clipperton

environnement et biodiversité d'un microcosme océanique

Loïc Charpy (coordinateur)



PATRIMOINES NATURELS

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM
IRD ÉDITIONS

clipperton

environnement et biodiversité d'un microcosme océanique

Loïc Charpy* (coordinateur)

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

Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle
IRD Éditions

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

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

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

Photos 1re de couverture : **a** **b** **c**

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

Photos 4e de couverture : **d** **e** **f** **g**

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

Design : Catherine Lasnier

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

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

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

Table des matières

PRÉFACE 7
Fondation Total

INTRODUCTION 9

De la découverte de l'île de Clipperton à nos jours 11
Jean-Louis Étienne

Les grands questionnements et les expéditions scientifiques 17
Loïc Charpy, Marie-Josée Langlade

L'ÎLE 21

Origine, situation et traits morphologiques généraux de l'île 23
Jean Trichet

Évolution holocène, diagenèse carbonatée et sédimentation phosphatée 29
Françoise Bourrouilh-Le Jan

Variations du niveau de la mer et du lagon 49
Laurent Testut, Gwénaële Jan, Antoine Guillot, Stéphane Calmant

Un site test pour le mouvement tectonique absolu de la plaque Pacifique 55
Stéphane Calmant, Nicolas Bergeot, Marie-Noëlle Bouin

Contexte océanographique 61
Martine Rodier, Loïc Charpy

Biogéochimie du lagon 67
Loïc Charpy, Martine Rodier, Gérard Sarazin

LES COMMUNAUTÉS PLANCTONIQUES 81

Le picoplancton photosynthétique 83
Loïc Charpy, Gérald Gregori, Martine Rodier

Les virus planctoniques du lagon 89
Yvan Bettarel

Les micro-algues 93
Alain Couté, Caroline Loez-Bley, Catherine Perrette-Gallet

Le zooplancton 111
Marc Pagano

Les punaises marines *Halobates* 119
Romain Garrouste, Lanna Cheng

LES COMMUNAUTÉS DE LA PENTE EXTERNE ET DU PLATIER 127

La flore marine du complexe récifal et quelques aspects de la biodiversité et de la géomorphologie de l'île 129
Claude Payri, Jean-Louis Menou, Antoine N'Yeurt

Les poissons 143
Philippe Béarez, Bernard Séret

Les coraux 155
Jean-François Flot, Mehdi Adjeroud

Les crustacés décapodes et stomatopodes, inventaire, écologie et zoogéographie 163
Joseph Poupin, Jean-Marie Bouchard, Laurent Albenga, Regis Cleva, Margarita Hermoso-Salazar, Vivianne Solís-Weiss

En encadré : présence de deux sous-espèces de crevette *Alpheus lottini* à Clipperton 172
Alain Van Wormhoudt

Les mollusques **217**
Kristie-L. Kaiser

Les échinodermes **235**
Francisco-A. Solís-Marín, Alfredo Laguarda Figueras

Les annélides polychètes de la cryptofaune benthique associée au corail mort **249**
Vivianne Solís-Weiss, Pablo Hernández Alcántara

Les bryozoaires **271**
Jean-Loup d'Hondt

LE MILIEU TERRESTRE **277**

Un état des lieux de la flore et de la végétation terrestres et dulcaquicoles **279**
Alain Couté, Romain Garrouste

Existe-t-il un transport pollinique vers Clipperton ? **297**
Denis-Didier Rousseau, Patrick Schevin, Jackie Ferrier, Marie-Pierre Ledru, Danielle Duzer

La faune des insectes **309**
Romain Garrouste, Christophe Hervé

Les arachnides **325**
Christophe Hervé, Romain Garrouste

Éléments d'écologie et nouveau recensement de la population du crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860 (Decapoda : Brachyura) **333**
Jean-Marie Bouchard, Joseph Poupin

Les reptiles terrestres ou comment survivre en devenant "vampires" **347**
Ivan Ineich, Sandrine Berot, Romain Garrouste

L'avifaune et l'écologie des oiseaux marins **381**
Henri Weimerskirch, Matthieu Le Corre, Charles-André Bost, Lisa T. Ballance, Robert L. Pitman

Les vertébrés de Clipperton soumis à un siècle et demi de bouleversements écologiques **393**
Olivier Lorvelec, Michel Pascal

Cet ouvrage a été réalisé suite à l'expédition organisée par Jean-Louis Étienne de décembre 2004 à avril 2005.
Elle a reçu le soutien financier de Gaz de France, Unilever, Eco Emballage et Canal +.
Air liquide, Saft, EADS Astrium et Axane ont apporté un mécénat technique.
Le *Rara Avis* du Père Jaouen et Le *Prairial* de la Marine nationale ont assuré toute une partie de la logistique.

Enfin, le programme de recherche a pu être financé grâce à la fondation TOTAL,
au laboratoire Pierre Fabre et au WWF.

Préface

Le domaine maritime français compte encore quelques îles désertes et mystérieuses : Clipperton est de celles-là. Connue aussi sous le nom de l'île de la Passion, elle en a suscité plus d'une jusqu'à celle de Jean-Louis Étienne qui décida en 2004 d'en percer les mystères et d'en montrer les trésors.

Une curiosité pouvant en faire naître d'autres, l'Institut de recherche pour le développement (IRD) et le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) ont associé à cette expédition un programme d'évaluation de la biodiversité de l'île.

La Fondation d'entreprise Total qui depuis 1992 soutient la recherche et l'éducation dans les domaines de la biodiversité et de la mer a été à son tour associée à ce projet et a apporté aux chercheurs du Muséum et de l'IRD les moyens complémentaires nécessaires à la réalisation de leurs travaux dans le cadre de l'expédition de Jean-Louis Étienne.

Les objectifs combinés d'exploration, de recherche scientifique et d'éducation correspondent en effet à ceux de la fondation Total qui, par sa contribution à ces recherches et à ce livre, donne un exemple concret de son engagement dans la protection de l'environnement au-delà de l'horizon industriel de son fondateur. La conjugaison des moyens publics et privés crée des synergies nouvelles au bénéfice de la connaissance et de sa dissémination.

Il y a bien un trésor sur Clipperton… sa biodiversité que cette expédition a permis de comprendre pour mieux la protéger.
Les résultats des travaux menés conjointement par le Muséum et par l'IRD sont présentés dans cet ouvrage sous une forme très accessible. Le lecteur fera plus ample connaissance avec les oiseaux marins, les crabes et les lézards qui habitent Clipperton. Au fil des pages, la conviction des auteurs deviendra la sienne et le désir lui viendra de regarder différemment son propre environnement et tout spécialement l'environnement marin dont les espèces sont autant de trésors du patrimoine vivant.

FONDATION TOTAL

Introduction



Photo C. Fresser

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

De la découverte de l'île de Clipperton à nos jours

Jean-Louis Étienne

INTRODUCTION

Après avoir pris possession des Philippines, les espagnols développèrent un commerce entre Manille et Acapulco. Sur cette route maritime, l'île de Clipperton, déserte et isolée sur l'océan Pacifique, a certainement été un repère pour les corsaires qui attendaient dans ses parages les galions chargés de richesses en provenance d'Asie. Mais qui fut Clipperton ? Son nom est apparu pour la première fois dans la relation de voyage de Dampier. Clipperton, équipier du célèbre naturaliste et corsaire britannique, aurait été débarqué sur l'atoll après une mutinerie. C'était au début du XVIII^{e} siècle. Aujourd'hui encore le mystère reste entier sur l'histoire de ce pirate dont on dit aussi qu'il se serait réfugié là pour cacher son butin.

PREMIÈRE DESCRIPTION ET PRISE DE POSSESSION

Les premières description et position précise de l'île sont consignées sur le journal de bord de *La Découverte*, frégate française appartenant à un armateur de Dunkerque qui commerçait avec la Chine. Il est écrit à la page du samedi 4 avril 1711 : "Découverte d'une île que nous avons nommé île de la Passion", c'était un Vendredi saint. Mais la première déclaration de prise de possession, fut faite au nom de la France le 17 novembre 1858 par Le Coat de Kerveguen auprès du consul de France à Honolulu, qui la transmit au ministère des Affaires étrangères des îles Hawaï.

ÎLE À GUANO : EXPLOITATION DU PHOSPHATE

Éloignée de toutes terres, l'île de la Passion, est restée longtemps dans l'oubli jusqu'à ce que l'on découvre au milieu du XIX^{e} siècle que les îles couvertes de guano représentaient de bons gisements de phosphate. La production de fientes d'oiseaux de mer accumulées sur plusieurs siècles, réagit avec le calcaire du récif pour donner le phosphate, un minerai très recherché pour les engrais et les lessives. Le 18 août 1856 les États-Unis d'Amérique votèrent le *Guano Island Act* autorisant tout citoyen nord-américain à exploiter le guano sur des îles inhabitées. C'est ce que fit l'*Oceanic Phosphate Company* de San Francisco qui exploita le guano de Clipperton à partir de 1892, faisant flotter le pavillon américain sur l'atoll, sans se soucier qu'il s'agissait d'une île française depuis la prise de possession par Le Coat de Kerveguen en 1858.
Ayant appris que le pavillon américain flottait sur Clipperton, le ministre français des Affaires étrangères prévint le ministre de la Marine, qui adressa au commandant du croiseur *Duguay-Trouin* stationné à San Francisco, l'ordre de se rendre sur l'atoll. Le bateau français arriva sur l'île le 24 novembre 1897. Dans son rapport, le commandant Fort rapporta : "On distingua à la pointe nord-est de l'île un groupe de maisons près desquelles des habitants hissaient, vers sept heures et demie, le pavillon des États-Unis". À la lumière de ce rapport, le Gouvernement français pria le chargé d'affaire de l'ambassade de France à Washington de se renseigner sur l'*Oceanic Phosphate Company* de San Francisco. Au vu de la situation assez confuse, le secrétariat d'État américain transigeât très vite "l'*Oceanic Phosphate Company* n'a aucun droit sur le guano de Clipperton et le gouvernement des États-Unis d'Amérique reconnaît la souveraineté française sur l'atoll". La position américaine était clarifiée, par contre le Mexique n'avait pas l'intention de s'en laisser conter par la France.

OCCUPATION MEXICAINE : LES OUBLIÉS DE CLIPPERTON

Le Gouvernement mexicain souhaitait poursuivre l'exploitation du guano de Clipperton, ce qui était surtout une façon d'occuper l'île. La société mexicaine *Phosphato Pacific Compania* fut créé le 11 septembre 1905. Le lieutenant mexicain Arnaud, sa femme Alicia et une garnison de douze hommes avec leurs familles, tous des Indiens, débarquèrent sur l'île. Ils furent rejoints par une soixantaine d'ouvriers italiens. L'exploitation du phosphate tournait au ralenti mais l'occupation de l'île confortait le Mexique dans sa revendication territoriale. Le lieutenant Arnaud, nommé gouverneur, assurait sa mission : le pavillon mexicain flottait tous les jours sur Clipperton.
N'ayant jamais eu de résidents sur l'île, la France avait du mal à affirmer sa souveraineté. De leur

côté, les Mexicains étaient convaincus d'avoir hérité Clipperton de l'Espagne, dont ils attendaient toujours les documents officiels, introuvables à Madrid et à Séville. L'ambassadeur de France à Mexico prit l'initiative et remit au Gouvernement mexicain la déclaration de prise de possession, faite au nom de la France le 17 novembre 1858 par Le Coat de Kerveguen, sa notification auprès du consul de France à Honolulu et l'accusé de réception de la notification par le ministre des Affaires étrangères des îles Hawaï. Cette démonstration de preuves n'eut qu'un effet limité. Les deux pays se mirent d'accord le 2 mars 1909 pour soumettre au roi Victor Emmanuel III d'Italie l'arbitrage de la souveraineté, que le ministre des Affaires étrangères d'Italie accepta.

Sur Clipperton, la colonie du capitaine Arnaud connaissait des jours tranquilles quand une succession de malheurs et de difficultés s'abattirent sur elle à partir de 1910 : violente tempête, destruction des bâtiments et des vivres, échouage de bateaux amenant de nouvelles bouches à nourrir… Mais surtout, elle était sans nouvelles du bateau avitailleur mexicain qui apportait périodiquement des vivres frais et assurait la relève des équipes. Il avait cessé ses rotations.

La situation tournait au drame quand, le 25 juin 1914, les survivants aperçurent l'*USS Cleveland* se diriger vers eux. Ce fut un grand moment de soulagement pour tous les membres de la communauté. Mais le commandant de l'*USS Cleveland* était porteur de nouvelles moins réjouissantes qu'il confia au capitaine Arnaud :

"Capitaine, votre pays est entré dans une guerre civile très meurtrière. Le Président Madero qui tentait de mettre en place des réformes démocratiques a été renversé et assassiné après un soulèvement mené par le général Huerta. Huerta a installé une dictature et le peuple s'est soulevé derrière Emiliano Zapata qui s'est allié au grand chef révolutionnaire Pancho Villa. Le pays est à feu et à sang. Je crois Monsieur Arnaud qu'on vous a oublié et rien ne permet de penser que vous serez secouru prochainement, d'autant que la guerre a éclaté en Europe. Il y a suffisamment de place sur l'*USS Cleveland* pour ramener tout le monde dans un port mexicain. Il est de mon devoir capitaine de vous prévenir ; réfléchissez".

Après un conseil qu'il tint avec son équipe, tous décidèrent de rester sur l'île. L'*USS Cleveland* quitta Clipperton avec les rescapés du bateau échoué ; sur la côte une trentaine de personnes, hommes, femmes et enfants, placés sous les ordres du capitaine Arnaud regardaient s'éloigner le navire. Réfugiée volontaire sur cette île déserte, la garnison du capitaine Arnaud allait-elle réussir le pari de s'y rendre autonome ?

Six mois plus tard, vers le début de 1915, aucun bateau n'était revenu et les réserves de nourriture étaient épuisées. Les décès se succédaient, probablement à cause de la malnutrition et du scorbut. Dix mois après le départ de l'*USS Cleveland*, il ne restait que seize survivants, hommes, femmes et enfants, qui se nourrissaient de poissons, d'oiseaux et de leurs œufs, et de quelques noix de coco qu'ils cueillaient parcimonieusement. À la fin du mois de mai, un cyclone ravageât les habitations et détruisit les restes des sacs de farine apportés par l'*USS Cleveland*. Se sentant responsable de la tragédie qui se déroulait sous ses yeux, le capitaine Arnaud commençait à broyer du noir. Un jour, croyant avoir vu un bateau à l'horizon, il exigea de ses hommes, à l'exception d'Alvarez le gardien du phare, de venir avec lui pour aller à sa rencontre chercher des secours. Tous lui obéirent, mais au-delà de la passe l'embarcation chavira. Ils périrent tous mangés par les requins sous les yeux horrifiés de Madame Arnaud qui rapporta l'histoire. Il ne restait sur l'île que dix personnes, trois femmes, le gardien du phare, et six enfants. Alicia Arnaud et Tirza, étaient enceintes. Alicia accoucha d'un petit Angel trois semaines après le drame, le 17 juin 1915. N'ayant pas assez de lait, elle le nourrit avec un mélange de lait de coco et de jaune d'œuf de fou qu'elle lui donna à la petite cuillère. Sous la gouvernance d'Alicia Arnaud, qui n'avait que vingt-sept ans, la vie du camp se stabilisa en attendant un hypothétique secours. L'huile pour la lanterne du phare vint à manquer ce qui plongea le gardien dans l'oisiveté. Était-ce pour cette raison et parce qu'il était le seul homme sur l'île ? Il se prit pour le roi de Clipperton et devint menaçant pour les femmes dont il exigeait une totale soumission. Un temps Alvarez respecta Madame Arnaud jusqu'au jour où il exigea qu'elle le rejoigne dans sa cabane. Tirza lui confessa les tortures qu'il lui faisait endurer. Elles décidèrent de l'abattre à la prochaine occasion. Le 18 juillet 1917 elles se rendirent à sa cabane où Alvarez faisait rôtir des oiseaux. Mue par une haine et une violence inouïe, à force d'avoir souffert, Tirza lui enfonça le crâne d'un coup de marteau et termina par des coups de couteaux dans la poitrine. Alors que les deux femmes revenaient au camp, paniquées par cette vision d'horreur après le crime qu'elles venaient de commettre, un navire arriva sur l'île. Elles l'avaient probablement remarqué avant le crime et souhaitaient devancer Alvarez qui menaçait de tuer tout le monde si un bateau venait les secourir. L'*USS Yorktown* patrouillait dans le secteur car les Américains craignaient que les Allemands n'utilisent Clipperton comme base arrière de sous-marins. Les survivantes et les enfants agitaient les mains sur la grève. Le commandant de l'*USS Yorktown* envoya deux hommes à terre qui prévinrent tout de suite le bord de la situation. Sans plus attendre, et pour des raisons "humanitaires" selon les termes du rapport du commandant, les rescapés furent embarqués et ramenés au Mexique dans un pays en pleine guerre civile.

ARBITRAGE DU ROI D'ITALIE EN 1931 EN FAVEUR DE LA FRANCE

L'Europe aussi était en guerre et les questions sur la souveraineté de Clipperton n'étaient plus à l'ordre du jour. L'affaire ne fut relancée qu'en 1926 par une lettre du ministre des Colonies au ministre des Affaires étrangères, insistant pour presser le roi d'Italie de rendre sa décision d'arbitrage. Il y avait plusieurs raisons à cela :

- le Mexique, par ses initiatives matérielles et ses occupations, donnait consistance à ses prétentions et le risque était grand de donner à l'arbitre l'impression que la France attachait fort peu d'importance à ses droits ;
- d'autre part, de nombreux projets d'installation sur Clipperton étaient en attente et il serait bon de pouvoir leur répondre.

Les dossiers remis au Haut arbitre par chacune des parties, étaient composés d'un mémoire défensif, un mémoire de réplique et enfin un mémoire récapitulatif pour lesquels juristes, historiens et archivistes des deux pays avaient été impliqués. La France exposa la prise de possession en bonne et due forme par Le Coat de Kerveguen en 1858, et la réplique du Mexique porta sur plusieurs points. Il considérait que Clipperton avait toujours fait partie des colonies espagnoles et donc, au moment de sa séparation avec la mère patrie, l'île était entrée de fait dans la constitution du Mexique. Elle n'était donc pas *res nullius* (n'appartenant à personne) quand Le Coat de Kerveguen en prit possession en 1858 ; sa revendication était donc illégale. D'autre part il considérait que la France avait perdu son droit à occuper l'île, faute de l'avoir exercé continuellement. Le dossier mexicain faisait aussi mention d'un document très ancien, le journal de navigation d'un capitaine de la marine espagnole envoyé par Cortès aux Moluques en 1527 et ceux d'autres navigateurs espagnols qui seraient passés en vue de Clipperton. Mais l'étude de ces documents laissa les experts dubitatifs. Aucun d'eux ne situait ou décrivait l'île avec autant de précision que celle consignée sur le journal de navigation de *La Découverte*, à la page du samedi 4 avril 1711. La position, la description et le dessin où apparaît clairement la signature du "rocher", apportaient les preuves indiscutables que l'île avait réellement été vue.

Malgré tous les efforts entrepris par la couronne espagnole, on ne retrouva aucun document attestant sa souveraineté sur Clipperton quand, le 24 août 1821, elle signa le traité de Córdoba (Cordoue) conférant au Mexique sa souveraineté nationale.

La sentence fut finalement rendue le 28 janvier 1931, stipulant que la souveraineté sur l'île de Clipperton appartenait à la France depuis le 17 novembre 1858, date de la prise de possession par Le Coat de Kerveguen. Le 18 janvier 1934, l'île de Clipperton fut retirée de la liste des possessions mexicaines, par un décret paru au *Diario Oficial*, le journal officiel mexicain. Clipperton était officiellement rendu à la France.

La *Jeanne d'Arc* fut envoyée sur Clipperton et pour la première fois, le 26 janvier 1935, on vit le drapeau français flotter tout en haut du "rocher". Une plaque de bronze commémorative fut scellée au pied de la face est ; elle était gravée du 2 décembre 1934, mais ce jour-là, l'état de la mer n'avait pas permis aux marins de débarquer.

La carte américaine utilisée à bord de la *Jeanne d'Arc*, fut corrigée à partir des mesures effectuées par les marins français. Un hydravion fut même catapulté et les photos aériennes permirent d'apporter des précisions sur les contours de la côte et du lagon. C'est cette carte que propose encore le Service hydrographique de la Marine. Une nouvelle carte devrait être réalisée avec le tout récent navire océanographique *Pourquoi pas ?* (Ifremer, Marine nationale) équipé sous sa coque d'un sondeur multispectral de grande précision.

LA DEUXIÈME GUERRE MONDIALE

La situation géographique de Clipperton, son isolement, le fait qu'elle soit inhabitée, en firent une place convoitée pendant la deuxième guerre mondiale. Un peu plus de quatre mois après l'attaque surprise par les Japonais de la base navale américaine du Pacifique de Pearl Harbour, l'*USS Atlanta* fit une reconnaissance sur Clipperton le 17 avril 1942. Un projet d'installation d'une base, placée sous l'autorité du célèbre Richard Byrd qui s'était illustré par ses vols en Antarctique et au pôle Nord, ne fut pas retenu. Le rapport établissait que l'on pouvait installer une piste pour avion de chasse et bombardier mais que l'absence d'infrastructure portuaire, le manque d'eau et de place ne permettait pas d'envisager l'implantation d'une base aéronavale. Le projet d'installation d'une station météorologique fut poursuivi et débuta en décembre 1944. Pendant le débarquement du matériel, les Américains perdirent deux bateaux qui s'échouèrent sur la plage. Plus de cent tonnes d'équipements furent débarqués sur la côte est où l'on trouve encore des caisses de munitions, et des vestiges de gros engins engloutis sous le guano (Figs 1 et 2). La station météorologique fut installée à l'opposé, sur la côte ouest, où il ne reste aujourd'hui pratiquement plus rien. Au vu du matériel déployé sur l'atoll et du travail de terrassement d'une piste de plus d'un kilomètre de longueur, on peut penser que les Américains avaient d'autres intentions que de connaître simplement la météo. L'acte de reddition du Japon fut signé le 2 septembre 1945 ; la station météorologique de Clipperton ne présentait plus d'intérêt pour la défense des États-Unis et le Commandement américain donna l'ordre d'évacuer

l'atoll le 23 octobre 1945. Les conditions de mer ne permirent pas d'évacuer le matériel que l'oxydation et les cyclones continuent de démanteler.
Mis devant le fait accompli par le Commandement de la Navy, le général de Gaulle répondit au télégramme, que lui avait transmis l'attaché militaire à l'ambassade de France à Washington :
"Paris le 1er février 1945.
Votre télégramme du 29 janvier m'informe de la démarche faite auprès de vous par la Marine américaine au sujet de l'occupation de Clipperton accomplie *motu proprio* par les Américains.
Vous répondrez à la Marine américaine que le secret des opérations ne lui confère pas le droit de violer à Clipperton la souveraineté française. Vous ajouterez que le Gouvernement français considère que le respect de cette souveraineté par ses propres alliés est, à ses yeux, plus important pour la conduite de la guerre par notre coalition que le secret d'une opération américaine…
Veuillez, d'autre part, envoyer sans délai un élément français.
Général de Gaulle"
Un lieutenant de vaisseau français y fut conduit à bord du bateau américain *Grand Island* qui aborda Clipperton le 16 février 1945.





Figures 1 et 2 : vestiges de munitions et d'engins militaires abandonnés sur la côte / *remnants of munitions and military equipment abandoned on the coast.*

MISSIONS SCIENTIFIQUES

Clipperton a suscité de nombreuses expéditions scientifiques notamment après la seconde guerre mondiale.
La Marine nationale, bien que très sollicitée par la guerre en Indochine, envoya périodiquement ses navires du Pacifique pour des missions de maintien de la souveraineté française au cours desquelles furent faits de nombreux relevés hydrographiques, observations et prélèvements.
Dans les années cinquante les américains firent huit missions scientifiques dans tous les domaines d'études : océanographie, corail, ichtyologie, géologie… Pendant l'Année géophysique internationale de 1958, un groupe de naturalistes fit un premier inventaire rédigé dans la monographie de Marie-Hélène Sachet publiée en 1962 dans les *Annales de l'Institut océanographique*.
En 1963 le général de Gaulle décide de transférer dans le Pacifique, le Centre d'Expérimentation nucléaire du Sahara. Une attention toute particulière fut apportée à la propagation de la radioactivité des essais aériens. La Marine se vit confier à la hâte l'installation d'une base à terre sur l'atoll de Clipperton qui fut occupée trois à quatre mois chaque année de 1966 à 1969. Baptisée "Mission Bougainville", elles ont été le support de nombreuses études scientifiques sur le lagon et la faune de Clipperton rapportées par le docteur Niaussat dans un ouvrage réédité par l'Académie des Sciences d'Outre Mer en 1986.
D'autres encore ont eu lieu au cours du XIXe et du XXe siècle. Une liste des principales expéditions est développée dans le chapitre suivant "Les grands questionnements et les expéditions scientifiques".

PROPOSITIONS D'OCCUPATION ET D'EXPLOITATION DIVERSES

Un bagne

Sous la pression de l'association "Légitime Défense" réclamant la création d'un bagne dans les territoires d'outre-mer, les services de M. Alain Peyrefitte, garde des sceaux et ministre de la Justice, élaborèrent le décret suivant publié au Journal Officiel du 2 février 1979 : "Le Premier ministre, sur le rapport du garde des Sceaux, ministre de la Justice, et du ministre de l'Intérieur, vu le code de l'organisation judiciaire, le Conseil d'État entendu, décrète : Art. 1er ; sont territorialement compétentes pour l'île de Clipperton les juridictions de l'ordre judiciaire ayant leur siège à Paris". Un autre texte précisait : "Par ailleurs, le régime de la délinquance sera harmonisé avec celui de la métropole". Ce projet fut abandonné.

Un port de pêche

Le 2 juin 1981, en séance extraordinaire de l'Académie des Sciences d'Outre-Mer, le vœu suivant fut adopté à l'unanimité : "que Clipperton soit équipé d'un port de pêche par ouverture et aménagement du lagon et d'une piste d'atterrissage pour avions à décollage court, afin de rompre son isolement".

Une concession de service public de trente ans fut octroyée à la "Société d'Études, Développement et d'Exploitation de l'îlot Clipperton" (SEDEIC), rattachée administrativement à Papeete. Ses objectifs étaient :

- animer la vie économique de l'île ;
- œuvrer à la mise en valeur de ce territoire ;
- créer des activités comportant un ensemble de services supports de l'industrie de la pêche océanique, avec une aide à la navigation maritime et aérienne (station météorologique).

Interrogé à l'Assemblée nationale sur l'avancement du dossier, M. Bernard Pons, ministre des DOM/TOM, répondit : "Le dossier de l'atoll de Clipperton fait l'objet d'un accord inter-ministériel pour 1987 et d'une convention qui a été signée le 30 octobre 1986 par le Haut commissaire en Polynésie, administrateur de l'atoll, avec la Société SEDEIC. Le programme prévu par la convention va commencer ; percement d'accès au lagon… Ainsi l'aménagement de l'atoll pourra être entrepris à partir du milieu de 1988. Je précise que cette convention prévoit des mesures très strictes de protection de l'environnement". Pour des raisons que l'on ignore, ce projet s'est enlisé, le signataire se plaignant d'avoir été peu à peu lâché par les services de l'État et les investisseurs.

Une mine d'or

Un dossier estampillé "Diffusion restreinte", appelé "Clipperton : un potentiel à exploiter" est adressé au Président de la République et au Premier ministre le 15 mars 1985. L'annexe IV datée du 8 octobre 1984 s'intitule : "Extrait d'une étude confidentielle réalisée par le BRGM". Il est mentionné :

- quelques dosages d'or et d'argent ont été réalisés dans les eaux du lagon par GEOMAREX, une société américaine de recherche ;
- sur les bases des données analytiques mentionnées par GEOMAREX, l'or et l'argent sont présents à des niveaux qui permettent d'envisager un processus économique. Cette évidence repose plus sur des supputations que sur des faits contrôlés. Des analyses complémentaires doivent être effectuées ;
- cependant, sur la base des teneurs avancées par GEOMAREX, une estimation grossière indique une possibilité d'extraction de 150 tonnes d'argent et de 2,6 à 6 tonnes d'or.

Le secrétariat d'État chargé des Départements et Territoires d'Outre-Mer se mit en quête d'un statut lui autorisant l'exploitation minière. Dans un courrier du ministre de l'Économie des Finances et du Budget adressé au secrétaire d'État chargé des Départements et Territoires d'Outre-Mer daté du 13 février 1986, et dont l'objet est "Statut juridique de l'atoll de Clipperton", il est écrit :

"Alors que nos deux Départements étaient convenus de classer Clipperton dans le domaine public maritime, le ministère du Redéploiement industriel et du Commerce extérieur, par lettre du 5 décembre 1985, a manifesté sa préférence pour le maintien de cet atoll dans le domaine privé de l'État afin de faciliter, en vertu de l'article 7 du code minier, l'octroi d'un permis de recherche au profit du Bureau de Recherches géologiques et minières (BRGM)".

Le ministre du Redéploiement industriel et du Commerce extérieur semblait vouloir privilégier l'exploitation minière au projet de la SEDEIC. Dans cette même lettre le ministre poursuit :

- le classement dans le domaine public de l'atoll de Clipperton ne ferait aucun obstacle à l'octroi au BRGM d'un permis de recherche et d'exploitation qui devrait être doublé d'une autorisation domaniale ;
- de plus, la domanialité publique répond aux nécessités du projet de création d'un port en haute mer présenté par la société SEDEIC…
- dans cette hypothèse ces deux utilisations de l'atoll qui ne sont pas concurrentes peuvent être réalisées ensemble ;
- en définitive, le classement de l'atoll dans le domaine public maritime me paraît la solution la mieux appropriée à la mise en valeur de cette dépendance.

Un arrêté du 18 mars 1986 range Clipperton dans le domaine public de l'État. L'atoll est administré par le Haut commissaire de la République en Polynésie française.

Une convention fut établie entre le Haut commissaire de la République en Polynésie française et le président directeur général de la SEDEIC, mais le projet ne vit jamais le jour, pas plus que celui d'exploitation minière.

Notre expédition était l'occasion de lever le voile sur l'existence de ce trésor. Le professeur Jean Trichet, géologue et spécialiste du phosphate m'expliqua cette concentration de métaux : la plus grande réserve d'or se trouve dans les océans, et le lagon fermé de Clipperton pourrait agir comme un accumulateur des métaux en suspension dans l'océan qui percolent à travers l'édifice corallien. Quelques semaines après notre retour en France, Loïc Charpy de l'IRD me confirma qu'il n'y avait pas d'or et d'argent dans les échantillons d'eau du lagon qu'il avait prélevés. Nous n'avions pas encore mis la main sur le trésor de Clipperton.

QUE VA FAIRE LA FRANCE DE CET ATOLL DU BOUT DU MONDE ?

Exploitation des ressources.

La principale ressource économique de Clipperton est la zone économique exclusive (ZEE) dans un rayon de 200 milles nautiques (360 km), enrichie de la découverte sur le plancher océanique environnant de nodules polymétalliques riches en métaux précieux pour l'industrie (Nickel, Cuivre…).

De plus, Clipperton donne à la France un quota de



Figure 3 : lever du drapeau sur la stèle / *flag-raised on the stele*.

pêche au thon dans le Pacifique est, sans y avoir un seul habitant, ce qui relance les questions de souveraineté aux États-Unis et au Mexique.
Tous les deux ans en moyenne, un bateau de la Marine nationale vient sur zone pour surveiller la pêche et "rafraîchir les marques de la République" en repeignant la stèle et en hissant le pavillon français (Fig. 3).
Au cours de notre séjour de quatre mois sur l'île, de décembre 2004 à avril 2005, nous avons observé le passage de nombreux senneurs équipés chacun d'un hélicoptère qui relâchaient à moins d'un mille de la côte. Pendant ce temps, les équipages faisaient une cueillette massive de langoustes sur le récif. Des palangriers et des bateaux de pêche au gros américains sont venus plusieurs jours et à plusieurs reprises pêcher à proximité du tombant.
Pour protéger la zone, le Haut commissariat de la République a instauré le règlement suivant :

- interdiction totale de la pêche jusqu'à 4 milles sauf dérogation individuelle pour la *Sport Fishing Association* de Californie et dans tous les cas à plus de 500 m de la pente extérieure du récif, uniquement pour les espèces migratrices ;
- interdiction des senneurs jusqu'à 12 milles.

Pour régulariser la pêche, des licences professionnelles sont maintenant proposées à des armements d'Amérique Centrale. Des observateurs de l'IATTC (*Inter-American Tropical Tuna Commission*) seront embarqués pour les campagnes de pêche.

Station de veille écologique

Il y deux choses à faire pour protéger cet écosystème insulaire aujourd'hui menacé : dératiser de toute urgence et faire respecter l'interdiction de pêche dans la zone des 4 milles afin de protéger cette nursery en plein océan.
L'installation d'une station permanente légère habitée par une petite équipe relayée tous les deux mois remplirait à moindre coût plusieurs fonctions :

- la surveillance en faisant respecter la zone d'interdiction de pêche dans la première couronne et interdisant la pêche à la langouste sur le tombant ;
- des renseignements sur les bateaux qui viennent pêcher autour de l'île. Elle peut se faire de visu et jusqu'à 48 milles à l'aide d'un petit radar monté sur la tour d'observation de 12 m ;
- la perturbation, par la simple présence, de tous les trafiquants qui utilisent Clipperton comme zone d'échange ;
- l'occupation du territoire, exigée aujourd'hui par la communauté internationale sous peine de perdre ses droits ;
- et plus largement civique et citoyenne.

Elle permettrait aussi d'un point de vue environnemental et scientifique :

- l'entretien d'une station météorologique ;
- la surveillance de matériel scientifique (marégraphe du programme GLOSS, GPS de précision pour la tectonique des plaques…) ;
- l'accueil de scientifiques ;
- la dératisation, car l'expansion galopante des rats menace les oiseaux et les crabes. Suivi de programmes pour les ornithologues (comptage, pesée…), les ichtyologues, surveillance du corail…

Depuis notre départ de l'île en avril 2005, Clipperton est redevenu un terrain abandonné au milieu de l'Océan, où s'échouent les matières plastiques que charrient les vagues. En l'absence d'observateur, le champ est libre pour toutes sortes de trafics et la pêche illicite.
Face aux menaces qui pèsent sur cette île déserte, tant écologique que diplomatique si nous ne l'occupons pas, la France s'honorerait d'y installer un observatoire permanent de l'évolution du milieu marin, sur les plans faunistique, climatique et environnemental.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les grands questionnements et les expéditions scientifiques

Loïc Charpy, Marie-Josée Langlade

INTRODUCTION

Isolée dans le Pacifique est, sur la partie orientale de la plus grande plaque tectonique du globe, Clipperton appartient à une chaîne sous-marine jeune. L'île de Clipperton se trouve dans une zone sous influence d'El Niño où se forment les cyclones. L'histoire du climat et des variations du niveau de l'océan peut être déduite de l'étude de la stratification de son massif corallien.

Clipperton est très éloignée de l'épicentre de la biodiversité situé dans l'arc indo-malais. Cet éloignement ainsi que sa position géographique entre la région Indo-ouest Pacifique et le Pacifique est influencent le nombre d'espèces et leur origine.

C'est le seul atoll du Pacifique est et l'un des cinq atolls de Polynésie complètement fermé. Son lagon de type méromictique est le siège de processus biogéochimiques originaux dont une phosphatogenèse actuelle.

Clipperton est une île française avec des ressources potentielles. Actuellement inhabitée, elle a connu plusieurs périodes d'occupations humaines pendant la fin du XIX^{e} siècle et le début du XX^{e} siècle, puis des occupations de quelques jours à quelques mois. Cette description résumée de Clipperton met en avant les questions que se sont posées les scientifiques. Elles les ont incités à visiter cette île par le passé et à participer à l'expédition organisée par J.-L. Étienne entre décembre 2004 et avril 2005.

Ces questions sont les suivantes :

- quelles sont les nouvelles informations sur l'origine de ce type d'île, peut-on mesurer à partir de Clipperton le déplacement de la plus grande plaque tectonique du globe ?
- quelle est l'histoire du climat et l'évolution du niveau de l'océan dans cette zone du Pacifique ?
- quelles sont les conséquences sur la biodiversité terrestre, marine et lagonaire de sa position géographique et de son isolement ?
- quelles sont les conséquences des ouvertures et fermetures du lagon sur la qualité des eaux et la biodiversité ?
- quelles sont les nouvelles informations sur la phosphatogénèse ?
- quelles sont les ressources exploitables de Clipperton et quel est l'avenir pour cet îlot français du bout du monde ?

LES MISSIONS SCIENTIFIQUES AVANT L'EXPÉDITION DE JEAN-LOUIS ÉTIENNE

Les connaissances scientifiques majeures sur l'île, son lagon et le milieu océanique sont le fruit :

- d'expéditions scientifiques internationales menées depuis la fin du XIX^{e} siècle ;
- de visites périodiques de la Marine nationale ;
- des séjours des compagnies exploitantes de guano à la fin du XIX^{e} siècle et au début du XX^{e} siècle (le lézard d'Arundel porte le nom du naturaliste John Arundel, ingénieur de la compagnie britannique d'exploitation de guano *Pacific Island Company*) ;
- des expéditions Cousteau.

Les expéditions répertoriées dans ce chapitre sont les principales expéditions ayant donné lieu à des publications accessibles à la communauté scientifique.

• • • Les grandes expéditions scientifiques

La plupart de ces expéditions, d'origine américaine, se sont inscrites dans des programmes d'études menées sur les îles du Pacifique tropical-est.

••• L'*Hopkins Stanford Galapagos Expedition*

Cette expédition américaine a visité les îles Clipperton, Coco et Galapagos pendant les années 1898-1899. Les études ont porté sur la biologie terrestre (insectes, araignées, reptiles, crabes, oiseaux) et la biologie marine (mollusques, échinodermes, crustacés).

Les résultats de ces travaux sont publiés dans les *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 1901 Vol. 3 (part 1-6) et 1902 Vol. 4 (part 7-13).

Un ouvrage de 520 p. (Snodgrass & Heller 1902) sur les oiseaux de Clipperton et des îles Coco est issu des observations de cette expédition.

••• La croisière présidentielle de 1938

Du 18 juillet au 29 août 1938, le Président F.-D. Roosevelt effectuait une croisière à caractère scientifique à bord de l'USS *Houston*. Cette croisière a visité les mêmes îles du Pacifique que l'expédition *Hopkins*. Le Président était accompagné du biologiste américain W.-L.-S. Schmitt, spécialiste des invertébrés marins. Les études ont porté sur la biologie terrestre (insectes, plantes, oiseaux) et la biologie marine (algues, foraminifères, éponges, polychètes, échinodermes, mollusques, crustacés, poissons). Les travaux de cette expédition sont publiés chez l'éditeur *Smithsonian Institution* (Washington) en 1939.

Les expéditions de la Scripps

La *Scripps Institution of Oceanography* de l'université de Californie a organisé trois expéditions à bord du navire *Spencer F. Baird* (1954, 1956 et 1958) qui ont touché Clipperton. La plus importante des trois, dirigée par C. Limbaugh, s'est déroulée du 7 août au 25 septembre 1958. Elle a été dénommée *International Geophysical Year Clipperton Island Expedition*. Une équipe de 13 scientifiques, composée de botanistes dont la française M.-H. Sachet, d'ornithologues et de biologistes marins, a séjourné sur l'île. Les résultats publiés ont porté sur la flore et la faune terrestre (végétation et oiseaux), la flore et la faune marine (algues, invertébrés et poissons).
M.-H. Sachet a publié une monographie sur Clipperton (Sachet 1962). Cet ouvrage est le premier à dresser un état des lieux de l'île dans son ensemble, en termes d'écologie et biodiversité. Il fait aujourd'hui référence.

L'expédition Glynn

Cette expédition américaine s'est déroulée dans l'océan Pacifique tropical-est à bord du M/V *Royal Star* du 11 avril au 3 mai 1994. Une équipe pluridisciplinaire a développé des recherches sur la circulation des eaux (suivi de bouées dérivantes), la climatologie, mais aussi la géomorphologie, la biogéographie et la biologie marine avec les études sur la structure des communautés coralliennes, les invertébrés, et les poissons.
Une série de publications portant sur les résultats de cette expédition est parue en juin 1996 dans un volume spécial de la revue *Coral Reefs* édité par P.-W. Glynn (Vol. 15, issue 2).

L'expédition SURPACLIP

Cette expédition mexicaine (Sud-Pacifique-Clipperton), qui a eu lieu en novembre 1997 a concerné le Pacifique est dont les îles de Clipperton et Revillagigedo. L'équipe scientifique dirigée par le Docteur V. Solis, était composée de 19 mexicains (de l'*Instituto de Ciencias del Mar y Limnologia* et de l'*Universidad Nacional Autónoma de Mexico*) et d'un géographe français, C. Jost. Les recherches ont porté sur l'océanographie, la géologie et la biologie de l'océan et des îles. Sur Clipperton, les objectifs étaient la recherche de richesses minérales ainsi que la réalisation d'un bilan de l'état de l'écosystème.
C. Jost (2005) a réalisé une bibliographie des ouvrages, rapports et articles scientifiques sur Clipperton de 1711 à nos jours. La mise à jour est réalisée sur son site internet dédié à l'île de Clipperton.

Les missions de la Marine nationale française

Les missions de surveillance de la Marine nationale française furent l'occasion de relevés hydrographiques et cartographiques qui permirent d'alimenter la base de données du SHOM (Service hydrographique et océanographique de la Marine). Elles réalisèrent en 1935, à bord de la *Jeanne d'Arc*, l'hydrographie des atterrages. Elles furent la base logistique pour l'installation de stations météorologiques.
D'autre part, ces missions ont servi d'appui à la recherche scientifique. En effet, des officiers instruits, curieux et éclairés ont accompli un énorme travail d'observations et de prélèvements, qui, scrupuleusement consignés, purent être ensuite analysés dans des laboratoires de recherche. Ces missions ont aussi accueilli des scientifiques pour leur permettre l'accès à Clipperton.

Les expéditions Bougainville

Les cinq expéditions Bougainville se sont déroulées entre 1966 et 1969. Leur mission était d'exercer une surveillance dans la région du Pacifique est pendant les essais nucléaires de Mururoa.
Les principales publications furent le fait des médecins en chef J.-P. Ehrhardt et P.-M. Niaussat. Ce dernier, qui a séjourné sept mois en 1967 sur l'île de Clipperton, est l'auteur d'un ouvrage de synthèse (Niaussat 1986) des résultats des observations hydrologiques, chimiques, microbiologiques, zoologiques et botaniques faites sur l'atoll et dans le lagon de Clipperton au cours des expéditions Bougainville et de l'expédition Cousteau de 1976.

Les expéditions Cousteau

L'objectif de ces expéditions était la réalisation d'un film sur Clipperton. Plusieurs expéditions de repérage ont accueilli des scientifiques de l'Institut océanographique de Monaco en 1976 ainsi que des scientifiques américains (University of Southern California) et français (le Professeur F. Bourrouilh-Le Jan de l'Université de Bordeaux, le pharmacien J. Carsin et le médecin chef P.-M. Niaussat) en 1980.
L'objectif scientifique principal était la compréhension du fonctionnement du lagon confiné de Clipperton. Les études ont porté sur la bathymétrie, l'hydrologie, la chimie des eaux, la sédimentologie et la microbiologie.

La station météorologique automatique

Une station météorologique automatique a été installée sur Clipperton pendant la période 1979-1984 dans le cadre du projet français "Station météorologique automatique". Sous la houlette de P. Nacass (Nacass 1983), les navires de la Marine nationale : TCD *Ouragan, aviso Protet*, TCD *Orage* et *Jeanne d'Arc* ont installé et maintenu dans le lagon des bouées météo et au sol une station de type ATMOS.

Mission Passion 2001

La mission Passion 2001 s'est déroulée en février et mars 2001 avec le support de la Marine nationale. Elle a été financée par la Délégation française auprès de la Communauté du Pacifique (SOM, MAE). Elle a eu lieu avec le concours des équipes

de géophysique et paléontologie de l'IRD de Nouméa. C. Jost, assisté d'un scientifique de l'IRD, a effectué l'installation d'une borne géodésique, des prélèvements pour la datation du "rocher" et des formations coralliennes. De plus, un état des lieux de l'écosystème (végétation et oiseaux) a été réalisé, comme cela avait été fait en 1997 lors de l'expédition SURPACLIP.

L'EXPÉDITION DE JEAN-LOUIS ÉTIENNE 2004-2005

Dernière en date et unique en son genre sur Clipperton, cette expédition ambitieuse organisée par J.-L. Étienne a duré cinq mois et réuni plus d'une trentaine de scientifiques français et étrangers dans des domaines pluridisciplinaires. Leurs projets de recherche avaient pour objectif de tenter de répondre aux questions avancées en introduction de ce chapitre.

- quelles sont les nouvelles informations sur l'origine de ce type d'île, peut-on mesurer à partir de Clipperton le déplacement de la plus grande plaque tectonique du globe ?
- quelle est l'histoire du climat et l'évolution du niveau de l'océan dans cette zone du Pacifique ?
- quelles sont les conséquences sur la biodiversité terrestre, marine et lagonaire de sa position géographique et de son isolement ?
- quelles sont les conséquences des ouvertures et fermetures du lagon sur la qualité des eaux et la biodiversité ?
- quelles sont les nouvelles informations sur la phosphatogénèse ?
- quelles sont les ressources exploitables de Clipperton et quel avenir pour cet îlot français du bout du monde ?

Origine de Clipperton

Une synthèse est réalisée dans le chapitre de J. Trichet : "Origine, situation et traits morphologiques généraux de l'île". Des éléments complémentaires apparaissent dans le chapitre de F. Bourrouilh-Le Jan : "Évolution holocène, diagenèse carbonatée et sédimentation phosphatée".
Le déplacement de la plaque tectonique portant Clipperton a pu être mesuré depuis 2001 et les résultats apparaissent dans le chapitre de S. Calmant *et al.* "Un site test pour le mouvement tectonique absolu de la plaque Pacifique".

Histoire du climat et l'évolution du niveau de l'océan

Les mesures des échantillons de corail prélevés pour la paléoclimatologie n'ayant pu à ce jour être réalisées, les résultats n'apparaissent pas dans cet ouvrage.
La mesure du niveau de la mer à Clipperton demande un étalonnage de l'altitude calculée par satellite et d'un marégraphe installé suffisamment longtemps. Les résultats de cette étude apparaissent dans le chapitre de L. Testut *et al.* "Variations du niveau de la mer et du lagon".
L'histoire des variations du niveau de la mer à l'échelle géologique est décrite dans le chapitre de F. Bourrouilh-Le Jan "Évolution holocène, diagenèse carbonatée et sédimentation phosphatée".

La biodiversité à Clipperton

La biodiversité actuelle à Clipperton a été traités sous forme d'inventaire pour les différents groupes taxonomiques en fonction de :

- l'éloignement par rapport à la zone de maximum de biodiversité ;
- sa position à la jonction de deux grandes régions zoogéographiques : le Pacifique est topical et l'Indo-ouest Pacifique ;
- son isolement.

Ces différents inventaires concernent :

Les communauté planctoniques

- L. Charpy *et al.* "Le picoplancton photosynthétique".
- Y. Bettarel "Les virus planctoniques du lagon".
- A. Couté *et al.* "Les micro-algues".
- M. Pagano "Le zooplancton".
- R. Garrouste & L. Cheng "Les punaises marines *Halobates*".

Les communautés de la pente externe et du platier

- C. Payri *et al.* "La flore marine du complexe récifal et quelques aspects de la biodiversité et de la géomorphologie marine de l'île".
- P. Béarez & B. Séret "Les poissons".
- J.-F. Flot & M. Adjeroud "Les coraux".
- J. Poupin *et al.* "Les crustacés, inventaire, écologie et zoogéographie (Decapoda, Stomatopoda)".
- K.-L. Kaiser "Les mollusques".
- F.-A. Solis-Marin & A. Laguarda Figueras "Les échinodermes".
- V. Solis-Weiss & P.-H. Alcántara "Les annélides polychètes de la cryptofaune benthique associée au corail mort".
- J.-L. d'Hondt "Les bryozoaires".

Le milieu terrestre

- A. Couté & R. Garrouste "Un état des lieux de la flore et de la végétation terrestres et dulçaquicoles".
- D.-D. Rousseau *et al.* "Existe-t-il un transport pollinique vers Clipperton ?".
- R. Garrouste & C. Hervé "La faune des insectes".
- C. Hervé & R. Garrouste "Les arachnides".
- J.-M. Bouchard & J. Poupin "Éléments d'écologie et nouveau recensement de la population du crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860 (Decapoda : Brachyura)".
- I. Ineich *et al.* "Les reptiles terrestres ou comment survivre en devenant vampires".
- H. Weimerskirch *et al.* "L'avifaune et l'écologie des oiseaux marins".

• O. Lorvelec & M. Pascal "Les vertébrés de Clipperton soumis à un siècle et demi de bouleversements écologiques".

Le lagon méromictique

Les caractéristiques actuelles du lagon et l'histoire de ses fermetures apparaissent dans l'article de L. Charpy *et al.* "Biogéochimie du lagon" et la comparaison avec l'océan avoisinant dans M. Rodier & L. Charpy "Contexte océanographique".
La biodiversité du plancton du lagon a été traitée conjointement avec celle de l'océan et pour les plantes dans le chapitre de A. Couté & R. Garrouste "Un état des lieux de la flore et de la végétation terrestres et dulçaquicoles".

La phosphatogénèse

Une mise à jour des informations concernant la phosphatogénèse, qui se déroule actuellement dans le lagon méromictique, apparaît dans le chapitre de F. Bourrouilh-Le Jan : "Évolution holocène, diagenèse carbonatée et sédimentation phosphatée".

Les ressources et l'avenir

L'histoire de Clipperton et notamment son rattachement à la France est décrite dans le chapitre de J.-L. Étienne "De la découverte de l'île de Clipperton à nos jours".
L'île de Clipperton offre à la France une zone économique exclusive (ZEE) dans un rayon de 360 km et un quota de pêche au thon dans le Pacifique est. L'objectif de cette expédition n'était pas l'évaluation des ressources de Clipperton. Cependant le chapitre de P. Béarez & B. Séret "Les poissons" fait un état des lieux de la population actuelle de requins. Le chapitre de A. Couté & R. Garrouste "Un état des lieux de la flore et de la végétation terrestres et dulçaquicole" montre l'état des cocoteraies. Le chapitre de L. Charpy *et al.* "Biogéochimie du lagon" dévoile les réelles teneurs en or et argent du lagon ainsi que la qualité de la lentille d'eau douce pour une éventuelle consommation.
Des propositions pour la gestion de Clipperton apparaissent dans le chapitre de J.-L. Étienne "De la découverte de l'île de Clipperton à nos jours", mais aussi dans plusieurs autres chapitres.

Bibliographie

GLYNN P.-W. (Ed.) 1996. – Coral reefs of the eastern Pacific. *Coral Reefs,* special issue 15(2), 147 p.

JOST C. 2005. – Bibliographie de l'île de Clipperton - Île de La Passion (1711-2005). *Journal de la Société des Océanistes* 120-121, année 2005-1/2 : 169-185.1

NACASS P. & PIQUENARD J.-P. 1983. – Clipperton, lointaine terre française et la météorologie. *Met-Mar* 121 : 41-46.

NIAUSSAT P.-M. 1986. – *Le lagon et l'atoll de Clipperton*. Académie des Sciences d'Outre-Mer, Institut du Pacifique, Paris, 189 p. (Travaux et Mémoires de l'Académie des Sciences d'Outre-Mer).

SACHET M.-H. 1962. – Monographie physique et biologique de l'île de Clipperton. *Annales de l'Institut Océanographique* 40(1), 107 p.

SNODGRASS R.-E. & HELLER E. 1902. – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. XI. The Birds of Clipperton and Cocos Islands. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 4, 520 p.

Expédition Clipperton (J.-L. ÉTIENNE)
Expédition Clipperton http://www.jeanlouisetienne.fr/clipperton/default.cfm.

L'île de la Passion alias Clipperton (C. Jost)
http://www.clipperton.fr/.

Proceedings of the Washington Academy of Sciences
http://www.woodenski.com/2neat/journals/washingtonacademy.htm#proc

Smithsonian Institution
http://libraries.luc.edu/documents/offers/060608-Smithsonian-Offer.xls

L'île



Photo: C. Fresser

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Origine

situation et traits morphologiques généraux de l'île

Jean Trichet

Résumé

L'atoll de Clipperton est un îlot singulier situé à environ 1 280 km de la côte ouest mexicaine. Un "rocher" trachytique émerge de 29 m au-dessus d'un lagon actuellement fermé et abritant une abondante biomasse de cyanobactéries dont la décomposition est responsable (à côté du confinement des eaux lagonaires profondes) du développement de conditions très réductrices. La profondeur maximale attestée des eaux lagonaires est de 45 m (94 m a été évoquée dans le passé pour le "trou sans fond"). Les eaux situées entre 0 et 12-15 m sont oxiques et suboxiques, les eaux comprises entre 12-15 m et le fond sont strictement anoxiques. Durant de longues périodes, un dépôt de guano d'origine aviaire s'est formé à la surface des calcaires récifaux superficiels et les a profondément altérés conduisant à la formation d'importantes quantités de phosphate de calcium, aujourd'hui presque totalement exploitées. Les flancs externe et interne de la couronne récifale portent un certain nombre de terrasses ayant enregistré des niveaux successifs de stabilité, respectivement, de l'océan et du lagon. Ces niveaux contiennent, très certainement, des informations précieuses sur l'histoire climatique et océanographique de l'environnement du récif de Clipperton.

Abstract

The atoll of Clipperton is located at about 1 280 km from the west Mexican coast. A trachytic body (the "rock"), 29 m high, is the only emerging remnant of the volcanic basement of the atoll. The lagoon, whose maximum depth is 45 m, is now closed. The upper water layer, which is 12-15 m deep, is weakly saline and allows an abundant biomass of cyanobacteria to grow. These cyanobacteria provide significant quantities of highly reducing, sulfur-rich organic sediments, in the deep parts of the lagoon. Avian guano, deposited since the Quaternary on the atoll's rim, have induced the alteration of the reef calcium carbonates into calcium phosphates. These deposits have been almost completely exhausted. The external and internal slopes of the reef body show several terraces demonstrating successive stability levels of the sea and lagoon, respectively. These terraces undoubtedly contain information relevant to the climatic and oceanographic history of the environment of Clipperton atoll.

L'ORIGINE ET LA SITUATION DE L'ÎLE DE CLIPPERTON

L'origine et la situation de l'île de Clipperton se comprennent dans le cadre de la géodynamique des plaques de l'océan Pacifique oriental (Fig. 4).

Clipperton est située à proximité de deux plaques, la plaque Pacifique, à l'ouest, et la plaque des Cocos, à l'est. Ces deux plaques sont séparées par la ride Est-Pacifique, ride majeure du fond de l'océan Pacifique, très décentrée par rapport à l'axe de cet océan et capturée, dans sa partie nord, sous le continent nord-américain où elle donne naissance au faisceau de failles de San Andreas dans le golfe de Californie. Son croisement avec la faille de Mendocino (Fig. 5) est responsable de l'intense sismicité du Nord de ce golfe.

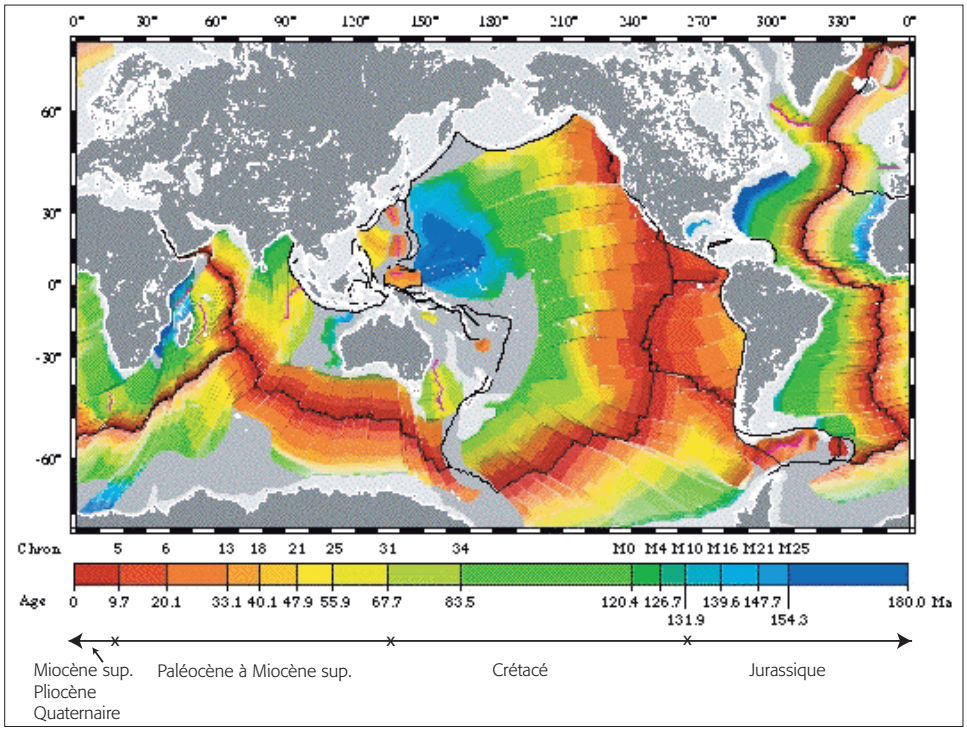


Figure 4 : zones isochrones du plancher de l'océan Pacifique. Müller *et al.* 1997. *Isochron zones in the Pacific ocean floor. Müller* et al. *1997*.

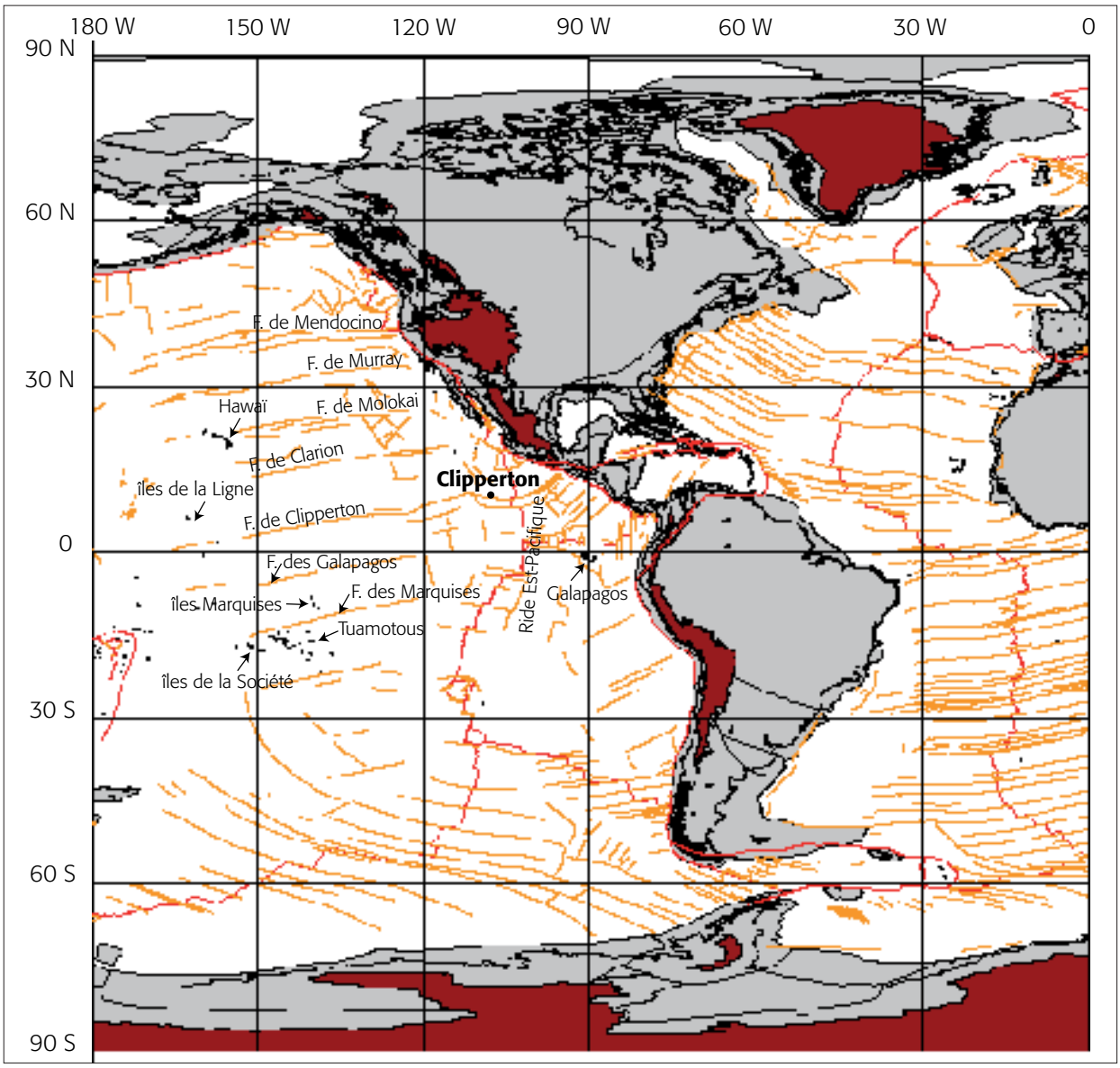


Figure 5 : carte des fractures sous-marines dans l'océan Pacifique central et oriental (et dans l'océan Atlantique pour comparaison). Schettino (2001) modifié.
Mapping of the sub-marine fractures in the central and oriental Pacific Ocean (as well as in the Atlantic Ocean, for comparison). Schettino (2001) modified.

Les basaltes, émis au droit de la ride Est-Pacifique sous l'effet de son ouverture, ont progressivement constitué le plancher de l'océan Pacifique. Leur age a été déterminé d'après les variations de l'orientation du champ magnétique enregistré par les minéraux magnétiques contenus dans ces basaltes. La figure 4 montre que l'immense plancher océanique du Pacifique est constitué de roches allant du Jurassique moyen à l'Actuel. Le volcan à l'origine de l'île de Clipperton appartient à une chaîne sous-marine jeune (Fig. 6), mise en place entre 4 et 11 millions d'années (Ma), c'est-à-dire soit au Pliocène (5,3-1,64 Ma) soit au Miocène supérieur (11-5,3 Ma). Interrogé, Nicolas Chamot-Rooke, chercheur au CNRS à l'École normale supérieure, a estimé cet âge à 9 ± 2 Ma (Manea *et al.* 2005).

L'île de Clipperton se trouve située sur l'une des failles transformantes[1] de la ride Est-Pacifique (Fig. 5). Ces failles se poursuivent sur plusieurs milliers de kilomètres. Elles naissent au droit de points de fragmentation des rides majeures, ici de la ride Est-Pacifique, et leur extension accompagne le déplacement de la plaque (Pacifique) vers l'ouest. On croise, du sud au nord (Fig. 5), les failles des Marquises, des Galapagos, de Clipperton, de Clarion, de Molokai, de Murray et de Mendocino.

En approchant de l'île de Clipperton (Fig. 6), on constate que la faille de Clipperton a décalé, sur une longueur de 85 km, deux éléments de la ride Est-Pacifique, jadis indivis. Ce segment de la faille de Clipperton, au droit de la zone de rupture de la grande ride active de l'Est-Pacifique, est, tout naturellement, une zone d'activité magmatique et sismique très active. Le déplacement à son endroit est de 11 cm/an. Des missions Sonar et Sea Beam (Gallo *et al.* 1986 ; Kastens & Ryan 1986) ont observé ce segment de faille avec détail et y ont photographié de beaux faciès de matériaux basaltiques (pillow-lavas, brèches basaltiques) ainsi que des biocénoses typiques des rides océaniques hydrothermales à des profondeurs comprises

1 - "transformant" signifie, dans le langage de la tectonique des plaques, "permettant", ou "accompagnant", le mouvement de deux parties d'une ride en train de s'éloigner.

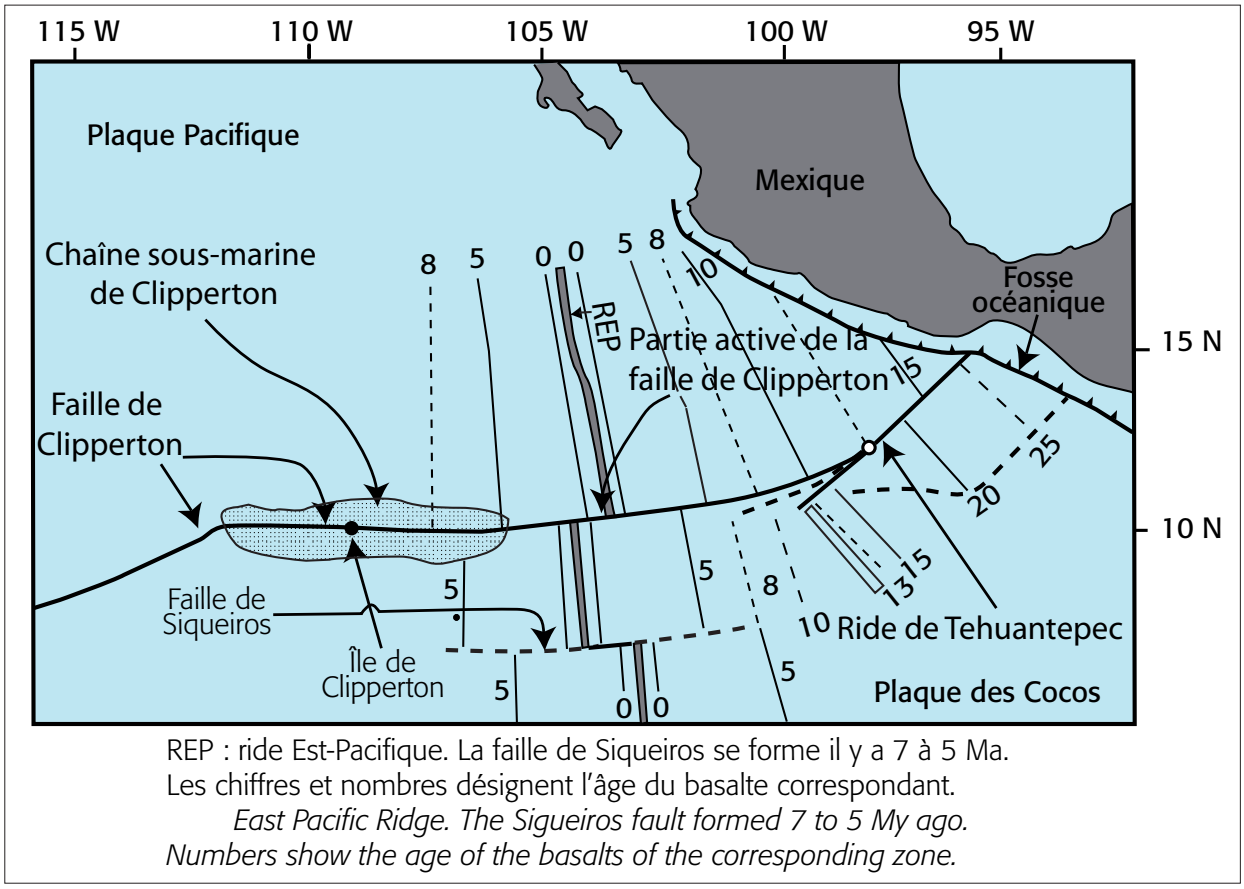


Figure 6 : les plaques et les failles (ride Est-Pacifique, failles transformantes) à l'ouest de l'Amérique centrale. Manea *et al.* (2005) modifié.
Oceanic plates and faults (East-Pacific ridge, transforming faults) west of Central America. Manea et al. *(2005) modified.*

entre 2600 et 3000 m (mollusques de grande taille, notamment du genre *Calyptogena*).

La figure 6 montre, à une échelle plus élevée que celle de la figure 5, la situation de la faille de Clipperton par rapport à la côte ouest-américaine et par rapport à la ride Est-Pacifique. À proximité de la côte mexicaine, la faille de Clipperton est tangente, cartographiquement, à une ancienne faille ayant valeur de faille transformante, la faille de Tehuantepec. Elle s'en éloigne plus à l'ouest, avant de croiser la ride Est-Pacifique. C'est à l'ouest de cette dernière que la faille de Clipperton porte la chaîne sous-marine de Clipperton, à laquelle appartient l'île de Clipperton (Manea *et al.* 2005).
Cette chaîne sous-marine ("seamount"), d'une longueur voisine de 600 km, est constituée d'un ensemble de monts sous-marins. Les îles océaniques, dans leur ensemble, ne sont en effet que de modestes émergences d'appareils volcaniques sous-marins épais de plusieurs milliers de mètres et occupant plusieurs milliers de kilomètres carrés de la surface du fond océanique. L'exemple le plus remarquable d'une telle chaîne est celui de Hawaï, dont la longueur atteint environ 3000 km, qui occupe une surface d'environ 600 000 km² au fond de l'océan et qui porte une dizaine d'îles émergées, dans l'ensemble petites, à l'exception de Hawaï, l'île de poupe, qui porte le volcan de Mauna Kea haut de 4532 m au-dessus du zéro marin. Les fosses océaniques proches de Hawaï étant profondes, de 4700 m au nord de la chaîne et de 5650 m au sud de celle-ci, le volcan du Mauna Kea atteint, au total, une dimension verticale voisine de 9500 m. L'île de Clipperton a des dimensions plus modestes. Elle est le sommet d'un édifice basaltique bordé par des fonds marins voisins de 4000 m de profondeur dans sa partie nord et de 3000 m dans sa partie sud. Sa dimension verticale est donc voisine de 3500 m. Il occupe environ 50 000 km² au fond de l'océan et porte une seule petite île océanique, Clipperton.

GRANDS TRAITS MORPHOLOGIQUES DE L'ÎLE

Le rocher

La roche constituant le "rocher" est, de façon inattendue, un trachyte à caractère rhyolitique (SiO_2 = 61-62 %; Lacroix 1906, 1939) et non un basalte. Cette roche, riche en feldspaths potassiques (phénocristaux et microlites) généralement altérés, contient des plagioclases également altérés. Les ferromagnésiens (pyroxènes, amphiboles) sont aussi altérés, en produits ferrugineux. Cette roche contient également de très nombreux zircons. Il s'agit donc d'un produit de différenciation alcaline d'un magma basaltique. Cette propriété et le caractère d'île intra-plaque de Clipperton rapprochent, a priori, le magmatisme qui lui a donné naissance du type OIB (*Ocean Island Basalt*), propre aux plaques océaniques. Mais le très petit nombre d'observations

pétrographiques et d'analyses chimiques réalisées sur ces trachytes et l'absence d'analyses réalisées sur les basaltes du socle de l'île ne peuvent permettre de retenir cette conclusion comme acquise.
Quelque soit le type génétique de ce basalte, la nature trachytique de la roche constituant le "rocher" a été à l'origine de la genèse de phosphates alumineux et calciques. L'île de Clipperton a, en effet, été le refuge d'innombrables oiseaux de mer qui y ont déposé des quantités considérables d'excréments (guano). Ces produits sont acides. Leur mise en solution libère des ions phosphatés acides résultant de la dissolution de phosphates de calcium présents dans les arêtes et les écailles de poissons. Le phosphore du guano correspond donc à du phosphore non absorbé par les oiseaux, en excès par rapport à leurs besoins en cet élément. Ce sont ces phosphates qui, en réagissant avec les calcaires récifaux de l'île, ont conduit à la formation des phosphates de calcium ayant constitué le gisement de phosphates exploité à la surface de l'île. Mais le guano d'oiseau contient, aux côtés de ces ions phosphates acides, bien d'autres espèces chimiques également acides, en particulier de l'acide nitrique ainsi qu'un grand nombre d'acides organiques (acides citrique, oxalique, malonique, malique…). Lorsque ce mélange d'acides entre en contact avec le trachyte du "rocher", les feldspaths alcalins et les plagioclases de celui-ci se révèlent très vulnérables vis à vis de ces acides. L'altération des feldspaths procède d'abord par acidolyse du minéral (destruction des liaisons Si-O-Al par les acides) puis par complexation (fixation d'un cation par plusieurs anions voisins) de l'aluminium ainsi libéré par les anions résultant de la dissociation des acides organiques. Cette complexation confère à l'aluminium une grande mobilité qui facilite sa réaction avec les ions phosphatés et le calcium, tous deux abondants dans le guano recouvrant le trachyte. Les feldspaths sont ainsi dissous peu à peu et laissent place à du phosphate de calcium et d'aluminium (Teall 1898 ; Lacroix 1906). Clipperton offre, à travers ces réactions, un modèle remarquable d'altération organo-minérale.

Le récif corallien

Le récif s'est installé sur le volcan lorsque la profondeur de celui-ci est devenue inférieure à une quarantaine de mètres ou peut-être lors d'une période d'émersion de celui-ci. L'âge de cette installation n'est pas encore connu par manque de carottages ayant atteint le contact récif/socle volcanique. Ces carottages feront également connaître l'épaisseur du récif ainsi que la nature minéralogique des roches qui le constituent (peut être des dolomies, aux côtés de carbonates calcitiques). Seuls sa surface émergée, son lagon et le haut de sa pente externe ont commencé à être explorés.

Sa surface

Elle a déjà perdu beaucoup des informations qu'elle a jadis portées sur l'origine et le faciès des assises phosphatées qui ont fait sa richesse économique. Il ne reste de ces niveaux que des débris de blocs entassés ou épars, ayant sans doute échappé à l'exportation. Il s'agit de blocs durs, très recristallisés et dont la genèse a dû mettre en œuvre, pendant de longues durées, des circulations de solutions chargées d'ions phosphates venus du guano sus-jacent. De telles réactions peuvent difficilement être envisagées en l'absence d'un couvert végétal et d'horizons pédologiques, sous lesquels la formation de croûtes phosphatées a été, par ailleurs, observée (sur l'atoll de Fangataufa par exemple, Trichet & Défarge 1995). Obermuller (1959) était arrivé au même point de vue en décrivant, à Clipperton, quelques sites ayant échappé à l'exploitation du phosphate et où s'observe la superposition, du haut vers le bas, de niveaux à gros éléments phosphatés intensément recristallisés surmontant un horizon de "carapace" plus poreuse et moins cimentée par le phosphate, reposant lui-même sur des agrégats coralliens bien reconnaissables et en proie à une phosphatisation commençante, c'est-à-dire, au total, un profil pédologique tronqué à son sommet. Certains éléments très recristallisés montrent d'ailleurs des perforations par des racines végétales (Obermuller 1959).

Le lagon

Le lagon actuel de l'île de Clipperton fournit un précieux exemple de bassin sédimentaire fermé et actif : eaux superficielles peu salées, croissance de biomasses importantes de cyanobactéries, absence de circulation des eaux entretenant leur stratification, disparition de l'oxygène dissous vers 15 m de profondeur permettant, à des profondeurs supérieures, le développement de bactéries réductrices du soufre (production d'acide sulfhydrique H_2S) et du carbone (production de méthane, CH_4). Cette organisation biogéochimique du lagon est décrite dans le chapitre "Biogéochimie du lagon".
Le lagon, fermé vraisemblablement sous l'effet d'un mouvement positif de son assise basaltique, ne l'a pas toujours été. En 1839, Sir Edward Belcher observe un lagon ouvert au niveau de deux passes (Belcher 1843). En 1858, le lieutenant de vaisseau Victor Le Coat de Kerveguen n'observe pas de passe mais signale le caractère salé de l'eau du lagon. En 1861, le lieutenant américain Griswold signale l'absence de passe et le caractère non salé et potable de l'eau du lagon (Pease 1866). Il semble donc que le lagon se soit fermé entre 1839 et 1858.

Circulation des eaux dans le corps récifal

La partie superficielle du récif, le lagon et l'océan sont liés dynamiquement par la circulation des eaux. En 1998, Anne-Marie Leclerc a modélisé, dans sa thèse, préparée au Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement à Saclay, la circulation des eaux au sein du récif de Clipperton. Elle a pris en compte, dans ce but, les températures à différentes profondeurs dans le récif (reposant sur des hypothèses concernant l'épaisseur de celui-ci : 200 m ou 400 m), la salinité de l'eau du lagon, la

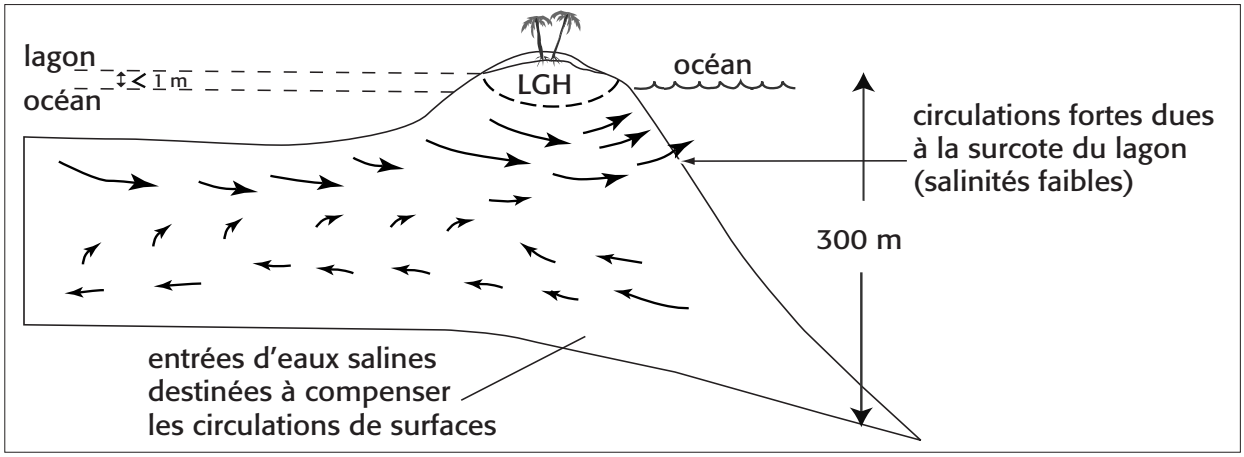


Figure 7 : coupe schématique du bord du récif de Clipperton. L'épaisseur de 300 m est arbitraire. La lentille de Ghyben-Herzberg (LGH) est constituée d'eau douce et repose en équilibre hydrostatique sur des eaux plus profondes et plus salées en provenance du lagon et d'éventuelles invasions marines. Leclerc (1998) modifié.

Schematic section of the edge of Clipperton reef. The 300 m thickness is arbitrary. The Gybhen-Herzberg lens (LGH) is non-marine, poorly saline water lying, in hydrostatic equilibrium, on deeper, more saline waters (waters issuing from lagoonal waters and marine invasions through the reef). Leclerc (1998) modified.

conductivité hydraulique des assises de contact du récif sur le substrat volcanique, l'ouverture ou la fermeture du lagon et les paramètres climatiques locaux (température, évaporation). La figure 7 illustre le modèle auquel ont conduit ces travaux.

••• Repères chronologiques de l'histoire du récif

Le haut de la pente externe du récif a été à nouveau exploré lors de l'expédition organisée par J.-L. Étienne en 2004-2005 (voir partie "Les communautés de la pentes externe et du platier"). Des bathygrammes réalisés, en 1996, par Glynn *et al.* ont montré, le long de cette pente et jusqu'à 200 m de profondeur environ, l'existence de niveaux de changement de pente du récif formant des terrasses "externes" (Fig. 8A). Des changements de même type ont été reconnus dans d'autres atolls et reflètent généralement la réaction des communautés coralliennes aux variations du niveau marin sous l'effet de changements climatiques (Bard *et al.* 1998). Mais ces variations peuvent aussi refléter des mouvements propres au plancher volcanique, une accélération de la subsidence, par exemple.

La formation de telles terrasses ayant généralement une valeur climatique d'intérêt global pour l'océan mondial dans son ensemble, leur datation à Clipperton, atoll isolé dans l'océan Pacifique oriental, revêtira un intérêt tout particulier. La connaissance de l'histoire de ces terrasses "externes" par rapport à l'édifice récifal pourrait bénéficier de celle de l'origine et de la datation des "gradins", intérieurs à la couronne récifale. Ces "gradins", regardant le lagon, ourlent avec délicatesse la partie intérieure de la couronne récifale émergée, en courbes presque concentriques (Fig. 8B ; Sachet 1962 ; Obermuller 1959 ; Bourrouilh-Le Jan *et al.* 1985, Fig. 2, pl. I, photo 3). Obermuller a décompté jusqu'à 8-10 de ces niveaux sur des sections radiales de la couronne récifale. Dès 1959 cet auteur les considérait comme des témoins de variations du niveau lagonaire. Il est très probable qu'ils le soient en effet. Dans cette éventualité, ils sont des témoins fragiles, car superficiels, des variations eustatiques et climatiques qu'a connues Clipperton. Peut-être correspondent-ils aussi à des périodes d'ouverture et de fermeture du lagon ? Il serait en tout cas bien fâcheux qu'ils disparaissent du fait de visiteurs insensibles à leur existence et à leur message. Leur histoire a recoupé, en particulier, celle des phosphates de l'île et toute perte d'information sur leur histoire diminuera l'espoir de comprendre celle des seconds.

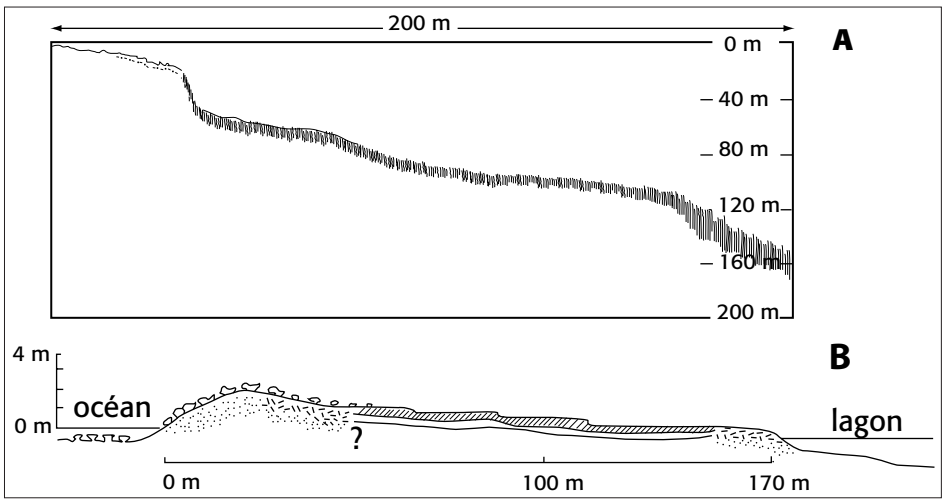


Figure 8 : **A**-coupe du sommet de la partie externe du récif de Clipperton. Transect 14 dans la carte de Glynn *et al.* (1996). **B**-coupe de la couronne émergée montrant quatre niveaux d'érosion faisant face au lagon. Obermuller (1959).

***A**-section of the upper part of the outer border of Clipperton atoll. Transect 14 in Glynn* et al. *(1996). **B**-section along a lagoonward radius of Clipperton atoll, showing four erosional terraces facing the lagoon. Obermuller (1959).*

Bibliographie

BARD E., ARNOLD M., HAMELIN B., TISNERAT-LABORDE N. & CABIOCH G. 1998. – Radiocarbon calibration by means of mass spectrometric $^{230}Th/^{234}U$ and ^{14}C ages of corals. An updated data base including samples from Barbados, Mururoa and Tahiti. *Radiocarbon* 40 : 1085-1092.

BELCHER E. 1843. – *Narrative of a voyage round the world, performed in Her Majesty's ship* Sulfur*, during the years 1836-1842*. Vol.1. Henry Colburn, London : 255-257.

BOURROUILH-LE JAN F., CARSIN J.-L., NIAUSSAT P.-M. & THOMMERET Y. 1985. – *Sédimentation phosphatée actuelle dans le lagon confiné de l'île de Clipperton (océan Pacifique). Datations, sédimentologie et géochimie*. Institut de géologie de Strasbourg, Strasbourg : 109-124. (Sciences Géologiques. Mémoire ; 77).

GALLO D.-G., FOX P.-J. & MACDONALD K.-C. 1986. – A Sea Beam Investigation of the Clipperton Transform Fault: The Morphotectonic Expression of a Fast Slipping Transform Boundary. *Journal of Geophysical Research* 91(B3) : 3455-3467.

GLYNN P.-W., VERON J.-E. & WELLINGTON G.-M. 1996. – Clipperton Atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs* 15(2) : 71-99.

KASTENS K.-A. & RYAN W.-B.-F. 1986. – Structural and Volcanic Expression of a Fast Slipping Ridge-Transform-Ridge-Plate Boundary: Sea MARC 1 and Photographic Surveys at the Clipperton Transform Fault. *Journal of Geophysical Research* 91(B3): 3469-3488.

LACROIX A. 1906. – Sur la transformation de roches volcaniques en phosphate d'alumine sous l'influence de produits d'origine physiologique. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences - série IIA - Science de la Terre et des Planètes* 143 : 661-664.

LACROIX A. 1939. – Clipperton, îles de Pâques et Pitcairn. Esquisse lithologique. *Annales de l'Institut Océanographique* 18(4), 42 p.

LECLERC A.-M. 1998. – *Modélisation des écoulements dans le milieu interstitiel corallien et quantification des échanges de matière avec l'environnement océanique*. Thèse de doctorat de l'École Nationale Supérieure des Mines de Paris, Paris, France, 199 p.

LE COAT DE KERVÉGUEN 1858. – *Rapport non publié, joint au dossier de revendication de Clipperton par la France, en 1912*. Service Hydrographique de la Marine.

MANEA M., MANEA V.-C., FERRARI L., KOSTOGLODOV V. & BANDY W.-L. 2005. – Tectonic evolution of the Tehuantepec Ridge. *Earth and Planetary Science Letters* 238(1-2) : 64-77.

MÜLLER D., ROEST W., ROYER J.-Y., GAHAGAN L. & SCLATER J. 1997. – Digital isochrons of the world's ocean floor. *Journal of Geophysical Research* 102(B2) : 3211-3214.

OBERMULLER A.-G. 1959. – Contribution à l'étude géologique et minérale de l'ile Clipperton (Polynésie Française), *in* AUBERT DE LA RÜE E. & OBERMULLER A.-G., *Recherche géologique et minérale en Polynésie française*. Inspection Générale des Mines et de la Géologie, Paris : 43-60, XI planches, 1 carte.

PEASE W.-H. 1866. – On the existence of an atoll near the west coast of America, and proof of its elevation. *Proceedings of the California Academy of Natural Sciences*, Vol.3, part III : 199-201.

SACHET M.-H. 1962. – Monographie physique et biologique de l'île de Clipperton. *Annales de l'Institut Océanographique* 40(1), 107 p.

SCHETTINO A. 2001. – *Plate Tectonic Modeling: Tools and Methods*. http://www.serg.unicam.it/Boundaries.html. : fig. 14.

TEALL J.-J. 1898. – A phosphatised trachyte from Clipperton Atoll. *Quarterly Journal of the Geological Society*, London 54 : 230-233.

TRICHET J. & DÉFARGE C. 1995. – Non-Biologically Supported Organomineralization. *Bulletin de l'Institut océanographique*, Monaco, n° spécial 14(2) : 203-236.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Évolution

holocène, diagenèse carbonatée et sédimentation phosphatée

Françoise G. Bourrouilh-Le Jan

Résumé

Le presqu'atoll de Clipperton correspond à l'émergence ponctuelle d'un volcan d'un jeune "plateau océanique" couronné par un massif de corail qui est sur-creusé actuellement par un lac méromictique aux eaux stratifiées. Dans ce lac méromictique aux eaux réductrices et anoxiques, se forme une boue phosphatée actuelle accompagnée d'une diagenèse carbonatée très précoce avec formation de kutnahorite et magnésite dans un environnement confiné extrême. Des études récentes de géologie de terrain, mais aussi d'observations satellitaires, ont montré que, dans la partie orientale du Pacifique au Quaternaire récent, le niveau de la mer a été plus haut que le niveau actuel et qu'il a baissé depuis quelques millénaires. Le lagon marin de l'atoll de Clipperton n'est plus alimenté en permanence par des échanges avec l'océan et le lac méromictique a définitivement remplacé le lagon marin, provoquant, depuis peu de temps, une diagenèse importante des sédiments avec précipitation de phosphate (apatite), magnésite et kutnahorite tandis que les minéraux issus de la biocénose récifale (aragonite et calcite) sont en voie de dissolution. Clipperton est le seul endroit au monde où du phosphate sédimentaire est en train de se former, d'où son très grand intérêt sédimentologique et géologique.

Abstract

The almost-atoll of Clipperton represents the emersion of a volcano belonging to a young oceanic plateau covered by a coral reef formation which is being carved out by the dissolving waters of a meromictic lake in which phosphate is forming in an anoxic and reducing H_2S-rich environment, and in which rare magnesium carbonates are forming through a very early carbonate diagenesis. New studies and satellite observations have shown that, in the Eastern Pacific, the sea level has lowered from few thousands years ago. The marine lagoon of the almost-atoll of Clipperton does not receive sea water permanently from the ocean and a meromictic lake has replaced the marine lagoon, provoking an important diagenesis with an unusual phosphate (apatite) precipitation and deposition of magnesite and kutnohorite, whereas the minerals coming from the reef biocenosis (aragonite and calcite) are being dissolved. Clipperton Island is the first and only known location in the world where natural phosphate is being formed, explaining its great sedimentological and geological interest.

INTRODUCTION

Morphologiquement dans la nomenclature récifale, Clipperton est connu comme un "presqu'atoll" par suite de la présence d'un petit affleurement de roche volcanique (trachyte : Lacroix 1906, 1939) sur la zone sud-est de la couronne récifale émergée. Sa position dans la ceinture équatoriale provoque une pluviosité très importante qui a eu pour effet de remplacer le lagon d'eau marine par un lac à eaux stratifiées ou lac méromictique (Niaussat 1978) où les coraux et mollusques lamellibranches d'âge holocène sont morts. Le presqu'atoll de Clipperton représente donc un stade actuel géologique et sédimentologique très important dans l'histoire et l'évolution des atolls et des plates-formes carbonatées en général.

La couronne corallienne de l'atoll de Clipperton ne doit donc pas être attaquée à la dynamite pour une éventuelle ouverture de passes, et ceci en dépit des nombreuses campagnes de presse (Le Monde 1986 et d'autres) qui apparaissent de temps en temps dans les médias, plaidant "en faveur d'installations éventuelles de prison ou d'usines". Après de telles annonces, j'avais officiellement demandé en 1986 la création d'une réserve ou d'un parc naturel sur l'île de Clipperton doté d'une protection totale, à l'exception de la présence de marégraphes et de stations automatiques de météorologie et de mesures de géophysique (Bourrouilh-Le Jan 1986) ; ce dispositif ne semble pas encore exister en 2008. Cette lettre de demande était accompagnée d'une publication personnelle qui venait de paraître, sur la découverte de phosphates insulaires actuels et en formation à Clipperton. Cette lettre atteignit bien le bureau concerné mais fut de peu d'effet à l'époque.

Les résultats présentés ici complètent ceux qui ont déjà été publiés par les chercheurs des missions Bougainville et Cousteau avec : Salvat & Erhardt (1970), Salvat & Salvat (1972), Niaussat (1978), Bourrouilh-Le Jan *et al.* (1985a, b, c), Carsin *et al.* (1985). Ils sont issus des échantillons recueillis lors de la mission Cousteau de 1980, complétés par des échantillons confiés par le Dr Niaussat quelques années après les missions Bougainville (1966 à 1969). Ils furent pour la plupart obtenus au laboratoire de Géologie historique de l'Université Pierre-et-Marie-Curie-Paris VI, sous la direction du professeur Gabriel Lucas.

ANOMALIES MAGNÉTIQUES ET ÉPAISSEUR DE LA COUVERTURE CARBONATÉE

Par suite des grandes difficultés d'abordage sur Clipperton, il a semblé judicieux d'effectuer le maximum d'observations scientifiques lorsque l'on pouvait bénéficier d'un abordage rapide et efficace, comme l'hydravion. C'est ce qui s'est passé avec les expéditions de la fondation Cousteau. C'est pourquoi, en dépit d'un programme consacré à la sédimentologie et à la diagenèse des carbonates, nous avons aussi élaboré un programme de recherche sur le magnétisme de Clipperton, avec un magnétomètre protonic Geometrics, en collaboration avec le laboratoire de Géophysique de Garchy et le BRGM (bureau des Recherches géologiques et minières, Orléans, France). La susceptibilité magnétique des différentes roches, tant sédimentaires que volcaniques, existant à Clipperton, a été mesurée :

- "rudstone" corallien (conglomérat corallien) avec ou sans ciment de phosphate : proche de zéro ;
- ponces flottées provenant des rides de tempête des plages : 1 à 2 10^{-6} u.e.m./cm^3 ;
- trachyte présentant une importante susceptibilité magnétique : entre 50 et 250 10^{-6} u.e.m./cm^3.

À ma demande, le programme fut conçu par des collègues géophysiciens pour essayer d'évaluer l'épaisseur de la formation carbonatée d'origine récifale à partir des données magnétiques mesurées sur tout l'atoll. Les résultats (Fig. 9) montrent qu'il existe un substratum profond beaucoup plus magnétique et que la couverture carbonatée présente des épaisseurs variables en fonction des différentes zones de l'atoll. L'épaisseur des carbonates récifaux est maximale avec 200 m dans la partie nord-ouest de l'atoll et s'amincit à 100 m dans le Sud-Est de l'atoll, là où les carbonates récifaux se sont formés autour et au contact du piton trachytique.

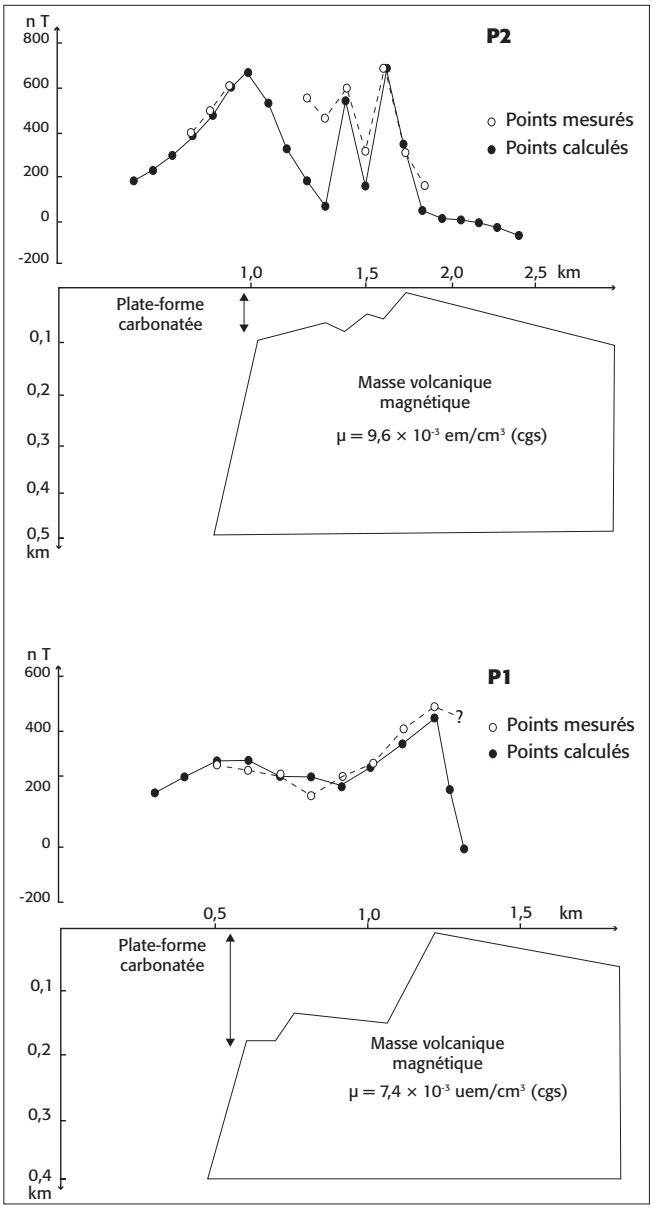


Figure 9 : évaluation de l'épaisseur de la formation carbonatée recouvrant le substratum volcanique d'après le calcul des anomalies magnétiques déduites des mesures du champ magnétique terrestre effectuées en 1980 (Bourrouilh-Le Jan *et al.* 1985a) : anomalies projetées le long des profils P1 et P2 localisés sur la figure 10. Les points de mesures ont été projetés sur chaque profil selon une direction parallèle à la direction supposée de l'anomalie (station de référence la plus proche de Clipperton : l'institut géophysique de Teoloyucan, Mexique, 90°W et 19°N).
Proposed models for the evaluation of the thickness of the carbonate reefal formation capping the volcanic masses. Magnetic anomalies inferred from 1980 magnetic field measurements (Bourrouilh-Le Jan et al. *1985a). The measured points have been plotted on each profile parallel to the supposed direction of the magnetic anomaly (reference station, 90°W and 19°N). Observed anomalies along profiles P1 and P2 plotted on figure 10.*

Pour expliquer les anomalies magnétiques mesurées (Bourrouilh-Le Jan *et al.* 1985a), il est nécessaire de supposer une valeur de susceptibilité magnétique beaucoup plus importante, de 30 à 40 fois supérieure à celle

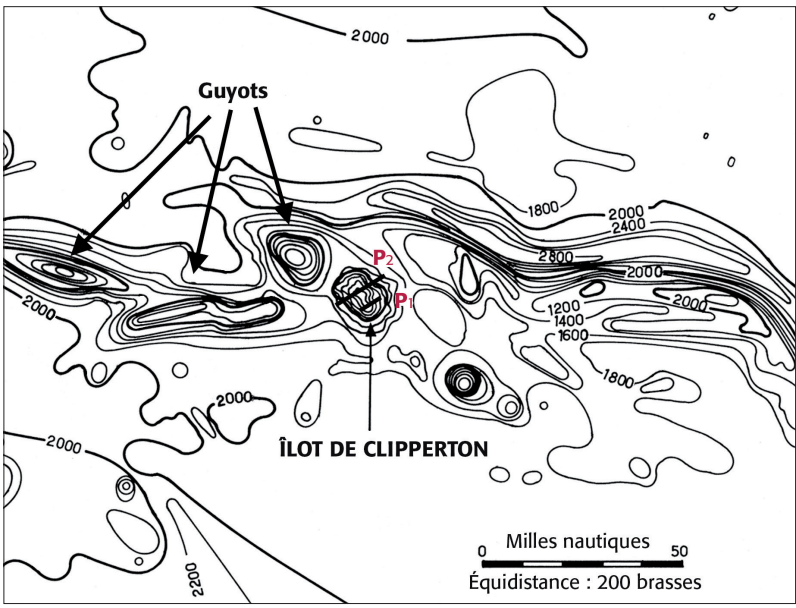


Figure 10 : topographie sous-marine de la zone de l'îlot de Clipperton, d'après Menard & Fisher (1958), révélant les alignements volcaniques de guyots dont Clipperton fait partie et qui surmontent une plaine abyssale de 3 660 m de profondeur (bathymétrie en brasses, une brasse équivalant à 1,83 m). P1 et P2 représentent la localisation des profils magnétiques de la figure 9.
Submarine topography of Clipperton Island area, from Menard & Fisher (1958), showing alignments of volcanic guyots, including Clipperton, dominating a 3 660 m deep abyssal plain, bathymetry in fathoms. P1 and P2 are the two magnetic profiles shown on figure 9.

mesurée du trachyte. Ainsi, profondément enfouies sous l'îlot de Clipperton, existent d'autres formations rocheuses d'origine endogène, avec une susceptibilité magnétique beaucoup plus importante et de composition chimique certainement moins acide et donc plus basique, confirmant bien la présence d'un plateau océanique. Il pourrait ainsi s'agir de péridotites comme les études géophysiques l'ont montré pour le plateau océanique des Tuamotu (Talandier & Okal 1987).

Quant à la topographie sous-marine, l'interprétation des anomalies magnétiques mesurées montre l'existence de corps magnétiques avec une pente forte vers l'ouest et le sud-ouest, conformément aux travaux de Menard & Fisher (1958), où Clipperton apparaît comme un cône isolé, dominant une plaine abyssale profonde de 3 500 m. Ce cône est prolongé par plusieurs guyots, en direction du nord-nord-ouest, qui, par définition, n'atteignent pas la surface (Fig. 10).

VARIATIONS HOLOCÈNES DU NIVEAU DE LA MER DANS LE PACIFIQUE ORIENTAL ET ARRÊT DU FONCTIONNEMENT DE L' "USINE À CARBONATES" DU LAGON

Le lagon a été remplacé ou rempli par un lac méromictique en lieu et place d'eau de mer comme l'ont très bien montré les campagnes Bougainville (Niaussat 1978). L'ensemble des faunes et flores d'origine marine du lagon sont donc à l'heure actuelle toutes mortes et en voie de fossilisation, avec les *alea* que peuvent présenter de tels processus.

La biocénose récifale morte du lagon est formée de gigantesques tables sous-marines de coraux du genre *Porites*, l'une d'elles en particulier entoure le bassin le plus profond de l'atoll appelé le "trou sans fond" selon la dénomination française de la marine pour un bassin dont la profondeur est difficile à déterminer, mais qui fut explorée et mesurée lors des expéditions de la fondation Cousteau. À partir de nos échantillons, dont la localisation est indiquée sur la figure 11, quatre espèces coralliennes fossiles ont été reconnues : *Porites solida* (stations 288, 225, 429, 221), *Porites tenuis* (stations 394, 214, 459, 364) (Fig. 12A-B), *Pocillopora damicornis* (stations 57, 431, 341) et *Astrocoenia* sp. (station 394b). *Porites solida* présente des anomalies dans le dessin des septes et *Astrocoenia* n'est connu que dans l'océan Atlantique. Dans les autres bassins, de 5 à 12 m de profondeur, le plancher sous-aquatique du lagon est jonché de grandes coquilles de lamellibranches morts, parmi elles, quelques *Spondylus hawaiensis*, *Chama squamuligera rubropicta*, *Picnodonta hyotis*, *Pinna rugosa*, *Codakia thaanumi*, *Codakia distinguenda*, etc. (Salvat & Salvat 1972 ; Niaussat 1978 ; Bourrouilh-Le Jan *et al.* 1985b).
L'observation, sur le plancher du lagon, des massifs coralliens morts est importante car certains sont complètement attaqués et perforés par des lamellibranches du genre *Lithophaga* qui ont quelquefois complètement remplacé les coraux *Porites* (Fig. 12A-B). Cette observation démontre qu'une longue période de temps s'est écoulée entre la fin d'un lagon véritablement marin et le lac méromictique actuel. Cette période peut avoir duré plusieurs centaines d'années, permettant aux lamellibranches *Lithophaga* de survivre et d'envahir presque tous les *Porites* du lagon. Entre la phase marine du lagon et la phase du lac méromictique actuel, le lagon de Clipperton est passé par une phase margino-littorale à salinités et températures variables, d'une durée de plusieurs centaines d'années.
Les coquilles de *Lithophaga* ont piégé des carbonates d'origine pélagique au cours de leur croissance dans le corail. L'observation au MEB a permis de reconnaître des coccolithes, ce qui constitue une nouvelle preuve de l'entrée d'eau océanique dans le lagon pendant la vie des *Lithophaga*. Ont été identifiés les coccolithes suivants : *Gephyrocapsa oceanica* et *Syracosphaera* sp. (Fig. 12C-D).
Les datations par le ^{14}C sur les *Porites* donnent comme âge le plus reculé 2 850 ± 80 ans BP (Bourrouilh-Le Jan

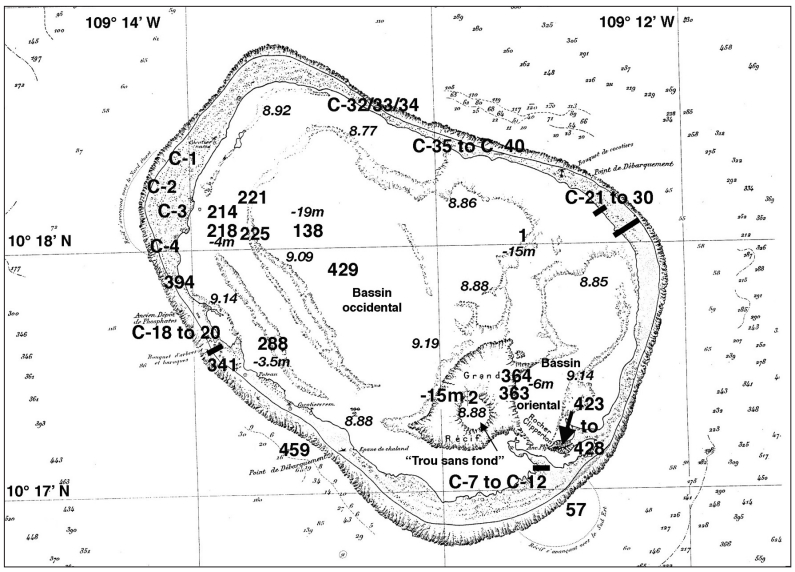


Figure 11 : carte détaillée de l'îlot de Clipperton d'après le service hydrogaphique de la Marine française n° 5825, sur laquelle sont reportées la localisation et la profondeur en mètres (en italique) des échantillons géologiques (coquilles, coraux, sables et roches, sédimentaires ou trachyte) rapportés par les différentes missions Bougainville et Cousteau. Le pH des eaux de surface du lac méromictique de Clipperton mesuré par Taxit en mars 1980 est aussi indiqué en italique.
Map of Clipperton Island from the Hydrographic Service of the French Navy (map n° 5825, depths in metres). The localisation (with their depth in metres in italics) of geological samples (shells, corals, sands, sedimentary rocks or trachyte) from the different Bougainville Missions and Cousteau Expedition are indicated on the map. The pH of the surface waters of the Clipperton meromictic lake measured by Taxit in March 1980 are in italics too.

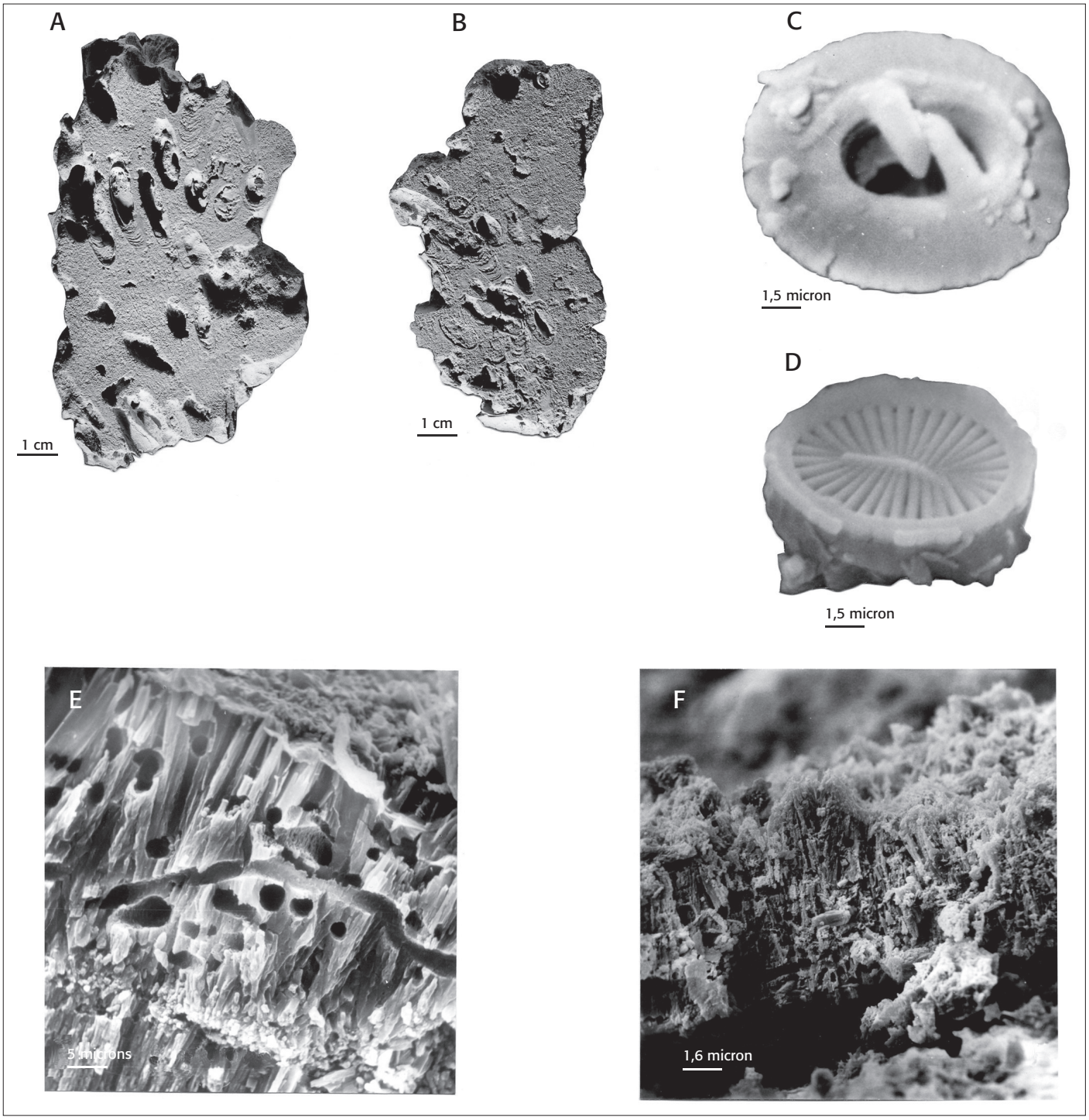


Figure 12 : **A** et **B** : massifs coralliens de l'ancien lagon, après section verticale, montrant des *Porites* profondément attaqués et cariés par le lamellibranche *Lithophaga hanckocki* (n° 363a et 2c). Ils ont été cariés pendant la période transitoire margino-littorale entre un stade lagon marin vrai, permettant la croissance corallienne jusqu'à 2 850 ans BP environ, et le stade actuel de lac méromictique. Remarquer la grande densité de *Lithophaga* et leur empilement dans la cavité qu'ils ont creusée à l'intérieur du polypiérite de *Porites*. **C** et **D** : coccolithes piégés dans la boue carbonatée située entre les coquilles successives de *Lithophaga*. **C** : face distale de *Gephyrocapsa oceanica*. **D** : face proximale de *Syracosphaera* sp. **E** et **F** : dissolution et dégradation ou grignotage biologique par des micro-organismes (bactéries, cyanobactéries, levures, etc.) de coquilles datées de *Lithophaga* provenant des précédents coraux *Porites* A et B (électronographies au microscope électronique à balayage du Laboratoire de Géologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris).
***A** and **B**: vertically cut coral heads, from Clipperton lagoon, showing* Porites *deeply attacked by* Lithophaga hanckocki *(n° 363a and 2c) during the transitional period between a true marine lagoon allowing coral growth (roughly until 2 850 yrs BP) and the modern meromictic lake. Notice the great density of Lithophaga and their stacking in the cavity that they have created inside the Porites skeleton. **C** and **D**: Coccoliths trapped in the carbonate mud between the successive* Lithophaga *shells. **C**: distal face of* Gephyrocapsa oceanica*, **D**: proximal face of* Syracosphaera *sp. **E** and **F**: solution and biological degradation by micro-organisms (bacteria, cyanobacteria, fungus, etc.) of Holocene-dated* Lithophaga *shells coming from the previous* Porites *coral A and B (SEM micrographs from the electron microscope of the National Museum of Natural History, Paris).*

et al. 1985c). Le tableau I rassemble toutes les datations obtenues, et non encore publiées, sur les échantillons de Clipperton avec la nature de l'échantillon, l'âge BP, les laboratoires, les numéro de laboratoire, etc. La date de 2850 ±80 ans BP peut être interprétée comme marquant le début de la fermeture du lagon marin de Clipperton. Il est intéressant de noter que la même date a été obtenue pour la fermeture du lagon

de l'atoll de Washington (îles de la Ligne,Pacifique central, Carre comm. pers.).
Si nous comparons ces datations ^{14}C avec les autres datations obtenues dans l'archipel des Tuamotu, nous avons prouvé que, à Mataïva, des coraux intacts, en position de vie et datés de 4800 ans BP (Bourrouilh-Le Jan 1990, 1996) se trouvent fossilisés sous une accumulation épaisse de *beach rocks*. À Rangiroa, des *Porites* en place à +1,5 m d'altitude ont donné les mêmes résultats. Ces atolls montrent donc des traces d'un niveau de la mer supérieur à l'actuel à la même date qu'à Clipperton (Fig. 13). À 2850 ± 80 ans BP, le niveau de la mer semble avoir été 2 m plus haut que le niveau actuel. D'après l'étude stéréoscopiques des photographies aériennes verticales (Institut géographique national) de Clipperton, le lagon de Clipperton a possédé plusieurs entrées d'eau marine (*hoa* et/ou passes), plus précisément dans la zone nord-est et sud-est du lagon. Alors que le niveau de la mer baissait, les apports sédimentaires, en provenance du récif externe (l'usine à carbonates externe) continuaient à s'accumuler sur la couronne de l'atoll et ont progressivement comblé et fermé ce ou ces *hoa* ou passes, de sorte qu'à 650 ± 60 ans BP les *Lithophaga* et les grandes *Pinna* proliféraient dans un environnement devenu margino-littoral saumâtre. Le niveau de la mer a continué à baisser doucement tandis que l'apport sédimentaire corallien en provenance de la biocénose du récif externe continuait à s'accumuler sur la couronne récifale. Ces processus sédimentaires ont abouti au modèle actuel et à la géomorphologie actuelle avec un lagon clos dont l'eau marine est remplacée par un lac stratifié méromictique par suite d'une pluviosité équatoriale bien supérieure à l'évaporation.

Ces résultats sur les coraux et les lamellibranches du lagon sont confirmés par l'étude des microfaunes. Neuf échantillons de sables intertidaux et subtidaux du lagon ont été sélectionnés pour l'identification des foraminifères. Ils montrent, eux aussi, un mélange de microfaunes d'origine marine vraie, sténohalines, apportées par les tempêtes, avec des microfaunes eurhyalines margino-littorales indiquant des variations de salinités avec des valeurs cycliques fortes ou faibles, provenant de l'ancien lagon. Quelques oogones de charophytes et des ostracodes ont aussi été identifiés (Lévy comm. pers.). Ainsi la fermeture du lagon du presqu'atoll de Clipperton pourrait être due à un abaissement du niveau de la mer dans le Pacifique oriental. Les observations satellitaires (Chen *et al*. 1998 ; Cazenave 1999 ; Minster *et al*. 1999) qui indiquent un abaissement du niveau marin dans le Pacifique oriental et une montée du niveau marin dans le Pacifique occidental semblent bien confirmer cette hypothèse.

Tableau I : résultats de l'ensemble des datations au ^{14}C effectuées sur des échantillons de Clipperton. **na** : non analysé. ***** : non significatif car 100 % de calcite, selon le laboratoire. **LMC** : calcite peu magnésienne.
^{14}C results for Clipperton Island samples. ***na****: not analysed.* *******: not significative because 100 % calcite, according to the laboratory.* ***LMC****: Low Magnesian Calcite.*

Échantillon N°	Profondeur du prélèvement	N° du laboratoire	Laboratoire	% aragonite	% Calcite LMC	Date en années BP	$\delta^{13}C$ PDB ‰	Nature de l'échantillon
C-27b-80	Intertidal. Boue du lagon, + 2 m	Ly-3114	Université Lyon 1	na	na	770 ± 130	-0,48 ± 0,05	Sediment carotte
218	-15 m		Université Paris VI	na	na	2380 ± 180	na	Lamellibr. : *Spondylus*
1-2-69	-15 m	MC-2577	Monaco Centre Sc.	0	100	280 ± 80*	na	Lamellibr. : *Picnodonta*
221	-15 m	MC-2578	Monaco Centre Sc.	98	2	2850 ± 80	na	Corail : *Porites*
429c	-22 m	MC-2580	Monaco Centre Sc.	100	0	2,3 % modern	na	Annélides
363-a	-6 m	MC-2581	Monaco Centre Sc.	100	0	370 ± 60	na	Corail : *Porites*
C-2-69	-30 m	MC-2582	Monaco Centre Sc.	0	100	650 ± 60*	na	Lamellibr. : *Picnodonta*

LA TOUJOURS ACTIVE "USINE À CARBONATES" : LES PENTES EXTERNES DE L'ATOLL

La sédimentologie des carbonates peu profonds (Milliman 1974) montre qu'ils sont élaborés par des biocénoses spécifiques que sont les biocénoses coralliennes et les biocénoses à algues calcaires vertes et/ou rouges. Ces deux types de biocénoses sont étroitement liées à la photosynthèse, donc à la lumière et donc à une bathymétrie qui n'excède pas les 100 m au maximum. La lumière est absorbée soit par les chloroplastes présents dans leurs cellules, soit par des organismes symbiotiques chorophylliens comme

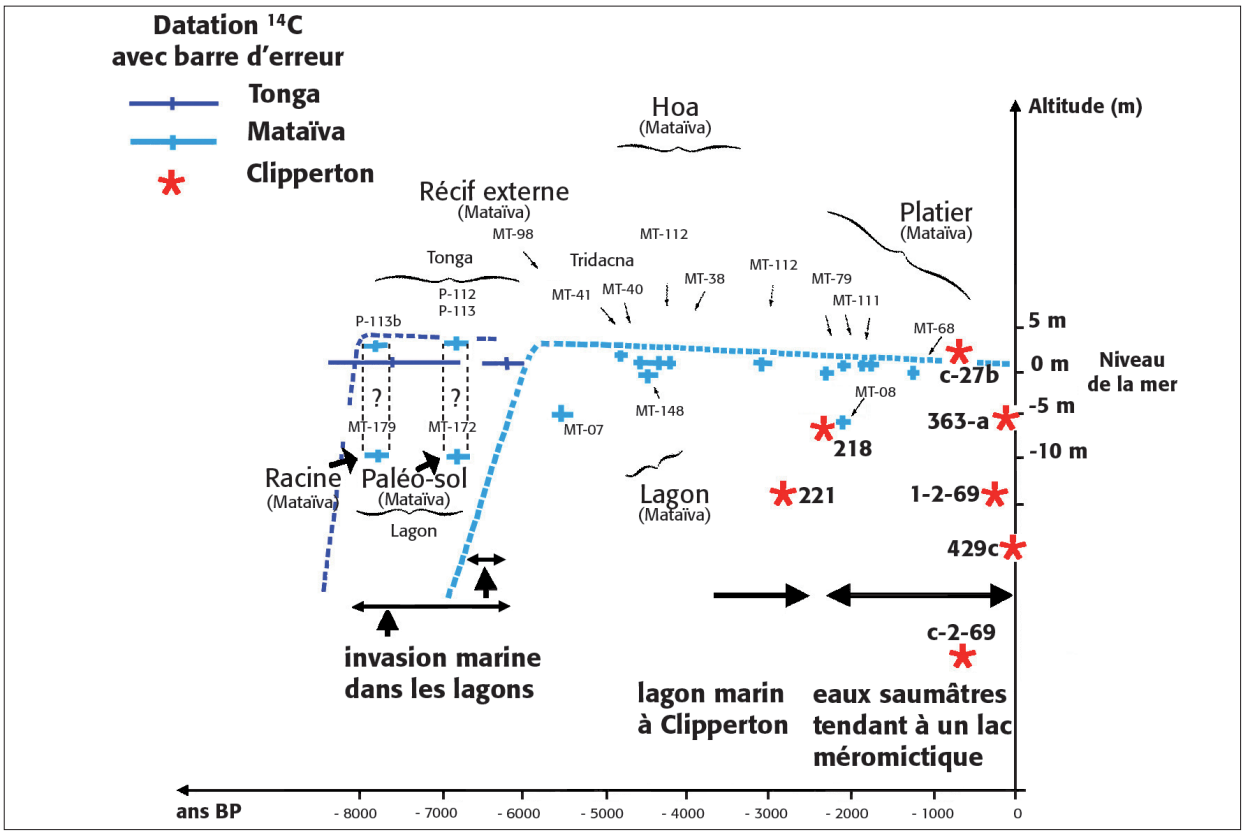


Figure 13 : position des datations ¹⁴C, faites sur des échantillons de Clipperton (en rouge), sur les courbes eustatiques du niveau de la mer obtenues pour les Tuamotu (Polynésie française) et Tonga (Centre Sud Pacifique). En abscisse : les âges conventionnels BP. En ordonnées : les altitudes respectives des échantillons (coraux, fragments végétaux continentaux ou lamellibranches). Les courbes en tirets turquoise de l'atoll de Mataïva et en tirets bleu foncé de Tongatabu (Archipel des Tonga) indiquent un niveau de la mer supérieur à l'actuel entre 8000 et 5500 ans BP dans le Pacifique tropical, d'origine tectonique (Tonga) ou eustatique (Mataïva). Après le pic atteint par ce haut niveau marin autour de +2 m à +3 m, une descente lente et asymptotique au niveau 0 actuel s'est produite. Cette confrontation permet de mettre en évidence la période pendant laquelle le lagon marin de Clipperton a commencé à devenir margino-littoral avant de devenir un lac stratifié méromictique. Pour plus de précision sur les courbes des Tuamotu, voir Bourrouilh-Le Jan 1990, 1996, modifié. Résultats confirmés par les observations satellitaires (Chen *et al.* 1998 ; Cazenave 1999 ; Minster *et al.* 1999).

Sea level curves from Tuamotu (French Polynesia) and Tonga (Center South Pacific), comparison with Clipperton ¹⁴C results. The turquoise coloured dotted line of Mataïva atoll and the blue dotted line of Tongatabu (Tonga Islands) indicate an eustatic (Mataïva) and tectonic (Tonga) high sea level between 8000 and 5500 years BP, . Following the peak reached by this highstand around +2 to +3 m, a slow asymptotic sea-level fall reaches the present-day zero level. This collation shows the period from which the marine lagoon of Clipperton started to become brackish before becoming a stratified meromictic lake. For more precisions on the Tuamotu ¹⁴C curves, see Bourrouilh-Le Jan 1990, 1996 modified ; results confirmed by satellite observations (Chen et al. *1998 ; Cazenave 1999 ; Minster* et al. *1999).*

les zooxanthelles, identifiées maintenant comme des Dinophyceae, et qui sont présents dans les tissus des coraux du récif. Un récif est donc considéré, géologiquement parlant, comme une usine à carbonates qui élabore environ 80 à 95 % d'aragonite, à 8000 ppm de Sr, et 20 à 5 % de calcite très magnésienne, à 15 % de Mg, grâce au fonctionnement symbiotique de l'ensemble de la biocénose corallienne (Bourrouilh-Le Jan 1994). La "fenêtre à carbonates" s'étend jusqu'à 60 m et même 100 m de profondeur à partir de la surface de l'eau dans le lagon et sur les pentes externes des atolls. Ces caractéristiques leur ont valu le terme d' "usines à carbonates".

Formation de levées de blocailles coralliennes et de conglomérats coralliens ("*rudstone*")

Pour Clipperton, l'usine à carbonates se localise maintenant exclusivement sur les pentes externes de l'atoll qui fournissent une très grande quantité de blocailles coralliennes accumulées sous forme de levées parallèles à la côte. Leur composition est monospécifique car exclusivement faite de fragments décimétriques de *Pocillopora* (Fig. 14). Ces levées sont d'un blanc éblouissant pour les plus récentes, puis deviennent gris clair et de plus en plus foncées avec le temps. Elles sont particulièrement importantes près et autour du rocher de trachyte sur la côte sud-est. Leur présence pourrait indiquer la localisation d'anciennes passes ou d'anciens *hoa*, terme polynésien indiquant le passage d'eau de mer à marée haute, de l'océan vers le lagon et utilisés par les piroguiers polynésiens pour pénétrer dans le lagon. Dans cette zone s'observent en effet sur une même verticale (observation stéréoscopique des photographies aériennes de l'IGN) l'accumulation de levées d'abord perpendiculaires à la côte et très noires recouvertes par d'autres levées obliques grises et enfin les levées actuelles blanches parallèles à la côte moderne (Fig. 14).

Formations sableuses et grès de plage ("*grainstone*" et "*beachrocks*")

La présence de deltas sableux carbonatés dans le lagon est observable sur la côte nord-nord-est (Fig. 15), démontrant l'arrivée, depuis l'extérieur de l'île, de particules marines carbonatées sur cette zone interne de l'atoll. Provenant du récif externe, des plages de sable



Figure 14 : l'îlot de Clipperton en mars 1980. Levées sédimentaires ou cordons de blocailles coralliennes : fragments décimétriques de coraux *Pocillopora*, parallèles à la côte et que l'on peut suivre sur les photographies aériennes verticales en noir et blanc de Clipperton prises en 1929 par l'IGN. Ici le long de la côte océanique, d'un blanc éblouissant, et recouvrant le substrat induré rocheux gris de la couronne atollienne qui lui est fait d'un conglomérat récifal à ciment de phosphate. Près du rocher trachytique (au milieu de la photographie), ces cordons recouvrent des levées anciennes grises et plus anciennes encore noires, d'orientation NW-SE. Photographie aérienne oblique prise à partir de l'hélicoptère de la fondation Cousteau.
Clipperton Island in March 1980 : Pocillopora *fragmented* levées *along the oceanic coast of Clipperton ; these* levées *can be traced on the vertical aerial photographs in black and white, taken by the French National Geographic Institute (IGN) in 1929. The bright white modern levees cover the grey coral rudstone of the atoll crown and, near the trachyte peak (in the middle of the photograph), grey and black NW-SE old* levées*. Side view from the Cousteau Foundation helicopter.*

peuvent aussi exister dans les zones est et nord de l'atoll ; leurs composants sont en général poussés par le vent et forment des atterrissements sableux dans le lagon (Fig. 15). Ils contribuent à la formation de plages lagonnaires, et sont mélangés à une boue phosphatée (Fig. 16). La très faible altitude de la couronne de l'atoll permet encore maintenant, l'entrée d'eaux marines lors de grandes marées ou de tempêtes ; ce phénomène a été observé par de nombreux témoins des différentes missions, plus spécialement au nord-nord-est de l'atoll où l'eau océanique parvient à franchir trois à quatre barres de grès de plage maintenant visibles.



Figure 15 : sables marins carbonatés apportés depuis l'océan par des tempêtes et en voie d'invasion dans le lagon où ces bioclastes vont être dissous, zone NNE de l'atoll (photographique aérienne oblique à partir de l'hélicoptère de la fondation Cousteau).
Oceanic marine carbonate sand brought in by tempests and penetrating inside the lagoon where these bioclasts are dissolved, NNE area of the atoll (side view from the Cousteau foundation helicopter).



Figure 16 : site de dépôt des boues riches en phosphates de néogenèse, le long des baies lagonnaires E et SE du lac méromictique de Clipperton. Elles sont mélangées à des bioclastes marins calcaires et remaniées par des crabes et des lombrics (ceux-ci ont été importés dans l'atoll suite aux missions Bougainville). Notez les nuages noirs d'orages et de fortes pluies en pleine saison dite sèche (mars 1980).
Depostion area of the phosphate muds on the E and SE shore of the Clipperton meromictic lake. They are mixed with marine calcareous bioclasts and are reworked by crabs and earthworms (which were imported at the time of the Bougainville Missions). Note the black clouds and future heavy rains despite the dry season (march 1980).

LES PARAMÈTRES PHYSICO-CHIMIQUES DE LA SÉDIMENTATION PHOSPHATÉE : LE LAC MÉROMICTIQUE DE CLIPPERTON

Depuis 3 000 ans BP, l'abaissement du niveau de la mer dans le Pacifique oriental a donc permis la transformation du lagon marin de Clipperton en un lac, par suite de sa position géographique (10° 18' de latitude nord). Clipperton reçoit des pluies équatoriales, faciles à observer lors d'un séjour sur l'île (Fig. 16 ; Fig. 17). La pluviosité est supérieure à l'évaporation et les dix premiers mètres du lagon ont donc une salinité comprise entre 4 et 5 g/l, une température de 28° C à 29° C, un taux d'oxygène dissous de 4 à 5 ml/l et un pH voisin de 9 (Fig. 17). Mais ces paramètres physico-chimiques changent brutalement au-delà de 10 m de profondeur dans les bassins occidental et oriental du lagon ainsi que dans le "trou sans fond". À cette profondeur, le pH de l'eau du lagon chute brutalement de 9 à 6,5, la température de 29 à 27°4 C et l'oxygène dissous disparaît au profit de H_2S (75 ml/l), par exemple dans le "trou sans fond", transformant le lagon en un piège mortel pour tout organisme vivant et, tout spécialement, les plongeurs (700 fois la dose léthale pour l'homme, Bourrouilh-Le Jan 1988 ; instructions nautiques de la Marine nationale). Certains plongeurs de l'équipe Cousteau ont en effet subi une intoxication subaiguë par diffusion d'hydrogène sulfuré à travers le masque, avec des picotements au niveau des yeux (mites), larmoiement et érosion cornéenne ponctiforme (Carsin 1980). Les eaux du "trou sans fond" ainsi que celles du bassin oriental (Fig. 17A) appartiennent au type méromictique euxinique. Comme la production de matière organique est supérieure à sa destruction et à sa consommation, les eaux s'enrichissent toujours plus en matière organique et l'ensemble tend à l'eutrophisation (Carsin *et al*. 1985). Cette matière organique tend à s'accumuler dans le "trou sans fond" où elle forme un profond et épais bouchon muqueux très dense que les plombs de sonde n'arrivaient pas à traverser lors des explorations antérieures à 1976 et à la mission Cousteau. Cette situation d'eutrophisation n'est pas souvent représentée aussi simplement qu'elle l'est à Clipperton. Phénomène excessivement rare sur Terre, il a été décrit dans la mer Noire ou Pont Euxin dans l'Antiquité, ce qui a donné le terme "euxinique" qui caractérise cet environnement.

Avec les particules carbonatées sableuses, évoquées précédemment, arrivent aussi, dans ce lac méromictique, des poissons, larves, etc., et plus généralement tous les organismes benthiques non-sessiles ou planctoniques, adultes ou larvaires, vivants à l'extérieur de l'île, inféodés au récif ou pélagiques. Des volumes d'eaux océaniques sont, eux aussi, piégés et plongent aussitôt sous les eaux douces par suite de leurs différentes densités. Deux lentilles d'eaux salées ont été ainsi mises en évidence au sein même du lac par Niaussat et son équipe (Fig. 17A). Quant aux organismes marins, ils survivent pendant un court laps de temps et sont rapidement tués (Niaussat comm. pers.) par l'absence d'oxygène dans la partie la plus profonde des différents bassins du lagon et surtout par la présence d'H_2S. Ils constitueront d'excellents fossiles pour les temps futurs.

Dans les zones les moins profondes du lagon, de nombreuses algues vertes et des plantes supérieures d'eaux douces ont été décrites (Niaussat 1978), parmi elles se trouvent : cyanobactéries, diatomées, dinoflagellés (Dinophyceae) et chlorophytes. On y trouve aussi du zooplancton : copépodes, ostracodes et larves de décapodes (Taxit 1980 ; Taxit 1981). Le lac méromictique de Clipperton est aussi très riche en bactéries Gram+ et Gram-, aérobies et anaérobies, protéolytiques, glucidolytiques et réductrices. Aucune bactérie halophyte n'a été trouvée, confirmant bien la tendance lacustre. La microbiologie des eaux et des sédiments du lagon

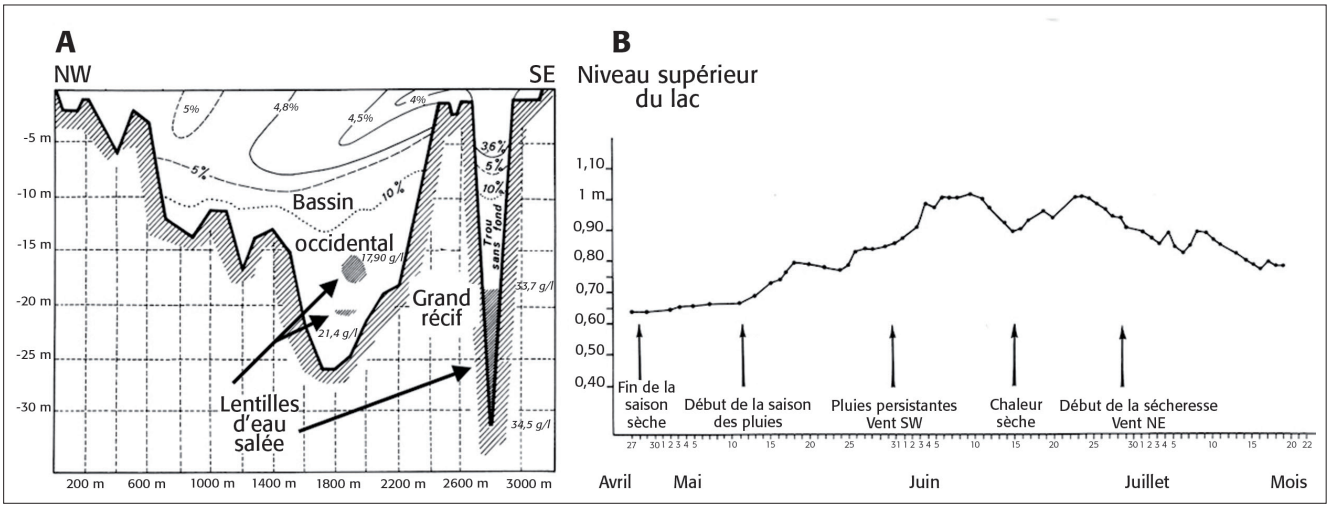


Figure 17 : **A** : coupe bathymétrique du lac méromictique de l'île de Clipperton montrant les courbes isohalines et la présence de lentilles profondes salées, piégées à l'intérieur du lac. **B** : variations du niveau du lac avec la pluviosité mesurées d'avril à juillet de l'année 1967 (Missions Bougainville). D'après Niaussat 1978.
***A**: cross-section of the meromictic lake of Clipperton Island showing isohaline curves and deep saline lenses trapped inside the freshwater lake. **B**: variations in the water level of the lagoon with rains from April to July during the year 1967 (Bougainville Mission). From Niaussat 1978.*

de Clipperton a été longuement exposée par Brisou *et al.* (1969), Niaussat *et al.* (1969) et résumée par Niaussat (1978), publications auxquelles je renvoie pour de plus amples détails, en rappelant seulement la phrase de Niaussat (1978) : "les biologistes sont unanimes à considérer [le lagon de Clipperton] comme un véritable 'fermentateur' perdu en plein océan Pacifique". Quant aux plantes vasculaires, les spécialistes ont identifié *Potamogeton*, *Ruppia*, *Zostera* et *Naja* ainsi que des charophytes.

Mélangée aux particules carbonatées (foraminifères, bioclastes de coraux, de mollusques ou d'algues calcaires), une boue de couleur chocolat se dépose dans la zone intertidale et supratidale des baies orientales de l'île, c'est-à-dire sous le vent des côtes au vent de l'île. Cette boue est composée de particules en suspension dans l'eau qui sont poussées petit à petit par les courants superficiels lagonnaires dus au vent (Niaussat 1978) (Fig. 16). Ces boues, échantillonnées superficiellement et par carottages manuels, ont été envoyées à deux laboratoires différents qui ont bien voulu les analyser. Le premier est le laboratoire de Recherche Elf Aquitaine et le second l'IFDC (*International Fertilizer Development Center*) en Alabama, USA. La diffractométrie de rayons X de ces boues permet de mettre en évidence (Tableau II) la présence de minéraux mal cristallisés (bandes élargies) de fluorhydroxy-apatite, F/OH $Ca_5(PO_4)_3$, de magnésite, $MgCO_3$, et d'un carbonate double très rare, la kutnahorite, $CaMg/Mn(CO_3)_2$, constituant jusqu'à 18 % d'un échantillon (Bourrouilh-Le Jan *et al.* 1985b). Les deux zones principales de sédimentation phosphatée coïncident avec des régions lagonnaires dont les eaux sont enrichies en cations avec une teneur supérieure à 0,15 mg/l (Niaussat 1978).
En relation avec ces dépôts inter- à subtidaux de



Figure 18 : dissolution actuelle des carbonates de la couronne émergée de l'atoll qui forment une falaise le long des côtes lagonnaires : sous-cavage de la roche formant la couronne atollienne et bascule de gros blocs rocheux dans l'eau du lagon.
Modern dissolution of carbonates of the emerged carbonate crown, creating an internal cliff around the lagoon: under-cutting of the rock forming the atoll crown and tilting of these blocks towards the lagoon waters .

boue phosphatée, les sols actuels (zone supra-tidale, donc zone émergée de la couronne atollienne) ont aussi été analysés (Tableau III). Ils sont très riches en phosphates (34 %) et en carbonates (43 %). Ils représentent en fait les reliques de la base de la couche meuble exploitée pour les phosphates pendant la fin du XIX^{e} siècle et le début du XX^{e} siècle (Fig. 18 ; Fig. 19).

La couronne émergée de Clipperton devait être recouverte, avant l'exploitation minière, d'une couche de phosphate épaisse de quelques mètres ou décimètres et dont un simple grattage à la pelle permettait sa mise en sac en vue de son transport. Il semble donc que, depuis 1917, la sédimentation de phosphate a repris et continue encore maintenant. Le phosphate, prélevé jusqu'en 1917, semble bien correspondre à un dépôt du lagon formé lors d'un haut niveau marin, supérieur au niveau actuel (Fig. 19).

Tableau II : analyses minéralogiques (diffractométrie de rayons X) faites sur les boues intertidales lagonnaires (phosphates) de Clipperton à l'IFDC (*International Fertilizer Development Center*) par G.-H. McClellan.
X rays analysis of intertidal lagoonal mud deposits (modern phosphate sediment) of Clipperton by IFDC (International Fertilizer Development Center*), courtesy of G.-H. McClellan.*

Échantillon N°	Aragonite	Calcite	Quartz	Fluorhydroxyapatite	Kutnahorite	Magnésite
C-22-80	Phase majeure	ε	Phase mineure	Phase mineure		
C-30-80	Phase majeure	ε	Phase mineure	Phase mineure	Phase mineure	Phase mineure
C-45-80	0	0	0	50 %	50 %	

Tableau III : analyses chimiques des "sols" actuels de Clipperton, en fait ce qu'il reste de la précédente exploitation minière (le mur de la mine) sur Clipperton, analyses réalisées par G. Tercinier au laboratoire de l'ORSTOM à Bondy.
Chemical analysis of modern "soils" of Clipperton Island, corresponding to the remains of the previous mining exploitation, by courtesy of G. Tercinier, ORSTOM, Bondy laboratories.

Numéro	H_2O	% après séchage des sols à 105° C											
		Perte au feu	Résidu	SiO_2	P_2O_5	Al_2O_3	Fe_2O_3	TiO_2	MnO_2	CaO	MgO	K_2O	Total
423	12,61	16,17	1,66	0,68	34,0	0,38	0,35	ε	0,015	42,44	0,49	0,25	96,43
424	25,77	15,92	1,40	0,46	34,0	0,30	0,32	ε	0,013	41,95	0,53	0,25	95,14
426	9,81	16,36	1,80	0,59	34,0	0,35	0,48	ε	0,025	44,50	0,53	0,38	99,01

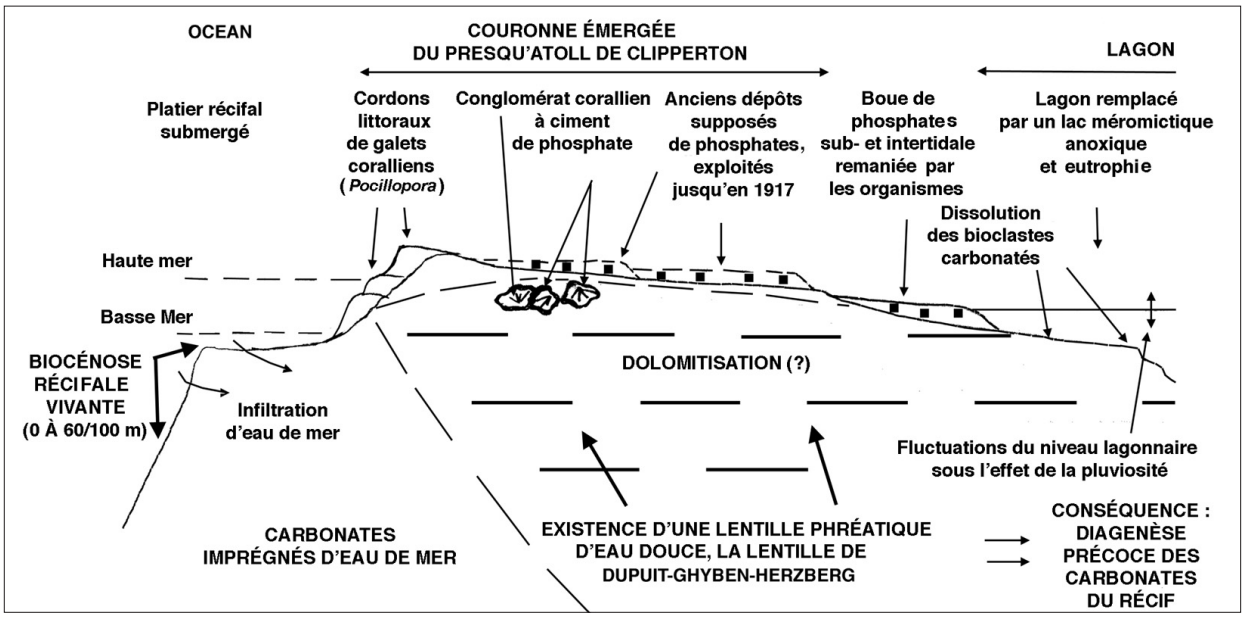


Figure 19 : coupe schématique de la motié de la couronne émergée du presqu'atoll de Clipperton montrant les principaux processus sédimentologiques et diagénétiques actuels et la position des anciens gisements de phosphates, maintenant disparus par suite de l'exploitation minière du début du XX^{e} siècle. Le suivi du niveau du lac actuel pendant la mission Cousteau de 1980 a révélé un mouvement vertical de montée et de descente du niveau de l'eau, en relation avec la pluviosité et non avec le marnage océanique. Le niveau du lac fluctue au-dessus et entre les niveaux de haute mer et de basse mer, puisqu'il s'agit d'eau douce qui est plus légère que l'eau océanique. Enfin, la présence du lac signifie aussi qu'une lentille phréatique, appelée lentille de Dupuit-Ghyben-Herzberg existe dans les formations carbonatées latérales et profondes de l'atoll. Cette lentille d'eau douce devrait être responsable d'une diagenèse précoce des carbonates de l'atoll. Par suite de l'absence de quelconque forage carotté, la seule diagenèse précoce que nous avons pu constater concerne les échantillons en position superficielle dans l'atoll : dissolution des coraux du conglomérat corallien, qui constitue la couronne émergée, et des coraux et des coquilles situés sur le fond du lac méromictique, pénétration du haut vers le bas de la boue phosphatée comme ciment entre les éléments coralliens de la rudite corallienne de la couronne.

Schematic cross-section of half of the emerged crown of the almost-atoll of Clipperton, showing the main active sedimentological and diagenetic processes and ancient mined phosphate deposits. During the Cousteau Mission, the lagoon level showed variations in relation to rains and not with tides. The level of the lagoon fluctuates above and between the high and low marine sea water levels, because fresh waters are lighter than marine waters. This huge amount of fresh water feeds a phreatic lens, called the Dupuit-Ghyben-Herzberg lens. This lens is responsible for the early diagenesis of the atoll carbonates, i. e. the dissolution of the atoll rim coral rudstone, dissolution of the corals and shells of the lagoon bottom and infiltration and penetration (from top to bottom), of the phosphate mud acting as a cement in the emerged rim coral rudstone.

LES CARBONATES DE L'ATOLL : DISSOLUTION DES CARBONATES DE FAIBLE PROFONDEUR DE LA CEINTURE ÉQUATORIALE ET DIAGENÈSE PRÉCOCE DU MAGNÉSIUM : KARSTIFICATION PRÉCOCE

Marie-Hélène Sachet (1962) avait déjà remarqué qu'une succession de marches d'escalier donnait accès au lagon dans certaines zones de la couronne atollienne. Ces marches peuvent aller jusqu'à 0,8 m ou 1 m et montrent des blocs basculés et des surplombs (abri préférentiel du crabe orange de Clipperton, *Gecarcinus planatus*) (Fig. 18). La couronne émergée de l'atoll est constituée par un conglomérat corallien ou *rudstone* dont les coraux décimétriques sont partiellement dissous et les méats ou interstices entre eux sont remplis par une boue indurée de phosphate infiltrée, dernier témoin de l'existence d'une couche de lutite phosphatée meuble à la surface et maintenant disparue par suite de son enlèvement par l'exploitation minière. La dissolution des coraux aragonitiques donne une grande porosité à la roche et provoque le basculement et la chute de blocs le long de certaines portions de la côte lagonnaire, ainsi que le sous-cavage (ou creusement par en-dessous) de la roche qui marque les niveaux de stagnation de l'eau du lagon au cours de l'année (Fig. 18).

La dissolution des carbonates de l'atoll existe à toutes les échelles. L'île entière est en voie de dissolution à sa surface supérieure sous l'effet des pluies équatoriales (Fig. 16 ; Fig. 17B). L'intérieur de la masse corallienne se dissout par suite de la présence de la lentille de Dupuit-Ghyben-Herzberg (Fig. 19). Les sédiments carbonatés jonchant le plancher du lagon sont aussi en voie de dissolution par suite de leur contact avec l'eau dessalée du lagon. Enfin, à l'échelle microscopique et nanoscopique, les coquilles mortes du lagon sont devenues fragiles, friables et déjà décolorées. Elles sont en voie de disparition par suite de la bio-érosion et de la dissolution chimique (Fig. 12E-F) comme nous avons pu le mettre en évidence au microscope électronique à balayage (Bourrouilh-Le Jan 1998).

Les bioclastes marins du lagon de Clipperton baignent maintenant dans des eaux saumâtres, dessalées par les pluies. Les valeurs isotopiques de l'oxygène et du carbone ont été mesurées sur différents bioclastes soigneusement isolés au préalable (Tableau IV). En conclusion, les bioclastes de Clipperton correspondent

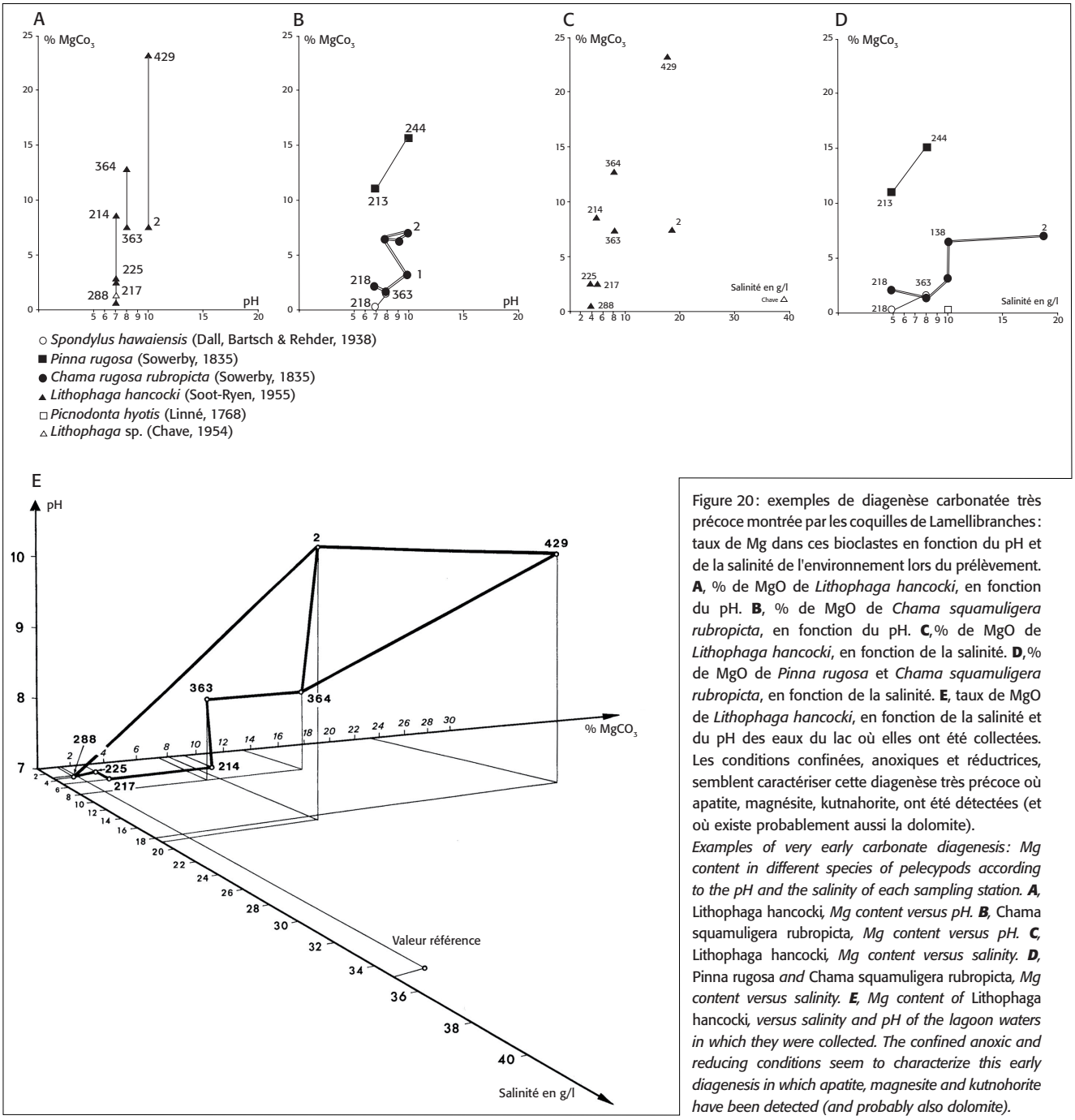


Figure 20 : exemples de diagenèse carbonatée très précoce montrée par les coquilles de Lamellibranches : taux de Mg dans ces bioclastes en fonction du pH et de la salinité de l'environnement lors du prélèvement. **A**, % de MgO de *Lithophaga hancocki*, en fonction du pH. **B**, % de MgO de *Chama squamuligera rubropicta*, en fonction du pH. **C**,% de MgO de *Lithophaga hancocki*, en fonction de la salinité. **D**,% de MgO de *Pinna rugosa* et *Chama squamuligera rubropicta*, en fonction de la salinité. **E**, taux de MgO de *Lithophaga hancocki*, en fonction de la salinité et du pH des eaux du lac où elles ont été collectées. Les conditions confinées, anoxiques et réductrices, semblent caractériser cette diagenèse très précoce où apatite, magnésite, kutnahorite, ont été détectées (et où existe probablement aussi la dolomite).
Examples of very early carbonate diagenesis: Mg content in different species of pelecypods according to the pH and the salinity of each sampling station. ***A,*** Lithophaga hancocki*, Mg content versus pH.* ***B,*** Chama squamuligera rubropicta*, Mg content versus pH.* ***C,*** Lithophaga hancocki*, Mg content versus salinity.* ***D,*** Pinna rugosa *and* Chama squamuligera rubropicta*, Mg content versus salinity.* ***E****, Mg content of* Lithophaga hancocki*, versus salinity and pH of the lagoon waters in which they were collected. The confined anoxic and reducing conditions seem to characterize this early diagenesis in which apatite, magnesite and kutnohorite have been detected (and probably also dolomite).*

bien aux grandes familles isotopiques des carbonates mis en évidence par Milliman en 1974, repris par Veizer en 1983, avec un léger enrichissement en isotopes légers, tant de l'oxygène que du carbone pour certains. Ce fait illustre l'importance et la rapidité de l'action de la diagenèse d'eau douce sur les bioclastes d'origine marine : coraux, mollusques, aragonitiques et/ou calcitiques.

Quant à la teneur en Mg dans les coquilles de lamellibranches, les valves fragiles et partiellement dissoutes de *Lithophaga hanckoki* ont été choisies pour cette étude, car elles sont nombreuses et dispersées dans beaucoup de zones du lagon où elles se localisent dans les coraux lagonnaires. Leur analyse a montré l'enrichissement ou l'appauvrissement en Mg du carbonate de leur coquille par rapport à une analyse de référence (Chave 1954a, b) selon leur localisation dans les différentes zones du lagon. Plus la salinité et le pH sont élevés, plus fort est le taux de Mg ; plus la salinité et le pH sont bas, plus faible est le taux de Mg (Fig. 20). Le magnésium est rapidement lessivé des bioclastes et capté par les molécules d'eau, ce qui confirme les études pétrographiques de diagenèse (Bourrouilh-Le Jan 1972). Les conditions anoxiques et réductrices semblent caractériser cette diagenèse où magnésite et kutnahorite ont été détectées (la dolomite est à l'état de traces, mais pourrait sans doute être présente et située plus profondément dans la masse corallienne ; Fig. 19).

La dissolution et la bio-érosion jouent un rôle très important sur Clipperton, en dépit de l'arrivée de nouveaux matériaux carbonatés par-dessus la

Tableau IV : résultats des analyses $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ des carbonates composant quelques bioclastes (coraux et lamellibranches) du lagon de Clipperton ; leurs valeurs souvent négatives montrent la diagenèse précoce météoritique qu'ils ont subie. **na** : non analysé. **ε** : traces. ***LMC*** : low magnesian calcite.
Results of $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ anlysis of some carbonate bioclasts from Clipperton Island showing, by their negative values, the early meteoritic diagenesis of these carbonates. ***na****: not analysed.* ***ε****: traces.* ***LMC****: low magnesian calcite.*

Nature de l'échantillon	Échantillon N°	Aragonite	Calcite peu magnésienne (LMC)	Dolomite	$\delta^{13}C$	$\delta^{18}O$	Profondeur actuelle de l'échantillon dans le lagon	Profondeur à la période Mi-Holocène	Observations sédimentologiques
Corail : *Porites* cf. *tenuis*	364a	+	0		-3,57	-5,75	-6 à -8 m	-9 m à -11 m	Perforations de lithophages
	363a	+	Traces		-2,09	-5			*Idem*
Lamellibr. : petit *Chama*	363c'	+			+2,00	-2,80	-6 à -8 m	-9 m à 11 m	Petite coquille pulvérulente
	138	+	ε	ε	+0,99	-2,21	-9 m	-12 m	Coquille désagrégée
Lamellibr. : *Lithophaga*	363b	+	ε	ε	-13,17	-1,66	-6 à -8 m	-9 m à -11 m	*Idem*
	364b	+			+2,72	-1,02			*Idem*
Lamellibr. : *Picnodonta*	2d	na			+2,36	-2,73	-15 m	-18 m	Grande valve dissoute
Lamellibr. : *Spondylus hawaiensis*	218b	na			+2,83	-1,65	-15 m	-19 m	*Idem*
	363e	na			+2,36	-1,56	-6 à -8 m	-9 m à -11 m	*Idem*
Lamellibr. : *Pinna rugosa*	213	+		ε	+2,10	-2,53	-4 m	-7 m	Grande valve dissoute
	244	+	ε	ε	-1,99	-3,95	-9 m	-19 m	*Idem*

barrière de la couronne atollienne. Cette dissolution est due à la position géographique équatoriale de l'atoll. Ces observations nous ont permis de conclure (Bourrouilh-Le Jan 1998) que toutes les plates-formes carbonatées, localisées dans la ceinture équatoriale entre 10°S et 10°N en latitude et où se produit une sédimentation carbonatée actuelle, sont affectées par une importante karstification. On entend par karstification une dissolution des carbonates qui les constituent, ce qui ne se produit pas pour d'autres plates-formes carbonatées ou atolls localisés entre 10° et 23°30' dans chaque hémisphère, nord et sud, dans les zones tropicales. Ces dernières plates-formes et/ou atolls de la zone tropicale, quand ils sont de faible dimension, sont au contraire en voie de comblement par suite de l'arrivée centripète de sédiments sous l'effet d'évènements de très haute énergie, ouragans et tsunami, comme dans l'atoll de Mataïva par exemple, de Niau ou de Puka Puka (Tuamotu du Nord-Ouest) (Bourrouilh-Le Jan 1994, 1998).

LES GISEMENTS DE PHOSPHATES ET LES PHOSPHATES INSULAIRES

On distingue à la surface du globe différents types de minerai de phosphates.
Un premier type s'étend notamment du Liban jusqu'au Maroc, ainsi qu'en Floride et en Basse Californie (Mexique). Il se présente en couches d'épaisseur régulière, riches en fossiles tels que des dents de requins et des squelettes, parfois entiers, de mammifères marins. Les éléments phosphatés (pellets en général) sont mélangés à d'autres particules sédimentaires, non exploitables (particules carbonatées ou particules détritiques), que les usines attachées aux différentes exploitations sont chargées d'extraire afin d'enrichir le minerai initial. Ce premier type de gisement est classiquement rattaché, du point de vue sédimentaire, à des modèles connus, tels que dépôts côtiers peu profonds voire à des turbidites.

Un deuxième type de gisement (océan Pacifique et océan Indien) ou phosphates insulaires est constitué par un minerai qui constitue la surface supérieure de très petites plates-formes carbonatées dont la découverte remonte au milieu du XIX^{e} siècle.
En effet, la recherche de gisements de phosphates insulaires a été l'enjeu d'une très grande exploration maritime pendant tout le XIX^{e} siècle à travers l'ensemble de l'océan Pacifique après la découverte fortuite de phosphate dans un échantillon de roche en provenance de Nauru (Centre Pacifique). Après cette identification, les marines marchandes des trois puissances européennes (Allemagne, Angleterre et France), auxquelles se sont jointes à la fin du XIX^{e} siècle celle des États-Unis d'Amérique, puis celle du Mexique, sont parties à travers les océans à la recherche des phosphates, dits insulaires, localisés sur des îles hautes carbonatées dont ils constituent la couverture supérieure et le sol. Sont épuisés, à l'heure actuelle, les gisements des îles d'Océan, de Makatea (1966) et de Nauru (2004).
Ce type de minerai se situe donc sur de toutes petites îles carbonatées (calcaires ou dolomies), baptisées îles hautes carbonatées (Bourrouilh-Le Jan 1989a, b) par opposition aux îles basses ou

atolls, éparpillées sur l'ensemble de cet océan, telles que les îles hautes carbonatées de Nauru (4,5 sur 5,5 km) et Océan (2,5 km de diamètre, Centre Pacifique), Makatea (7 sur 3 km) et auxquelles on rattache l'atoll de Mataïva (5 sur 10 km, Tuamotu, Polynésie française). L'océan Indien, avec l'île de Christmas, présente aussi ce type de gisement. Ces îles approvisionnent principalement en phosphates l'Australie et le Japon.

Le minerai des phosphates insulaires est meuble, très pur, à 100 % d'apatite ($Ca_{10}R_2(PO_4)_6$ avec R = F, OH ou Cl, selon Nriagu 1984). Son épaisseur est variable, de quelques mètres à plus de 15 m d'épaisseur, représentant alors en poids plusieurs dizaines de millions de tonnes. Sa granulométrie va des poudres aux très gros blocs. Il remplit les cavités d'un karst qui par définition même est installé sur une plate-forme carbonatée qui a subi une émersion donc une érosion dite karstique. Le modèle karstique est bien connu ; il est issu de la dissolution du carbonate de la plate-forme par les eaux météoriques et forme une surface en dents-de-scie à la surface supérieure de la plate-forme carbonatée (Bourrouilh-Le Jan 1989a, b, 1992), mais peut aussi présenter des puits très profonds, de quelques mètres à plus de 10 m de diamètre, entaillant à la verticale la plate-forme et que l'on appelle des avens.

Quant à Clipperton, ses phosphates ont été exploités jusqu'en 1917. Le minerai a pu être examiné par le géologue allemand Elschner à Hawaï où il se trouvait stocké (Elschner 1913). Ce géologue connaissait aussi les affeurements et les conditions de gisements des phosphates de Makatea qui sont beaucoup plus évolués que ceux de Clipperton (Elschner 1913 ; Bourrouilh-Le Jan 1989a, b) et il a



Figure 21 : détail des boues intertidales de phosphates : pellets de phosphates du crabe *Gecarcinus planatus*, mélés à des fragments centimétriques blancs de coraux sur des tapis cyanobactériens. Échelle : stylo de 8 mm de largeur.
*Details of the crab (*Gecarcinus planatus*) phosphatic pellets, mixed with scarce centimetric coral fragments, on cyanobacterial mats. Scale : pen is 8 mm in diameter.*

décrit le phosphate de Clipperton comme une poudre beige mêlée à des fragments coralliens. Lors de la mission Cousteau sur Clipperton (1980), un entretien avec le dernier témoin de l'exploitation minière mexicaine (Ramon Arnaud, né à Clipperton et fils de l'officier mexicain d'origine française Arnaud) m'a permis de constater que cette poudre beige, mélangée à de gros fragments de corail, vue par Elschner à Hawaï, semblait bien correspondre à ce phosphate moderne découvert à Clipperton en 1980 grâce à la fondation Cousteau, une poudre beige (à sec) à chocolat (humide), mélangée à des morceaux centimétriques de coraux (Fig. 21).

Un troisième type de gisement est constitué par les phosphates alumineux que l'on trouve dans certains gisements africains.

HYPOTHÈSES DE FORMATION DES PHOSPHATES SÉDIMENTAIRES

Depuis la découverte, à la fin du XIX^{e} siècle, de phosphates dans des sédiments actuels du plateau continental situé au large du Pérou, on interprète le premier type de gisement (stratifié) comme dû à des courants d'*upwelling* affectant le bassin sédimentaire où le gisement s'est formé. Les courants d'*upwelling* sont des remontées d'eaux froides profondes le long des continents qui provoquent une augmentation de la biomasse planctonique (Slanski 1980 ; Froelich *et al.* 1988). Cependant, de nombreuses publications montrent que ces phosphates, supposés actuels du plateau continental péruvien, sont en fait remaniés et proviennent de dépôts plus anciens, présents sur le continent (MacArthur 1983).

Pour le second type de gisement, la plus ancienne théorie, encore diffusée dans les manuels universitaires est celle du guano. Cette théorie fait dériver les gisements de plusieurs dizaines de millions de tonnes des phosphates insulaires, de la réaction du guano des oiseaux de mer sur la roche calcaire corallienne, par analogie avec les gisements aériens et continentaux du Sud du Pérou. Le guano est constitué par les déjections des oiseaux de mer, eux-mêmes se nourrissant exclusivement de poissons. Cette hypothèse très ancienne a été développée dans la thèse de Hutchinson en 1950 sur l'excrétion des vertébrés. Pour Hutchinson, il ne pouvait y avoir des accumulations de guano que si les futurs gisements se trouvaient en zones chaudes arides ou semi arides pour que les organismes produisant le guano bénéficient d'une vaste zone d'alimentation, riche en phosphore, et puissent retourner dans une région très limitée pour la reproduction et le repos. Cet auteur ajoutait que la pluie ne devait pas lessiver le site du dépôt de guano. Cette hypothèse n'est pas la seule. De plus, pour le guano, aucune étude quantitative, diffractométrique et chimique n'avait étayé cette interprétation à l'époque, et encore moins l'étude des faciès sédimentaires du minerai de phosphates.
À l'heure actuelle, au contraire, les roches sédimentaires peuvent être étudiées par de très nombreuses

et nouvelles techniques : microscopie photonique et électronique, diffractométrie de rayons X, microsonde, analyses géochimiques et isotopiques etc.

Les gisements des phosphates insulaires de Makatea, Nauru et Mataïva ont donc été étudiés sur le terrain, puis au laboratoire, avec ces différentes techniques. En ce qui concerne les phosphates des îles hautes carbonatées, y compris Clipperton, l'étude des blocs, galets, sables par ces méthodes montrent que les phosphates insulaires sont issus d'une diagenèse phosphatée ou phosphatisation ayant affecté les faciès carbonatés d'émersion du sommet de la plate-forme dans laquelle ils se trouvent piégés. Ceci fut confirmé par Cook en 1984. On y retrouve en effet des faciès de très faible profondeur à oolithes, pellets et bioclastes coralliens, mais aussi continentaux avec caliches, calcrètes (faciès supratidaux et continentaux), pisolithes et enduits stalactitiques qui sont phosphatisés (Bourrouilh-Le Jan *et al.* 1985b : planches photographiques couleurs ; Bourrouilh-Le Jan 1989b, 1996). Des reliques de ces faciès ont même pu être trouvées à Makatea (Polynésie française), non encore phosphatisés, à l'intérieur du gisement lui-même.

L'histoire géologique des phosphates insulaires est donc une histoire complexe, liée aux émersions et submersions, tectoniques et/ou eustatiques, subies par les plate-formes carbonatées. L'histoire géologique des phosphates de Makatea (Polynésie française) a pu ainsi être reconstituée (Bourrouilh-Le Jan 1989a) depuis la fin du Miocène inférieur. Clipperton montre, au contraire, les premiers stades de concentration du phosphate à partir d'un ancien sol (Pliocène à Pléistocène) remanié et repris par et dans une lagune méromictique et euxinique où l'apatite se concentre. La pénétration, verticale du haut vers le bas, de cette boue phosphatée dans le conglomérat (rudite) corallien de la couronne émergée de Clipperton, montre alors un stade ultérieur de la phosphatisation, pouvant aboutir par la suite aux gisements de Nauru ou de Makatea.

La découverte de sédiments de phosphates insulaires en cours de dépôt à Clipperton a été publiée en 1985 (Bourrouilh-Le Jan *et al.* 1985b). Elle est très importante pour le monde géologique car c'est le premier environnement de ce type découvert et décrit au monde, environnement qui montre une sédimentation actuelle de phosphate, même si l'origine de l'ion phosphore (P) reste toujours controversée. Les datations de Roe & Burnett (1985) ont bien confirmé le dépôt holocène (2 600 ± 100 ans). Cette découverte, faite en 1980, publiée en 1985, a suscité ensuite de nombreuses interprétations dont la théorie océanographique de l'*endo-upwelling* (Rougerie & Wauhty 1989 ; Rougerie *et al.* 1997), étendue même jusqu'aux dolomies, ou bien encore la théorie des mouvements de convection thermique d'eau marine (Aharon *et al.* 1987). Toutefois, toutes les observations de terrain et de laboratoire (pétrographie, géochimie) montrent que les mouvements de fluides sont *per descensum* et que ces hypothèses sont donc à rejeter. La présence d'une nappe phréatique insulaire (Fig. 19), très profonde dans ces pays tropicaux, s'oppose à de tels mouvements et échanges. La dolomitisation et/ou la phosphatisation s'effectuent à partir de la surface supérieure de la plate-forme carbonatée en direction de la zone inférieure. D'autres découvertes de phosphates présents dans les atolls ont aussi été faites avec les travaux de Jehl & Rougerie (1995), Trichet & Fikri (1997) où l'importance est donnée à la matière organique que l'on trouve très présente aussi à Clipperton et en particulier dans le "trou sans fond" avec un épais et dense bouchon de matière organique.

OPPOSITION ENTRE LA SIGNATURE GÉOCHIMIQUE DU GUANO ET CELLE DES PHOSPHATES INSULAIRES



Figure 22 : échantillonnnage au burin d'une croûte beige à rosé de vrai guano actuel sur un bloc corallien. Remarquer sa faible épaisseur.
Sampling of the beige to pink modern guano crust on coral blocks by a chisel. Note its thinness.

Il existe également du guano à Clipperton. Il est dû à la présence d'une riche population aviaire évaluée à 30 000 individus et qui se compose en majorité d'oiseaux de mer nichant et nidifiant à même la roche ou dans les rares cocotiers de l'île. Ils ne quittent l'île que pour aller se nourrir en mer. Le guano qu'ils déposent forme une très mince pellicule lithifiée de quelques dizièmes de millimètres, de couleur beige à rose, à la surface des blocs coralliens (Fig. 22). L'épaisseur de cette pellicule ne peut rendre compte des phosphates exploités à la fin du XIX^{e} siècle jusqu'en 1917. De plus, la recherche systématique dans ce guano de 23 éléments chimiques différents, effectuée par spectrométrie d'émission UV (Tableau V), a été négative et montre que le guano actuel ne peut pas être à l'origine des dépôts de phosphates, même s'il peut y contribuer pour une petite part. En effet, le vrai guano actuel ne contient que quelques éléments chimiques qui sont : Ba, V et Sr en très faible quantité. Dépourvu de titane, il est, par contre, fortement enrichi en K_2O (6 %).
Les dépôts actuels de phosphates de Clipperton, au contraire, contiennent de nombreux éléments

Tableau V : synthèse des résultats d'analyses géochimiques effectuées (dont la spectrographie d'émission UV, 23 éléments analysés) sur les échantillons géologiques de Clipperton : sables carbonatés, grands fossiles (coquillles et polypiérites), boue phosphatée, guano actuel *stricto sensu* et trachyte. Quelques éléments chimiques de cette liste (Ag, As, Mo, Sb, Ge) n'ont pas été reportés dans le tableau car leur teneur s'est révélée partout inférieure à la limite de détection de l'appareillage.

Results of geochemical analysis of the Clipperton Island samples: carbonate samples, modern phosphatic mud, guano sensu stricto *and trachyte (UV spectrometry, 23 analysed elements). Some elements (Ag, As, Mo, Sb, Ge) have not been recorded in the table because their content was always below the accuracy level of detection.*

Description de l'échantillon	Échantillon N°	Analyses chimiques (BRGM)	Élements majeurs en % (Laboratoires Elf Aquitaine)							Élements mineur en ppm (Laboratoires Elf Aquitaine)																	
		P_2O_5%	Fe_2O_3	SiO_2	Al_2O_3	CaO	MgO	K.O	TiO_2	Pb	Zn	Cu	Ba	Bi	Sn	B	V	Cr	Ni	Co	Sr	Ga	Ge	Be	Zr	La	Li	Mn
Rudstone corallien	C-01-80	39,68		1		35,5		0,7	0,06		180	27	61								2781					78		
(conglomérat corallien) avec ciment de phosphate Alt. +6m	C-03a-80	38,76		1		34,2		0,4	0,06		412	16	16								2099					87		
	C-03b-80	38,55																									
	C-04-80	na		1		34,6		0,7	0,07		464	15	20			11					2072					97		
Boue intertidale lagonnaire phosphatée	C-13-80	14,80	na							na																	
Corail avec organismes	C-14-80	18,31		1		19,2	0,1	1,5	0,06	16	184	18	45		14		34	27	21	15	5393	14		16	118	682		
Trachyte	C-15-80	na		3		28,5	1,8	2,5	0,10	28	35	9	34	18	51	25	55	49	72	33	7963	28	51	32	148	1176	750	229
"Sol"	C-18-80	5,66	na							na																	
Sable marin océanique	C-21-80	na	1	3			0,5	0,3	0,08				21			14					6467					299		
Sable phosphaté lagonnaire côte est	C-22a-80	4,90		3		53,1	0,3	0,6	0,09		15		28			35					6672					184		
	C-22b-80	4,00																									
Ancien déblai de phosphates	C-23a-80	31,6		1		36,7		0,6	0,06		535	10	22								2368					83		
	C-23b-80	31,37																									
Sédiment phosphaté, côte NE du lagon	C-29a-80	2,30		3			0,2	0,6	0,10				22			32					6446	6				189		
	C-29b-80	2,35																									
Mattes alguaires	C-30a-80	18,4		1		40,2	0,2	-			100		15			11					4691					92		
	C-30b-80	17,8																									
Concrétions phosphatique du trachyte	C-31-80	39,24		1		27,2		1,0	0,06		147	14	13			11	20	11			1278					72		
Beachrock océanique	C-32-80	0,7	na							na																	
Guano *sensu stricto*	C-34-80	2,8	na							na																	
	C-34-80	3,84																									
	C-35a-80	2,8				15,0	0,2	5,9					22				12				1581							
	C-35b-80	2,4																									
Sable marin à l'intérieur du lagon	C-40-80	na		3		>56,0	1,4	0,6	0,09				15			24		52			6475					165		
Rudstone corallien	C-42-80	9,9	na																								
Plaquage mou stromatolithique, zone intertidale	C-44-80	8,6	na																								
Sols sous les cocotiers	C-45a-80	1,00		3	1	54,5	1,0	0,8	0,10				17			49	17		12		6615	9				194		
	C-45b-80	1,84																									

chimiques que l'on retrouve par ailleurs dans les phosphates de Nauru (9 éléments : Zn, Cu, Ba, V, Cr, Ni, Sr, La, Mn, 1,4 % de K_2O et 0,07 % de TiO_2), de Makatea (9 éléments : Ni, Cr, Zn, Mn,Sr, La, Zr, Ba, Pb avec 3 % de Al_2O_3 et Fe_2O_3, 1 % de SiO_2), de Mataïva (11 éléments : Zn, Sr, La, B, Cr, V, Li, Ba, Ni, Be, Ga, 1 % de SiO_2 et K_2O, 0,15 % de MgO et 0,07 % de TiO_2) et de Clipperton (Zn, Ba, B, Sr, La, V, Ni et Ga). Le trachyte de Clipperton a pour signature géochimique les éléments suivants : Pb, Zn, Cu, Ba, Sn, V, Cr, Ni, Co, Sr, Ga, Be, Zr, La, Li, Mn, avec 4 % de Fe_2O_3, 39 % de SiO_2, 10 % d'Al_2O_3, 0,05 % de TiO_2.

La présence généralisée de ces éléments chimiques et de traces d'alumine, de silice, ainsi que de titane, dans les phosphates insulaires peut au contraire très bien s'expliquer par une évolution, incluant une émersion et l'altération pédologique de matériaux volcaniques, *via* un sol phosphato-bauxitique, que nous allons maintenant développer, d'autant que la roche volcanique de Clipperton est elle-même un trachyte, c'est-à-dire provenant d'un volcanisme devenu calco-alcalin.

ORIGINE POSSIBLE DE L'ION P DES PHOSPHATES INSULAIRES

Les conditions physico-chimiques de la précipitation et du dépôt des phosphates de Clipperton ont été établies dans un précédent paragraphe ; il reste donc à déterminer l'origine du phosphore. Il peut provenir en effet, et à Clipperton il y contribue, du guano des oiseaux de mer, donc de leur consommation très importante de poissons (présence de radicaux ou de groupements phosphates dans les molécules d'ADN et d'ARN des êtres vivants ainsi que dans leur squelette), mais il peut aussi provenir de l'altération physico-chimique de matériaux volcaniques, ce qui explique alors la présence conjointe d'ions tels

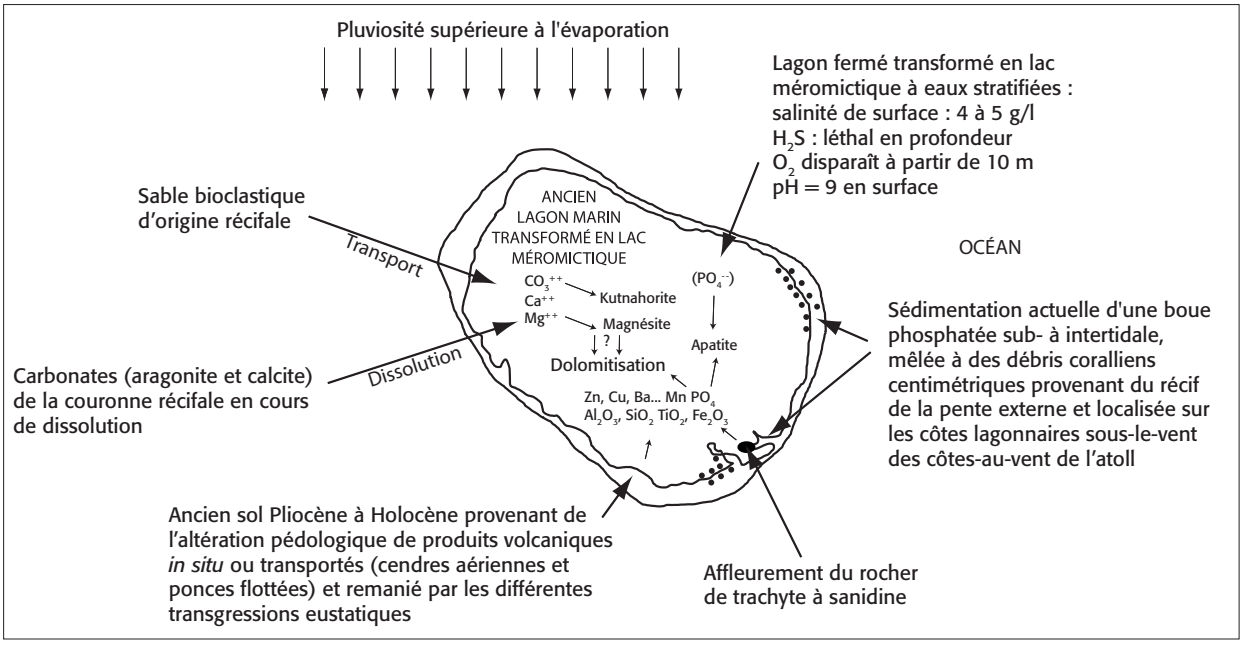


Figure 23 : modèle sédimentaire du presqu'atoll de Clipperton. Un modèle unique au monde avec, à la place d'un lagon marin, un lac méromictique profond de 35 m composé d'une eau anoxique et réductrice où une diagenèse précoce carbonatée (magnésite, kutnahorite) et phosphatée (fluohydroxyapatite) fonctionne depuis 3 000 ans BP environ. (Bourrouilh-Le Jan *et al.* 1985b ; Bourrouilh-Le Jan 1989 modifié).
Modern model of Clipperton almost-atoll, a unique anoxic and reducing 35 m deep meromictic lake in which carbonate (magnesite, kutnohorite) and phosphate (fluohydroxyapatite) diagenesis began circa *3 000 years BP ago. (Bourrouilh-Le Jan* et al. *1985b; Bourrouilh-Le Jan 1989 modified).*

que Ni, Cu, Co etc. (Tableau V ; Fig. 17). Les cendres volcaniques ont en effet été systématiquement trouvées dans les sédiments des plaines abyssales, intercalées dans les couches sédimentaires, lors des forages océaniques profonds (programmes ODP et JOIDES) (Cadet *et al.* 1981, 1982 ; Debrabant *et al.* 1984 ; Pouclet *et al.* 1985 ; Bolton *et al.* 1986). Cet important matériel volcanique effusif du Pacifique, constitué de ponces et cendres, est piégé, après flottaison ou transport aérien, sur les plates-formes sous-marines peu profondes que constituent les atolls et le pourtour des îles hautes carbonatées. Rappelons en rapidement les étapes mises en évidence par les pédologues de l'ORSTOM (devenu l'IRD).

Ce matériel volcano-sédimentaire évolue vers un andosol calcaire, puis une rendzine lithosolique (Tercinier 1972a ; Tercinier 1972b). Les andosols sont des sols formés à partir de matériaux volcaniques pyroclastiques (cendres, lapillis, ponces et tufs) d'âges récents. Ils présentent des propriétés physiques et chimiques très particulières, inconnues dans les autres sols. Ces propriétés sont :

- une très grande capacité de rétention d'eau, une valeur anormalement élevée de la CEC (capacité d'échange cationique) ;
- la présence d'une grande quantité de substances plus ou moins amorphes aux rayons X, dont des colloïdes minéraux non ou mal cristallisés (gels d'hydroxydes et alumino-silicates amorphes appelés allophanes) ;
- de très fortes teneurs en matières organiques ;
- une fixation énergique du phosphore (Quantin 1972 ; Baize & Girard 1995 ; Baize 2000). Or, d'après Pansu & Gauthierou (2003), l'adsorption de P dans les andosols, très riches en eau et en matière organique, est importante et fait appel à des mécanismes qui font intervenir l'échange, mais aussi des déplacements structuraux dans les minéraux.

Cette rendzine évolue plus tard vers un sol, que nous appelons phosphato-bauxitique, identique à celui qui recouvre l'île haute carbonatée de Rennell (Archipel des Salomon), sur plusieurs mètres d'épaisseur (Weisse 1964, 1970 ; Taylor & Hughes 1975 ; Bourrouilh-Le Jan 1982, 1996). La remontée eustatique quaternaire a provoqué la remontée de la nappe phréatique de l'île, ce qui provoque l'ennoiement de la partie est de Rennell sous un vaste lac. L'ancien sol du fond de ce lac est devenu un gel d'hydroxyde d'alumine ; la matière organique brune est très abondante et se concentre principalement dans les anciens avens noyés du karst. Sur de rares îles hautes carbonatées, comme Minami et Kita Daito Jima, à l'est de la fosse d'Okinawa, ponces et cendres sont encore présentes dans le sol mais profondément altérées (Yamanari 1935).

Dans ces sols actuels (bauxite moderne), le phosphate peut être diffus ou se localiser dans des pisolithes ou des granules formés par le va-et-vient vertical des molécules d'eau lors de fortes évaporations ou de pluies tropicales (Taylor & Hugues 1975 ; Tercinier 1971 ; Tercinier 1972a, b ; Roe *et al.* 1983). Par contre, il se forme une croûte calcaire, ou calcrète, à la limite entre le sol et la plate-forme carbonatée support. On retrouve ensuite ce faciès de calcrète, ainsi que des spéléothèmes (enduits calcitiques karstiques), entièrement phosphatisés dans les gisements de Makatea ou de Nauru, comme nous l'avons signalé précédemment. À Tuvuca (île haute carbonatée des îles Fidji), Roe *et al.* (1983) ont décrit un sol remplissant les trous de la dépression karstique centrale de cette île haute carbonatée qui présente des oolithes et des galets phosphatisés sur la périphérie,

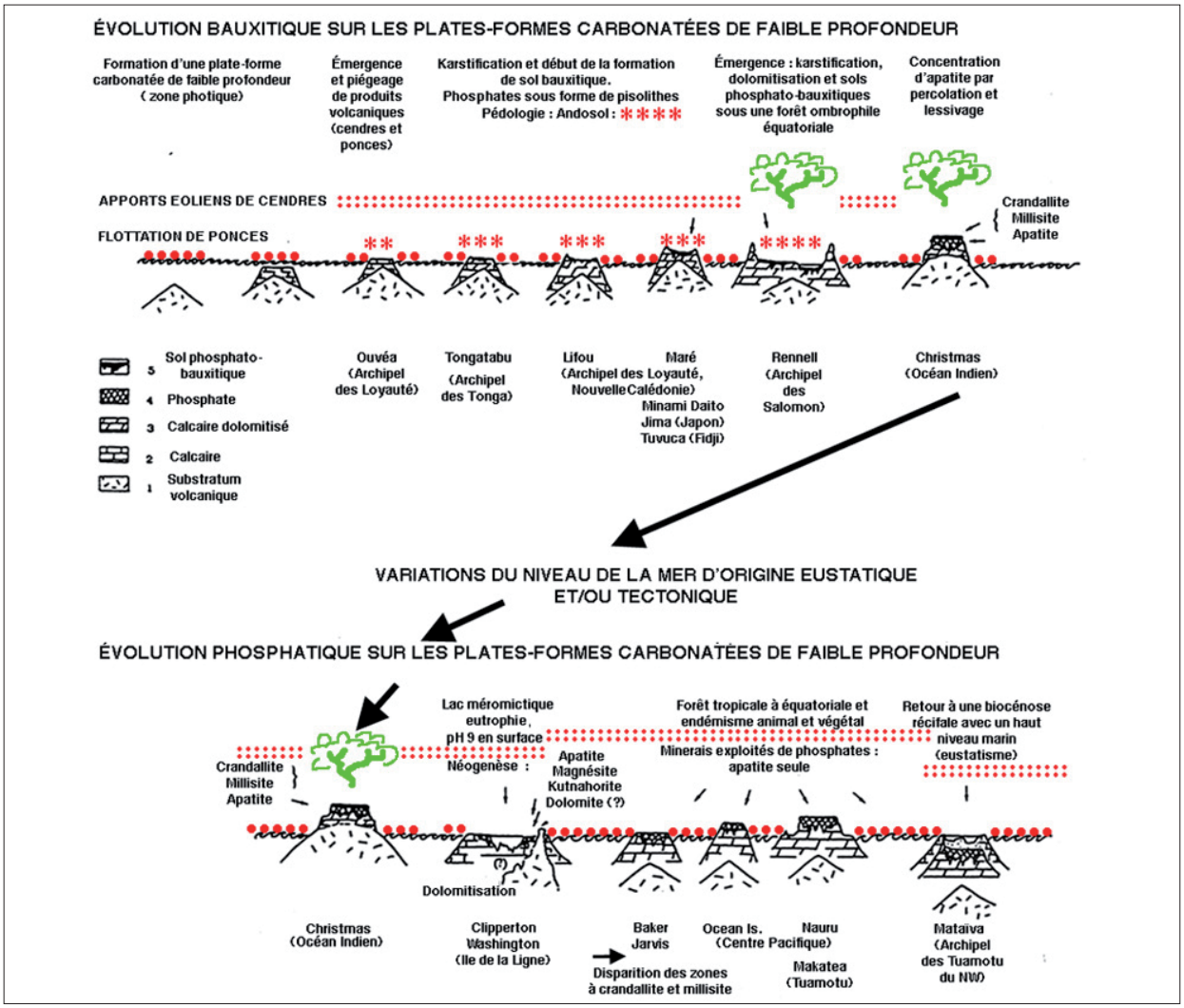


Figure 24 : les couvertures bauxitiques et/ou phosphatées des îles hautes carbonatées et l'évolution de quelques plates-formes carbonatées du Pacifique et de l'océan Indien, dans la perspective du nouveau modèle de phosphatogenèse insulaire que représente le presqu'atoll de Clipperton, où le phosphore dérive de la maturation pédologique de produits volcaniques, cendres et ponces, piégés à la surface de ces plates-formes (références bibliographiques dans le texte). (Bourrouilh-Le Jan 1990 ; Bourrouilh-Le Jan 1996 modifié).
Bauxitic and phosphatic evolution of carbonate platform covers from the Pacific and Indian Ocean High Carbonate Islands in terms of the hypothesis of phosphatogenesis based on the Clipperton model for oceanic islands (bibliography in text). (Bourrouilh-Le Jan 1990; Bourrouilh-Le Jan 1996 modified).

mélangés à de la crandallite, et au centre une Terra Rossa composée d'apatite, de crandallite, de goethite et d'oxyde de manganèse en faibles quantités.

Cette évolution pédologique est résumée par l'île Christmas dans l'océan Indien (Andrews 1900 ; Barrie 1967), à l'ouest des côtes australiennes. Cette île haute carbonatée est d'âge Éocène à Miocène pour sa partie carbonatée sur un substratum basaltique pré-Éocène. Elle présente un empilement horizontal de couches sédimentaires de calcaires dolomitisés se terminant par une surface karstique (endokarst). Au-dessus, 12 à 15 m de phosphates meubles (apatite) remplissent les cavités du karst et sont recouverts de plusieurs mètres de crandallite et de millisite, $(CaAl_3(PO_4)_2(OH)_5.H_20$ et (Ca, Na, K)$Al_3(PO_4)_2.2H_2O$ respectivement, selon Nriagu (1984), auxquelles se mêle environ 12 % de goethite, FeO(OH). L'ensemble se termine par un sol riche en humus supportant une forêt tropicale endémique que la mine moderne respecte plus ou moins.
La crandallite a aussi été trouvée dans des sols du Vanuatu sur des entablements carbonatés récents (Tercinier & Quantin 1968). Sur Nauru, Ocean et Makatea qui étaient à l'origine recouvertes de forêts tropicales impénétrables et dépourvues de denses populations aviaires, la zone à apatite est encore présente et repose sur une surface karstique attaquant un calcaire du Miocène inférieur. Par suite de mouvements eustatiques et/ou tectoniques (Fig. 24), la zone supérieure à crandallite et millisite a disparu, balayée par un stade de haut niveau marin (Bourrouilh-Le Jan 1996) qui pourrait s'être produit pendant le Miocène supérieur pour certaines îles et à nouveau pendant le Pliocène pour d'autres, puisque ces deux étages stratigraphiques ont été des stades de hauts niveaux marins, supérieurs à l'actuel (Vail *et al.* 1977a, b ; Haq *et al.* 1988). Le gisement de phosphates de Mataïva (Tuamotu du Nord-Ouest) est identique à celui de Makatea. Situé à une altitude inférieure de 100 m, il a été par contre recouvert par la transgression holocène, responsable des 8 m de sédiments meubles actuels qui recouvrent le gisement (Rossfelder 1990).

CHROMATOGRAPHIE PÉDOGÉNÉTIQUE POUR LES PHOSPHATES INSULAIRES

Depuis quelques années déjà, les spécialistes ont reconnu que les phosphates insulaires provenaient de la phosphatisation du substratum carbonaté (Cook 1984). Ces mêmes spécialistes reconnaissent qu'il existe des contradictions concernant l'hypothèse guano pour la phosphatisation. Ils notent en effet que, pour qu'il y ait guano, il faut la présence de très importantes colonies d'oiseaux marins en climat aride ; ceci n'existe pas actuellement sur ces îles (Nauru, Christmas, Makatea ou d'autres) couvertes de forêts denses, à flores et faunes endémiques. Enfin, dans ces phosphates insulaires, jamais aucun fossile d'oiseaux n'a été découvert. Seuls des témoins sédimentologiques phosphatisés (oolithes, pisolithes, intraclastes, spéléothèmes) ou géochimiques existent. Or, selon la tectonique des plaques, toutes ces îles hautes carbonatées sont restées en zones intertropicales chaudes et humides depuis l'Éocène, au moins, et, en tous cas, depuis le Miocène inférieur, et ce grâce au mouvement vers l'ouest - nord-ouest de la plaque Pacifique.

L'hypothèse d'une origine volcanique des sols phosphato-bauxitiques a été envisagée par Taylor & Hugues (1975) pour les bauxites actuelles de Rennell (Salomon) avec arrivée de cendres éoliennes provenant des éruptions de Guadalcanal et de Nouvelle Géorgie (andésite) pendant le Pliocène et le Quaternaire. Pour les phosphates insulaires, cette hypothèse est reprise par Bernat *et al.* (1991) qui trouvent une distribution des terres rares, dans les phosphates de Nauru, différente de celle de l'eau de mer, et marquée, de plus, par une anomalie positive en europium. Cette distribution attesterait d'une origine volcanique, confirmée aussi par une teneur en ^{230}Th qui pourrait être d'origine allogène, même si les auteurs, après ces remarques, invoquent l'*endo-upwelling* ou l'*upwelling* de Froelich *et al.* (1988).

Dès 1980, une nouvelle hypothèse pour l'origine des phosphates insulaires fut avancée grâce à l'étude des faciès sédimentaires des phosphates de Nauru (Bourrouilh-Le Jan 1980) ainsi que grâce à leur géochimie, après comparaison avec les sols phosphato-bauxitiques de Rennell et de Lifou, Maré et Ouvéa. La reconstitution de l'évolution géologique d'un gisement fut possible sur le gisement de Makatea (Bourrouilh-Le Jan 1989a). C'est pourquoi les échantillons phosphatés de Clipperton ont été l'objet des mêmes analyses géochimiques, analogues à ceux des échantillons de Nauru et de Makatéa. L'ensemble des résultats a été comparé aux résultats des analyses de guano *s.s.* prélevé aussi à Clipperton (Fig. 24 ; Tableau V). Par ailleurs, ces sols, avec des restes de ponces, existent bien sur d'autres plates-formes carbonatées du Pacifique comme les îles Daïto Jima (Japon) (Fig. 24). Clipperton, avec son laboratoire naturel, biologique et géologique, se situe donc dans une évolution générale des îles et des atolls du Pacifique, ce qui en fait un haut lieu scientifique à protéger.

CONCLUSION

En conclusion, Clipperton est une petite plate-forme carbonatée, jeune, de 200 m d'épaisseur au maximum, qui présente déjà des indices de karstification actuelle sur ses dépôts carbonatés holocènes. Elle montre aussi les premiers stades d'évolution et de remaniement pédologique d'un sol ancien d'origine volcanique (ponces et cendres), identifiables par leur cortège géochimique, d'âge Pliocène à Pléistocène, formé pendant les stades de bas niveaux marins avec formation d'apatite. En effet, Clipperton a été soumis à de très nombreuses variations du niveau de la mer depuis 3 à 5 millions d'années, âge que nous avions précédemment avancé pour son émersion, si l'on se réfère aux courbes eustatiques mondiales de Vail *et al.* (1977a, b) et de Haq *et al.* (1988).

Grâce à ces études et à l'étude des phosphates de Clipperton, un nouveau modèle de phosphatogenèse dite insulaire (Fig. 23) a pu être élaboré. Une longue émersion s'accompagne d'une altération et d'une pédogenèse de matériaux volcanoclastiques sous climat tropical à équatorial, ce qui constitue une chromatographie naturelle pédogénétique (température de 25° à 30° et fortes pluies). Puis, une transgression nouvelle, eustatique et/ou tectonique, peut provoquer l'installation, en zone tropicale à équatoriale, d'une lagune présentant les conditions de formation sédimentaire de l'apatite. Les conditions physico-chimiques sont alors semblables aux conditions du modèle *upwelling* : eaux anoxiques et réductrices, mais dans un environnement eutrophique peu profond et dans un contexte géographique margino-littoral. De plus, les requins et poissons piégés dans le lac méromictique de Clipperton, meurent au bout de quelques jours (observations des participants des missions Bougainville et communication personnelle du Dr Niaussat) tout comme les poissons et mammifères marins que l'on trouve fossilisés dans les gisements classiques de la couche Humboldt du phosphate Miocène de Californie du Sud (Mexique).

L'îlot isolé de Clipperton est donc un site sédimentologique important et unique au monde où, sur quelques kilomètres carrés de surface, un environnement confiné sous-aquatique d'eau météorique mélangée à l'eau marine s'est développé au-dessus d'un océan de 3 500 m de profondeur. Cet environnement a développé des conditions anoxiques et réductrices dans un lac méromictique aux eaux stratifiées. Il s'y développe une sédimentation phosphatée selon un prisme sédimentaire intertidal, accompagnée de carbonate double (kutnahorite) et une karstification intense. Clipperton constitue un nouveau modèle de phosphatogenèse. Ce nouveau modèle permet d'expliquer comment des

gisements de phosphates insulaires ont pu être générés sur des plates-formes carbonatées océaniques au cours d'émersions tectoniques ou eustatiques, aussi bien pendant le Phanérozoïque que pendant le Précambrien quand les vertébrés aériens et volants, et donc le guano, n'existaient pas encore. C'est pourquoi, tant pour sa biologie que pour sa géologie, Clipperton devrait être totalement préservé comme je l'ai déjà écrit en 1986.

REMERCIEMENTS

Une grande majorité des analyses et synthèses de ce document n'ont jamais été publiées. L'édition de cet ouvrage ayant été rendue possible grâce à la décision des directeurs du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et de l'Institut de recherche pour le développement (IRD) de publier les résultats scientifiques relatifs à Clipperton, je remercie ces directeurs de me donner la possibilité de publier les résultats du traitement géologique des échantillons des missions Bougainville de 1967 à 1969, ainsi que les résultats de la mission Cousteau de 1980 à laquelle j'ai eu l'honneur de participer. Dans les deux cas, le chef de mission était le Dr. P.-M. Niaussat qui m'invita à participer à la mission et que je remercie infiniment. J'ai essayé avec cette synthèse de lui rendre hommage ainsi qu'aux auteurs des travaux scientifiques antérieurs faits par les membres des missions Bougainville et Cousteau. Ce travail n'aurait pas été possible sans l'aide technique et le soutien financier de la société Elf Aquitaine, de TOTAL S. A., de la fondation Singer Polignac, de la fondation Cousteau, de l'Université Pierre-et-Marie-Curie-Paris VI, mon université d'origine, et du laboratoire CIBAMAR. Je remercie aussi tous les spécialistes, collègues et amis, qui m'ont aidée dans cette recherche. Pour les déterminations paléontologiques, les analyses géochimiques, diffractométriques et isotopiques, mes remerciements vont à G. Lucas, P.-M. Niaussat, J.-Y. Cousteau, A. Perrodon, Y. Albouy, Y. Benderitter, Y. Thommeret, G. Tercinier, G.-H. McClellan, M. Vivoni, D. Giot, A.-C. Vinot, J.-Cl. Fontes, R.-G.-E. Taxit, J.-L. Carsin, J. Le Chuiton, R.-C. Murphy, J.-P. Chevallier, B. Salvat, D. Noël, A. Lévy et l'équipe technique de la mission Cousteau à Clipperton. Mes remerciements vont aussi à L. Charpy et J. Trichet pour leurs remarques fructueuses et leurs corrections constructives du manuscrit.

Bibliographie

AHARON P., SOCKI R.-A. & LUI CHAN 1987. – Dolomitization of atolls by sea water convection flow : hypothesis at Niue, South Pacific. *The Journal of Geology* 95(2) : 187-203.

ANDREWS C.-W. 1900. – *A monograph of Christmas Island (Indian Ocean) : Physical features and geology*. British Museum Natural History, London, 357 p., 22 pls, 1 map.

BAIZE D. 2000. – *Guide des analyses en pédologie*. 2e édition revue et augmentée. INRA, Paris, 257 p.

BAIZE D. & GIRARD M.-C. (Eds)1995. – *Référentiel Pédologique*. Association Française pour l'Étude des Sols, INRA, Paris, 332 p.

BARRIE J. 1967. – *The geology of Christmas Island*. Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics of Australia, Canberra, 46 p. (Record N°1967/37).

BERNAT M., LOUBET M. & BAUMER A. 1991. – Sur l'origine des phosphates de l'atoll corallien de Nauru. *Oceanologia Acta* 14 : 325-331.

BOLTON B.-R., OSTWALD J. & MONZIER M. 1986. – Precious metals in ferro-manganese crusts from the SW Pacific. *Nature* 320 : 518-520.

BOURROUILH-LE JAN F.-G. 1972. – Diagenèse récifale : calcitisation et dolomitisation. Leur répartition dans un atoll soulevé. Ile Lifou. Territoire de la Nouvelle Calédonie. *Cahiers ORSTOM série Géologie* 4(2) : 121-148, 11 pls.

BOURROUILH-LE JAN F.-G. 1980. – Phosphates, sols bauxitiques et karsts dolomitiques du Centre et SW Pacifique. Comparaisons sédimentologiques et géochimiques, *in Géologie comparée des gisements de Phosphates et de Pétroles : Colloque international, Orléans, 6-7 Novembre 1979.* Éditions du BRGM, Orléans : 113-128, 8 figs. *(*Documents du BRGM ; 24).

BOURROUILH-LE JAN F.-G. 1982. – *Les étapes de la dolomitisation. Géochimie et sédimentologie d'un atoll soulevé du SW Pacifique et de sa couverture bauxitique : Rennell, îles Salomon. Livre Jubilaire du Professeur Gabriel LUCAS*. Institut des Sciences de la Terre, Dijon : 3-20, 6 figs, 3 pls couleurs. (Mémoires géologiques de l'Université de Dijon).

BOURROUILH-LE JAN F.-G. 1986. – *Lettre au Premier Ministre pour le classement de Clipperton en parc national*. Archives du Cabinet du Premier Ministre.

BOURROUILH-LE JAN F.-G. 1988. – Clipperton Island, *in* WELLS S.-M. (Ed.), *Coral Reefs of the World. Volume 1: Atlantic and Eastern Pacfic.* United Nations Environmental Program, Nairobi ; International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Switzerland : 128.

BOURROUILH-LE JAN F.-G. 1989a. – The Oceanic Karsts : modern bauxite and phosphate ore deposits on the High Carbonate Islands (so-called "uplifted atolls") of the Pacific Ocean, *in* BOSAK P., FORD D.-C., GLAZEK J. & HORACEK I. (Eds), *Paleokarst. A systematic and Regional Review*. Elsevier, Amsterdam ; Academia, Praha, 443-471.

BOURROUILH-LE JAN F.-G. 1989b. – Phosphate, bauxite et diagenèse carbonatée dans les récifs miocènes du Sud Pacifique. *Géologie Méditerranéenne* XVI(1) : 183-193, 5 tbs, 3 figs, 2 pls couleurs.

BOURROUILH-LE JAN F.-G. 1990. – *Diagenèse des carbonates de plates-formes, récifs et mangroves en Atlantique et Pacifique. Contrôle de la diagenèse par les variations thermo-glacio-eustatiques d'émersion-submersion. Aragonite, calcite, dolomite*. Thèse, Doctorat d'État, Université Pierre et Marie Curie Paris VI, Paris, France, 216 p. avec 2 documents annexes de recherche.

BOURROUILH-LE JAN F.-G. 1992. – Evolution des karsts océaniens (karsts, bauxites et phosphates). *Karstologia* 19 : 31-50.

BOURROUILH-LE JAN F.-G. 1994. – Les récifs coralliens : Indicateurs de l'Environnement et des paléoenvironnements, *in* MAIRE R., POMEL S. & SALOMON J.-N. (Eds), *Enregistreurs et indicateurs de l'Évolution de l'environnement en zone tropicale*. Presses Universitaires Bordeaux : 275-297.

BOURROUILH-LE JAN F.-G. 1996. – *Plates-formes carbonatées et atolls du Centre et Sud Pacifique. Stratigraphie, sédimentologie, minéralogie et géochimie. Diagenèses et émersions : aragonite, calcite, dolomite, bauxite et phosphate.* Editions du BRGM, Orléans : 365 p., 215 figs, 17 figs couleurs. (Documents du BRGM ; 249).

BOURROUILH-LE JAN F.-G. 1998. – The role of high energy events (hurricane and/or tsunamis) in the sedimentation, diagenesis and karst initiation of tropical shallow water carbonate platforms and atolls. *Sediment. Geology* 118 : 3-36.

BOURROUILH-LE JAN F.-G., ALBOUY Y. & BENDERITTER Y. 1985a. – Un outil pour la connaissance d'un atoll : le magnétisme à Clipperton (ENE Pacifique). Implications géophysiques et géologiques, *in* : GABRIE C. & HARMELIN M. (Eds), *Proceedings of The fifth International Coral Reef Congress. Tahiti, 27 May-1 June 1985. Vol. 6 : Miscellaneous Paper (B)*. MNHN-EPHE : 407-412.

BOURROUILH-LE JAN F.-G., CARSIN J.-L., NIAUSSAT P.-M. & THOMMERET Y. 1985b. – *Sédimentation phosphatée actuelle dans le lagon confiné de Clipperton, ENE Pacifique. Datations, sédimentologie et géochimie.* Institut de géologie de Strasbourg, Strasbourg : 109-124. (Sciences géologiques. Mémoire ; 77).

BOURROUILH-LE JAN F.-G., TALANDIER J. & SALVAT B., 1985c. – Early diagenesis from 6 000 years ago and the geomorphology of atoll rims in the Tuamotu, *in* GABRIE C., TOFFART J.-L. & SALVAT B. (Eds), *Proceedings of The fifth International Coral Reef Congress. Tahiti, 27 May-1 June 1985. Vol. 3 : Symposia and Seminars (A)* : 235-240.

BRISOU J., NIAUSSAT P., LAFAIX J.-M. & EHRHARDT J.-P. 1969. – Inventaire microbiologique du lagon de Clipperton. *Commentaires de Microbiologie du Laboratoire Le Dantec*, Poitiers 9 : 1-48.

CADET J.-P., THISSE Y., POUCLET A., BARDINTZEFF J.-M. & STEFFAN J.-F., 1981. – Tephra from Deep Sea Drilling Project Leg 66. Middle America Trench transect (Southern Mexico), *in* : WATKINS J.-S., MOORE J.-C., BACHMAN S.-B., BEGHTEL F., BUTT A., DIDYK B.-M., DMITRIEV Y., LEGGETT J.-K., LUNDBERG N.-F., MCMILLEN K.-J., NOBUAKI N., RODRIGUEZ-TORRES R., SHEPHARD L.-E., SHIPLEY T.-H., STEPHAN J.-F. & STRADNER H. (Eds), Vol. LXVI. U.S. Government Printing Office, Washington DC : 687-698.

Bibliographie

CADET J.-P., POUCLET A., THISSE Y., BARDINTZEFF J.-M. & AZEMA J. 1982. – Middle America Neogene volcanism and ash layers : evidence from the Middle America Trench transect, Deep Sea Drilling Project Leg 67, *in* AUBOUIN J., VON HUENE R., AZÉMA J., COULBOURN W.-T., COWAN D.-S., CURIALE J.-A., DENGO C.-A., FAAS R.-W., HARRISON W., HESSE R., LADD J.-W., MUZYLÖV N., SHIKI T., THOMPSON P.-R. & WESTBER M.-J. (Eds), *Initial reports of the Deep Sea Drilling Project.* Vol. LXVII. U.S. Government Printing Office, Washington DC : 475-491.

CARSIN J.-L. 1980. – *Mission de Clipperton, 8-30 mars 1980. Hydrologie des eaux du lagon*. Établissement principal du Service Hydrographique de la Marine. S.H.O.M., 26 p.

CARSIN J.-L., BOURROUILH-LE JAN F., MURPHY R.-C., TAXIT R. & NIAUSSAT P.-M. 1985. – The natural eutrophication of the water of the Clipperton lagoon : equipments, methods, results, discussions, *in* GABRIE C., TOFFART J.-L. & SALVAT B. (Eds), *Proceedings of the fifth International Coral Reef Congress, Tahiti, 27 May-1 June 1985. Vol. 3 : Symposia and Seminars (A)*. MNHN-EPHE : 359-364.

CAZENAVE A. 1999. – Les variations actuelles du niveau moyen de la mer. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences - série IIA - Science de la Terre et des Planètes* 329(7) : 457-469.

CHAVE K.-E. 1954a. – Aspects of the biogeochemistry of Magnesium. 1. Calcareous marine organisms. *Journal of Geology* 62 : 266-283.

CHAVE K.-E. 1954b. – Aspects of the biogeochemistry of magnesium. 2. Calcareous sediments and rocks. *Journal of Geology* 62 : 587-599.

CHEN J.-L., WILSON C.-R., CHAMBERS D.-P., NEREM R.-S. & TAPLEY B.-D. 1998. – Seasonnal global water mass budget and mean sea level variations. *Geophysical Research Letters* 25(19) : 3555-3558.

COOK P.-J. 1984. – Spatial and Temporal Controls on the Formation of Phosphate Deposits, *in* NRIAGU J.-O. & MOORE P.-B. (Eds), *Phosphate Minerals*. Springer-Verlag, Berlin : 242-274.

DEBRABANT P., CHAMLEY H. & HOTZAPFFELT T. 1984. – Influences dominantes successives, volcaniques, diagénétiques et détritiques dans la sédimentation crétacée du bassin des Mariannes (Pacifique équatorial). *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences - série IIA - Science de la Terre et des Planètes* 299(7) : 457-469.

ELSCHNER C. 1913. – *Corallogene Phosphat-Inseln Austral-Oceaniens und ihre Produkte*. Lübeck, 120 p.

FROELICH P.-N., ARTHUR M.-A., BURNETT W.-C., DEAKIN M., HENSLEY V., JAHNKE R., KAUL L., KIM K.-H., ROE K., SOUTAR A. & VATHAKANON C. 1988. – Early diagenesis of organic matter in Peru continental margin sediments : phosphorite precipitation. *Marine Geology* 80 : 309-343.

HAQ B.-U., HARDENBOL J. & VAIL P.-R. 1988. – Mesozoic and cenozoic chronostratigraphy and cycle of sea-level change, *in* WILGUS C., HASTINGS B.-S., ROSS C.-A., POSAMENTIER H., VAN WAGONER J. & KENDALL C.-G. St. C. (Eds), *Sea-level change : An integrated Approach.* Society of Economic Paleontologists, Mineralogists, Tulsa : 71-108. (Special Publication ; 42).

HUTCHINSON G.-E. 1950. – The biogeochemistry of vertebrate excretion. *Bulletin of the Ameican Museum of Natural History* 96, 554 p.

JEHL C. & ROUGERIE F. 1995. – Phosphatogenèse en atolls polynésiens : la filiation mattes cyanobactériennes-phosphorites. *Oceanologica Acta* 18(1) : 79-93.

LACROIX A. 1906. – Sur la transformation de roches volcaniques en phosphate d'alumine sous l'influence de produits d'origine physiologique. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences - série IIA - Science de la Terre et des Planètes* 143: 661-664

LACROIX A. 1939. – Clipperton, île de Pâques et Pitcairn, esquisse lithologique. *Annales de l'Institut océanographique* 18(4), 42 p.

MACARTHUR J.-M. 1983. – Offshore Peruvian phosphorite : a reappraisal of its age and genesis. *Chemical Geology* 38 : 93-105.

MENARD H.-W. & FISHER R.-L. 1958. – Clipperton fracture zone in the Northeastern Equatorial Pacific. *Journal of Geology* 66 : 239-253.

MILLIMAN J.-D. 1974. – *Marine carbonates*. Springer Verlag, New York, 375 p.

MINSTER J.-F., CAZENAVE A., SERAFINI Y.-V., MERCIER F., GENNERO M.-C. & ROGEL P. 1999. – Annual cycle in mean sea level from Topex-Poseidon and ESR-1 : interference on the global hydrological cycle. *Global and Planetary Change* 20 : 57-66.

NIAUSSAT P.-M. 1978. – *Le lagon et l'atoll de Clipperton*. Académie des sciences d'Outre-Mer, Paris, 189 p. (Travaux et mémoires de l'académie des sciences d'Outre-Mer ; 8).

NIAUSSAT P.-M., BRISOU J., LAFAIX J.-M. & ERHARDT J.-P. 1969. – Microbiologie d'un lagon marin strictement clos. Conséquences pathologiques éventuelles. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* 63(2) : 160-171.

NRIAGU J.-O. 1984. – Phosphate Minerals : their Properties and general Modes of Occurrence, *in* NRIAGU J.-O. & MOORE P.-B. (Eds), *Phosphate Minerals*. Springer-Verlag, Berlin : 1-136.

PANSU M. & GAUTHEYROU J. 2003. – *L'analyse du sol minéralogique, organique et minérale*. Springer-Verlag France, Paris, 993p.

POUCLET A., CADET J.-P., FUJIOKA K. & BOURGOIS J. 1985. – Ash layers from deep sea drilling project Leg 84 : Middle America Trench transect, *in* : VON HUENE R., AUBOUIN J., ARNOTT R.-J., BALTUCK M., BOURGOIS J., FILEWICZ M., HELM R., KVENVOLDEN K.-A., LIENERT B., McDONALD T.-J., McDOUGALL K., OGAWA Y., TAYLOR E. & WINSBOROUGH B., *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*. Vol. LXXXIV. U.S. Government Printing Office, Washington DC : 609-618.

QUANTIN P. 1972. – Les andosols. Revue bibliographique des connaissances actuelles. *Cahiers ORSTOM série Pédologie* 10(3) : 273-301.

ROE K.-K. & BURNETT W.-C. 1985. – Uranium geochemistry and dating of Pacific island apatite. *Geochemica and Cosmochemica Acta* 49 : 1581-1592.

ROE K.-K., BURNETT W.-C. & LEE A.-I.-N. 1983. – Uranium disequilibrium dating of phosphate deposits from Lau group, Fiji. *Nature* 302(5909) : 603-606.

ROSSFELDER A.-M. 1990. – The submerged phosphate of Mataïva Atoll, French Polynesia, *in* BURNETT W.-C. & RIGGS S.-R. (Eds), *Phosphate Deposits in the World*. Vol. III. Cambridge University Press, Cambridge : 195-203.

ROUGERIE F. & WAUTHY B. 1989. – Une nouvelle hypothèse sur la genèse des phosphates d'atolls : le rôle du processus d'endo-upwelling. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences - série IIA - Science de la Terre et des Planètes* 308 : 1043-1047

ROUGERIE F., JEHL C. & TRICHET J. 1997. – Phosphorus pathways in atolls : insterstitial nutrient pool, cynobacterial accumulation and Carbonate-Fluoro-Apatite (CFA) precipitation. *Marine Geology* 139 : 201-217.

SACHET M.-H. 1962. – Monographie physique et biologique de l'atoll de Clipperton. *Annales de l'Institut océanographique* 40(1), 107 p.

SALVAT B. & EHRHARDT J.-P. 1970. – Mollusques de l'île de Clipperton. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle*, 2e série 42(1): 223-231.

SALVAT B. & SALVAT F. 1972. – Geographic position of *Pinna rugosa* Sowerby, 1835 (Mollusca: Bivalvia) and its occurrence on Clipperton Island. *The Veliger* 15(1) : 43-44.

SLANSKI M. 1980. – Géologie des phosphates sédimentaires. *Mémoires du BRGM* 114 : 92 p.

TALANDIER J. & OKAL E.-A. 1987. – Crustal structures in the Society and the Tuamotu Islands, French Polynesia. *Geophysical Journal of the Royal Astronomical Society* 88 : 499-528.

TAXIT R.-G.-E. 1980. – *Mission Clipperton 1980. La faune benthique du lagon*. Rapport particulier n°4, IMTSSA/OCEAN, 24 p.

TAXIT R.-G.-E. 1981. – La biologie de Clipperton ou les conséquences du déséquilibre d'un écosystème sur les problèmes de survie. *Médecine tropicale* 41(6) : 671-674.

TAYLOR G.-R. & HUGHES G.-W. 1975. – Biogenesis of the Rennell bauxite. *Economic Geology* 79 : 542-546.

TERCINIER G. 1971. – Contribution à la connaissance des phénomènes de bauxitisation et d'allitisation : les sols des karsts des atolls surélevés du SW Pacifique. *Cahiers O.R.S.T.O.M. série Pédologie* 9(3) : 307-334.

TERCINIER G. 1972a. – Les sols bauxitiques de karst des atolls surélevés du Pacifique. Contribution à l'étude de bauxitisation et d'allitisation. *Science du Sol* 1 : 103-122.

TERCINIER G. 1972b. – La crandallite, phosphate naturel répandu dans les sols et souvent abondant dans les remplissages des karsts. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences - série D - Science de la Terre et des Planètes* 274 : 1445-1448.

TERCINIER G. & QUANTIN P. 1968. – Influence de l'altération de ponces et de cendres volcaniques d'âge récent sur la nature, les propriétés des sols aux Nouvelles-Hébrides. *Cahiers O.R.S.T.O.M. série Pédologie* 6(2) : 203-224.

TRICHET J. & FIKRI A. 1997. – Organic matter and the genesis of high-island atoll peloidal phosphorites : the lagoonal link. *Journal of Sedimentary Research* 67(5) : 894-897.

VAIL P.-R., MITCHUM R.-M. Jr. & THOMPSON III S. 1977a. – Seismic stratigraphy and global changes of sea level, *in* PAYTON C.-E. (Ed.), Seismic stratigraphy. Application to hydrocarbon exploration : 83-96. (American Association of Petroleum Geologists Memories ; 26).

VAIL P.-R., MITCHUM R.-M. Jr. & THOMPSON III S. 1977b. – Global cycles of relative sea level, *in* PAYTON C.-E. (Ed.) *Seismic stratigraphy. Application to hydrocarbon exploration* : 117-134. (American Association of Petroleum Geologists Memories ; 26).

VEIZER J. 1983. – Trace elements in carbonates. *Reviews in Mineralogy* 11 : 265-299.

WEISSE de G. 1964. – Bauxite latéritique et bauxite karstique, *in* Karšulin M. (Ed.), *Actes du symposium sur les bauxites, oxydes et hydroxydes d'aluminium, Zagreb, 1-3 octobre 1963*. Tome 1. Jugoslavenske Akademije Znanosti i Umjetnosti, Zagreb : 7-29.

WEISSE de G. 1970. – Bauxite sur un atoll du Pacifique, l'île de Rennell de l'Archipel des Salomons. *Mineralium Deposita* 5 : 181-183.

YAMANARI H. 1935. – Aluminium phosphate deposit in Kita-Daito-Jima. *Contributions from the Institute of Geology and Paleontology*, Tohoku University 15 : 65 p.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Variations

du niveau de la mer et du lagon

Laurent Testut, Gwénaële Jan, Antoine Guillot, Stéphane Calmant

Résumé
Lors de l'expédition organisée par J.-L. Étienne sur l'atoll de Clipperton au début de l'année 2005 nous avons pu déployer deux capteurs de pression de fond à l'intérieur et à l'extérieur du lagon. L'analyse de quelques mois de mesures nous a permis de mettre en évidence l'absence de connexion significative entre les eaux du lagon et celles de l'océan. Ces données nous ont aussi permis de valider le modèle de marée globale FES2004 et de faire une première expérience de validation des données altimétriques dans la région. Ainsi l'atoll de Clipperton s'est révélé être un site d'un intérêt scientifique certain en termes d'étude du niveau de la mer. L'installation d'une station marégraphique permanente sera à prendre en compte dès que les conditions logistiques nécessaires à sa maintenance seront réunies.

Abstract
During the first semester of 2005, as part of the expedition to Clipperton organised by J.-L. Étienne, two bottom pressure gauges were installed inside the lagoon and in the open sea. The analysis of allows us to confirm the absence of connection between the lagoon and the open sea. Comparisons of the tidal signal with the FES2004 tidal model confirm the model in this region. A first experiment has been carried out to calibrate the satellite altimetry missions showing the good potential of this site in terms of calibration experiments. The possibility of installing a permanent tide gauge in Clipperton atoll should clearly be examined as soon as the logistical conditions allowing its maintenance are met.

INTRODUCTION

Notre participation à l'expédition Clipperton organisée par J.-L. Étienne a été motivée par l'intérêt que revêt cet endroit pour les études du niveau de la mer, élément indicateur fondamental des changements de notre environnement. De l'aménagement du littoral à l'étude des variations climatiques en passant par la validation des modèles de prévisions océaniques, son observation couvre des thématiques à la fois scientifiques et pratiques. La France a depuis toujours joué un rôle important dans l'étude du niveau marin tant dans sa composante instrumentale que théorique. En effet, des premières mesures marégraphiques précises effectuées par l'abbé J. Picard à la fin du XVII^{e} siècle à l'implication française dans les programmes d'altimétrie satellitaire Topex/Poseidon et Jason-1, du développement de la théorie des marées par P.-S. de Laplace au XVIII^{e} siècle à la modélisation hydrodynamique globale de grande précision, la France s'est toujours investit avec succès. Elle possède à ce titre un fort potentiel marégraphique, notamment en raison de la présence de stations d'observation dans les océans Atlantique, Pacifique, Indien et Austral, qui nous permet d'avoir un réseau d'ampleur mondiale.

Un des objectifs de cette mission était aussi de déterminer la qualité du site d'un point de vue de l'altimétrie satellitaire. L'altimétrie, dont l'histoire a débuté dans les années soixante-dix aux États-Unis lorsque les satellites ont commencé à transmettre de façon régulière des informations sur la physique et la dynamique des terres et des océans, a changé la vision des océans. En effet, les nouveaux outils d'observations permettent d'avoir une surveillance globale et continue des océans. Différentes missions altimétriques ont été organisées à partir du lancement de Topex/Poséidon, en 1992, qui fournissait des mesures de hauteur de mer quasi globale avec une répétitivité de 10 jours. Sa succession a été assurée par Jason-1, lancé en décembre 2001, afin d'améliorer la précision des mesures et d'assurer la continuité et la compatibilité des séries temporelles des mesures. D'autres satellites possèdent également un radar altimètre embarqué. C'est le cas de GFO (*Geosat Follow On*), satellite de la marine américaine, lancé le 10 février 1998, ainsi qu'ENVISAT (*Environmental Satellite*), satellite de l'ESA (*European Space Agency*), lancé le 1er mars 2002. Les techniques d'altimétrie spatiale appliquées à l'océanographie sont désormais opérationnelles et les performances atteintes actuellement sont concluantes. De plus, ces mesures sont complémentaires et indépendantes des mesures réalisées *in situ* au moyen de marégraphes par exemple. Afin de valider les données des altimètres, les agences spatiales en charge des missions altimétriques ont mis en place des plans de calibration/validation (CAL/VAL) dans le but de vérifier le radar altimètre et les corrections à apporter à la mesure brute. Un objectif de la calibration/validation consiste à estimer le biais et une éventuelle dérive du radar

altimètre afin de pouvoir corriger en conséquence les mesures du niveau de la mer. Une des méthodes pour estimer ce biais consiste a comparer les données du satellite aux observations locales *in situ* (Jan *et al.* 2004).

Il faut rappeler que le site de Clipperton est depuis plusieurs années inscrit au programme international d'observation du niveau de la mer GLOSS (*Global Sea Level Observing System*), coordonné par la COI (*Commission Océanographique Internationale*) de l'UNESCO et la JCOMM (*Joint Commission for Oceanography and Marine Meteorology*) de la WMO (*World Meteorological Organization*). Ce site, qui relève de la responsabilité de la France, n'a pas pu être à ce jour équipé, principalement en raison des difficultés d'accès sur le site et du besoin d'une logistique régulière. La présence d'une équipe scientifique et technique pendant plusieurs mois sur l'atoll de Clipperton a été une bonne opportunité pour étudier la faisabilité de la création d'une station permanente de surveillance du niveau de la mer et pour mener à bien quelques études préliminaires à la fois en terme de comparaison avec l'altimétrie satellitaire et en termes de stabilité de l'atoll vis-à-vis des mouvement verticaux de la croûte terrestre, information indispensable pour l'obtention du niveau de la mer absolu.

Voici un bref rappel des objectifs que nous nous étions fixés :

- étude de la faisabilité de l'installation d'une station marégraphique permanente ;
- validation des modèles de marée globaux ;
- étude des relations de hauteur de mer entre le lagon et l'océan ;
- détermination préliminaire de la qualité du site du point de vue de la calibration altimétrique.

LE DÉROULEMENT DE LA MISSION

Cette mission s'est déroulée en deux temps : S. Calmant du LEGOS (Laboratoire d'Études en Géophysique et Océanographie spatiale) à Toulouse est parti lors de la première rotation scientifique début janvier pour installer l'ensemble des capteurs et effectuer les mesures GPS. A. Guillot à la Division Technique de l'INSU (Institut national des Sciences de l'Univers) à Brest a quant à lui participé à la dernière rotation scientifique en mars 2005 pour effectuer la récupération des instruments et prospecter les futurs sites afin d'étudier la faisabilité de l'installation d'une station marégraphique permanente (Guillot & Calmant 2005).

La première rotation scientifique au mois de janvier nous a permis d'effectuer des mesures GPS à bord de la goélette *Rara Avis* et de faire des profils GPS à travers et le long de certaines traces altimétriques. Une fois à terre, une station GPS alimentée par un panneau solaire a été installée sur le "rocher" pour la durée de la mission. Lors de cette première rotation deux capteurs de pressions de fond de type Aanderaa WLR7, l'un à l'intérieur du lagon, l'autre à l'extérieur ont été installés (Fig. 25, Fig. 26 et Tab. VI). Tant dans le lagon que sur le platier externe, les capteurs étaient insérés dans des cages métalliques elles-mêmes chevillées au substrat. Ce protocole d'installation a permis d'assurer le maintien des capteurs dans une position fixe tout au long des observations ainsi qu'une relève des capteurs (vidage des mémoires, rechargement des batteries) et une re-installation exactement dans la même position, permettant d'assurer une bonne continuité des séries temporelles

Tableau VI : récapitulatif des observations faites lors de la mission. Les principaux paramètres mesurés par les différents capteurs sont : pression de fond (**Pb**), pression atmosphérique (**Pa**), température de l'eau (**Tw**), température de l'air (**Ta**) et conductivité (**C**).
*Summary of the observations made during the survey. The measured parameters are: bottom pressure (**Pb**), atmospheric pressure (**Pa**), water temperature (**Tw**), air temperature (**Ta**) and conductivity (**C**).*

Paramètres	Instruments	Emplacement	Position	Période A	Période B
Coordonnées (lat., lon., H)	Trimble 5700 Antenne Zephir	À bord du bateau	Mobile		
Coordonnées (lat., lon., H)	Trimble 5700 Antenne Zephir	Le rocher	10° 17' 31,783'' N 109° 12' 26,018'' W		
Pb, Tw, C	Aanderaa WLR7 n°1594	Lagon	10° 17' 37,2'' N 109° 12' 35,7'' W	06/01/2005 20/02/2005	28/02/2005 22/03/2005
Pb, Tw, C	Aanderaa WLR7 n° 634	Mer	10° 17' 49,1'' N 109° 13' 51,4'' W	12/01/2005 26/02/2005	06/03/2005 22/03/2005
Pa	Station Vantage Pro	Camp de base			06/03/2005 20/03/2005
Pa, Ta	Station Vernier	Camp de base	10° 18' 00'' N 109° 13' 48'' W		21/03/2005 27/03/2005

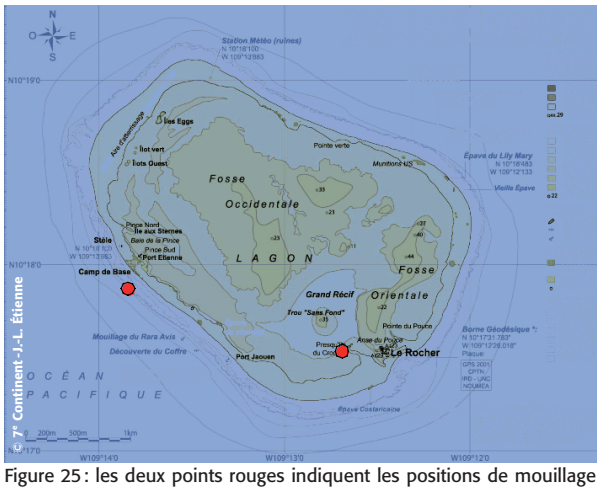


Figure 25 : les deux points rouges indiquent les positions de mouillage du marégraphe côtier et du marégraphe du lagon.
The two red dots indicate the position of the lagoon pressure gauge and the open ocean pressure gauge.



Figure 26 : installation par un plongeur de marégraphe à pression.
Installation of bottom pressure gauge at Clipperton.

L'ANALYSE DES DONNÉES MARÉGRAPHIQUES

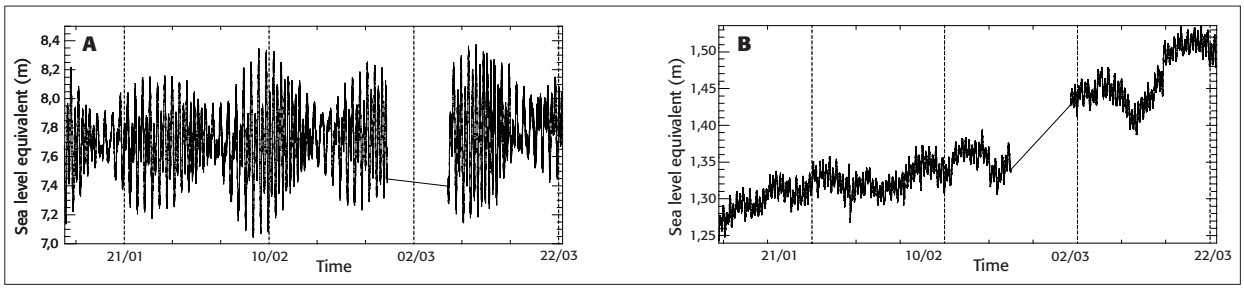


Figure 27 : niveau de la mer en mètres observé à Clipperton, en mer (**A**) et à l'intérieur du lagon (**B**), entre janvier et mars 2005.
*Sea level observed at Clipperton during the expedition at sea (**A**) and in the lagoon (**B**), between January and March 2005.*

En parallèle à l'étude de faisabilité pour l'installation d'une station permanente, le déploiement des deux capteurs d'observations du niveau de la mer à Clipperton répondait à plusieurs objectifs scientifiques. Nous voulions d'une part connaître la marée océanique pour valider le modèle global de marée développé part notre équipe au LEGOS (Le Provost *et al.* 1998) et d'autre part mener une étude préliminaire de comparaison des hauteur d'eau *in situ* avec celles observées par les différentes missions altimétriques. Le fait de disposer de deux capteurs, dont un installé à l'intérieur du lagon, nous a aussi permis de faire une étude comparative des variations de hauteur d'eau à l'intérieur et à l'extérieur de l'atoll (Fig. 27). Le niveau de la mer a été calculé a partir de la pression de fond fournit par les capteurs avec correction du baromètre inverse.

LE NIVEAU DE LA MER À L'EXTÉRIEUR DE L'ATOLL

L'essentiel du signal de niveau de la mer à l'extérieur de l'atoll, c'est-à-dire en mer, est dû à la marée océanique (Fig. 27A). Le signal de marée est de type semi-diurne avec une forte inégalité diurne, l'amplitude pouvant dépasser les 50 cm. Le tableau VII donne les amplitudes des huit composantes principales de la marée simulées par le modèle de marée FES2004 (Lyard *et al.* 2006), et celles observées à l'extérieur de l'atoll et dans le lagon. On remarquera le très bon accord entre le modèle et l'observation en mer (Fig. 28). En effet le modèle est capable de reproduire le signal de marée à Clipperton avec une très bonne précision (de l'ordre du centimètre).
En dehors de son aspect scientifique la connaissance de la marée a Clipperton a été utile de manière pratique durant l'expédition. En effet nous avions fourni les prévisions de marée à partir du modèle pour toute la période de l'expédition. Celles-ci se sont avérées très utiles pour la planification des sorties en mer. La passe qui permettait au zodiac d'effectuer

Tableau VII : amplitudes des ondes de marée en cm simulées par le modèle FES2004, observées en mer et dans le lagon.
Tidal components in cm from the model and from observations at sea and in the lagoon.

	M2	S2	K2	N2	K1	Q1	P1	O1
FES2004	20,3	12,7	3,9	5,7	10	1,8	3,3	8,6
MER	21,2	16	4,3	6,4	11,4	2,3	3,7	8,9
LAGON	0,1	1,3	0,3	0	0,2	0,2	0	0,2

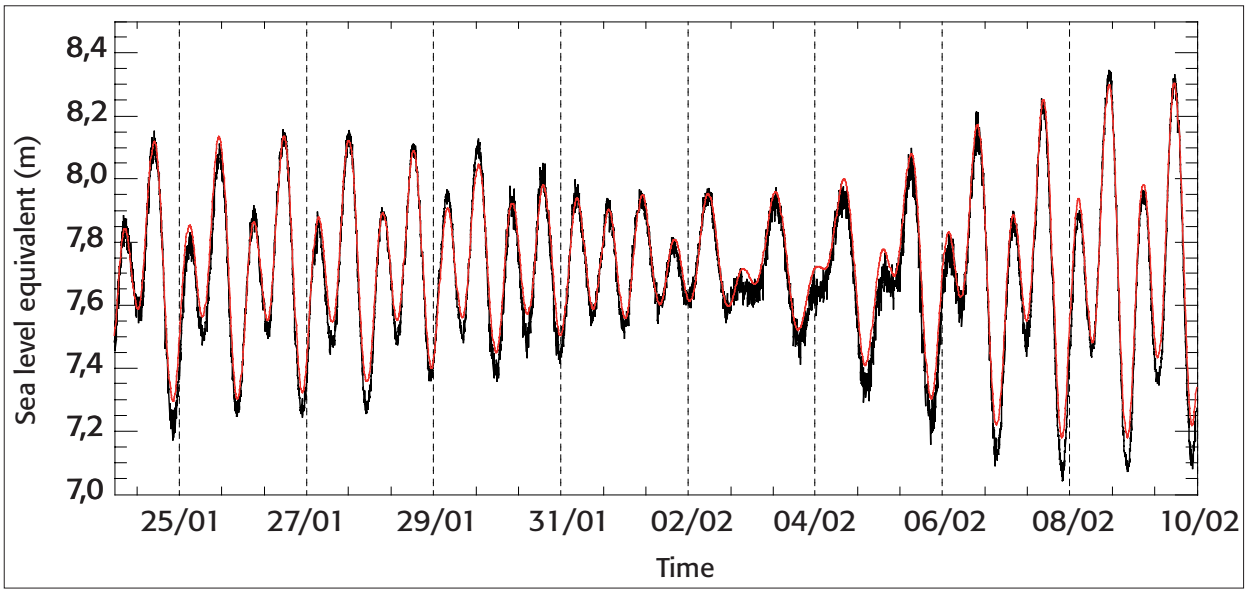


Figure 28 : niveau de la mer observé (en noir) et modélisé (en rouge). / *Sea level observed (black) and modelled (red).*

les sorties en mer se situait en face de Port Jaouen (10°17'30"N, 109°13'17"W) et ne pouvait être franchie à marée basse. Pour recaler le modèle par rapport au platier, voici ce que les marins sur place ont pu noter : "très bon accord marée haute/marée basse ; la limite -0,1 m du modèle correspond à 0,5 m d'eau sur le platier en face de Port Jaouen. C'est la limite minimale pour le passage d'un zodiac".

LE NIVEAU DE LA MER DANS LE LAGON

La seule observation de niveau de la mer dans le lagon portée à notre connaissance est celle qui a été faite à l'échelle de marée, entre avril et juillet 1967 lors de l'expédition Bougainville, rapportée par Niaussat (1978). Il avait été noté à l'époque que ce niveau était en relation étroite avec les précipitations et l'évaporation et qu'il était indépendant de la marée observée en mer. Nos observations montre l'existence d'un phénomène périodique semi-diurne à l'intérieur du lagon. Il s'agit en fait de variations de la pression de fond enregistrée par le capteur du lagon qui est la conséquence directe des variations semi-diurne de la pression atmosphérique. En effet l'eau dans le lagon ne pouvant pas s'échapper du fait de l'absence de communication avec l'extérieur, le niveau du lagon ne peut pas s'ajuster de manière hydrostatique (Fig. 29). Les variations du niveau de l'eau entre l'intérieur et l'extérieur du lagon ne

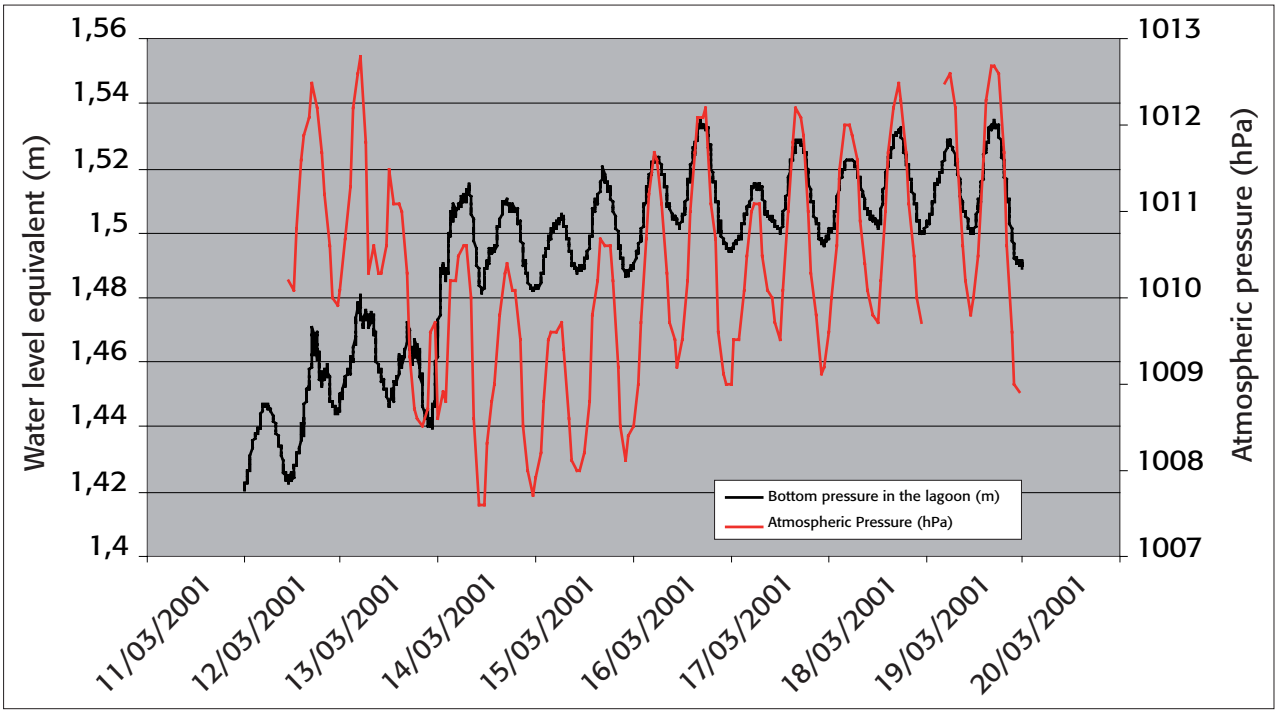


Figure 29 : variation de la pression de fond dans le lagon (noir) et de la pression atmosphérique (rouge). / *Bottom pressure (black) and barometric pressure in the lagoon (red).*

montrent aucune corrélation, confirmant l'absence de communication entre ces deux masses d'eaux. On remarque dans la figure29 un saut de la pression de fond de presque 8cm aux alentours du 15 mars. Celui-ci est dû à une variation de la hauteur d'eau du lagon à la suite de pluie intense (>30mm) à cette période.

LA COMPARAISON AVEC L'ALTIMÉTRIE

Tableau VIII : principales caractéristiques des satellites altimétriques survolant Clipperton, et distance à l'atoll.
Principal characteristics of satellites and nearest distance to Clipperton.

Satellite	Altitude (km)	Inclinaison (°)	Empreinte au sol (km)	Répétitivité (jours)	Distance/Clipperton (km)
Jason-1	1 300	66	2,2	9,916	5,402
GFO	880	107	1,5	17	1,635
ENVISAT	800	98	1,7	35	0,640

La situation de Clipperton pourrait permettre des études sur le biais de hauteur de mer des mesures altimétriques dans des conditions représentatives du plein océan (Bry *et al.* 2005). C'est-à-dire, dans des conditions non perturbées (ou moins) par la présence de la terre qui "pollue" le signal radar réfléchi du satellite. Pour "calibrer" un altimètre il est préférable d'utiliser un site survolé de manière assez proche par les satellites. La position de Clipperton est de ce point de vue très intéressante (Tab. VIII).

Par contre la principale difficulté de cette expérience est le court temps d'observations à Clipperton (trois mois). Cela correspond à cinq passages Jason-1, trois de GFO et deux de ENVISAT. Ce petit nombre de passages est insuffisant pour réaliser une étude stricte de calibration des altimètres. Il est requis de couvrir au minimum quatre mois de mesures. Cependant, cette expérience a servi à estimer la faisabilité du site en terme de calibration. Les résultats sont à interpréter qualitativement mais déjà, nous pouvons constater que les biais calculés sont dans la barre d'erreur des mesures satellites (erreurs instruments et de corrections géophysiques du signal radar). Les écarts (biais) de mesures instantanées du niveau de la mer du satellite et du marégraphe par rapport à un niveau de référence ont été étudiés. Les hauteurs de mer, calculées par l'altimétrie, contiennent la contribution de la marée et celles des effets de la pression atmosphérique (Tab. IX).

À Clipperton, pour pouvoir calculer un biais absolu, il faut connaître la hauteur du point marégraphe par rapport à l'ellipsoïde de référence. Cette étude est en cours.

Tableau IX : biais de hauteur des altimètres.
Altimeter biais.

D'après les études CAL/VAL	Jason-1	GFO	ENVISAT
Nombre de passages	5	3	2
Biais absolu	(0,10 ± 3) cm	(0,06 ± 6) cm	45,4 cm
Écart type	1,5 cm	4,6 cm	4 cm

CONCLUSION

Le déploiement de deux marégraphes à capteurs de pression dans le lagon et en mer à Clipperton nous a permi de valider le modèle de marée global et de confirmer l'absence de communication entre le lagon et l'océan. En ce qui concerne la possibilité de l'installation d'une station marégraphique permanente à Clipperton, deux cas de figure s'offrent à nous :

- Si une base scientifique permanente est installée à Clipperton, alors il est envisageable d'installer une station marégraphique avec transmission des données en temps réel par satellite à proximité du camp de base situé dans la grande cocoteraie du Sud-Ouest de l'île.
- S'il n'y a pas de base scientifique il devient inenvisageable d'installer une station sans surveillance (dégradations à cause du vandalisme et des cyclones). Le marégraphe doit alors être déployé en autonome avec une mémoire interne. Il pourrait être installé sur une grosse patate de corail étudiée et carottée pendant l'expédition dont la position est : 010° 17' 29" N, 109° 13' 30" W. Elle est située à 9m de profondeur. Cette solution nécessite tout de même une visite régulière de l'atoll pour le changement du capteur et des batteries.

Concernant la calibration des altimètres satellitaires, les résultats obtenus pour Jason-1 et GFO sont cohérents. Il est maintenant nécessaire de connaître avec plus de précision et une plus grande résolution les variations du géoïde dans cette région ainsi que le rattachement du marégraphe à l'ellipsoïde de référence utilisé pour les satellites. Ceci permettra à terme de réaliser un rattachement absolu entre les mesures altimétriques et les marégraphes et de calculer des biais absolus de hauteur de mer. Cette étude sera menée dès que le traitement des données

de bouées GPS aura été effectué. La première étape d'étude d'étalonnage altimétrique à Clipperton est encourageante mais pas encore concluante. En effet, les séries temporelles courtes n'ont pas permis une quantification robuste des biais de hauteur de mer des satellites altimétriques. Pour poursuivre, il faudrait reproduire l'expérience sur du plus long terme. Clipperton est cependant par sa situation géographique, un site d'intérêt pour la calibration des altimètres. Cependant il souffre à ce stade des mêmes réserves que celles énoncées pour l'installation d'une station marégraphique permanente, c'est-à-dire sa difficulté d'accès et l'absence de base scientifique permanente.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient toutes les personnes qui ont contribué à la réussite de l'opération, en particulier l'équipe de plongeurs de l'expédition, J.-L. Menou du centre IRD de Nouméa et C. Fresser qui a effectué la relève des marégraphes, ainsi que Ph. Téchiné du LEGOS à Toulouse, pour l'exploitation des données marégraphiques.

Bibliographie

BRY I., JAN G. & MÉNARD Y. 2005. – *Étude de faisabilité sur l'atoll de Clipperton*. Rapport de stage. Centre natinal d'études spatiales (CNES) / Noveltis, Toulouse, 87 p.

GUILLOT A. & CALMANT S. 2005. – *Rapport de mission Clipperton*. http://www.legos.obs-mip.fr/fr/communications/rapports/. (consulté en avril 2005).

JAN G., MÉNARD Y., FAILLOT M., LYARD F., JEANSOU E. & BONNEFOND P. 2004. – Offshore absolute calibration of space borne radar altimeters. *Marine Geodesy* 27(3 et 4) : 615-631.

LE PROVOST C., LYARD F., GENCO M.-L. & RABILLOUD F. 1998. – A hydrodynamic ocean tide model improved by assimilation of a satellite altimeter-derived data set. *Journal of Geophysical Research* 103(C3) : 5513-5529.

LYARD F., LEFEVRE F., LETELLIER T. & FRANCIS O. 2006. – Modelling the global ocean tides: modern insights from FES2004. *Ocean Dynamics* 56(5-6) : 394-415. (DOI 10.1007/s10236-006-0086-x).

NIAUSSAT P.-M. 1978. – *Le Lagon et l'atoll de Clipperton*. Académie des sciences d'Outre-Mer, Paris, 189 p. (Travaux et mémoires de l'académie des sciences d'Outre-Mer ; 8).

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique.* MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Un site test

pour le mouvement tectonique absolu de la plaque Pacifique

Stéphane Calmant, Nicolas Bergeot, Marie-Noëlle Bouin

Résumé

Clipperton est une des rares îles situées sur la partie orientale de la plus grande plaque tectonique du Globe, la plaque Pacifique. À ce titre, elle constitue un site idéal pour tester la validité des modèles de rotation de la plaque. À l'occasion de la mission Passion 2001 dirigée par C. Jost avec le concours de la Marine nationale française, puis de l'expédition organisée par J.-L. Étienne à Clipperton de 2004 à 2005, nous avons instrumenté un site géodésique, d'acronyme CPTN, et réalisé des observations GPS sur ce site. Le résultat de ces observations, exprimé dans l'ITRF2000, indique une vitesse horizontale de l'île de 80,7 mm/an orientée N340.1, valeur très proche des différentes valeurs prédites par les modèles tectoniques. L'incertitude globale sur la mesure, de l'ordre de 7 mm/an, ne permet toutefois pas de discriminer entre ces différents modèles ou de mettre en évidence une éventuellement déformation de la plaque Pacifique. Une vitesse de -10,3 mm/an est obtenue pour la composante verticale. Une valeur aussi importante de subsidence devra absolument être confirmée par de nouvelles mesures avant toute tentative d'interprétation.

Abstract

Clipperton is one of the very few emerged lands located on the Eastern rim of the Pacific plate.Thus, it is a good candidate to test the validity of the various rotation poles of the Pacific plate. Taking opportunity of the expedition "Passion 2001" in Clipperton with the support of the French Navy and that one organized by J-L Etienne in 2004-2005, we have installed a geodetic mark on top the "rocher" and conducted two GPS sessions. Results are expressed in the ITRF2000 reference frame. We find a 80.7 mm/yr oriented N340.1 horizontal velocity. This value is very close to those predicted by the various models of plate rotation. The mean uncertainty on this horizontal component of the velocity vector is 7 mm/yr. This is too large to allow any discrimination between the models or to evidence any large scale deformation of the plate. A -10.3 mm/yr vertical velocity is also found. Such a large value probably results of some error in the antenna height value during the 2001 session. So, another session is required before any interpretation of this value is tempted.

INTRODUCTION

L'île de Clipperton est située sur la plaque Pacifique, à une vingtaine de kilomètres de la zone de fracture de Clipperton et environ 500 km de la dorsale Pacifique Est (Fig. 30 et Fig. 31). Cet édifice volcanique est encore mal connu. En particulier, l'origine de l'édifice est toujours débattue, d'autant qu'un âge précis et fiable n'est toujours pas disponible. Bellon & Maury (comm. pers.) ont obtenu une datation à 3,7 ± 0,7 Ma à partir de l'analyse de feldspaths d'un échantillon prélevé sur le "rocher". Mais cette valeur est sujette à caution (Maury comm. pers.). Trois hypothèses sur l'origine de l'édifice sont envisageables : volcanisme de point chaud, volcanisme de zone de fracture ou volcanisme exceptionnel à la dorsale. L'hypothèse de volcanisme lié à la zone de fracture en ferait un événement très particulier par son ampleur, ce type de volcanisme donnant plutôt des édifices de petite taille qui n'émergent pas. De plus, l'édifice n'est pas exactement sur la zone de fracture mais seulement à son voisinage. De même, le volcanisme de dorsale ne produit des édifices suffisamment gros pour émerger que dans le cas particulier d'une interaction avec un point chaud. Sur la base d'un âge de 3,7 Ma, il ne pourrait pas s'agir de volcanisme à la dorsale puisque le plancher océanique environnant l'édifice est de 6,5 Ma (Fig. 31 ; Müller *et al.* 1997). Toutefois, l'échantillon prélevé sur le "rocher" pourrait correspondre à un épanchement tardif, non représentatif de l'âge de l'ensemble de

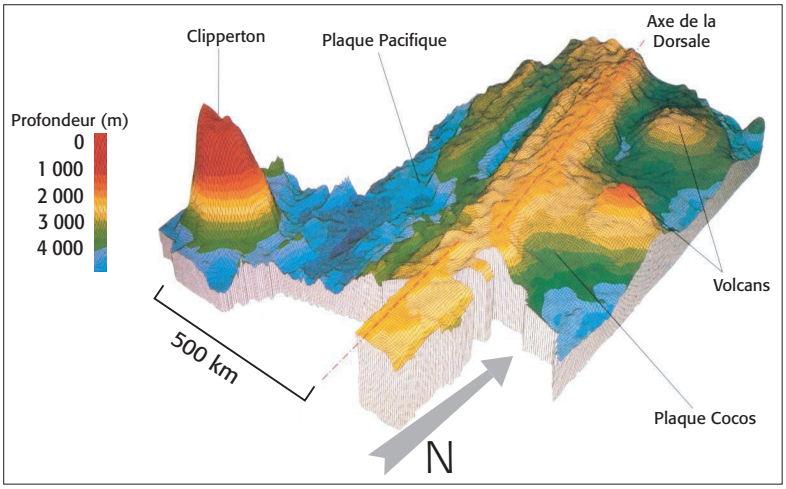


Figure 30 : carte 3D du relief sous-marin autour de Clipperton (Document R. Hekinian, IFREMER).

3D map of the bathymetry in the vicinity of Clipperton Island (Document provided by R. Hekinian, IFREMER).

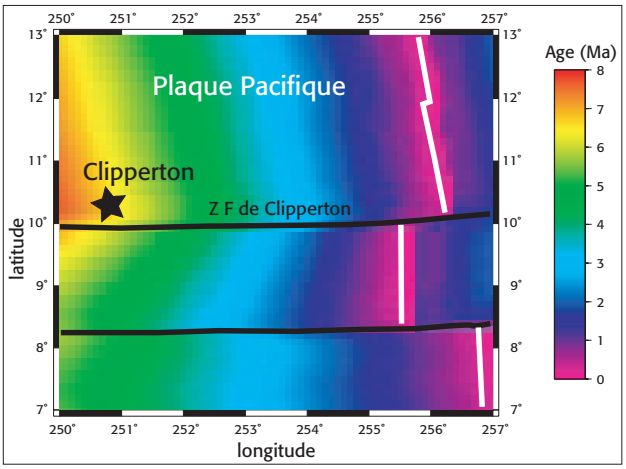


Figure 31 : localisation de l'île de Clipperton par rapport à la dorsale Pacifique Est et à la zone de Fracture de Clipperton. La dorsale Pacifique Est est schématisée en trait blanc. Les zones de fracture sont schématisées en trait noir. La positionde l'île est indiquée par une étoile noire. Le code de couleur représente l'age crustal d'après Müller *et al.* (1997).
Location of Clipperton Island (marked by an asterisk), with respect to the East Pacific Rise (white band) and to the Clipperton Fracture Zone (black lines). The color code stands for the crustal age, from Müller et al. *(1997).*

l'édifice. Reste l'hypothèse d'un volcan de point chaud. Elle reste la plus probable, sachant que l'édifice fait partie d'un petite chaine volcanique (Manea *et al.* 2005) et que la géochimie des échantillons de roche prélévés sur le "rocher" est du type OIB (*Oceanic Island Basalt*), caractéristique du volcanisme de point chaud.

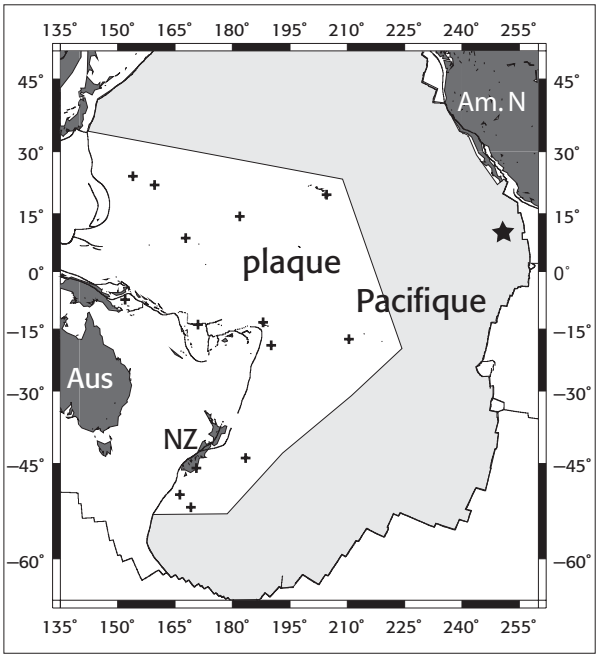


Figure 32 : carte de la plaque Pacifique et de ses frontières. Les croix correspondent aux sites GPS utilisés dans les différentes études pour calculer le pole de rotation de la plaque Pacifique, et éventuellement les écarts locaux à un pôle moyen. La zone en grisé correspond à la partie de la plaque qui n'est pas échantillonée par des mesures géodésiques. La position de l'île de Clipperton est indiquée par une étoile noire.
Map of the Pacific plate and its boundaries. Crosses mark the location of the GPS sites used in most studies to compute a rotation pole of the Pacific plate. The area in gray corresponds to the part of the Paficic plate that is not sampled by the GPS network. The star marks Clipperton Island.

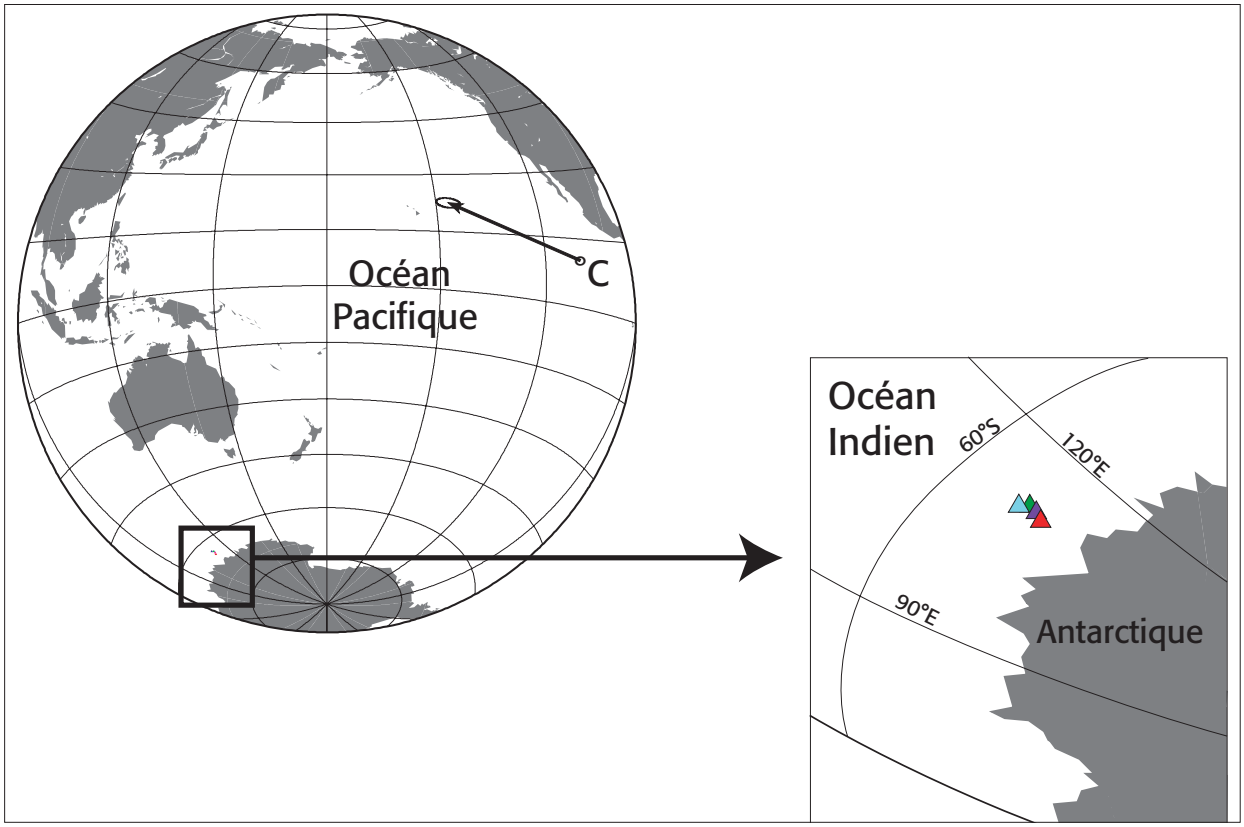


Figure 33 : position relative du pôle de rotation de la plaque Pacifique et de l'île de Clipperton (matérialisée par la lettre C). La flèche donne la direction du mouvement de l'île. L'encart en bas à droite montre la position du pôle selon différents modèles (en violet Beavan *et al.* 2002 ; en vert Calmant *et al.* 2002 ; en rouge ITRF2000 par Altamimi *et al.* 2002 ; en bleu cette étude).
Relative positions of Clipperton Island (marked by the letter C) and the rotation pole of the Pacific Plate. The arrow indicates the orientation of the velocity vector. Location of the different rotation poles is shown in inset (in dark blue Beavan et al. *2002 ; in green Calmant* et al. *2002 ; in red ITRF2000 by Altamimi* et al. *2002 ; in light blue this study).*

La plaque Pacifique qui supporte l'île de Clipperton est la plus grande plaque (océanique) de la planète. Le système GPS a été utilisé dans un certain nombre d'études dans le but de déterminer le pôle de rotation de la plaque (Larson *et al.* 1997 ; Beavan *et al.* 2002 ; Calmant *et al.* 2003, parmi d'autres) ou pour tester la limite de la rigidité des plaques, un des principes fondamentaux de la théorie de la tectonique des plaques. Le problème essentiel auquel se heurtent toutes les études de géodésie portant sur la rigidité de la plaque Pacifique (Dong *et al.* 1998 ; Beavan *et al.* 2002 ; Tregoning 2002) est qu'il y a peu de sites potentiellement utilisables et de fait seulement une dizaine sont effectivement instrumentés, que ce soit par GPS (les plus nombreux) ou par d'autres systèmes géodésiques comme le système d'orbitographie DORIS ou des stations Laser. Par exemple, moins d'une dizaine de sites sur la plaque Pacifique *sensu-stricto* paticipent au calcul de l'ITRF2000 (*International Terrestrial Reference Frame*) (Altamimi *et al.* 2002, voir aussi le site web de l'ITRF : *itrf.ensg.ign.fr*), une douzaine de sites ont été traités par Beavan *et al.* (2002), la moitié seulement par Calmant *et al.* (2003). Dans aucune de ces études les sites GPS utilisés échantillonnent complètement la plaque Pacifique, loin s'en faut. Environ la moitié de la plaque n'est pas échantillonnée, en particulier sa partie est (Fig. 32). Beavan *et al.* (2002) ont ainsi noté que Clipperton, de part sa situation à l'extrémité est de la plaque Pacifique, et donc au plus loin du pole de rotation (Fig. 33), constituait un site particulier pour tester la validité des poles de rotation prédisant le mouvement de la plaque Pacifique mais aussi l'hypothèse de la rigidité de la plaque.

LES MESURES GPS

Deux campagnes de mesures ont été réalisées. La première a été réalisée lors de la mission "Passion 2001" dirigée par C. Jost à l'occasion d'une mission de présence de la Marine nationale française. C'est à cette occasion qu'a été installé le site géodésique de référence, CPTN. Ce site est matérialisé par une tige d'acier inox scellée dans la roche basaltique sur un replat en hauteur du "rocher". Il est signalé par une plaque en cuivre. La première mesure a été réalisée avec un système bi-fréquence 24 canaux LEICA 399. L'antenne avait été disposée sur un trépied (Fig. 34A), centrée et nivelée, et la hauteur entre le centre de phase de l'antenne et le repère mesurée. La mesure a duré trois journées. La deuxième campagne de mesure a consisté à laisser un récepteur pendant la majeure partie de l'expédition, soit du 16 janvier au 20 mars 2005. La mesure a été faite avec un récepteur TRIMBLE 5700 et une antenne Zephyr. Afin d'assurer une bonne stabilité de l'antenne pendant les trois mois de mesure en continu, l'antenne avait été vissée sur un mat pointé dans le repère et ancré au sol par trois chaînes (Fig. 34B). Les périodes d'observation sont résumées dans le tableau X.

Tableau X : récapitulatif des sessions d'observation GPS. Les jours sont donnés en "jour dans l'année" (de 1 à 365).
Summary of the GPS sessions. Days of observations are numbered in day-of-year (doy).

Session de février 2001	056-058
Session de janvier-mai 2005	016-079



Figure 34 : observation du site GPS CPTN lors des session de 2001 (**A**) et 2005 (**B**). Noter le mat ancré dans la roche (**B**) sur lequel est vissé l'antenne, ceci permet une bonne stabilité de cette dernière à long terme et évite toute erreur de détermination de la hauteur d'antenne.
*GPS obervations during the 2001 (**A**) and 2005 (**B**) campaigns. Note the blue mast used in 2005 to fix the antenna (**B**). This device ensured long-term stability of the antenna position and avoided errors in antenna height.*

LES CALCULS GPS

Les données GPS ont été traitées avec le logiciel GAMIT v10.1 (King & Bock 1999). Ce logiciel scientifique permet en particulier de corriger au mieux les perturbations de propagation des ondes électromagnétiques dans l'ionosphère et la troposphère. L'ionosphère étant un milieu dispersif (la vitesse de propagation dépend de la fréquence de l'onde électromagnétique), il utilise la combinaison linéaire LC *ionosphere-free* des fréquences L1 et L2 afin de s'affranchir des problèmes liés au trajet de l'onde électromagnétique dans les différentes couches qui séparent le satellite du récepteur. La propagation dans la troposphère est corrigée à partir d'un modèle paramétré pour chaque station incluse dans le calcul. Les orbites utilisées et les corrections d'horloges des satellites sont celles délivrées par l'IGS (*International GNSS Service* ; Beutler *et al.* 1999). Les marées solides, les surcharges océaniques (Bos & Scherneck 2005) et les marées polaires sont données par les modèles de l'IERS (*International Earth Rotation Service*). Les paramètres d'orientation de la terre que nous utilisons sont calculés par l'USNO (*United States Naval Observatory*). Le calcul des lignes de bases entre chaque station s'effectue en réseau libre (information a priori sur la position des stations de 50 cm) avant de procéder à une mise en référence.

La mise en référence sur ITRF est réalisée avec le logiciel CATREF (Altamimi *et al.* 2002) développé pour les réalisations successives de l'ITRS (*International Terrestrial Reference System*). La mise en référence consiste à mettre dans un système de référence unique et bien défini les jeux de coordonnées (positions) calculés précédemment à l'aide d'une transformation à sept paramètres (trois rotations, trois translations et un facteur d'échelle). À partir d'un ensemble de solutions journalières et des matrices de variance-covariance associées, une position et une vitesse pour chaque station sont déterminées pour une époque donnée qui sera l'époque de référence de la combinaison et dans un repère combiné qui est celui de l'IGS00b (Ferland 2003).

In fine, la répétitivité moyenne sur la position des stations sur 10 jours est 2-3 mm pour la composante nord, 4 mm pour la composante est et 5-9 mm pour la composante verticale. Les positions ainsi obtenues pour le site de Clippeton CPTN sont présentées par composantes sur la figure 35. On peut noter qu'en effet, la dispersion sur la composante verticale est sensiblement plus importante que sur les deux autres composantes.

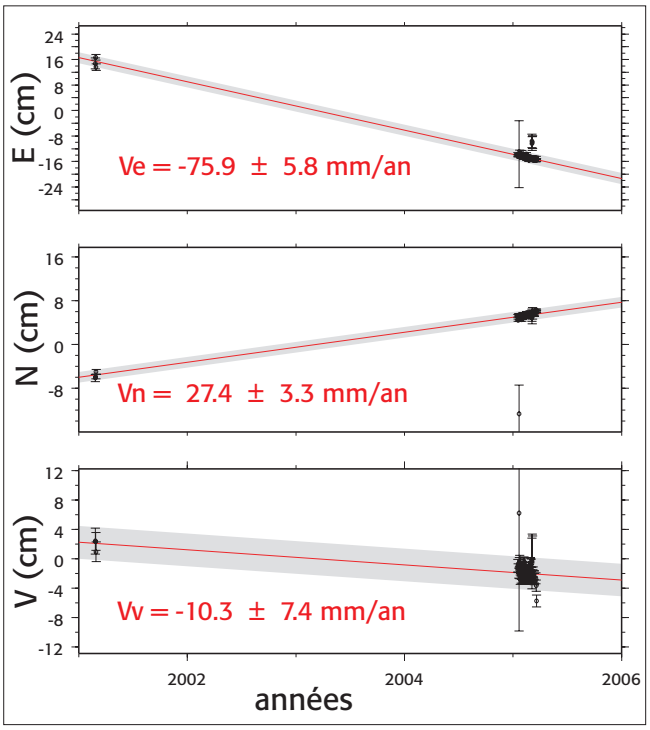


Figure 35 : régression linéaire sur les coordonnées est, nord et verticale du repère CPTN.
Linear regressions throughout the GPS daily solutions for the East, North, and Vertical components.

DISCUSSION

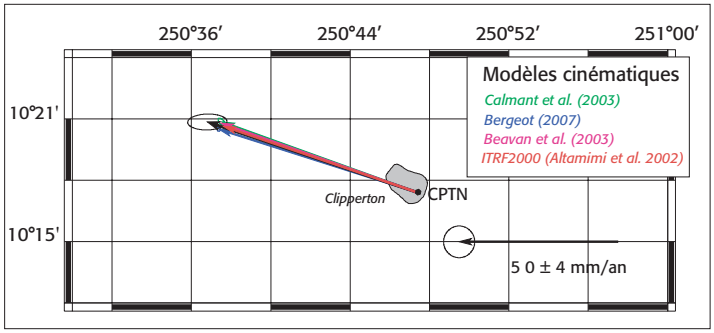


Figure 36: vecteurs de vitesse horizontale. En noir la vitesse horizontale donnée par les observations GPS. En couleur, les vitesses données par différents modèles selon le code de couleur donné en encart. À noter que les ellipses d'incertitude des vecteurs prédits sont très petites et ne sont pas reportées sur la figure.
Horizontal velocity vectors. Black arrow stands for the velocity vector deduced from the GPS observations. Other arrows stand for different plate rotation models (cf inset). Note that the uncertainty ellipses associated to velocities predicted by the models are small and not reported on the figure.

Les composantes du vecteur vitesse déduit des observations GPS sont données dans le tableau XI. La vitesse horizontale obtenue pour CPTN est de 80,7 mm/an orienté N340,1. Cette vitesse est très proche des vitesses prédites par les différents modèles (Fig. 36) et les écarts entre cette mesure de la vitesse à Clipperton et les prédictions des modèles ne sont pas significatifs au regard des incertitudes (Fig. 37). Les ellipses d'incertitudes présentées incluent l'incertitude sur les mesures GPS et celle sur la valeur prédite par chaque modèle. De fait, cette

Tableau XI : vecteur vitesse du site CPTN rapporté à l'ITRF2000.
Velocity vectors at CPTN with respect to ITRF 2000.

V est (mm)	V nord (mm)	V vert. (mm)
-75,9 ± 5,8	27,4 ± 3,3	-10,3 ± 7,4

incertitude globale est dominée par l'incertitude sur les mesures GPS. Les vecteurs de différences de vitesse entre valeur mesurée et valeurs prédites sont tous contenus dans les ellipses d'incertitude. Ainsi, notre mesure de la vitesse horizontale à Clipperton est en bon accord avec toutes les prédictions de modèles récents mais ne permet ni de discriminer parmi ces modèles ni de mettre en évidence une déformation notable de la plaque lithosphérique. Clairement, ces objectifs ne pourront être atteints qu'avec de nouvelles mesures, reprises sur plusieurs années, afin de réduire l'incertitude sur la détermination de la vitesse par le nombre de mesures et par la longueur de la série temporelle.

La vitesse verticale obtenue à l'issu de ces deux campagnes de mesures par GPS, -10,3 mm/an (Fig. 35), pose problème. Une telle vitesse de subsidence est peu réaliste dans ce contexte de volcanisme océanique intra-plaque. En contexte de volcanisme océanique intra-plaque, la subsidence peut avoir deux origines : la subsidence de la lithosphère du fait de son refroidissement progressif, et la déflexion visco-élastique de la lithosphère lors de la mise en place de l'édifice. Aucun de ces deux mécanismes ne conduit à des vitesses de subsidence supérieures à quelques millimètres par an. La valeur observée est donc soit erronée, soit relève d'un autre mécanisme. L'erreur la plus vraisemblable est une erreur sur la hauteur d'antenne relevée lors de la première campagne de mesure. Soit une erreur de lecture, bien que cette valeur ait fait l'objet de plusieurs vérifications indépendantes, soit une erreur de retranscription. Si cette valeur devait être confirmée, il se pourrait alors que ce soit l'âge de l'île qui soit erroné. En effet, la morphologie de l'île, avec son anneau corallien, atteste bien d'une subsidence de l'île. Mais avec un tel taux de subsidence, l'île s'enfoncerait d'une centaine de mètre tous les 100 000 ans. Pour être encore émergée, cette île aurait donc tout au plus quelques centaines de milliers d'années. Il est donc necessaire de confirmer cette valeur de subsidence par d'autres méthodes de mesure de vitesse verticale telles que des données de croissance des coraux. Des forages ont été effectués dans des coraux du platier externe de l'île par une équipe de l'IRD à l'occasion de cette expédition. De tels forages devraient apporter des éléments sur la vitesse de subsidence de l'île. Les résultats de ces forages, une nouvelle datation pour confirmer ou infirmer le seul âge actuellement disponible, ou enfin de nouvelles mesures GPS sont absolument nécessaires pour régler ce problème de la subsidence à Clipperton.

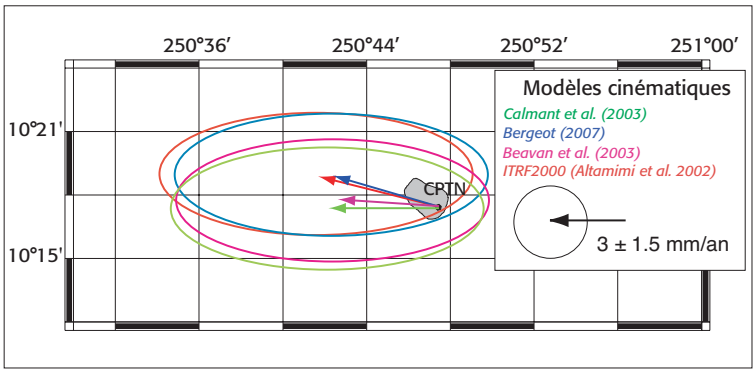


Figure 37 : écarts entre la vitesse mesurée par GPS et les vitesses prédites par les modèles.
Difference in site velocity between GPS measurements and plate model predictions.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient C. Jost et la Marine nationale qui ont permis la première campagne de mesure ainsi que J.-L. Laurent qui a réalisé la première mesure en 2001. Ils remercient aussi chaleureusement tous les membres de l'expedition de 2005 qui ont aidé à cette opération de positionnement par GPS, en particulier le Dr F. Jean et C. Fresser.

Bibliographie

ALTAMIMI Z., SILLARD P. & BOUCHER C. 2002. – ITRF2000: A new release of the International Terrestrial Reference Frame for earth science applications. *Journal of Geophysical Research* 107(B10) : 2214-2232. (DOI 10.1029/2001JB000561).

BEAVAN J., TREGONING P., BEVIS M., KATO T. & MEETENS C. 2002. – Motion and rigidity of the Pacific Plate and implications for plate boundary deformation. *Journal of Geophysical Research* 107(B10) : 2261-2274. (DOI 10.1029/2001JB000282).

BERGEOT, N. 2007. – *Étude du cycle sismique du Vanuatu par GPS*. Thèse de Doctorat de l'Institut de Physique du Globe de Paris, UMR 7154, Paris, France, 158 p.

BEUTLER G., ROTHACHER M., SCHAER S., SPRINGER T.-A., KOUBA J. & NEILAN R.-E. 1997. – The International GPS Service (IGS): An Interdisciplinary Service in Support of Earth Sciences. *Advances in Space Research* 23(4) : 631-635.

BOS M.-S. & SCHERNECK H.-G. 2005. – The free ocean tide loading provider, URL http://www.oso.chalmers.se/_loading.

CALMANT S., PELLETIER B., LEBELLEGARD P., BEVIS M., TAYLOR F. & PHILLIPS D. 2003. – New insights on the New Hebrides subduction zone based on GPS results. *Journal of Geophysical Research* 108(B6) : 2319-2341. (DOI 10.1029/2001JB000644).

DONG D., HERRING T. & KING R. 1998. – Estimating regional deformation from a combination of space and terrestrial data. *Journal of Geodesy* 72 : 200-214.

FERLAND R. 2003. – IGS00 (v2) final, IGS Mail 4666, 29 October 2003.

KING R.-W. & BOCK Y. 1999. – *Documentation for the GAMIT GPS software analysis, release 9.9.* Massachusetts Institute of Technology and Scripps Institute of Oceanography. University of California, San Diego.

LARSON K., FREYMUELLER J. & PHILIPSEN S. 1997. – Global plate velocities from the Global Positioning System. *Journal of Geophysical Research* 102(B5) : 9961-9981.

Bibliographie

MANEA M., MANEA V., FERRARI L., KOSTOGLODOV V. & BANDY W. 2005. – Tectonic evolution of the tehuantepec Ridge. *Earth & Planetary Science Letters* 238 : 64-77.

MÜLLER D.-T., ROEST W., ROYER J.-Y., GAHAGAN L. & SCLATER J. 1997. – Digital Isochrons of the World's Ocean floor. *Journal of Geophysical Research* 102(B2) : 3211-3214.

TREGONING P. 2002. – Plate kinematics in the western Pacific derived from geodetic observations. *Journal of Geophysical Research* 107(B1) : 2020. (DOI 10.1029/2001JB000406).

Contexte océanographique

Martine Rodier, Loïc Charpy

Résumé

Le climat de Clipperton est de type tropical humide océanique, sous influence de l'ITCZ (*Intertropical Convergence Zone*), avec une forte hygrométrie toute l'année. Chaleur et moiteur ainsi qu'averses brèves et brutales sont des constantes sur l'atoll. Il en découle que le milieu océanique environnant subit les conséquences d'un bilan précipitation-évaporation positif avec une salinité faible (< 34) et une température moyenne > 25° C. À 5 km au large de l'atoll, la couche de surface est légèrement enrichie en sels nutritifs, à l'instar de celle de toute la région, mais les valeurs de chlorophylle sont légèrement plus fortes et varient de 0,2 à 0,5 µg L^{-1}. Cette biomasse phytoplanctonique, dominée par des organismes de petite taille < 10 µm, reste toutefois cinq fois plus faible que celle du lagon. À proximité du récif, on trouve des eaux beaucoup plus riches en éléments nutritifs, jusqu'à cinq fois dans le cas du nitrate. Plusieurs processus (percolation, remontées d'eaux profondes…) peuvent expliquer ces enrichissements le long de la pente récifale externe mais en l'absence d'études plus approfondies il est difficile de conclure.

Abstract

Clipperton atoll has a tropical wet climate, with a clear influence of the Intertropical Convergence Zone (ITCZ), leading to high hygrometry all year round. Thus, heat and stickiness, as well as sudden and brief showers, characterize the atoll weather most of the time. As a result, the precipitation versus evaporation budget is positive, leading to rather low salinity (<34) oceanic waters surrounding the atoll, in addition to a warm (>25°C) temperature. Such observations were made, 5 km offshore and very near the reef. As for the rest of the region, the surface layer near the atoll presents significant nutrient concentrations, but the chlorophyll values (0.2-0.5 µg L^{-1}) are slightly higher. This phytoplanktonic biomass is dominated by the <10 µm size class and is five times lower than in the atoll lagoon. Nutrient concentrations near the reef are much higher than further offshore, up to five times in the case nitrate. Several processes, such as percolation or upwelling, may be invoked in order to explain these enrichments along the reef slope, but no definite conclusion can be drawn at this stage, due to lack of data.

INTRODUCTION

En Février 2005 lors de l'expédition organisée par J.-L. Étienne, des mesures physiques et biogéochimiques ont été réalisées à l'extérieur du lagon de Clipperton. Une station océanique (OC1) a ainsi été échantillonnée sur des fonds supérieurs à 500 m. Des échantillons d'eau ont également été prélevés en plongée, jusqu'à 50 m, à proximité du récif (< 1 m de la paroi récifale, station OC), certains dans un nuage blanchâtre et turbide semblant sortir du récif (Fig.38). Ce jeu de données acquis dans l'océan reste toutefois limité par la difficulté d'échantillonnage à l'extérieur à partir de petites embarcations mais également parce que cette étude océanique n'était pas l'objectif premier de la mission, plus focalisée sur le lagon et la zone récifale. Il n'en reste pas moins vrai que les résultats obtenus à l'extérieur du lagon lors de cette expédition sont nouveaux et intéressants vu le peu de données disponibles dans la littérature sur la région.

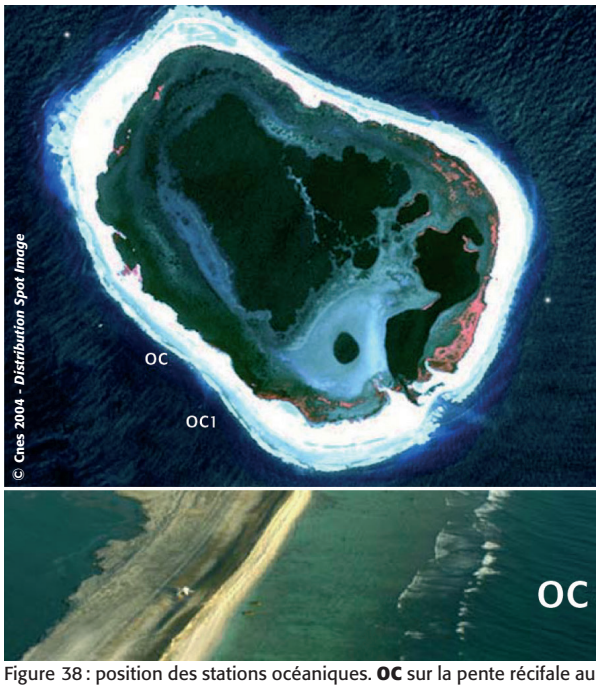


Figure 38 : position des stations océaniques. **OC** sur la pente récifale au niveau de Port Jaouen et **OC1** (10° 17,3566' N - 109° 13,4648' W) plus au large sur 500 m de fond.

Location of the oceanic stations. ***OC*** *on the outer reef slope in front of* Port Jaouen *and* ***OC1*** *(10° 17.3566' N - 109° 13.4648' W) offshore at 500 m depth.*

Après un bref rappel du climat dans la région, le contexte océanographique à grande échelle autour de Clipperton est tout d'abord décrit à partir des données disponibles dans la *Word Ocean Database 2005* (WOD05 2006) et d'après la synthèse sur

le Pacifique tropical est, publiée en 2006 dans un numéro spécial de *Progress in Oceanography* (Fiedler & Lavin 2006). Les résultats obtenus lors de l'expédition de J.-L. Étienne dans les eaux à proximité de l'atoll de Clipperton sont ensuite présentés en les replaçant si possible dans ce contexte très général et en insistant sur les particularités liées à la proximité de l'île.

Ce chapitre décrit l'environnement hydrologique et planctonique autour de l'atoll de Clipperton, sans toutefois aborder l'aspect "ressources halieutiques" ou "présence de nodules polymétalliques" dans les eaux de la ZEE (Zone économique exclusive) de Clipperton. Les méthodes d'analyses physiques, chimiques et biologiques sont par ailleurs décrites dans le chapitre "Fonctionnement du lagon".

LE CLIMAT

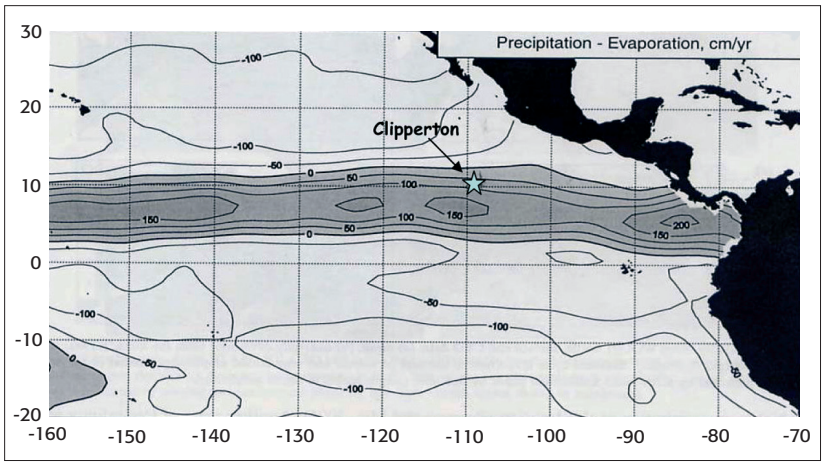


Figure 39 : gain (ou déficit) hydrométrique dans le Pacifique tropical est (la zone sombre représente un excès de précipitation par rapport à l'évaporation). D'après Da Silva *et al.* 1994.
Mean precipitation minus evaporation rate in the eastern tropical Pacific. Excess of precipitation is dark shaded. From Da Silva et al. *1994.*

Peu de données sur le climat de la zone de Clipperton sont actuellement disponibles. Il est toutefois possible d'en exposer quelques généralités (Ehrhardt 1976 ; Jost 2006).

Le climat de la zone de Clipperton est de type tropical humide océanique à tendance équatoriale avec saison "sèche" de décembre à mars, mais de fait quasi inexistante en raison de l'humidité constante des masses d'air océaniques.

- Les vents dominants sont les alizés de sud-est qui deviennent mousson à partir de mai en arrivant du sud-ouest après avoir franchi l'équateur.
- Les températures varient peu, de 26° à 29° C de moyenne mensuelle, avec une faible amplitude diurne de 3 à 4° C.
- L'hygrométrie est particulièrement élevée toute l'année mais variable selon les saisons : 90 % de juillet à octobre, 93 à 94 % de mai à juillet certaines années, 85 % d'autres années.
- Les précipitations annuelles oscillent entre 3000 et 5000 mm/an selon les estimations faites à partir des courtes séries d'observations existantes. Les précipitations se manifestent surtout sous forme d'averses brèves mais brutales, comme cela a été observé lors de l'expédition. Clipperton se situe en dessous de la zone de convergence intertropicale (ITCZ) et dans une bande située entre 2° N et 12° N où les précipitations dépassent l'évaporation (gain en précipitation entre 50-100 cm/an, Da Silva *et al.* 1994, Fig. 39).
- L'île de Clipperton se situe aussi dans la zone de formation et de déplacement des cyclones et tempêtes tropicales du Pacifique nord-est, située entre 5° N et 20° N. Les cyclones se forment en grande partie dans le réservoir d'eau chaude située entre Clipperton et les côtes d'Amérique centrale. La saison cyclonique s'étend d'avril à septembre et exceptionnellement jusqu'en novembre. L'ensemble de la région connaît en moyenne 15 phénomènes par an dont la trajectoire dominante est-ouest passe le plus souvent au nord-est de l'île (Jost 2005). En 2005, par exemple, 15 tempêtes tropicales ont été enregistrées dont sept ont évolué en cyclone (NHC-NOAA 2008). La fréquence et la force des tempêtes tropicales seraient à l'origine du colmatage des passes situées anciennement au nord-est et sud-est de la couronne corallienne, colmatage par du matériel (sable, débris coralliens) provenant du démantèlement du récif même.

COURANTOLOGIE ET HYDROLOGIE

Situation à grande échelle

L'île de Clipperton se situe dans le courant nord équatorial (NEC) dirigé d'est en ouest, mais peut parfois subir l'influence du contre courant nord équatorial (NECC) dirigé vers l'est (Fig. 40).

En terme d'hydrologie, Clipperton se situe dans la masse d'eau TSW (*Tropical Surface Water*, T > 25° C, S < 34 en moyenne) définie par Wyrtki (1966) mais en limite de plusieurs masses d'eaux, la positionnant dans une zone de gradient à la fois en température et en salinité. Elle se situe, d'une part, à limite ouest du réservoir d'eau chaude du Pacifique est (T > 27,5° C), ce qui explique que les températures puissent atteindre 31° C comme observé en juillet 1969 par Ehrhardt (1976). Elle fait partie, d'autre part, d'une bande zonale d'eaux dessalées (S < 34,5) centrée sur 10-11° N à l'ouest de 110° W et sur 7° N à l'est de 100° W mais dont la position oscille en fonction de la position de l'ITCZ, à l'origine des faibles valeurs de salinité.

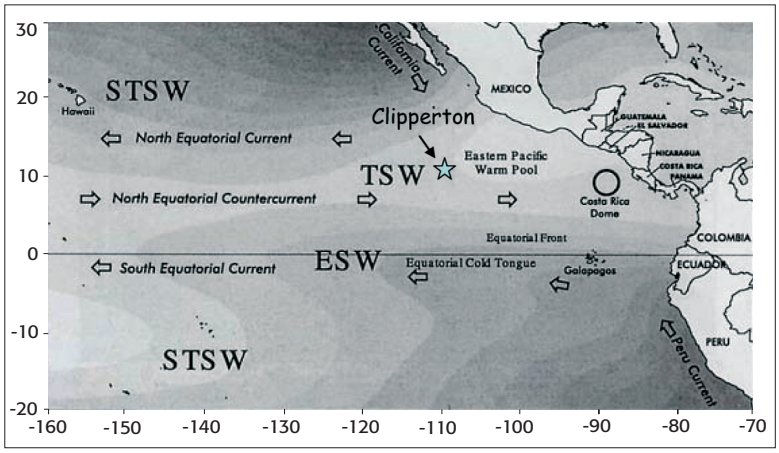


Figure 40 : schéma des masses d'eau de surface et des courants dans le Pacifique tropical est. **STSW** : *Subtropical Surface Water*. **TSW** : *Tropical Surface Water*. **ESW** : *Equatorial Surface Water*. Les grisés représentent les températures moyennes de surface, les plus foncés correspondent aux températures les plus froides. Reproduit d'après Shea *et al.* (1992). *Schematic diagram of water masses and currents in the eastern tropical Pacific.* ***STSW****: Subtropical Surface Water.* ***TSW****: Tropical Surface Water.* ***ESW****: Equatorial Surface Water. Darker shading represents colder mean surface temperatures. From Shea* et al. *(1992).*

La zone océanique autour de Clipperton se situe également dans une zone de remontée de la thermocline, entre le NEC et le NECC : la *Countercurrent Thermocline Ridge* (9-13°N et 105/111-140°W), ce qui est synonyme de gradients très forts en dessous de la couche de surface chaude et dessalée (augmentation de ~0,06 kg m^{-4} et excédant 2°C par 10 m; Fiedler & Talley 2006).

Autour de Clipperton (Février-Mars 2005)

En Février 2005, la couche de surface 0-60 m était stratifiée en température et salinité avec toutefois une couche homogène en température sur les 25 premiers mètres (Fig. 41). Les valeurs observées, comprises entre 27,4°C et 26,2°C pour la température et entre 34,0 et 34,7 pour la salinité, se situent dans la gamme des valeurs moyennes de la TSW.

En dessous de 60 m, aucune donnée *in situ* n'a pu être obtenue lors de l'expédition en raison de la limite d'utilisation de la sonde (max. 60 m). Par contre, si on se réfère à la situation générale, on peut supposer que la thermocline et la halocline (zones de gradients de température et salinité) sont peu profondes et très marquées.

Notons aussi que le courant nord équatorial (NEC), dans lequel se situe Clipperton, ainsi que la houle du large, véhiculent des milliers de déchets (bouteilles, bidons, vieux filets de pêche, réfrigérateurs, paquets de cocaïne…) en provenance du continent américain, qui se déposent sur l'atoll malgré l'éloignement des côtes.

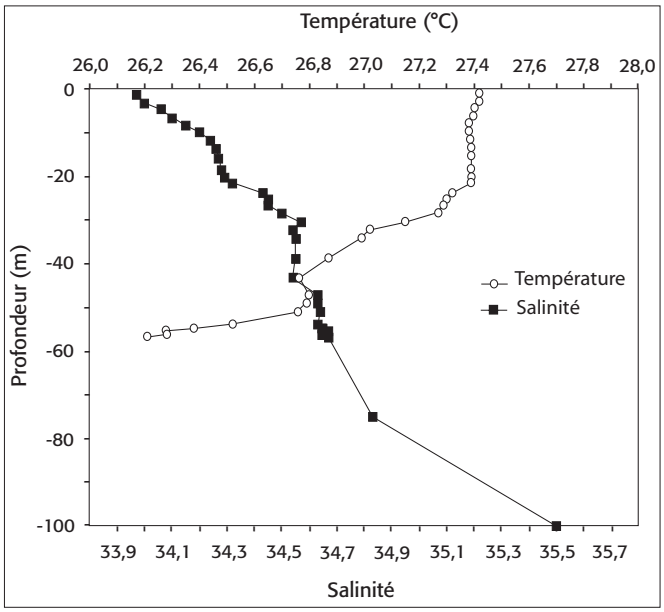


Figure 41 : profil de température et salinité à la station océanique OC1. *Depth distribution of temperature and salinity at the oceanic station OC1.*

SELS NUTRITIFS

Situation à grande échelle

La ZEE de Clipperton se situe dans une zone non limitée en sels nutritifs toute l'année, avec des concentrations bien au-dessus de celles du "gyre" subtropical situé plus au nord. Les cartes moyennes présentées dans la WOD05 donnent pour la zone des valeurs de phosphate entre 0,2-0,4 µM, de nitrate supérieures à 0,5 µM, et de silicate entre 1-2 µM pour la couche surface 0-40 m. En dessous de cette couche, les valeurs augmentent rapidement avec de très forts gradients au sein des nutriclines. Cette relative richesse des eaux s'explique par la présence d'une thermocline peu profonde au niveau de la *Countercurrent Thermocline Ridge* vers 10°N, qui contrôle l'apport dans la couche euphotique des macronutriments situés en dessous (Fig. 39C de Pennington *et al.* 2006). Les variations saisonnières de sels nutritifs sont faibles et seules les variations interannuelles liées à l'ENSO (*El Niño Southern Oscillation*) peuvent être conséquentes avec une diminution de l'apport de sels nutritifs pendant El Niño, suite à un enfoncement de la thermocline.

Autour de Clipperton (Février-Mars 2005)

Les mesures obtenues au large de Clipperton, dans la couche 0-100 m, sont présentées sur la figure 42 et le tableau XII.

Les nitrates et phosphates dans la couche de mélange (0-50 m) varient entre 0,5-1,4 µM puis augmentent très rapidement en dessous pour atteindre de très fortes valeurs à 100 m. Ces valeurs sont comparables aux valeurs moyennes données pour la zone et confirment l'existence d'une nutricline peu profonde. Un maximum de nitrite (0,87 µM) est observé dans la nitracline vers 75 m mais pas de maximum

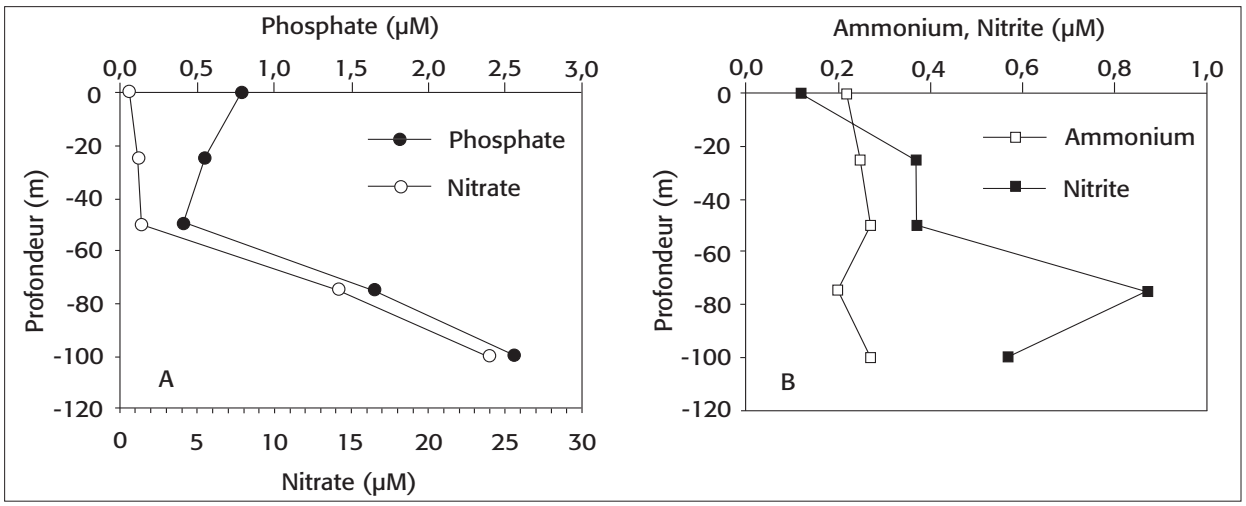


Figure 42 : distribution verticale des sels nutritifs à la station océanique OC1. **A** : Phosphate & Nitrate. **B** : Ammonium & Nitrite.
*Depth distribution of nutrients at the oceanic station OC1. **A**: Phosphate & Nitrate. **B**: Ammonium & Nitrite.*

d'ammonium détectable, les valeurs de NH_4 étant homogènes sur l'ensemble de la couche échantillonnée (~ 0,2 µM). La pente de la régression entre N et P est égale à 11, ce qui est plus faible que le rapport N/P = 16 donné par Redfield qui correspond aux besoins moyens du phytoplancton pour sa croissance. La production primaire (production du phytoplancton, au départ de la chaîne trophique), semble donc être contrôlée par l'azote.
Les concentrations en carbone organique total (COT) sont relativement faibles (Tab. XII), mais typiques des milieux océaniques, à l'inverse des très fortes valeurs trouvées à l'intérieur du lagon dans les fosses (voir chapitre "Biogéochimie du lagon").

Les prélèvements effectués en plongée contre le récif entre 0 et 30 m ont révélé des concentrations en sels nutritifs beaucoup plus fortes que celles mesurées en pleines eaux (Tab. XII), du moins dans la couche 0-15 m. Plus on s'éloigne du récif et plus les valeurs diminuent, bien que faiblement. Les prélèvements contenant les plus fortes valeurs de sels nutritifs correspondent toujours à des prélèvements effectués dans les nuages laiteux et turbides. Ces nutriments peuvent provenir des processus de reminéralisation au sein du récif. Ils peuvent aussi s'expliquer par l'existence des percolations à travers le récif à partir de la lentille d'eau douce riche en N et P (voir chapitre "Biogéochimie du lagon") ou à partir des eaux lagonaires.
Une autre explication serait l'existence de remontées d'eaux profondes le long de la pente récifale, dues à des mouvements turbulents verticaux, comme cela a été observé autour de l'atoll de Tikehau (Polynésie Française) par Charpy-Roubaud *et al.* (1990). Cette explication est corroborée par l'existence dans la couche 0-15 m de salinités plus fortes que celles mesurées plus au large, et proches de celles observées en profondeur. Il faut toutefois rester prudent car la présence de nombreuses particules dans les échantillons collectés près du récif peut fausser la mesure de salinité.

Tableau XII : caractéristiques physico-chimiques (moyennes) des eaux à la station OC1 et à proximité du tombant récifal (OC). Les prélèvements près du récif ont été réalisés en plongée.
Characteristics of oceanic waters (averages) at station OC1 and near the outer reef slope (OC). Sampling near the reef was done by scuba diving.

Site	Salinité	Nitrate (µM)	Nitrite (µM)	Ammonium (µM)	Phosphate (µM)	COT (µM)
Océan 0-25 m (OC1)	34,22	0,78	0,16	0,17	0,51	150,2
Océan 100 m (OC1)	35,50	24,00	0,57	0,27	2,56	48,3
Récif extérieur 10-15 m (OC)	34,81	5,15	0,10	0,19	0,65	101,6

PRODUCTION PHYTOPLANCTONIQUE

Situation à grande échelle

Les valeurs de chlorophylle (Chla) et de production primaire reportées dans la littérature pour la zone 9-13° N, 105/111-140° W incluant Clipperton, ne sont pas très élevées (0,1-0,2 mg Chla m^{-3} et 625-755 mg C $m^{-2} j^{-1}$) et ce malgré la présence de sels nutritifs dans la couche de surface et d'une nutricline peu profonde et marquée (Chavez *et al.* 1996 ; Pennington *et al.* 2006). Les populations phytoplanctoniques sont dominées par des organismes de petites tailles (< 1 µm). Cette apparente oligotrophie n'explique pas que cette zone soit une importante zone de pêche pour les thons jaunes, ni la présence de fortes concentrations de dauphins et oiseaux de mer (Ballance *et al.* 2006 ; IATTC 2006). Ce paradoxe soulève toujours de nombreuses questions. Ces fortes concentrations de thon-dauphins-oiseaux de mer, pourraient être liées à la structure de la thermocline en surface qui obligerait les proies (le zooplancton) qui migrent à s'agglomérer, devenant ainsi plus disponibles pour les prédateurs en surface (Fiedler *et al.* 1998). Cette idée demande à être confirmée.

Autour de Clipperton (Février-Mars 2005)

Les valeurs de chlorophylle (indice de biomasse phytoplanctonique) au large de Clipperton sont légèrement supérieures aux valeurs données à plus grande échelle pour la zone. Elles varient en effet de 0,3 à 0,5 µg L^{-1} dans la couche 0-50 m avec un maximum vers 25 m (Fig. 43). À titre de comparaison, il est à noter que ces valeurs de biomasse chlorophyllienne observées à l'extérieur sont cinq fois plus faibles que celles mesurées dans le lagon (voir chapitre "Le picoplancton photosynthétique").

La biomasse chlorophyllienne à l'extérieur est dominée par le phytoplancton de taille < 10 µm, à la différence du lagon où prédominent les organismes de grandes tailles > 10 µm.

La composition taxonomique des populations phytoplanctoniques est décrite en détail dans la partie "Les communautés planctoniques". Notons toutefois l'existence d'une importante population de *Synechococcus* (max. : 32 000 cellules mL^{-1}) et la prédominance des dinophytes chez les microalgues.

Les mesures de fixation d'azote moléculaire (N_2) ont montré que la diazotrophie était quasi-inexistante autour de Clipperton ($\delta^{15}N$ ‰ < 11 ; Tab. XIII), ce qui peut s'expliquer en partie par les concentrations non limitantes en azote minéral dissous trouvées dans le milieu. La production primaire se fait donc certainement sur l'azote minéral dissous (nitrate et ammonium). L'absence de diazotrophie est typique des eaux du Pacifique tropical est dans son ensemble, et ce probablement en raison du manque d'apport de fer dans la région (Karl *et al.* 2002).

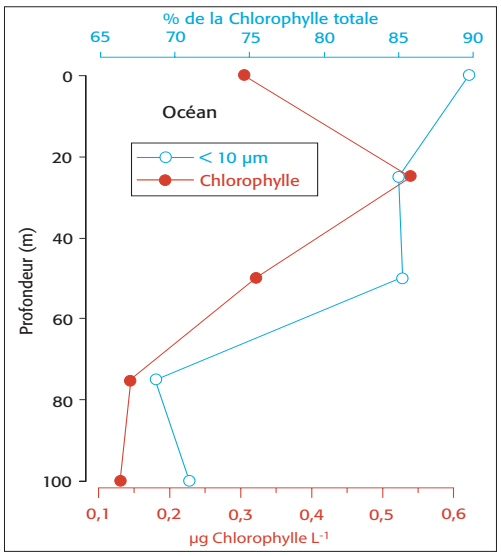


Figure 43 : distribution verticale de la chlorophylle totale et pourcentage de chlorophylle < 10 µm à la station océanique OC1.
Depth distribution of total and < 10 µm chlorophyll at station OC1.

Tableau XIII : chlorophylle, rapport isotopique $\delta^{15}N$ ‰ après enrichissement ^{15}N, à la station océanique OC1.
Chlorophyll, $\delta^{15}N$ ‰ isotopic ratio after ^{15}N enrichment at station OC1.

Station	Profondeur (m)	Chlorophylle (µg L^{-1})	$\delta^{15}N$ ‰
Océan (OC1)	0	0,30	8,64
	25	0,54	10,70
	50	0,32	7,09

CONCLUSION

Les eaux océaniques autour de l'atoll font partie d'une masse d'eau chaude (> 25° C) et de faible salinité (< 34) à cause d'un bilan "précipitation-évaporation" positif lié à la situation de Clipperton dans la zone de convergence inter tropicale. Les eaux sont riches en sels nutritifs, avec des valeurs comparables aux moyennes de la région. À l'approche du récif, les teneurs en sels nutritifs augmentent notablement à cause de processus de percolation des eaux riches du lagon et/ou de la nappe phréatique ou encore à cause d'enrichissement du à des remontées d'eaux profondes. Difficile toutefois de conclure en l'absence d'études plus approfondies. Enfin, les teneurs en chlorophylle mesurées à l'extérieur du lagon sont un peu plus élevées que celles normalement observées dans cette zone du Pacifique.

Bibliographie

BALLANCE L.-T., PITMAN R.-L. & FIEDLER P.-C. 2006. – Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: A review, *in* FIEDLER P.-C. & LAVIN M.-F. (Eds), A review of Eastern Tropical Pacific Oceanography. *Progress in Oceanography* 69(2-4) : 360-390.

CHARPY-ROUBAUD C.-J., CHARPY L. & CREMOUX J.-L. 1990. – Nutrient Budget of the Lagoonal Waters in an Open Central South Pacific Atoll Tikehau Tuamotu French Polynesia. *Marine Biology* 107 : 67-74.

CHAVEZ F.-P., BUCK K.-R., SERVICE S.-K., NEWTON J. & BARBER R.-T. 1996. – Phytoplankton variability in the central and eastern tropical Pacific. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 43 : 835-870.

DA SILVA A.-M., YOUNG C.-C. & LEVITUS S. 1994. – *Atlas of Surface Marine Data 1994, Volume 4: Anomalies of Fresh Water Fluxes*. NOAA Atlas NESDIS 9. U.S. Gov. Printing office, Washington, D.C., 308p.

EHRHARDT J.-P. 1976. – Hydrobiology of the Clipperton lagoon. *Cahiers du Pacifique* 19 : 89-112.

FIEDLER P.-C. & LAVIN M.-F. (Eds) 2006. – A review of Eastern Tropical Pacific Oceanography. *Progress in Oceanography* 69(2-4) : 91-398.

FIEDLER P.-C. & TALLEY L.-D. 2006. – Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review, *in* FIEDLER P.-C. & LAVIN M.-F. (Eds), A review of Eastern Tropical Pacific Oceanography. *Progress in Oceanography* 69(2-4) : 143-180.

FIEDLER P.-C., BARLOW J. & GERRODETTE T. 1998. – Dolphin prey abundance determined from acoustic backscatter data in eastern Pacific surveys. *Fishery Bulletin* 96 : 237–247.

IATTC 2006. – *Annual report of the Inter-American Tropical Tuna Commission 2004*. Disponible sur le site www.iattc.org, 96p. (consulté en mai 2006).

JOST C. 2005. – Risques environnementaux et enjeux à Clipperton (Pacifique français). *Cybergeo* 314 : 1-15.

JOST C. 2006. – *L'île de la passion alias Clipperton*. http://www.clipperton.fr. (consulté en mars 2006).

KARL D., MICHAELS A., BERGMAN B., CAPONE D., CARPENTER E., LETELIER R., LIPSCHULTZ F., PAERL H., SIGMAN H. & STAL L. 2002. – Dinitrogen fixation in the world's oceans. *Biogeochemistry* 57/58 : 47-98.

NHC-NOAA. – *National Hurrican Center - National Oceanic and Atmospheric Administration*. http://www.nhc.noaa.gov/index.shtml. (consulté en février 2008).

PENNINGTON J.-T., MAHONEY K.-L., KUWAHARA V.-S., KOLBER D.-D., CALIENES R. & CHAVEZ F.-P. 2006. – Primary production in the eastern tropical Pacific: A review, *in* FIEDLER P.-C. & LAVIN M.-F. (Eds), A review of Eastern Tropical Pacific Oceanography. *Progress in Oceanography* 69(2-4) : 285-317.

SHEA D.-J., TRENBERTH K.-E. & REYNOLDS W. 1992. – A global monthly sea surface temperature climatology. *Journal of Climate* 5 : 987-1001.

WOD05. – *Word Ocean Database 2005*. http://www.nodc.noaa.gov/OC5. (consulté en mai 2006).

WYRTKI K. 1966. – Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 4 : 33-68.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Biogéochimie du lagon

Loïc Charpy, Martine Rodier, Gérard Sarazin

Résumé

Les caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des eaux du lagon de Clipperton ont été étudiées dans l'objectif de comprendre le fonctionnement de cet écosystème très particulier. Les résultats ont confirmé le caractère méromictique du lagon, constitué d'une couche dessalée, très productive grâce aux végétaux benthiques et aux apports en azote et phosphore provenant des déjections d'oiseaux marins et d'une couche plus profonde (>10 m), salée, anoxique, contenant une grande quantité d'H_2S. L'activité bactérienne aux niveaux des zones d'accumulation de la matière organique est suffisamment forte pour augmenter significativement la température de l'eau. Les échanges avec l'océan existe, au niveau de l'ancienne passe sud-est et à travers le socle corallien. On trouve une lentille d'eau douce, très chargée en nitrate et phosphate, donc impropre à la consommation. Nos analyses n'ont pas révélé la présence d'or et d'argent dans les eaux et les sédiments.

Abstract

Physical, chemical and biological characteristics of Clipperton lagoon waters were studied in order to understand the functioning of this very unusual ecosystem. Results confirmed the meromictic character of the lagoon, comprising a brackish layer, which is very productive due to the benthic plants and the input of nitrogen and phosphorus from the dejections of marine birds, and a deeper layer (>10 m), which is salty and anoxic, containing a great quantity of H_2S. The bacterial activity at the level of particulate organic matter accumulation (11-13 m) is strong enough to significantly increase the water temperature. Exchanges between ocean and lagoonal waters were observed close to the old southern passage and through the coral base. The freshwater lens is unsuitable for drinking, due to high nitrate and phosphate concentrations. Our analyses did not reveal the presence of gold or silver in water or sediments.

CONTEXTE ET OBJECTIFS

La biogéochimie est la discipline scientifique qui traite du cycle des éléments majeurs (C, N, P, S…) de la matière organique et donc de leurs transformation et devenir sous l'effet des processus biologiques (impliquant les êtres vivants), chimiques (réactions entre éléments) et géologiques (érosion, sédimentation, diagénèse, etc.).

Dans les écosystèmes aquatiques, la matière minérale est transformée en matière organique par les organismes autotrophes (algues, plantes aquatiques, cyanobactéries), dénommés producteurs primaires. Une partie de cette matière organique est excrétée puis utilisée par des bactéries hétérotrophes, l'autre partie entrant directement dans le réseau trophique sous forme particulaire. Pour schématiser le fonctionnement d'un écosystème, il est donc nécessaire d'identifier et de quantifier les différents compartiments où se trouve les différents éléments chimiques qu'ils soient sous forme minérale ou organique. Les éléments le plus souvent pris en compte dans la description du fonctionnement des écosystèmes aquatiques sont le carbone, l'azote et le phosphore. Ces éléments constitutifs de la matière organique sont fournis au milieu à l'état minéral dissous et la productivité de l'écosystème dépendra de leur disponibilité.

Il est donc nécessaire de connaître les concentrations en C, N et P et les flux entrants et sortants de l'écosystème. C, N et P utilisables par les producteurs primaires sont sous formes de CO_2, NH_4^+, NO_2^-, NO_3^- et PRD (phosphore réactif dissous)[2]. Un cas particulier est celui de l'azote moléculaire dissous (N_2) qui est utilisable par certaines bactéries, notamment les cyanobactéries, grâce à la présence d'une enzyme, la nitrogénase, qui permet la diazotrophie (fixation du di-azote). Notons enfin que certains producteurs primaires présentent à la fois une activité autotrophe et une activité hétérotrophe, étant capables d'utiliser la matière minérale et la matière organique dissoute.

2 - Le PRD comprend les espèces dissoutes : H_3PO_4, $H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} et PO_4^{3-}. En raison du pH de l'eau les espèces habituellement dominantes sont $H_2PO_4^-$ et HPO_4^{2-}.

Les données acquises par des précédentes études à Clipperton (Carsin *et al.* 1985 ; Niaussat 1986), montrent que l'eau du lagon est structurée en deux couches hydrodynamiquement stables. L'une, superficielle, couvrant l'ensemble du lagon, oxygénée, où se déroule la production primaire et l'autre, sous- jacente, localisée au niveau des fosses, anoxique, où les processus de reminéralisation anaérobies sont prépondérants.

Dans ce chapitre, nous avons :

- complété les informations concernant la bathymétrie du lagon, et caractérisé les deux couches d'eau ;
- évalué les échanges avec l'océan ;
- mesuré les concentrations en nutriments ;
- mesuré la production primaire et la fixation d'azote de la couche superficielle (0-10 m) ;
- évalué la qualité de la lentille d'eau douce en vue d'une possible utilisation pour l'alimentation ;
- analysé les teneurs en métaux de l'eau et des sédiments pour confirmer ou infirmer les potentialités d'extraction minière (d'or et d'argent notamment) du lagon. Un rapport du BRGM de 1984 faisait en effet état de concentration anormalement élevées en or (0,6 ppm) et argent (15 ppm) dans la couche anoxique. Les auteurs suggéraient qu'il existe des potentialités d'exploitation minière d'importance économique, et recommandaient de confirmer ces analyses.

MÉTHODOLOGIE UTILISÉE

Bathymétrie, pH, O_2, T°, salinité

Les relevés bathymétriques ont été réalisés avec un sondeur et une sonde lestée d'un poids de 5 kg.
La salinité, le pH, le potentiel redox et la teneur des eaux en oxygène dissous ont été mesurés avec une sonde YSI 600.

Sulfure soluble

La concentration en espèces solubles du sulfure d'hydrogène ($\Sigma H_2S = [H_2S] + [HS^-]$) a été mesurée sur un échantillon d'eau prélevé dans la fosse occidentale à 15 m de profondeur. Seul cet échantillon a été ramené en ampoule scellée. L'analyse d'autres échantillons d'eau n'est pas significative car ΣH_2S ne se conserve pas (oxydation à l'air). ΣH_2S a été mesuré en colorimétrie : la réaction du sulfure soluble sur le chlorure de N,N'-dimethyl-1,4- phénylène di-ammonium donne le leuco dérivé (forme réduite) du bleu de méthylène. L'oxydation par Fe(III) en milieu acide oxyde le leuco dérivé sous sa forme bleue qui absorbe à 665 nm ($\varepsilon° = 21\,980$). (Kit analytique Merck Spectroquant™).

Nutriments

Les eaux destinées aux dosages chimiques ont été prélevées dans le lagon et à la station océanique avec une bouteille Niskin équipée d'un ressort inox extérieur, et en plongée au niveau du tombant extérieur. L'ammonium et le phosphate ont été analysés sur place dans l'heure qui a suivi le prélèvement. Les analyses de nitrates et nitrites ont été effectuées au laboratoire de chimie du centre IRD de Nouméa sur des échantillons préservés après ajout de $HgCl_2$. Les concentrations sont exprimées en micromoles (µM) par litre.

Ammonium

L'ammonium a été déterminé manuellement par fluorimétrie à l'aide d'un fluorimètre Turner Design TD-700, équipé d'un filtre d'excitation à 350 nm et d'un filtre d'émission de 410-600 nm. La méthode d'analyse est celle décrite par Holmes *et al.* (1999) et basée sur l'utilisation de l'*o*-phtaldialdehyde. La limite de détection est 0,020 µM et le coefficient de variation entre réplicas est de 12 à 35 %.

Nitrate (NO_3^-) et nitrite (NO_2^-)

Les nitrates et nitrites ont été déterminés par dosage colorimétrique automatisé à flux continu sur un Autoanalyseur II Technicon. Les protocoles analytiques sont adaptés de ceux décrits dans Strickland & Parsons (1972) et Raimbault *et al.* (1990). L'acquisition automatique et informatique des données est assurée par le logiciel FASPac. La limite de détection de la méthode est 0,010 µM pour les nitrates et 0,005 µM pour les nitrites.

Phosphate soluble réactif (PSR ou PO_4^-)

Le phosphate soluble réactif a été mesuré manuellement par dosage colorimétrique au spectrophotomètre (CECIL) à 885 nm , selon la méthode de Murphy & Riley (1962). La mesure a été réalisée à l'aide d'une cuve de 10 cm afin d'augmenter la sensibilité. La limite de détection est de 0,030 µM.

Matière organique dissoute

Les prélèvements pour le carbone organique total (TOC) ont été réalisés à l'aide de la bouteille Niskin. Les échantillons d'eau ont ensuite été collectés dans des ampoules en verre de 10 ml préalablement nettoyées à l'acide, acidifiés (ajout de 12 µl de H_3PO_4) puis scellées. L'analyse a été réalisée au laboratoire de chimie du centre IRD de Nouméa à l'aide d'un analyseur TOC-VCSM Total Organic Carbon Shimadzu®.
Des mesures de matière organique colorée (CDOM : *chromatic dissolved organic matter*) ont également été réalisées sur des échantillons prélevés en plongée dans le "trou sans fond", TSF (< 20 m), selon le protocole décrit dans Hong *et al.* (2005). Les spectres d'absorption ont été faits entre 280-800 nm sur un spectrophotomètre PERKIN ELMER Lambda 20 UV/Vis à double faisceau et une cuve de 1 cm. Le coefficient d'absorption à 335 nm (a_{335}, m^{-1}) est un indicateur de la richesse en CDOM.

Étude du sédiment du "trou sans fond" (TSF)

Un échantillon de sédiment prélevé dans le TSF a été rapporté dans un sac étanche. Après lyophilisation il restait 300 mg de solide que nous avons soumis à quatre types d'analyses :

- analyse semi quantitative des éléments majeurs par la technique MEB-EDAX : les éléments majeurs sont détectés et analysés grâce au rayonnement X émis par les électrons secondaires d'un microscope électronique à balayage couplé à un analyseur multicanaux. L'analyse ponctuelle est réalisée

sur une surface de solide de quelques µm². L'analyse est peu sensible et la détection limite est de l'ordre de 1 000 ppm (1g kg^{-1}).

- Analyse minéralogique par diffraction des rayons X : identification des phases solides.
- Analyse par spectrométrie infra rouge IR-TF.
- Mise en solution du solide et analyse par voie humide en ICP-MS (torche à plasma couplée à la spectrométrie de masse pour l'analyse des éléments trace).

Biomasse phytoplanctonique et flux d'azote

La biomasse phytoplanctonique a été estimée à partir du dosage de chlorophylle a par fluorimétrie.
La fixation d'azote moléculaire (diazotrophie) a été mesurée selon la technique isotopique utilisant l'azote ^{15}N, développée par Montoya *et al.* (1996). Les échantillons d'eau ont été incubés simultanément sur une ligne *in situ* pendant 24 h après ajout de $^{15}N_2$.

Métabolisme global

Le métabolisme global du lagon a été mesuré à une station M (10°17'818 N - 109°12'595 W) dont la profondeur est de 3 m en utilisant la méthode d'Odum & Hoskin (1958). Cette méthode est basée sur la mesure de l'oxygène dissous pendant une période d'au moins 24 h. Elle permet de calculer les productions nette et brute ainsi que la respiration des communautés.
Les équations de calcul sont les suivantes :
$Q = P - R + D_{in}$

- Q = variation de l'O_2 ($g\,O_2\,m^{-2}\,h^{-1}$)
- P = production brute ($g\,O_2\,m^{-2}\,h^{-1}$)
- R = respiration ($g\,O_2\,m^{-2}\,h^{-1}$)
- D_{in} = flux d'O_2 dû à la diffusion ($g\,O_2\,m^{-2}\,h^{-1}$) = K × SD avec :
  - K = constante de diffusion de l'oxygène ($g\,O_2\,m^{-2}\,h^{-1}$)
  - SD = déficit de saturation en atmosphère = 0,209 (OS - OX) / OS
    - 0,209 bar = pression partielle en O_2
    - OS = concentration en O_2 à saturation ($mg\,O_2\,L^{-1}$)
    - OX = concentration en O_2 dans l'eau ($mg\,O_2\,L^{-1}$)

Nous avons utilisé la valeur de la constante de diffusion de l'O_2 mesurée et utilisée dans le lagon de Clipperton par Murphy & Kremer (1983) :
$K = 2\,g\,O_2\,m^{-2}\,h^{-1}$ [on passe des concentrations par m^3 au m^2 en multipliant par la profondeur (3 m)].

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Bathymétrie

Dans son excellent ouvrage, P.-M. Niaussat présente un chapitre sur la bathymétrie du lagon en synthétisant les résultats des différents sondages réalisés en 1967, 1968 et 1976 (Niaussat 1986). Plus tard, C. Jost présente une nouvelle carte bathymétrique tracée à partir des données de la mission Passion 2001 et d'une image Konos de juillet 2001 (Jost 2005). La carte bathymétrique de Jost réalisée en 2003 montre que la plus grande partie du lagon a

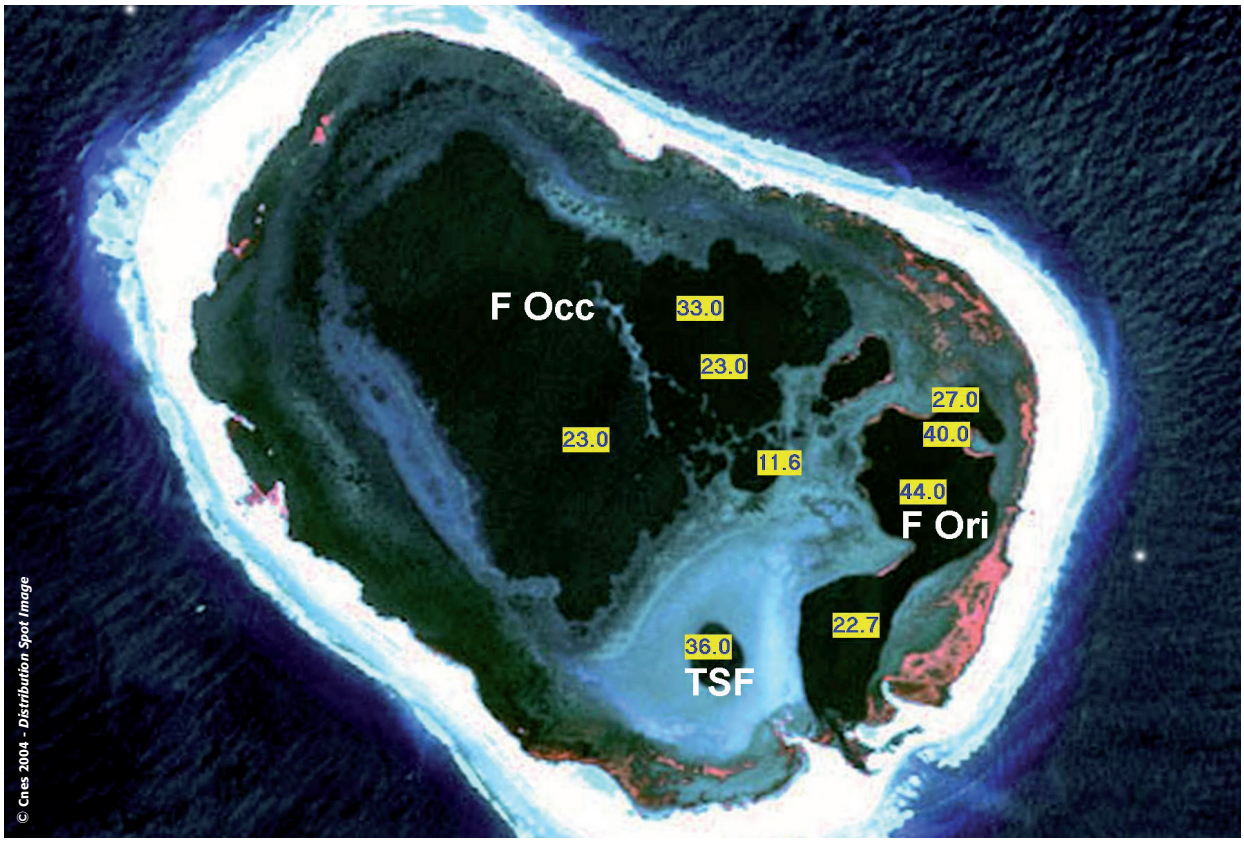


Figure 44 : bathymétrie réalisée dans le lagon en février 2006.
Clipperton lagoon bathymetry as surveyed in February 2006.



Figure 45 : couche de sédiment dans le TSF (-25 m).
The sediment layer in the 25 m deep TSF (trou sans fond) *hole.*

une profondeur comprise entre 2 et 5 m. On note la présence de deux fosses occidentales avec des profondeurs de 26 et 32 m, une fosse orientale présentant une profondeur de 45 m et une fosse nommée "trou sans fond" (TSF) dont la profondeur indiquée est supérieure à 90 m. Nous n'avons pas refait la bathymétrie de l'ensemble du lagon, mais nous nous sommes particulièrement intéressés aux fosses lagonaires et au fameux TSF.
Les données de bathymétrie acquises pendant l'expédition organisée par J.-L. Étienne apparaissent sur la figure 44.
Dans le TSF, nous n'avons jamais trouvé plus de 37 m de profondeur que ce soit à l'échosondeur, à la sonde manuelle ou en plongée. Cette fosse a un périmètre de 710 m (isobathe 2 m). Elle présente une cuvette de 439 m de périmètre (isobathe 30 m) dont la profondeur va de 30 m à 37 m. Le fond de la fosse est recouvert d'une couche de sédiment organique (Fig. 45) de 2,5 m d'épaisseur à l'endroit le plus profond où nous avons plongé (37 m). Par contre, nous n'avons pas observé cet "énorme bouchon" impossible à traverser par les plongeurs, dont parle Niaussat. La couche néphéloïde rencontrée se traverse facilement. Cependant, il est possible que nous ayons manqué ce puits de plus de 91 m de profondeur lors de nos sondages, alors qu'il était apparu au cours des campagnes de 1967-1968. Ajoutons que Niaussat a retrouvé en 1976 l'indication manuscrite suivante sur une carte du Service hydrographique de la Marine nationale : "94 m, *American data*".

Caractéristiques physiques et chimiques de l'eau lagonaire

Nous avons réalisé 54 profils verticaux de température, salinité, pH et pourcentage d'oxygène dissous en 21 stations du lagon et échantillonné 10 autres stations pour la détermination des concentrations de sels nutritifs, carbone organique total et métaux (Fig. 46). La profondeur de disparition du disque de Secchi variait de 2,5 à 3 m dans les fosses, et de 2 à 2,5 m dans les zones moins profondes du lagon.

Température, salinité, pH et oxygène dissous

Les résultats des profils dans les trois fosses apparaissent dans la figure 47.
On retrouve les deux couches d'eau décrites par Niaussat (1986) :

- Une couche superficielle entre 0 et 10 m, saumâtre (salinité moyenne de 5,7 ± 0,01), oxygénée (le pourcentage de saturation en oxygène dissous augmente avec l'heure de la journée), avec un pH moyen de 8,3 ± 0,3 (calculé à partir de la moyenne de concentrations en H^+). La salinité de cette couche d'eau en février et mars 2005 était plus élevée que celles mesurées en 1967, 1968, 1976 et 1980. Les enregistrements de salinité d'une sonde placée au début janvier à la station M (10°17'818N - 109°12'595W) sur 2 m de fond et retirée à la fin mars 2005 montrent une augmentation régulière (de 5,3 le 7 janvier à 6,3 le 22 mars, Fig. 48), due à l'absence de précipitations pendant cette période. Par ailleurs, le pH était très proche de celui mesuré en 1980 mais nettement plus élevé qu'en 1968 et 1976 (Tab. XIV).

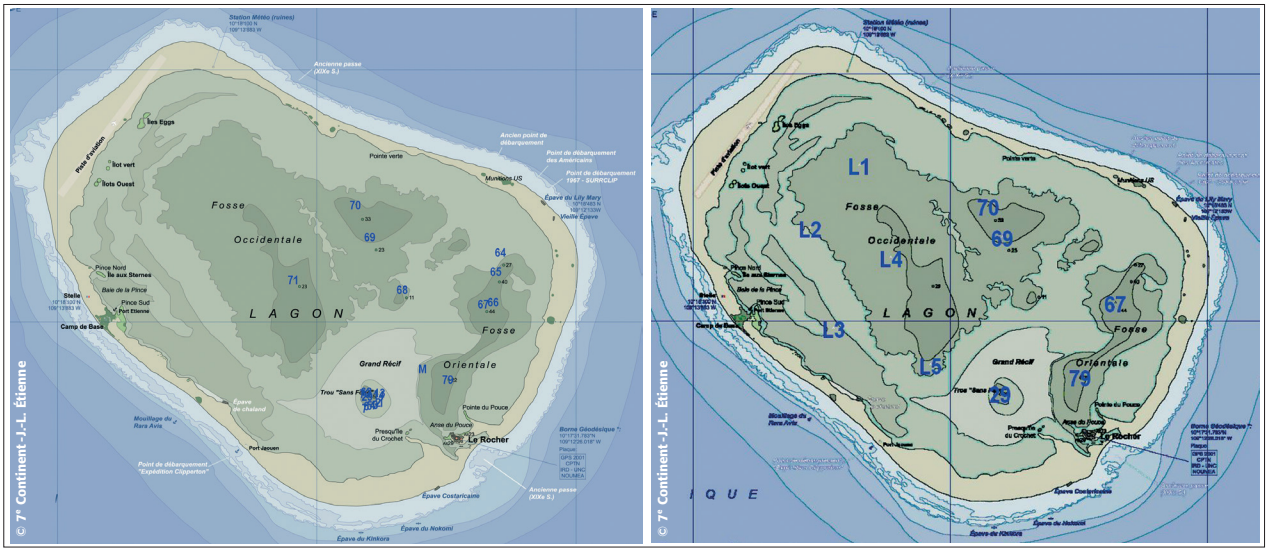


Figure 46 : positions des profils de sonde (à gauche) et des stations prospectées pour les analyses chimiques (à droite). Les nombres représentent les points GPS.
Positions of the probe profiles (left) and chemical analyses stations (right). Numbers refer to the GPS waypoint identifications.

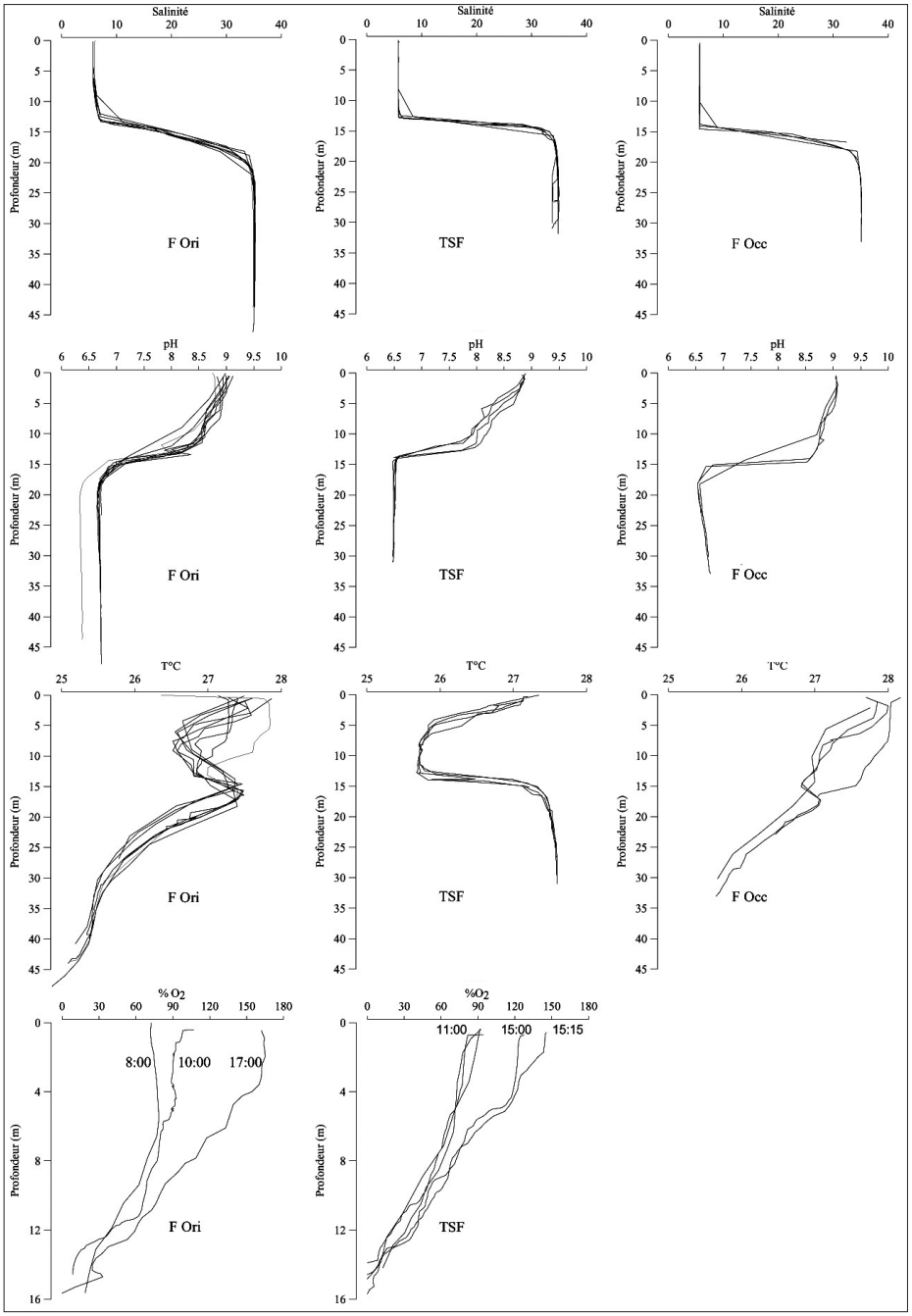


Figure 47 : profils de salinité, pH, température et % oxygène dissous dans les trois fosses.
Salinity, pH, temperature and oxygen saturation (%) vertical profiles in the three lagoon basins.

données par Carsin *et al.* (1985) qui étaient au maximum de 3 120 µM dans le TSF. La présence d'hydrogène sulfuré dissous provient de la réduction bactérienne du sulfate dans la zone anoxique. Cette réduction se fait généralement en présence de bactéries du genre *Desulfovibrio* et *Desulfobacter* (Restituito 1984 ; Rougeaux *et al.* 2001).

Les fosses se différencient par leurs caractéristiques physiques, à savoir : les gradients de salinité, le pH et la température. Le gradient de salinité de la fosse orientale est ainsi moins important que celui de la fosse occidentale et nettement moins marqué que celui du TSF. Ceci avait déjà été observé par Niaussat (1986). Le pH des eaux de la couche 0-10 m est significativement différent dans les trois fosses et plus faible dans le TSF. Dans la couche plus profonde, le pH est identique dans les fosses orientales et occidentales et plus faible dans le TSF (Fig. 49). La variation de pH est le résultat d'un ensemble de réactions redox impliquant non seulement la sulfato-réduction mais également la minéralisation de la matière organique (MO). Certaines de ces réactions sont alcalinisantes [réduction de Fe(III) et Mn(IV)] et d'autres, acidifiantes [méthanogenèse, précipitation de sulfures métalliques (FeS) où Fe(II) provient de la réduction de Fe(III)]. Le degré d'avancement des réactions redox dépend de la quantité de substrat (MO) qui peut très bien varier d'un lieu à l'autre.

• Une couche d'eau profonde, de salinité voisine de celle de l'eau de mer (S = 35), anoxique, avec une forte odeur d'H_2S, et un pH moyen de 6,8 ± 0,3. La salinité de cette couche profonde est voisine de celles mesurées dans le passé et le pH, voisin de celui mesuré en 1976, mais complètement différent des valeurs obtenues en 1968 et 1980 (Tab. XIV). Nous n'avons pas dosé l'hydrogène sulfuré sur place, mais un échantillon de la fosse orientale (point GPS 69) ramené dans une ampoule scellée contenait 3 785 µM de H_2S. Cette valeur est légèrement supérieure à celles

Tableau XIV : salinité et pH dans les deux couches d'eaux du lagon.
Salinity and pH in the two lagoon depth layers.

Dates	0-10 m		>20 m		Références
	Salinité	pH	Salinité	pH	
1967	3,7-4,0	ND	ND	ND	(Niaussat 1986)
1968	3,6-5,3	7[a]	33,7-34,5	10[a]	(Ehrhardt 1976)
1976	4,1-4,6	7,3-8,8[b]	32,9-35,2	6,9-7,0[b]	(Niaussat 1986)
1980	4,2-4,42	8,7-9,2[b]	31,7-34,0	4[b]	(Carsin *et al.* 1985)
2005	5,76 ± 0,01	8,3 ± 0,3[c]	34,73 ± 0,03	6,8 ± 0,3[c]	(Ce document)

a : papier indicateur – b : analyses différées – c : sonde *in situ*

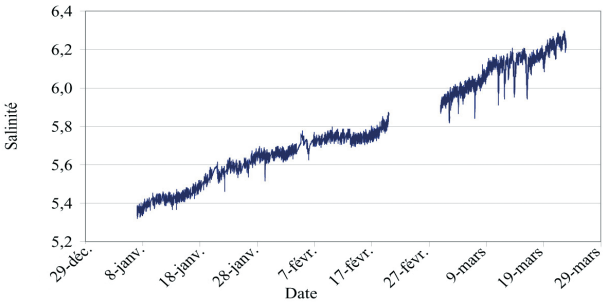


Figure 48 : évolution de la salinité à la station M (10° 17'818 N - 109° 12'595 W) à 2 m de fond, du 7 janvier au 23 mars 2005. Données communiquées par Laurent Testut.

Salinity at station M (10°17'818N-109°12'595W) (2 m depth) from January 7 to March 23 2005. Data provided by Laurent Testut.

Les profils de température sont différents dans les trois fosses :

- Dans la fosse orientale, la température décroît de la surface (27,5° C) jusqu'à 9 m où elle atteint 26,6° C. Puis elle augmente jusqu'à à 16 m pour atteindre 27,5° C et diminue ensuite jusqu'au fond, à 44 m, où sa valeur est de 25,1° C.
- Dans le TSF, la température décroît de la surface (27,4° C) jusqu'à 12 m où elle atteint 25,7° C puis augmente jusqu'à 27,3° C à 15 m. Elle se maintient ensuite entre 27,3 et 27,4° C jusqu'au fond à 32 m.
- Dans la fosse occidentale, la température décroît de la surface vers le fond, présentant parfois une augmentation vers 20 m.

Ces augmentations de température dans les fosses entre 9 et 16 m n'ont été observées ni par Carsin *et al.* (1985) ni par Niaussat (1986). Se produisant dans la zone de transition séparant les couches saumâtre et salée, elles seraient dues à l'activité microbienne qui dégrade une matière organique très abondante, comme l'attestent les observations que nous avons réalisées en plongée dans les fosses ainsi que les échosondages. Les données de carbone organique total de la partie suivante, "Les sels nutritifs et la matière organique", confirment d'ailleurs cette richesse. L'activité minéralisatrice des bactéries se traduit à l'interface de salinité par la consommation totale de l'oxygène dissous. Il s'agit donc globalement d'une réaction d'oxydation du carbone organique en CO_2 dissous. Cette réaction exothermique pourrait donc

Tableau XV : concentrations en nutriments, en carbone organique total (TOC) et en chlorophylle (Chl) dans le lagon de Clipperton.
Nutrient, total organic carbon (TOC) and chlorophyll (Chl) concentrations in Clipperton lagoon.

Site	Prof	PO_4	NH_4	NO_3	NO_2	DIN	DIN/PO_4	TOC	Chl totale	% Chl < 10 µm
	m	µM						µM	µg L^{-1}	
TSF (29)	0	0,17	0,03	0,04	0,03	0,10	0,6	263	1,62	11,3
	5	0,19	0,62	0,05	0,02	0,69	3,6	250		
	10	0,08	0,38	0,06	0,02	0,46	5,8	270	1,34	24,0
	20					32,43		16 034		
F Ori (67)	0	0,03	0,30	0,06	0,01	0,37	12,3		2,39	13,3
	5	0,08	0,30	0,07	0,04	0,41	5,1		3,69	13,3
	10	0,12	0,40	1,09	0,23	1,72	14,3		1,93	27,7
	20					88,40				
F Ori (79)	0	0,08	0,45	0,05	0,02	0,52	6,5	233	2,41	21,8
	5	0,12	0,41	0,05	0,02	0,48	4,0	231	2,28	23,8
	10	0,14	0,40	0,09	0,02	0,52	3,7	239	3,10	15,8
	20					28,58		1 706		
F Occ (70)	0	0,14	0,16					238	3,06	10,0
	5	0,18	0,18	0,04	0,01	0,23	1,3	245	4,06	6,6
	10	0,28	0,18	0,06	0,02	0,26	0,9	252	4,51	6,4
	20					30,13		5331		
Lagon (L1)	1	0,16	0,23	0,08	0,01	0,32	2,0	260	3,10	9,0
Lagon (L2)	1	0,14	0,20	0,06	0,01	0,27	1,9	244	3,46	7,3
Lagon (L3)	1	0,09	0,10	0,06	0,02	0,18	2,0	253	2,18	12,4
Lagon (L4)	1	0,11	0,14	0,08	0,01	0,23	2,1	374	3,62	10,4
Lagon (L5)	1	0,06	0,24	0,07	0,03	0,33	5,5	252	0,78	27,7
F Occ (69)	0	0,12	0,02	0,07	0,01	0,10	0,8	203	3,61	11,6
	5	0,14	0,03	0,06	0,01	0,10	0,7	207	3,34	15,3
	10	0,19	0,03	0,07	0,01	0,11	0,6		1,72	13,9
	20							19 499		

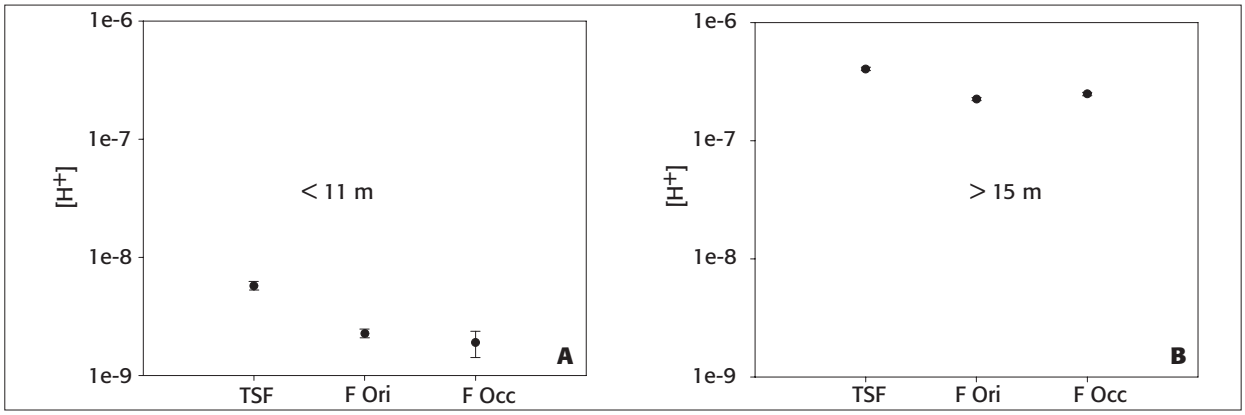


Figure 49 : moyenne ± erreur standard de la concentration en H^+ (mol L^{-1}) dans les eaux des couches < 11 m (**A**) et > 15 m (**B**) des trois fosses du lagon de Clipperton.
*Average (± standard error) H^+ concentration (mol L^{-1}) in the upper (0-10 m, **A**) and deeper (>15 m, **B**) layers of the three basins of Clipperton lagoon.*

être à l'origine de l'anomalie positive des profils de température que l'on observe dans la zone de transition.

••• Les sels nutritifs et la matière organique

Les résultats apparaissent dans le tableau XV.
Dans la couche des 10 premiers mètres, les concentrations en phosphate varient entre 0,1 et 0,3 µM avec une moyenne de 0,13 ± 0,01. À l'exception du TSF (point GPS 29), les concentrations sont nettement plus faibles en surface qu'à 10 m, ce qui indique que le phosphate est activement consommé par le phytoplancton. Dans cette même couche, la concentration d'azote minéral dissous (DIN) est en moyenne de 0,39 ± 0,08 µM (0,24 ± 0,04 NH_4, 0,12 ± 0,05 NO_3 et 0,03 ± 0,01 NO_2).
Dans la couche profonde, nous n'avons pas pu mesurer la concentration en phosphate en raison d'interférences liées la présence d'H_2S (Grasshoff *et al.* 1983). L'azote inorganique dissous avait une concentration de 44,89 ± 1,12 µM.
On n'observe pas de différence significative entre les stations. Le rapport DIN/PO_4 dans la couche de 0-10 m est en moyenne de 3,69 ± 0,86 mole/mole.
Murphy & Kremer (1983) donnent pour la couche des 0-10 m du lagon de Clipperton une concentration moyenne en DIN de 2,1 µM, (1,5 NH_4, 0,2 NO_3 et 0,4 NO_2). Cependant leurs mesures de concentration en NH_4 n'ayant pas été réalisées rapidement après le prélèvement, sont suspectes.
La teneur moyenne en carbone organique total (dissous + particulaire) est de 251 ± 9 µM dans les 10 premiers mètres et de 10 643 µM ± 4 239 dans la couche profonde. De très fortes valeurs de concentration en matière organique colorée (CDOM,) ont également été mesurées dans les eaux de fond du TSF ($a_{335} > 55\ m^{-1}$).
L'abondance de la matière organique d'origine phytoplanctonique peut-être estimée à partir de la chlorophylle *a* dont la concentration est de 2,23 ± 0,23 µg Chl *a* L^{-1} dans la couche 0-10 m. La fraction du phytoplancton de taille inférieure à 10 µm représente 20,5 ± 3,4 % de cette dernière valeur. On peut estimer la quantité de carbone phytoplanctonique en multipliant celle de la chlorophylle par un rapport carbone/chlorophylle. Ne disposant pas de rapport pour des milieux tels que le lagon de Clipperton, nous avons choisis la valeur de 100, valeur située au milieu de l'intervalle donné par Lefèvre *et al.* 2003 pour ce rapport. On obtient 223 µg C L^{-1}.

••• Les métaux dissous dans les eaux lagonaires

Les résultats apparaissent dans le tableau XVI.

• L'or et l'argent

Les concentrations en or (Au) et argent (Ag) du lagon, mesurées par ICP (Tab. XVI), ont toujours été inférieures aux limites de détection de la méthode (1,3 µg Au L^{-1} et 0,36 µg Ag L^{-1}) et peuvent être comparées à celles du rapport du BRGM (Document confidentiel), de 600 µg Au L^{-1} et 15 000 µg Ag L^{-1}, valeurs qui sont donc très largement au-dessus des limites de détection de notre méthode d'analyse.

• Le magnésium

La discontinuité physique de la colonne d'eau liée au gradient de salinité, se retrouve dans l'analyse chimique des eaux lagonaires. À cet égard, la concentration en Mg dissous est particulièrement significative : les eaux comprises entre la surface et 10 m ont une concentration moyenne de 223 ± 10 mg Mg L^{-1} (9,2 ± 0,4 mmol L^{-1}) tandis que celles de 20 m en ont une de 1 186 ± 7 mg Mg L^{-1} (48,7 ± 0,3 mmol L^{-1}), ce qui est voisin de la concentration d'une eau de mer "moyenne" à 35 (54,5 mmol L^{-1}). Ces valeurs sont très inférieures à celles données par Niaussat (1986), qui atteignaient 11 000 mg Mg L^{-1} à partir de 22 m.

• Le fer

Les concentrations en fer dissous sont anormalement élevées dans les eaux saumâtres de la zone 0-10 m : 20,8 ± 7,4 µg Fe L^{-1} ou 0,37 ± 0,13 µmol L^{-1}, valeurs 1 000 fois plus élevées que celles d'une eau de mer "moyenne", qui contient 5,6 à 14 ng Fe L^{-1}, soit 0,1 à 0,25 nmol L^{-1}. Le caractère superficiel de ces concentrations élevées est certainement un indice clair d'un apport de fer, probablement sous forme particulaire, d'origine éolienne combinée à celle de l'altération de la trachyte, roche dont le "rocher" constitue un témoin encore visible. Les fortes concentrations relevées dans la zone anoxique (>16 m avec : 63,7 ± 8,9 µg Fe L^{-1} ou 1,13 ± 0,16 µmol L^{-1}) témoignent

Tableau XVI : concentration en métaux dans le lagon analysés par ICP-OES (*Inductively Coupled Plasma-Optical Emission Spectrometry*). <LD=inférieure à la limite de détection.
Lagoon metal concentrations as analyzed by ICP-OES (Inductively Coupled Plasma-Optical Emission Spectrometry). <LD=less than the detection limit.

Site	Prof	Al	Co	Fe	Mg	Mo	Zn	Au	Ag
	m	µg L^{-1}			mg L^{-1}	µg L^{-1}			
TSF (29)	0	190,1	1,1	17,0	213,4	7,1	35,9	<LD	<LD
	5	44,8	0,7	27,5	210,4	5,3	49,8	<LD	<LD
	10	30,2	0,9	16,0	217,4	4,2	4,9	<LD	<LD
	20	<LD	3,4	56,3	1085,7	52,5	14,7	<LD	<LD
F Ori (67)	0	206,9	0,7	18,0	214,5	1,4	<LD	<LD	<LD
	5	40,6	0,3	16,4	224,6	0,3	<LD	<LD	<LD
	10	198,7	0,5	32,6	246,4	1,0	8,8	<LD	<LD
	20	<LD	4,7	76,0	1212,6	313,0	20,3	<LD	<LD
F Ori (79)	0	81,8	0,8	18,0	229,6	<LD	5,0	<LD	<LD
	5	69,7	1,0	19,5	217,9	<LD	0,5	<LD	<LD
	10	169,8	<LD	21,1	225,8	8,6	3,8	<LD	<LD
	20	<LD	<LD	64,2	1216,6	267,5	12,8	<LD	<LD
F Occ (70)	0	30,8	<LD	17,8	233,0	<LD	<LD	<LD	<LD
	5	106,1	<LD	17,0	228,3	<LD	<LD	<LD	<LD
	10	155,3	0,1	17,6	223,3	<LD	6,5	<LD	<LD
	20	<LD	<LD	58,3	1227,3	12,6	<LD	<LD	<LD
Lagon (L1)	1	11,4	<LD	16,5	224,6	<LD	9,5	<LD	<LD
Lagon (L2)	1	13,1	<LD	15,5	214,6	<LD	5,5	<LD	<LD
Lagon (L3)	1	26,5	<LD	24,0	219,5	<LD	3,3	<LD	<LD
Lagon (L4)	1	30,5	<LD	43,3	240,4	<LD	7,3	<LD	<LD
Lagon (L5)	1	14,2	<LD	16,0	225,7	<LD	3,3	<LD	<LD
F Occ (69)	5	<LD	<LD	34,5	215,9	8,6	12,6	<LD	<LD
	10	<LD	<LD	14,4	214,7	3,6	57,3	<LD	<LD
	20	<LD	<LD	55,2	964,7	9,7	9,4	<LD	<LD

de la réduction en milieu anoxique, d'espèces ferriques (Fe III), particulaires et insolubles, en fer ferreux (Fe II) soluble. Le fer(III) joue alors le rôle d'accepteur d'électrons, permettant l'oxydation de la matière organique et se trouve lui-même réduit en Fe(II). Cette réaction bien connue de la diagenèse de la matière organique est catalysée par des enzymes bactériennes.
Niaussat (1986) ne donne pas de valeurs de fer dans la couche 0-10 m. En revanche, les valeurs qu'il donne pour la couche anoxique (190 à 370 µg Fe L^{-1}) sont trois à sept fois plus élevées que la moyenne que nous avons observée.

Le sédiment du trou sans fond

Analyse du solide par diffraction des rayons X (DRX)

Le diagramme de diffraction réalisé avec une anticathode en cobalt (rayonnement X de relaxation Kα) ne montre que des pics correspondant à la présence de halite (NaCl) (Fig. 50). Il s'agit d'un artefact lié à la lyophilisation du sédiment : l'évaporation de l'eau sous vide provoque la cristallisation du sel de mer qui y est contenu. L'absence de tout autre pic montre que le sédiment est constitué d'une phase solide amorphe qui induit un bombement de la ligne de base dans l'intervalle $30° < 2\Theta < 20°$.
Les pics à 3,97 et 3,70 Å pourraient être associés à l'hydrohalite ($NaCl.2H_2O$, fiche JCPDS n° 29-1197).

Analyse du solide par spectroscopie infrarouge

Ce type d'analyse ne détecte pas les liaisons de type ionique. L'absorption du rayonnement infrarouge (IR) incident par l'échantillon est liée à l'excitation des fonctions d'ondes de vibration suivant les différents modes possibles. On détectera donc les liaisons covalentes de la matière organique et de la silice SiO_2 ainsi que celles qui unissent les atomes des ions polyatomiques (carbonate, sulfate, phosphate…). Chaque type de liaison étant caractérisé par une fréquence de vibration caractéristique [on utilise le

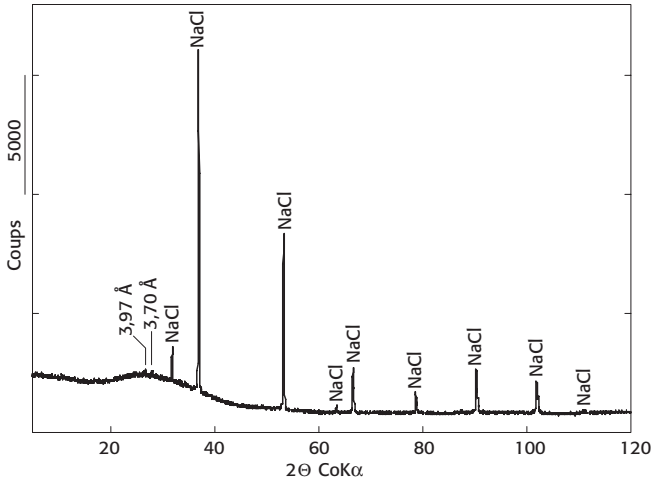


Figure 50 : diagramme de diffraction réalisé avec une anticathode en cobalt.
Diffraction diagram provided by a cobalt anticathode.

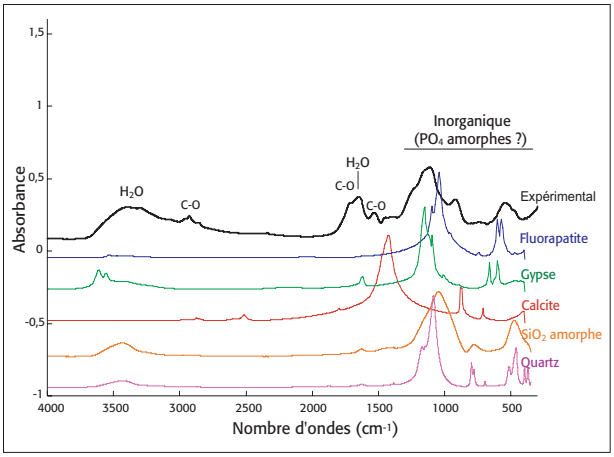


Figure 51 : spectre infrarouge du sédiment de Clipperton (TSF) réalisé par spectroscopie.
Clipperton lagoon (TSF) sediment Infra-red spectrum obtained by spectroscopy.

nombre d'onde $1/\lambda$ (en cm^{-1}) qui est proportionnel à la fréquence : $n = c/\lambda$]. Le spectre IR est représenté sur la figure 51.
Le spectre expérimental (en trait noir gras) est comparé à celui de solides de référence. La partie gauche du spectre expérimental ($1\,500 < 1/\lambda < 3\,500$) montre la présence d'eau (liaisons O–H) et de matière organique (liaisons C–O). La partie droite ($400 < 1/\lambda < 1\,500$) concerne la phase minérale qui s'ajuste correctement au spectre de la silice amorphe et peut-être également à un solide amorphe intermédiaire entre l'apatite $Ca_5OH(PO_4)_3$ et la fluoro-apatite $Ca_5F(PO_4)_3$, le caractère amorphe se traduisant par un décalage en fréquence et un étalement des pics d'absorption. La silice amorphe a peut-être une double origine, minérale et biogénique :
• minérale par l'altération des verres volcaniques ;
• organique s'il s'agit de l'opale des frustules de diatomées, algues qui constituent une part importante de la production phytoplanctonique.

••• Analyse des éléments majeurs

Elle a été réalisée sur deux points par spectroscopie MEB-EDAX. Bien que la mesure soit semi-quantitative, sa qualité peut être testée en comparant le rapport Na/Cl dans l'eau de mer et dans le sédiment. La lyophilisation entraînant la précipitation des sels qui y sont contenus, le rapport atomique Na/Cl doit être voisin de celui de l'eau de mer si on admet que ces deux éléments proviennent majoritairement de la solution et non du sédiment. Dans l'eau de mer "moyenne" le rapport Na/Cl vaut 0,86 et notre valeur moyenne est très proche de 0,90 (Tab. XVII). En revanche, le rapport atomique Na/Mg, qui est de 8,8 dans l'eau de mer "moyenne", est de 4,6 dans le sédiment. Ceci montre que le magnésium, beaucoup plus enrichi dans le solide que le chlore, ne peut être apporté uniquement par l'évaporation de l'eau. Il a donc également une origine sédimentaire détritique comme cela a déjà été observé pour le fer, qui provient de l'altération marine de la roche volcanique, comme on l'a vu.
Le caractère le plus marquant réside dans la concentration très élevée en phosphore (en rouge dans le tableau) dont l'origine est probablement à chercher dans les excréments des milliers d'oiseaux de mer qui peuplent l'île de Clipperton. Le phosphore excrété provenant lui même du squelette des poissons (phosphates de calcium) qui constituent la nourriture exclusive des oiseaux. Ce sont ces déjections, accumulées pendant des siècles, voire des milliers d'années, qui ont fait de Clipperton un important producteur de guano.
Il est à première vue surprenant que la vase ne renferme pas de phase solide carbonatée puisque l'îlot est ceinturé par une barrière de corail. On devrait donc retrouver dans le TSF et les fosses un sable corallien tel qu'on en rencontre dans les lagons de tous les atolls. L'explication est probablement la suivante : la zone profonde anoxique située sous la barrière de densité (pycnocline) présente un pH voisin de 6,6, à priori suffisamment acide pour dissoudre les particules de carbonate de calcium qui, lors de leur sédimentation vers le fond, transitent par la zone anoxique. Ceci expliquerait l'absence de carbonate révélée par le spectre d'absorption IR ainsi que la faible teneur en calcium du sédiment donnée par l'analyse EDAX (2,2 %).

Tableau XVII : résultats de l'analyse par spectroscopie MEB-EDAX des éléments majeurs du sédiment du TSF.
Results of MEB-EDAX spectroscopic analyses on TSF sediment.

Élément	% massique	% atomique
F	3,8	5,9
Na	23,6	30,1
Mg	5,4	6,5
Al	1,6	1,8
Si	2,8	2,9
P	12,4	11,7
S	4,7	4,3
Cl	40,4	33,4
K	1,4	1,0
Ca	2,2	1,6

Tableau XVIII : résultats de l'analyse par ICP-MS des concentrations en éléments traces (ppm) du sédiment du TSF. Comparaison avec une eau de mer "moyenne".
Results of the ICP-MS analysis on trace elements (ppm) of TSF sediments. Comparison with average seawater constituents.

Élément	Sédiment	Eau de mer	Élément	Sédiment	Eau de mer
V	1,6	$1,5\ 10^{-3}$	Ag	0,16	$3,0\ 10^{-6}$
Cr	11,9	$2,0\ 10^{-4}$	Sn	5,78	$5,0\ 10^{-7}$
Co	3,48	$1,0\ 10^{-6}$	Sb	1,11	$1,5\ 10^{-4}$
Ni	88,3	$5,0\ 10^{-4}$	Ba	13,8	$1,37\ 10^{-2}$
Cu	53,9	$2,5\ 10^{-4}$	La	0,81	$4,0\ 10^{-6}$
Zn	86,2	$4,0\ 10^{-4}$	Ce	2,29	$3,0\ 10^{-6}$
Rb	2,36	$1,2\ 10^{-1}$	W	12	$9,0\ 10^{-5}$
Sr	156	7,88	Pb	7,37	$2,0\ 10^{-6}$
Zr	41,5	$3,0\ 10^{-5}$	U	0,88	$3,0\ 10^{-3}$
Mo	5,88	$1,05\ 10^{-2}$			

••• Analyse des éléments trace

L'analyse des éléments trace a été faite par ICP-MS sur un seul échantillon de sédiment prélevé en plongée dans la vase du TSF à 37 m de profondeur. On doit donc être prudent dans l'analyse de ces données, sachant que le sédiment n'est certainement pas strictement homogène sur toute l'étendue de la zone anoxique.
Les résultats exprimés en ppm ($mg\,kg^{-1}$ de poids sec) sont présentés dans le tableau XVIII et comparés à la concentration des mêmes éléments dans l'eau de mer "moyenne" (Michard 1989). Le graphique de la figure 52 représente le nuage de points obtenus lorsque l'on représente la concentration dans l'eau de mer en fonction de la concentration dans le sédiment. Pour une raison évidente d'échelle, ce graphique est bi-logarithmique.
L'ellipse qui englobe le nuage de points de la figure 52 montre une corrélation assez mauvaise mais néanmoins indéniable entre l'abondance des éléments dans l'eau de mer et dans le sédiment. Le strontium est l'élément trace le plus abondant dans les deux milieux, ce qui n'est pas surprenant dans la mesure où la biosynthèse du squelette de carbonate de calcium (aragonite) des coraux incorpore facilement cet élément qui a des propriétés chimiques très voisines de celles du calcium. À l'opposé, l'argent est limité dans ces deux milieux par sa très faible abondance naturelle: parmi les 90 éléments répertoriés dans la croûte terrestre il occupe le 67e rang. Le sous-ensemble à l'intérieur de l'ellipse constitué par Ce, Co, Sn et Pb représente des éléments dont la concentration dans l'eau de mer est voisine de celle de l'argent. Par contre ils sont très enrichis dans le sédiment. Il est donc très peu vraisemblable qu'ils soient liés à la fraction carbonatée détritique résultant de l'altération du corail puisque ces animaux coloniaux incorporent dans leur squelette les éléments présents dans l'eau de mer où ils puisent le calcium nécessaire à l'élaboration de leur structure solide. Il faut donc encore une fois admettre que ces éléments, de même que le trio Cu-Ni-Zn, ont pour origine la roche mère volcanique, le basalte, qui a donné naissance à l'îlot.

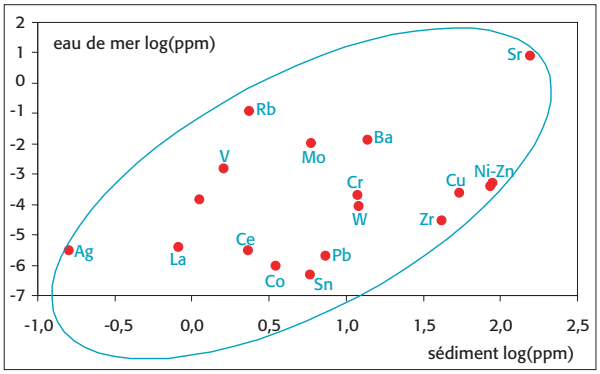


Figure 52 : nuage de points obtenus lorsque on représente la concentration des éléments dans l'eau de mer en fonction de la concentration dans le sédiment (échelle bi-logarithmique).
Plot of element concentrations, in both the sediment and sea water (bi-logarithmic scale).

••• Métabolisme global du lagon

La concentration en oxygène mesurée pendant 37 h à la station M (10°17'818N-109°12'595W), à 3 m de profondeur, varie de 7,08 à la fin de la nuit à $9,16\,mg\,O_2\,L^{-1}$ à la fin de la journée. L'évolution du pH suit celle de l'oxygène variant de 8,77 à 8,95 (Fig. 53). La diminution nocturne de l'oxygène et du pH reflète l'effet de la respiration de la communauté lagonaire et l'augmentation diurne, celui du bilan positif photosynthèse-respiration.
Les bilans horaires d'oxygène corrigés de la diffusion (voir matériel et méthode) apparaissent dans la figure 54. Pendant la nuit la respiration est en moyenne de $0,53 \pm 0,06\,mg\,O_2\,m^{-2}\,h^{-1}$.
Les résultats métaboliques calculés sur 12 h de jour et 12 h de nuit sont donnés dans tableau XIX. Les taux métaboliques en terme de carbone ont été calculés en prenant l'hypothèse que le quotient photosynthétique est égal au quotient respiratoire et égal à 1.

Tableau XIX : résumé des résultats des taux métaboliques mesurés à la station M (10°17'818N-109°12'595W) et comparaison avec ceux obtenus à la station 3 par Murphy & Kremer (1983). P^N=production nette, R=respiration et P^B=production brute.
Summary of metabolic rate measurements at station M (10°17'818N-109°12'595W) and comparison with Murphy & Kremer's (1983) data for their station 3. P^N=net production, R=respiration and P^B=gross production.

Site/rate	Station M 2005	Station M 2005	Station 3 (Murphy & Kremer 1983)
P^N	$3,8\,g\,O_2\,m^{-2}\,jour^{-1}$	$1,4\,g\,C\,m^{-2}\,jour^{-1}$	$11,7\,g\,O_2\,m^{-2}\,jour^{-1}$
R	$6,3\,g\,O_2\,m^{-2}\,jour^{-1}$	$2,4\,g\,C\,m^{-2}\,jour^{-1}$	$20,2\,g\,O_2\,m^{-2}\,jour^{-1}$
P^B	$10,1\,g\,O_2\,m^{-2}\,jour^{-1}$	$3,8\,g\,C\,m^{-2}\,jour^{-1}$	$22,5\,g\,O_2\,m^{-2}\,jour^{-1}$

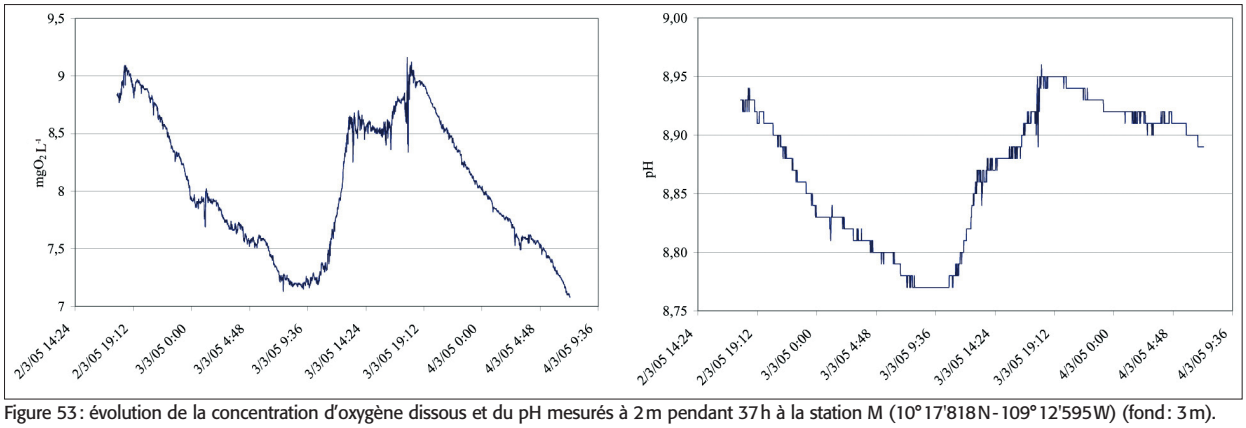


Figure 53 : évolution de la concentration d'oxygène dissous et du pH mesurés à 2 m pendant 37 h à la station M (10° 17'818 N - 109° 12'595 W) (fond : 3 m).
Dissolved oxygen concentration and pH time evolution at a 2 m depth during a 37 hour-long survey made at station M (10° 17'818 N - 109° 12'595 W) (3 m deep).

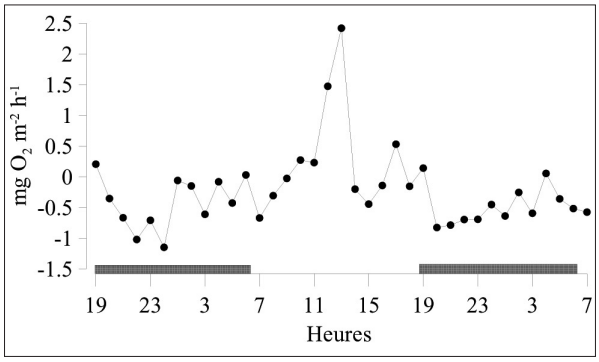


Figure 54 : bilans horaires d'oxygène corrigés de la diffusion dans le lagon de Clipperton, sonde placée à 2 m de profondeur à la station M (10° 17'818 N - 109° 12'595 W) (3 m de profondeur).
Hourly dissolved oxygen budgets (corrected for diffusion) in Clipperton lagoon, probe located at a depth of 2 m at station M (10° 17'818 N - 109° 12'595 W) (3 m depth).

Nos valeurs de production nette et de respiration sont trois fois plus faibles que celles données par Murphy & Kremer (1983) pour la station 3 proche de notre station M, alors que notre production brute est deux fois plus faible. Nous n'avons pas d'explication à cette différence.

Échanges avec l'océan

Pour comprendre le fonctionnement biogéochimique du lagon, nous nous sommes intéressés aux échanges d'eau entre le lagon et l'océan.
La date de la fermeture du lagon n'est pas évidente à déterminer. Bourrouil-Le Jan (cet ouvrage) considère que le lagon a commencé à se fermer il y a 2 850 ans à cause de la baisse du niveau de la mer. Des datations réalisées sur des porites collectés à 15 m de profondeur correspondent à 2 850 ± 80 années. De même, la datation d'une huître (*Pycnodonta*) montre qu'elle aurait vécu dans le lagon à 30 m de profondeur il y a 650 ± 60 ans. D'autres datations donnent des résultats différents. Ainsi, les datations au radiocarbone réalisées par le *Laboratory of the Institute of Geophysics, UCLA* sur des spondyles échantillonnés en 1958 dans le lagon à une profondeur de 18 m montrent que cet organisme marin vivait il y a 370 ans et les auteurs du rapport de datation (Fergusson & Libby 1962) considèrent que cette date serait probablement la date fermeture du lagon. Une autre estimation peut être faite à partir de cartes historiques. La première carte de Clipperton dessinée par Sir Edward Belcher en 1839 montre qu'il existait deux passes à cette époque, situées au nord-est et au sud-est. Ces deux passes n'apparaissent plus dans la carte dessinée par Sir Hennig Master en 1849 ni dans celle de Le Coat de Kerveguen dessinée en 1858. En 1858, les eaux lagonaires de surface étaient encore salées, mais trois ans plus tard (1861) l'officier américain Griswold rapporte que les eaux sont douces et buvables.
Il est donc probable que le lagon de Clipperton ait connu depuis 3 000 ans plusieurs épisodes de fermeture et réouverture. La dernière fermeture aurait eu lieu entre 1839 et 1849.
Nous avons prospecté l'ancienne passe sud-est, située près du "rocher" car nous avons noté à ce niveau, dans le lagon, la présence d'eau présentant une salinité proche de celle de l'océan et la présence de quelques poissons marins. On trouve une petite baie d'une centaine de mètres de longueur, de moins d'un mètre de profondeur contenant de l'eau dont la salinité est comprise entre 27 et 33 (Fig. 55). Cette eau d'origine océanique peut soit percoler à travers le sable du cordon littoral, particulièrement étroit à ce niveau, soit passer à marée haute au-dessus du cordon littoral. Cependant, le volume d'eau océanique qui pénètre dans le lagon à cet endroit, apparaît très faible par rapport au volume du lagon. Compte tenu de la faible largeur du cordon littoral à cet endroit, il est très probable que cette passe puisse se rouvrir à l'occasion d'un événement cyclonique.



Figure 55 : photo aérienne de l'ancienne passe sud-est de Clipperton.
Aerial photo of the former south-east passage.

Tableau XX : caractéristiques de la lentille d'eau douce.
Chemical characteristics of the freshwater lens.

Lieu	Salinité	PO_4	NH_4	NO_3	NO_2	DIN	DIN/PO_4	TOC
		µM						
Lentille	0,2	40,1	0,9	3329	0,6	3330	83,1	60,0
Lagon < 10 m	5,8	0,13 ± 0,01	0,24 ± 0,04	0,12 ± 0,05	0,03 ± 0,01	0,39 ± 0,08	3,69 ± 0,86	251±9

La lentille d'eau douce

On trouve sur Clipperton, comme dans toutes les îles coralliennes, une lentille d'eau douce qui pourrait potentiellement être utilisée pour l'alimentation.
Nous avons donc creusé à la tronçonneuse un puits de 1 m² sur une profondeur de 1 m à quelques mètres du lagon. Nous avons trouvé une eau transparente, de salinité (0,2) 25 fois plus faible que celle du lagon, une teneur en matière organique (TOC = 60 µM) quatre fois plus faible, et des teneurs en phosphate (40 µM) et nitrate (3 329 µM), respectivement 300 et 28 000 fois plus élevées (Tab. XX). Les teneurs en nitrate et phosphate sont respectivement quatre et neuf fois plus élevées que les teneurs autorisées par la norme française pour l'eau du robinet. Cette eau douce est donc parfaitement utilisable pour se laver, mais sa consommation n'est pas conseillée.

CONCLUSION

- La fosse orientale est la plus profonde (45 m) mais nous n'avons pas trouvé de profondeur > 37 m dans le trou sans fond (TSF).
- Après probablement plusieurs épisodes de fermeture et réouverture, les entrées d'eau océanique sont actuellement peu importantes. Compte tenu de la faible largeur du cordon littoral au sud-est, il est très probable que le lagon se ré-ouvre naturellement à la suite d'une forte houle.
- Clipperton est un écosystème méromictique (à deux couches) avec :
  - Une couche d'une dizaine de mètres, peu salée (S = 5,7), basique (pH = 8,3) et oxygénée. Malgré les enrichissements en azote et phosphore par les déjections d'oiseaux marins, les teneurs en azote (0,39 µM) et phosphore (0,13 µM) minéraux sont relativement faibles.
  - Une couche profonde, salée (S = 35), anoxique, acide (pH = 6,8) contenant une forte quantité d'H_2S (91 ml L^{-1}), une forte teneur en carbone organique total (10 643 µM ± 4 239) et en azote minéral dissous (44 ± 1 µM). Cette zone anoxique est une sorte de cuve à fermentation dans laquelle la matière organique est en cours de reminéralisation par les bactéries. L'activité bactérienne y est suffisamment importante pour élever la température de l'eau dans la zone de transition séparant les deux masses d'eau et au niveau du sédiment recouvrant le fond du TSF.
- On retrouve les produits de l'altération marine de la roche volcanique (trachyte) dans :
  - Les eaux de la couche 0-10 m, qui sont particulièrement riches en fer dissous.
  - Les sédiments qui contiennent de la silice amorphe provenant de l'altération des verres volcaniques en plus de l'opale des frustules de diatomées, ainsi que des fortes teneurs en magnésium et en éléments traces.
- La lentille d'eau douce, très chargée en nitrate et phosphate, est impropre à la consommation.
- Nous n'avons trouvé ni or ni d'argent en concentration importante dans les eaux et les sédiments.

L'ensemble de ces résultats a été acquis au cours d'une mission sur le terrain de quelques semaines seulement. Les conclusions que nous en avons tirées ne peuvent donc être que partielles et représentent l'équivalent d'une vue "instantanée" de l'écosystème de Clipperton. Comme dans tout écosystème, les variations temporelles et spatiales des interactions entre les compartiments biologiques et "inorganiques" sont importantes et l'amélioration de nos connaissances passera nécessairement par un suivi plus large dans l'espace et plus long dans le temps.

De nombreux points restent à préciser :
- Sur la colonne d'eau :
  - Étudier plus en détails la position et les oscillations spatio-temporelles de la barrière de densité.
  - Mesurer les coefficients de mélange eau douce-eau de mer en acquérant des connaissances sur la composition chimique des précipitations.
  - Préciser sa composition chimique en effectuant des analyses complètes des éléments majeurs et des métaux trace de manière à mieux contraindre les processus biogéochimiques qui s'y déroulent et spécialement le métabolisme du soufre.
- Sur le sédiment :
  - Préciser son hétérogénéité spatiale en effectuant des prélèvements que l'on analysera en termes de porosité, granulométrie, et composition en C, H, et N.
  - Identifier les processus diagénétiques de minéralisation de la matière organique : sulfato-réduction, méthanogenèse, oxydo-réductions du fer, du manganèse, de l'iode, etc.
  - Mesurer les flux de diffusion des substances nutritives (C, N et P) qui jouent à n'en pas douter

un rôle important dans le développement phytoplanctonique.

• Évaluer la part fossile et actuelle de l'altération du basalte et préciser le devenir des sédiments coralliens.

• Trancher la polémique concernant la présence ou l'absence de concentrations "anormales" d'argent et d'or. Nos résultats étant en total désaccord avec les anciennes mesures du BRGM.

Cette énumération n'est pas exhaustive et il s'agit simplement de proposer quelques pistes de recherches pour l'avenir.

L'îlot de Clipperton constitue par lui même un écosystème exceptionnel. La méromicticité du lagon avec son interface qui sépare une eau quasi-douce et oxygénée, d'une eau de mer anoxique est un environnement géochimique probablement unique au monde. On peut donc souhaiter qu'on y découvre jamais ni or ni argent afin qu'il soit éternellement préservé de toute activité industrielle et qu'il continue d'être ce merveilleux laboratoire naturel qui fait rêver les scientifiques.

Bibliographie

CARSIN J.-L., BOURROUILH-LE JAN F., MURPHY R.-C., TAXIT R. & NIAUSSAT P.-M. 1985. – The natural eutrophication of the water of the Clipperton lagoon : equipments, methods, results, discussions, *in* GABRIE C., TOFFART J.-L. & SALVAT B. (Eds), *Proceedings of the fifth International Coral Reef Congress, Tahiti, 27 May-1 June 1985. Vol. 3 : Symposia and Seminars (A)*. MNHN-EPHE : 359-364.

EHRHARDT J.-P. 1976. – Hydrobiology of the Clipperton lagoon. *Cahiers du Pacifique* 19 : 89-112.

FERGUSSON G.-J. & LIBBY W.-F. 1962. – UCLA radiocarbon dates I. *Radiocarbon* 4 : 109-114.

GRASSHOFF K., EHRHARDT M. & KREMLING K. 1983. – *Methods of seawater analysis*, 2nd edition. Verlag Chemie, Weinheim, 419 p.

HOLMES R.-M., AMINOT A., KÉROUEL R., HOOKER B.-A. & PETERSEN B.-J. 1999. – A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56 : 1801-1808.

HONG H.-S., WU J.-Y., SHANG S.-L. & HU C.-M. 2005. – Absorption and fluorescence of chromophoric dissolved organic matter in the Pearl River Estuary, South China. *Marine Chemistry* 97 : 78-89.

JOST C. 2005. – Risques environnementaux et enjeux à Clipperton (Pacifique français). *Cybergeo* 314 : 1-15.

LEFÈVRE N., TAYLOR A.-H., GILBERT F.-J. & GEIDER R.-J. 2003. – Modeling carbon to nitrogen and carbon to chlorophyll a ratios in the ocean at low latitudes: Evaluation of the role of physiological plasticity. *Limnology and Oceanography* 48 : 1796-1807.

MICHARD G. 1989. – *Équilibres chimiques dans les eaux naturelles*. Publisud, Paris, 357 p.

MONTOYA J., VOSS M., KAHLER P. & CAPONE D. 1996. – A Simple, High-Precision, High-Sensitivity Tracer Assay for N_2 Fixation. *Applied Environmental Microbiology* 62 : 986-993.

MURPHY R.-C. & KREMER J.-N. 1983. – Community metabolism of Clipperton Lagoon, a coral atoll in the eastern Pacific. *Bulletin of Marine Science* 33 : 152-164.

MURPHY J. & RILEY J.-P. 1962. – A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 26 : 31-36.

NIAUSSAT P.-M. 1986. – *Le lagon et l'atoll de Clipperton*. Académie des sciences d'Outre-Mer, Paris, 189 p. (Travaux et mémoires de l'académie des sciences d'Outre-Mer ; 8).

ODUM H.-T. & HOSKIN C.-M. 1958. – Comparative studies on the metabolism of marine waters. *Publications of the Institute of Marine Science University of Texas* 5 : 16-46.

RAIMBAULT P., SLAWYK G., COSTE B. & FRY J. 1990. – Feasibility of using an automated colorimetric procedure for the determination of seawater nitrate in the 0 to 100 nM range: examples from field and culture. *Marine Biology* 104 : 347-351.

RESTITUITO F. 1984. – Contribution à l'étude d'une couche à hydrogène sulfure en lac méromictique (Lac Pavin, France). *Hydrobiologia* 109 : 235-241.

ROUGEAUX H., GUEZENNEC M., CHE L.-M., PAYRI C., DESLANDES E. & GUEZENNEC J. 2001. – Microbial communities and exopolysaccharides from Polynesian mats. *Marine Biotechnology* 3 : 181-187.

SARAZIN G., MICHARD G. & PREVOT F. 1999. – A rapid and accurate spectroscopic method for alkalinity measurements in sea water samples. *Water Research* 33 : 290-294.

STRICKLAND J. & PARSONS T. 1972. – A practical handbook of seawater analysis. *Journal Fishery Research Board Canada* 167, 310 p.

Les communautés planctoniques

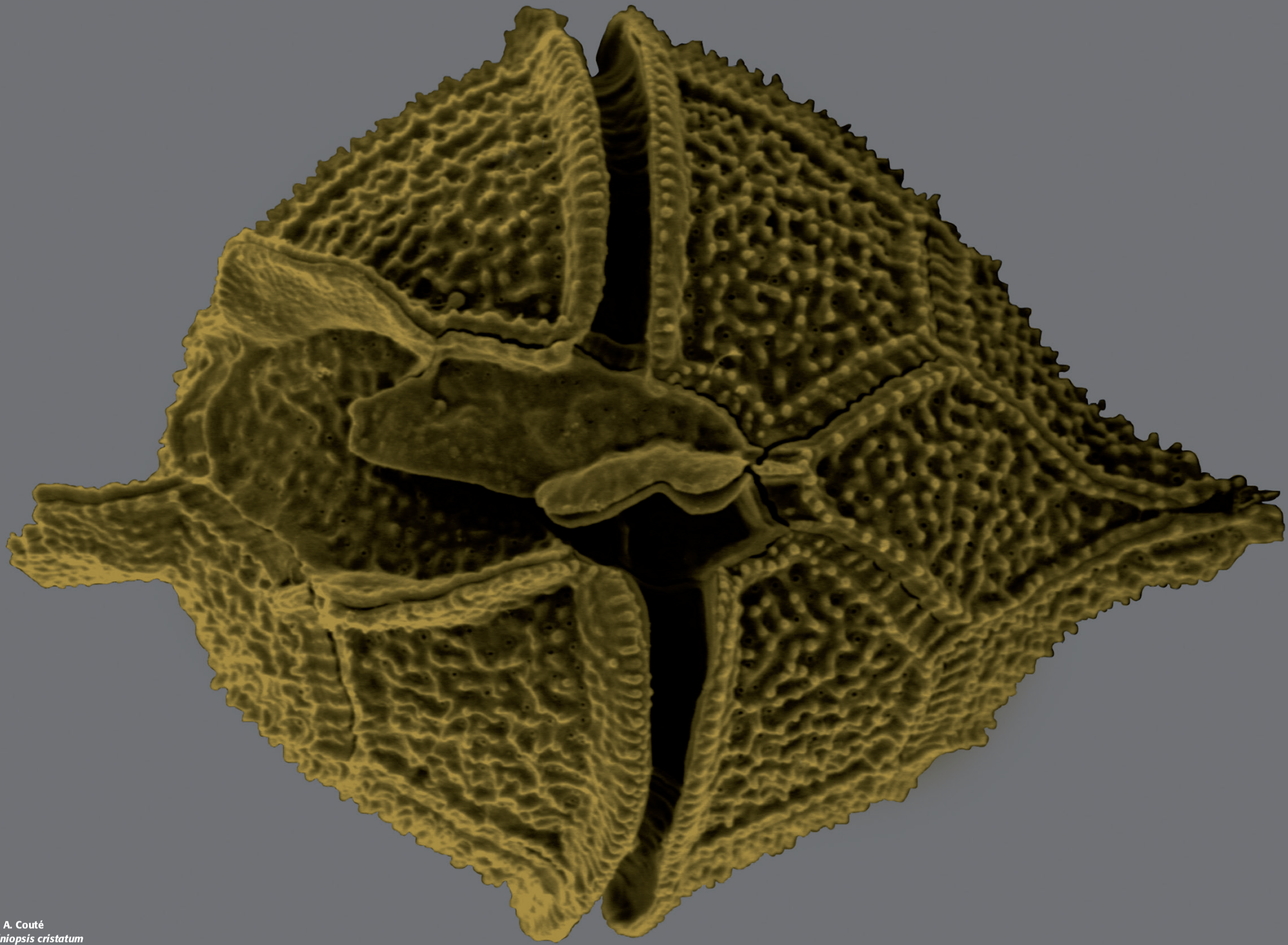


Photo A. Couté
Peridiniopsis cristatum

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Le picoplancton photosynthétique

Loïc Charpy, Gérald Gregori, Martine Rodier

Résumé

Le picoplancton est constitué par les micro-organismes planctoniques dont la taille est comprise entre 0,2 et 3 µm (ou 2 µm selon les auteurs). Ces micro-organismes peuvent être autotrophes, hétérotrophes ou mixotrophes. Il représente à lui seul 50 à 90 % de la biomasse phytoplanctonique dans les zones subtropicales et tropicales oligotrophes et la contribution de sa fraction phototrophe à la production totale de carbone organique (production primaire) ainsi qu'à la biomasse totale en chlorophylle varie, en fonction des zones géographiques, de 1 à 90 %. Le picophytoplancton des atolls de Polynésie a été particulièrement étudié depuis les années quatre-vingts. Dans cette étude, le picophytoplancton de l'atoll de Clipperton a été étudié par cytométrie en flux au niveau de trois stations. Quatre groupes ont ainsi pu être identifiés par leurs signatures optiques. Il est apparu que la structure de taille du phytoplancton du lagon de Clipperton est différente de celle observée habituellement dans les lagons d'atolls et dans l'Océan avoisinant. Dans ce lagon, ce sont les picoeucaryotes qui dominent le picoplancton. La grande taille du phytoplancton dans le lagon de Clipperton est caractéristique de milieux riches en sels nutritifs (eutrophes).

Abstract

Picoplankton is constituted of planktonic micro-organisms with a size between 0.2 and 3 µm (or 2 µm depending on authors). These micro-organisms can be autotrophic, heterotrophic, or mixotrophic. Picoplankton represents 50 to 90 % of the phytoplanktonic biomass in subtropical and tropical oligotrophic areas, and the contribution of its autotrophic fraction to the global organic Carbon production (primary production) or to the chlorophyll-based total biomass varies from 1 to 90 % depending on the geographical location. The picophytoplankton in the Polynesian atolls have been particularly studied since the 1980s. In this study the piciophytoplankton of the Clipperton atoll has been studied by flow cytometry at three different stations. Four groups have been identified based on their optical properties. The size distribution in the Clipperton lagoon is different from that commonly observed in atoll lagoons and in the nearby Ocean. In this lagoon, the picophytoeukaryotes dominate the picoplankton. The larger size of the phytoplankton in the Clipperton lagoon is characteristic of areas rich in nutrients (eutrophic zones).

INTRODUCTION

Le picoplancton est le plancton dont la taille est comprise entre 0,2 et 3 µm (ou 2 µm selon les auteurs). Il peut être photosynthétique, hétérotrophe ou mixotrophe. Dans cet article nous parlerons du picophytoplancton photosynthétique.

Le picophytoplancton a été découvert à la fin des années soixante-dix grâce à l'utilisation du microscope en épifluorescence. Cet équipement a permis de révéler l'existence de cyanobactéries unicellulaires de 1 à 2 µm du genre *Synechococcus* (Waterbury *et al.* 1979). L'analyse des pigments photosynthétiques a montré qu'il y avait aussi d'autres organismes présents dans cette classe de taille. C'est avec la cytométrie en flux que le procaryote *Prochlorococcus marinus* (0,6 µm) a été découvert et son abondance mesurée (Chisholm *et al.* 1988). En 1994, le plus petit eucaryote connu à ce jour (0,8 µm) a été découvert par C. Courties dans l'étang de Thau près de Montpellier (Courties *et al.* 1994).

Ces organismes ont été très étudiés dans les eaux de l'océan Pacifique (Campbell & Vaulot 1993 ; Campbell *et al.* 1994 ; Blanchot & Rodier 1996 ; Campbell *et al.* 1997), de l'Atlantique (Olson *et al.* 1990 ; Buck *et al.* 1996), de l'océan Indien (Zubkov & Quartly 2003) et de la mer d'Arabie (Campbell *et al.* 1998). Un inventaire réalisée par Partensky *et al.* (1999) concluait que même si *Synechococcus* et *Prochlorococcus* étaient souvent présents ensemble, ils présentaient cependant différentes adaptations en fonction des conditions biogéochimiques. *Prochlorococcus* est en moyenne 100 fois plus abondant que *Synechococcus* mais sa biomasse en termes de carbone serait seulement 22 fois plus importante.

Le picophytoplancton des atolls de Polynésie a été particulièrement étudié depuis les années quatre-vingts (Blanchot *et al.* 1989 ; Charpy *et al.* 1992 ; Charpy 1996 ; Charpy & Blanchot 1996 ; Charpy & Blanchot 1998 ; Gonzalez *et al.* 1998 ; Charpy & Blanchot 1999 ; Delesalle *et al.* 2001 ; Charpy 2005). Il existe très peu de données sur le plancton de Clipperton et aucune sur le picoplancton. Des prélèvements ont été réalisés en 1967, 1968, 1976

et 1980 et les résultats apparaissent dans Niaussat (1986) et Renon (1987). Pour le phytoplancton, seuls les organismes du nano et microplancton ont été déterminés et les données publiées ne sont pas quantitatives. En ce qui concerne le zooplancton, les données sont quantitatives.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Cytométrie en flux

Les analyses de picoplancton par cytométrie en flux ont été réalisées sur un cytomètre en flux analyseur-trieur MoFlo (Dako, DK) équipé d'un laser Argon refroidi par eau (Enterprise II 621, Coherent, USA). Les analyses ont été réalisées à l'aide de la raie d'excitation bleue à 488 nm (260 mW) afin d'exciter les cellules au niveau du premier point d'interrogation. Pour chaque cellule analysée, la lumière diffusée aux petits angles (FS, en relation avec la taille) est collectée sur un tube photomultiplicateur (PMT) après passage au travers d'un filtre passe-bande 488 nm. La lumière du laser diffusée à 90° (SSC, en relation avec la forme et la structure des cellules) est d'abord transmise par un miroir dichroïque passe-bas 605 nm, puis réfléchie par un miroir dichroïque passe-haut 555 nm, et enfin collectée sur un PMT après être passée au travers d'un filtre passe-bande 488/10 nm. Trois fluorescences différentes sont collectées :

- la fluorescence verte émise par les particules est collectée sur un PMT après un filtre passe-bande 530/40 nm ;
- la fluorescence orange (en relation avec la teneur en phycoérythrine) est collectée sur un PMT après un filtre passe-bande 580/30 nm ;
- la fluorescence rouge (en relation avec la teneur en chlorophylle) est collectée sur un PMT après un filtre passe-haut 640 nm.

L'amplification des signaux est logarithmique et l'acquisition des données est déclenchée à partir du signal en fluorescence rouge des particules. Des billes fluorescentes (fluoresbryte de 1,88 µm de diamètre, Polysciences, USA) ont été utilisées pour aligner l'optique du cytomètre. Des billes FlowSet de 3,6 µm de diamètre (Beckman Coulter, USA) ont été utilisées comme référence dans chaque échantillon analysé. Les données ont été acquises par le logiciel Summit 4.0 (Dako) ; l'analyse des données a été réalisée à l'aide du logiciel WinList 5.0 3D (Verity Software House, USA).

Stations prospectées

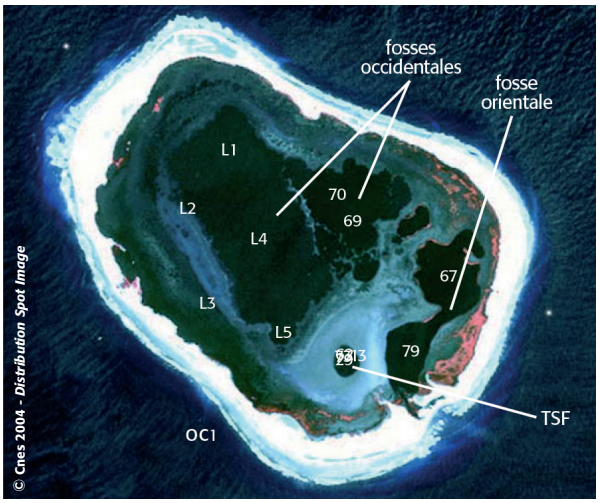


Figure 56 : stations prospectées pour l'étude du picophytoplancton et des virus.
Prospected stations.

RÉSULTATS

Biomasse et taille du phytoplancton

On peut estimer la biomasse totale du phytoplancton par la concentration en chlorophylle des eaux. Dans le lagon, dans la couche de 0 à 10 m, elle est de 2,23 ± 0,23 µg L^{-1}. En dessous de 15 m, il n'y a plus de chlorophylle active.

Dans l'océan proche, elle est comprise entre 0,54 µg L^{-1} à 25 m et 0,13 µg L^{-1} à 100 m.

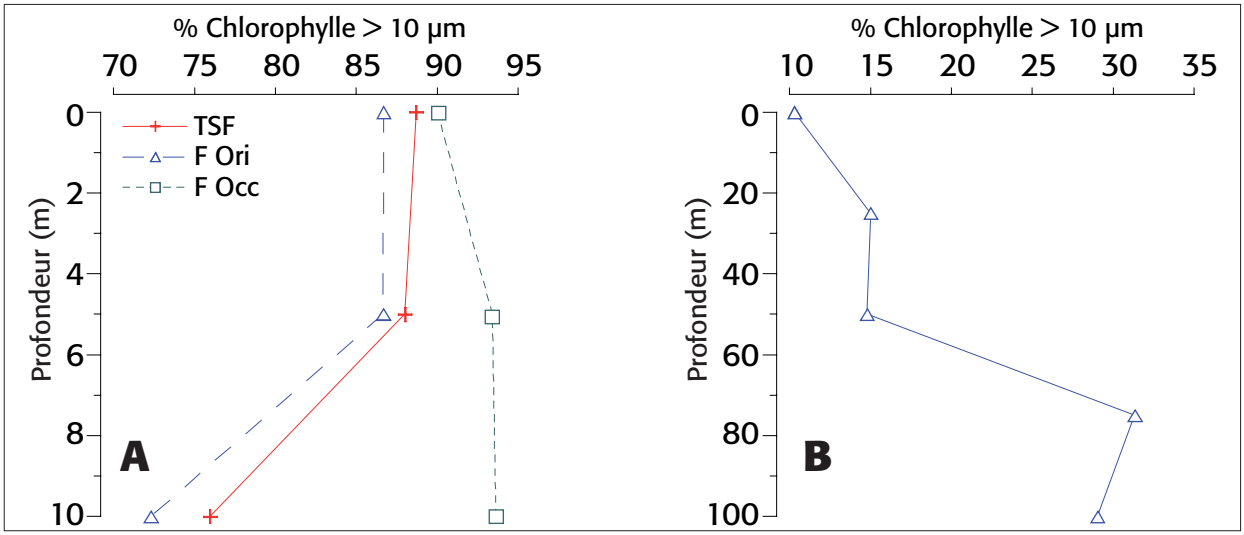


Figure 57 : pourcentage de chlorophylle > 10 µm dans les fosses du lagon (**A**) et dans l'océan (**B**).
*Percentage of chlorophylle > 10 µm in the deep bassins (**A**) and ocean (**B**).*

On peut classer le phytoplancton par classe de taille en utilisant la chlorophylle comme indice de biomasse.
Nous nous somme intéressés aux classes de taille suivantes :
- >10 µm (microphytoplancton) ;
- 10 à 3 µm (nanophytoplancton) ;
- < 3 µm (picoplancton).

Dans les fosses, le pourcentage de microphytoplancton (organismes de taille >10 µm) atteint 90% en surface mais décroît avec la profondeur excepté dans la fosse occidentale (F Occ) où il reste constant (Fig. 57A). Sur l'ensemble du lagon, dans la zone productive des 10 premiers mètres, le microphytoplancton domine largement avec 82±3% de la biomasse totale.
Dans l'océan avoisinant, le pourcentage d'organismes de taille >10 µm est inférieur à 15% dans les 50 premiers mètres (Fig. 57B).
Les autres classes de taille ont été étudiées uniquement dans le trou sans fond (TSF) (Fig. 58). Le pourcentage d'organismes photosynthétiques de taille comprise entre 10 et 3 µm (nanoplancton) est maximal à 10 m. Le pourcentage de picoplancton de taille <3 µm augmente avec la profondeur pour atteindre 63% à 14 m.

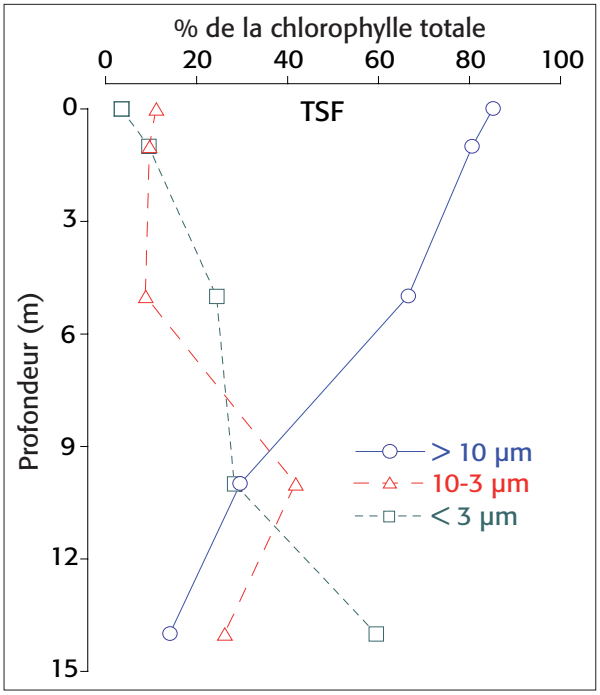


Figure 58 : classes de taille du phytoplancton dans le trou sans fond (TSF).
Phytoplankton size structure in the TSF.

Taxonomie et abondance du picoplancton

Dans le lagon

Dans le lagon, le cytomètre identifie quatre groupes d'organismes appartenant au picoplancton (Fig. 59) :
- Des cellules de petite taille, avec une fluorescence rouge, qui ont les mêmes caractéristiques de taille et de fluorescence que les *Prochlorococcus* observées dans l'océan. Nous les nommerons *Prochlorococcus*, mais des analyses de pigments permettant de doser la diviny-chlorophylle seraient nécessaires pour confirmer cette identification.
- Des cellules un peu plus grandes présentant une fluorescence rouge, assimilées à des picoeucaryotes, que nous nommerons picoeucaryotes de type 1.
- Des cellules encore plus grandes (cinq fois plus de FSC que le type 1) présentant une fluorescence rouge, assimilées à des picoeucaryotes que nous nommerons picoeucaryotes de type 2.
- Des cellules un peu plus petites que les picoeucaryotes 1, présentant une fluorescence orange due à la présence de phycoérythrine, assimilées à des cyanobactéries proche des *Synechocystis* que nous nommerons *Cyanobacteria*.

Les *Prochlorococcus* présentent une abondance variant de 5 000 à 45 000 cellules ml^{-1}. Elles sont significativement moins abondantes dans la fosse occidentale (F Occ) que dans les autres fosses. Les abondances des picoeucaryotes 1 et 2 varient respectivement

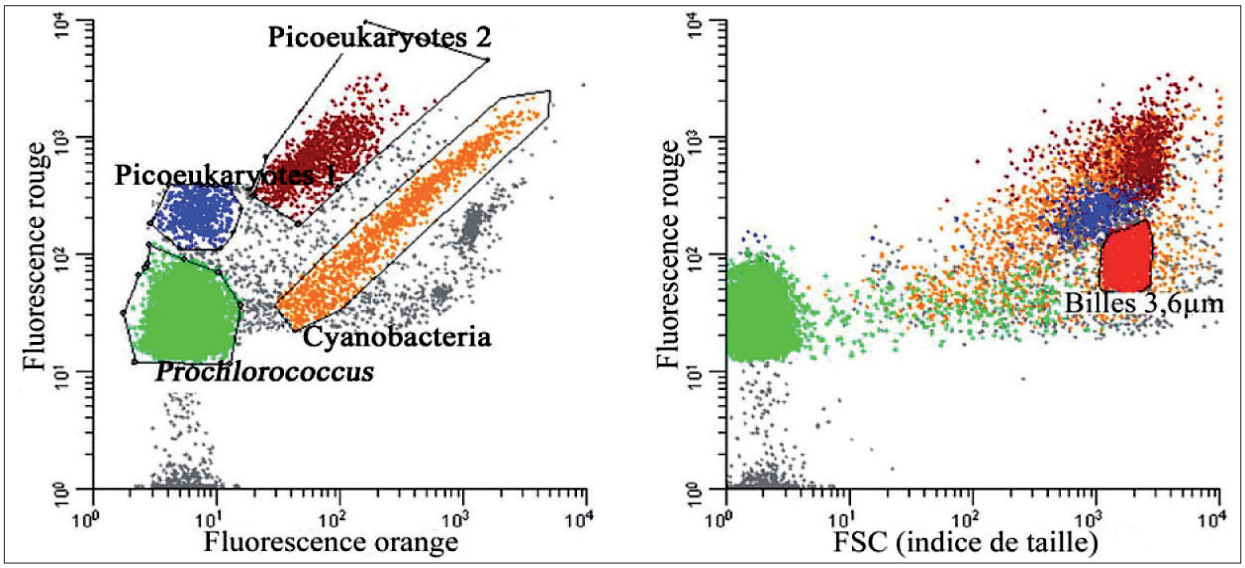


Figure 59 : exemple de cytogramme dans le lagon à la station 29 du TSF à 5 m de profondeur.
Example of cytogram in the lagoon, station 29 (TSF) at 5 m depth.

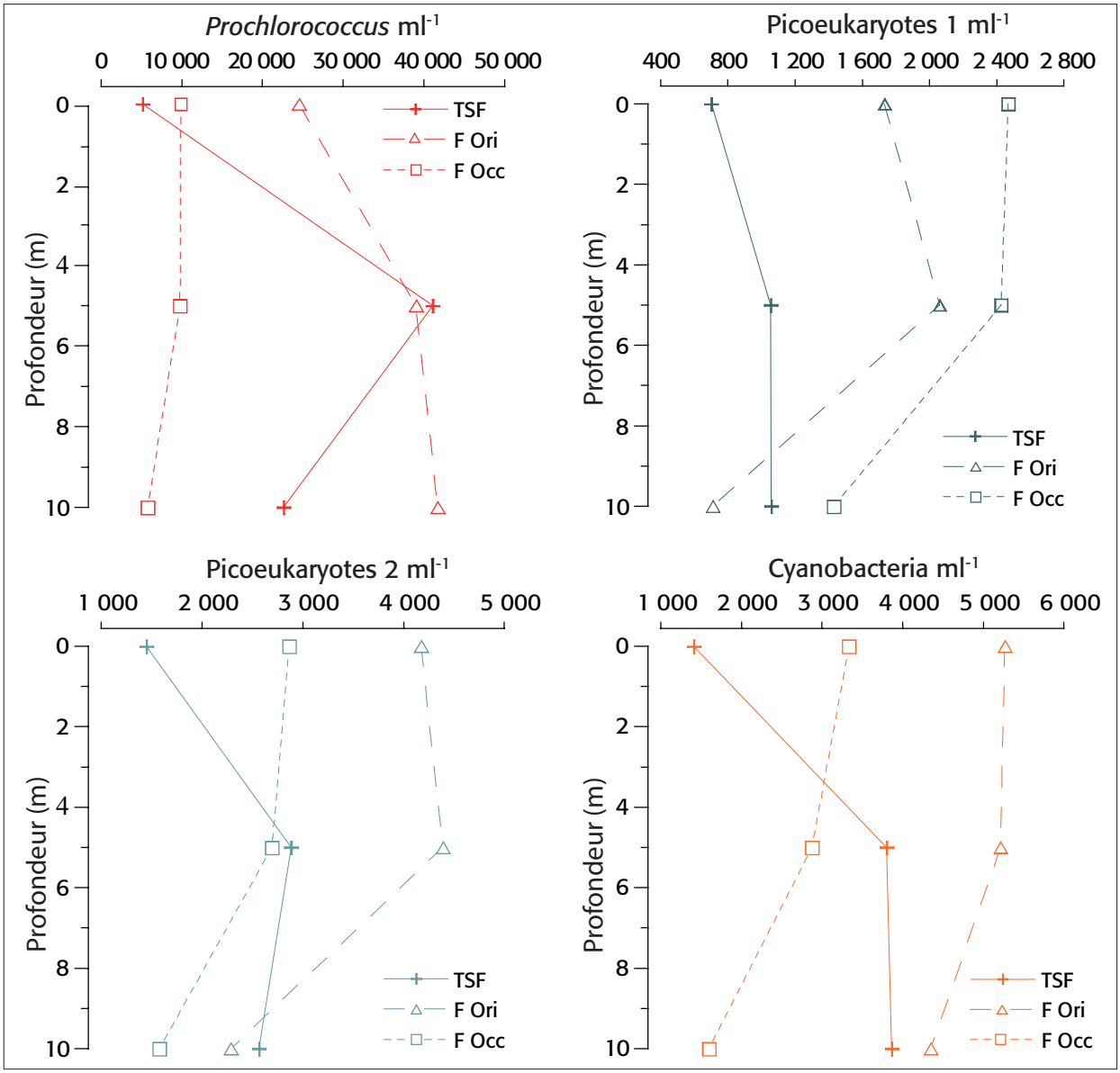


Figure 60: abondances des quatre groupes de picoplancton identifiés par le cytomètre dans les fosses du lagon.
Picoplankton group abundances recognized by flow cytometry in the deep bassins.

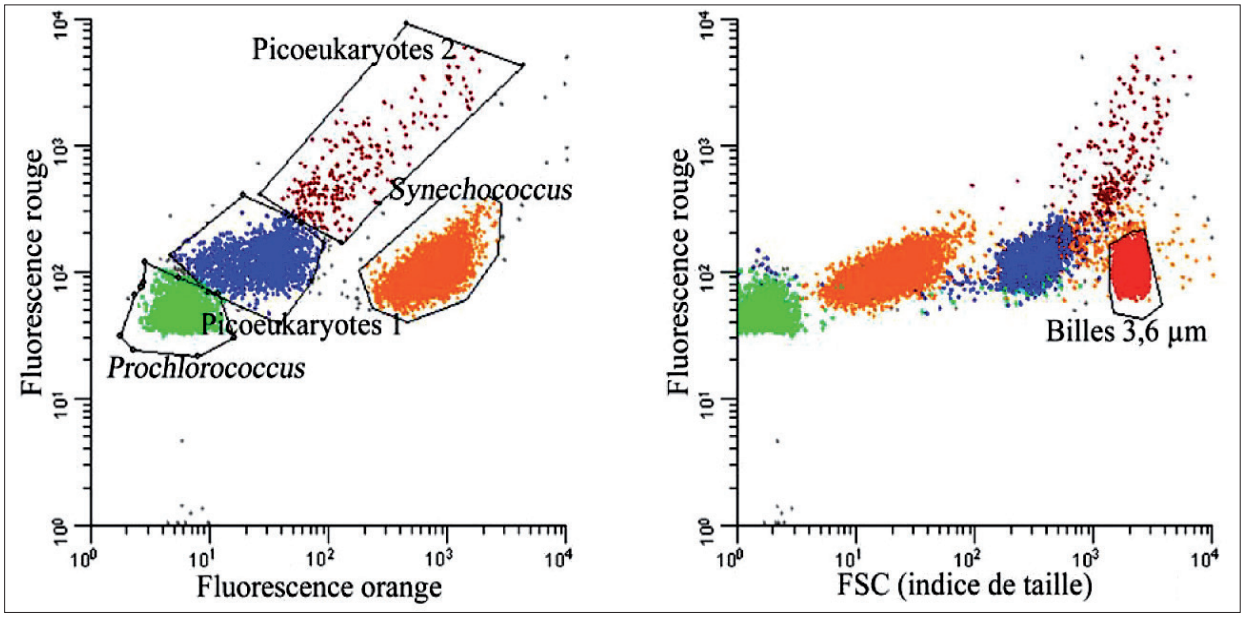


Figure 61: exemple de cytogramme à la station océanique (OC1) à 25 m de profondeur.
Example of cytogram at ocean station OC1 at 25 m depth.

de 700 à 2 500 et de 1 500 à 4 200 cellules ml^{-1}. Leurs abondances diminuent avec la profondeur. L'abondance des cyanobactéries avec phycoérythrine varie de 1 500 à 5 200 cellules ml^{-1} (Fig. 60).
Les cyanobactéries contribuent en moyenne pour 31,5% à la biomasse estimée par la fluorescence rouge (16,6% pour les *Prochlorococcus* et 14,8% pour les cyanobactéries avec phycoérythrine). Les picoeucaryotes contribuent pour 68,5% (13,3% pour les picoeucaryotes 1 et 55,2% pour les picoeucaryotes 2).

Dans l'océan avoisinant

À la station océanique (OC1), le cytomètre identifie quatre groupes d'organismes appartenant au picoplancton (Fig. 61):
- Des *Prochlorococcus*.
- Des picoeucaryotes de type 1.
- Des picoeucaryotes de type 2.
- Des *Synechococcus*.

Les abondances des quatre groupes sont maximales à 50 m, excepté pour les picoeucaryotes 1 qui présentent un maximum d'abondance à 75 m. Les organismes les plus abondant sont les *Synechococcus* qui atteignaient plus de 30 000 cellules ml^{-1} (Fig. 62). Ces organismes représentent 56% de la biomasse du picoplancton estimée à partir de la fluorescence rouge.

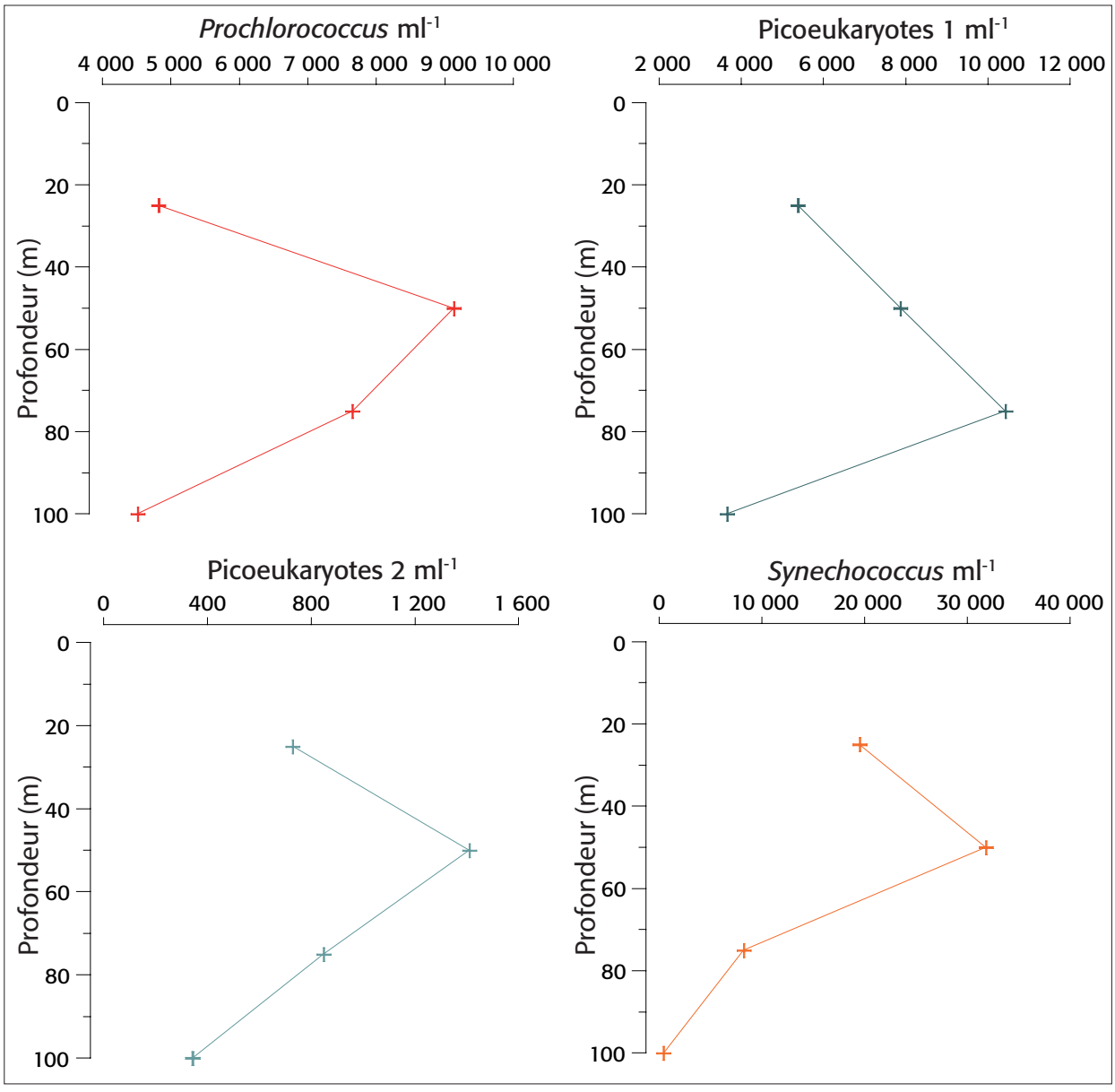


Figure 62 : abondances des quatre groupes de picoplancton identifiés par le cytomètre dans l'océan à la station OC1.
Picoplankton group abundances recognized by flow cytometry at ocean station OC1.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La structure de taille du phytoplancton du lagon de Clipperton est très différente de celle observée dans d'autres lagons d'atolls et dans l'Océan avoisinant. En effet, dans les atolls de Polynésie, le pourcentage de picoplancton dépasse le plus souvent 70% et le pourcentage de phytoplancton de taille >10 µm est inférieur à 10% (Charpy *et al.* 1998). Cette structure de taille est identique à celle observée dans

l'océan entourant les atolls de Polynésie et dans l'océan au voisinage de Clipperton.
Dans les lagons d'atolls, la biomasse du picoplancton est dominée par les *Synechococcus* dont l'abondance peut atteindre 400 000 cellules ml^{-1} alors que dans l'océan, elle est dominée par les *Prochlorococcus*. Dans le lagon de Clipperton, ce sont les picoeucaryotes qui dominent le picoplancton. Les cyanobactéries donnant le même signal que les *Prochlorococcus* représentaient 17 % de la biomasse du picoplancton avec des abondances pouvant dépasser 45 000 cellules ml^{-1} et celles donnant un signal proche des *Synechococcus* 15 % avec des abondances inférieures à 6 000 cellules ml^{-1}.
La grande taille du phytoplancton dans le lagon de Clipperton est caractéristique de milieux eutrophes (riches en sels nutritifs). Pour déterminer les taxons du picoplancton, il faudrait utiliser des outils moléculaires. On peut conclure que la production phytoplanctonique du lagon de Clipperton est essentiellement due au nano et microplancton.

Bibliographie

BLANCHOT J. & RODIER M. 1996. – Picophytoplankton abundance and biomass in the western tropical Pacific Ocean during the 1992 El Nino year: Results from flow cytometry. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 43 : 877-895.

BLANCHOT J., CHARPY L. & LE BORGNE R. 1989. – Size Composition of Particulate Organic Matter in the Lagoon of Tikehau Atoll Tuamotu Archipelago Pacific Ocean. *Marine Biology* 102 : 329-340.

BUCK K.-R., CHAVEZ F.-P. & CAMPBELL L. 1996. – Basin-wide distributions of living carbon components and the inverted trophic pyramid of the central gyre of the North Atlantic Ocean, summer 1993. *Aquatic Microbial Ecology* 10 : 283-298.

CAMPBELL L. & VAULOT D. 1993. – Photosynthetic Picoplankton Community Structure in the Subtropical North Pacific Ocean Near Hawaii (Station Aloha). *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 40 : 2043-2060.

CAMPBELL L., NOLLA H.-A. & VAULOT D. 1994. – The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography* 39 : 954-961.

CAMPBELL L., LIU H.-B., NOLLA H.-A. & VAULOT D. 1997. – Annual variability of phytoplankton and bacteria in the subtropical North Pacific Ocean at Station ALOHA during the 1991-1994 ENSO event. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 44 : 167-192.

CAMPBELL L., LANDRY M.-R., CONSTANTINOU J., NOLLA H.-A., BROWN S.-L. & LIU H.-B 1998. – Response of microbial community structure to environmental forcing in the Arabian Sea. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 45 : 2301-2325.

CHARPY L. 1996. – Phytoplankton biomass and production in two Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series* 145 : 133-142.

CHARPY L. 2005. – Importance of photosynthetic picoplankton in coral reef ecosystems. *Vie et Milieu* 55 : 217-223

CHARPY L. & BLANCHOT J. 1996. – *Prochlorococcus* contribution to phytoplankton biomass and production of Takapoto Atoll (Tuamotu Archipelago). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Série III - Sciences de La Vie* 319 : 131-137.

CHARPY L. & BLANCHOT J. 1998. – Photosynthetic picoplankton in French Polynesian atoll lagoons: estimation of taxa contribution to biomass and production by flow cytometry. *Marine Ecology Progress Series* 162 : 57-70.

CHARPY L. & BLANCHOT J. 1999. – *Synechococcus* and *Prochlorococcus* dominance estimated by flow cytometry in Tuamotu Atoll lagoons, *in* CHARPY L. & LARKUM A.-W.-D. (Eds), *Marine Cyanobacteria*. Musée océanographique, Monaco : 369-375.

CHARPY L., BLANCHOT J. & LO L. 1992. – Cyanobacteria *Synechococcus* spp. Contribution to Primary Production in a Closed Atoll Lagoon (Takapoto, Tuamotu, French-Polynesia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Série III - Sciences de La Vie* 314 : 395-401.

CHARPY L., DUFOUR P. & GARCIA N. 1998. – Particulate organic matter in sixteen Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series* 151 : 55-65.

CHISHOLM S.-W., OLSON R.-J., ZETTLER E.-R., WATERBURY J., GOERICKE R. & WELSCHMEYER N. 1988. – A novel free-living prochlorophyte occurs at high cell concentrations in the oceanic euphotic zone. *Nature* 334 : 340-343.

COURTIES C., VAQUER A., TROUSSELLIER M., LAUTIER J., CHRETIENNOTDINET M.-J., NEVEUX J., MACHADO C. & CLAUSTRE H. 1994. – Smallest eukaryotic organism. *Nature* 370 : 255.

DELESALLE B., SAKKA A., LEGENDRE L., PAGÈS J., CHARPY L. & LORET P. 2001. – The phytoplankton of Takapoto Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia): time and space variability of biomass, primary production and composition over 24 years. *Aquatic Living Resources* 14 : 175-182.

GONZALEZ J.-M., TORRETON J.-P., DUFOUR P. & CHARPY L. 1998. – Temporal and spatial dynamics of the pelagic microbial food web in an atoll lagoon. *Aquatic Microbial Ecology* 16 : 53-64.

NIAUSSAT P.-M. 1986. – *Le lagon et l'atoll de Clipperton*. Académie des sciences d'Outre-Mer, Paris, 189 p. (Travaux et mémoires de l'académie des sciences d'Outre-Mer ; 8).

OLSON R.-J., ZETTLER E.-R., ALTABET M.-A., DUSENBERRY J.-A. & CHISHOLM S.-W. 1990. – Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research* 37 : 1033-1051.

PARTENSKY F., BLANCHOT J. & VAULOT D. 1999. – Differential distribution and ecology of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in oceanic waters: a review *in*, CHARPY L. & LARKUM A.-W.-D. (Eds) *Marine Cyanobacteria*. Musée océanographique, Monaco : 457-475.

RENON J.-P. 1987. – Zooplankton of Clipperton Lagoon. *Atoll Research Bulletin* 301 : 1-13.

WATERBURY J.-B., WATSON S.-W., GUILLARD R.-R.-L. & BRAND L.-E. 1979. – Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature* 277 : 293-294.

ZUBKOV M.-V. & QUARTLY G.-D. 2003. – Ultraplankton distribution in surface waters of the Mozambique Channel, flow cytometry and satellite imagery. *Aquatic Microbial Ecology* 33 : 155-161.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les virus planctoniques du lagon

Yvan Bettarel

Résumé

Les virus forment une composante fondamentale du domaine planctonique, ils représentent non seulement les entités biologiques les plus abondantes et diversifiées dans l'eau, mais y exercent également une multitude de fonctions écologiques et biogéochimiques. Le lagon de Clipperton, par sa situation géographique, et la présence d'une couche superficielle dessalée surmontant une zone salée anoxique, représente un site unique pour l'étude des processus microbiens et viraux. La coloration des acides nucléiques viraux à l'aide du fluorochrome SYBR-Gold indique que les concentrations naturelles du virioplancton atteignent jusqu'à 35 millions de particules par millilitre dans la zone d'eau douce du lagon ; elles sont, en moyenne, près de 20 fois supérieures à celles enregistrées dans la partie océanique qui semblent, pour des raisons encore incertaines, représenter un environnement moins favorable à la prolifération virale. Dans la zone dessalée, les observations de cellules infectées en microscopie électronique à transmission indiquent que l'action lytique des virus contribue jusqu'à 31,1 % de la mortalité des bactéries planctoniques. Ces résultats montrent que, bien que les virus ne représentent pas le principal agent de contrôle des procaryotes à Clipperton, ils constituent néanmoins des membres abondants et dynamiques des réseaux trophiques microbiens du lagon.

Abstract

Planktonic viruses are essential members of aquatic biomes. Not only are they the most abundant and diversified entities in water, but they also play a number of different ecological roles. The Clipperton lagoon, with regards to its tropical location and the unusual presence of a superficial freshwater layer covering an anoxic oceanic water mass, represents a unique site for studying microbial and viral related processes. By using a protocol based on the staining of nucleic acids with the fluorochrome SYBR-Gold, we show that viral concentrations can reach 35 million particles per millilitre. These abundances were nearly twenty-fold higher than thoses recorded in the oceanic deep layer which seems to represent, for yet undetermined reasons, an unfavourable environmment for virus proliferation. In the freshwater superficial layer, the observations of infected bacteria under transmission electron microscopy revealed that viral lytic activity accounted for up to 31.1 % of bacterial mortality. These results show that, although viruses are not a powerfull determinant of prokaryote abundance in Clipperton, they are dynamic components of the microbial food webs in the lagoon.

INTRODUCTION

Les virus représentent l'entité biologique la plus abondante des écosystèmes aquatiques dans toute leur diversité, leur densité excédant généralement dix milliards de particules par litre. Ce sont des parasites obligatoires, capables d'infecter potentiellement toutes les cellules vivantes mais nous savons aujourd'hui que dans l'eau, les bactéries représentent le plus grand réservoir de cellules hôtes pour l'infection virale. Les conséquences de l'activité des virus sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques sont considérables ; ils interviennent dans de nombreux processus écologiques et biogéochimiques tels que le recyclage des nutriments, la mortalité bactérienne, le contrôle des efflorescences algales, la nutrition des protistes et sont également soupçonnés d'affecter la diversité de l'ensemble des communautés microbiennes (Fuhrman 1999 ; Suttle 2005).

Cependant, la majorité des études conduites jusque là sur le virioplancton concerne quasi exclusivement les milieux tempérés et polaires alors que ce compartiment commence seulement à être examiné en zone tropicale. À ces basses latitudes, les niveaux d'ensoleillement et de radiations solaires (notamment UV), sont tels qu'on peut supposer, d'après plusieurs études expérimentales, qu'ils sont susceptibles d'inactiver voire de détruire une fraction significative des virus dans l'eau (Maranger *et al.* 2002 ; Wilhelm *et al.* 2003).

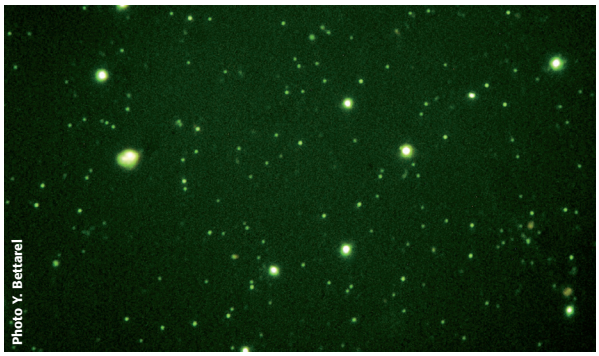


Figure 63: virus (particules de petite taille) et bactéries (particules de grande taille) d'un échantillon d'eau douce observés en microscopie à épifluorescence après coloration au SYBR Gold.
Freshwater viruses (small sized particles) and bacteria (large particles) under epifluorescence microscopy, stained with SYBR Gold.

Le lagon de Clipperton, par son caractère méromictique, c'est à dire comportant une couche superficielle dessalée très productive et une couche plus profonde (>13 m) salée anoxique, à forte teneur en H_2S, représente donc un site remarquable pour l'étude des mécanismes microbiens ainsi que pour explorer les performances des virus et renforcer notre compréhension de leur fonction au sein du domaine planctonique.

Dans cette étude, les abondances des virus du plancton sont mesurées en microscopie à épifluorescence après coloration des acides nucléiques viraux de chaque échantillon d'eau brute à l'aide d'un fluorochrome : le SYBR Gold (Fig. 63). Ce protocole permet la visualisation et un dénombrement fiable des particules virales d'un échantillon sur des critères de taille et de luminosité (Bettarel *et al.* 2000 ; Chen *et al.* 2001).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Dans la zone superficielle dessalée du lagon, les densités virales, sont comprises entre 1,3 et 3,7 x 10^7 particules ml^{-1} (moyenne : 2,2 x 10^7 virus ml^{-1}) (Tab. XXI). Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles généralement enregistrées en zone tempérée dans des milieux relativement productifs de statut mésotrophe à eutrophe, tels que le lac d'Aydat dans le Massif central français (Bettarel *et al.* 2004), le lac de Constance en Allemagne (Hennes & Simon 1995), ou encore le lac autrichien Alte Danau (Fisher & Velimirov 2002). Sachant que la température est un facteur essentiel de contrôle du métabolisme bactérien, les relativement fortes concentrations virales relevées à Clipperton où les températures avoisinent 30°C ne sont donc pas étonnantes ; ce qui est favorable à la croissance d'un organisme étant, de fait, favorable à celle de son parasite. Aucune tendance verticale n'a pu être observée, les plus fortes valeurs d'abondance étant enregistrées en surface, à 5 ou 10 m indépendamment de la localisation des stations (Tab. XXI).

Tableau XXI: paramètres viraux mesurés dans la couche superficielle dessalée du lagon de Clipperton et dans l'eau pélagique océanique. **MBV** : mortalité bactérienne liée à l'activité lytique des virus. **ND** : non déterminé. **TSF** : trou sans fond. **F Ori** : fosse orientale. **F Occ** : fosse occidentale. **OC1** : station marine.
*Viral parameters in the freshwater and oceanic layers of the lagoon. **MBV**: virally induced bacterial mortality. **ND**: not determined. **TSF**: bottomless hole. **F Ori**: Oriental pit. **F Occ**: Occidental pit. **OC1**: marine station.*

Station		Prof. m	[virus] 10^7 ml^{-1}	MBV (% production bactérienne lysée)	Charge virale (vir. $bact^{-1}$)
EAUX DOUCES (LAGON)	TSF	0	2,7 ± 0,3	2,5	24,7
	TSF	5	2,3 ± 0,2	23,4	25,0
	TSF	10	2,7 ± 0,4	3,2	28,0
	F Ori	0	2,5 ± 0,1	4,4	28,3
	F Ori	5	3,5 ± 0,3	3,1	35,0
	F Ori	10	1,4 ± 0,1	16,2	56,3
	F Occ	0	1,5 ± 0,1	25,8	33,8
	F Occ	5	1,7 ± 0,3	19,0	42,5
	F Occ	10	1,7 ± 0,2	25,8	23,8
	F Occ	0	2,4 ± 0,2	5,5	38,6
	F Occ	5	1,9 ± 0,2	31,1	52,1
	F Occ	10	2,8 ± 0,2	18,5	25,5
EAUX MARINES	OC1	0	0,1± 0,02	ND	ND
	OC1	25	0,2 ± 0,03	ND	ND
	OC1	50	0,04 ± 0,01	ND	ND

Dans les eaux océaniques, les abondances du virioplancton sont près de 20 fois inférieures à celles mesurées dans les eaux dessalées du lagon (Tab. XXI). Comme le plus souvent décrit dans la littérature, les systèmes dulçaquicoles, notamment lacustres, offrent des conditions de croissance plus favorables pour les procaryotes et donc aussi pour leurs parasites ; les eaux sont moins turbulentes et généralement plus riches en nutriments que les eaux océaniques souvent considérées, à de plus hautes latitudes, comme oligotrophes. Pourtant, dans cette étude, les concentrations en composés azotés (nitrites, nitrates) et phosphorés (phosphates), sont significativement plus élevées dans les eaux océaniques que dans celles du lagon (voir chapitre "Biogéochimie du lagon"), ce qui contrarie sensiblement notre hypothèse. Les capacités de prolifération des virus pourraient donc être réduite dans l'eau de mer probablement en raison :

- d'une plus forte résistance des procaryotes à l'infection virale ;
- d'une plus grande diversité de l'assemblage bactérien, réduisant le nombre de groupes sensibles à l'attaque des virus ;
- de la présence de facteurs inactivants (enzymes, UV, adsorption sur les cristaux de sel, etc.) ;
- d'une forte proportion de bactéries lysogènes, à l'intérieur desquelles les virus se maintiennent dans un état crypté et inactif, en attendant que les conditions redeviennent favorable pour le déclenchement d'un cycle lytique.

Pour estimer l'activité lytique des virus, autrement dit les pertes bactériennes attribuées à l'attaque virale, une méthode basée sur l'observation directe des bactéries infectées (contenant des phages murs intracellulaires visibles, Fig. 64) en microscopie électronique à transmission a été utilisée (Weinbauer & Höfle 1998 ; Bettarel *et al.* 2006). Ce protocole comporte une phase de concentration des bactéries planctoniques d'un échantillon par ultracentrifugation, suivie d'une étape de coloration par une solution de métaux lourds. Cette méthode permet d'évaluer la fraction moyenne de la production bactérienne qui a été lysée par les virus, si l'on admet que la période de latence pendant laquelle

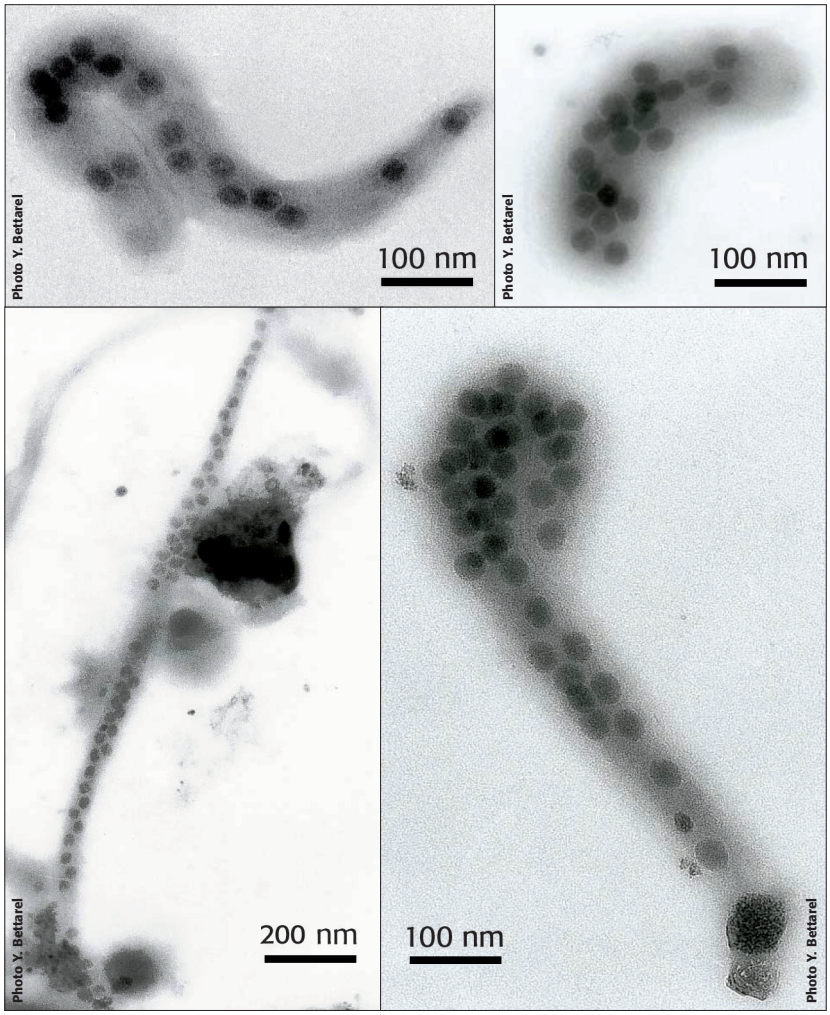


Figure 64 : micrographies électroniques de plusieurs morphotypes bactériens présentant des phages mûrs intracellulaires.
Electron micrographs of infected bacteria showing mature intracellular phages.

les cellules infectées ne sont pas visibles au microscope, équivaut à 90 % de la durée du cycle lytique. Dans la zone dessalée du lagon, nos estimations indiquent que les virus contrôlent de 3,1 à 31,1 % de la production bactérienne (Tab. XXI). Avec une incidence moyenne de 14,9 %, les virus ne représentent visiblement pas le principal facteur de contrôle du bactérioplancton dans la zone superficielle du lagon de Clipperton. En milieu tempéré, la littérature rapporte de rare cas où les virus contribuent à la totalité de la mortalité bactérienne (Noble & Fuhrman 2000 ; Fischer & Velimirov 2002), alors qu'en général elle est essentiellement liée à la prédation des protistes flagellés (Bettarel *et al.* 2004 ; Šimek *et al.* 2001), ciliés (Carrias *et al.* 1996) ou encore à celle du macrozooplancton (Jürgens 1994 ; Thouvenot *et al.* 1999). D'après les quelques 30 sites échantillonnés à l'échelle du globe, les pertes bactériennes par lyse virale s'élèvent, dans la majorité des cas, entre 10 et 30 % de la production bactérienne (Fuhrman 1999 ; Suttle 2005). Les valeurs relevées à Clipperton s'inscrivent donc dans cette gamme de valeurs générale.
Dans la zone océanique, en raison de mauvaises conditions de conservation des échantillons, les analyses microscopiques ont dû être abandonnées.

L'intensité avec laquelle s'exerce la lyse virale représente le produit complexe d'une multitude de facteurs susceptible d'influencer la survie des pathogènes (UV, température, oxygène, matière en suspension, métaux lourds, etc.) mais aussi celle de leurs hôtes bactériens (prédation, oxygène, MOD, lumière, etc.) (Sime-Ngando *et al.* 2003). Ainsi, le plus souvent, les facteurs bio- ou abiotiques n'expliquent pas la variabilité de l'activité lytique des virus (Bettarel *et al.* 2004, 2006). Dans notre étude, l'existence d'une corrélation négative significative ($r = -0,69$, $n = 12$, $p < 0,05$) entre l'abondance des virus et leur activité lytique représente certainement le résultat le plus marquant (Fig. 65). Dans la majorité des milieux océaniques ou lacustres, ces deux paramètres co-évoluent rarement et chaque fois de façon positive (Steward *et al.* 1996 ; Weinbauer 2004). Une hypothèse pour expliquer cette relation négative pourrait être liée au fait que la lyse virale génère dans le milieu ambiant un enrichissement en débris cellulaires sous la forme de matière organique dissoute disponible pour la fraction non infectée du bactérioplancton. Or dans des milieux à faible productivité, comme c'est le cas pour le lagon de Clipperton, une forte activité lytique permettrait donc paradoxalement, de soutenir l'activité métabolique des procaryotes. Cette hypothèse est en partie validée par plusieurs auteurs qui rapportent une proportion substantielle de bactéries infectées dans des sites lacustres et marins de statut oligotrophe (Vrede *et al.* 2003 ; Choi *et al.* 2003 ; Bettarel *et al.* 2004).

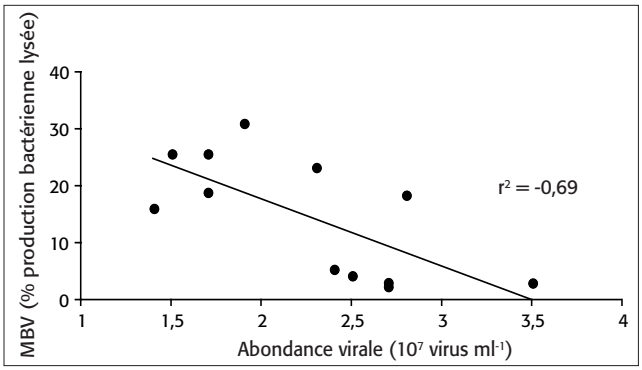


Figure 65 : relations entre l'abondance et l'activité lytique des virus dans la zone dessalée du lagon de Clipperton. **MBV** : mortalité bactérienne liée à l'activité du virioplancton, exprimée en pourcentage de production bactérienne lysée.
Relationships between viral lytic activity and abundance, in the freshwater layer of the lagoon. ***MBV****: virally induced bacterial mortality (expressed as percentage of bacterial production).*

La charge virale des bactéries infectées (*burst size*) représente un paramètre d'intérêt pour les écologistes du virioplancton car il permet d'évaluer les niveaux de production virale d'un milieu donné. Dans la zone saumâtre du lagon, entre 23,8 et 56,3 virus (moyenne, 34,5 ± 10,5) sont produits en moyenne par cellule infectée. Cette valeur est légèrement supérieure à la valeur moyenne (m = 24) calculée à partir de la littérature par Wommack & Colwell (2000). Ces résultats pourraient être liés à un plus important biovolume des communautés bactériennes du lagon qui permettrait aux cellules infectées d'abriter un plus grand nombre de phages. Cette hypothèse reste néanmoins controversée sachant qu'il existe une forte variabilité de la taille des virus bactériophages et que la correspondance avec la taille des cellules hôtes bactériennes n'a pas encore été démontrée.

Les virus forment donc un compartiment dynamique et ubiquiste du lagon de Clipperton où les concentrations s'élèvent jusqu'à près de 40 millions de particules par millilitre d'eau. Leurs principales cibles : les bactéries, qui, potentiellement lysées à hauteur de 32 %, pourraient favoriser de façon significative la remise en suspension de matière organique dissoute dans l'eau. Ainsi, à Clipperton, si les virus ne représentent pourtant pas le principal agent de mortalité bactérienne, ils semblent jouer un rôle prépondérant dans la recirculation des nutriments et pourraient également contribuer au maintien d'une forte diversité microbienne.

Bibliographie

BETTAREL Y., SIME-NGANDO T., AMBLARD C. & LAVERAN H. 2000. – A comparison of methods for counting viruses in aquatic systems. *Applied and Environmental Microbiology* 66 : 2283-2289.

BETTAREL Y., SIME-NGANDO T., AMBLARD C. & DOLAN J. 2004. – Viral activity in two contrasting lake ecosystems. *Applied and Environmental Microbiology* 70 : 2941-2951.

BETTAREL Y., BOUVY M., DUMONT C. & SIME-NGANDO T. 2006. – Virus-bacterium interactions in water and sediment of West African inland aquatic systems. *Applied and Environmental Microbiology* 72 : 5274-5282.

CARRIAS J.-F., AMBLARD C. & BOURDIER G. 1996. – Protistan bacterivory in an oligomesotrophic lake: importance of attached ciliates and flagellates. *Microbial Ecology* 31 : 249-268.

CHEN F., LU J.-R., BINDER B., LIU Y.-C. & HODSON R.-E. 2001. – Application of digital image analysis and flow cytometry to enumerate marine viruses stained with SYBR Gold. *Applied and Environmental Microbiology* 67 : 539-545.

CHOI D.-H., CHUNG Y.-H. & CHO B.-C. 2003. – Comparison of virus-and bacterivory-induced bacterial mortality in the eutrophic Masan Bay, Korea. *Aquatic Microbial Ecology* 30 : 117-125.

FISCHER U.-R. & VELIMIROV B. 2002. – High control of bacterial production by viruses in a eutrophic oxbow lake. *Aquatic Microbial Ecology* 27 : 1-12.

FUHRMAN J.-A. 1999. – Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature* 399 : 541-548.

JÜRGENS K. 1994. – Impact of Daphnia on planktonic microbial food webs. A review. *Marine Microbiological Food webs* 8 : 295-324.

HENNES K.-P. & SIMON M. 1995. – Signifiance of bacteriophage for controlling bacterioplankton growth in a mesotropic lake. *Applied and Environmental Microbiology* 61 : 333-340.

MARANGER R., DEL GIORGIO P.-A. & Bird D.-F. 2002. – Accumulation of damaged bacteria and viruses in lake water exposed to solar radiation. *Aquatic Microbial Ecology* 28 : 213-227.

NOBLE R.-T. & FUHRMAN J.-A. 2000. – Rapid virus production and removal as measured with fluorescently labelled viruses as tracers. *Applied and Environmental Microbiology* 66 : 3790-3797.

ŠIMEK K., PERNTHALER J., WEINBAEUR M.-G., HORNAK K., DOLAN J.-R., NEDOMA J., MASIN M. & AMANN R. 2001. – Changes in bacterial community composition and dynamics and viral mortality rates associated with enhanced flagellate grazing in a mesoeutrophic reservoir. *Applied and Environmental Microbiology* 67 : 2723-2733.

SIME-NGANDO T., BETTAREL Y., CHARTOGNE C. & SEAN K. 2003. – The imprint of wild viruses on freshwater microbial ecology. *Recent Research Developments in Microbiology* 7 : 481-497.

STEWARD G.-F., SMITH D.-C. & AZAM F. 1996. – Abundance and production of bacteria and viruses in the Bering and Chukchi Seas. *Marine Ecology Progress Series* 131 : 287-300.

SUTTLE C.-A. 2005. – Viruses in sea. *Nature* 437 : 356-361.

THOUVENOT A., RICHARDOT M., DEBROAS D. & DEVAUX J. 1999. – Bacterivory of metazooplankton, ciliates and flagellates in a newly flooded reservoir. *Journal of Plankton Research* 21 : 1659-1679.

VREDE K., STENSDOTTER U. & LINDSTROM E.-S. 2003. – Viral and bacterioplankton dynamics in two lakes with different humic contents. *Microbial Ecology* 46 : 406-415.

WEINBAUER M.-G. & HÖFLE M.-G. 1998. – Signifiance of viral lysis and flagellate grazing as factors controlling bacterioplankton production in a eutrophic lake. *Applied and Environmental Microbiology* 64 : 431-438.

WEINBAUER M.-G. 2004. – Ecology of prokaryotic viruses. *FEMS Microbiology Reviews* 28 : 127-181.

WILHELM S.-W, JEFFERY W.-H., DEAN A.-L., MEADOR J., PAKULSKI J.-D. & MITCHELL D.-L. 2003. – UV radiation induced DNA damage in marine viruses along a latitudinal gradient in the southeastern Pacific Ocean. *Aquatic Microbial Ecology* 31 : 1-8.

WOMMACK K.-E. & COLWELL R.-R. 2000. – Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiological and Molecular Biology Reviews* 64 : 69-114.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les micro-algues

Alain Couté, Caroline Loez-Bley, Catherine Perrette-Gallet

Résumé

Après avoir dressé le bilan des rares études qui ont concerné les micro-algues du lagon de Clipperton, les auteurs évoquent les résultats préliminaires qu'ils ont obtenus sur les échantillons récoltés par l'un d'entre eux (AC) en février 2005. Ils font état de 49 nouveautés dont 13 Cyanophytes (= cyanobactéries) et 20 Chlorophytes (= algues vertes). Avec les 37 taxons déjà connus du lagon (huit seulement ont été retrouvés) dont un endémique (*Peridiniopsis cristatum*, Dinophytes), la composition de la microflore algale du site est plus que doublée atteignant désormais au moins 86 taxons différents. Les auteurs apportent aussi les premières informations sur le phytoplancton et le phytobenthos marins qui semblent dominés, pour la période concernée (février 2005), par les Dinophytes dont plusieurs taxons identifiés sont connus comme toxinogènes potentiels (*Dinophysis*, *Ostreopsis*, *Prorocentrum*…). De nouvelles récoltes réalisées au cours d'autres périodes de l'année permettraient certainement d'augmenter encore la connaissance de ces micro-organismes photosynthétiques pour l'atoll de Clipperton.

Abstract

After summarizing the rare studies that have concerned the microalgae of Clipperton lagoon, the authors evoke the preliminary results obtained with the collections sampled by one of them (AC) in February 2005. These include 49 new taxa among which 23 Cyanophyta (= cyanobacteria) and 20 Chlorophyta (= green algae). Added to the 37 taxa previously recorded in the lagoon of which one is endemic (Peridiniopsis cristatum, *Dinophyta), the algal microflora composition is more than doubled to 86 different taxa. The authors also give the first data about marine phytoplankton and phytobenthos. During the sampling period Dinophyta appeared to be predominant and among the identified taxa some are well known as potential toxin producers* (Dinophysis, Ostreopsis, Prorocentrum…). *New samples taken during other periods of the year would no doubt improve our knowledge of these photosynthethic microorganisms.*

INTRODUCTION

Pourquoi aller si loin, à Clipperton, îlot français dont le nom sonne plus britannique que gaulois, pour chercher la "petite bête", autrement dit la micro-algue ? Avant d'apporter une ou deux réponses à cette question, il est bon de définir ce que sont les micro-algues et quels sont les rôles qu'elles jouent dans la nature et qui justifient l'intérêt qu'on peut leur porter.

Ce sont de petits végétaux constitués, le plus souvent, d'une seule cellule (= unicellulaires) ou d'un nombre limité de cellules (= pluricellulaires), avec dans ce dernier cas, des organisations très diversifiées. La majeure partie d'entre eux réalise la photosynthèse qui leur permet de vivre pratiquement en autonomie (on les qualifie d'autotrophes) en utilisant la lumière du soleil, le gaz carbonique de l'atmosphère, les nutriments disponibles dans l'eau et la chlorophylle, pigment qu'ils élaborent eux-mêmes. Cette capacité les rend aptes à synthétiser toutes les molécules qui leur sont nécessaires, en commençant par les sucres (= hydrates de carbone). Au cours de l'évolution, certaines micro-algues ont perdu l'aptitude à synthétiser la chlorophylle mais ont conservé les chaînes de biosynthèse que cette dernière stimule. À partir de matières organiques dissoutes dans l'eau qu'elles peuvent absorber et métaboliser (on les qualifie alors d'hétérotrophes), elles génèrent les mêmes molécules que les précédentes et qui sont propres au règne végétal. Ceci explique qu'elles demeurent classées dans les végétaux (tel est le cas, entre autres, de certaines Euglénophytes).

Les caractères utilisés à l'heure actuelle pour identifier ces micro-organismes, sont variés. On peut ainsi tenir compte en premier lieu de leur écologie, les milieux qu'ils colonisent étant très diversifiés. En effet, on les rencontre aussi bien dans les eaux arctiques ou antarctiques, que dans les eaux thermales ou volcaniques, dans des lacs hypersalés comme dans des milieux pauvres en sels dissous. Ils colonisent aussi des eaux polluées (matières organiques, métaux lourds, substances toxiques…), des substrats non aquatiques (troncs d'arbres, murs, monuments…), des zones cavernicoles. Ils s'associent même à d'autres organismes (végétaux, champignons ou animaux) constituant des associations profitables aux différents partenaires (= symbiose) ou parasitant leur hôte.

En second lieu, on peut classer les micro-algues en utilisant comme caractère principal leur aptitude à se déplacer dans le milieu. Si bon nombre d'entre elles sont immobiles, d'autres sont douées de mouvements soit parce qu'elles possèdent, dans leur cytoplasme, des protéines contractiles, voisines de celles des muscles, soit parce qu'elles sont équipées de petites structures périphériques appelées flagelles qui, par leurs mouvements, jouent les rôles de moteur et de gouvernail. Quelques unes, enfin, peuvent déformer leur contour, produisant des prolongements qui adhèrent à la surface du substrat (roche, algue, corail…), sur lequel elles se tractent. Cette mobilité très diversifiée permet à ces micro-organismes de coloniser le territoire à l'extrême.
Celles qui demeurent fixées pendant toute leur existence sur un support aquatique (végétal, animal, rocher, caillou…) constituent un grand ensemble appelé phytobenthos. Celles qui nagent ou qui flottent librement dans l'eau, sont regroupées sous le nom de phytoplancton ou plancton végétal.
La localisation de l'ADN (acide désoxyribonucléique ; substance portant l'information génétique) dans la cellule, constitue un autre caractère pour distinguer deux grandes catégories dans le monde des micro-algues. Ainsi, on nomme procaryotes celles dont l'ADN n'est pas enveloppé par une membrane au sein du cytoplasme cellulaire (tel est le cas des Cyanophytes, algues bleues ou encore cyanobactéries). Les eucaryotes sont celles dont l'ADN est isolé du cytoplasme par une membrane qui délimite une région particulière de la cellule, à savoir, le noyau (toutes les autres micro-algues).
Pour classer les micro-algues, on peut encore tenir compte d'autres caractères biochimiques liés à leur métabolisme. La nature des pigments leur permettant d'être autotrophes (caroténoïdes, chlorophylles [a, b et c ; la chlorophylle a est universelle à tous les organismes photosynthétiques], phycobiliprotéines) est primordiale pour distinguer en général les embranchements (= première subdivision de la classification du monde vivant) (Chlorophytes ou algues vertes, Rhodophytes ou algues rouges…).
La composition des substances élaborées par la photosynthèse ou réserves est également utilisée pour séparer certains groupes (amidon pour les Chlorophytes ; chrysolaminarine pour les Diatomophycées ; paramylon pour les Euglénophytes ; rhodamylon pour les Rhodophytes…).
Enfin, la morphologie, c'est à dire la forme générale des cellules et des détails de leur paroi (écailles, épines, granules, verrues…), leurs dimensions et, pour les pluricellulaires, l'organisation des cellules constitutives, sont aussi des arguments pour l'identification.

Mais quels sont donc les rôles joués par ces micro-végétaux ?
L'activité photosynthétique des micro-algues aboutit à la libération de dioxygène gazeux, substance de déchet fondamentale pour la respiration de tous les organismes à métabolisme aérobie. De tous les végétaux, les micro-algues sont, de loin, les producteurs d'oxygène les plus importants. Ce sont les Cyanophytes qui, il y a plus de trois milliards d'années auraient créé l'atmosphère terrestre que nous connaissons actuellement.
Leur deuxième rôle, capital également pour les écosystèmes, est l'élaboration de matière organique qui leur sert pour couvrir l'essentiel de leurs besoins (croissance, déplacement, reproduction…) et qui est indispensable pour l'alimentation des consommateurs primaires, voire secondaires. À ce titre, on qualifie les micro-algues de producteurs primaires ou de premier maillon de la chaîne alimentaire. Avec les bactéries, elles constituent ainsi la base de la majorité des réseaux trophiques aquatiques.

Clipperton, l'île des fous, présentait deux points d'intérêt qui ont exercé une forte attraction conduisant à répondre très vite présent à l'invitation de J.-L. Étienne.
Le premier, concerne le lagon, milieu fermé (Fig. 66) depuis près d'un siècle et demi, inondé sporadiquement par la mer lors des tempêtes et alimenté par les eaux de pluies et les déjections délavées des oiseaux marins (fous masqués, environ 100 000 ; fous bruns, environ 20 000 ; fous à pieds rouges ; frégates… Fig. 67). Cet écosystème exceptionnel n'avait, jusqu'à présent, été l'objet que d'études ponctuelles en corrélation, entre autres, avec les rares missions françaises sur le site



Figure 66 : vue du lagon de Clipperton.
Clipperton lagoon.



Figure 67 : population de fous masqués, *Sula dactylatra*.
A group of blue-faced boobies.

(Sachet 1960, 1962; Taxit 1981; Ricard & Bourrelly 1982).
Le second point vise le phytoplancton et le phytobenthos marins qui, jusque là, n'ont pas été l'objet d'investigations. Par contre, le plancton végétal du lagon avait déjà été inventorié en quelques circonstances (Taylor 1939; Balech 1961; Sachet 1962; Ricard & Bourrelly 1982). Les données existantes sont uniquement qualitatives, l'obtention d'informations quantitatives nécessitant des prélèvements répétés au moins tout au long d'une année au cours des différentes saisons, ce qui a toujours été irréalisable jusqu'à maintenant, des séjours de longue durée n'ayant pu être organisés.

Le projet concernant les micro-algues de Clipperton avait donc plusieurs objectifs. Pour le milieu lagonaire, il s'agissait de refaire et compléter l'inventaire des espèces planctoniques afin de comparer les résultats avec ceux obtenus lors des missions précédentes et de tenter d'estimer l'évolution potentielle de cet écosystème très particulier. Parallèlement, la collecte de données physico-chimiques concomitante devait permettre de mieux cerner le fonctionnement du milieu.
Pour le milieu marin, l'objectif reposait surtout sur l'inventaire du phytobenthos et tout particulièrement des Dinophycées dont on sait que beaucoup d'espèces benthiques sont toxinogènes. Quelques récoltes de phytoplancton marin devaient également être effectuées pour établir une première liste de micro-organismes végétaux de cette région jamais examinée à ce sujet, ceci, compte tenu de l'importance des campagnes de pêche développées dans la zone par les mexicains et les espagnols.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour récolter le micro- et le nanophytoplancton[3], un filet de 20 µm de vide de maille a été utilisé (Fig. 68). La technique consiste à traîner le filet derrière une embarcation naviguant à faible allure ou à le lancer depuis la berge et le ramener vers soi en maintenant l'ouverture immergée au voisinage de la surface et perpendiculaire à cette dernière. L'utilisation du filet présente l'avantage de concentrer la microflore et de donner ainsi une bonne idée de sa composition spécifique sur la zone inventoriée.

3 - pour information :
megaplancton : 20-200 cm ;
macroplancton : 2-20 cm ;
mesoplancton : 0,2 mm-2 cm ;
microplancton : 20-200 µm ;
nanoplancton : 2-20 µm ;
picoplancton : 0,2-2 µm ;
femtoplancton : <0,2 µm.



Figure 68 : filet à plancton.
Plankton net.

L'échantillonnage du microphytobenthos a été pratiqué en plongée sous-marine soit en récoltant du sable ou du sédiment dans des anfractuosités ou sur le fond, ou en se servant d'une seringue équipée d'un tuyau souple pour récupérer, par aspiration, le matériel dans les failles ou les trous de petites dimensions (Fig. 69).

Dès le retour au campement, les échantillons destinés à être étudiés à Paris ont été fixés avec une solution aqueuse de formaldéhyde (=formol) à 10 % et neutralisée, au préalable, pour obtenir au final une concentration de 4 à 5 %. Une partie des récoltes a été conservée fraîche pour les examens microscopiques et les prises de vue sur le vivant à Clipperton.

Les micro-algues observées à l'aide du microscope électronique à balayage (MEB) ont d'abord été isolées à la micro-pipette sous la loupe binoculaire puis, après avoir été regroupées dans un piège perméable aux liquides, ont été déshydratées à l'aide d'une série de solutions d'éthanol de concentration croissante en alcool. Elles ont ensuite subi le traitement dit du "point critique" remplaçant l'éthanol par du dioxyde de carbone liquide aboutissant à leur dessiccation. Après avoir été placées sur un porte-objet (Fig. 70) recouvert d'adhésif double face carboné au préalable, elles ont été métallisées (couvertes d'une très fine couche d'or et de palladium pour rendre leur surface capable de libérer des électrons) (Fig. 71) puis examinées et photographiées à l'aide du MEB JEOL 840A du Service commun de Microscopie électronique des laboratoires des Sciences de la Vie du Muséum national d'Histoire naturelle (pour plus de détails sur la méthodologie, voir Couté 2005).

Les observations à Clipperton ont été réalisées sur un microscope AXIOSKOP 2+ DIC, à contraste interférentiel (qui permet de distinguer nettement l'un de l'autre des corps transparents ou des fluides de densités optiques très voisines) et équipé d'un épi-illuminateur pour la fluorescence (utilisant une lumière particulière qui excite les molécules pigmentaires [chlorophylles, phycobiliprotéines…] qui émettent alors une fluorescence dont la couleur est propre à la nature de leur molécule), avec d'excellents objectifs dont un plan-apochromat, mis à



Figure 69 : seringue équipée d'un tuyau souple pour les prélèvements dans les anfractuosités de roche ou de corail.
Syringe with flexible pipe to catch biological material in cavities of rocks or corals.



Figure 70 : vue de plusieurs porte-objets métallisés.
Several gold-coated stubs.

disposition par la Société Carl ZEISS, et, au retour à Paris, sur un microscope WILD M20 équipé d'une chambre claire pour l'exécution des dessins et pour mesurer avec précision les dimensions des cellules.

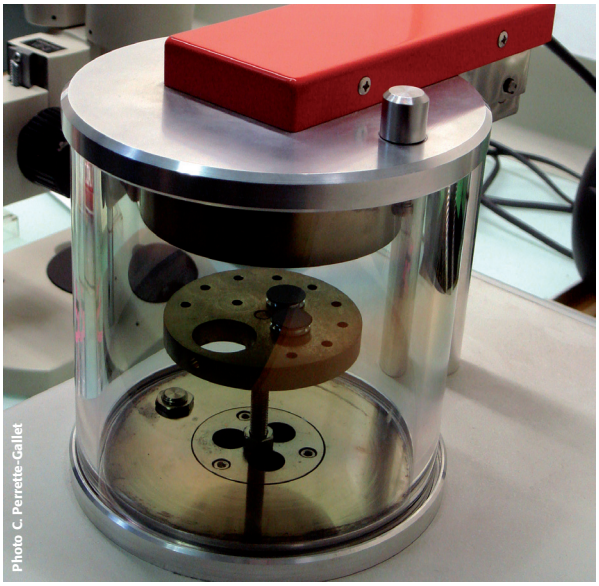


Figure 71 : métalliseur / *metal coater*.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Paramètres physico-chimiques

Le lagon de l'atoll de Clipperton, fermé depuis plus d'un siècle et demi, présente des caractéristiques hydrologiques particulières.

Ainsi, à propos de la salinité, Taylor (1939) considère en premier lieu que l'eau du lagon est salée en raison des infiltrations d'eau de mer au travers du *beach rock* (fragments de coraux brisés et compactés, formant le "sol" de Clipperton) (Fig. 72).

Cependant, après avoir observé les végétaux qui se développent dans ce milieu, il conclut qu'elle doit être plutôt douce à tous les niveaux.

Taxit (1981), pour sa part, parle d'eau légèrement saumâtre alors que Ricard & Bourrelly (1982) signalent une salinité très faible (4,25 à 4,38 g L^{-1} en surface).

Les investigations menées en 2005 ont montré que sur les premiers quinze mètres de profondeur, la salinité n'excède pas 6 g L^{-1} en sel, alors que pour tout le reste (jusqu'à 45-50 m), la teneur en sel dissous correspond aux valeurs classiques de l'eau de mer (36 g L^{-1}).

Ricard & Bourrelly (1982) mentionnent aussi des valeurs élevées du pH, variant de 8,77 à 9,14, la température de l'eau de surface avoisinant les 30° C en mai, une concentration en oxygène dissous assez faible dans les quinze premiers mètres et celle du sulfure d'hydrogène supérieure à 100 mg L^{-1} au delà de -15 m. Ils notent également une turbidité importante.

Les données physico-chimiques de la campagne 2004-2005 (mission organisée par J.-L. Étienne) sont traitées ici dans le chapitre "Biogéochimie du lagon". Il en ressort, au sujet des gaz dissous, que la teneur en oxygène est voisine de la normale sur les premiers quinze mètres, que sur les vingt mètres suivants ce gaz a totalement disparu pour faire place au sulfure d'hydrogène et, qu'enfin, sur les quinze derniers mètres environ, le gaz dissous prioritairement est du méthane.

Enfin, l'apport d'engrais dans le lagon, dû à l'hyper production de "guano" provenant des déjections des multiples colonies d'oiseaux lessivées par les pluies abondantes, entraîne un déséquilibre profond de



Figure 72 : *beach rock* près du "rocher" / *Beach rock near the "rock"*.

l'écosystème lagonaire tendant vers l'eutrophisation, la réduction de la faune aérobie par la toxicité croissante du milieu et vers le développement d'organismes peu exigeants en oxygène, en même temps qu'une prolifération bactérienne. (Taylor 1939 ; Taxit 1981).

Paramètres biologiques

L'inventaire des micro-algues colonisant une région est un travail de longue haleine. En effet, après la phase de récolte qui consiste à prendre en considération tous les types de milieu du site, même les plus inattendus (substrats exondés en permanence, écorce de végétaux arbustifs terrestres, bases de végétaux immergées…) et les différentes profondeurs, il faut passer au peigne fin chacune des récoltes pour détecter tous les taxons présents et en obtenir de bonnes images (dessins, photographies). Cette iconographie permet enfin l'identification grâce aux informations fournies sur la morphologie, le contenu cellulaire (présence de plastes avec leur couleur, de pyrénoïde [organite cellulaire propre aux algues et siège probable de certaines synthèses] [Fig. 73], de stigma [organite cellulaire, généralement de couleur rouge vif, photosensible] [Fig. 74], d'inclusions particulières…) et sur les dimensions.
Une fois cette tâche minutieuse exécutée et du fait de l'absence d'un ouvrage de référence général ou de banque de données complète et crédible (une sorte de flore) regroupant toutes les espèces connues au monde, il est nécessaire de compulser une masse énorme de publications scientifiques, de langues variées, pour espérer aboutir à identifier avec précision un individu au niveau spécifique.
À l'heure actuelle, si l'examen approfondi de tous les échantillons récoltés dans le lagon de Clipperton est presque arrivé à son terme et si bon nombre des micro-algues observées ont déjà pu être nommées, certaines demeurent encore imprécises et nécessitent un travail complémentaire avec, pour quelques-unes, un réexamen de la ou des récoltes où elles ont été notées. Les résultats définitifs feront l'objet d'une publication dans une revue scientifique spécialisée.

Micro-algues du lagon

Si l'on dresse le bilan des connaissances acquises sur les micro-algues dulçaquicoles de Clipperton par les auteurs précédents, on peut constater (Tab. XXII et Tab. XXIII) que :

• Taylor (1939) a identifié 14 taxons dont sept espèces pour sept genres appartiennent à l'embranchement des Cyanophytes (= algues bleues ; cyanobactéries) et les sept autres (sept espèces pour cinq genres) à celui des Chlorophytes avec, parmi elles, quatre membres de la famille des Desmidiacées (unicellulaires caractérisés par une symétrie bilatérale, autrement dit par deux moitiés de cellule symétriques). L'une de ces dernières est décrite comme nouvelle pour la science : *Cosmarium clippertonensis*. Elle est représentée,



Figure 73 : cellule de *Micrasterias* (Desmidiales) avec de nombreux pyrénoïdes (flèches).
A cell of Micrasterias *(Desmidiales) with numerous pyrenoids (red arrows).*

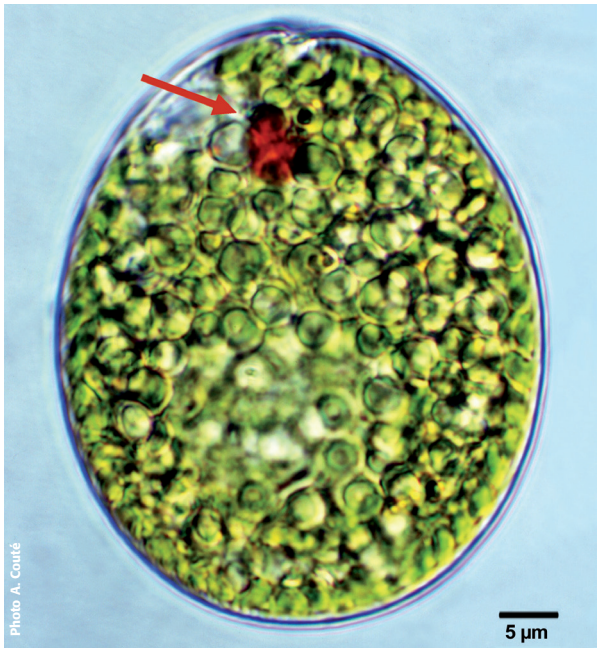


Figure 74 : photo de *Lepocinclis* (Euglénophytes) montrant le stigma (flèche).
A cell of Lepocinclis *(Euglenophyta) with its stigma (red arrow).*

ici, avec la seconde espèce appartenant au même genre, *C. subprotumidum* fo. trouvée par Taylor (1939) (Fig. 75a et Fig. 75b).
Seules sont illustrées, dans le travail de Taylor, les quatre Desmidiacées. Il a noté aussi, à propos des Cyanophytes, que *Phormidium versicolor* (anciennement *Lyngbya versicolor*) formait de grandes masses près du rivage (Fig. 76).

• Balech (1961) a décrit du lagon (à partir d'un échantillon qui lui avait été confié) *Glenodinium cristatum*, une nouvelle espèce de Dinophytes endémique de Clipperton, bien illustrée et dont il

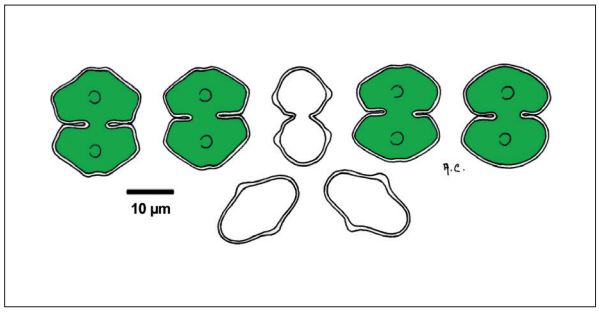


Figure 75a : *Cosmarium clippertonensis* (d'après Taylor 1939).
Cosmarium clippertonensis *(redrawn from Taylor 1939)*.

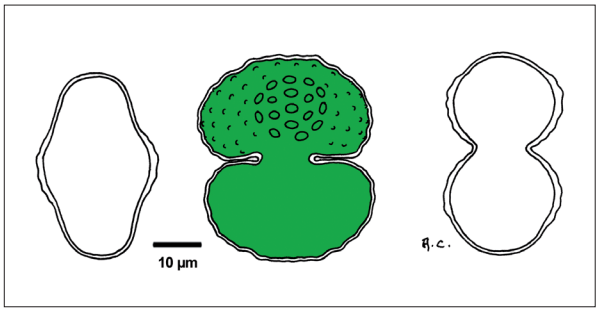


Figure 75b : *Cosmarium subprotumidum* fo. (d'après Taylor 1939).
Cosmarium subprotumidum *fo. (redrawn from Taylor 1939)*.

a disséqué avec précision les plaques thécales du sulcus (qui constituent un caractère systématique important) (Fig. 77).

• Sachet (1962), pour sa part, en étudiant ses propres récoltes effectuées en 1958 sur l'atoll, a noté la présence de 35 espèces dont 24 Cyanophytes, 10 Chlorophytes et une Dinophyte qui correspond à celle décrite par Balech (1961). Aucune espèce nouvelle n'est mentionnée ici. Aucune illustration n'est fournie.
Les Cyanophytes se distribuent en six genres pour sept espèces de l'ordre des Chroococcales, cinq genres pour 10 espèces d'Oscillatoriales et cinq genres pour sept espèces de Nostocales. Pour les Chlorophytes, les Desmidiales sont les plus diversifiées avec deux genres, *Closterium* avec une espèce, une variété et une forme, et *Cosmarium* avec deux espèces.
Tous les taxons identifiés par Taylor ont été retrouvés par Sachet (Tab. XXII et Tab. XXIII).

• Ricard et Bourrelly (1982), sur des échantillons datant de 1980, qui leur avaient été confiés, n'ont

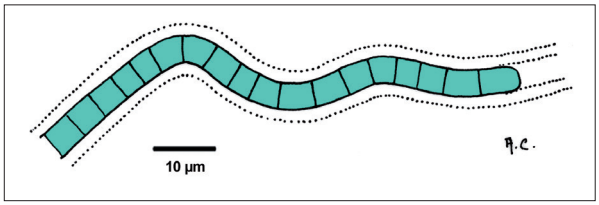


Figure 76 : *Phormidium versicolor* (d'après Drouet *in* Komarek & Anagnostidis 2005).
Phormidium versicolor *(redrawn from Drouet* in *Komarek & Anagnostidis 2005)*.

pris en considération que quelques Dinophycées et Chlorophycées (alors qu'ils reconnaissent la présence de nombreuses autres micro-algues dont des Diatomophycées) pour la description précise desquelles le microscope électronique à balayage (MEB) pouvait apporter une aide précieuse. Ils ont ainsi étudié et illustré par des microphotographies avec le microscope photonique et le MEB, *Glenodinium cristatum* (dont la dénomination avait changé entre temps pour devenir *Peridiniopsis cristatum* [Bourrelly 1968, 1970]), *Cosmarium clippertonensis* ainsi que deux autres espèces de ce même

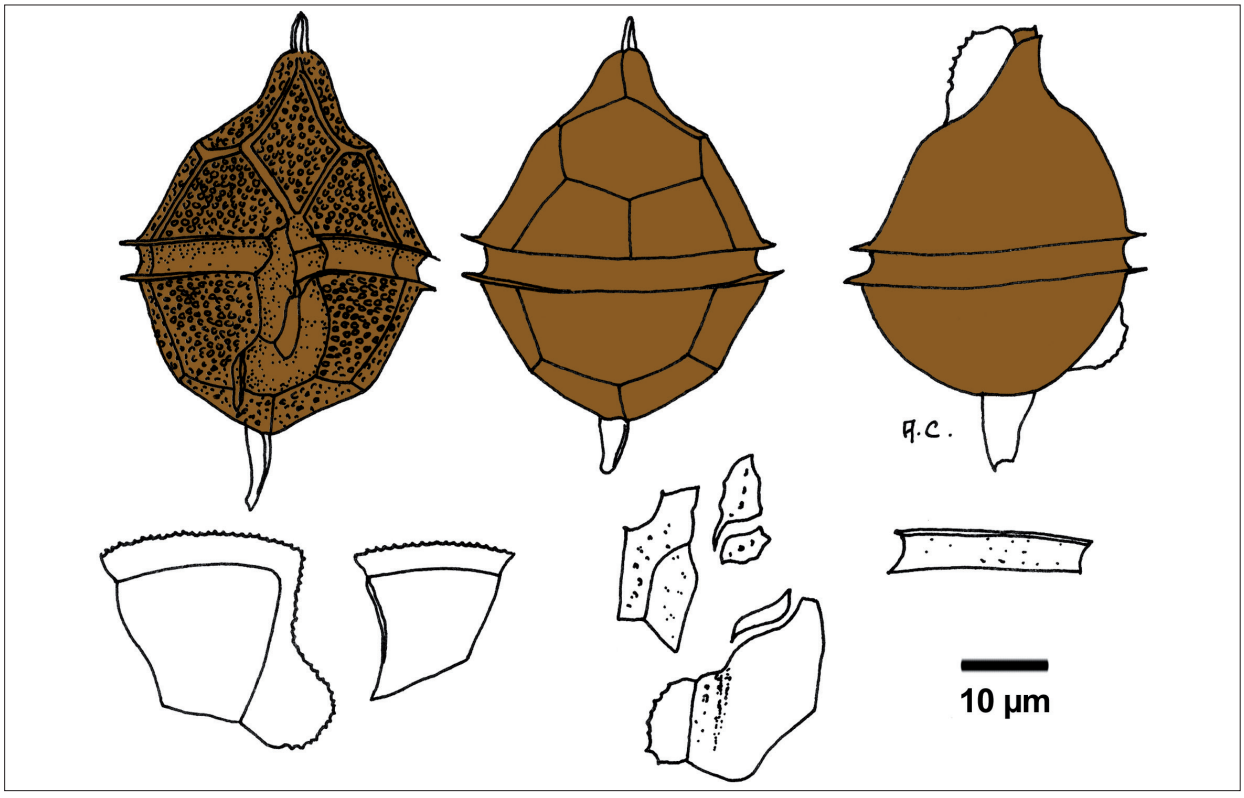


Figure 77 : *Peridiniopsis cristatum* anciennement *Glenodinium cristatum* (d'après Balech 1961).
Peridiniopsis cristatum *previously* Glenodinium cristatum (redrawn from Balech 1961).

Tableau XXII : récapitulatif des différents inventaires des Cyanophytes effectués à Clipperton avant la mission de 2005.
Summary of the different Cyanophyte inventories drawn up before the 2005 expedition.

Taxons	Taylor (1939)	Balech (1961)	Sachet (1962)	Ricard & Bourrelly (1982)
CYANOPHYTES				
Chroococcales				
Chroococcus turgidus (Kützing) Nägeli	+	-	+	-
Cyanothece aeruginosa (Nägeli) Kom.	-	-	+	-
Entophysalis deusta (Menegh.) Drouet et Daily	-	-	+	-
Entophysalis granulosa Kützing	-	-	+	-
Gloeocapsa atrata Kützing		-	+	-
Gomphosphaeria aponina Kützing	+	-	+	-
Microcystis flos aquae (Wittrock) Kirchner	+	-	+	-
Oscillatoriales				
Leptolyngbya lagerheimii (Gom.) Anagn. et Kom.	+	-	+	-
Leptolyngbya nostocorum (Born. *ex* Gom.) Anagn. et Kom.	-	-	+	-
Leptolyngbya terebrans (Born. et Flah. *ex* Gom.) Anagn. et Kom.	-	-	+	-
Lyngbya aestuarii Liebman *ex* Gom.	+	-	+	-
Lyngbya confervoides Agardh C.A. *ex* Gom.	-	-	+	-
Lyngbya guaymensis Drouet	-	-	+	-
Lyngbya semiplena Agardh J. *ex* Gom.	-	-	+	-
Microcoleus chtonoplastes Thuret	-	-	+	-
Phormidium versicolor Wartm. *in* Rab. *ex* Gom.	+	-	+	-
Schizothrix heufleri Grünow	-	-	+	-
Nostocales				
Amphithrix violacea (Kützing) Born. et Flah.	-	-	+	-
Calothrix crustacea Thuret	-	-	+	-
Calothrix parietina (Nägeli) Thuret	-	-	+	-
Calothrix stellaris Born. et Flah.	+	-	+	-
Mastigocoleus testarum Lagerheim	-	-	+	-
Nostoc sp.	-	-	+	-
Scytonema hofmannii Agardh C.A.	-	-	+	-

genre (jamais vues jusque-là à Clipperton), *C. calcareum* fo. (Fig. 78) et *C. insigne* fo. (désormais *C. pseudoinsigne*) (Fig. 79), et *Closterium parvulum* cf. var. *majus*. (Fig. 80).

À la date de l'expédition Clipperton 2005, la connaissance des algues microscopiques du lagon correspondait donc exactement à l'inventaire dressé par Sachet auquel il faut ajouter les deux *Cosmarium* décrits par Ricard et Bourrelly (1982) (Fig. 78 et Fig. 79), soit 24 Cyanophytes, 12 Chlorophytes et une Dinophyte, autrement dit à 37 micro-algues dulçaquicoles au total. Il faut mentionner aussi quelques changements d'appellation survenus récemment :

- pour les Cyanophytes, *Lyngbya lagerheimii* est ainsi remplacé par *Leptolyngbya lagerheimii*, *Plectonema nostocorum* par *Leptolyngbya nostocorum*, et *Lyngbya versicolor* par *Phormidium versicolor* ;
- pour les Dinophytes, *Glenodinium* sp. selon Sachet est devenu *Glenodinium cristatum* pour Balech et enfin *Peridiniopsis cristatum* pour Bourrelly ;
- et pour les Chlorophytes, *Cosmarium insigne* fo. est appelé désormais *C. pseudoinsigne* fo.

Les résultats des investigations menées en 2005 sur les micro-algues dulçaquicoles de l'atoll de Clipperton portent sur 22 récoltes dont 17 effectuées en milieu immergé à l'aide du filet et cinq en milieu exondé par grattage ou récolte directe de fragments de roche ou de *beach rock*. Ils sont consignés dans les tableaux XXIV, XXV et XXVI.
L'inventaire, tel qu'il en ressort, bien qu'imparfait et à confirmer pour quelques cas (l'identification

Tableau XXIII : récapitulatif des différents inventaires des Chlorophytes et Dinophytes effectués à Clipperton avant la mission de 2005.
Summary of the different Chlorophyte and Dinophyte inventories drawn up before the 2005 expedition.

Taxons	Taylor (1939)	Balech (1961)	Sachet (1962)	Ricard & Bourrelly (1982)
CHLOROPHYTES				
Closterium parvulum Nägeli	-	-	+	-
Closterium parvulum Nägeli fo.	+	-	+	-
Closterium parvulum cf. var. *majus* West	+	-	+	+
Cosmarium calcareum Wittrock fo.	-	-	-	+
Cosmarium clippertonensis Taylor	+	-	+	+
Cosmarium insigne Schmidle fo. (=*Cosmarium pseudoinsigne* [Schmidle] Prescott fo., nom actuel valide)	-	-	-	+
Cosmarium subprotumidum Nordstedt fo.	+	-	+	-
Oocystis solitaria cf. fo. *major* Wille	+	-	+	-
Oedogonium sp.1	+	-	+	-
Oedogonium sp.2	-	-	+	-
Protococcus grevillei (Agardh C.A.) Crouan	-	-	+	-
Chara sp.	+	-	+	-
DINOPHYTES				
Glenodinium sp. (Sachet) = *Glenodinium cristatum* Balech = *Peridiniopsis cristatum* (Balech) Bourrelly (nom actuel valide)	-	+	+	+

de certains taxons à l'espèce voire même au genre n'est pas finalisée ; d'autres n'ont pas encore été examinés) montre la présence, sur l'atoll de Clipperton de 57 micro-organismes photosynthétiques différents. Parmi ceux-ci, on dénombre, pour les Cyanophytes, 25 espèces pour 10 genres, pour les Chlorophytes, 25 espèces pour 17 genres, pour les Euglénophytes, deux espèces pour deux genres, pour les Dinophytes, une espèce d'un genre bien défini (*Peridiniopsis cristatum*) (Fig. 77 et Fig. 83) et deux autres non identifiées au genre (Dino 1 et Dino 2 dans le tableau XXVI ; Fig. 81 et Fig. 82), pour les Hétérokontophytes, une espèce pour un genre et, enfin, pour les Rhodophytes, un genre dont l'identification reste à confirmer.
On voit ainsi que les richesses spécifiques des Cyanophytes et des Chlorophytes sont équivalentes et importantes tandis qu'elles sont fort réduites pour tous les autres embranchements.

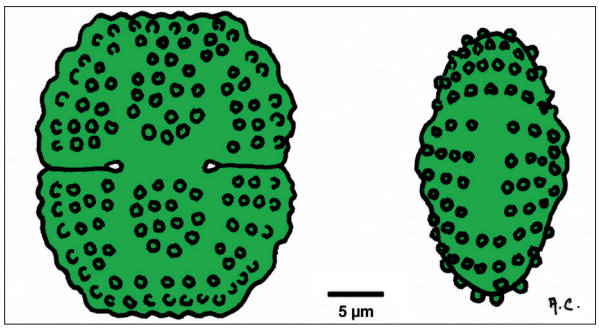


Figure 78 : *Cosmarium calcareum* (d'après West & West 1908).
Cosmarium calcareum *(redrawn from West & West 1908).*

Cependant, richesse spécifique (de même que biodiversité) importante n'est pas forcément synonyme de biomasse forte. En effet, dans le lagon, la Dinophycée *Peridiniopsis cristatum*, bien qu'appartenant à un embranchement représenté seulement par trois taxons, est le micro-organisme largement prédominant dans les eaux lagonaires. Si une analyse quantitative des peuplements avait été menée durant la période de séjour (ce qui aurait été judicieux si celle-ci avait été plus longue), elle aurait confirmé ce fait qui apparaissait flagrant sur simple

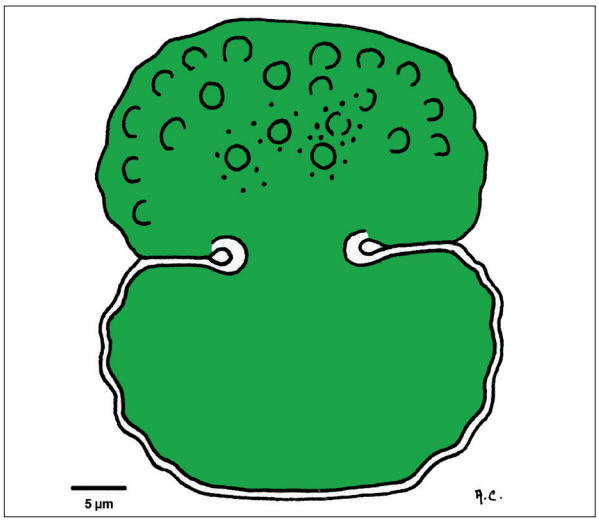


Figure 79 : *Cosmarium pseudoinsigne* fo. anciennement *Cosmarium insigne* (d'après Bourrelly 1966).
Cosmarium pseudoinsigne *fo. previously* Cosmarium insigne *(redrawn from Bourrelly 1966).*

observation microscopique d'une goutte d'eau du lagon (Fig. 84).
Les Cyanophytes, après les Dinophytes, représentent la population la plus abondante pour la période concernée, avec surtout des formes filamenteuses (Fig. 85, Fig. 86 et Fig. 87) et deux coloniales, les genres *Aphanocapsa* et *Aphanothece* (Fig. 88).

Si les Chlorophytes sont caractérisées par une richesse spécifique bien marquée, elles ne représentent qu'une faible partie de la population de microalgues, leur apparition dans les préparations microscopiques étant souvent seulement anecdotique (voir Fig. 84).
La comparaison des résultats de 2005 avec ceux des campagnes précédentes laisse ressortir plusieurs points.
Ainsi, en premier lieu, il apparaît qu'en 2005, sur les 57 taxons identifiés, huit seulement correspondent à ceux répertoriés par Taylor (1939), Sachet (1962) et par Ricard & Bourrelly (1982). Le bilan à tirer de cette étude montre donc 49 nouveautés pour le lagon. Pourquoi les 29 autres espèces des auteurs précédents n'ont-elles pas été retrouvées ? S'agit-il d'une disparition liée à une pression de prédation comme cela a été observé lors de la mission 2005, les prédateurs (ciliés, copépodes, rotifères…) étant abondants dans le milieu (Fig. 89, Fig. 90, Fig. 91).

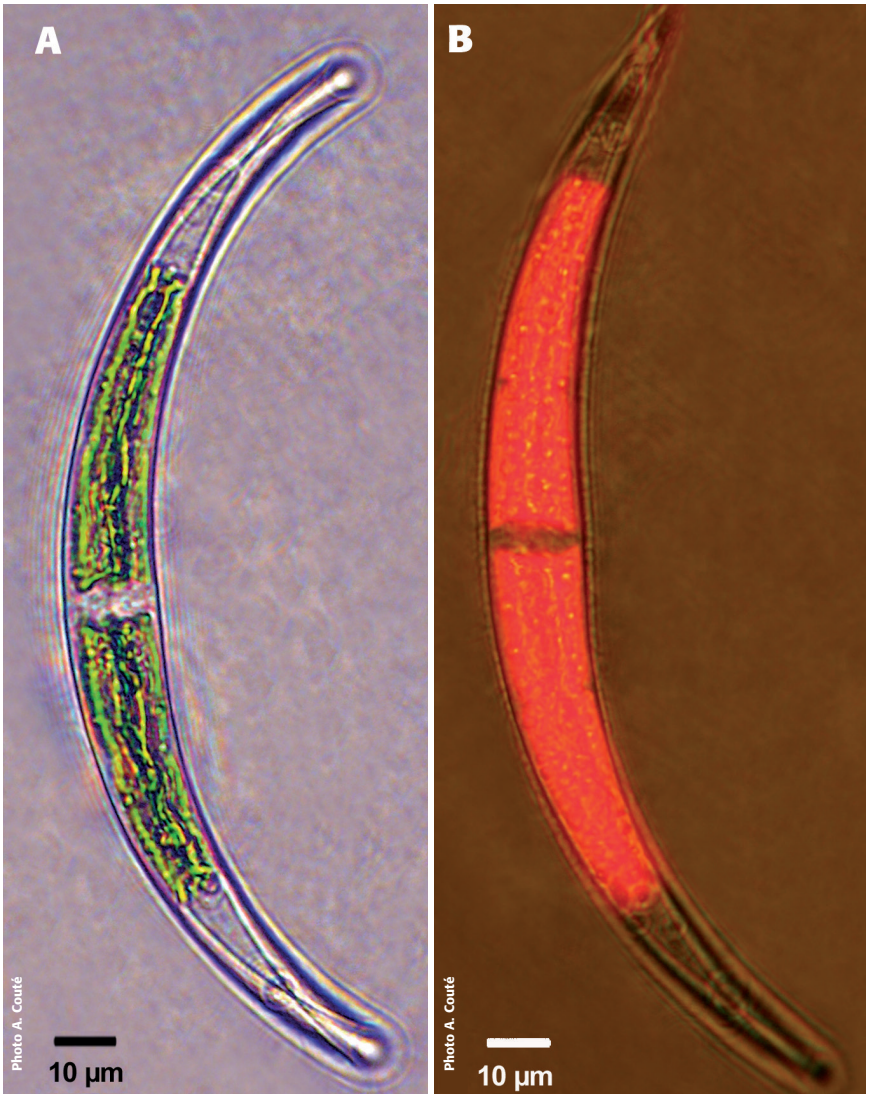


Figure 80 : *Closterium parvulum* cf. var. *majus* (microscopie photonique. **A** : en lumière normale. **B** : en fluorescence).
Closterium parvulum *cf. var.* majus *(**A**: light microscopy [LM] of a live cell. **B**: fluorescence microscopy revealing the auto-fluorescence of the chloroplast of a live cell).*

Des ciliés, contenant de nombreuses cellules d'algues en cours de digestion, ont même été examinés directement sur le vivant (Fig. 91). Peut-être a-t-on affaire à une simple absence de ces éléments de la microflore,

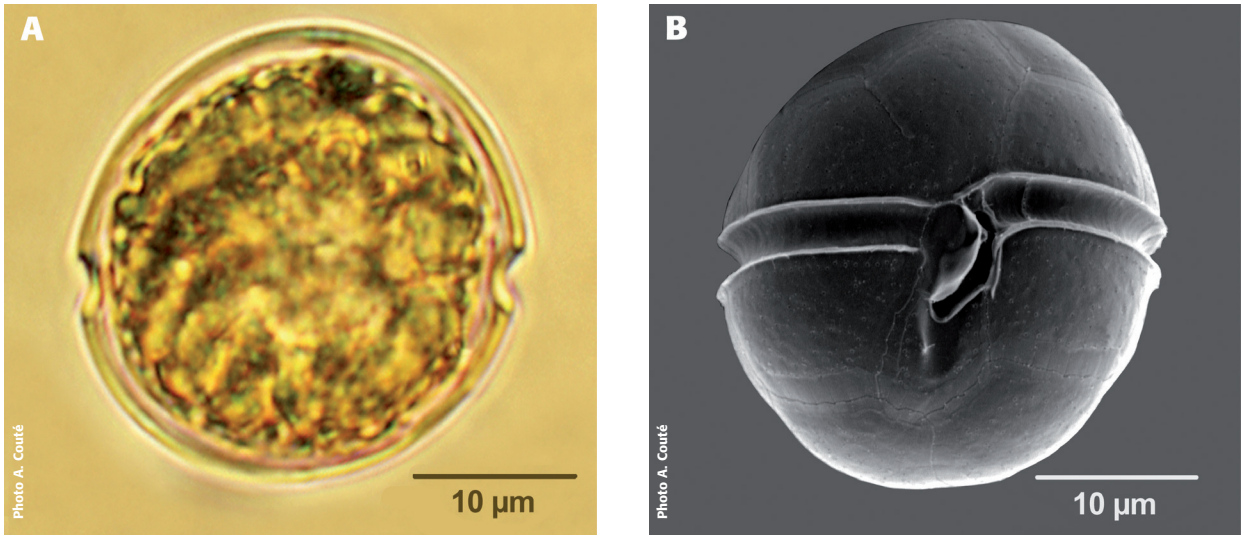


Figure 81 : Dino 1 (**A** : microscopie photonique. **B** : microscopie électronique à balayage).
Dino 1 (**A**: *LM, a live cell.* **B**: *scanning electron microscopy [SEM], one cell*).

Tableau XXIV : récapitulatif des différents taxons de Cyanophytes observés à Clipperton entre le 07.02.05 et le 20.02.05 (les taxons sur fond plus foncé ont été signalés par Sachet 1962, celui marqué par un astérisque a été noté par Taylor 1939).
Summary of the different Cyanophyte taxa found in Clipperton between 07.02.05 and 20.02.05 (taxa with dark background have been mentioned by Sachet 1962; the one marked with an asterisk was found by Taylor 1939).

Taxons	Embranchements	Classes	Ordres
Aphanocapsa delicatissima West W. et G.S.	CYANOPHYTES	CYANOPHYCÉES	CHROOCOCCALES
Aphanocapsa elachista West W. et G.S.	"	"	"
Aphanocapsa incerta (Lemm.) Cronberg et Kom.	"	"	"
Aphanocapsa marina Hansgirg	"	"	"
Aphanothece comasii Kom.-Legn. et Tavera	"	"	"
Aphanothece conglomerata Rich	"	"	"
Aphanothece elabens (Breb. *in* Menegh.) Elenkin	"	"	"
Aphanothece stagnina (Sprengel) A. Braun *in* Rab.	"	"	"
Chroococcus dispersus (Keissler) Lemm.	"	"	"
Chroococcus membraninus (Menegh.) Nägeli	"	"	"
Chroococcus minimus (Keissler) Lemm.	"	"	"
Chroococcus minutus (Kützing) Nägeli	"	"	"
Chroococcus planctonicus Bethge	"	"	"
* *Chroococcus turgidus* (Kützing) Nägeli	"	"	"
Cyanosarcina thalassia Anagn. et Kom.	"	"	"
Gloeocapsa atrata Kützing	"	"	"
Synechocystis salina Wislouch	"	"	"
Oscillatoria annae Van Goor	"	"	OSCILLATORIALES
Oscillatoria luteola Drouet	"	"	"
Oscillatoria nigro-viridis Thwaites *in* Harvey	"	"	"
Oscillatoria subbrevis Schmidle	"	"	"
Oscillatoria tenuis Agardh C.A. *ex* Gomont	"	"	"
Phormidium acuminatum (Gomont) Anagn. et Kom.	"	"	"
Yonedaella lithophila (Ercegović) Umezaki	"	"	"
Anabaena minutissima Lemm.	"	"	NOSTOCALES

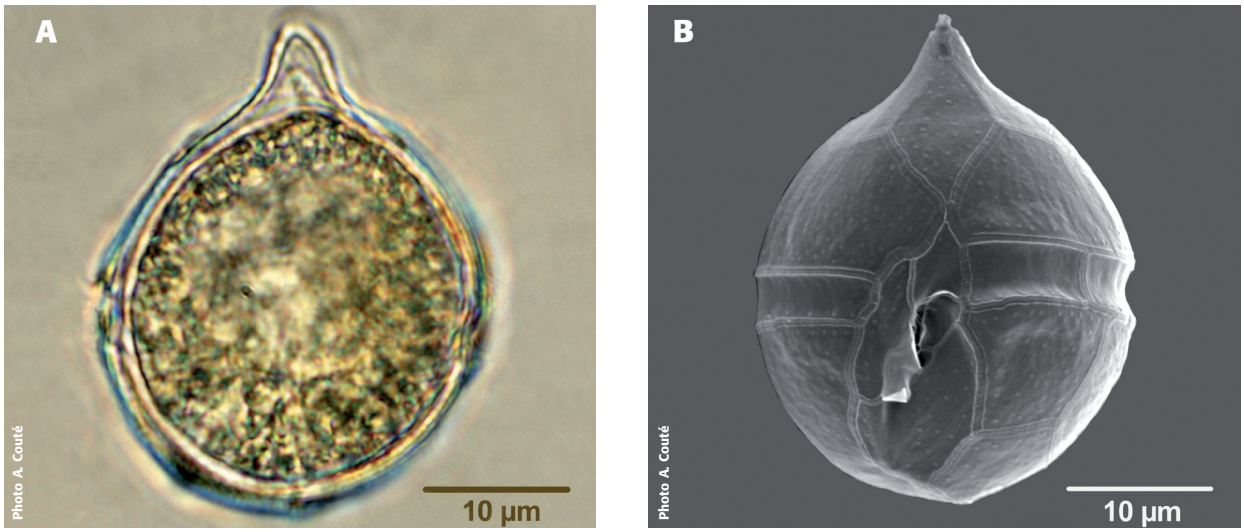


Figure 82 : Dino 2 (**A** : microscopie photonique. **B** : microscopie électronique à balayage).
*Dino 2 (**A**: LM, a live cell. **B**: SEM, one cell).*

Tableau XXV : récapitulatif des taxons de micro-algues appartenant à l'embranchement des Chlorophytes observés à Clipperton entre le 07.02.05 et le 20.02.05 (les taxons sur fond plus foncé ont été signalés par Sachet 1962 ; ceux marqués par un astérisque, ont été notés par Taylor 1939).
Summary of the different Chlorohyte taxa found in Clipperton between 07.02.05 and 20.02.05 (taxa with dark background have been mentioned by Sachet 1962; these marked with an asterisk were found by Taylor 1939).

Taxons	Embranchements	Classes	Ordres
Chlamydomonas sp.	CHLOROPHYTES	CHLOROPHYCÉES	VOLVOCALES
Ankistrodesmus gracilis (Reinsch) Korš.	"	"	CHLOROCOCCALES
Ankistrodesmus nannoselene Skuja	"	"	"
Chondrosphaera laponica Skuja	"	"	"
Chlorella emersonii Shih. et Krauss ?	"	"	"
Chlorella luteoviridis Chodat *in* Conrad et Kuffer. ?	"	"	"
Chlorella mirabilis Andreeva ?	"	"	"
Chlorella vulgaris Beijerinck ?	"	"	"
Diacanthos belenophorus Korš.	"	"	"
Granulocystis helenae Hindak	"	"	"
Monoraphidium minutum (Nägeli) Kom.-Legn.	"	"	"
Monoraphidium tortile (West W. et G.S.) Kom.-Legn.	"	"	"
* *Oocystis solitaria* Wittrock cf. fo. *major* Wille	"	"	"
Scenedesmus ovalternus Chodat ?	"	"	"
Scenedesmus quadricauda (Turp.) Breb. sensu Chodat	"	"	"
Scenedesmus verrucosus Roll ?	"	"	"
Schroederia setigera (Schröd.) Lemm.	"	"	"
Tetraedron minimum (Braun A.) Hansg.	"	"	"
Closterium parvulum Nägeli	"	ZYGOPHYCÉES	DESMIDIALES
* *Cosmarium clippertonensis* Taylor	"	"	"
* *Cosmarium subprotumidum* Nordstedt fo.	"	"	"
Cloniophora macrocladia (Nordstedt) Bourr.	"	ULOTHRICOPHYCÉES	CHAETOPHORALES
Trentepohlia umbrina (Kützing) Bornet	"	"	"
* *Oedogonium* sp.	"	"	OEDOGONIALES
Enteromorpha sp.	"	"	ULVALES

durant la période de la mission, que l'on pourrait attribuer à des variations climatiques saisonnières ? Il est vrai que les récoltes de Taylor ont été réalisées en juillet et août 1938 et celle de Sachet en août 1958, donc au cours d'une saison totalement différente tant par la température ambiante que par l'importance des précipitations. Il faut aussi reconnaître que les micro-algues sont des êtres souvent très fragiles donc susceptibles de ne pas résister à des modifications climatiques brutales.

Enfin, leur petitesse et la robustesse de leur paroi font qu'elles peuvent être facilement véhiculées à la fois par les vents et certains animaux comme les oiseaux de mer ou les oiseaux migrateurs, pouvant ainsi coloniser aisément tout territoire.

Il résulte de cela qu'avec les 29 espèces non retrouvées, mais peut-être encore sur le site, les 49 nouvellement dénombrées et les huit communes, on arrive à un total de 86 taxons différents ce qui constitue un nombre relativement conséquent pour un territoire aussi restreint et à l'écologie si particulière. Ce sont les Cyanophytes, avec 23 espèces, et les Chlorophytes, avec 20, qui constituent l'apport majeur.
Les tableaux XXIV, XXV et XXVI, résument donc la nouvelle composition de la flore des micro-algues du lagon qui comprend 47 Cyanophytes, 32 Chlorophytes, 3 Dinophytes, 2 Euglénophytes, 1 Hétérokontophyte et 1 Rhodophyte présumée. Ces chiffres sont susceptibles de modifications, toutes les récoltes n'ayant pas été exploitées en totalité et certains groupes comme celui des Diatomophycées n'étant pas encore traités à l'heure actuelle.
Parmi les nouveautés découvertes ici, quelques curiosités sont à noter. Ainsi, il est étrange que *Cloniophora macrocladia* (Fig. 92), Chlorophyte

Tableau XXVI : récapitulatif des taxons de micro-algues appartenant aux embranchements des Euglénophytes, Hétérokontophytes, Dinophytes et Rhodophytes observés à Clipperton entre le 07.02.05 et le 20.02.05 (les taxons sur fond plus foncé ont été signalés par Sachet 1962 ; celui marqué par un astérisque a été notés par Taylor 1939 et par Ricard & Bourrelly 1982).
Summary of the different Euglenohyte, Heterokontophyte, Pyrrhophyte and Rhodophyte taxa found in Clipperton between 07.02.05 and 20.02.05 (taxa with dark background have been mentioned by Sachet 1962; that with an asterisk has been found by Taylor 1939 and Ricard & Bourrelly 1982).

Taxons	Embranchements	Classes	Ordres
Euglena retronata Johnson	EUGLÉNOPHYTES	EUGLÉNOPHYCÉES	EUGLÉNALES
Phacus curvicauda Swirenko	"	"	"
* *Peridiniopsis cristatum* (Balech) Bourr.	DINOPHYTES	DINOPHYCÉES	PÉRIDINIALES
Dino 1	"	"	"
Dino 2	"	"	"
Centritractus ellipsoideus Starm. fo. *excentricus* Kriemtz. & Heynig	HÉTÉROKONTOPHYTES	XANTHOPHYCÉES	MISCHOCOCCALES
Phragmonema sp. ?	RHODOPHYTES	RHODOPHYCÉES	GONIOTRICHALES

dont les thalles (= individu ou encore "pied") sont suffisamment grands pour être visibles à l'œil nu et qui sont rejetés en épave par le ressac sur le rebord du lagon, soit passé inaperçu. Il en est de même pour le genre *Enteromorpha* qui est classé comme macro-algue marine bien que des signalisations en eau douce ne soient pas rares. Sa présence (Fig. 93 et Fig. 94), jamais notée jusqu'ici dans le lagon de Clipperton malgré ses dimensions, est étonnante mais peut s'expliquer par sa localisation très restreinte. En effet, la seule station où cette algue a été trouvée est proche du "rocher", dans une zone où le talus du *beach rock* est en partie dégradé par l'assaut des vagues de tempête et laisse probablement percoler l'eau de mer. Cette modification du talus pourrait être récente. Le cas de *Trentepohlia umbrina*, micro-algue verte aussi, filamenteuse et ramifiée, subaérienne, vivant ici toujours sur les parois exondées des corridors du "rocher", souvent teintée en orange vif et de taille non négligeable, est aussi intéressant. A-t-il échappé à la sagacité des auteurs précédents en raison de son habitat subaérien ou n'est-il parvenu à Clipperton qu'après 1960 ? Ceci demeure pour l'instant énigmatique.
Un autre point marquant de l'étude menée en 2005 est la redécouverte de *Cosmarium clippertonensis* (Fig. 75a) et de *Peridiniopsis cristatum* (Fig. 77 et Fig. 83), tous deux confirmés ainsi dans leur statut d'endémique de l'atoll. Leur persistance dans le lagon, depuis plus de 60 ans pour le premier et près de 50 pour le second, est la preuve d'une capacité exceptionnelle de leur part à résister aux conditions particulières de ce site, en particulier aux émanations d'hydrogène sulfuré qui remontent des eaux profondes du lagon alors que beaucoup d'autres espèces en sont incapables et sont, ainsi, remplacées.
Si l'identification du genre *Phragmonema* est prochainement avérée, la présence de cette Rhodophyte (= algue rouge), dont les stations sur le globe terrestre sont particulièrement rares, sera aussi un résultat marquant. Son introduction sur l'atoll constitue également une énigme car ce genre supporte mal les forts éclairements (Leclerc *et al.* 1983) et les atmosphères à faible teneur en vapeur d'eau, ce qui rend son transport anémochore ou zoochore difficile.

L'étude des micro-algues dulçaquicoles du lagon de Clipperton, menée durant la campagne 2005, a donc révélé son lot de surprises. Elle a permis d'accroître considérablement la connaissance en multipliant par un facteur supérieur à deux le nombre de taxons colonisant le territoire. Elle montre, parmi ceux-ci, la présence de représentants de trois embranchements nouveaux pour le lagon, à savoir les Euglénophytes, les Hétérokontophytes et les Rhodophytes. Enfin, elle confirme la présence des deux espèces endémiques, *Cosmarium clippertonensis* et *Peridiniopsis cristatum*. Elle met en évidence des énigmes, entre autres celle de la colonisation du territoire et celle du taux de renouvellement des espèces, apparemment important.
Ces résultats et ceux à venir sur les groupes restant à étudier feront l'objet, comme indiqué plus haut, de publication dans une revue spécialisée.

Micro-algues marines

Cette expédition de 2005 a été l'occasion de dresser un premier inventaire des micro-algues marines tant benthiques que planctoniques, l'objectif premier, comme indiqué plus haut, étant de tenter de détecter des genres connus comme toxinogènes.
Huit récoltes ont été effectuées, deux à l'aide du filet à plancton (pour une première approche du phytoplancton) et six par collecte de sable et de sédiment en plongée, entre - 5 et - 25 m de profondeur.
L'échantillonnage a été pratiqué exclusivement sur la côte ouest et nord-ouest de l'atoll, à une distance d'environ un demi mille du rivage. Les conditions de mer, la disponibilité des embarcations et l'accès à la côte (marée, franchissement de la barre…) n'ont pas autorisé l'obtention de collections plus conséquentes.
Compte tenu de la priorité donnée à l'étude du lagon, à l'heure actuelle les observations sur le

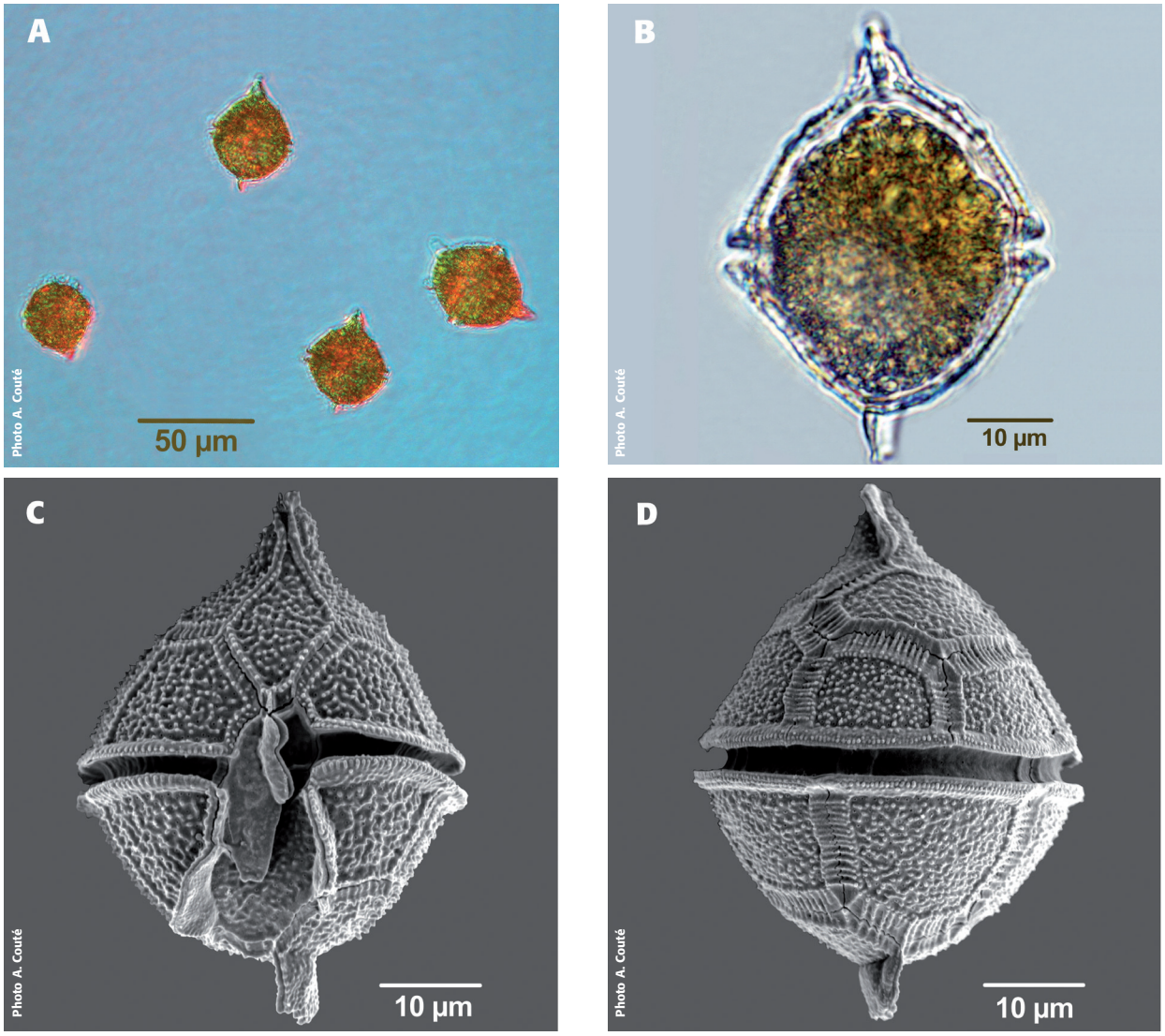


Figure 83 : *Peridiniopsis cristatum*. **A** : quatre cellules. **B** : une cellule (**A** et **B** : microscopie photonique). **C** : une cellule en vue de face. **D** : une cellule en vue dorsale (**C** et **D** : microscopie électronique à balayage).
Peridiniopsis cristatum. **A***: four cells.* **B***: one cell (***A** *and* **B***: LM*). **C***: one cell, ventral view.* **D***: one cell, dorsal view (***C** *and* **D***: SEM)*.

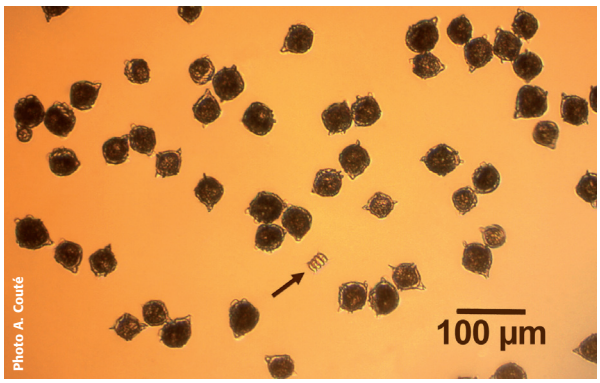


Figure 84 : prédominance des Dinophytes dans le plancton du lagon de Clipperton (flèche : *Scenedesmus*, Chlorophytes).
Predominance of Dinophytes in lagoon plankton of Clipperton (arrow: Scenedesmus*, Chlorophytes)*.

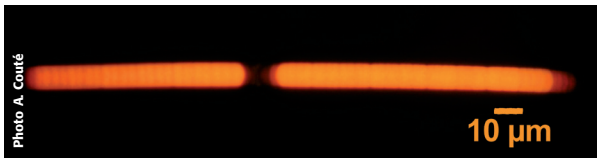


Figure 86 : filament de Cyanophyte (microscopie photonique en fluorescence).
Autofluorescence of a filament of Cyanophyte (LM).

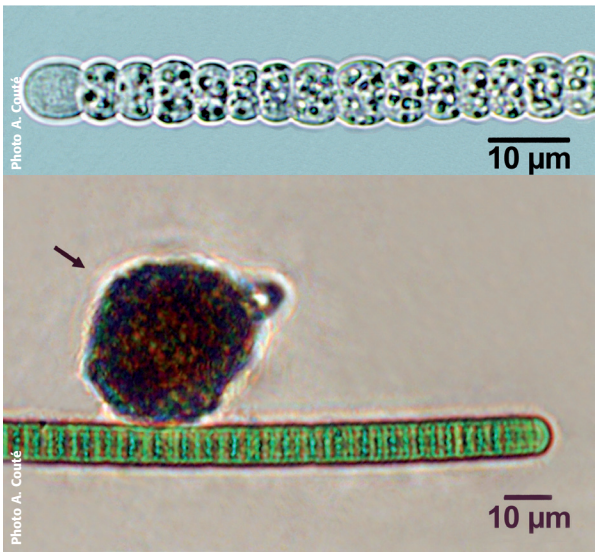


Figure 85 : Cyanophytes filamenteuses (microscopie photonique). La flèche montre une cellule de *Peridiniopsis cristatum*.
Two filamentous Cyanophytes (LM). The arrow shows a Peridiniopsis cristatum *cell*.

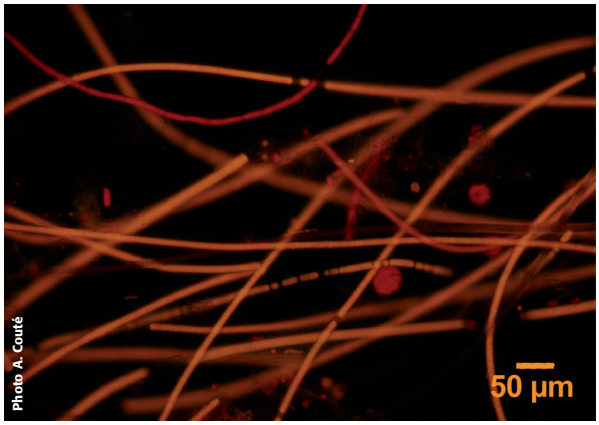


Figure 87 : nombreux filaments de Cyanophytes (microscopie photonique en fluorescence).
Autofluorescence of numerous filaments of Cyanophytes (LM).

matériel biologique marin ont consisté surtout en un survol rapide axé essentiellement sur les Dinophytes dont on sait qu'elles sont les premiers producteurs de toxines en milieu marin pour ce qui concerne les micro-algues.
Les résultats de ces premières investigations montrent, pour les micro-algues benthiques (= phytobenthos), la présence de plusieurs genres de Dinophytes. Parmi celles-ci, on peut noter, entre autres, une prorocentrale, *Prorocentrum magnum* (Gaarder) Dodge (famille : Prorocentracées) (Fig. 95), une Dinophysale, à savoir *Dinophysis paulseni* subsp. *platycephala* Balech (famille : Dinophysacées) (Fig. 96) et une péridiniale, *Ostreopsis* cf. *ovata* Fukuyo (famille : Ostreopsidacées) (Fig. 97). Les trois sont susceptibles d'élaborer des toxines. Ainsi, les genres *Dinophysis* et *Prorocentrum* sont connus pour être à l'origine d'intoxications de type IDFM (Intoxications Diarrhéiques par absorption de Fruits de Mer). Le genre *Ostreopsis*, pour sa part, a été identifié comme intervenant, entre autres, dans les intoxications par ingestion de poissons, qualifiées de ciguatera.

En règle générale, il faut reconnaître que les micro-algues benthiques ne sont pas abondantes dans les prélèvements et que chaque taxon, lorsqu'il n'est pas limité à une unité, n'est souvent pas représenté par plus de quatre ou cinq individus. Cette situation peut, très probablement, s'expliquer par le fort brassage de la zone de récolte dû à la houle qui remet en suspension les éléments qui auraient tendance à sédimenter, ainsi que par la granulométrie marquée du sable, tous deux facteurs peu favorables à l'installation de micro-algues benthiques.

Pour le phytoplancton marin, les premières observations ont mis en évidence que les récoltes étaient plus riches que celles du phytobenthos mais limitées en diversité de taxons avec, à côté de quelques Diatomophycées (Fig. 98), une prépondérance encore des Dinophytes.
Ainsi, si l'on trouve toujours le même *Dinophysis* (Fig. 96) et le même *Prorocentrum* (Fig. 95) cités

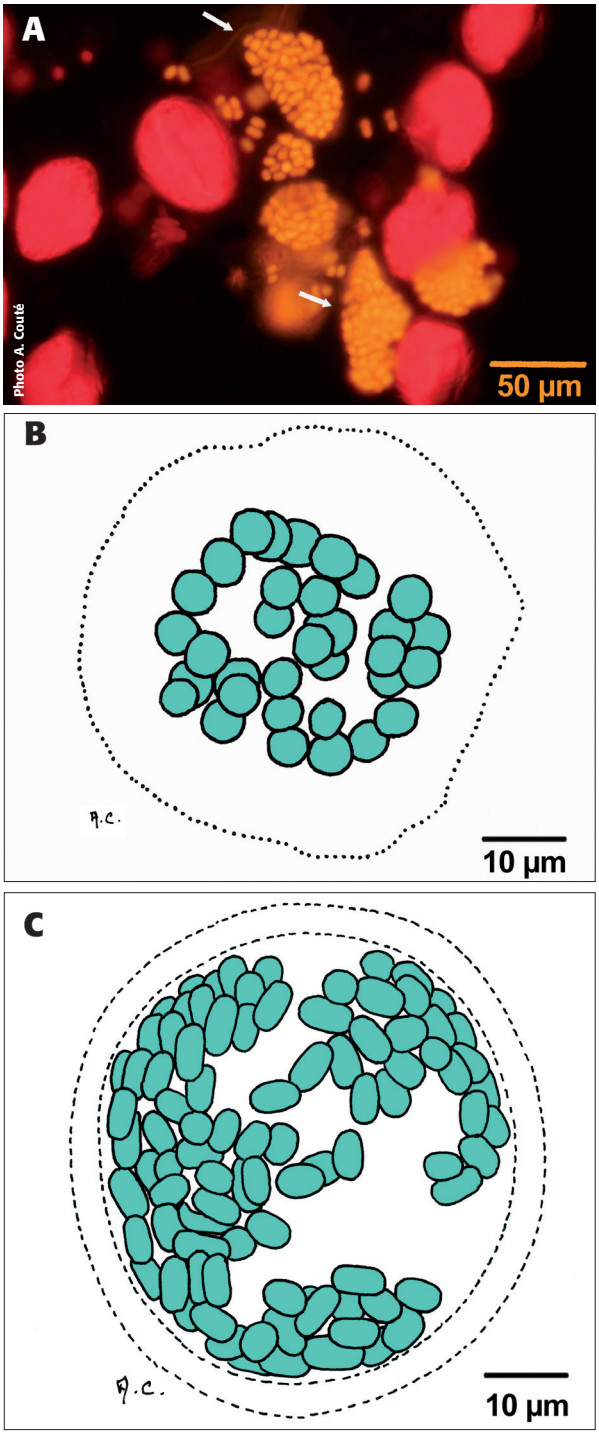


Figure 88 : **A** : Cyanophytes coloniales (flèches) mêlées à des Dinophytes (microscopie en fluorescence). **B** : *Aphanocapsa*. **C** : *Aphanothece*.
A *(LM): autofluorescence of colonial Cyanophytes (arrows) mixed with Dinophyte cells.* **B***: drawing of a colony of* Aphanocapsa. **C***: drawing of a colony of* Aphanothece.

plus haut, qui peuvent évoluer dans la colonne d'eau, car équipés de deux flagelles, disposés, comme chez toutes les Dinophytes, à angle droit l'un par rapport à l'autre. Une autre Dinophysale a aussi été observée : *Ornithocercus steinii* Schütt. emend. Kofoïd & Skogsberg (Dinophysacées) (Fig. 99), caractéristique avec sa collerette apicale et son aileron latéral. Deux Péridiniales accompagnaient cette dernière, à savoir *Ceratium* sp. (au moins trois espèces) avec ses trois appendices (Ceratiacées) (Fig. 100) et *Blepharocysta* sp. (Podolampacées)



Figure 89 : larve de crustacé / *Crustacean larva (LM)*.

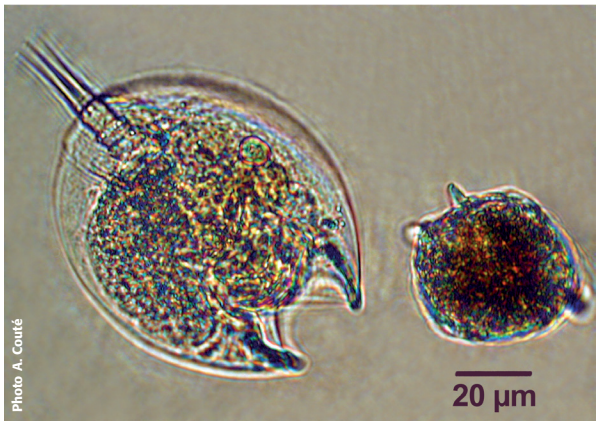
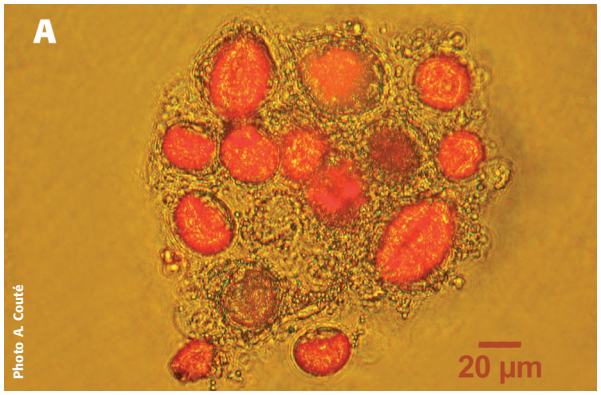


Figure 90 : rotifère et Dinophyte (à droite) / *Rotifer with a cell of Dinophyte (right) (LM)*.



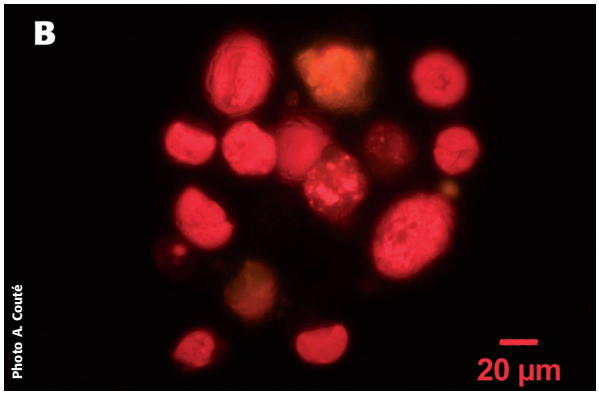


Figure 91 : **A** et **B** : même cilié ayant ingéré des cellules de Dinophytes, observé en microscopie photonique en fluorescence. **A** : avec contraste interférentiel. **B** : en fluorescence seule. Les proies encore vivantes fluorescent dans le rouge.
A *and* **B**: *red autofluorescence of Dinophyte cells infested by a ciliate.* **A**: *fluorescence microscopy with interferential contrast.* **B**: *fluorescence microscopy only*.

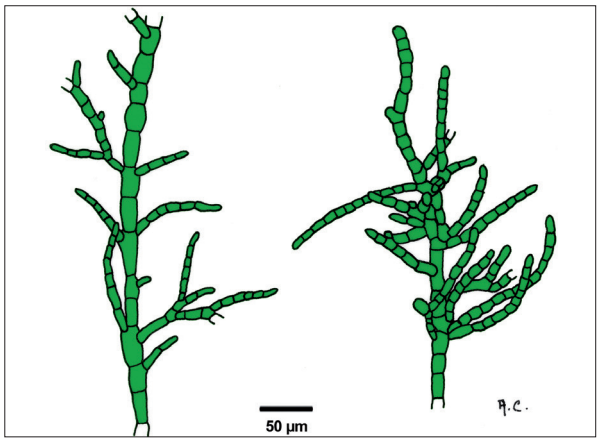


Figure 92 : deux fragments de l'algue verte *Cloniophora macrocladia*.
Drawing of two fragments of Cloniophora macrocladia *(Chlorophytes)*.

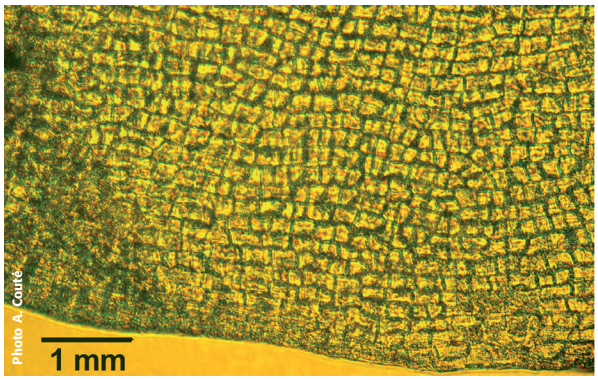


Figure 93 : fragment de thalle d'*Enteromorpha* (microscopie photonique en lumière normale).
Fragment of an Enteromorpha *thallus (LM)*.

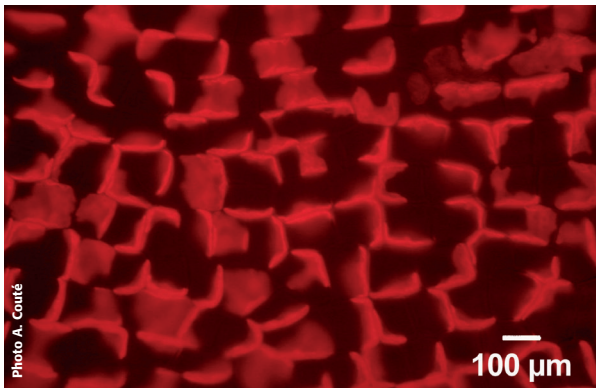
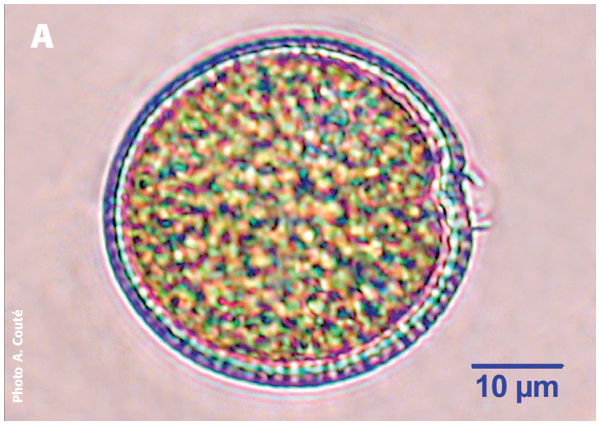


Figure 94 : détail de thalle d'*Enteromorpha* (microscopie photonique en fluorescence).
Detail of the red autofluorescence of chloroplasts of an Enteromorpha *thallus fragment (fluorescence microscopy)*.

(Fig. 101), aisé à reconnaître avec son sillon postérieur réduit et l'absence de sillon équatorial caractéristique du genre (sillon postérieur = sillon sulcal ou sulcus, où circule le flagelle postérieur qui sert à orienter la nage de la cellule ; sillon équatorial = sillon cingulaire ou cingulum, où circule le flagelle médian qui assure le mouvement). Ces trois derniers taxons n'ont jamais été répertoriés jusqu'ici comme générateurs de toxines.

Toutes les Dinophytes inventoriées ici, qu'elles soient dulçaquicoles ou marines, planctoniques ou benthiques, sont bordées par une thèque plus ou moins robuste (qu'elles élaborent elle-mêmes), faites de



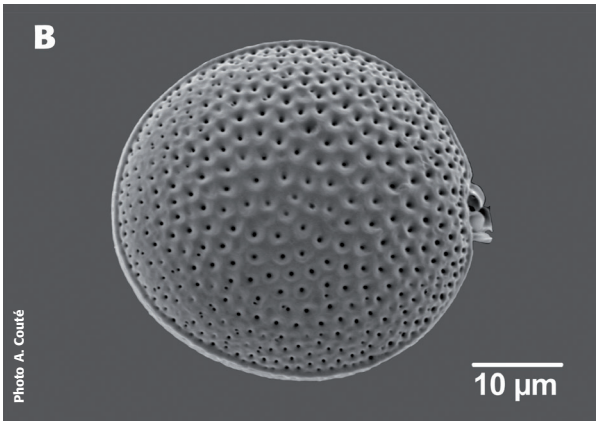


Figure 95 : *Prorocentrum magnum* (**A** : microscopie photonique. **B** : microscopie électronique à balayage).
Prorocentrum magnum (**A**: *LM*. **B**: *SEM*).

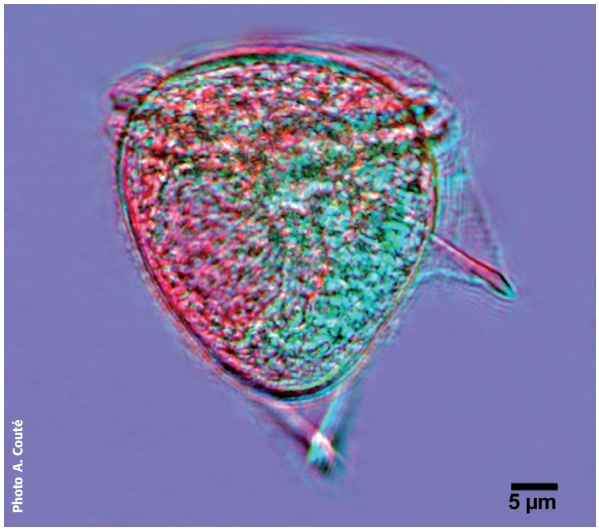
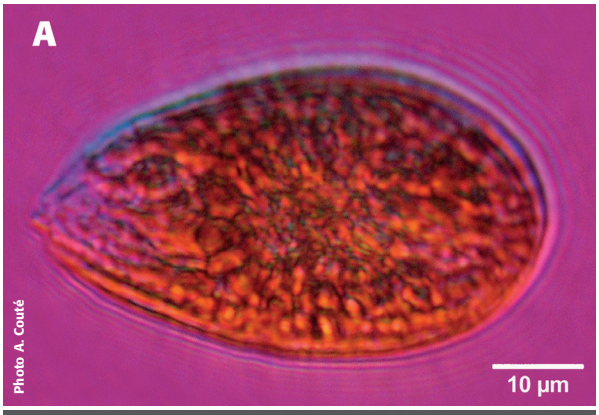


Figure 96 : *Dinophysis paulseni* subsp. *platycephala* (microscopie photonique).
Dinophysis paulseni *subsp.* platycephala (*LM*).



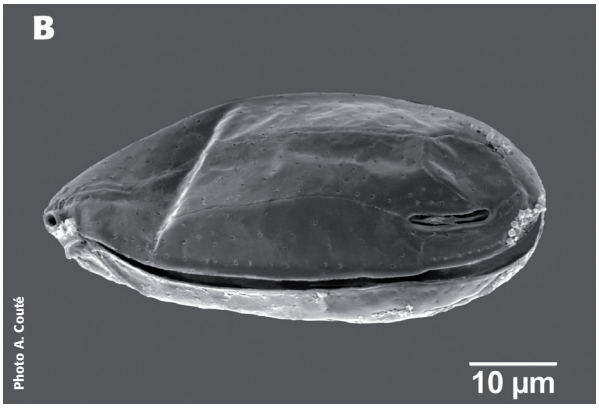


Figure 97 : *Ostreopsis* cf. *ovata* (**A** : microscopie photonique. **B** : microscopie électronique à balayage).
Ostreopsis *cf.* ovata (**A**: *LM*. **B**: *SEM*).

plaques soudées les unes aux autres et dont l'ornementation, la forme et la taille servent pour l'identification.

Les observations faites sur les micro-algues du milieu marin, de toute évidence plus succinctes que celles effectuées sur le lagon, ont, tout d'abord, l'avantage de constituer une première. Elles révèlent la présence prédominante des Dinophytes avec, parmi elles, des genres à risque toxique potentiel qui devraient susciter un suivi vigilant si les pêches sur la zone devaient continuer à manifester une activité toujours croissante. Plancton et benthos devraient être pris en compte de manière plus complète et devraient être l'objet d'une étude annuelle, avec une fréquence de prélèvements au minimum mensuelle et des stations de récolte réparties sur toute la périphérie de l'atoll. De telles investigations permettraient de préciser la composition de la micro-flore marine et de mesurer les risques potentiels d'intoxication.

Le travail sur les micro-algues, mené lors de l'expédition Clipperton 2005, constitue une avancée non négligeable de la connaissance de ce compartiment très particulier du monde vivant, indispensable

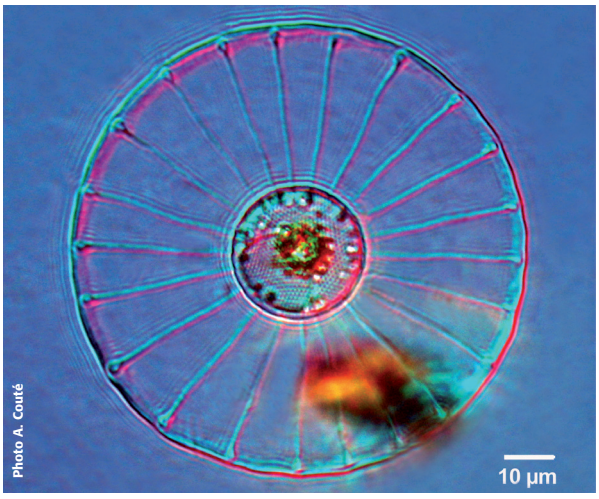


Figure 98 : *Planktoniella* sp. (microscopie photonique).
Planktoniella *sp. (LM)*.

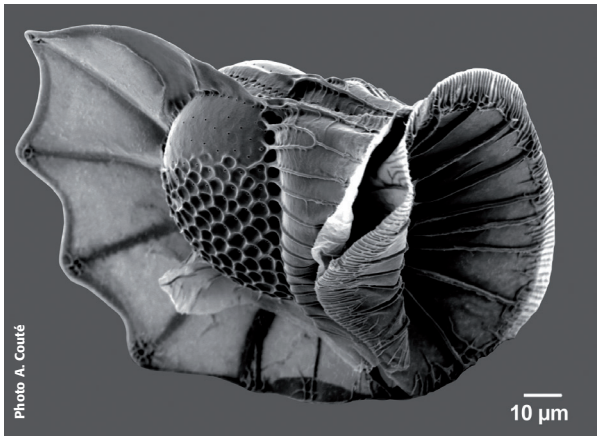


Figure 99 : *Ornithocercus steinii* (microscopie électronique à balayage).
Ornithocercus steinii (*SEM*).

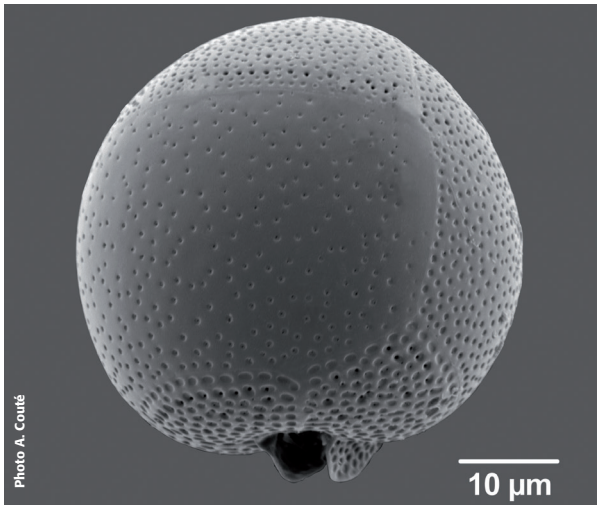
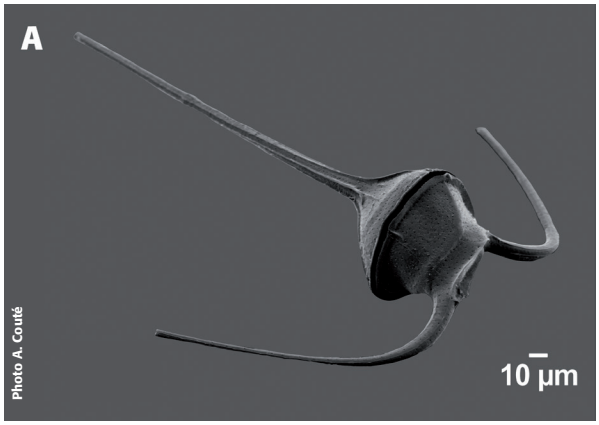


Figure 101 : *Blepharocysta* sp. (microscopie électronique à balayage).
Blepharocysta sp. *(SEM)*.



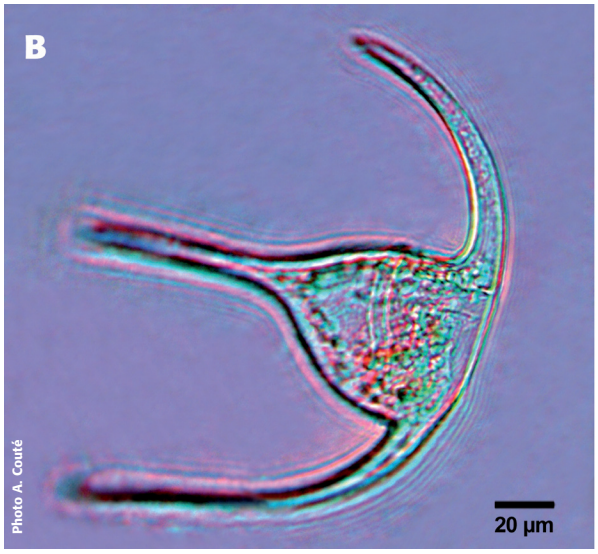


Figure 100 : **A** et **B** : deux espèces du genre *Ceratium*. **A** : microscopie électronique à balayage. **B** : microscopie photonique.
Two species of Ceratium. **A**: *SEM.* **B**: *LM*.

tant par l'oxygène qu'il produit que par la masse de matière organique qu'il engendre. Il multiplie par un facteur voisin de trois le nombre de taxons connus pour cette région qui s'élève désormais à 92, tant dulçaquicoles que marins. L'évolution de la composition de la microflore du lagon devra, dans l'avenir, être le paramètre incontournable de la vie de cette étendue d'eau dont la salinité demeure très inféodée aux fluctuations climatiques et, par voie de conséquence, à celles du niveau général des eaux.

REMERCIEMENTS

Alain Couté remercie chaleureusement J.-L. Étienne et le personnel de 7e Continent de lui avoir permis de participer à l'expédition Clipperton 2005 et d'avoir mis à sa disposition les matériels et les facilités logistiques sur l'atoll.
Il est aussi très reconnaissant envers l'équipe plongée qui a facilité au mieux la réalisation du travail en milieu sous-marin et assuré la sécurité des intervenants malgré des conditions parfois difficiles.
Alain Couté sait gré à la fondation Total d'avoir largement participé à ses frais de déplacement et de séjour à Clipperton.
Enfin, sans la Société Carl Zeiss, qui a aimablement mis à disposition le microscope photonique AXIOSKOP 2+ DIC, les micrographies présentées dans ce chapitre n'auraient pu être obtenues.

Bibliographie

BALECH E. 1961. – *Glenodinium cristatum*, sp. nov. (Dinoflagellada). *Neotropica* 7(23) : 47-51.

BOURRELLY P. 1966. – Quelques algues d'eau douce du Canada. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 51(1) : 45-126.

BOURRELLY P. 1968. – Notes sur les Péridiniens d'eau douce. *Protistologica* 4(1) : 5-14.

BOURRELLY P. 1970. – *Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. 3. Les algues bleues et rouges. Les Eugléniens, Péridiniens et Cryptomonadines*. Boubée éd., Paris, 512 p.

COUTÉ A. 2005. – Biologie et microscopie à balayage. *Revue française d'Histotechnologie* 18(1) : 111-127.

KOMAREK J. & ANAGNOSTIDIS K. 2005. – *Cyanoprokaryota. 2. Oscillatoriales*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 759 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa ; 19/2).

LECLERC J.-C., COUTÉ A. & DUPUY P. 1983. – Le climat annuel de deux grottes et d'une église du Poitou, où vivent des colonies pures d'algues sciaphiles. *Cryptogamie-Algologie* 4(1-2) : 1-19.

Bibliographie

RICARD M. & BOURRELLY P. 1982. – Quelques algues microscopiques du lagon de l'atoll de Clipperton (Pacifique tropical nord). *Cryptogamie-Algologie* 3(1) : 25-31.

SACHET M.-H. 1960. – Histoire de l'île de Clipperton. *Cahiers du Pacifique* 2 : 1-32.

SACHET M.-H. 1962. – Flora and vegetation of Clipperton Island. *Proceedings of the California Academy of Sciences,* 4th series 31(10) : 249-307.

TAXIT R. 1981. – La biologie de Clipperton ou les conséquences du déséquilibre d'un écosystème sur les problèmes de survie. *Médecine Tropicale* 41(6) : 671-674.

TAYLOR R.-W.-M. 1939. – Algae collected on the presidential cruise of 1938. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 98(9) : 1-18.

WEST W. & WEST G.S. 1908. – *A monograph of the Bristish Desmidiaceae*. 3. Ray Society, London, 274 p.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Le zooplancton

Marc Pagano

Résumé

Le zooplancton a été étudié à partir d'échantillons récoltés en février 2005 dans quatre stations du lagon de Clipperton et une station océanique extérieure. L'objectif était de dresser un état des lieux ponctuel sur les communautés et d'analyser les changements éventuels depuis les études antérieures. Dans la station océanique, le zooplancton est typique des zones tropicales. Plus de la moitié des 87 taxons inventoriés sont des copépodes qui représentent plus de 90% des effectifs. Dans le lagon, la communauté est constituée presque exclusivement de deux espèces : le copépode cyclopide *Acanthocyclops robustus* (G.O. Sars, 1863) qui est l'espèce dominante (82 à 98% des effectifs) et le cladocère *Latonopsis australis* (T. Stingelin, 1905) surtout abondant dans la fosse nord où il représente 18% des effectifs. Un copépode harpacticoide, non identifié, et un rotifère Lecanidae (*Monostyla* sp.) complètent cet inventaire. Cette pauvreté taxonomique induit une chaîne trophique planctonique très déséquilibrée, avec une biomasse des carnivores (C5 et adultes d'*A. robustus*) supérieure à celle des herbivores, favorable à l'accumulation de phytoplancton dans l'écosystème. La comparaison aux études antérieures montre que le zooplancton marin d'origine du lagon a été remplacé par un zooplancton d'eau saumâtre déjà décrit par Renon (1987), à partir d'échantillons récoltés en 1980.

Abstract

The zooplankton was studied from samples collected in February 2005 at four stations of the lagoon of Clipperton and one external oceanic station. The goal was to draw up an inventory of the current communities and to analyze possible changes since previous studies. At the oceanic station, the zooplankton is typical of tropical zones. More than 50% of the 87 inventoried taxa are copepods, which represent more than 90% of the zooplankton numbers. In the lagoon, the community is almost exclusively composed of two species: the cyclopid copepod Acanthocyclops robustus *(G.O. Sars, 1863), which is the dominant species (82 to 98%), and the cladoceran* Latonopsis australis *(T. Stingelin, 1905) (up to 18%). An unidentified harpacticoid copepod and a lecanid rotifer (*Monostyla *sp.) complete this inventory. This taxonomic poverty induces a very unbalanced planktonic food chain, with a biomass of the carnivores (C5 and adults of* A. robustus*) higher than that of the herbivores, favorable to the accumulation of phytoplankton in the ecosystem. The comparison with former studies shows that the original marine zooplankton of the lagoon was replaced by a brackish water zooplankton already described by Renon (1987), from samples collected in 1980.*

INTRODUCTION

Le zooplancton, ou plancton animal est composé de protozoaires (protozooplancton) et de métazoaires (metazooplancton). Les protozoaires (flagellés, ciliés, rhizopodes) qui constituent la majeure partie du microzooplancton ne seront pas traités dans ce chapitre. Les organismes métazoaires du plancton, dont il sera question ici, appartiennent à plusieurs groupes importants du règne animal : crustacés supérieurs ou malacostracés (euphausiacés, mysidacés, amphipodes, etc.), crustacés inférieurs ou entomostracés (copépodes, ostracodes, branchiopodes), cœlenterés (cnidaires et cténaires), tuniciers (salpes, dolioles), rotifères, vers, mollusques, etc. On y dénombre aussi des larves d'espèces benthiques ou nectoniques (échinodermes, crustacés supérieurs, polychètes, poissons, insectes, etc.) qui forment le méroplancton particulièrement important en milieux côtier, estuarien ou lagunaire. Les copépodes sont le groupe le plus important. Ils constituent souvent plus de 80% de la biomasse du zooplancton océanique et leur richesse spécifique est très forte puisque on dénombre actuellement plus de 12000 espèces dans les différentes collections d'eau de la planète.

Le zooplancton occupe une place centrale au sein des réseaux trophiques pélagiques. Les organismes qui le composent, majoritairement herbivores ou omnivores, sont les principaux consommateurs du phytoplancton. Par ailleurs beaucoup d'espèces zooplanctoniques constituent des proies de choix pour de nombreux vertébrés et invertébrés nectoniques et sont une source de nourriture primordiale pour les jeunes larves de poissons. Le zooplancton est ainsi un maillon essentiel dans le transfert de la production primaire pélagique vers les niveaux trophiques supérieurs. Il constitue un élément clé dans le recrutement des stocks de poissons et joue un rôle majeur dans les cycles biogéochimiques de l'océan. Compte tenu de sa grande diversité spécifique, de la grande variabilité des stratégies adaptatives et de la sensibilité des espèces qui le composent, le zooplancton est également un bon indicateur de la qualité des collections d'eaux et de leur évolution en fonction de la variabilité climatique et des perturbations anthropiques.

Les premières données sur le zooplancton du lagon

de Clipperton ont été recueillies au cours des missions "Bougainville" réalisées en 1967-68 (Ehrhart 1976 ; Niaussat 1986). Par la suite, des échantillons de plancton récoltés aussi bien dans le lagon que dans des stations océaniques extérieures, lors de la mission de *La Calypso* du Commandant Cousteau en mars 1980 ont été traités par Renon (1987). Le présent travail a été réalisé à partir d'échantillons récoltés lors de la mission Clipperton de 2005. Notre objectif est de dresser un état des lieux ponctuel sur les communautés zooplanctoniques de ce milieu lagonaire confiné et d'analyser les changements éventuels depuis les études antérieures.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le zooplancton a été prélevé dans le lagon et dans l'océan (Fig. 102). Dans le lagon, quatre stations ont été échantillonnées à plusieurs reprises :

- fosse orientale nord (station 067, les 18 et 22 février 2005),
- fosse orientale est (station 079, le 23/02/05),
- fosse nord (station 070, le 25/02/05),
- lagon (station W003, le 27/02/05).

Une seule récolte a été réalisée en zone océanique (station OC1) le 26/02/05.

Tous les prélèvements ont été réalisés avec un filet WP2 de 56 cm de diamètre d'ouverture et 80 µm de vide de maille. Dans le lagon, les prélèvements étaient réalisés soit par traits horizontaux dans la strate 0-5 m sur une distance de 100 m (stations 067, 070 et W003) soit par traits verticaux dans la strate oxygénée (0-10 m, station 070). Dans l'océan, la strate 0-100 m a été échantillonnée par trait vertical. Dans tous les cas le zooplancton a été fixé dans une solution de formol à 5 %. Les comptages ont été effectués au laboratoire avec une loupe binoculaire à partir de sous échantillons constitués de façon volumétrique après homogénéisation. Les biomasses ont été estimées (pour le zooplancton du lagon seulement) à partir des effectifs et des poids individuel des taxons calculés d'après leur taille (mesurée à la loupe binoculaire avec un micromètre) en utilisant des relations taille/poids de la littérature (Botrell *et al.* 1976 ; Culver *et al.* 1985).

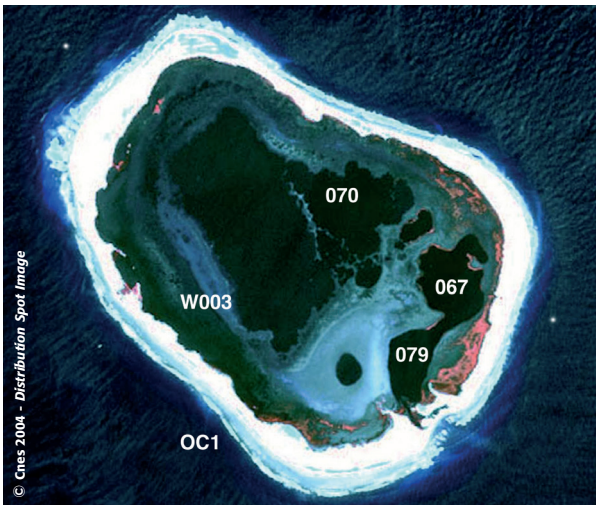


Figure 102 : les stations d'échantillonnage dans le lagon et dans l'océan.
Position of the sampling stations in the lagoon and the ocean.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Zooplancton du lagon

Le zooplancton du lagon est constitué presque exclusivement de deux espèces :

- le cladocère Sididae *Latonopsis australis* (Fig. 103), espèce tropicale subtropicale à large répartition mondiale très commune voire dominante dans les eaux continentales des îles du Pacifique (Korovchinsky 2001) ;

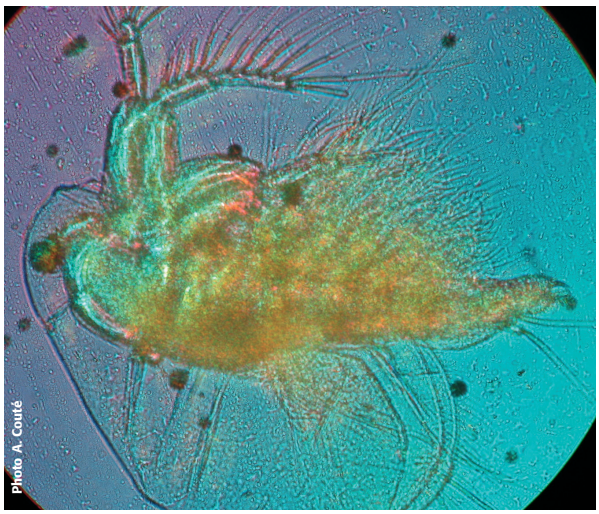


Figure 103 : le cladocère *Latonopsis australis* du lagon de Clipperton .
The cladoceran Latonopsis australis *from Clipperton Lagoon.*

- le copépode cyclopide *Acanthocyclops robustus* (Fig. 104), espèce cosmopolite d'eaux douces et saumâtres à très large répartition mondiale (Dussart & Defaye 2001).

Un copépode harpacticoide, non identifié (Fig. 105) en raison du très faible nombre de spécimens disponibles, est également présent.

Enfin un rotifère de la famille des Lecanidae, appartenant au genre *Monostyla* complète probablement



Figure 104 : *Acanthocyclops robustus.* Photo tirée de la base "*An Image-Based Key To The Zooplankton Of The Northeast (USA)*".
(http://cfb.unh.edu/cfbkey/html/index.html).
Acanthocyclops robustus*, photo obtained from "An Image-Based Key To The Zooplankton Of The Northeast (USA)".
(http://cfb.unh.edu/cfbkey/html/index.html).*



Figure 105 : copépode harpacticoide (stade copépodite), non identifié du lagon de Clipperton.
Unidentified Harpacticoid copepod (copepodid stage), from Clipperton Lagoon.

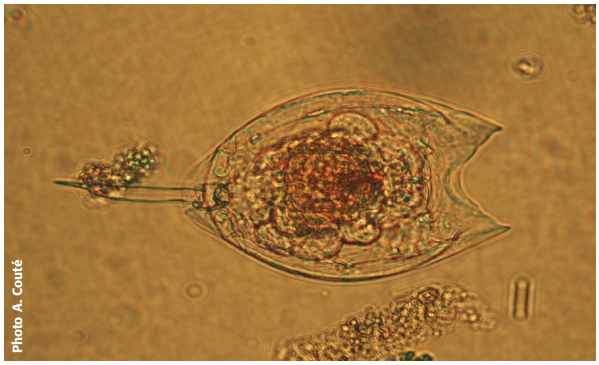


Figure 106 : rotifère de la famille des Lecanidae du lagon de Clipperton, appartenant probablement au genre *Monostyla*.
Rotifer of the family Lecanidae, presumably belonging to the genus Monostyla*, from Clipperton Lagoon.*

cette liste taxonomique très pauvre. Des spécimens de ce rotifère, absent des prélèvements au filet sans doute à cause de sa petite taille (< 100 µm), ont en effet été identifiés dans un échantillon d'eau à partir de photographies prise par Alain Couté (Fig. 106) et déterminés d'après une clé en ligne nord-américaine (*An Image-Based Key To The Zooplankton Of The Northeast (USA)* http://cfb.unh.edu/cfbkey/html/index.html).

La densité du zooplancton total varie de 12 000 à 36 000 ind. m^{-3}, et sa biomasse de 42 à 110 µg de poids sec m^{-3}, les valeurs les plus élevées étant rencontrées à la fosse orientale est (station 079).
A. robustus est de loin l'espèce la plus abondante puisqu'elle représente entre 82 et 98 % des effectifs et entre 60 et 96 % de la biomasse selon les stations (Tab. XXVII). Au sein de la population, le pourcentage

Tableau XXVII : abondances (en nombre d'individus m^{-3}) et biomasses en (µg de poids sec m^{-3}) des principaux organismes zooplanctoniques collectés en février 2005 dans le lagon de Clipperton.
Abundance (ind. m^{-3}) and biomass (µg dry weight m^{-3}) of the main zooplankton taxa collected in February 2005 in Clipperton Lagoon.

Date	**18/2/05**	**22/2/05**	**23/2/05**	**25/2/05**	**27/2/05**
Station	**067**	**067**	**079**	**070**	**W003**
Abondances (ind. m^{-3})					
Cladocera					
Leptonopsis australis (T. Stingelin, 1905)	1 365	520	634	3 006	682
Copepoda					
Acanthocyclops robustus (G. O. Sars, 1863) :					
nauplii	2 307	5 118	13 324	4 046	4 208
copépodites	2 340	4 078	3 737	4 208	4 452
adultes mâles	2 340	1 690	4 387	2 957	4 387
adultes femelles	3 900	5 346	14 136	2 973	4 420
Harpacticoide	130	14	70	14	51
Total	**12 381**	**16 767**	**36 288**	**17 205**	**18 200**
Biomasses (µg PS m^{-3})					
Cladocera					
Leptonopsis australis (T. Stingelin, 1905)	9,28	3,54	4,32	20,44	4,64
Copepoda					
Acanthocyclops robustus (G. O. Sars, 1863) :	33,25	42,52	107,26	30,38	43,64
nauplii	0,30	0,66	1,71	0,52	0,54
copépodites	1,11	1,93	1,77	1,99	2,11
adultes mâles	6,05	4,37	11,35	7,65	11,35
adultes femelles	25,27	34,64	91,60	19,27	28,64
Harpacticoide	0,08	0,01	0,04	0,01	0,03
Total	**42,08**	**45,14**	**110,78**	**49,88**	**47,30**

en nombre des nauplii varie de 21 à 37 %, celui des stades copépodites de 11 à 30 % et celui des adultes de 41 à 56 %. La forte proportion d'adultes traduit une faible mortalité sur ces stades, liée probablement à l'absence de prédateurs. Enfin le sex ratio est relativement équilibré avec une proportion de mâles comprise entre 43 et 58 %.

L. australis est surtout abondante dans la fosse nord (station 070) où elle représente 18 % des effectifs et 41 % de la biomasse. Nous avons dénombré uniquement des femelles parthénogénétiques et des juvéniles et pas de mâles ni de femelles ephippiales, ce qui démontre que la population est en pleine phase de développement.

La composition actuelle du zooplancton marquée par la dominance de deux espèces d'eaux douces et saumâtres, est très différente de celle décrite en 1967-68 à partir des échantillons récoltés au cours des missions "Bougainville" (Ehrhart 1976 ; Niaussat 1986). Les auteurs soulignent en effet l'abondance de copépodes cyclopides (Oncaeidae et Sapphirinidae) et harpacticoides (*Euterpina*, *Microsetella*) d'origine marine et de calanides indéterminés. Il signalent également la présence d'ostracodes mais ne relèvent pas celle de cladocères. Enfin deux photographies de formes zooplanctoniques non identifiées dans l'ouvrage de Niaussat (1986) semblent correspondre à un rotifère d'eaux douces ou saumâtres (du genre *Hexhatra*) et à des larves nauplii de Cirripèdes.

La communauté zooplanctonique de 1980 décrite par Renon (1987) est beaucoup plus conforme à celle que nous avons observée, avec essentiellement deux espèces : *Acanthocyclops robustus* et *Latonopsis australis*. Par contre la dominance d'*A. robustus* était moins accentuée (50 à 75 % des effectifs contre 82 à 97 % dans notre étude). En outre, Renon signale la présence dans quelques échantillons de plusieurs espèces benthiques (isopodes, ostracodes et cladocères chydoridés) que nous n'avons pas retrouvées dans nos prélèvements. Il semble donc, comme le souligne Renon, qu'entre 1967-68 et 1980, le zooplancton marin d'origine du lagon ait été remplacé par un zooplancton d'eau saumâtre. Par la suite la communauté se serait stabilisée, comme le suggère la comparaison de nos données à celles de Renon.

En terme d'abondance, les chiffres donnés par Ehrhardt (1976) et Niaussat (1986) pour les copépodes en surface (2 à 340 105 ind. m^{-3}) semblent anormalement élevés. Par contre Renon (1987) reporte une abondance moyenne (7 710 ind. m^{-3}) et des valeurs maximales (16 000 ind. m^{-3}) nettement inférieures aux nôtres (20 000 et 36 000 ind. m^{-3}). En revanche les différences de biomasse entre l'étude de Renon et la notre sont moins nettes (24-100 mg m^{-3}, contre 42-11 mg m^{-3}), probablement à cause de différences importantes entre les deux études au niveau de la structure démographique d'*A. robustus*. Ainsi dans les échantillons collectés par Renon, les jeunes stades (nauplii et copépodites) sont quasiment absents alors qu'ils représentent environ 50 % des individus dans nos échantillons. Cependant ces différences de composition relative, d'abondance et de structure démographique entre 1980 et 2005 ne sont peut-être liées qu'à une variabilité saisonnière, les échantillons de 1980 ayant été récoltés en mars (milieu de saison sèche, température de 30° C) alors que ceux de 2005 ont été prélevés en février (température de 26-28° C). Renon observe que la rareté des jeunes stades dans ses échantillons indique que la population d'*A. robustus* était sans doute en début de période de reproduction au moment de la récolte, alors que l'abondance des recrues dans nos échantillons ainsi que la forte proportion de femelles ovigères montre qu'on se trouvait, en février 2005, en pleine période de reproduction.

Le zooplancton du lagon de Clipperton est beaucoup plus abondant et moins diversifié que celui des écosystèmes récifo-lagonaires du Pacifique central (Michel 1969 ; Renon 1977, 1978 ; Champalbert 1993) ou de l'océan Indien (Gaudy & Thomassin 2006) où les densité zooplanctoniques sont de l'ordre du millier d'individus par mètre cube. Ces différences résultent probablement des conditions particulières de Clipperton, lagon fermé, confiné et eutrophe, particulièrement sélectif vis-à-vis des espèces océaniques, alors que l'on rencontre communément ces espèces dans les lagons ouverts étudiés par les auteurs cités.

Sur le plan des relations trophiques, on notera, comme l'avait déjà souligné Renon (1987) l'extrême simplicité du réseau trophique planctonique. En effet,

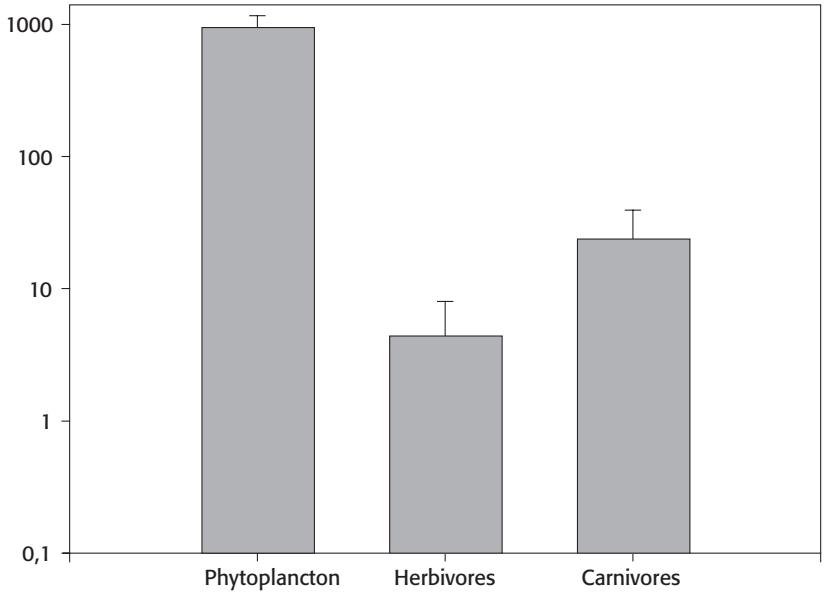


Figure 107 : biomasses moyennes (± écart type), exprimées en carbone, du phytoplancton (Chlorophylle × 50) et des herbivores et carnivores zooplanctoniques (poids sec × 0,45) dans les stations du lagon de Clipperton.

Mean biomass (± standard deviation), expressed as carbon units, of the phytoplankton (Chlorophyll × 50) and the zooplanktonic herbivores and carnivores (dry weight × 0.45) in Clipperton Lagoon.

le cladocère (*Latonopsis australis*) ainsi que les jeunes stades du cyclopide *A. robustus* (nauplii et copépodites 1 à 4) qui se nourrissent de particules sestoniques (Peters 1984) constituent la fraction herbivore-détritivore alors que les derniers copépodites et les adultes du cyclopide qui sont carnivores (Pinel-Alloul 1995) constituent le sommet de la chaîne trophique planctonique. On remarquera le déséquilibres dans la chaîne trophique planctonique avec un rapport très important entre les biomasses du phytoplancton et du zooplancton et une biomasse des carnivores supérieure à celle des herbivores (Fig. 107). La forte pression de prédation exercée par les carnivores sur les herbivores est sans doute à l'origine de ces déséquilibres en faisant diminuer la pression de broutage du zooplancton sur le phytoplancton, favorisant ainsi l'accumulation de ce dernier dans l'écosystème.

Zooplancton de l'océan avoisinant

Le zooplancton collecté dans la station océanique au voisinage de l'atoll est assez typique des zones tropicales (Boltovskoy 1999 ; Conway *et al.* 2003). La liste et l'abondance des taxons est présentée dans le tableau XXVIII, en comparaison avec la liste établie par Renon (1987) à partir des échantillons récoltés pendant la mission de *La Calypso* de 1980. Si l'on combine ces deux listes, on arrive à un total de 87 taxons pour ces deux études. Plus de la moitié de ces taxons sont des copépodes avec 57 espèces dont 34 calanoides, 26 cyclopoides et deux harpacticoides. Les copépodes sont également le groupe dominant en terme d'abondance, puisqu'ils représentaient 95 % des effectifs dans notre étude et 91-94 % dans celle de Renon. Parmi les 57 espèces, 15 sont communes aux deux études, 19 ont été signalées uniquement en 1980 et 23 uniquement en 2005. Ces différences semblent indiquer une évolution assez nette de la communauté de copépodes entre les deux périodes, mais elles sont peut-être aussi liées, à la variabilité saisonnière ou aux problèmes d'échantillonnage (micro-distribution, prélèvement de surface en 1980, trait vertical 0-100 m en 2005). Les chaetognates et les appendiculaires n'ont pas été identifiés au niveau de l'espèce dans notre étude, mais Renon avait signalé sept espèces pour chaque groupe dans les pêches de 1980. On notera que ces deux groupes étaient mieux représentés en 1980 (3 à 5 % des effectifs) qu'en 2005 (< 1 %). Autres différences notables entre les deux périodes, la présence, en 2005, de cladocères du genre *Penilia*, d'ostracodes, de méduses et d'insectes du genre *Halobates*.

L'abondance totale du zooplancton (707 ind. m^{-3}) se situe parmi les valeurs faibles de la littérature pour les régions côtières (Mauchline 1998). On peut souligner également la rareté du meroplancton, avec cependant une augmentation sensible entre 1980 (0,4-1,7 % des effectifs) et 2005 (3 %), essentiellement liée aux larves de décapodes (2,7 % en 2005 contre 0,07-0,11 % en 1980). Selon Renon, cette déficience du méroplancton en 1980, traduisait la rareté des géniteurs nectoniques et macrobenthiques et/ou leur faible activité reproductrice.

Tableau XXVIII : taxons zooplanctoniques inventoriés dans l'océan au voisinage du lagon de Clipperton. Abondance et pourcentage d'abondance en février 2005 (cette étude, station OC1) et indication de présence (**X**) dans les échantillons collectés en 1980 (Campagne "Calypso", Renon 1987). Les taxons non identifiés dans nos échantillons sont soulignés. **nd**=non déterminés.

*List of the zooplanktonic taxa sampled in the ocean near Clipperton Lagoon: abundance and percentage of abundance in February 2005 (this study, station OC1) and occurrence (**X**) in the samples collected in 1980 ("Calypso cruise", Renon 1987). Taxa not identified in our samples are underlined. **nd**=not given.*

	2005		1980 (d'après Renon 1987)
	ind. m^{-3}	%	
COPEPODA			
nauplii	44,68	6,33	
Harpacticoida			
Microsetella	73,12	10,37	
Macrosetella gracilis (Dana, 1848)	97,49	13,82	X
Calanoida			
copépodites	134,05	19,00	
Calanopia elliptica (Dana, 1846)	0,32	0,05	
Calanus gracilis (Dana, 1849)	0,04	0,01	
Calanus robustior (Giesbrecht, 1888)	0,04	0,01	
Calanus tenuicornis (Dana, 1849)	0,53	0,07	
Candacia sp.	0,04	0,01	
Eucalanus pileatus (Giesbrecht, 1888)	1,06	0,15	

	2005		1980 (d'après Renon 1987)
	ind. m^{-3}	%	
Euchirella brevis (Sars, 1905)	0,57	0,08	
Heterorhabdus papilliger (Claus, 1863)	0,45	0,06	
Lucicutia flavicornis (Claus, 1863)	4,06	0,58	
Mecynocera clausi Thompson, 1888	2,71	0,38	
Nanocalanus minor (Claus, 1863)	0,32	0,05	
Paracalanus parvus (Claus, 1863)	15,57	2,21	
Undinula vulgaris (Dana, 1849)	4,06	0,58	
Acartia negligens (Dana, 1849)	0,08	0,01	X
Acrocalanus gracilis (Giesbrecht, 1888)	0,37	0,05	X
Calocalanus pavo (Dana, 1849)	0,53	0,07	X
Canthocalanus pauper (Giesbrecht, 1888)	0,04	0,01	X
Clausocalanus arcuicornis (Dana, 1849)	4,06	0,58	X
Clausocalanus furcatus (Brady, 1883)	5,42	0,77	X
Eucalanus attenuatus (Dana, 1849)	7,45	1,06	X
Euchaeta marina (Prestandrea, 1833)	12,19	1,73	X
Paracalanus aculeatus (Giesbrecht, 1888)	7,45	1,06	X
Rhincalanus cornutus (Dana, 1849)	2,71	0,38	X
Acrocalanus gibber (Giesbrecht, 1888)			X
Calocalanus plumosus (Claus, 1863)			X
Candacia catula (Giesbrecht, 1889)			X
Candacia pachydactyla (Dana, 1849)			X
Candacia truncata (Dana, 1849)			X
Centropages gracilis (Dana, 1849)			X
Euchaeta rimana (Prestandrea, 1833)			X
Labidocera detruncata (Dana, 1849)			X
Pontellina plumata (Dana, 1849)			X
Temora discaudata (Giesbrecht, 1889)			X
Undinula darwini (Lubbock, 1860)			X
Cyclopoida			
Corycaeus lautus (Dana, 1852)	9,48	1,34	
Oithona plumifera (Baird, 1843)	32,50	4,61	
Oithona similis (Claus, 1866)	73,12	10,37	
Oncaea media (Giesbrecht, 1891)	0,04	0,01	
Oncaea mediterranea (Claus, 1863)	44,68	6,33	
Sapphirina sp.1	0,04	0,01	
Sapphirina sp.2	0,04	0,01	
Urocorycaeus lautus (Dana, 1852)	0,04	0,01	
Copilia sp.	32,50	4,61	?
Corycaeus crassiusculus (Dana, 1849)	28,43	4,03	X
Farranula gibbula (Giesbrecht, 1891)	28,43	4,03	X
Oithona setigera (Dana, 1852)	0,53	0,07	X

	2005		1980 (d'après Renon 1987)
	ind. m^{-3}	%	
Oncaea venusta (Dana, 1852)	0,57	0,08	X
Copilia mirabilis (Dana, 1852)			X
Copilia quadrata (Dana, 1852)			X
Corycaeus pacificus (Dahl, 1894)			X
Corycaeus robustus (Giesbrecht, 1891)			X
Corycaeus speciosus (Dana, 1849)			X
Corycaeus vitreus (Dana, 1849)			X
Sapphirina metallina (Dana, 1849)			X
Sapphirina nigromaculata (Claus, 1863)			X
CLADOCERA			
Penilia sp.	0,08	0,01	
OSTRACODES	7,45	1,06	
MÉDUSES	0,16	0,02	
INSECTES (*Halobathes*)	2,03	0,29	
AMPHIPODES (Hyperidae)	2,03	0,29	X
APPENDICULAIRES	0,97	0,14	X
Oikopleura longicauda (Vogt, 1854)	nd		X
Oikopleura cophocerca (Gegenbaur 1885)	nd		X
Oikopleura fusiformis (Fol, 1872)	nd		X
Megalocercus huxleyi (Ritter, 1905)	nd		X
Fritillaria borealis (Lohmann, 1896)	nd		X
Fritillaria sargassi (Lohmann, 1896)	nd		X
Fritillaria intermedia (Lohmann, 1905)	nd		X
CHAETOGNATHES	0,53	0,07	X
Sagitta enflata (Grassi, 1883)	nd		X
Sagitta robusta (Doncaster, 1903)	nd		X
Sagitta bedoti (Beraneck, 1895)	nd		X
Sagitta pacifica (Aida, 1897)	nd		X
Sagitta regularis (Aida, 1897)	nd		X
Krohnitta pacifica (Aida, 1897)	nd		X
Pterosagitta draco (Krohn, 1853)	nd		X
SIPHONOPHORES	0,08	0,01	X

	2005		1980 (d'après Renon 1987)
	ind. m^{-3}	%	
DOLIOIDES	1,06	0,15	X
SAPES	0,04	0,01	X
PTEROPODES			
Creseis	0,32	0,05	
Cavolinia	0,04	0,01	
MEROPLANCTON			
Larves d'euphausiacés	0,20	0,03	X
Larves de décapodes	19,30	2,74	X
Œufs de poissons	0,00	0,00	X
Larves de poissons	0,16	0,02	X
Larves de polychètes	0,93	0,13	X
Larves de gastéropodes	0,16	0,02	X
Larves d'échinodermes	0,04	0,01	X

Bibliographie

BOLTOVSKOY D. 1999. – *South Atlantic zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden, 1 705 p.

BOTTRELL H.-H., DUNCAN A., GLIWICZ Z.-M., GRYGIEREK E., HERZIG A., HILLBRICHT-ILKOWSKA A., KURASAWA H., LARSSON P. & WEGLENSKA T. 1976. – A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* 24 : 419-456.

CHAMPALBERT G. 1993. – Plankton inhabiting the surface layer of the southern and southwestern lagoon of New Caledonia. *Marine Biology* 115 : 223-228.

CONWAY D.-V.-P., WHITE R.-G., HUGUES-DIT-CILES J., GALLIENNE C.-P. & ROBINS D.-B. 2003. – *Guide to the coastal and surface zooplankton of the South-Western Indian Ocean*. Marine Biological Association of the United Kingdom, Plymouth, 354 p. (Occasional Publications ; 15).

CULVER D.-A., BOUCHERLE M.-M., BEAN D.-J. & FLETCHER J.-W. 1985. – Biomass of freshwater crustacean zooplankton from length-weight regressions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42 : 1380-1390.

DUSSART B.-H. & DEFAYE D. 2001. – *Introduction to the Copepoda*. 2nd revised & enlarged edition. Backhuys Publishers, Leiden, 344 p.

EHRHARDT J.-P. 1976. – Hydrobiologie du lagon de Clipperton. *Cahiers du Pacifique* 19 : 89-112.

GAUDY R. & THOMASSIN B.-A. 2006. – *Le zooplancton : outil complémentaire de caractérisation des masses d'eau du lagon de Mayotte*. Rapport, G.I.S. "LAG-MAY", Marseille, 27 p.

KOROVCHINSKY N.-M. 2001. – Review of Sididae (Crustacea: Cladodera: Ctenopoda) of the Pacific Ocean Islands, with description of a new species of *Diaphanosoma*. *Hydobiologia* 455 : 171-181.

MAUCHLINE J. 1998. – The biology of Calanoid copepods, *in* BLAXTER J.-H.-S., SOUTHWARD A.-J. & TYLER P.-A. (Eds), *Advances in Marine Biology*. Academic Press, London : 457-503.

MICHEL A. 1969. – Plancton du lagon et des abords extérieurs de l'atoll de Mururoa. *Cahiers du Pacifique* 12-13 : 225-276.

NIAUSSAT P.-M. 1986. – *Le lagon et l'atoll de Clipperton*. Académie des sciences d'Outre-Mer, Paris, 189 p. (Travaux et mémoires de l'académie des sciences d'Outre-Mer ; 8).

PETERS R.-H. 1984. – Methods for the study of feeding, grazing and assimilation by zooplankton, *in* DOWNING J.-A. & RIGLER F.-H. (Eds), *A manual of methods for the assessment of secondary production in freshwaters*. Blackwell, Oxford : 336-412.

PINEL-ALLOUL B. 1995. – Impact des prédateurs invertébrés sur les communautés aquatiques, *in* POURRIOT R. & MEYBECK M. (Eds), *Limnologie Générale*. Paris, Masson : 628-647. (Collection d'Écologie).

RENON J.-P. 1977. – Zooplancton du lagon de l'atoll de Takapoto (Polynésie française). *Annales de l'Institut Océanographique*, Paris 53 : 217-236.

RENON J.-P. 1978. – Un cycle annuel du zooplancton dans un lagon de Tahiti. *Cahier ORSTOM série Océanographie* 16 : 63-88.

RENON J.-P. 1987. – Zooplankton of Clipperton lagoon *Research Bulletin* 301 : 1-13.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les punaises marines *Halobates*

Romain Garrouste, Lanna Cheng

Résumé

Les punaises marines (hemiptères, gerridés, halobatinés) sont négligées par les entomologistes et les océanographes. Pourtant, seuls représentants de la classe des Hexapodes dans le domaine pélagique et côtier marin, elles constituent à ce titre, une exception écologique remarquable. Il était donc logique de vérifier la présence des espèces pélagiques autour de Clipperton et de rechercher la présence éventuelle d'espèces côtières endémiques. Clipperton se trouve dans l'aire de répartition de quatre des cinq espèces pélagiques connues de ce groupe d'Hétéroptères. Deux d'entre elles, *Halobates micans* et *Halobates sobrinus* ont été retrouvés pendant l'expédition Clipperton. Un comportement original est observé pour la première fois chez les Halobates, qui s'échouent de manière continue et inexpliquée sur certaines plages de cet atoll. Une évaluation numérique de ces échouages est effectuée pouvant atteindre plusieurs milliers d'invidus par jours. Ce comportement induit un apport non négligeable de biomasse utilisable pour la biocénose supralittorale sous la forme d'un transfert depuis l'écosystème marin qui supplée la faiblesse chronique de la production primaire du réseau trophique de cet atoll. Si ce comportement était régulier, il permettrait des études originales sur ces organismes marins, véritables modèles pour les études de biologie marine intégrée (écologie des peuplements, biologie des populations et éco-toxicologie). Cette particularité renforce l'intérêt de Clipperton comme site privilégié pour la recherche et pour la nécessité de mesures de conservation appropriées.

Abstract

The sea skaters (Hemiptera, Gerridae, Halobatinae) are organisms neglected by both entomologists and oceanologists. They are the only group of Hexapods that has successfully colonized the pelagic and coastal marine domain, providing an outstanding ecological exception. We have investigated the presence of Halobates *spp. around Clipperton island for the presence of endemic species. Four pelagic species (of the five known) could potentially be present in the sea around Clipperton. We found two of these species,* Halobates micans *and* Halobates sobrinus, *and observed an original undescribed behaviour, which consists of regular stranding on beaches. We describe this behavior and evaluate numerically the strandings (thousands of individuals per day). This stranding behavior represents a supplementary biomass supply for the beach (upper tidal) communities as a transfer organism from the marine ecosystem. This allochthonous input partly offsets the chronically deficient primary production of insular community food webs. If this behavior were regular, it would allow original studies on this organism as a biological model for marine community and population ecology studies, as well as for ecotoxicology. This is also a supplementary argument to apply a conservation status and management to this atoll.*

INTRODUCTION

Au cours de l'expédition organisée par J.-L. Étienne à Clipperton en 2005, nous avons étudiés les punaises marines halobatinés au sein d'un programme d'étude général des insectes terrestres, aquatiques et semi-aquatiques de cet atoll (voir le chapitre "La faune des insectes").

Pendant de nombreuses années, ces organismes marins ont été négligés par les études scientifiques et il faudra attendre les travaux de Cheng (1973, 1975) et Andersen (Andersen & Polhemus 1976 ; Andersen 1982) pour avoir les premiers éléments de biologie et systématique de ces insectes.

Les punaises halobatinés sont des hétéroptères gerridés (gerromorphes), punaises semi-aquatiques qui vivent sur la surface des eaux continentales et marines (organismes pleustoniques, Cheng 1975). Ce sont des prédateurs stricts qui se nourrissent des sucs de leurs proies, zooplancton marin pour les espèces pélagiques, proies noyées pour les espèces côtières, mais dont on connaît mal l'écologie trophique.

L'étude de ces organismes requiert une attention particulière sous forme d'une méthodologie adaptée de l'océanographie biologique (Brown & Cheng 1981). En effet ils se trouvent très rarement à terre sur les plages et les rivages, sauf à la faveur de quelques tempêtes, et ne peuvent que s'étudier en pleine mer Les études classiques de planctonologie, même celles dévolues au neuston (partie du plancton la plus proche de la surface) n'ont livré que peu d'informations sur les halobatinés. Cette méthodologie a suscité un regain d'intérêt qui a permis des études biologiques et écotoxicologiques sur ces organismes, qui comme tous les prédateurs des milieux aquatiques, constituent d'excellents bioindicateurs ou sentinelles (Cheng *et al.* 1976, 1984 ; Shulz-Baldes & Cheng 1979 ; Shulz-Baldes 1989 ; Jardine *et al.* 2005 ; Nummelin *et al.* 2007).

On s'est également aperçu que ces organismes faisaient partie du régime alimentaire des oiseaux pélagiques (petrels, noddis), qui sont suffisamment agiles pour les capturer, et de quelques poissons (Pitman comm. pers.; Imber *et al.* 1995; Cheng & Harrison 1983).
Actuellement le genre *Halobates* comporte 46 espèces. Cinq sont des espèces océaniques largement répandues à travers les régions circum-tropicales, les autres sont côtières. Les autres genres d'halobatinés sont constitués d'espèces côtières et regroupent une soixantaine d'espèces (Andersen & Cheng 2004).
Aucune espèce n'a été retrouvée dans les eaux entre 15 et 20° C. L'isotherme 21° C reste donc, pour les deux hémisphères, la limite de répartition du genre *Halobates*, ce qui correspond à 40° N et 40° S environ (Andersen & Cheng 2004). La distribution des espèces est donc sensiblement corrélée aux isothermes océaniques. Ce type d'organisme strictement lié aux surfaces océaniques pourrait être un excellent indicateur de modifications du climat.
Ce travail est basé sur les observations de terrain du premier auteur, qui a séjourné sur l'île du 14 mars au 27 mars 2005. Il était nécessaire de confirmer la présence des espèces pélagiques dans les eaux de Clipperton, de vérifier si les précédents auteurs n'étaient pas passés à côtés d'espèces côtières endémiques, comme *Halobates robustus* des îles Galapagos, espèce strictement limitée aux côtes de cet archipel qui n'a été décrit qu'en 1925 (Andersen & Cheng 2004).

Le deuxième auteur qui avait visité l'île de Clipperton le 2 novembre 1999 n'avait pas observé d'*Halobates* sur la partie de l'île explorée, ainsi que d'autres océanographes habitués à rechercher des *Halobates* (Pitman comm. pers.) lors de leurs visites précédentes de l'île. Cependant Sachet (1962a, 1962b), puis Richard *et al.* (1968) mentionnent des gerridés non déterminés dans leurs listes d'arthropodes, qui pouvaient être des gerridés dulçaquicole ou encore des espèces liées aux récifs coralliens (Cheng 1985). Enfin il était également nécessaire d'explorer le lagon à la recherche d'hétéroptères aquatiques et semi-aquatiques, pouvant comporter des espèces endémiques. Parmi ces taxons, les saldidés (leptopodomorphes) comportent plusieurs espèces endémiques dans l'archipel d'Hawaï et plusieurs espèces marines (Polhemus 1976). Dans différents atolls coralliens et régions de mangroves tropicales du monde, des veliidés (groupe frère des gerridés) sont également inféodés aux eaux marines côtières (*Trochopus* aux Caraïbes et divers autres genres dans le Pacifique, certains liés aux récifs de corail, Cheng 1985).
Sur Clipperton, nous avons observé un comportement régulier d'échouage "*life stranding*" des *Halobates*, jamais signalé auparavant pour ces espèces. Ce comportement est décrit dans ce travail avec l'ensemble des résultats concernant les *Halobates* de Clipperton.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La recherche des halobatinés s'est effectuée en mer durant la traversée entre Acapulco et Clipperton, autour des eaux de Clipperton ainsi que dans le lagon.

Recherches en mer

À bord du *Rara Avis*, nous avons utilisé un filet artisanal (diamètre environ 80 cm) en maille synthétique de 1 mm environ que nous avons laissé traîner en surface par un beaussoir pendant des périodes de 30 mn à vitesse réduite vers 19 h les soirs de la traversée (Fig. 108).
Pendant cette traversée, nous avons également recherché des *Halobates* à vue et aux jumelles lors des arrêts du navire ou lors du mouillage, et essayé de surprendre des comportements de prédation par les oiseaux de mer, notamment aux abords de Clipperton.

Sur Clipperton

Le lagon a été prospecté sur une grande partie (tout le pourtour), lors de plusieurs traversées en zodiac, dont une traversée est-ouest avec un filet à plancton utilisé en surface pour récolter le neuston (maille de 90 microns). Les zones à *Eleocharis geniculata* (cypéracée) ont été particulièrement prospectées, à la recherche d'organismes benthiques comme les larves d'odonates (voir chapitre "La faune des insectes").
Les plages nord et nord-ouest ont été visitées tous les deux jours environ pendant la durée du séjour.



Figure 108 : utilisation du filet à neuston sur le *Rara-Avis*.
Neuston net-towing in the Rara-Avis.

Le platier immergé à été prospecté à vue, en plongée en apnée, à la jumelle pendant les phases de marées ascendante et descendantes, ainsi que les plages et les laisses de mer.

Le matériel récolté en mer ou sur les plages est conservé en alcool 95°. Les spécimens vivants ont été observés et photographiés au laboratoire de l'expédition, mais ils n'ont pu être gardé plus de quelques heures. Des individus sont également préservés dans l'alcool absolu (100°) pour des études moléculaires ultérieures.

RÉSULTATS

Les milieux prospectés

Tous les milieux aquatiques de l'île ont été prospectés, ainsi que les déchets et les laisses de mers fraîches ou anciennes. Notons que Clipperton comportait pendant l'expédition des tonnes de déchets (sur 90 hectares du platier et flottants sur le lagon) qui n'ont pu être tous examinés (un des programmes de l'expédition concernait le nettoyage d'une grande partie de l'atoll et a été réalisé). Nous n'avons pas trouvé de pontes d'*Halobates* sur les laisses de mer. Seules les plages nord ont permis de détecter la présence régulière d'*Halobates*.

L'océan

Les observations à vue et aux jumelles n'ont pas permis de détecter la présence d'*Halobates* autour du *Rara-Avis* au mouillage et sur le platier immergé. La plupart des objets flottants ont été également bien observés (radeaux naturels, tronc d'arbres, déchets divers, bouées de pêche, etc.) pendant la navigation aller et retour pour détecter des agrégations ou des pontes. Plusieurs pauses nocturnes ont été réalisées pour tenter d'attirer des *Halobates* aux lumières du navire, sans résultats. Les *Halobates* ont été détectés à vue pendant la navigation uniquement lors des épisodes de mer calme (mer d'huile), à l'aller comme au retour. Cette méthode ne peut donc être utilisée pour détecter des populations, et l'identification des espèces nécessite l'observation à la loupe binoculaire. Grâce à l'utilisation d'un filet à neuston, les résultats ci-dessous ont été obtenus (Tab. XXIX).



Figure 109 : *Halobates micans* femelle vivante, au laboratoire de terrain de Clipperton. Vue dorsale.
Female of Halobates micans *observed in the field laboratory of Clipperton, dorsal view.*

Deux espèces d'*Halobates* ont été récoltées :
Halobates (Halobates) micans Eschscholtz, 1822 et *Halobates (Halobates) sobrinus* White, 1883.
Elles appartiennent toutes deux au même sous genre *Halobates* (*s. str.*) et sont phylogénétiquement très proche, *H. sobrinus* étant l'espèce sœur du clade représenté par *H. micans* et *H. splendens* Witlaczil, 1867. Cette proximité se traduit par des caractères morphologiques très similaires. Les deux espèces sont distinguées notamment par le rapport entre le fémur postérieur et le fémur médian (sub-égaux chez *H. sobrinus*, différents chez *H. micans*) et par la forme différente des expansions latérales du proctiger (expansion de l'abdomen qui porte les génitalia mâles, Andersen & Cheng 2004). La figure 109 représente une femelle photographiée au laboratoire de terrain.
Ce sont des insectes au corps grisâtre de taille moyenne (environ 5 mm) mais avec de longues pattes grêles qui dépassent 10 mm. Ils sont aptères à tous les stades de leur développement, contrairement à la plupart des représentants de la famille des gerridés qui possèdent des adultes microptères à macroptères (Schuh & Slater 1995). Leur petite taille relative associée à leur rapidité de déplacements à la surface de l'eau complique leur détection à vue en pleine mer.

Sur Clipperton

Le lagon

L'ensemble du lagon (eaux libres, zones à *Eleocharis*, plages, etc.) a été exploré sans résultats : aucun hétéroptère aquatique ou semi-aquatique n'a été trouvé.

Les plages sud à sud-ouest

Le platier sud et sud-est, sous le vent, a été exploré à marée basse (riche en blocs de corail), sans aucun résultats. Aucun *Halobates* n'a été trouvé. (Fig. 110)

Les plages nord

C'est sur ces plages, soumises à un vent de nord-ouest permanent, que nous avons eu la surprise de

Tableau XXIX : récoltes d'*Halobates* en mer pendant la période d'étude. Adultes : **M**=mâles, **F**=femelles. **L1** à **L5** : stades larvaires 1 à 5. **FL5** et **ML5** : stade larvaire 5 mâle ou femelle.
Halobates *caught during the* Rara Avis *cruise.* ***M****=male,* ***F****=female.* ***L1*** *to* ***L5****: larval instars 1-5.* ***FL5*** *and* ***ML5****: larval instar 5 male or female.*

Date	Localisation (GPS de bord)	Espèces, nombre d'individus, et composition	Durée trait de filet (minutes)
13 mars 2005 (aller)	13° 41,619' N - 104° 41,667' W	néant	30'
14 mars 2005 (aller)	11° 43,501' N - 107° 42,928' W	*H. micans* (4 : 1 M, 1 F, 1L4, 1 ML5)	120'
21 mars (retour)	15° 16,052' N - 102° 10,812' W	*H. sobrinus* (24 : 5 M, 2 F, 1 L3, 9 L4, 4 ML5, 3 FL5)	40'



Figure 110 : plage sud (Port-Jaouen) et mouillage du *Rara-Avis*. En mars 2005, les *Halobates* n'ont jamais été trouvé de ce côté, abrité des vents dominants. *Port-Jaouen beach and* Rara-Avis. Halobates *were not present on this side of the atoll in March 2005 (not exposed to the wind)*.

rencontrer, tout au long de notre séjour des échouages réguliers de nombreux *Halobates*. La figure 111 représente les zones d'échouages.
Le tableau XXX résume nos prélèvements et nos observations où apparaissent les stades larvaires et l'espèce. On distingue deux régions (Fig. 111), la plage 1 partie la plus nord-ouest (Fig.112) et la plage 2, partie la plus à l'est.
Deux espèces sont observées, *Halobates micans* et *Halobates sobrinus*. *Halobates micans* est retrouvé à plus de 99 % sur 339 individus observés et tous les stades sont retrouvés, sauf le stade œuf. *Halobates sobrinus* est retrouvé sur la partie la plus à l'ouest de la plage 2, avec seulement deux individus adultes.



Figure 112 : plage 1 à marée descendante.
North Beach (site 1) at low tide.

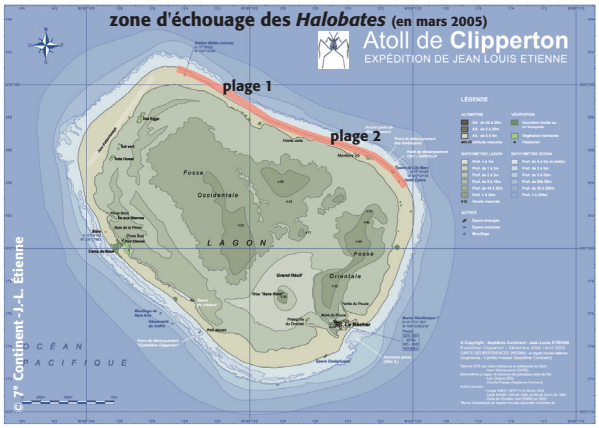


Figure 111 : carte de la zone d'échouage des *Halobates* sur Clipperton.
Halobates *strandings map*.

Le stade 4 est le mieux représenté dans l'ensemble de nos prélèvements, c'est le dernier stade où il n'est pas possible de différencier le sexe. La sex-ratio, établie avec les larves de stade 5 et les adultes, est de 55 % pour les femelles, 45 % pour les mâles.
La figure 113 permet de tenter de retracer la composition dans le temps de ces prélèvements. Il s'agit d'une indication car nous n'avons pas appliqué de méthodologie en vue d'établir une dynamique de populations par cette méthode. Cette figure montre bien le nombre plus élevé d'immatures de stade 4 et la possible augmentation des arrivées du stade 5. Notons également que des mues sont également trouvés aux côtés des individus échoués.
Sur la partie est de la plage 1, il a été possible d'observer le comportement d'échouage d'*Halobates micans*. Au cours d'une journée ensoleillée (le 16 mars) a été observée l'arrivée simultanée de plusieurs adultes et larves sur une dizaine de mètres linéaire.
Sur une zone de plage présentant des affleurements de *bedrocks*, (dalles polies de "roche" corallienne, Fig. 114), à marée montante, l'arrivée des individus se fait à la faveur des vagues déferlantes (vent force 3 à 4) qui se brisent sur les récifs et qui arrivent atténuées sur la plage. Toutes les 30 s à 1 mn, un

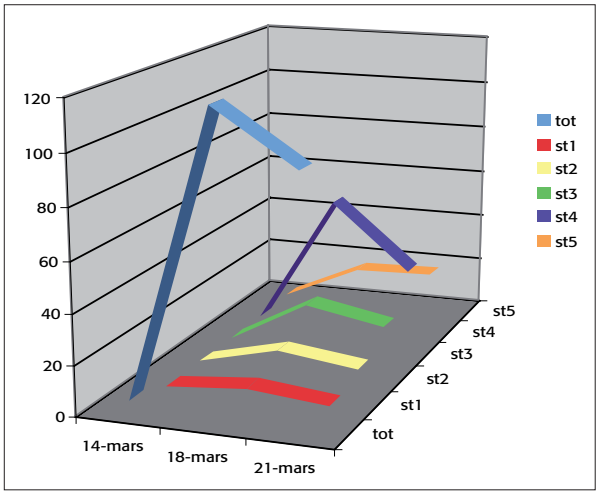


Figure 113 : composition des échouages d'*Halobates micans* en mars 2005 (3 dates). **tot** : total des adultes. **st1 à st5** : stades larvaires 1 à 5.
Halobates micans *stranding composition, march 2005 (3 dates).* ***tot****: total adults.* ***st1-st5****: larval instars 1-5*.

Tableau XXX : échouages d'*Halobates* spp., observés sur les plages de Clipperton en mars 2005. Adultes : **M**=mâles, **F**=femelles. **L1** à **L5** : stades larvaires 1 à 5. **FL5** et **ML5** : stade larvaire 5 mâle ou femelle.
Halobates *stranding observations on Clipperton beaches, March 2005. Adults:* ***M****=males,* ***F****=females.* ***L1*** *to* ***L5****: larval instars 1 to 5.* ***FL5*** *and* ***ML5****: instar 5 male or female.*

Date	Localisation	espèces et nombre d'individus	Composition (adultes et larves)
14 mars	Nord-Ouest de la plage 1	*H. micans* (5)	4M, 1ML5
14 mars	Nord-Est de la plage 2	*H. micans* (14)	5M, 1F, 4ML5, 4FL5
18 mars	Nord-Ouest de la plage 1	*H. micans* (105)	6M, 6F, 3L1, 6L2, 37L3, 45L4, 8ML5, 5FL5
18 mars	Nord-Ouest de la plage 1	*H. micans* (14)	2L2, 9L4, 3ML5,
18 mars	Nord-Ouest de la plage 2	*H. micans* (91) *H. sobrinus* (2)	8M, 5F, 2L1, 4L2, 13L3, 43L4, 4ML5, 12FL5 1M, 1F
21 mars	Nord-Est de la plage 1	*H. micans* (83)	18M, 16F, 3L2, 7L3, 1L4, 4ML5, 3FL5
21 mars	Nord-Ouest de la plage 2	*H. micans* (20)	5M, 3F, 1L2, 5L3, 1L4, 1ML5, 4FL5
26 mars	Nord-Ouest de la plage 2	*H. micans* (5)	3M, 1F, 1FL5
total		*H. micans* (337) *H. sobrinus* (2)	

individu d'*Halobates* s'échouait sur la plage. Les individus étaient vivants, détectables par les bonds et les sautillements incessants, ces organismes ne sachant pas se déplacer à terre. Ils se réfugiaient à la faveur de cuvettes abritées et si possibles ombragées où ils cessaient leurs mouvements. S'ils étaient dérangés les sautillements reprenaient. Dix individus ont ainsi étés observés de la sorte en moins de 12 mn (Fig. 115).
Lors de nos visites, selon la marée et l'ensoleillement, la plupart des *Halobates* étaient soit vivants, soit morts et desséchés. Une fois secs, les cadavres s'accumulent (passivement) avec des exuvies à la moindre petite dépression sur le sable ou à la faveur d'abris (bloc corallien, déchets divers), même dans les traces de nos pas. Certaines accumulations comportaient jusqu'à 120 individus (Fig. 116) tous stades confondus. Dans les accumulations de ce type, en général moins de la moitié des individus étaient vivants. Certaines accumulations ne contenaient que des individus morts et des exuvies.
Sous les blocs de roches coralliennes du haut des plages, qui hébergeaient des jeunes crabes *Geocarcinus*,

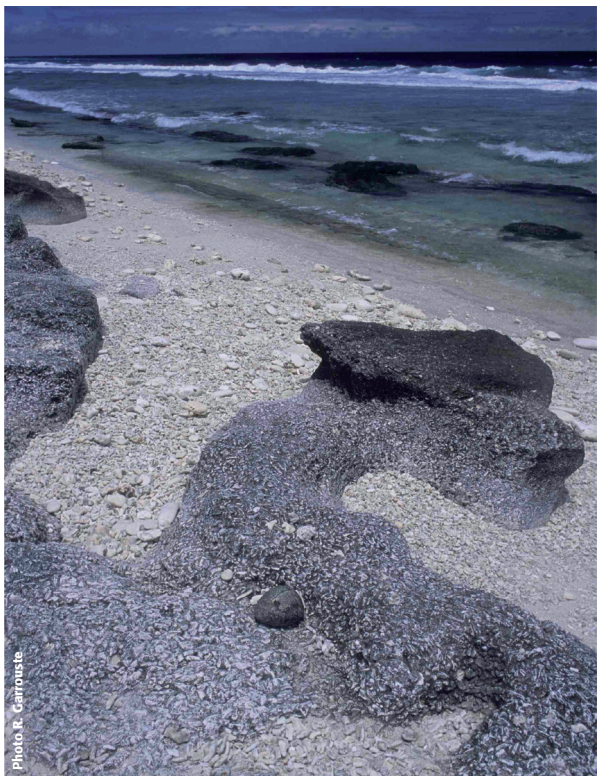


Figure 114 : "bedrock" sur la plage nord (entre plage 1 et 2). Des *Halobates* arrivent régulièrement par les vagues déferlantes et se dissimulent dans les anfractuosités, si possible à l'ombre.
Bedrock of the North beach. Halobates *spp. strand regularly and find shelter when possible.*



Figure 115 : *Halobates micans* mâle échoué (vivant).
Stranded Halobates micans *male (alive).*



Figure 116 : groupe d'*Halobates* spp. à l'abris de blocs de corail. Plage Nord.
Cluster of Halobates *spp. in shade of coral blocks.*

nous avons retrouvé des débris d'*Halobates* (pattes, etc.) aux côtés des reliefs de nourritures diverses.
Les observations cumulées d'*Halobates* représentent environ de 20 à 150 individus pour 10 m linéaires de plage, soit environ 200 à 1 500 individus pour 100 m de plage. La zone d'échouage représente 2,5 à 3 km, soit un potentiel d'échouage de 5 000 à 35 000 individus. Néanmoins la fréquence de ces échouages (nombre d'individus par jour) et la périodicité (toute l'année ?) doit être précisée.

DISCUSSION

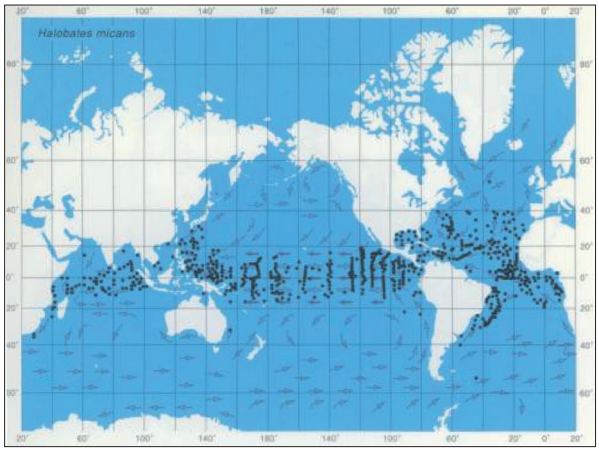


Figure 117 : répartition mondiale d'*Halobates micans* (Cheng 1989).
World distribution of Halobates micans *(Cheng 1989).*

Les deux espèces pélagiques d'*Halobates* les plus représentatives de cette région du Pacifique (*H. micans* et *H. sobrinus*) sont retrouvées en mer et échouées sur Clipperton. Ces espèces ont une répartition chevauchante dans cette partie du Pacifique (Cheng & Shulenberger 1980 ; Cheng 1989) (Fig. 117). Seule *Halobates micans* a une répartition mondiale et constitue la seule espèce présente dans l'Atlantique.

En pleine mer

L'utilisation d'un filet de petite taille (environ 80 cm de diamètre) a limité certainement l'efficacité des traits de filets, ainsi que la vitesse du navire (entre 7 et 8 nœuds).
La récolte d'*Halobates* n'a été positive que deux fois sur les trois traits de plancton. La répartition de ces organismes étant agrégative, ce résultat n'est pas surprenant et dans la norme des observations (quatre et 20 individus par coup de filet d'1/2 h à 1 h) connues de ces espèces (Andersen & Cheng 2004). Il n'est donc pas possible de tenter des évaluations de densité mais simplement de détecter la présence de populations. *Halobates sobrinus* a été rencontré au retour vers Acapulco (Tab. XXIX). Cette espèce est connue pour former des agrégations spectaculaires et donc être localement très abondante (Cheng & Pitman 2002).
Parmi les espèces du Pacifique, deux autres espèces pourraient se trouver dans les eaux de Clipperton (Cheng 1989, 1997). Dans l'est Pacifique, *H. sericeus* Eschsholtz, 1822 est aussi une espèce pélagique mais elle a une distribution disjointe entre l'hémisphère nord et l'hémisphère sud : elle n'a pas été retrouvée entre le 10° parallèle nord et le 5° parallèle sud. *Halobates splendens* a une distribution située des côtes du continent américain, sans dépasser le 120° méridien à l'ouest, approche le 10° parallèle au nord et dépasse le 25° au sud, au large du Chili. La zone intertropicale proche du continent américain est donc la zone océanique la plus riche en espèces d'*Halobates* avec quatre espèces potentiellement sympatriques (*H. micans*, *H. sobrinus*, *H. splendens* et *H. sericeus* malgré sa répartition disjointe entre les deux hémisphères).
La dernière espèce du Pacifique, *H. germanus* White, 1883 a une distribution ouest-pacifique (indo-pacifique) et n'atteint pas le 120° méridien à l'est.
Notons que Paulian (1998) cite "*Halobates sobrinus* Buchanan" (?) du lagon de Tahiti mais probablement par erreur car cette espèce n'est pas connue dans cette région du Pacifique.

Sur Clipperton

Si les *Halobates* sont connus pour leur répartition agrégative, *H. sobrinus* est connu pour former des agrégations importantes, notamment pour les pontes qui peuvent être réalisées sur des objets flottants et quelquefois en agrégats spectaculaires (Cheng & Pitman 2002). Ce type de ponte n'a pas été observé sur les centaines d'objets flottants échoués sur Clipperton, ni aucune autre ponte d'*Halobates* par ailleurs.
Le comportement d'échouage régulier des *Halobates* sur Clipperton, qui avait été certainement observé déjà par Sachet en 1958 (Gerridés sp., Sachet 1962a et 1962b), est inhabituel pour ces espèces mais doit être un phénomène régulier sur Clipperton. Niaussat (1986) ne mentionne cependant rien à ce sujet dans sa synthèse. Notons également qu'en décembre 2005, des échouages ont été également constatés (Hervé comm. pers.). Andersen et Cheng (2004) indiquent qu'il est parfois possible de retrouver des cadavres d'*Halobates* sur des plages après les fortes tempêtes mais pas de manière continue.
Ce comportement original décrit pour la première fois, peut résulter d'une conjonction de conditions environnementales océaniques propres à Clipperton : forts courant marins et conditions de vents particulières au niveau de cet atoll, comme peuvent aussi le témoigner la grande quantité de déchets qui s'y échouent en permanence. Sachet (1962a et 1962b) indique pour cette période un régime de vent dominé par des vents soutenus provenant du nord, nord-est et nord-ouest. Pendant notre période d'étude, le régime des vents à été dominé par des vents quasi-permanents du nord-nord-ouest avec quelques épisodes pluvieux de type tropical.
Ce comportement d'échouage peut être également anormal et pourrait correspondre à des désordres

physiologiques et comportementaux, causés par une accumulations de substances chimiques dans ces organismes. En effet, comme tous les organismes prédateurs aquatiques et semi-aquatiques, et particulièrement chez les gerridés, ils peuvent concentrer métaux lourds et pesticides (Jardine *et al.* 2005 ; Numelin *et al.* 2007). Pour élucider ce comportement, il serait peut-être nécessaire de faire une étude comparée des populations échouées et de pleine mer de cette région du Pacifique, incluant des dosages et des mesures biométriques, permettant par exemple de détecter des problèmes physiologiques et de développement (symétrie et antisymétrie, etc.). D'autre part si une origine écotoxicologique était confirmée, il n'y pas de raisons que ce comportement soit exclusif à cette région, il pourrait être observé ailleurs, sauf si une conjonction océanique particulière doit être associée à ce phénomène. Ceci est particulièrement vrai pour *H. micans* qui est une espèce à répartition mondiale. Ce peut être le cas sur Clipperton, compte tenu de sa situation particulière au sein de la circulation océanique tropicale qui a certainement une influence sur ces organismes. Des atteintes pathologiques peuvent aussi être envisagées, mais pathologies et parasites de ces insectes semblent inconnus.

L'absence d'espèce côtière endémique de gerromorphes et de tout autres hétéroptères aquatiques sur Clipperton peut provenir de deux phénomènes. L'un lié à l'age géologique assez récent de l'atoll (age qui reste discuté), l'autre aux caractéristiques écologiques des milieux terrestres de Clipperton qui révèlent une stochasticité environnementale élevée. Ces milieux ont une incidence assez réduite sur l'apport en éléments vivants à la surface des eaux (insectes noyés, etc.). En effet il semblerait que l'écologie trophique des espèces côtières soit liée à ces insectes qui tombent dans l'eau [comme par exemple l'espèce *H. robustus* des Galapagos (Birch *et al.* 1979 ; Foster & Treherne 1980)] et qui dépendent ainsi d'une certaine biodiversité et biomasse terrestre.

Enfin l'absence d'espèces d'hétéroptères (prédateurs) dans le lagon et sur ses rives peut s'expliquer par la pauvreté relative de la biocénose aquatique, mais aussi par la compétition (à terre) de la Cicindèle endémique *Cicindelidia trifasciata insulicola* Sumlin, 1977 (coléoptère, carabidés, voir chapitre "La faune des insectes") qui est très abondante. Le crabe *Geocarcinus*, qui se nourrit aussi d'*Halobates* échoués, peut constituer également un redoutable facteur limitant à l'installation d'espèces supplémentaires de prédateurs d'arthropodes terrestres. Le lézard *Emoia*, qui fréquente le platier à la recherche de proies, aurait pû être un redoutable prédateur diurne, mais une étude du spectre trophique de ce lézard (voir chapitre "Les reptiles terrestres") n'a pas mis en évidence la prédation d'*Halobates*. Une prédation contribue donc à faire disparaître rapidement les cadavres d'*Halobates* et constitue une barrière efficace pour ceux qui pourraient atteindre le lagon, poussés par les vents.

De plus la composition zooplanctonique du lagon, actuellement saumâtre en surface (voir chapitre "Biogéochimie du lagon") et sa composition benthique (voir chapitres "Le zooplancton" et "La faune des insectes"), ne devrait pas permettre le maintient d'une population d'*Halobates*, ni d'aucun autre gerromorphe.

CONCLUSION

Pendant la navigation aller et retour de notre mission à Clipperton nous avons détecté la présence de deux espèces d'halobatinés (*H. micans* et *H. sobrinus*) sur les trois présentes dans cette zone du Pacifique. Ces deux espèces ont un comportement d'échouage sur les plages de Clipperton, certainement permanent pour l'une d'entre elles (*H. micans*), jamais décrit auparavant pour des *Halobates* ou des punaises semi-aquatiques. Il est difficile de conclure à un phénomène naturel particulier à Clipperton, lié aux conditions climatiques et océanographiques, ou une perturbation physiologique rendant ces populations moins aptes à résister aux vents persistants et aux marées. Il serait nécessaire de pouvoir bénéficier d'observations complémentaires pour mieux analyser ce comportement. Par exemple pendant des phases de l'année avec un régime de vent différent ou encore pouvoir suivre ce phénomène sur l'ensemble d'un cycle annuel. Il faudrait aussi effectuer des études éco-toxicologiques sur les populations échouées et de pleine mer. Si une origine éco-toxicologique était confirmée, il n'y pas de raison que ce comportement soit exclusif à cette région.

Cet échouage constitue un apport de nourriture pour les crabes terrestres qui accumulent des cadavres dans leurs terriers et les consomment. Les *Halobates* participent donc au réseau trophique terrestre de Clipperton et sont des organismes de transfert depuis le milieu marin (Heatwole 1970), dans l'écotone littoral (entre écosystème marin et terrestre) que constitue l'île de Clipperton.

Dans un but de compréhension du fonctionnement écologique, cet apport qui apparaît anecdotique, mériterait cependant d'être quantifié, aux côtés des autres types de transfert depuis l'écosystème aquatique.

Les études en mer doivent être également menées pour confirmer la présence des deux autres espèces d'*Halobates* pélagiques de cette région océanique, *H. sericeus* et *H. splendens*. Les eaux de Clipperton pourraient ainsi permettre d'élucider l'écologie des peuplements d'*Halobates* pélagiques puisqu'elles se trouvent dans les aires de répartition de quatre des cinq espèces connues qui pourraient localement être en situation sympatrique. Cette approche serait facilitée par le comportement d'échouage, qui permet des prélèvements et des observations sans méthode particulière, de ces curieux insectes encore méconnus.

REMERCIEMENTS

Merci à J.-L. Étienne pour avoir permis à l'un des auteurs (R. Garrouste) de participer à l'expédition Clipperton 2005 et au WWF-France pour sa participation au financement. Merci aussi chaleureusement à l'ensemble de l'équipe du camp Bougainville de mars 2005, ainsi qu'aux collègues scientifiques présents sur place (L. Ballance, C. Bost, A. Guillot, R. Pitman) pour leur aide permanente et les échanges fructueux sur leur connaissance de Clipperton et des *Halobates* en mer (R. Pitman).
Un grand merci également à l'équipage du *Rara-Avis* pour son aide à l'utilisation du filet à neuston "made in *Rara-Avis*". Merci encore à A. Nel et S. Sen (USM 203 du MNHN), ainsi que F. Bouvier (Relations Internationales du MNHN) pour leur soutien dans l'organisation de cette mission.
R. Garrouste remercie chaleureusement le Dr L. Cheng pour l'avoir reçu dans son laboratoire, le Dr R. Lewin (*Scripps Institution of Oceanography, San Diego*) pour les intéressantes discussions sur l'océanographie, ainsi que le Dr R. Pitman (NMFS/NOAA, La Jolla) pour lui avoir fait partager à nouveau sa connaissance de Clipperton.

Bibliographie

ANDERSEN N.-M. 1982. – The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha). Phylogeny, adaptations, biogeography, and classification. *Entomonograph* 3 : 1-455.

ANDERSEN N. M. & CHENG L. 2004. – The marine insect *Halobates* (Heteroptera: Gerridae) : biology, adaptations distribution and phylogeny. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review* 42 : 119-180.

ANDERSEN N.-M. & POLHEMUS J.-T. 1976. – Water-striders (Hemiptera: Gerridae), *in* CHENG L. (Ed.), *Marine Insects*. North Holland, New-York : 187-224.

BIRCH M.C., CHENG L. & TREHERNE J.-E. 1979. – Distribution and environmental syncronization of the marine insects *Halobates robustus* in the Galapagos Island. *Proceedings of the Royal Society of London* B206 : 33-52.

BROWN D.-M. & CHENG L. 1981. – New net for sampling the ocean surface. *Marine Ecology Progress Series* 5 : 225-227.

CHENG L. 1973. – *Halobates*. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review* 11 : 233-235.

CHENG L. 1975. – Marine pleuston : animals at the sea-air interface. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review* 13 : 181-212.

CHENG L. 1985. – Biology of *Halobates* (Heteroptera: Gerridae). *Annual Review of Entomology* 31 : 111-135.

CHENG L. 1989. – Factors limiting the distribution of *Halobates* species, *in* RYLAND J.S. & TYLER P.A (Eds), *Reproduction, Genetics and Distribution of Marine Organisms*. Olsen & Olsen, Fredensborg : 357-362.

CHENG L. 1997. – Disjunct distributions of *Halobates* (Heteroptera: Gerridae) in the Pacific Ocean. *Pacific Science* 51(2) : 134-142.

CHENG L. & HARRISON C.-S. 1983. – Seabird predation on the sea-skater *Halobates* (Heteroptera: Gerridae). *Marine Biology* 72 : 303-309.

CHENG L. & PITMAN R.-L. 2002. – Mass oviposition and egg developement of the ocean skater *Halobates sobrinus* (Heteroptera, Gerridae). *Pacific Science* 56 : 441-445.

CHENG L. & SHULENBERGER E. 1980. – Distribution and abundance of *Halobates* species (Insecta, Heteroptera) in the eastern tropical Pacific. *Fishery Bulletin* 78 : 579-591.

CHENG L. , ALEXANDER G.-V. & FRANCO P.-J. 1976. – Cadmium and other heavy metals in sea-skaters (Gerridae: *Halobates*, *Rheumatobates*). *Water Air and Soil Pollution* 6 : 33-38.

CHENG L, SCHULZ-BALDES M. & HARRISON C.-S. 1984. – Cadmium in ocean-skaters, *Halobates sericeus* (Insecta) and in their seabird predators. *Marine Biology* 79 : 579-591.

FOSTER W.-A. & TREHERNE J.-E. 1980. – Feeding, predation and aggregation behaviour of a marine insect, *Halobates robustus* (Hemiptera, Gerridae) in the Galapagos Islands. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* 209 : 539-553.

HEATWOLE H. 1970. – Marine-dependant terrestrial biotic communities on some cays in the Corral Sea. *Ecology* 52(2) : 263-366.

IMBER M.-J., JOLLY J.-N. & BROOKE M.-D.-L. 1995. – Food of three sympatric gadfly petrels (*Pterodrama* sp.) breeding on the Pitcairn Islands. *Biological Journal of Linnean Society* 56(1-2) : 233-240

JARDINE T.-D, AL T.-A., MACQUARRIE K.-T.-B., RITCHIE C.-D., ARP P.-A., MAPRANI A. & CUNJACK R.-A. 2005. – Water striders (Gerridae) : mercury sentinels in small freshwater ecosystems. *Environmental Pollution* 134 : 165-171

NIAUSSAT P.-M., 1986. – *Le lagon et l'atoll de Clipperton.* Académie des sciences d'Outre-Mer, Paris, 189 p. (Travaux et mémoires de l'Académie des sciences d'Outre-Mer ;8).

NUMMELIN M., LODENIUS M., TULISALO E., HIRVONEN H. & ALANKO T. 2007. – Predatory insects as bioindicators of heavy metal pollution. *Environmental Pollution* 145 : 339-347.

PAULIAN R. 1998. – *Les insectes de Tahiti*. Editions Boubée, Paris, 323 p.

POLHEMUS J.-T. 1976. – Shore bugs (Hemiptera: Saldidae, etc.), *in* CHENG L. (Ed.), *Marine insects*. American Elsevier, New-York : 225-262.

RICHARD M., DUVAL J.-L., DELOINCE R., GAILLOT P. & NIAUSSAT P. 1968. – *Étude zoologique préliminaire des arthropodes récoltés au cours de la mission Bougainville 1967 par le Médecin en chef de la Marine P. Niaussat*. Rapport particulier N°38, BIO-ECO/CRASSA/MNHN/CNRS : 1-15.

SACHET M.-H. 1962a. – Geography and land ecology of Clipperton Island. *Atoll Research Bulletin* 86, 115 p.

SACHET M.-H. 1962b. – Monographie physique et biologique de l'île de Clipperton. *Annales de l'Institut océanographique* 40(1), 107 p.

SCHUH R.-T. & SLATER J.-A. 1995. – *True bugs of the World (Hemiptera, Heteroptera)*. Cornell University Press, Ithaca & London, 336 p.

SCHULZ-BALDES M. 1989. – The sea-skater *Halobates micans*: an open ocean bioindicator for Cadmium distribution in Atlantic surface waters. *Marine Biology* 102 : 211-215.

SCHULZ-BALDES M. & CHENG L. 1979. – Uptake and loss of radioactive cadmium by the sea-skater *Halobates robustus* (Heteroptera, Gerridae). *Marine Biology* 52 : 253-258.

Les communautés de la pente externe et du platier



Photo J.-F. Flot

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

La flore

marine du complexe récifal et quelques aspects de la biodiversité et de la géomorphologie de l'île

Claude Payri, Jean-Louis Menou, Antoine N'Yeurt

Résumé

Les algues marines des pentes externes et des platiers de Clipperton ont été étudiées au cours de 18 plongées réalisées tout autour de l'île, entre la surface et jusqu'à 60 m de profondeur, ainsi qu'à partir de prélèvements réalisés à pied sur les platiers récifaux externes qui ceinturent l'île. Au total, près d'une centaine de spécimens ont été récoltés et étalés en herbier sec pour constituer une collection de référence qui sera déposée, après son étude, dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Soixante et une espèces ont été récoltées et identifiées ce qui porte à 83 le nombre d'espèces connues pour Clipperton. Les résultats, issus d'analyses morphologique des spécimens, confirment Clipperton dans l'aire biogéographique Indo-Pacifique avec 75 % des espèces très largement réparties dans le Pacifique ouest et central, et 4 % originaire du Pacifique est. Près de 14 % des taxons n'ont pu être identifiés au niveau spécifique et pourraient renfermer des espèces nouvelles pour la science voire endémiques.

Abstract

The marine flora of the reef flats and outer slopes of Clipperton were studied by SCUBA from the surface down to a depth of 60 m and reef walks on 18 sites distributed around the island. About 100 samples of algae have been collected and pressed as herbarium specimens which will be deposited at the MNHN in Paris. Sixty one species have been identified, increasing the number of species recorded from Clipperton to 83 .The results of morphological analyses confirm that the algal flora of Clipperton belongs to the Indo-Pacific biogeographical area with 75 % of the species widely distributed in the West and Central Pacific and 4 % species from the East Pacific side. About 14 % of the species are not yet identified and could be species new science or endemic.

INTRODUCTION

L'île de Clipperton constitue la plus grande formation corallienne du Pacifique est (Glynn *et al.* 1996) et le seul atoll ou plus exactement presqu'atoll de cette région (Sachet 1960) en raison du "rocher", vestige de l'activité volcanique à l'origine de l'île. Cette île occupe une position singulière à la frontière entre les provinces biogéographiques Indo-Pacifique et Panaméenne. Ces deux provinces biogéographiques étant séparées par la barrière Pacifique est (BPE) située par 120°W. La pauvreté relative des faunes coralliennes situées à l'est de cette barrière s'explique à la fois par l'isolement qui a suivi la fermeture de l'isthme de l'Amérique centrale et par l'éloignement de plusieurs milliers de kilomètres de la région Indo-ouest Pacifique, considérée comme la région la plus riche en espèces. Ekman (1953) considérait cette BPE comme la barrière à la dispersion larvaire la plus efficace au monde voire comme étant une barrière infranchissable. L'analyse biogéographique menée sur les coraux de la région est du Pacifique par Glynn & Ault (2000) a montré les fortes affinités entre l'Est et le Centre du Pacifique, amenant à reconsidérer la BPE plutôt comme une passerelle entre les deux provinces. L'île de Clipperton représente ainsi dans le cadre d'analyse biogéographique l'indispensable maillon pour étudier la connectivité entre, d'une part, le Pacifique est et, d'autre part, le Pacifique central et ouest.

Étudier la flore marine de Clipperton répondait à un double objectif :

- contribuer à augmenter la connaissance patrimoniale de ce groupe biologique ;
- rechercher les affinités biographiques avec les régions environnantes.

À notre connaissance, les premiers travaux consacrés à la flore algale de Clipperton sont anciens. Ce sont ceux de Taylor (1939) et de Dawson (1957) qui font état de 17 taxons comprenant six espèces de cyanobactéries et trois espèces dont la description est douteuse. L'expédition scientifique pluridisciplinaire organisée par la Scripps en 1958 a été l'occasion de nouvelles récoltes étudiées par Dawson (1959a), dont la liste a été reprise dans la monographie de Sachet (1962) dédiée à Clipperton. Ces travaux font état de 30 espèces marines et de 14 espèces terrestres et d'eau douce. Plus tard, Dizerbo & Gilly (1970) signalent *Ulva lactuca*. Les différentes missions françaises ou étrangères qui se sont succédées au cours des 30 dernières années n'ont pas considéré la flore algale (Glynn 1996 ; Jost & Andréfouët 2006). Au total et avant la présente étude, la flore algale marine de Clipperton comptait 48 espèces dont six cyanobactéries.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations et les prélèvements des organismes ont été réalisés par les deux premiers auteurs dans 20 stations dont 18 sur la pente externe et deux sur les platiers. Elles sont réparties tout autour de l'île,

entre la surface et jusqu'à 60 m de profondeur et sur les platiers récifaux externes qui ceinturent l'île (Fig. 118 et Tab. XXXI).
Les prélèvements ont été réalisés en plongée autonome à l'air comprimé. La durée moyenne des plongées était de l'ordre de 65 mn ce qui représente un effort d'échantillonnage comparable d'une station à l'autre. Pour les platiers et récifs affleurants, les collectes ont été réalisées à pied à marée basse. Les zones d'étude ont été présélectionnées en fonction des possibilités de navigation et en couvrant autant possible la diversité des types d'habitats (type géomorphologique, exposition à la houle et aux vents dominants).

Pour les besoins des études taxonomiques, plusieurs spécimens d'un même taxon ont été prélevés et photographiés *in situ* chaque fois que cela a été possible. Ils ont été pressés en herbier et des fragments représentatifs conservés au formol 5% en eau de mer tamponée pour l'étude anatomique différée. Les études anatomiques ont été réalisées à l'aide d'un microscope Olympus BH2 équipé d'un appareil photographique numérique Camedia. Les collections de références sont déposées au centre IRD de Nouméa et seront transférées à terme dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.
Le positionnement des stations prospectées ainsi que les indications sur la géomorphologie et la diversité biologique du site sont donnés dans le tableau XXXI.

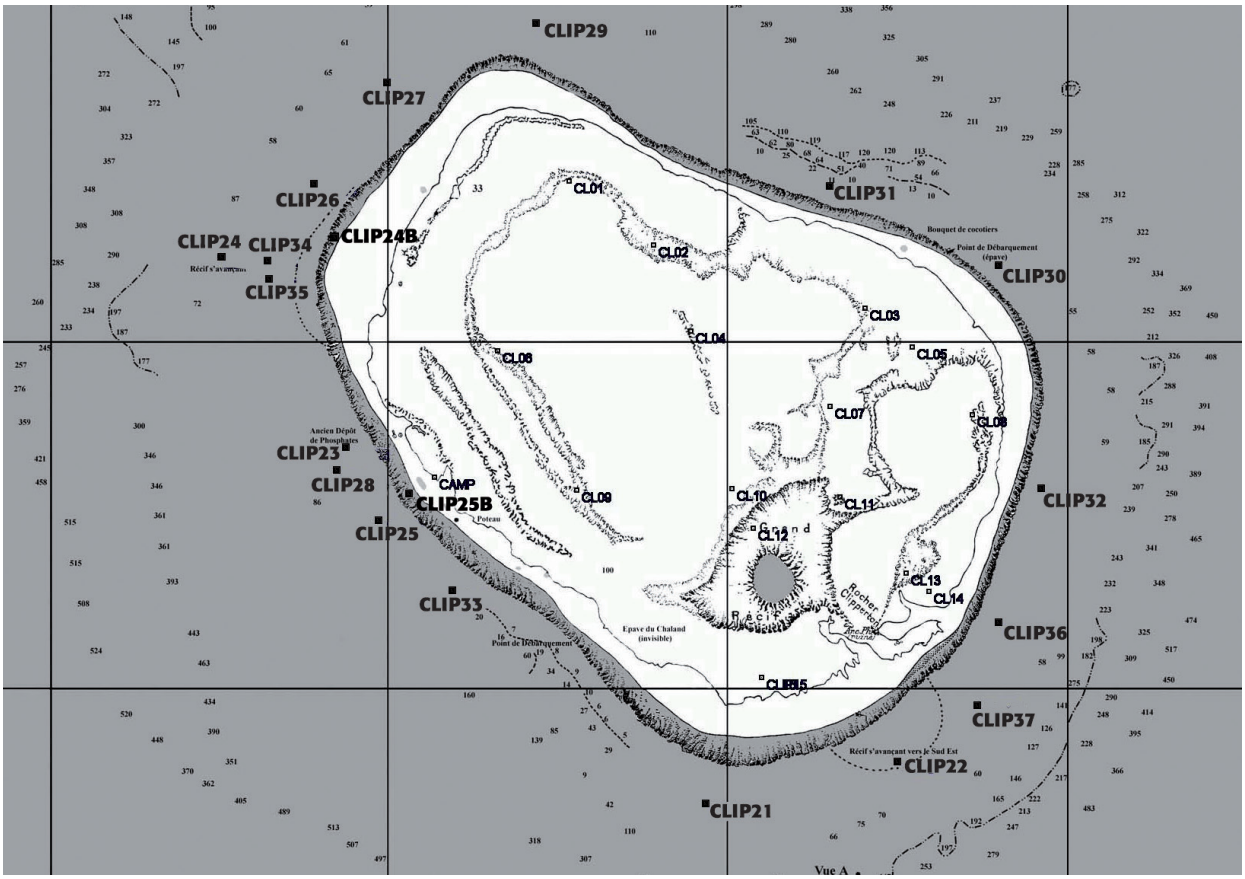


Figure 118 : emplacement des stations prospectées dans le lagon et sur les pentes externes de l'île de Clipperton (les stations du lagon ne sont pas étudiées dans ce travail).
Mapping of the sampling sites in the lagoon and on the outer slope of Clipperton Island (the lagoon sites are not studied here).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Une flore marine pauvre

Soixante et un taxons ont été récoltées dont 51 identifiées jusqu'à l'espèce. Neuf espèces n'ont pu être identifiées à partir du matériel disponible, un taxon appartenant aux céramiales (Rhodophyta) nous est complètement inconnu et pourrait être un genre nouveau. Ces taxons sont répartis en 40 Rhodophyta (algues rouges), 16 Chlorophyta (algues vertes) et quatre Phaeophyceae (algues brunes) (Tab. XXXII) ; nous n'avons pas pris en compte dans cette étude les cyanobactéries. Les espèces identifiées par les travaux antérieurs et repris par Sachet (1962) sont reportées au tableau XXXII. Sur les 36 espèces précédemment récoltées, 22 n'ont pas été retrouvées durant notre campagne et finalement seulement 11 espèces sont communes à l'ensemble des travaux. En combinant les résultats du présent travail avec ceux des études antérieures, la richesse spécifique de l'île de Clipperton s'élève à 83 espèces dont 49 sont nouvelles pour la région, l'ensemble réparti en 61 % de Rhodophyta, 27 % de Chlorophyta et 13 % de Phaeophyceae, aucune phanérogame marine n'a été récoltée sur les platiers ou les pentes externes de l'atoll.

Tableau XXXI : description des sites prospectés sur de l'île de Clipperton / *Description of sampling sites in Clipperton Island*.

Station	Date	Latitude	Longitude	Situation	Habitat	Prof. mini. (m)	Prof. maxi. (m)	Description géomorphologique	Remarques
Clip 21	5/01/04	10° 17,039′	109° 13,015′	Pointe sud du récif	Pente externe	13	45	Fond plat à 13 m, avec forte couverture de scléractiniaires vivants, puis tombant en pente rapide de 15 jusqu'à environ 50 m.	Peu d'espèces de coraux, mais pratiquement 100 % de recouvrement.
Clip 22	6/01/04	10° 17,154′	109° 12,429′	Bord sud-est du récif	Pente externe	9	55	Fond corallien en pente douce de 9 à 15 m, puis pente moyenne de 15 à 20 m avec quelques cuvettes de débris et sable grossier et scléractiniaires vivants. Ensuite, tombant très construit, en pente rapide de 20 à 55 m.	Forte couverture corallienne, fonds très sombres.
Clip 23	7/01/04	10° 18,096′	109° 14,072′	Bord ouest du récif	Pente externe	10	14	Fond corallien en pente douce de 9 à 14 m avec cuvettes, blocs et sable grossier.	Beaucoup d'échinides et algues calcaires abondantes.
Clip 24	8/01/04	10° 18,661′	109° 14,432′	Bord ouest	Pente externe	12	48	Plateau à 15-18 m avec *Porites* et *Pocillopora*, puis tombant pratiquement vertical de 20 à 50 m.	Forte couverture corallienne, fonds très sombres.
Clip 24B	8/01/04	10° 18, 661′	109° 14, 432′	Bord sud	Platier interne	0,5	0,8	Platier affleurant, d'environ 50 m de largeur, avec gros blocs arrachés et madrépores vivants "micro-atoll".	Station observée à pied. Nombreux Holothuridae.
Clip 25	8/01/04	10° 17,879′	109° 14,982′	Bord ouest du récif	Pente externe	15	55	Plateau à 18-20 m avec *Porites* vivants et massifs détritiques, puis tombant pratiquement vertical de 20 à 50 m à forte couverture corallienne.	Plongée de nuit, mise à l'eau sur le bord du tombant.
Clip 26	9/01/04	10° 18,870′	109° 14,138′	Bord nord-ouest du récif	Pente externe	14	52	Plateau peu large, puis tombant en pente forte jusqu'à 52 m, ensuite plaine de sable blanc gris, avec gros débris coralliens en pente très douce.	*Conus tessulatus*.
Clip 27	10/01/04	10° 19, 164′	109° 13,903′	Pointe nord-ouest du récif	Pente externe	18	42	Plateau en pente douce de 10-20 m avec *Porites* vivants et massifs détritiques, puis tombant pratiquement vertical de 20 à 50 m à forte couverture corallienne.	Mise à l'eau à la verticale du tombant, remontée sur le platier jusqu'à 10 m.
Clip 28	10/01/04	10° 18,029′	109° 14,106′	Bord ouest du récif	Pente externe	14	43	Pente forte de 18 à plus de 50 m forte couverture de scléractiniaires.	Plongée de nuit.
Clip 29	11/01/04	10° 19,331′	109° 13, 440′	Pointe nord du récif	Pente externe	13	57	Plateau en pente douce avec blocs et formations de *Porites* vivants de 12 à 15 m, puis zone en pente rapide très dégradée avec madrépores cassés et cuvettes de débris de 15 à 25 m. Ensuite tombant en pente très forte de scléractiniaires bien vivants jusqu'à 55 m puis fond en pente rapide de sable et débris grossiers	Mise à l'eau sur fonds de 15 m, au bord du tombant.
Clip 30	12/01/04	10° 18,608′	109° 12,058′	Bord nord-ouest du récif	Pente externe	14	46	Bord du plateau en pente rapide de 12 à 20 m avec grosses formations de *Porites* vivants, puis tombant subvertical de 25 à plus de 45 m.	Mise à l'eau sur fonds de 13 m, beaucoup de corallines.
Clip 31	13/01/04	10° 18,847′	109° 12,565′	Bord nord du récif	Pente externe	14	52	Plateau balayé par la houle, très dégradé entre 10 et 15 m avec nombreuses formations coralliennes cassées, puis zone d'éboulis de blocs plus ou moins importants, fortement recouverts de cyanobactéries entre 15 et 25 m. Ensuite pente forte de scléractiniaires vivants.	Couverture cyanobactérienne importante.
Clip 32	14/01/04	10° 18,951′	109° 14,957′	Bord est du récif	Pente externe	10	44	Plateau à 10 à 13 m avec nombreux *Pocillopora*, puis pente moyenne principalement constituée de *Porites lobata* et quelques *Pocillopora*.	

Station	Date	Latitude	Longitude	Situation	Habitat	Prof. mini. (m)	Prof. maxi. (m)	Description géomorphologique	Remarques
Clip 33	14/01/04	10° 17,669′	109° 13,766′	Bord ouest-sud-ouest du récif	Pente externe	3	9	Bord du plateau situé immédiatement avant la zone de déferlement. Fond de dalle, striées de sillons de 1 à 2 m de profondeur, perpendiculaires au récif. Nombreuses colonies de *Pocillopora* compactes.	*Caulerpa.*
Clip 34	15/01/04	10° 18,648′	109° 14,292′	Bord ouest de l'île	Pente externe	3	30	Plateau bien vivant, mais avec nombreux coraux cassés, puis tombant en pente moyenne, avec principalement des *Porites.*	
Clip 35	15/01/04	10° 18,595′	109°14,286′	Bord ouest de l'île	Pente externe	12	72	Plateau assez large (env. 100 m), puis tombant en pente forte en éperon sillon, avec *Porites* vivants et gros blocs en éboulis, ensuite pente moyenne de sable fin avec gros débris.	Peu de vie apparente sur le sable, une espèce de *Chaetodon* non reconnue à 70 m.
Clip 36	16/01/04	10° 17,553′	109°12,099′	Sud-sud-est de l'île	Pente externe	11	29	Plateau avec *Pocillopora* et pente bien vivante avec très beau *Porites.*	*C. galapagensis* au palier.
Clip 37	17/01/04	10° 17,318′	109°12,178′	Sud-est de l'île	Pente externe	11	35	Plateau avec quelques *Pocillopora* et *Porites* vivants, mais surtout gros blocs détritiques couverts de gazon de cyanos et débris fixes, puis pente en éboulis de blocs couverts de *Lobophora* encroûtantes avec quelques formations de *Porites* vivants.	

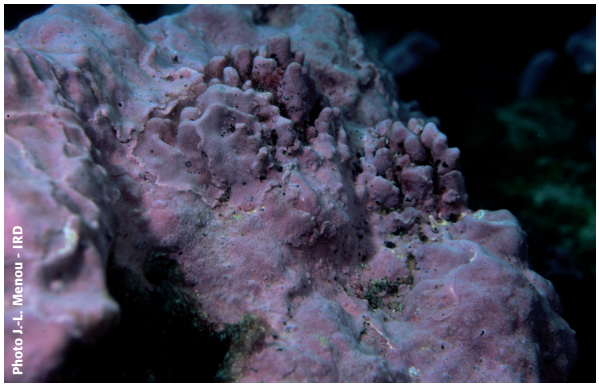


Figure 119 : complexe de corallinacées.
Coralline algae complex.



Figure 120 : gazon d'algues rouges.
Red algal turf.

Une flore riche en algues rouges

La flore algale de Clipperton est caractérisée par l'exubérance des algues rouges calcaires appartenant aux corallinacées (Fig. 119) et inversement par la taille discrète et la faible abondance des algues molles. Ces dernières forment, pour la majorité, des gazons épars ou des tapis très ras fixés sur les roches calcaires ; un certain nombre d'entre elles ont été trouvées en épiphytes sur d'autres algues. Les formes les plus grandes et les plus communes parmi les espèces recensées sont les algues brunes *Lobophora variegata* et *Dictyopteris repens*, qui se répartissent depuis la surface jusqu'au bas de la pente externe (50 m), les amas roses de filaments enchevêtrés d'algues rouges (Fig. 120) telles que *Asparagopsis taxiformis* (forme *Falkenbergia*), *Lejolisea pacifica*, *Hypnea spinella*, *Griffithsia pacifica* et *Jania* sp., ou encore les petites touffes vert-bouteille de *Bryopsis pennata* et *B. hypnoides*.

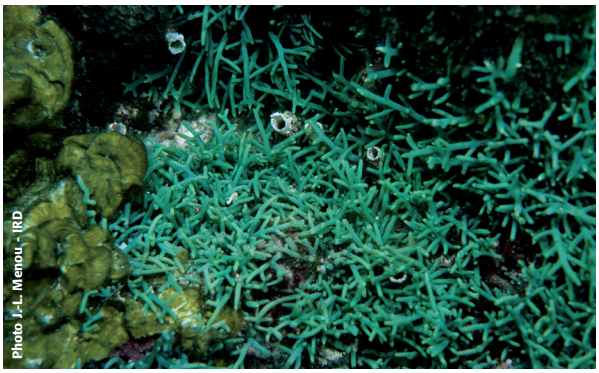


Figure 121 : *Caulerpa racemosa*.

Dans les petits fonds et sur le platier ouest de l'île, une forme de *Caulerpa racemosa* (Fig. 121) développe des colonies décimétriques au pied des micro-atolls de *Porites*. Les blocs de coraux des platiers sont généralement recouverts de feutrages rouge-brun renfermant

un complexe d'algues rouges céramiales (*Ceramium* sp., *Polysiphonia* sp.) et d'algues vertes *Ulva clathrata*, *Chaetomorpha californica* et *Bryopsis* sp.

Les algues calcaires corallinacées forment, à Clipperton comme dans la plupart des îles du Pacifique, un bourrelet externe bien développé. Les espèces de corallinacées dominantes appartiennent aux Mastophorideae avec les genres *Hydrolithon*, *Neogoniolithon*, dont *Hydrolithon* cf. *marschallense* et *H. onkodes* (Fig. 122) – ce dernier étant très largement répandu dans l'Indo-Pacifique et représentant le principal élément constructeur des marges récifales des atolls du Pacifique central et sud. *Neogoniolithon rugulosum* (Fig. 123), commune aux Hawaii, est également très commune à Clipperton. Ces espèces se distribuent en général dans les biotopes les plus éclairés et dominent le paysage dans l'étage supérieur de la pente externe (jusque vers 10 m) où elles résistent mieux que les coraux aux mouvements de la houle et au déferlement des vagues. Ces algues se raréfient avec la profondeur, laissant la place aux coraux ; toutefois, sous les surplombs et dans les anfractuosités, on trouve un autre genre bien représenté, aux couleurs rouge à lie de vin : *Titanoderma* sp. (Fig. 124) dont la surface est ornée de remarquables spirales correspondant au dépôt successif des couches cellulaires. Plusieurs corallinacées articulées ont été récoltées dont *Jania capillacea*, *J. tenella* et *Amphiroa anceps*. *Jania longiarthra*, signalée par Sachet (1962), n'a pas été récoltée.
L'abondance particulièrement inhabituelle des *Hypnea* et des *Jania* avait été remarquée par Dawson (1959b) dans les collections de la Scripps, et cet auteur avait rapproché cette flore de celle de l'atoll de Palmyra situé dans les îles de la Line.

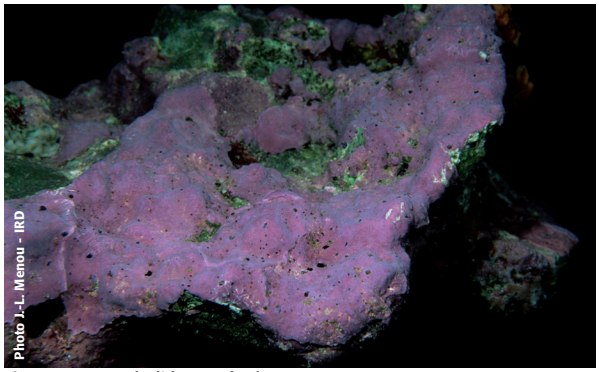


Figure 122 : *Hydrolithon onkodes*.

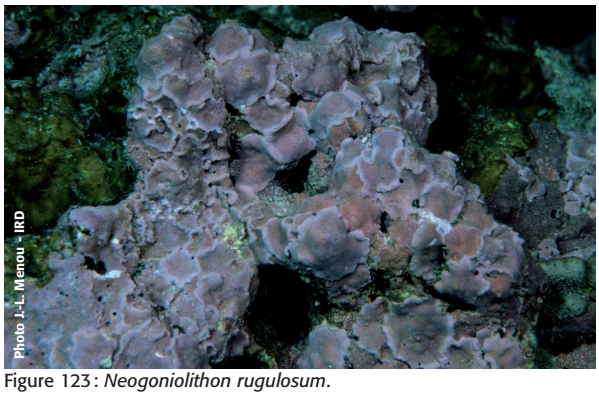


Figure 123 : *Neogoniolithon rugulosum*.



Figure 124 : *Titanoderma* sp2.

Une flore à la croisée du Pacifique ouest et est

Pour établir les affinités biogéographiques de la flore marine de Clipperton nous avons considéré d'une part la distribution des espèces en trois grandes rubriques : cosmopolites, Indo-Pacifique, océan Pacifique, et analysé d'autre part le nombre de taxons partagés avec les îles ou les côtes littorales les plus proches (Hawaii et Polynésie française, pour la partie ouest Pacifique ; côte ouest des États-Unis, Revillagigedo, Mexique et Panama pour la région est Pacifique ; Caraïbes). Les données synthétisées au tableau XXXII sont issues du système d'information "*algaebase: listing the world algae*" (www.algaebase.org).

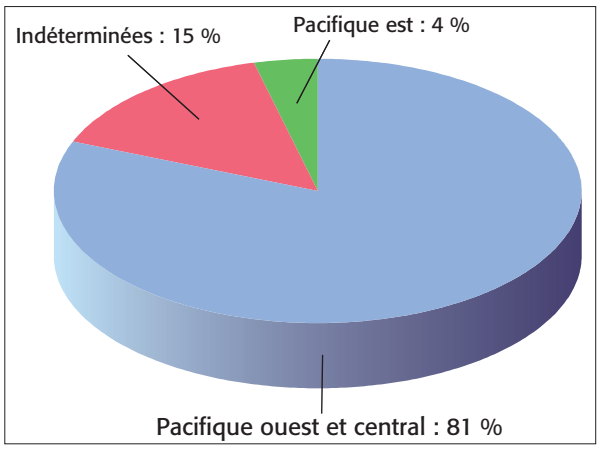


Figure 125 : affinités biogéographiques de la flore algale de Clipperton.
Biogeographical affinities of the algal flora of Clipperton.

L'étude morphologique des espèces qui composent la flore algale de Clipperton montre un mélange d'espèces provenant des deux côtés de la BEP. Toutefois, près de 75 % des espèces sont largement distribuées dans l'Indo-Pacifique et plus précisément 81 % dans le Pacifique ouest et central, contre 4 % seulement restreintes au Pacifique est (incluant la région californienne, le Mexique et l'Amérique centrale) ; les 15 % restant étant les espèces indéterminées qui renferment peut-être quelques taxons endémiques (Fig. 125).
Un tiers des espèces de Clipperton ont une très large répartition dans le monde (Tab. XXXII), ce qui reflète la distribution cosmopolite des espèces avant la fermeture

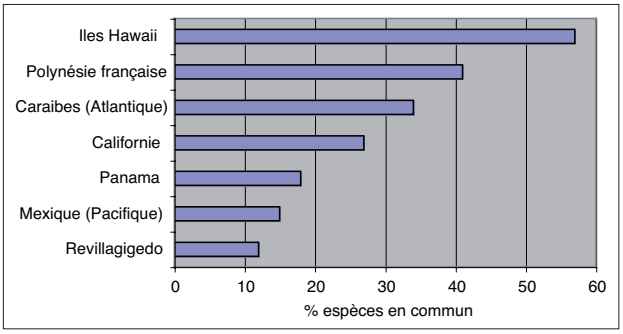


Figure 126 : pourcentage d'espèces d'algues marines de Clipperton en commun avec une sélection de régions tropicales choisies dans le Pacifique et la zone Caraïbe.
Percentage of Clipperton algal species shared with various localities and islands in the Pacific and Carribbean areas.

de l'isthme de Panama il y a environ trois millions d'années (Coates & Obando 1996).

L'affinité avec le Pacifique central est forte puisque la plupart des espèces d'algues de Clipperton sont présentes aux îles Hawaii (57 %) et en Polynésie française (41 %) ; 34 % sont présentes dans la zone Caraïbes, 27 % sur la côte californienne et 15 et 18 % respectivement sur les côtes Mexicaines et de l'Amérique centrale. Finalement il n'y a que 12 % des espèces de Clipperton qui se retrouvent à Revillagigedo (Tab. XXXII et Fig. 126). Ces résultats corroborent ceux de Glynn & Ault (2000) qui ont montré que la faune corallienne de Clipperton avait une forte affinité avec celle des îles du Pacifique central notamment les îles hawaiiennes et l'atoll de Johnston.

Quelques remarques sur la géomorphologie et la flore associée

Couronnes émergées et platiers

La couronne émergée de Clipperton est un ensemble de terrasses plus ou moins marquées et constituées de débris coralliens grossiers indurés dans lesquels on reconnaît des branches de *Pocillopora* et des formes plus massives de *Porites*. Les plages qui bordent cette couronne sont inégalement réparties autour de l'île ; elles sont tantôt constituées de sable grossier à fin et bien développées, comme dans les parties ouest et nord-est de l'île, ou au contraire étroites et formées de débris grossiers comme au Sud-Est.
Les platiers qui s'étendent entre le bas de plage et l'océan sont relativement étroits et très peu profonds, ils portent dans certains secteurs (platiers nord-ouest, est et sud-est) la marque des tempêtes successives avec l'accumulation de massifs coralliens pluri-métriques, arrachés à la pente externe et déposés sur le platier, et par endroit jusqu'au bord de plage. Dans la partie sud et ouest on note de très beaux dépôts de *beach-rock*.

Dans la zone supra-littorale, le sable est marqué par la présence de nombreux terriers d'un crabe ocypode, tandis que des Grapsidae (deux ou trois espèces) courent sur les blocs coralliens. Sur ces derniers, on note quelques algues vertes ulvales (*Ulva lobata*, *U. clathrata*) et un feutrage vert de *Cladophora* et *Bryopsis* ou rouge de céramiales (*Ceramium* sp., *Polysiphonia* sp.) et des encroûtements d'une algue brune *Ralfsia hancokii*.
Le platier récifal montre une géomorphologie différente en fonction de l'exposition. Il est quasiment absent sur la côte nord. Sur la côte ouest, il s'agit d'un platier étroit, peu profond, occupé par un ensemble réticulé de micro-atolls de *Porites*, auxquels se mêlent quelques *Pocillopora* dont la croissance en hauteur est limitée à la profondeur du platier (20-40 cm). La surface de ces tables coralliennes est mortifiée en raison du balancement des marées alors que la zone périphérique est vivante, on y note un encroûtement d'algues calcaires, notamment *Hydrolithon onkodes*. Sur les côtes est et sud, le platier est une dalle arasée, très peu construite, généralement occupée par un tapis épais de tubes de vers retenant le sable et auxquels se mélangent un gazon d'algues vertes *Chlorodesmis caespitosa* et de nombreuses cyanobactéries. Dans les petites cuvettes s'accumulent des débris coralliens recouverts entièrement ou partiellement par des algues encroûtantes et formant de petits rhodolithes de *Peyssonnelia* sp. ou de *Sporolithon*.

Les accumulations sédimentaires des platiers ouest supportent une forte concentration d'une Holothurie noire *Holothuria* cf. *atra*. C'est également dans cette zone que l'on a récolté la *Caulerpa racemosa* qui forme d'épais coussins à la base des micro-atolls de *Porites*.

De manière générale le platier, lorsqu'il existe, se termine à la frange océanique par une zone légèrement surélevée compacte, découverte à marée basse et essentiellement construite par un complexe de corallinacées dominé par *Hydrolithon onkodes*. Toutefois, l'encroûtement algaire est fortement érodé (polychètes, mollusques, etc.) et recouvert par un feutrage algal riche en céramiales (algues rouges) et en thalles bruns de *Lobophora variegata* (en forme d'éventail, Fig. 127) ou de *Hincksia mitchelliae* (filamenteux). Dans les anfractuosités



Figure 127 : *Lobophora variegata.*



Figure 128 : pente externe - 5 m / *Outer slope, 5 m deep*.



Figure 129 : pente externe - 10 m / *Outer slope, 10 m deep*.



Figure 130 : pente externe - 40 m / *Outer slope, 40 m deep*.

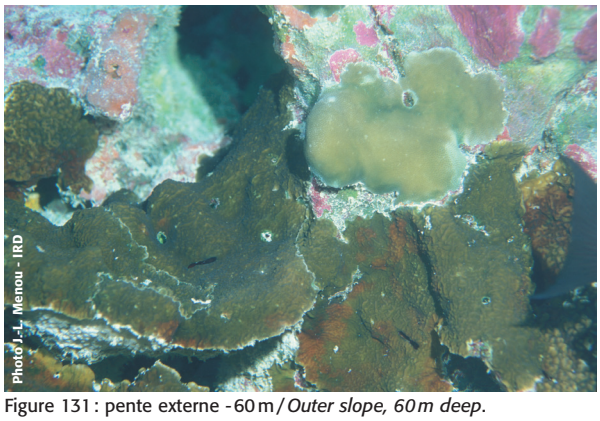


Figure 131 : pente externe - 60 m / *Outer slope, 60 m deep*.

on note éventuellement des algues vertes *Chaetomorpha antenina* et *Bryopsis* sp. et quelques rares colonies de *Galaxaura filamentosa*. Cette zone est très comparable aux platiers externes des autres atolls du Pacifique.

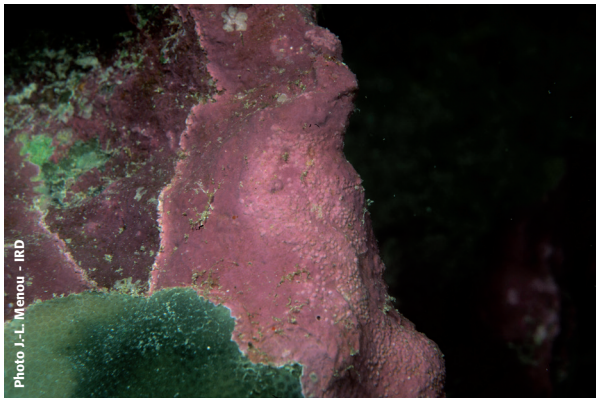


Figure 132 : *Lithothamniom* sp.

Le récif externe

Au-delà du front récifal et tout autour de l'île, on note un complexe récifal typique de pente externe où les coraux sont parfaitement développés. Deux genres dominent nettement *Porites* et *Pocillopora*. La faible diversité des coraux doublée de la rareté voire l'absence de faune épigée, gorgones, éponges, alcyonaires, contribue à la monotonie du paysage. Toutefois la couverture corallienne est importante et le taux de corail vivant varie depuis la surface jusqu'à 60 m de profondeur entre 15 % et 70 %.

De manière générale les pentes externes de Clipperton montrent une topographie relativement constante tout autour de l'île et on peut schématiquement reconnaître trois horizons principaux (Figs 128-131) :

- **0-10 m** : partie haute du talus, qui correspond à une plate-forme plus ou moins rainurée. La base des éperons s'étendant jusque vers 15 m. C'est la zone la plus battue de l'édifice, elle est soumise à un ressac constant même dans les zones les moins exposées. C'est aussi la zone la plus éclairée et la moins chargée en particules, où la couverture corallienne est la plus faible (10 à 25 %) et celles en algues calcaires la plus forte(> 50 %). Ces algues forment un glacis important mais encroûtent également les débris coralliens pour former des nodules algaires, ou rhodolithes. Sur la côte ouest, on a noté la présence de la *Caulerpa racemosa*, très abondante sur les platiers situés au-dessus. On note en outre des gazons algaux qui supportent l'activité des herbivores tels que les poissons Acanthuridae, et plusieurs échinidés ;
- **15-40 m** : pente plus ou moins inclinée se terminant sur une banquette vers 40 m. C'est la zone qui présente sur les côtes exposées des marques importantes de tempête, avec le déplacement de blocs coralliens, notamment vers 15 m au niveau de l'épaulement. Outre l'horizon "perturbé", il s'agit d'un ensemble corallien cohérent formé de grosses patates métriques de *Porites* et de *Pocillopora*. Le taux de recouvrement corallien est élevé, et dans les zones non perturbées il dépasse 70 % en corail vivant. Cet horizon est caractérisé par de très nombreuses

Tableau XXXII : liste des espèces d'algues marines récoltées à Clipperton durant cette expédition et par Sachet (1962). La présence des espèces dans d'autres localités et leurs affinités biogéographiques sont également indiquées. Les données proviennent de *algaebase* (Guiry & Guiry 2008). *: Dizerbo & Gilly (1970).

Genres	Espèces	Auteurs	Présente étude	Sachet 1962	Cosmopolites
Boodleopsis	*pusilla*	(F.S. Collins) W.R. Taylor, A.B. Joly & Bernatowicz	x		
Bryopsis	*hypnoides*	J.V. Lamouroux	x		x
Bryopsis	*pennata*	J.V. Lamouroux	x		x
Bryopsis	sp.		x		
Caulerpa	*racemosa*	(Forsskål) J. Agardh	x	x	x
Chaetomorpha	*antenina*	(Bory de Saint-Vincent) Kützing		x	
Chaetomorpha	*californica*	F.S. Collins	x		
Chlorodesmis	*caespitosa*	J. Agardh	x		
Chlorodesmis	sp.		x		
Cladophora	*liniformis*	Kützing	x		
Cladophora	*perpusilla*	Skottsberg & Levring		x	
Cladophora	sp.		x		
Cladophora	sp.			x	
codium	*geppiorum*	O.C. Schmidt		x	
Derbesia	*attenuata*	E.Y. Dawson		x	
Derbesia	*marina*	(Lyngbye) Kjellman	x		x
Derbesia	*tenuissima*	(Moris et De Notaris) P.L. Crouan & H.M. Crouan	x		x
Phyllodictyon	*anastomosans*	(Harvey) Kraft & M.J. Wynne	x		
Ulva	*californica*	Wille *in* Collins, Holden & Setchell	x		
Ulva	*clathrata*	(Roth) C. Agardh	x	x	x
Ulva	*flexuosa*	Wulfen	x		x
Ulva	*lactuca*	Linnaeus		x*	
Ulva	*lobata*	(Kützing) Harvey		x	
Chnoospora	*implexa*	J. Agardh	x		
Colpomenia	*sinuosa*	(Mertens ex Roth) Derbès & Solier		x	x
Dictyopteris	*delicatula*	J.V. Lamouroux		x	
Dictyopteris	*repens*	Okamura	x	x	
Feldmannia	*indicus*	(Sonder) Womersley & A. Bailey		x	
Feldmannia	*irregularis*	(Kützing) G. Hamel		x	
Hincksia	*mitchelliae*	(Harvey) P.C. Silva	x		x
Lobophora	*variegata*	(Lamouroux) Womersley ex Oliveira	x	x	
Ralfsia	*hancockii*	E.Y. Dawson	x		
Sphacelaria	*rigidula*	Kützing		x	x
Sphacelaria	sp.			x	
Acrochaetium	*hypneae*	(Børgesen) Børgesen	x		
Acrochaetium	*subseriatum*	Børgesen		x	
Amphiroa	*anceps*	(Lamarck) Decaisne	x		
Antithamnionella	*elegans*	(Berthold) J.H. Price & D.M. John *in* J.H. Price, D. John, & Lawson	x		x
Asparagopsis	*taxiformis*	(Delile) Trevisan de Saint-Léon	x		x
Callithamnion	*catalinense*	E.Y. Dawson	x		

Table XXXII : checklist of marine algae from Clipperton, collected during the present study and from Sachet (1962). Distribution of the species within selected areas and biogeographical affinities are indicated. Data from algaebase *(Guiry & Guiry 2008). *: Dizerbo & Gilly (1970).*

Indo-Pacifique	Pacifique	Polynésie française	Hawaii	Ouest USA	Caraïbes	Revillagigedo	Panama	Mexique Pacifique
	X		X					
X	X		X	X			X	
X	X	X	X				X	
X	X	X	X				X	
X	X	X	X	X	X		X	
				X				
X	X		X				X	
	X				X			
	X							
X	X	X						
X	X							
X	X	X	X	X	X		X	
X	X		X					
X	X	X	X		X		X	
	X			X				
X	X	X	X		X			
X	X	X	X	X	X	X	X	
X	X			X				
X	X	X	X					
X	X	X	X	X	X			
X	X		X		X	X	X	
X	X	X	X					
X	X	X	X	X	X			
X	X	X	X		X	X	X	
	X		X	X	X			
X	X		X		X			
X	X	X						X
X	X	X	X	X	X			X
X	X	X	X	X	X	X	X	X
				X				

Genres	Espèces	Auteurs	Présente étude	Sachet 1962	Cosmopolites
Ceramiales	gen. nov.?		x		
Ceramium	*codii*	(H. Richards) Mazoyer	x		x
Ceramium	*cupulatum*	Womersley		x	x
Ceramium	*flaccidum*	(Harvey ex Kützing) Ardissone	x		x
Ceramium	*vagans*	P.C. Silva	x		
Ceramium	*macilentum*	J. Agardh		x	
Erythrotrichia	*carnea*	(Dillwyn) J. Agardh	x	x	x
Fosliella	*paschalis*	(M. Lemoine) Setchell & N.L. Gardner		x	
Galaxaura	*filamentosa*	R. Chou	x		
Gelidiella	*hancockii*	E.Y. Dawson	x		
Gelidiella	*machrisiana*	E.Y. Dawson	x		x
Gelidiella	sp.		x		
Gelidium	sp.		x		
Gloiocladia	*iyoensis*	(Okamura) R.E. Norris	x		
Griffithsia	*pacifica*	Kylin	x		
Herposiphonia	*nuda*	Hollenberg	x		
Heterosiphonia	*crispella*	(C. Agardh) M.J. Wynne	x		x
Heterosiphonia	*secunda*	(C. Agardh) Ambronn		x	x
Hydrolithon	*marschallense*	W.R. Taylor	x	x	
Hydrolithon	*onkodes*	(Heydrich) D. Penrose et Woelkerling	x	x	
Hydrolithon	*reinboldii*	(Weber-van Bosse & Foslie) Foslie	x		
Hypnea	*spinella*	(C. Agardh) Kützing	x	x	x
Hypoglossum	*simulans*	M.J. Wynne, Price et Ballantine	x		
Isabbottia	sp.		x		
Jania	*capillacea*	Harvey	x	x	
Jania	*longiarthra*	E.Y. Dawson		x	
Jania	*tenella*	(Kützing) Grunow	x	x	
Lejolisea	*pacifica*	Itono	x		
Lithophyllum	*prototypum*	(Foslie) Foslie	x		
Lithothamnion	sp.		x		
Lomentaria	*baileyana*	(Harvey) Farlow	x		x
Mesophyllum	*erubesens*	(Foslie) M. Lemoine	x		
Neogoniolithon	*rugulosum*	Adey, Townsend et Boykins	x		
Pneophyllum	*confervicola*	(Kützing) Y.M. Chamberlain		x	x
Polysiphonia	*ferulacea*	Suhr ex J. Agardh		x	x
Polysiphonia	*homoia*	Setchell et N.L. Gardner	x		
Polysiphonia	*mollis*	J.D. Hooker et Harvey	x	x	
Polysiphonia	*sertularioides*	(Grateloup) J. Agardh	x		x
Polysiphonia	*subtilissima*	Montagne		x	x
Spirocladia	*barodensis*	Børgesen	x		
Sporolithon	sp. 1		x		
Sporolithon	sp. 2		x		
Titanoderma	sp.		x		

Indo- Pacifique	Pacifique	Polynésie française	Hawaii	Ouest USA	Caraïbes	Revillagigedo	Panama	Mexique Pacifique
X	X	X	X		X			
X								
X	X	X	X	X	X			
X	X	X	X	X	X	X		
X	X		X			X		
X	X	X	X	X	X			X
	X			X				
X	X	X	X			X		X
	X		X	X				X
X	X	X						
X	X	X	X					
				X		X		X
X	X		X					
X	X	X	X		X			X
X	X		X	X	X		X	
	X							
X	X	X	X		X			
X	X	X	X					X
X	X	X	X		X		X	X
X	X	X	X		X			
X	X		X		X		X	X
	X							
X	X	X	X	X				X
	X		X					
X	X		X		X		X	
X	X				X	X		
X	X	X						
	X		X					
X	X				X			
X	X	X	X					
	X	X	X			X		
X	X		X	X				
	X	X	X					
X	X		X		X			
X	X	X	X					

murènes (quatre ou cinq espèces) dont la plus fréquente est *Gymnothorax dovii* qui se déplacent en eau libre. C'est le domaine des poissons carnivores, tels que lutjans, loches. Les requins (*Carcharinus albimarginatus*) fréquentent préférentiellement la tranche bathymétrique 30-50 m, tandis que *C. galapagensis*, moins fréquent (trois observations), a été rencontré dans l'horizon supérieur. La flore, essentiellement calcaire, s'amenuise avec la profondeur, et on note également un remplacement d'espèces : *Hydrolithon onkodes* notamment disparaît au profit de *Lithothamnion* (Fig. 132), *Sporolithon* et *Mesophyllum* sous les surplombs et dans les anfractuosités. Les algues molles, rouges (*Asparagopsis taxiformis*, *Hypnea tenella* et *Griffithsia pacifica*) et brunes (*Lobophora variegata* et, en moindre abondance, *Dictyopteris repens*), fréquentes dans la zone des 15 m, disparaissent quasiment au-delà de 40 m ;

• **40-60 m** : au-delà de la rupture de pente à 40 m, le tombant se poursuit avec la même inclinaison et en moyenne jusque vers 55 m, sauf sur la côte ouest-sud-ouest où le bas de la pente se situe à 70 m. Au bas du tombant on observe une banquette d'accumulation sédimentaire plus ou moins inclinée recouverte de sable et débris coralliens. Cet horizon est sombre, en raison d'une forte absorption de la lumière par les imposantes masses coralliennes et la rareté des cuvettes sableuses. Le taux de corail vivant est encore très élevé, tandis que la flore algale (essentiellement *Asparagopsis taxiformis*) s'est raréfiée tout comme la faune benthique d'invertébrés et de poissons.

••• **Le lagon**

Les communautés biologiques actuelles du lagon, sont essentiellement constituées de plantes à fleurs d'eau douce et saumâtre, trois des quatre espèces citées par Sachet (1962) ont été retrouvées, il s'agit de *Pomatogeton pectinatus* (qui était en graine lors de notre mission), *Ruppia maritima* et *Najas marina* var. *latifolia*. *Zostera marina* n'a pas été récoltée au cours de cette mission. Le fond du lagon est envahi par une "algue verte" *Chara* et un ensemble de cyanobactéries filamenteuses qui se développent sur les tiges des végétaux ou en tapis en association avec d'autres micro-organismes bactériens. Cette végétation abondante contraste avec les vestiges des communautés coralliennes, blocs de *Porites* morts en place, nombreuses coquilles vides de bivalves, témoins biologiques du lien qui a jadis existé entre le lagon et l'océan. C'est à l'évidence l'enrichissement permanent en nutriments du lagon à partir du guano produit par les milliers d'oiseaux qui fréquentent l'île qui entretient la luxuriance de la végétation aquatique. Les apports d'eau de mer semblent très limités et, durant notre mission, nous les avons observés au niveau du "rocher". C'est à cet endroit d'ailleurs que nous avons noté la présence de poissons carangidés. Les observations sur la flore du lagon ont été reprises dans les travaux de cartographie des habitats lagonaires à partir d'images IKONOS (Jost & Andréfouët 2006). La flore phanérogamique du lagon est composée d'espèces à très large répartition et communes sur les côtes du Pacifique est. On peut raisonnablement penser que ces espèces ont pour origine le Pacifique est, et qu'elles ont été transportées par les oiseaux marins.

DISCUSSION

Avec moins de 100 espèces, la flore marine de Clipperton appartient à la catégorie "*species poor flora*" établie par Bolton (1994). Nos prospections ont doublé le nombre de taxons d'algues marines connues de Clipperton. Toutefois un tiers seulement des espèces signalées dans les travaux antérieurs ont été retrouvées. La majeure partie des espèces signalées par Sachet (1962) étaient de petite taille voire étaient des épiphytes, ce qui explique qu'elles aient pu échapper à notre prospection. En revanche, les deux algues brunes *Chnoospora implexa* et *Colpomenia sinuosa* et l'algue verte *Codium geppiorum* très repérables par leur taille n'ont pas été échantillonnées en 2004. Cette absence peut être en partie expliquée par le caractère saisonnier de ces espèces présentes plutôt en été (Payri 1987) alors que notre campagne a eu lieu en hiver (janvier) ; la mission de la Scripps en 1958 avait eu lieu à la fin de l'été.

L'effort de prospection n'est probablement pas la cause de cette apparente pauvreté. Plusieurs genres tels que *Halimeda*, *Microdictyon*, *Dictyosphaeria*, *Avrainvillea* généralement très répandus et abondants dans l'Indo-Pacifique, en particulier dans les atolls mais aussi dans le Pacifique est, n'ont pas été observés à Clipperton. La faible diversité d'habitats, essentiellement restreints à la pente et aux platiers externes, l'absence d'habitat lagonaire marin sont sans doute une raison sérieuse pour expliquer la faible richesse spécifique. Mais plus encore la faible taille des habitats disponibles doublée d'un fort isolement de l'île pourrait être à l'origine de l'absence d'une partie des taxons à très large répartition en affectant notamment leur recrutement. Finalement cette relative pauvreté résulterait de l'isolement par la distance du lointain Pacifique ouest et des conditions climatologique et océanographique par le proche Pacifique est.

CONCLUSION

La contribution majeure de note étude est une meilleure connaissance des pentes externes. En effet, les moyens d'investigation et notamment la prospection en scaphandre autonome nous a permis d'explorer un éventail d'habitats plus large que celui échantillonné par les missions antérieures, et

notamment ceux situés le long des pentes externes jusqu'à la terrasse sableuse située vers 55 m ; en conséquence, nos récoltes renferment comme attendu un certain nombre d'espèces qui n'étaient pas encore signalées à Clipperton et qui, pour certaines d'entre elles, sont peut-être nouvelles pour la science. Une étude taxonomique plus importante et d'autres échantillons seront nécessaires pour confirmer ces premières conclusions et décrire le cas échéant les nouveaux taxons.

Comparativement aux autres atolls et presqu'atolls du Pacifique, l'île de Clipperton apparaît très originale avec l'histoire singulière de son lagon, isolé depuis plus d'un siècle et demi du contexte océanique environnant. Toutefois, le complexe récifal qui s'est développé le long du littoral et sur les pentes externes montre des caractères géomorphologiques tout à fait comparables à ceux des autres atolls du Pacifique. La faible richesse spécifique enregistrée dans tous les groupes confirme le gradient biogéographique d'appauvrissement en espèces entre l'ouest et l'est du Pacifique. L'absence totale de certains groupes d'algues est peut-être à relier à l'isolement de l'île, tout comme l'endémisme décrit pour le groupe des poissons (Robertson 1996) ou des échinodermes (Lessios *et al*. 1996).

Enfin, le mélange d'espèces entre l'Ouest et l'Est du Pacifique, montré pour d'autres groupes zoologiques et notamment pour les coraux (Glynn & Ault 2000), les poissons (Robertson & Allen 1996), les échinodermes (Lessios *et al*. 1996) est confirmé pour la flore marine. Cette caractéristique souligne l'originalité biologique de Clipperton et peut-être son rôle "relais" dans la dispersion et la colonisation des espèces à travers le plus grand océan du monde.

Bibliographie

BOLTON J.-J. 1994. – Global seaweed diversity: patterns and anomalies. *Botanica Marina* 36 : 241-246.

COATES A.-G. & OBANDO J.-A. 1996. – The geologic evolution of the Central American isthmus, *in* JACKSON J.-B.-C., BUDD A.-F. & COATES A.-G. (Eds), *Evolution and environment in tropical America*. Univ Chicago Press, Chicago, London : 21-56.

DAWSON E.-Y. 1957. – Notes on Eastern Pacific insular marine algae. *Los Angeles County Museum Countributions in Science* 8 : 1-8.

DAWSON E.-Y. 1959a. – Some algae of Clipperton island and The Danger Islands. *Pacific Naturalist* 1(7) :1-8.

DAWSON E.-Y. 1959b. – Changes in Palmyra Atoll and its vegetation through the activities of Man, 1913-1958. *Pacific Naturalist* 1(2) : 1-51.

DIZERBO A.-H. & GILLY R. 1970. – Un *Ulva lactuca* L. (Chlorophycees, Ulvaceae) de l'atoll de Clipperton (Pacifique nord). *Revue Algologique* 1 : 90-91.

EKMAN S. 1953. – *Zoogeographiy of the sea*. Sidgwick and Jackson, London, 417 p.

GLYNN P.-W. (Ed.)1996. – Coral reefs of the eastern Pacific. *Coral reefs*, special issue 15(2), 147 p.

GLYNN P.-W. & AULT J.-S. 2000. – A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs* 19 : 1-23.

GLYNN P.-W., VERON J.-E. & WELLINGTON G.-M. 1996. – Clipperton atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs* 15(2) : 71-99.

GUIRY M.-D. & GUIRY G.-M. 2008. – *AlgaeBase version 4.2*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org. (consulté le 05 mai 2008).

JOST C. & ANDRÉFOUËT S. 2006 – Review of long term natural and human perturbations and current status of a remote atoll of the Eastern Pacific, Clipperton Atoll (Ile de La Passion). *Pacific Conservation Biology* 12(3) : 207-217.

LESSIOS H., KESSING B.-D., WELLINGTON G.-M. & GRAYBEAL A. 1996. – Indo-Pacific echinoids in the tropical eastern Pacific. *Coral Reefs* 15 : 133-142.

PAYRI C.-E. 1987. – Zonation and seasonal variation of the commonest algae on Tiahura reef (Moorea Island, French Polynesia). *Botanica Marina* 30 : 141-149.

ROBERTSON D.-R 1996. – *Holacanthus limbaughi* , and *Stegastes balswini* , endemic fishes of Clipperton island, tropical eastern Pacific. *Coral Reefs* 15 : 132.

ROBERTSON D.-R. & ALLEN G.-R. 1996. – Zoogeography of the shorefish fauna of Clipperton Atoll. *Coral Reefs* 15 : 121-130.

SACHET M.-H. 1960. – Histoire de l'île de Clipperton. *Cahiers du Pacifique* 2 : 1-32.

SACHET M.-H. 1962. – Flora and vegetation of Clipperton Island. *Proceedings of the California Academy of Sciences,* 4th series 31(10) : 249-307

TAYLOR R.-W.-M. 1939. – Algae collected on the presidential cruise of 1938. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 98(9) : 1-18.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les poissons

Philippe Béarez & Bernard Séret

Résumé

Clipperton est le seul atoll du Pacifique tropical est. À ce titre, il représente un écosystème particulier pour cette région. Situé à plus de 1 000 km de la côte mexicaine, il constitue à la fois un avant-poste pour les flux migratoires en provenance de l'ouest et une sorte d'isolat pour de nombreuses espèces à faible capacité de dispersion. Il en découle que sa faune ichtyologique est composée d'espèces originaires pour moitié du Pacifique ouest, pour moitié du continent américain, avec une proportion relativement faible d'espèces endémiques. L'inventaire piscicole mené en 2005 a permis de retrouver 66 espèces des 160 répertoriées pour l'île et de signaler, pour la première fois dans le Pacifique est, une espèce indo-pacifique : *Acanthurus guttatus*. Clipperton n'est plus aujourd'hui un havre pour les requins, nos observations révèlent une forte diminution de leur abondance. Cependant, l'atoll semble encore leur servir de lieu de reproduction, tout au moins en ce qui concerne le requin pointe blanche, *Carcharhinus albimarginatus*.

Abstract

Clipperton is the only atoll in the Tropical Eastern Pacific and, for this reason, represents a particular ecosystem for this area. Located more than 1 000 km off the Mexican coast, it constitutes both an outpost for the migratory flux coming from the west and a kind of isolate for many species with low larval dispersion range. It follows that Clipperton's ichtyofauna is made up of species originating partly from the western Pacific and partly from the American continent, with a relatively small proportion of endemic species. The ichthyological inventory carried out in 2005 found 66 species of the 160 recorded for the island, and to report for the first time in the eastern Pacific an indo-pacific species: Acanthurus guttatus. *Clipperton is no longer a refuge for sharks: our observations reveal a strong reduction in their abundance. However, the atoll does still seem to be used as a reproduction ground, at least for the white tip shark,* Carcharhinus albimarginatus.

INTRODUCTION

Le fort isolement de l'atoll de Clipperton explique probablement la relative pauvreté de son peuplement ichtyologique. En effet, selon le dernier recensement de Robertson &Allen (2002), 160 espèces de poissons fréquentent les eaux de Clipperton, une valeur faible comparée à celles des îles de Coco (274 espèces ; Bussing & López 2005), de Revillagigedo (251 ; Robertson & Allen 2002) ou de Malpelo (295 ; Rubio *et al.* 1992), de tailles similaires, et a fortiori à celle de l'archipel des Galápagos (450 ; Jiménez-Prado & Béarez 2004). Certes, son extrême isolement, à l'écart des voies de navigation, n'a pas favorisé l'investigation de sa faune et de sa flore. Les missions scientifiques à Clipperton ont été rares. L'une des premières à inclure l'atoll sur son parcours est la *Hopkins-Stanford Galapagos Expedition* de 1898-1899 (Snodgrass & Heller 1905) durant laquelle seules huit espèces furent collectées. C'est aussi de cette époque que date la description de la première sous-espèce endémique, rapportée par John Arundel en 1897 : *Bathygobius lineatus arundelii* (Garman, 1899). Le président Roosevelt, passant par Clipperton lors de sa croisière présidentielle de 1938, en ramena quatre espèces (Schmitt & Schultz 1940) : une murène *Uropterygius macrocephalus* (Bleeker, 1864), un poisson-chirurgien *Acanthurus triostegus* (Linnaeus, 1758), un baliste *Melichthys niger* (Bloch, 1786) et un compère *Arothron hispidus* (Linnaeus, 1758). Dans les années cinquante (1956 et 1958), deux missions américaines de la *Scripps Institution of Oceanography* sont organisées, comprenant en plus des collectes un volet d'études sur l'agressivité des requins (Limbaugh 1963) ; elles conduisent à la description de deux nouveaux poissons endémiques : *Holacanthus limbaughi* (Baldwin, 1963) et *Myripristis gildi* (Greenfield, 1965). Dans les années soixante la France prend la relève avec en particulier les missions "Bougainville" du Centre de Recherches du Service des Armées. Sachet (1962) cite alors 111 espèces potentielles pour l'île, mais ne fournit des noms d'espèces que pour 15 de celles-ci. Ehrhardt & Plessis (1972) augmentent sensiblement ce chiffre en proposant 65 espèces. Par la suite, mis à part la description d'une nouvelle espèce endémique retrouvée dans les collections des années cinquante, *Stegastes baldwini* (Allen & Woods, 1980), il faut attendre les années quatre-vingt-dix (1994 et 1998) et les nouvelles missions américano-australiennes de Robertson et Allen pour obtenir de nouvelles données sur la faune ichtyologique de Clipperton. La liste des poissons va passer à 115 (Allen & Robertson 1997) et quatre nouveaux endémiques vont être décrits :

Thalassoma robertsoni (Allen, 1995) ; *Pseudogramma axelrodi* (Allen & Robertson, 1995) ; *Xyrichtys wellingtoni* (Allen & Robertson, 1995) et *Epinephelus clippertonensis* (Allen & Robertson, 1999). La toute dernière liste fournie par Robertson & Allen (2002) comporte 160 espèces.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La mission d'inventaire ichtyologique s'est déroulée du 19 février au 4 mars 2005. L'atoll a été prospecté exclusivement sur sa façade sud-ouest et à proximité du "rocher" au sud-est de l'île. L'effort de pêche a porté sur les fonds marins de 0 à 50 m et sur le lagon.
Une batterie classique d'engins de pêche a été utilisée, à pied, embarqué ou en plongée, comprenant filets, palangres, lignes à main, traînes, nasses, harpons et poison.
La pêche à pied sur le platier s'est faite de jour et avec l'aide de roténone, un poison asphyxiant. La pêche embarquée s'est faite à partir du ketch assurant les traversées, le *Rara Avis*, lorsqu'il était à l'ancre en attente d'une nouvelle rotation, généralement de nuit, ou à partir de la barque en fibre de verre mise à notre disposition par l'expédition. Les créneaux d'utilisation de la passe permettant d'accéder à la pleine mer étant courts et journaliers, les engins de pêche étaient posés un jour et relevés le lendemain. Ces sorties en mer ont aussi été mises à profit pour des pêches au fusil sous-marin en apnée. Le lagon a aussi été prospecté en plongée en apnée, aux alentours du "rocher", seul endroit abritant un peu de vie piscicole. Enfin, le capitaine du *Royal Polaris*, bateau de plaisance dédié à la pêche sportive, nous a aimablement fourni six spécimens de requins que nous aurions eu du mal à capturer avec nos propres moyens.
Les poissons ainsi collectés ont été ramenés au campement, triés et identifiés, parfois mesurés et pesés, photographiés, puis mis dans du formol à 4%. À leur arrivée en France, ils ont été transférés dans de l'éthanol à 85° et intégrés aux collections d'ichtyologie du Muséum après attribution de numéros d'inventaire.
La nomenclature des genres et espèces suit Eschmeyer (2006), celle des familles Compagno (2005), pour les chondrichtyens, et Nelson (2006) pour les ostéichtyens.

PRINCIPAUX RÉSULTATS

Si la faune ichtyologique de Clipperton est relativement bien connue depuis les missions américaines de 1994 et 1997, nos observations et collectes sur place ont permis de ramener de nouvelles informations et de nombreux spécimens pour les collections patrimoniales.

Il en résulte notamment le signalement de deux espèces jusqu'alors non observées à Clipperton :
• *Mobula thurstoni* (Lloyd, 1908) : une raie manta de répartition circumtropicale, observée en trois exemplaires lors d'une plongée au large du tombant. Elle n'a pu être qu'observée et son identification reste donc à confirmer ;
• *Acanthurus guttatus* Forster, 1801 : ce poisson chirurgien, dont trois spécimens ont été observés en plongée mais un seul harponné, constitue un premier signalement pour Clipperton mais aussi pour l'ensemble du Pacifique tropical est. Cette espèce est en effet originaire de l'Indo-Pacifique.

Inversement *Kuhlia petiti* Schultz, 1943 qui avait été capturée à l'intérieur du lagon en est absente aujourd'hui. Cette espèce figurait déjà dans les collections du Muséum mais, bien que citée par Ehrhardt & Plessis (1972), elle était restée absente des listes de faune publiées ultérieurement (Allen & Robertson 1997).

LISTE DES ESPÈCES CAPTURÉES OU OBSERVÉES

Sur un total de 160 espèces recensées à Clipperton (Robertson & Allen 2002), récifales et océaniques, 66 ont été observées durant la mission, parmi lesquelles 55 ont pu être ramenées en collection au Muséum.
Les informations concernant la répartition géographique proviennent essentiellement de Robertson & Allen (2002) et Jiménez-Prado & Béarez (2004).

Famille RHINCODONTIDAE
Requins-baleines

Rhincodon typus **Smith, 1828**
Le requin-baleine est une espèce cosmopolite, déjà signalée à Clipperton. Un membre de l'équipage du *Rara Avis* a observé le passage fugace d'un individu à proximité du voilier.



Figure 133 : *Carcharhinus albimarginatus.*

Famille CARCHARHINIDAE
Requins-requiems

Carcharhinus albimarginatus **(Rüppell, 1837)**
Une espèce indo-pacifique (Fig. 133) présente dans l'ensemble du TEP (*Tropical Eastern Pacific*).



Figure 134 : *Carcharhinus falciformis*.

••• **Spécimens récoltés**
Une femelle de 825 mm LT (longueur totale), prise à la nasse par 15 m de fond (MNHN 2006-1772). Vingt-quatre spécimens, 11 femelles de 784 à 806 mm LT et 13 mâles de 783 à 886 mm LT, capturés au filet trémail, entre 15 et 20 m de profondeur (2 conservés, MNHN 2006-1176, -1777). Neuf spécimens, 2 mâles de 833 et 900 mm LT et 7 femelles de 790 à 1 342 mm LT, pris à la nasse par 55 m de profondeur.

Carcharhinus falciformis **(Müller & Henle, 1839)**
Un requin circumtropical (Fig. 134), commun dans le TEP.

••• **Spécimens récoltés**
Une femelle gravide de 213 cm LT pesant 47 kg, capturée à la ligne du bord du *Rara Avis*. Elle portait 7 embryons de 410 à 454 mm LT, 6 dans l'utérus gauche et 1 dans l'utérus droit. Les 7 embryons ont été conservés (MNHN 2006-1761 à 1767). Une femelle gravide de 225 cm LT pesant 72 kg, capturée à la ligne par le *Royal Polaris*. Elle portait 6 embryons de 605 à 630 mm LT, 4 dans l'utérus droit et 2 dans l'utérus gauche. Les 6 embryons ont été conservés (MNHN 2006-1768 à 1771, -1782 et -1783). Une femelle de 211 cm LT pesant 47 kg, capturée à la ligne par le *Royal Polaris*. Une femelle gravide de 181 cm LT pesant 30 kg, capturée à la ligne par le *Royal Polaris*. Elle portait 4 embryons, de 477 à 488 m LT, 2 dans chaque utérus. Les 4 embryons ont été conservés (MNHN 2006-1778 à 1781). Un mâle adulte de 189 cm LT pesant 29 kg, capturé à la ligne par le *Royal Polaris* (seuls les ptérygopodes, bien développés, ont été conservés ; MNHN 2006-1784).

Carcharhinus galapagensis **(Snodgrass & Heller, 1905)**
Un requin circumtropical, caractéristique des îles océaniques, commun dans le TEP.
••• **Spécimens récoltés**
Une femelle de 855 mm LT prise à la ligne du bord du *Rara Avis*, au mouillage par 15 m de fond. Il s'agit d'un nouveau-né ou d'un très jeune individu car la cicatrice ombilicale est encore visible (MNHN 2006-1775). Un mâle de 834 mm LT et une femelle de 890 mm LT, capturés au filet trémail, entre 15 et 20 m de profondeur (MNHN 2006-1773 et -1774).

Galeocerdo cuvier **(Péron & Lesueur, 1822)**
Cette espèce circumglobale n'a pas été capturée ni observée par nous, mais signalée par d'autres plongeurs de l'expédition. Il est possible que ce soit ce requin qui ait sectionné le bas de ligne en acier d'une ligne spéciale à gros requins posée près du récif. Sa présence à Clipperton étant par ailleurs reconnue (Robertson & Allen 2002), nous la citons donc.

Famille SPHYRNIDAE
Requins-marteaux

Sphyrna lewini **(Griffith & Smith, 1834)**
Le requin-marteau halicorne est une espèce cosmopolite, déjà signalée à Clipperton. Il aurait été aperçu par un plongeur de l'équipe vidéo à la pointe sud de l'atoll.

Famille MOBULIDAE
Raies-mantas

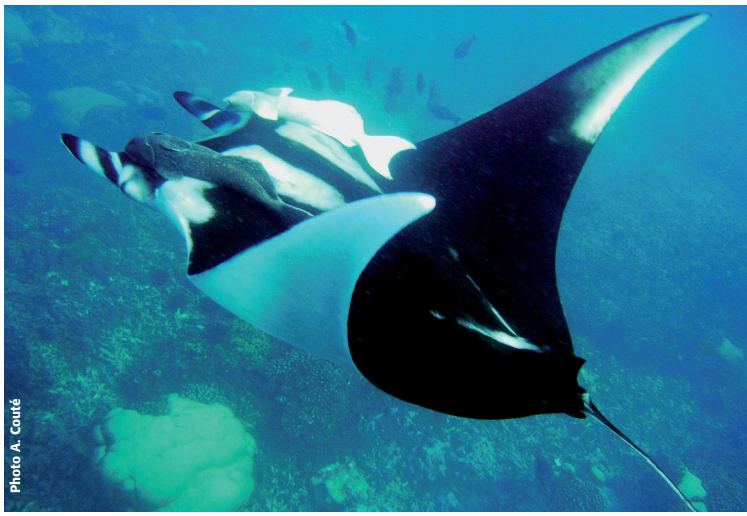


Figure 135 : *Manta birostris*.

Manta birostris **(Walbaum, 1792)**
La plus grosse des raies manta (Fig. 135), à distribution circumtropicale. Elle a été observée à de multiples reprises en plongée sur le récif.

Mobula thurstoni **(Lloyd, 1908)**
Une espèce circumtropicale présente dans l'ensemble du TEP. Nous avons observé un groupe de trois individus lors d'une plongée au large du récif.

Famille MURAENIDAE
Murènes

Echidna nebulosa **(Ahl, 1789)**
Une murène indo-pacifique peu fréquente dans le TEP, mais présente dans les îles (Malpelo, Coco, Clipperton) et, sur le continent, en Basse Californie, ainsi que du Costa Rica à la Colombie.
Spécimens récoltés
Onze, de petite taille, sur le platier (MNHN 2005-1720, -1804, -1824, -1866).

Echidna nocturna **(Cope, 1872)**
Une espèce endémique du TEP, présente dans l'ensemble de la région.
••• **Spécimens récoltés**
Plusieurs jeunes individus sur le platier.



Figure 136 : *Gymnothorax dovii*.

Enchelynassa canina **(Quoy & Gaimard, 1824)**
Cette grande murène impressionnante est d'origine indo-pacifique. Dans le TEP, elle n'a été trouvée qu'à Clipperton et Panama.
••• **Spécimen récolté**
Un individu de 1,10 m capturé à la roténone sur le platier.

Gymnothorax buroensis **(Bleeker, 1857)**
Encore une murène indo-pacifique trouvée dans les îles océaniques (à l'exception de Malpelo et Revillagigedo) et sur le continent, du Costa Rica au Panama.
••• **Spécimens récoltés**
Plusieurs jeunes individus sur le platier.

Gymnothorax dovii **(Günther, 1870)**
Une espèce du TEP présente dans toutes les îles océaniques, ainsi qu'en Basse Californie et du Costa Rica jusqu'en Équateur. Bien qu'étant l'espèce la plus commune et la plus visible du récif (elle est très mobile, même en plein jour, Fig. 136), elle n'a pas été capturée.

Gymnothorax pictus **(Ahl, 1789)**
D'origine indo-pacifique, elle n'est présente dans le TEP qu'aux Galápagos, à Coco et à Clipperton. C'est une murène très abondante sur le platier auquel elle semble être inféodée à Clipperton ; elle est parfois observée rampante quasiment hors de l'eau (Fig. 137).
••• **Spécimens récoltés**
Treize spécimens, le plus grand atteignant 8 cm de LT (MNHN 2005-1723, -1825, -1841, -1842).



Figure 137: *Gymnothorax pictus*.



Figure 138 : *Myripristis berndti*.

Famille OPHICHTHIDAE
Poissons-serpents

Myrichthys pantostigmius **Jordan & McGregor, 1898**
Une espèce de taille moyenne, endémique des îles océaniques du Nord de la région : Clipperton et Revillagigedo.
••• **Spécimens récoltés**
Deux petits individus sur le platier (MNHN 2005-1733, -1828).

Famille HEMIRHAMPHIDAE
Demi-becs

Euleptorhamphus viridis **(van Hasselt, 1823)**
Une espèce pélagique à vaste répartition indo-pacifique, elle est présente dans l'ensemble du TEP.
••• **Spécimens récoltés**
Deux individus de belle taille ont été récupérés dans notre barque de pêche au petit matin : tout comme des poissons-volants ils y étaient retombés suite à des sauts aériens durant la nuit (MNHN 2005-1793, -1799).

Famille HOLOCENTRIDAE
Écureuils de mer

Myripristis berndti **Jordan & Evermann, 1903**
C'est de loin l'écureuil de mer le mieux représenté à Clipperton (Fig. 138), il abonde dans les crevasses du récif. D'origine indo-pacifique, il est présent dans l'ensemble des îles océaniques du TEP.
••• **Spécimen récolté**
Un, au filet sur des fonds de 10 à 15 m dans le récif (MNHN 2005-1856). L'espèce semble être absente du platier.

Sargocentron suborbitalis **(Gill, 1863)**
Une espèce endémique du TEP où elle est bien représentée, tant sur le continent que dans les îles.
••• **Spécimens récoltés**
Dix, sur le platier (MNHN 2005-1729).

Famille AULOSTOMIDAE
Poissons-trompettes

Aulostomus chinensis **(Linnaeus, 1766)**
Cette espèce indo-pacifique est aussi présente dans le TEP, surtout dans les îles, mais aussi du Panama à l'Équateur. Tant les formes multicolores que xanthiques ont été observées à Clipperton.

••• **Spécimens récoltés**
Un, au harpon, sur des fonds de 5 m (MNHN 2005-1836).

Famille SCORPAENIDAE
Rascasses

Scorpaenodes xyris **(Jordan & Gilbert, 1882)**
Une petite espèce de rascasse endémique du TEP, bien que sa présence déborde sur les zones de transition, au Nord comme au Sud. On la trouve aussi dans l'ensemble des îles océaniques.
••• **Spécimens récoltés**
Six individus juvéniles, capturés soit à la roténone soit issus des prélèvements d'invertébrés par brossage du substrat corallien (MNHN 2005-1374, -1728, -1792, -1795, -1800, -1810).

Famille SERRANIDAE
Mérous

Dermatolepis dermatolepis **(Boulenger, 1895)**
Ce mérou cuir est endémique du TEP, où on le trouve de la Basse Californie jusqu'en Équateur, mais essentiellement dans les îles côtières ou océaniques. Il est abondant à Clipperton, Revillagigedo, Coco et Malpelo. Les juvéniles s'abritent souvent entre les piquants des oursins diadèmes.
••• **Spécimen récolté**
Un, au harpon, sur des fonds de 5 m (MNHN 2005-1838).

Epinephelus clippertonensis **Allen & Robertson, 1999**
Ce mérou vrai (Fig. 139 et Fig. 140) est endémique de Clipperton et n'a été décrit que récemment en raison de sa forte ressemblance avec l'espèce commune dans le reste de la région, *Epinephelus labriformis* (Jenyns, 1840). Il semble être aussi abondant que le précédent.

••• **Spécimens récoltés**
Treize juvéniles sur le platier, à la roténone et 2 adultes, à la nasse et au harpon (MNHN 2005-1721, -1808, -1852, -1863).

Paranthias colonus **(Valenciennes, 1846)**
Une espèce endémique du TEP très proche de l'espèce atlantique *Paranthias furcifer* (Valenciennes, 1828). Elle se tient dans la colonne d'eau au-dessus des récifs coralliens ou rocheux. Nous l'avons observée mais non capturée.

Rypticus bicolor **Valenciennes, 1846**
Ce poisson-savon est endémique du TEP où il colonise l'ensemble de la région ainsi que les îles océaniques, à l'exception de Revillagigedo où il est remplacé par une forme endémique, *Rypticus courtenayi* McCarthy, 1979.
••• **Spécimens récoltés**
Cinq juvéniles sur le platier, à la roténone (MNHN 2005-1809).

Famille APOGONIDAE
Poissons-cardinaux

Apogon atricaudus **Jordan & McGregor, 1898**
Une espèce du TEP présente dans le Nord de la région, Californie et Basse Californie, et les îles Revillagigedo.
••• **Spécimens récoltés**
Trois, sur le platier, à la roténone (MNHN 2005-1812).

Famille ECHENEIDAE
Rémoras

Remora remora **(Linnaeus, 1758)**
Cette espèce qui vit fixée sur des grands pélagiques est de répartition circumglobale. À Clipperton, elle a été observée sur des *Manta birostris*.

Famille CARANGIDAE
Carangues

Caranx lugubris **Poey, 1860**
De répartition circumtropicale, la carangue noire (Fig. 141) est peu commune dans le TEP, à l'exception des îles océaniques.
••• **Spécimens récoltés**
Deux individus de 30 à 40 cm, à la ligne (MNHN 2005-1857).



Figure 139 : *Epinephelus clippertonensis*.

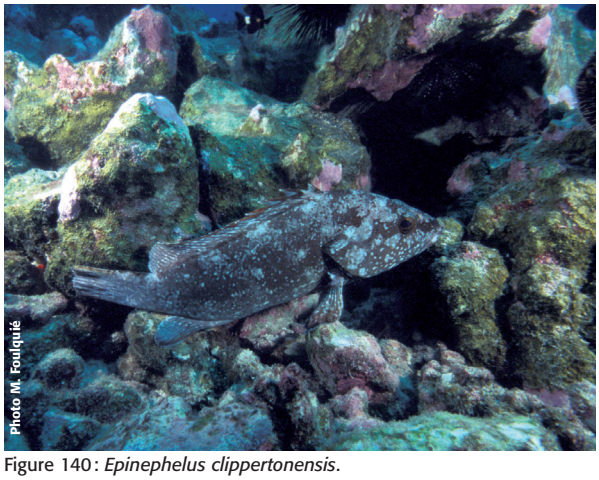


Figure 140 : *Epinephelus clippertonensis*.



Figure 141 : *Caranx lugubris*.



Figure 142 : *Caranx melampygus*.

Caranx melampygus **Cuvier, 1833**
D'origine indo-pacifique, la carangue bleue (Fig. 142) est peu abondante dans le TEP, sauf dans les îles, côtières ou océaniques. À Clipperton, elle est abondante sur le récif et s'aventure fréquemment sur le platier pour chasser.
••• **Spécimens récoltés**
Trois, sur le platier à la roténone et à la ligne (MNHN 2005-1817, -1855).

Caranx sexfasciatus **Quoy & Gaimard, 1825**
Une espèce indo-pacifique commune dans le TEP. Elle forme des bancs (ou "boules") de plusieurs dizaines à quelques centaines d'individus au-dessus du récif. Elle a été observée mais non capturée.

Elagatis bipinnulata **(Quoy & Gaimard, 1825)**
La comète saumon est de répartition circumglobale, présente mais peu abondante dans le TEP.
••• **Spécimen récolté**
Un, de petite taille, par pêche à la ligne (MNHN 2005-1848).

Famille LUTJANIDAE
Lutjans

Lutjanus viridis **(Valenciennes, 1846)**
C'est le seul lutjan rencontré à Clipperton (Fig. 143). Endémique du TEP, où il fréquente surtout les îles, il est proche de *Lutjanus kasmira* (Forsskål, 1775) de l'Indo-Pacifique. Il est abondant sur le récif, formant souvent des bancs de plusieurs dizaines d'individus, et parfois associé aux groupes de *Mulloidichthys* sp. Il s'aventure aussi dans le lagon.
••• **Spécimens récoltés**
Un, à la nasse, au pied du récif sur un fond de 52 m (MNHN 2005-1851).

Famille MULLIDAE
Rougets

Mulloidichthys dentatus **(Gill, 1862)**
Cette espèce endémique du TEP (Fig. 144) est très proche de *Mulloidichthys vanicolensis* (Valenciennes, 1831), espèce indo-pacifique qui est aussi présente à Clipperton (mais non observée). La première semble être moins grégaire que la seconde et fréquenter préférentiellement les zones sableuses du platier alors que *M. vanicolensis* forme souvent des bancs importants (des "boules") au-dessus du récif.
••• **Spécimens récoltés**
Nous avons capturé de gros individus sur le platier, au harpon.

Famille KYPHOSIDAE
Calicagères

Kyphosus analogus **(Gill, 1862)**
Espèce endémique du TEP, dont la répartition s'élargit occasionnellement aux régions voisines. Elle est aussi présente dans les îles océaniques. Elle forme de petits bancs qui se déplacent au dessus des récifs.
••• **Spécimens récoltés**
Nous l'avons capturée au filet maillant.



Figure 143 : *Lutjanus viridis*.

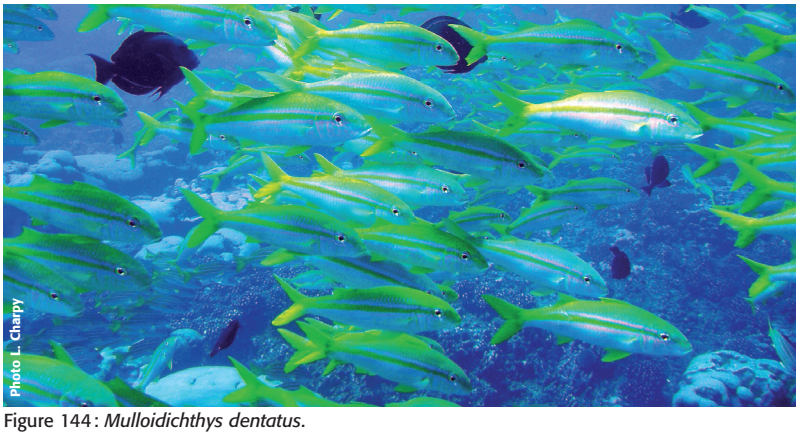


Figure 144 : *Mulloidichthys dentatus*.



Figure 145 : *Johnrandallia nigrirostris*.



Figure 146: *Holacanthus limbaughi*.

Kyphosus elegans **(Peters, 1869)**
Une espèce endémique du TEP qu'elle fréquente dans son ensemble. De comportement et d'habitat similaires à la précédente, elle s'en distingue par l'absence sur le corps des stries jaunes longitudinales.
••• **Spécimens récoltés**
Nous l'avons capturée au filet maillant.

Sectator ocyurus **(Jordan & Gilbert, 1882)**
Cette calicagère pélagique est surtout présente dans le TEP mais a aussi été signalée au Japon, à Hawaii et aux îles de la Société. Elle affectionne surtout les îles. Nous l'avons observée mais non capturée à Clipperton.

Famille CHAETODONTIDAE
Poissons-papillons

Johnrandallia nigrirostris **(Gill, 1862)**
Cette petite espèce endémique du TEP (Fig. 145) est le poisson-papillon le plus commun de la région. Nous ne l'avons pas capturé mais l'avons vu se livrer, souvent par paires, à des activités de nettoyage-déparasitage vis-à-vis des rougets (*Mulloidichthys* sp.).

Forcipiger flavissimus **Jordan & McGregor, 1898**
Le chelmon à long bec, commun dans l'Indo-Pacifique, est peu présent sur la partie continentale du TEP, mais plus courant dans l'ensemble des îles océaniques. Nous l'avons simplement observé en plongée.



Figure 147 : *Cirrhitus rivulatus*.

Famille POMACANTHIDAE
Poissons-anges

Holacanthus limbaughi **Baldwin, 1963**
Une belle espèce endémique de Clipperton (Fig. 146), commune mais peu abondante sur le récif. Sa taille maximale n'excède pas 25 cm.
••• **Spécimens récoltés**
Quatre, au filet maillant, sur des fonds de 10 à 15 m (MNHN 2005-1844, -1859, -1860, -1861).

Famille KUHLIIDAE
Kuhlias

Kuhlia mugil **(Forster, 1801)**
Cette espèce indo-pacifique fréquente aussi largement le TEP, de la Basse Californie à la Colombie et dans les îles. Elle abonde sur le platier de Clipperton où elle nage à ras de la surface.
••• **Spécimens récoltés**
Vingt-huit, sur le platier, à la roténone (MNHN 2005-1803, -1818, - 1823, -1831, -1853).

Famille CIRRHITIDAE
Poissons-faucons

Cirrhitichthys oxycephalus **(Bleeker, 1855)**
Ce petit poisson cryptique vit inféodé au corail dans l'Indo-Pacifique. C'est probablement en partie pour cette raison qu'il est assez rare dans la partie continentale du TEP (de la Basse Californie jusqu'en Colombie). En revanche, il est présent dans toutes les îles océaniques. À Clipperton, il est localement commun.
••• **Spécimens récoltés**
Trois juvéniles, issus du brossage de blocs coralliens (MNHN 2005-1718, -1794).

Cirrhitus rivulatus **Valenciennes, 1846**
Une espèce endémique du TEP (Fig. 147), particulièrement commune dans les petits fonds de Clipperton. C'est un des plus gros représentants de la famille, atteignant au moins 62 cm de LT.
••• **Spécimens récoltés**
Deux juvéniles, à la roténone sur le platier (MNHN 2005-1730), et deux gros individus au filet et au harpon.



Figure 148 : *Stegastes baldwini*.

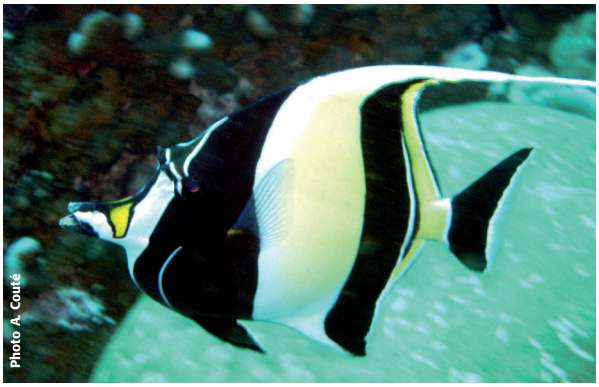


Figure 149 : *Zanclus cornutus*.

Famille POMACENTRIDAE
Demoiselles

Stegastes baldwini **Allen & Woods, 1980**
Une petite espèce de demoiselle (Fig. 148) endémique de Clipperton. Les adultes sont communs dans le récif et les juvéniles sur le platier.
••• **Spécimens récoltés**
Quinze, sur le platier, à la roténone (MNHN 2005-1731, -1832).

Famille LABRIDAE
Labres, girelles

Bodianus diplotaenia **(Gill, 1862)**
Un gros labre caractéristique du TEP. D'ample répartition continentale, du golfe de Californie au Nord du Pérou, il est aussi présent dans toutes les îles océaniques. Les gros mâles développent une bosse frontale adipeuse proéminente.
••• **Spécimens récoltés**
Deux, au filet maillant, sur des fonds de 10 à 15 m (MNHN 2005-1849, -1850).

Stethojulis bandanensis **(Bleeker, 1851)**
Espèce indo-pacifique seulement présente dans les îles océaniques du TEP (à l'exception de Malpelo) et occasionnellement en Basse Californie.
••• **Spécimens récoltés**
Vingt-quatre, à la roténone sur le platier (MNHN 2005-1714, -1738, -1835).

Thalassoma grammaticum **Gilbert, 1890**
Une espèce endémique du TEP, répartie de la Basse Californie au Panama et dans les îles océaniques. Plusieurs individus ont été observés en plongée et un capturé sur le platier.

Thalassoma purpureum **(Forsskål, 1775)**
Cette espèce de large répartition indo-pacifique ne se trouve ailleurs dans le TEP qu'aux Galápagos et à Coco.
Spécimens récoltés
Huit, à la roténone sur le platier (MNHN 2005-1713, -1834).

Thalassoma robertsoni **Allen, 1995**
Cette girelle est endémique de Clipperton où elle est abondante par petits fonds.
••• **Spécimens récoltés**
Vingt-quatre, à la roténone sur le platier (MNHN 2005-1712, -1737, -1827, -1833).

Famille SCARIDAE
Poissons-perroquets

Scarus rubroviolaceus **Bleeker, 1847**
C'est la seule espèce de perroquet de l'île. D'origine indo-pacifique, il est rare sur l'ensemble de la partie continentale du TEP mais mieux représenté dans les îles océaniques. À Clipperton, nous l'avons observé communément en plongée.

Famille BLENNIIDAE
Blennies

Entomacrodus chiostictus **(Jordan & Gilbert, 1882)**
Cette petite blennie endémique du TEP se retrouve sur le continent du golfe de Californie au Panama et dans les autres îles océaniques à l'exception des Galápagos.
••• **Spécimens récoltés**
Sept, à la roténone sur le platier (MNHN 2005-1734, -1811).

Ophioblennius steindachneri **Jordan & Evermann, 1898**
La forme présente à Clipperton serait une sous-espèce endémique, *Ophioblennius steindachneri clippertonensis* Springer, 1962, de l'espèce communément répandue dans l'ensemble du TEP. Elle abonde par petits fonds à Clipperton.
••• **Spécimens récoltés**
Quarante-six, à la roténone sur le platier (MNHN 2005-1722, -1736, -1815, -1822, -1880).

Famille GOBIIDAE
Gobies

Bathygobius lineatus **(Jenyns, 1841)**
La forme présente à Clipperton serait une sous-espèce endémique, *Bathygobius lineatus arundelii* (Garman, 1899), de l'espèce présente aux Galápagos. Ce petit gobie abonde sur le platier.
••• **Spécimens récoltés**
Trente-huit, à la roténone sur le platier (MNHN 2005-1732, -1798, -1819, -1821).

Famille ZANCLIDAE
Porte-enseigne

Zanclus cornutus **(Linnaeus, 1758)**
Ce poisson de récif bien connu du public (Fig. 149) est généralement rencontré en paires. Caractéristique de l'Indo-Pacifique, il est aussi présent, mais jamais abondant, dans l'ensemble du TEP.
••• **Spécimens récoltés**
Un, au harpon (MNHN 2005-1830).

Famille ACANTHURIDAE
Poissons-chirurgiens

Acanthurus achilles **Shaw, 1803**
Une espèce du Pacifique centre-ouest qui n'est retrouvée dans le TEP qu'occasionnellement près de la pointe de Basse Californie et à Clipperton. Nous l'avons observé une seule fois en plongée.

Acanthurus guttatus **Forster, 1801**
Le chirurgien moucheté (Fig. 150) est une espèce indo-pacifique, qui n'avait jamais encore été signalée dans le TEP. Elle vit sur le platier récifal et dans les faibles profondeurs là où se brisent les vagues. C'est dans ce type de milieu que nous avons observé trois individus.
••• **Spécimens récoltés**
Un, capturé au harpon à 2 m de profondeur (MNHN 2005-1843).

Acanthurus nigricans **(Linnaeus, 1758)**
D'origine pacifique, ce poisson-chirurgien est relativement commun à Clipperton. Ailleurs dans le TEP, on le trouve occasionnellement à de rares locatités continentales, de la Basse Californie à la Colombie, et plus fréquemment dans les îles océaniques.
••• **Spécimens récoltés**
Cinq jeunes individus sur le platier à la roténone (MNHN 2005-1711, -1839, -1854) et un grand adulte (27,5 cm de LT) au harpon.

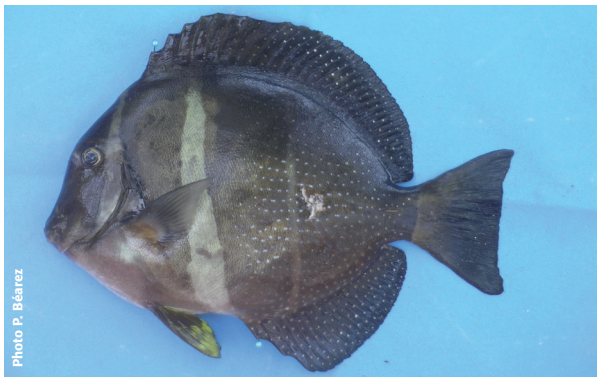


Figure 150 : *Acanthurus guttatus*.



Figure 151 : *Acanthurus triostegus*.

Acanthurus triostegus **(Linnaeus, 1758)**
Espèce de petite taille (Fig. 151), abondante à Clipperton à faible profondeur, dans les brisants et sur le platier. Elle est aussi une des rares espèces à avoir été vue dans le lagon, près du "rocher".
••• **Spécimens récoltés**
Quatre-vingt, sur le platier à la roténone (MNHN 2005-1709, -1710, -1807).

Ctenochaetus marginatus **(Valenciennes, 1835)**
Une assez grande espèce de poisson-chirurgien, abondante à Clipperton. Commune dans le Pacifique central, elle n'est présente dans le TEP que dans les îles océaniques (à l'exception de Malpelo) et quelques îles côtières du Panama et de Colombie.
••• **Spécimens récoltés**
Un jeune individu, à la roténone (MNHN 2005-1865) et 2 grands adultes (32,7 cm de LT) au harpon sur le platier.

Famille SCOMBRIDAE
Thons

Thunnus albacares **(Bonnaterre, 1788)**
L'albacore est un thon de répartition mondiale qui abonde à Clipperton, où des spécimens de près de 100 kg sont régulièrement capturés. Nous avons attrapé à la traîne un mâle qui pesait 30 kg pour une longueur à la fourche de 1,23 m.

Famille BOTHIDAE
Rombous

Bothus mancus **(Broussonet, 1782)**
Le rombou tropical est essentiellement indo-pacifique, mais ressemble fortement à l'espèce ouest-atlantique *Bothus lunatus* (Linnaeus, 1758). Sa présence dans le TEP est limitée aux îles océaniques, à l'exception de Malpelo. De grande taille pour le genre, il peut atteindre plus de 40 cm. Nous l'avons observé sur le platier sans pouvoir le capturer.

Famille BALISTIDAE
Balistes

Canthidermis maculata **(Bloch, 1786)**
Ce baliste pélagique et souvent océanique est de répartition circumglobale. Nous l'avons seulement observé à Clipperton.

Melichthys niger **(Bloch, 1786)**
Cette espèce circumtropicale est particulièrement abondante à Clipperton, où elle est souvent observée



Figure 152 : *Arothron meleagris*.

en bancs au-dessus du récif. Elle est aussi très présente sur le platier.

••• **Spécimens récoltés**

Trois, au filet maillant sur des fonds de 10 à 20 m (MNHN 2005-1837, -1847, -1858).

Sufflamen verres **(Gilbert & Starks, 1904)**

Ce baliste est endémique du TEP, qu'il colonise dans son ensemble, îles océaniques comprises. Il est peu abondant à Clipperton.

••• **Spécimens récoltés**

Un, à l'épuisette sur le platier (MNHN 2005-1846).

Famille MONACANTHIDAE
Poissons-limes

Cantherhines dumerilii **(Hollard, 1854)**

Une espèce à large répartition indo-pacifique. Dans le TEP, on la trouve du Mexique à la Colombie et dans l'ensemble des îles océaniques. Nous l'avons observée en de rares occasions en plongée.

Famille OSTRACIIDAE
Poissons-coffres

Ostracion meleagris **Shaw, 1796**

La forme présente à Clipperton serait une sous-espèce endémique, *Ostracion meleagris clippertonense*



Figure 153 : *Canthigaster punctatissima*.

Snodgrass & Heller, 1905, de l'espèce répandue dans l'Indo-Pacifique et l'ensemble du TEP. Elle est assez commune sur le platier de l'île.

••• **Spécimens récoltés**

Six, sur le platier à la roténone (MNHN 2005-1802, -1814, -1820, -1829).

Famille TETRAODONTIDAE
Poissons-globes

Arothron meleagris **(Lacepède, 1798)**

Le compère pintade (Fig.152), commun dans l'Indo-Pacifique, est aussi présent dans l'ensemble du TEP. On le trouve sous ses deux patrons de coloration, noir ponctué de blanc et xanthique. Il est commun à Clipperton, à faible profondeur, dans le récif.

••• **Spécimens récoltés**

Quatre, sur le platier, à la roténone (MNHN 2005-1715, -1716, -1840, -1845).

Canthigaster punctatissima **(Günther, 1870)**

Une petite espèce endémique du TEP, présente dans l'ensemble de la région. Elle vit sous les rebords coralliens ou rocheux (Fig. 153) à faible profondeur. Nous l'avons simplement observée en plongée.

ASPECTS BIOGÉOGRAPHIQUES

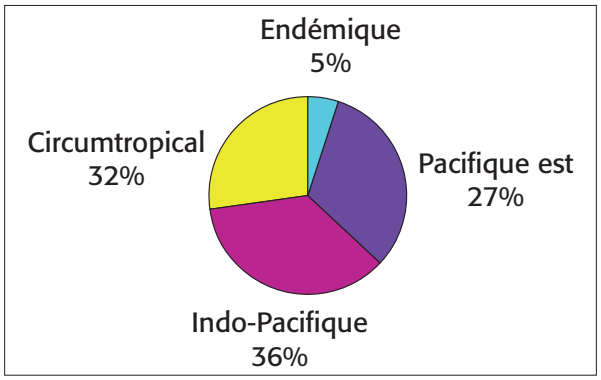


Figure 154 : origine biogéographique des poissons de Clipperton.
Biogeographic origin of Clipperton fishes.

Le TEP s'étend de la pointe de Basse Californie, au nord (± 25° N) jusqu'au golfe de Guayaquil, au sud (± 3° S) (Ekman 1953 ; Briggs 1961). À chaque extrême, se trouvent des zones de transition avec les régions biogéographiques voisines, d'influences subtropicales et qui s'étendent sur 4 à 5° de latitude. À l'ouest, la région est limitée et séparée du Pacifique central par la barrière du Pacifique est (EPB : *East Pacific Barrier*), qui constitue un espace océanique de 4 000 km sans terres émergées. La région biogéographique du TEP inclut cinq îles ou archipels océaniques qui sont, du nord au sud : Revillagigedo, Clipperton, Coco, Malpelo et les Galápagos.

Clipperton est donc rattaché au Pacifique oriental ; cependant, du point de vue biogéographique, sa faune ichtyologique consiste en un mélange d'espèces d'origines différentes, que l'on peut classer en quatre groupes :

- les espèces provenant du continent américain ;
- les espèces provenant du Pacifique centre-ouest ;
- les espèces circumtropicales ;
- les espèces endémiques.

Si on calcule la représentation de chaque groupe sur la base des 163 espèces actuellement recensées à Clipperton, on obtient une répartition relativement équilibrée des grandes origines avec un taux d'endémisme de 5 %, taux qui monte à 7 % si l'on ne tient pas compte des espèces circumtropicales (Fig. 154).
La position de Clipperton joue certainement un rôle favorable dans la dispersion des espèces, tant vers l'est que vers l'ouest. Ce rôle de tremplin (*stepping stone*) est peut-être mis en lumière par certaines observations récentes. En effet, Robertson et Allen ont observé en plongée, en 1994 et/ou 1997, pour la première fois à Clipperton, des nasons (Robertson *et al.* 2004), *Naso annulatus* (Quoy & Gaimard, 1825), *Naso hexacanthus* (Bleeker, 1855) et *Naso lituratus* (Forster, 1801), en petit nombre et en tailles similaires, alors que nous n'avons pas retrouvé ces espèces lors de notre passage. En revanche nous avons observé un petit groupe de chirurgiens, *Acanthurus guttatus*, pour la première fois. Il se pourrait donc que des larves d'espèces à longue durée de vie larvaire (telles qu'on en trouve chez les acanthuridés) arrivent occasionnellement jusqu'à Clipperton (dans ce cas, en provenance de l'ouest) et s'y développent. Bien sûr, le plus souvent, l'implantation durable échoue, pour de multiples raisons, mais ce phénomène pourrait tout de même avoir fonctionné à plusieurs reprises depuis l'émergence de l'île, il y a quelques millions d'années. Un suivi régulier de l'ichtyofaune de l'île, couplé à des études de génétique, pourrait sûrement apporter des informations intéressantes sur les flux migratoires et la propagation des espèces dans le TEP et particulièrement entre les diverses îles océaniques et le continent américain.

LES REQUINS DE CLIPPERTON

Rosenblatt & Wayne (1957) ont signalé la présence du requin à pointe blanche (*Carcharhinus albimarginatus*, sous le nom de *C. platyrhynchus*) à Clipperton, et pour la première fois celle du requin des Galapagos (*C. galapagensis*).
Selon les cartes de répartition publiées dans le guide FAO pour le TEP (Compagno *et al.* 1995), six espèces de requins seraient présentent dans les eaux de Clipperton (*C. albimarginatus*, *C. falciformis*, *C. longimanus*, *Prionace glauca*, *Isurus oxyrinchus* et *Rhincodon typus*). Dans le même guide, McEachran & Notarbartolo di Sciara (1995) mentionnent la présence de la raie léopard (*Aetobatus narinari*) et celle probable de plusieurs espèces de raies mantas (*Manta birostris*, *Mobula japanica, M. munkiana*, *M. thurstoni* et *M. tarapacana*).
Dans leur liste annotée des poissons de Clipperton, Allen & Robertson (1997) recensent cinq espèces de requins : *C. albimarginatus*, *C. falciformis*, *C. galapagensis*, *C. limbatus* et *Shyrna lewini*.
Au cours de notre présence sur l'atoll, seules trois espèces ont été capturées : *C. falciformis*, *C. albimarginatus* et *C. galapagensis*.
La capture de 29 spécimens de *C. albimarginatus*, de 774 à 1 342 mm LT, nous a permis d'établir une relation taille/poids pour cette espèce (Fig. 155). Dans la littérature, à ce jour, seulement deux références donnaient une telle relation (Tab. XXXIII).

Les témoignages des premiers explorateurs de l'atoll (Rossfelder 1976) et plus récemment des expéditions scientifiques américaines (1956 et 1958) ou de celle de l'équipe Cousteau (1980) rapportent la grande abondance des requins autour de Clipperton, abondance qui parfois rendait périlleux les débarquements ou les plongées.
Aujourd'hui, la situation est bien différente, comme l'avaient déjà noté les expéditions américaines de 1994 et 1997. Bien que nous n'ayons pu mener une étude quantitative sur les populations de requins au cours de notre séjour sur l'atoll, nos observations et celles qui nous ont été rapportées par les plongeurs et les pêcheurs sportifs indiquent que ces populations ont très fortement diminué dans les eaux de Clipperton.

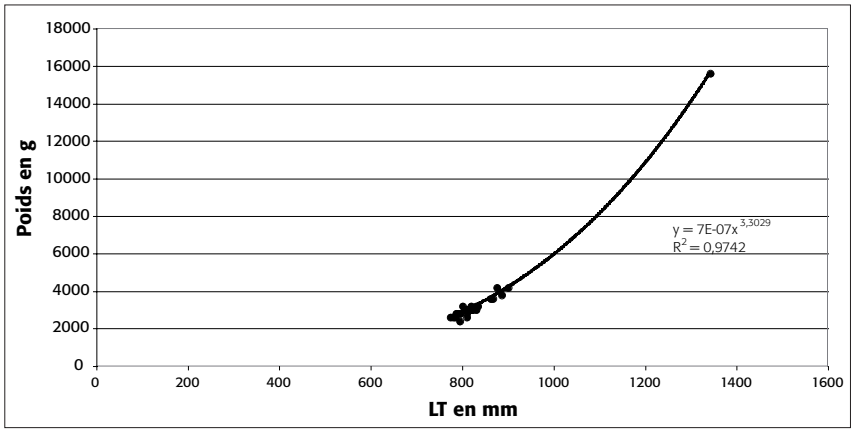


Figure 155 : relation taille/poids établie pour *Carcharhinus albimarginatus*.
Length/weight relationship obtained for C. albimarginatus.

Tableau XXXIII : relations taille/poids chez *Carcharhinus albimarginatus*. *Length/weight relationships for* C. albimarginatus

Source	Relation	a	b	Nombre	Gamme LT
Brouard & Grandperrin 1984	$P = a\ LPC^b$	1×10^{-4}	4,268	10	61-76 cm
Kulbicki *et al.* 2005	$P = a\ LPC^b$	$3{,}05 \times 10^{-3}$	3,243	?	?
Présente étude	$P = a\ TL^b$	7×10^{-7}	3,303	29	774-1342 cm
	$P = a\ LPC^b$	6×10^{-4}	3,215	29	774-1342 cm

La zone économique exclusive (ZEE) autour de Clipperton est riche en poissons pélagiques, notamment en thons. Goujon (1988) estimait que la production de ces eaux était de 15 000 à 20 000 tonnes de thons par an. Bien qu'il n'existe aucun accord de pêche commerciale (Goujon comm. pers.), les statistiques de l'IATTC (Inter-American Tropical Tuna Commission) indiquent des captures de thons et d'autres poissons dans la ZEE de Clipperton ; seuls quelques bateaux américains de pêche sportive se déclarent aux autorités françaises. La plupart des captures dans cette ZEE sont donc illégales. La zone est toujours fréquentée par des navires de pêche de divers pays sud-américains et asiatiques. Ainsi, lors de l'expédition, six grands thoniers senneurs mexicains sont venus au mouillage devant l'atoll. De même, les nombreux débris d'engins de pêche échoués sur le rivage témoignent d'une forte intensité de pêche autour de l'atoll.
Les espèces ciblées de ces pêcheries sont les thons, notamment le thon à nageoires jaunes (*yellowfin*), mais elles capturent aussi des espèces accessoires et notamment des requins.
En 2003, les statistiques de l'IATTC indiquent 1 100 tonnes de thons, mais seulement 9 tonnes de requins pris dans la zone des 50 nautiques autour de Clipperton. En 1994, ces statistiques indiquaient la prise de 442 tonnes de thons et 1 238 tonnes de requins, constituées de requins soyeux (947 tonnes, soit 76 %) et de requins-marteaux (237 tonnes, soit 19 %). Il y a donc eu une très forte exploitation des requins dans cette zone qui a conduit à la situation actuelle.

Bien que nous n'ayons pu mener une étude approfondie des populations de requins autour de l'atoll de Clipperton, nos observations montrent une forte diminution par rapport aux observations faites antérieurement. Une logistique plus lourde avec un navire adapté (de recherche ou de pêche) permettrait d'évaluer plus précisément l'état de ces populations.
À Clipperton, la biodiversité des requins et des raies est faible, seules quelques espèces, principalement pélagiques, ont été observées ou recensées. L'espèce la plus communément observée durant l'expédition dans la zone récifale était le requin à pointe blanche *C. albimarginatus*. L'analyse de nos captures suggère que Clipperton est un lieu de mise bas pour cette espèce ; en effet, nos prises étaient principalement constituées de femelles gestantes portant des embryons à terme ou presque, et de très jeunes individus ayant encore leur cicatrice ombilicale visible. Clipperton est aussi probablement un lieu de mise bas pour le requin soyeux *C. falciformis*. Les zones exactes restent cependant à définir.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient la fondation Total pour le financement de leur participation à l'expédition, F. Lo Preste, capitaine du *Royal Polaris*, et ses hôtes, notamment D. Berutlich, pour leur accueil à bord et la fourniture de plusieurs spécimens de requins, M. Goujon pour les données sur les pêches dans la zone économique de Clipperton, l'équipage du *Rara Avis* et les plongeurs pour leurs observations, et tout particulièrement L. Charpy, A. Couté, C. de Eguilior, M. Foulquié et B. Garibald.

Bibliographie

ALLEN G.-R. & ROBERTSON D.-R. 1997. – An annotated checklist of the fishes of Clipperton Atoll, tropical eastern Pacific. *Revista de Biología Tropical* 45(2) : 813-843.

BRIGGS J.-C. 1961. – The East Pacific barrier and the distribution of marine shore fishes. *Evolution* 15(4) : 545-554.

BROUARD F. & GRANDPERRIN R. 1984. – *Les poissons de la pente récifale externe à Vanuatu*. Mission ORSTOM de Port-Vila, Vanuatu, 131 p. (Notes et Documents d'Océanographie ; 11).

BUSSING W.-A. & LOPEZ M.-I. 2005. – Peces de Isla del Coco y peces arrecifales de la costa pacífica de América Central meridional / Fishes of Cocos Island and reef fishes of the pacific coast of lower Central America. *Revista de Biología Tropical* 53 (Suppl. 2) : 1-192.

COMPAGNO L.-J.-V. 2005. – Checklist of Chondrichthyes *in* HAAMLETT W.-C. (Ed.), *Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras*. Science Publishers, Enfield, New Hampshire : 503-547.

COMPAGNO L.-J.-V., KRUPP F. & SCHNEIDER W. 1995. – Tiburones, *in* FISCHER W., KRUPP F., SCHNEIDER W., SOMMER C., CARPENTER K.-E. & NIEM V.-H. (Eds), *Guida FAO para la identification de especies para los fines de la pesca. Pacifico centro-oriental. Volumen II. Vertebrados. Parte 1*. FAO, Rome : 647-743.

EHRHARDT J.-P. & PLESSIS Y. 1972. – Aperçu de la faune ichtyologique de Clipperton, *in* COLLECTIF, *Actes du 97e Congrès national des sociétés savantes, Nantes, mars 1972, section Sciences*. Tome III : 757-769.

EKMAN S. 1953. – *Zoogeography of the Sea*. Sidgwick & Jackson, London, 417 p.

ESCHMEYER W. 2006. – *The catalog of fishes on-line*. http://www.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatsearch.html. (consulté en décembre 2006).

GOUJON M. 1988. – *Les ressources thonières de Clipperton. Analyse et réflexions*. Mémoire DDA , ENSA Rennes, Rennes, France, 69 p.

JIMÉNEZ-PRADO P. & BÉAREZ P. 2004. – *Peces marinos del Ecuador continental/ Marine fishes of continental Ecuador*. SIMBIOE/NAZCA/IFEA, Quito, T. 1 : 130 p. ; T. 2 : 401 p.

KULBICKI M., GUILLEMOT N. & AMAND M. 2005. – A general approach to length-weight relationships for New Caledonian lagoon fishes. *Cybium* 29(3) : 235-252.

LIMBAUGH C. 1963. – Field notes on sharks, *in* GILBERT P.-W. (Ed.), *Sharks and survival*. D.C. Heath and Co., Boston : 63-94.

McEACHRAN J.-D. & NOTARBARTOLO DI SCIARA G. 1995. – Peces Batoideos, *in* FISCHER W., KRUPP F., SCHNEIDER W., SOMMER C., CARPENTER K.-E. & NIEM V.-H. (Eds), *Guida FAO para la identification de especies para los fines de la pesca. Pacifico centro-oriental. Volumen II. Vertebrados. Parte 1*. FAO, Rome : 746-792.

NELSON J.-S. 2006. – *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey, 601 p.

ROBERTSON D.-R. & ALLEN G.-R. 2002. – *Shorefishes of the tropical eastern Pacific : an information system*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama, CD-ROM.

ROBERTSON D.-R., GROVE J.-S. & MCCOSKER J.-E. 2004. – Tropical transpacific shore fishes. *Pacific Science* 58(4) : 507-565.

ROSENBLATT R.-H. & WAYNE J.-B. 1957. – A review of the eastern Pacific sharks of the genus *Carcharhinus*, with redescription of *C. malpeloensis* (Fowler) and California records of *C. remotus* (Duméril). *California Fish & Game* 44(2) : 137- 159.

ROSSFELDER A. 1976. – *Clipperton, l'île tragique*. Albin Michel, Paris, 271 p.

RUBIO E.-A., SUAREZ A., ESTUPIÑAN F., HENAO W. & VARGAS B. 1992. – Los recursos ictiológicos de la Isla Malpelo (Colombia) I. Una revisión de su conocimiento y nuevos reportes para la ictiofauna de la isla, *in*, *Memorias del VIII Seminario Nacional de Ciencias y Tecnologías del Mar. Santa Marta, 26-30 octobre 1992*. Comisión Colombiana de Oceanografía, Bogota : 642-658.

SACHET M.-H. 1962. – Monographie physique et biologique de l'île de Clipperton. *Annales de l'Institut océanograhique* 40(1), 107 p.

SCHMITT W.-L. & SCHULTZ L.-P. 1940. – List of the fishes taken on the Presidential Cruise of 1938. *Smithsonian Miscellaneous Collection* 98(25) : 1-10.

SNODGRASS R.-E. & HELLER E. 1905. – Papers from the Hopkins-Stanford Galapagos Expedition, 1898-99. XVII. Shore fishes of the Revillagigedo, Clipperton, Cocos and Galapagos Islands. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 6 : 333-427.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les coraux

Jean-François Flot, Mehdi Adjeroud

Résumé

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

Abstract

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

INTRODUCTION

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

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



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

LES CORAUX : DÉFINITIONS ET APERÇU HISTORIQUE

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

Dès la première édition du *Systema naturae* (1735), Linné plaçait les "orties de mer", autrement dit les anémones, dans le groupe vaste et hétérogène des zoophytes. Dans les éditions ultérieures, les coraux étaient rangés parmi les lithophytes et appartenaient pour la plupart au genre *Madrepora* (d'où le terme "madréporaires" qui les désigne encore aujourd'hui). Au cours du siècle suivant, de nombreux auteurs (notamment Pallas 1766 ; Forskål 1775 ; Ellis & Solander 1786 ; Esper 1794-1806 ; Lamarck 1816 ; Ehrenberg 1834) décrivirent de nouvelles espèces d'anthozoaires et créèrent de nouveaux genres. Ainsi Lamarck dans son *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres* (1816) distingue-t-il 18 genres de "polypiers lamellifères". Il faudra cependant attendre les travaux de Dana (1846) aux États-Unis, puis ceux de Milne Edwards (1857-1860) en France pour que la classification actuelle des coraux voie le jour, au moins dans ses grandes lignes. Cette classification apparaît dans sa forme la plus aboutie dans les monographies de Vaughan & Wells (1943) puis de Wells (1956). Une révision récente (Veron & Stafford-Smith 2000) distingue 800 espèces de coraux tropicaux, repartis en 110 genres et 18 familles.

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

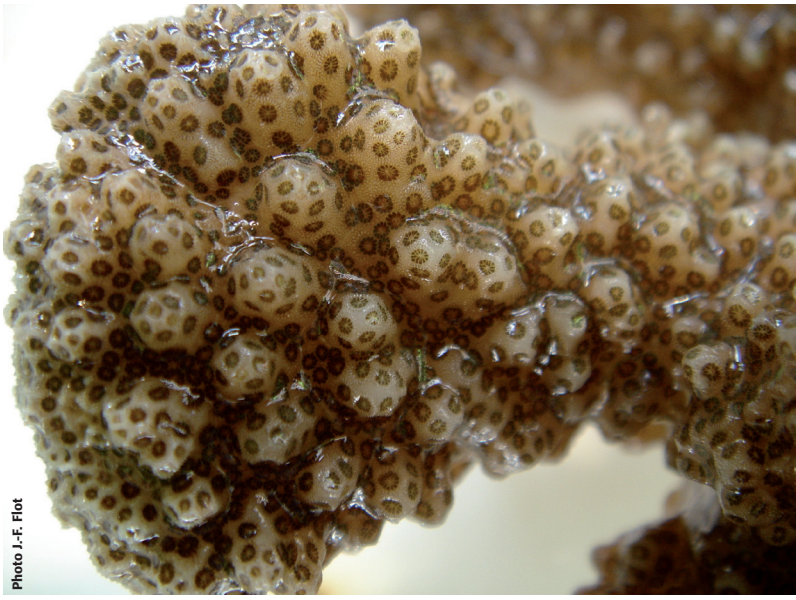


Figure 158 : photographie d'un échantillon de corail du genre *Pocillopora* ramené à l'air libre lors de l'expédition. Les tentacules sont rétractés et forment de petits cercles colorés entourant la bouche de chaque polype (diamètre d'un polype : environ 2 mm).
Photograph of a Pocillopora *coral sample that was brought back to the surface during the expedition. Tentacles are retracted and form small colored circles surrounding the mouth of each polyp (polyp diameter: about 2 mm).*

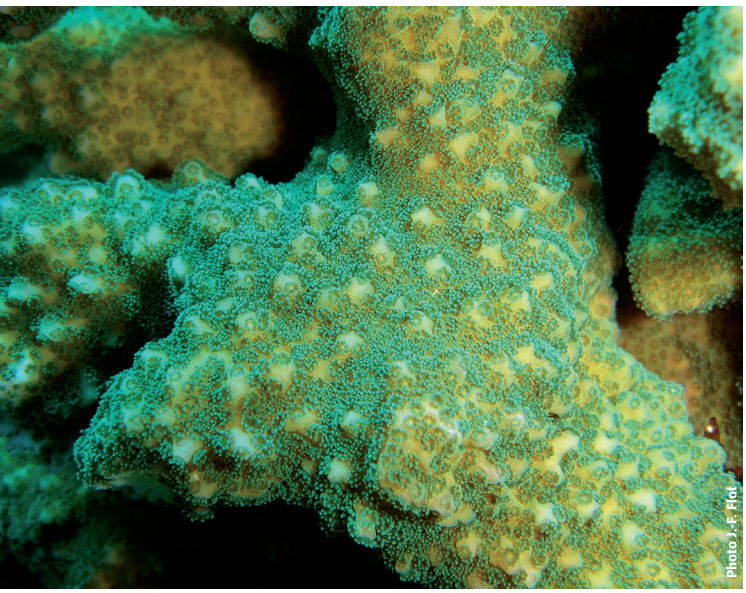


Figure 157 : photographie sous-marine d'un corail du genre *Pocillopora*, prise à 10 m de profondeur sur le récif de Clipperton et montrant les tentacules déployés.
Underwater photograph of a coral belonging to the genus Pocillopora, *taken at a depth of 10 m on the reef of Clipperton and showing its tentacles extended.*



Figure 159 : photographie d'une colonie de *Tubastrea coccinea* prise à Clipperton par 35 m de profondeur, montrant les polypes aux tentacules rétractés (diamètre d'un polype : environ 2 cm).
Photograph of a Tubastrea coccinea *colony taken at Clipperton at 35 m depth, showing the polyps with retracted tentacles (polyp diameter: about 2 cm).*

SYSTÉMATIQUE DES CORAUX DE CLIPPERTON

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

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

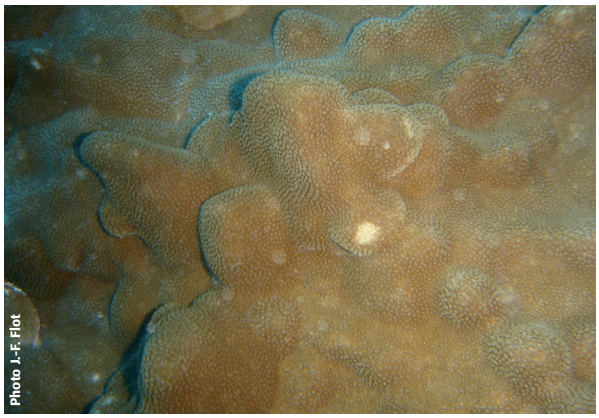


Figure 160 : photographie d'une colonie corallienne du genre *Porites* (Clipperton, profondeur 28 m).
Photograph of a coral colony belonging to the genus Porites *(Clipperton, 28 m depth).*

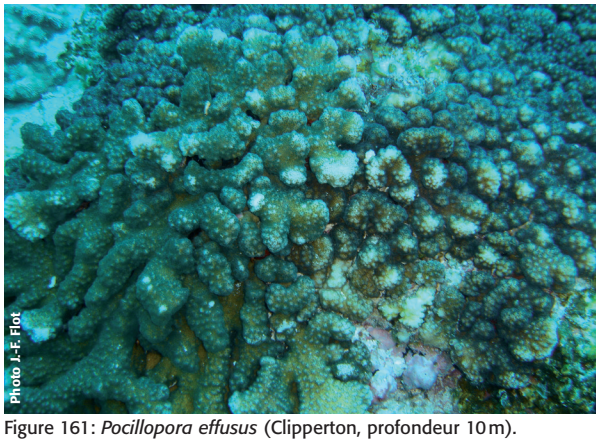


Figure 161 : *Pocillopora effusus* (Clipperton, profondeur 10 m).
Pocillopora effusus *(Clipperton, 10 m depth).*



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



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

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



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

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

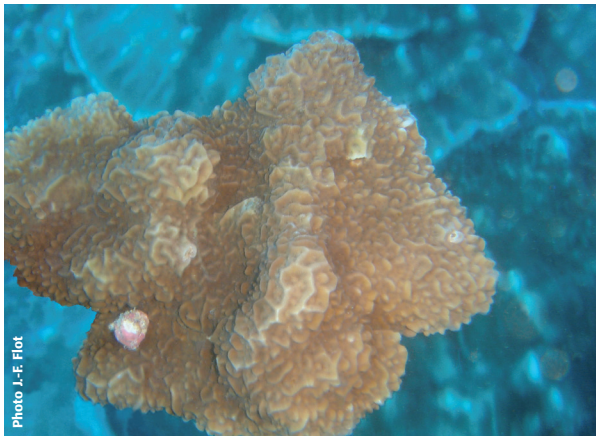


Figure 165 : colonie mobile de *Pavona varians* (Clipperton, profondeur 18 m).
Mobile colony (corallith) of Pavona varians *(Clipperton, 18 m depth)*.

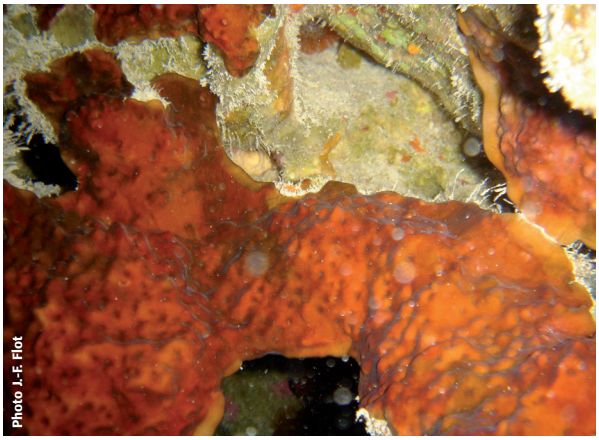


Figure 166 : *Leptoseris scabra* (Clipperton, profondeur 29 m).
Leptoseris scabra *(Clipperton, 29 m depth)*.

ces "coraux qui roulent", appelés *coralliths* en anglais (Glynn 1974; Pichon 1974; Scoffin *et al.* 1985; Lewis 1989; Dullo & Hecht 1990; Riegl *et al.* 1996; Rodríguez-Martínez & Jordán-Dahlgren 1999) se sont révélés particulièrement abondants à Clipperton.
En plus des espèces précédemment citées, des traces de coraux fossiles indiquent que la biodiversité corallienne de Clipperton a varié au cours du temps. Ainsi un fragment squelettique érodé appartenant au genre *Balanophyllia* a-t-il été trouvé par 650 m de profondeur au large de l'atoll (Carricart-Ganivet & Reyes-Bonilla 1999). Du fait de l'isolement important de Clipperton, il se pourrait que certaines espèces rarement observées telles que *Pavona gigantea* ou *Psammocora superficialis* n'y soient présentes que par intermittence, au gré d'événements de colonisation ou d'extinction dépendant du hasard et des changements climatiques affectant les courants marins. Des restes de squelettes de coraux sont également présents dans le lagon (voir chapitre "Évolution holocène, diagenèse carbonatée et sédimentation phosphatée"). Du temps où le lagon était ouvert sur l'océan, il est possible que cet habitat, très différent des pentes coralliennes extérieures, ait été colonisé par des espèces distinctes de celles rencontrées aujourd'hui à Clipperton.

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

STRUCTURE ET RÉPARTITION SPATIALE DES ASSEMBLAGES D'ESPÈCES

Les coraux sont rarement distribués aléatoirement au sein des récifs (Done 1983; Adjeroud 1997) et les assemblages d'espèces se caractérisent généralement par une forte structuration spatiale, gouvernée par une variété de facteurs physiques et biologiques d'intensité variable et qui interagissent à différentes échelles spatio-temporelles (Quinn & Dunham 1983; Karlson & Hurd 1993; Karlson *et al.* 2004). Parmi ces facteurs, deux catégories sont distinguées:
• les facteurs extrinsèques, comprenant les facteurs abiotiques (substrat, hydrodynamisme, hydrologie, etc.), les interactions biologiques (prédation, compétition spatiale, etc.) et les perturbations de grandes ampleurs, qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique;
• les facteurs intrinsèques, relatifs aux traits d'histoire de vie des espèces, comme les stratégies reproductives, les capacités de dispersion larvaire et les processus de recrutement.

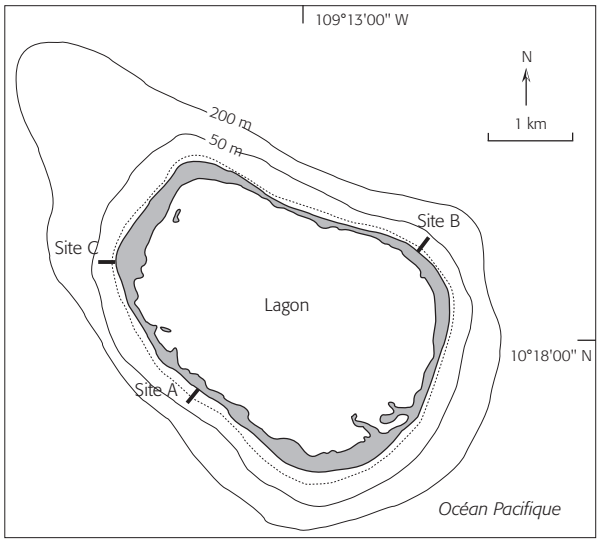


Figure 167: localisation des trois sites d'étude (A, B et C) mis en place sur la pente externe de l'atoll de Clipperton.
Localization of the three study sites (A, B and C) set up on the outer reef slope of the atoll of Clipperton.

Dans le cadre de notre étude sur les communautés coralliennes de Clipperton, l'objectif a été de caractériser l'hétérogénéité spatiale à plusieurs échelles (entre sites différemment exposés, et selon un gradient de profondeur), et de mettre en évidence les schémas de zonation des assemblages d'espèces. Neuf stations d'étude (Fig. 167) ont été réparties sur la pente externe autour de l'atoll, en trois sites (A, B et C) différemment exposés aux houles dominantes, et à trois profondeurs (6, 12 et 18 m) présentant un gradient de lumière et d'hydrodynamisme. À chaque station, les colonies coralliennes ont été identifiées au niveau générique et comptées à l'intérieur de trois transects couloirs, larges de 1 m et longs de 10 m, parallèles entre eux et à la ligne de rivage. En complément, les pourcentages de recouvrement des genres ont été obtenus en notant systématiquement les colonies présentes à l'aplomb de cent points marqués tous les 25 cm le long de trois transects de 25 m de longueur.
La richesse générique varie d'un site et d'une station à l'autre: trois à quatre genres sont recensés par station. Tandis que les genres *Pavona* et *Porites* sont observés aux neuf stations, *Pocillopora* est absent à l'une d'elles et *Leptoseris* n'a été observé qu'aux stations situées à 18 m de profondeur (Fig. 168).

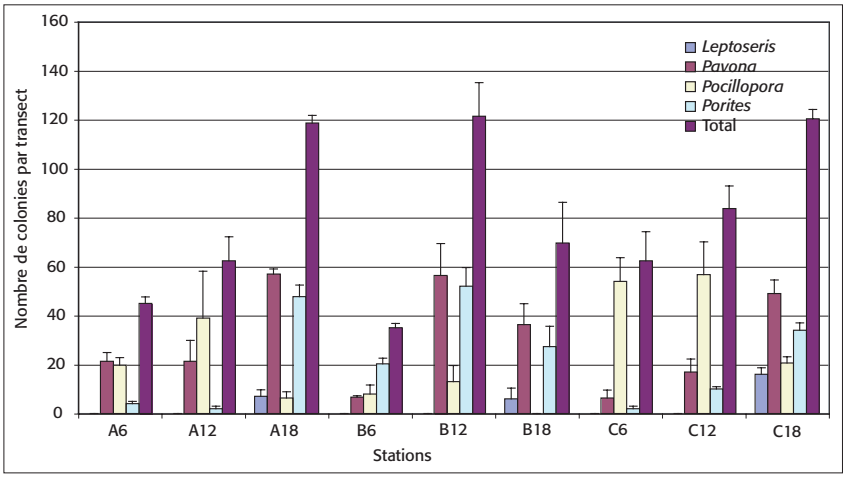


Figure 168 : abondance des principaux genres aux neuf stations d'étude établies autour de Clipperton. Les barres d'erreur représentent les écarts-types.
Abondance of the main genera at the nine study stations set up around Clipperton. Error bars represent standard deviations.

Pavona, *Pocillopora* et *Porites* sont les genres les plus abondants (jusqu'à 5,7 colonies par mètre carré), alors que *Leptoseris* est largement moins représenté (moins de 1,6 colonies par mètre carré).
L'abondance des colonies (tous genres confondus) est comprise entre 3,5 et 12,1 colonies par mètre carré. Sur les sites A et C l'abondance des colonies augmente avec la profondeur. En revanche, sur le site B, les valeurs maximales d'abondance sont enregistrées à 12 m de profondeur. Mais sur les trois sites, les abondances sont nettement inférieures aux faibles profondeurs.
Ce schéma de répartition spatiale (abondances minimales à 6 m de profondeur, et maximales à 12 ou 18 m selon les sites) se retrouve pour les genres *Pavona* et *Porites*. En revanche, sur chacun des trois sites d'étude, *Pocillopora* se distingue par des abondances plus élevées aux stations de 6 et 12 m de profondeur qu'aux stations de 18 m où les abondances sont nettement inférieures, voire nulles, comme au site B.
Les pourcentages de recouvrement du substrat en corail vivant (tous genres confondus), en fonction des variations bathymétriques sont sensiblement contrastés entre les trois sites d'étude (Fig. 169). À chaque site, les valeurs maximales sont enregistrées à 18 m (sites A et C) ou 12 m (site B) de profondeur, et les plus faibles valeurs à 6 m (sites B et C) ou 12 m (site A). Le genre *Porites* présente les plus forts recouvrements (jusqu'à 69,3 %), *Pavona* et *Pocillopora* occupent des surfaces relativement importantes, souvent supérieures à 10 %. En revanche, *Leptoseris* ne représente qu'une très faible proportion du recouvrement corallien (moins de 1 % à une seule des neuf stations). Les recouvrements en *Porites* et *Pavona* sont généralement plus importants à 12 et 18 m de profondeur qu'à 6 m ; à l'inverse, les colonies de *Pocillopora* occupent des surfaces plus importantes à 6 et 12 m de profondeur.
Dans la partie supérieure de la pente externe récifale (moins de 30 m de profondeur), nos relevés quantitatifs indiquent que les coraux les plus fréquents sont *Porites*, *Pocillopora* et *Pavona*. À des profondeurs plus importantes (de 30 à 60 m), des observations qualitatives montrent que les espèces *Pavona varians*, *Tubastrea coccinea* et *Leptoseris scabra* dominent les assemblages. Quant aux coraux du genre *Astrangia*, on les rencontre dans des environnements cryptiques et peu visibles tels que sous les rebords de colonies massives de coraux des genres *Porites* et *Pavona*.
Ainsi, nos résultats mettent en évidence une forte hétérogénéité spatiale des assemblages coralliens à l'échelle de l'atoll. La répartition des différents genres de coraux, et par conséquent leur abondance et leur recouvrement, varient significativement avec la profondeur et selon les différents sites. Les schémas de répartition spatiale des trois principaux genres (*Pavona*, *Pocillopora*, *Porites*) sont distincts, et traduisent probablement des traits d'histoire de vie et des préférences écologiques caractéristiques.

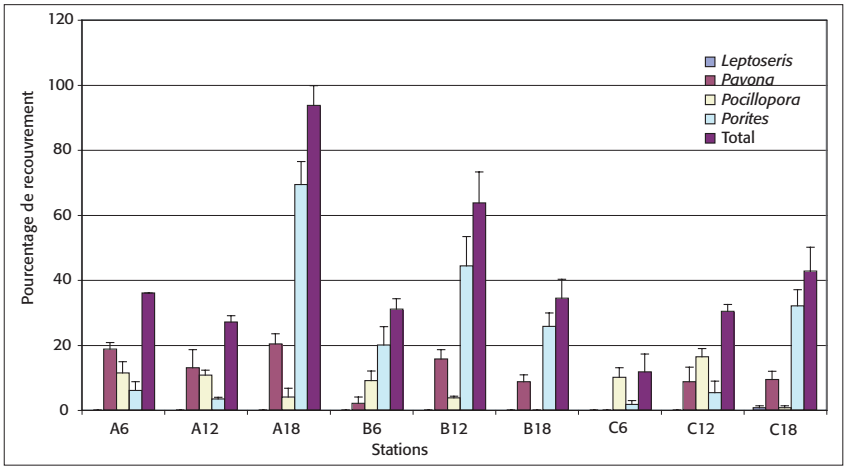


Figure 169 : pourcentages de recouvrement des principaux genres aux neuf stations d'étude établies autour de Clipperton. Les barres d'erreur représentent les écarts-types.
Percentages of cover for the main genera at the nine study stations set up around Clipperton. Error bars represent standard deviations.

CONCLUSIONS

Les travaux antérieurs (Durham & Barnard 1952 ; Hertlein & Emerson 1957 ; Glynn *et al.* 1996 ; Carricart-Ganivet & Reyes-Bonilla 1999 ; Reyes Bonilla & Carricart-Ganivet 2000) et les résultats de nos prospections de 2005 ont permis de mieux connaître les coraux de Clipperton, et de dégager

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

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

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

Tableau XXXIV : liste des espèces de coraux signalées à ce jour à Clipperton.
† espèces très rares ou ne se trouvant plus à Clipperton à l'heure actuelle. * coraux n'hébergeant pas de zooxanthelles dans leurs tissus
[1](Durham & Barnard, 1952), [2](Hertlein & Emerson, 1957), [3](Glynn, Veron & Wellington, 1996), [4](Carricart-Ganivet & Reyes-Bonilla, 1999), [5](Reyes Bonilla & Carricart-Ganivet, 2000), [6](nos observations).
List of the coral species reported to date at Clipperton.
† species that are either very rare or are no longer found at Clipperton.
** corals that do not host zooxanthellae in their tissues*
[1](Durham & Barnard, 1952), [2](Hertlein & Emerson, 1957), [3](Glynn, Veron & Wellington, 1996), [4](Carricart-Ganivet & Reyes-Bonilla, 1999), [5](Reyes Bonilla & Carricart-Ganivet, 2000), [6](our observations).

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

REMERCIEMENTS

Un grand merci à J.-L. Étienne et à Septième Continent pour avoir organisé cette expédition et financé la participation de l'un d'entre nous (J.-F. Flot). La participation de M. Adjeroud a, quant à elle, reçu le soutien financier du WWF-France. Nos remerciements vont également à toute l'équipe de l'expédition ainsi qu'à l'équipage du *Rara Avis*, voilier de l'association du père Jaouen, qui nous a amenés sur l'île.

Bibliographie

ADJEROUD M. 1997. – Factors influencing spatial patterns on coral reefs around Moorea, French Polynesia. *Marine Ecology Progress Series* 159 : 105-119.

ALIBERT C.-A. & MCCULLOCH M.-T. 1997. – Strontium/calcium ratios in modern *Porites* corals from the Great Barrier Reef as a proxy for sea surface temperature: Calibration of the thermometer and monitoring of ENSO. *Paleoceanography* 12(3) : 345-364.

CARRICART-GANIVET J.-P. & REYES-BONILLA H. 1999. – New and previous records of scleractinian corals from Clipperton Atoll, eastern Pacific. *Pacific Science* 53(4) : 370-375.

CORTÉS J. 1997. – Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs,* 16 supplement : S39-S46.

CUIF J.-P., LECOINTRE G., PERRIN C., TILLIER A. & TILLIER S. 2003. – Patterns of septal biomineralization in Scleractinia compared with their 28S rRNA phylogeny: a dual approach for a new taxonomic framework. *Zoologica Scripta* 32(5) : 459-473.

DANA J.-D. 1846. – *United States Exploring Expedition. Vol. VII. Zoophytes*. C. Sherman, Philadelphia, 740 p.

DANA T.-F. 1975. – Development of contemporary Eastern Pacific coral reefs. *Marine Biology* 33(4) : 355-374.

DONE T.-J. 1983. – Coral zonation: its nature and significance, *in* BARNES D.-J. (Ed.), *Perspectives on coral reefs*. Brian Clouston, Manuka : 107-147.

DULLO W.-C. & HECHT C. 1990. – Corallith growth on submarine alluvian fans. *Senckenbergiana Maritima* 21(1) : 77-86.

DURHAM J.-W. & BARNARD J.-L. 1952. – Stony corals of the eastern Pacific collected by the *Velero III* and *Velero IV*. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 16 : 1-110.

EHRENBERG C.-G. 1834. – *Die Corallenthiere des Rothen Meeres physiologisch untersucht und systematisch verzeichnet*. Gedruckt in der Druckerei der Königlichen Akademie der Wissenschaften, Berlin, 156 p.

ELLIS J. & SOLANDER D. 1786. – *The natural history of many curious and uncommon zoophytes, collected from various parts of the globe*. White & Son, London, 208 p.

ESPER E.J.C. 1794-1806. – *Fortsetzungen der Pflanzenthiere in Abbildungen nach der Natur mit Farben erleuchtet nebst Beschreibungen*. Raspische Buchhandlung, Nürnberg, 533 p.

FLOT J.-F. 2007. – *Vers une taxonomie moléculaire des coraux du genre* Pocillopora. Thèse de doctorat du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France,154 p.

FORSKÅL P. 1775. – *Descriptiones animalium, avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere orientale observavit*. Mölleriaulae Typographi, Hauniae, 164 p.

FUKAMI H., BUDD A.-F., PAULAY G., SOLÉ-CAVA A., CHEN C.-A., IWAO K. & KNOWLTON N. 2004. – Conventional taxonomy obscures deep divergence between Pacific and Atlantic corals. *Nature* 427 : 832-835.

GAGAN M.-K., CHIVAS A.-R. & ISDALE P.-J. 1994. – High-resolution isotopic records from corals using ocean temperature and mass-spawning chronometers. *Earth and Planetary Science Letters* 121(3-4) : 549-558.

GLYNN P.-W. 1974. – Rolling stones among the scleractinian: mobile corallith communities in the Gulf of Panama, *in* CAMERON A.-M., CAMBELL B.-M., CRIBB A.-B., ENDEAN R., JELL J.-S., JONES O.-A. , MATHER P. & TALBOT F.-H. (Eds), *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium. Vol. 2*. The Great Barrier Reef Committee, Brisbane, Australia : 183-200.

GLYNN P.-W., STEWART R.-H. & MCCOSKER J.-E. 1972. – Pacific coral reefs of Panamá: Structure, distribution and predators. *International Journal of Earth Sciences* 61(2) : 483-519.

GLYNN P.-W., VERON J.-E. & WELLINGTON G.-M. 1996. – Clipperton Atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs* 15(2) : 71-99.

HARRIOTT V.-J. & BANKS S.-A. 2002. – Latitudinal variation in coral communities in eastern Australia: a qualitative biophysical model of factors regulating coral reefs. *Coral Reefs* 21(1) : 83-94.

HERTLEIN L.-G. & EMERSON W.-K. 1957. – Additional notes on the invertebrate fauna of Clipperton Island. *American Museum novitates* 1859 : 1-9.

HEYWARD A.-J. & COLLINS J.-D. 1985. – Fragmentation in *Montipora ramosa*: the genet and ramet concept applied to a reef coral. *Coral Reefs* 4(1) : 35-40.

JACKSON J.-B.-C. & COATES A.-G. 1986. – Life cycles and evolution of clonal (modular) animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 313(1159) : 7-22.

KARLSON R.-H. & HURD L.-E. 1993. – Disturbance, coral reef communities, and changing ecological paradigms. *Coral Reefs* 12(3) : 117-125.

KARLSON R.-H., CORNELL H.-V. & HUGHES T.-P. 2004. – Coral communities are regionally enriched along an oceanic biodiversity gradient. *Nature* 429(6994) : 867-870.

LAMARCK J.-B. D. M. D. 1816. – *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zoologie. Tome second*. Verdière, Paris, 568 p.

LEWIS J.-B. 1989. – Spherical growth in the Caribbean coral *Siderastrea radians* (Pallas) and its survival in disturbed habitats. *Coral Reefs* 7(4) : 161-167.

LINNÉ C. 1735. – *Systema naturæ, sive regna tria naturæ systematice proposita per classes, ordines, genera, & species*. Theodore Haak, Lugduni Batavorum (Leiden), 11 p.

LINSLEY B.-K., MESSIER R.-G. & DUNBAR R.-B. 1999. – Assessing between-colony oxygen isotope variability in the coral *Porites lobata* at Clipperton Atoll. *Coral Reefs* 18(1) : 13-27.

LIRMAN D. 2000. – Fragmentation in the branching coral *Acropora palmata* (Lamarck): growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 251(1) : 41-57.

MEROZ E., BRICKNER I., LOYA Y., PERETZMAN-SHEMER A. & ILAN M. 2002. – The effect of gravity on coral morphology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269 : 717-720.

MILNE EDWARDS H. 1857-1860. – *Histoire naturelle des coralliaires ou polypes proprement dits*. Roret, Paris, 1 519 p.

PALLAS P.-S. 1766. – *Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones cum selectis auctorum synonymis*. Hagæ (F. Varrentrapp), 451 p.

PICHON M. 1974. – Free living scleractinian coral communities in the coral reefs of Madagascar, *in* CAMERON A.-M., CAMBELL B.-M., CRIBB A.-B., ENDEAN R., JELL J.-S., JONES O.-A, MATHER P. & TALBOT F.-H. (Eds), *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium. Vol. 2*. The Great Barrier Reef Committee, Brisbane, Australia : 173-182.

PICHON M. 1985. – Scleractinia, *in* DELESALLE B., GALZIN R & SALVAT B. (Eds), *Proceedings of The Fifth International Coral Reef Congress. Tahiti, 27 May -1 June 1985*. Vol. 1: 399-403.

QUINN J.-F. & DUNHAM A.-E. 1983. – On hypothesis testing in ecology and evolution. *The American Naturalist* 122(5) : 602-617.

RANDALL R.-H. 1976. – Some problems in reef coral taxonomy. *Micronesica* 15(1) : 151-156.

REYES BONILLA H. & CARRICART-GANIVET J.-P. 2000. – *Porites arnaudi*, a new species of stony coral (Anthozoa: Scleractinia: Poritidae) from oceanic islands of the eastern Pacific Ocean. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 113 : 561-571.

RIEGL B., PILLER W.-E. & RASSER M. 1996. – Rolling stones: First report of a free living *Acropora anthocercis* (Brook) from the Red Sea. *Coral Reefs* 15(3) : 149-150.

RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ R.-E. & JORDÁN-DAHLGREN E. 1999. – Epibiotic and free-living *Porites astreoides*. *Coral Reefs* 18(2) : 159-161.

ROMANO S.-L. & CAIRNS S.-D. 2000. – Molecular phylogenetic hypotheses for the evolution of scleractinian corals. *Bulletin of Marine Science* 67(3) : 1 043-1 068.

ROMANO S.-L. & PALUMBI S.-R. 1996. – Evolution of scleractinian corals inferred from molecular systematics. *Science* 271(5249) : 640-642.

SACHET M.-H. 1962. – Geography and land ecology of Clipperton Island. *Atoll Research Bulletin* 86 : 1-115.

SALVAT B., ADJEROUD M. & CHARPY L. 2008. – Les récifs coralliens de Clipperton. *Revue d'Ecologie* 63 : 179-187.

SCOFFIN T.-P., STODDART D.-R., TUDHOPE A.-W. & WOODROFFE C. 1985. – Rhodoliths and coralliths of Muri Lagoon, Rarotonga, Cook Islands. *Coral Reefs* 4(2) : 71-80.

VAUGHAN T.-W. & WELLS J.-W. 1943. – Revision of the sub-orders, families and genera of the Scleractinia. *Geological Society of America Special Paper* 44 : 1-363.

VERON J. & STAFFORD-SMITH M. 2000. – *Corals of the world*. 3 Vols. Australian Institute of Marine Science, Townsville, 1 382 p.

WELLS J.-W. 1956. – Scleractinia, *in* MOORE R.-C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence : 328-444.

YONGE C.-M. 1968. – Review lecture: Living corals. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 169(1017) : 329-344.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les crustacés

décapodes et stomatopodes, inventaire, écologie et zoogéographie

Joseph Poupin, Jean-Marie Bouchard, Laurent Albenga, Régis Cleva, Margarita Hermoso-Salazar, Vivianne Solís-Weiss

Résumé

Les crustacés décapodes et stomatopodes de l'atoll de Clipperton ont été échantillonnés au cours d'une mission scientifique pluridisciplinaire, réalisée de décembre 2004 à avril 2005, avec la prospection de la zone terrestre, des sorties dans la zone intertidale à marée basse, et des plongées sur le récif externe jusqu'à 55 m. À partir de ces nouvelles récoltes, déposées au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et à l'*Universidad Nacional Autónoma de México*, 95 espèces sont maintenant signalées de l'atoll, soit une augmentation de 52 % par rapport au précédent bilan. La plupart des espèces (68 %) ont été récoltées sur le récif externe, entre 16-25 m, et en zone intertidale (31 %). Une seule espèce est strictement terrestre, le crabe *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860, avec une population estimée à plus d'un million d'individus. Lorsque les espèces de profondeur (>60 m) et les espèces pélagiques seront échantillonnées, le nombre total des crustacés de Clipperton pourrait atteindre 190 espèces. La biodiversité de Clipperton est environ trois fois plus faible que celle des Galápagos et six fois plus faible que celle de Polynésie française. Ce résultat est attribué à l'isolement de l'atoll, à la réduction des biotopes et à l'absence d'un lagon salé. Au sein des îles océaniques du Pacifique est, Clipperton est l'île qui a le plus d'affinité faunistique avec la région Indo-ouest Pacifique, avec 44 % des espèces originaires de cette région. Un processus de spéciation récent est décelé à Clipperton, avec un taux d'endémisme estimé à 6-10 %.

Abstract

The Decapoda and Stomatopoda (Crustacea) have been sampled at Clipperton atoll during a multidisciplinary survey conducted from December 2004 to April 2005. Investigations included: the terrestrial area; the intertidal zone, at low tide; and scuba diving on the outer reef, down to 55 m. The collections are deposited at the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, and the Universidad Nacional Autónoma de México. *Ninety-five species are now recorded from the atoll, an increase of 52 % compared to the previous inventory. Most of the species (68 %) were collected on the outer reef, between 16-25 m and in the intertidal area (31 %). Only one species is strictly terrestrial, the land crab* Gecarcinus planatus *Stimpson, 1860, with a population estimated at more than a million individuals. When deep (>60 m) and pelagic species are inventoried around the atoll, the total number of Crustacea could increase to about 190 species. Clipperton biodiversity is about three times lower than in the Galapagos and six times lower than in French Polynesia. This result is attributed to the remoteness of the atoll, the paucity of biotopes and the absence of a salty lagoon. Within the East Pacific oceanic islands, Clipperton has the highest affinity with the Indo-West Pacific, with 44 % of the species originating from this region. A young process of speciation is detected on the atoll, with a rate of endemism estimated at 6-10 %.*

INTRODUCTION

Clipperton, "poste avancé" dans le Pacifique est des îles coralliennes du Pacifique central se situe à la jonction de deux grandes régions zoogéographiques (Fig. 170) : le Pacifique est tropical (qui regroupe dans ce travail les provinces californienne et panaméenne ainsi que la mer de Cortès) et l'Indo-ouest Pacifique (dont la limite orientale s'étend bien au delà du Pacifique central pour approcher les côtes américaines, aux environs de Clipperton, dans l'hémisphère nord, et de l'île de Pâques, dans l'hémisphère sud). À ce titre, l'étude de la faune de Clipperton et de l'origine

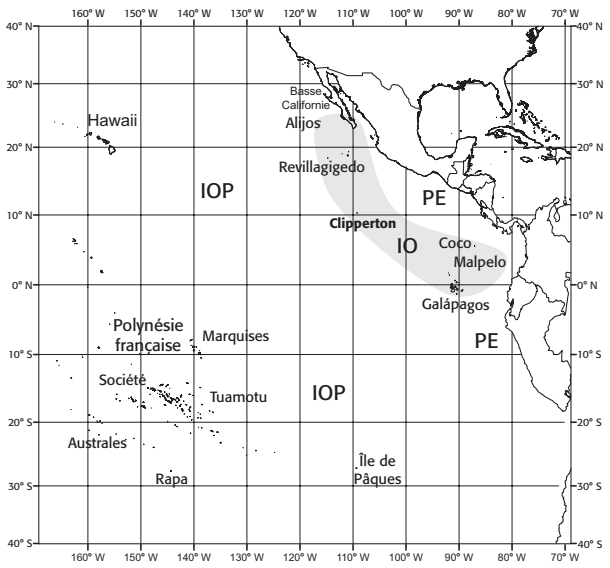


Figure 170 : situation géographique de Clipperton et identification de quelques régions zoogéographiques considérées dans ce travail. **IO** : île océaniques du Pacifique est. **IOP** : Indo-ouest Pacifique. **PE** : Pacifique est. *Geographic situation of Clipperton and identification of the zoogeographic regions considered in this work.* ***IO****: oceanic islands of eastern Pacific.* ***IOP****: Indo-West-Pacific.* ***PE****: eastern Pacific.*

de son peuplement ont un intérêt particulier.
Ce travail est un inventaire documenté de la faune carcinologique de Clipperton pour deux taxons de crustacés particulièrement importants dans l'écosystème récifal : les décapodes (crevettes, langoustes, bernard-l'ermite, crabes) ; et les stomatopodes (squilles), de taille similaire aux décapodes, occupant les mêmes niches écologiques, et à ce titre traditionnellement récoltés et étudiés avec eux. L'inventaire a été réalisé à partir des récoltes de la mission scientifique organisée par J.-L. Étienne, de décembre 2004 à avril 2005 (Étienne 2005). Les signalements antérieurs à cette mission ont été recherchés dans la littérature scientifique et intégrés à cet inventaire. Une attention particulière a été accordée à la coloration, caractère de détermination important chez les crustacés, avec l'illustration en couleur de nombreuses espèces. D'un point de vue écologique, ces espèces ont été classées en fonction de leur distribution verticale et de la nature du substrat sur lequel elles vivent. Une analyse zoogéographique a également été proposée, comparant la faune de Clipperton à celle des îles du Pacifique les plus proches : îles océaniques du Pacifique est, en particulier les Galápagos et les Revillagigedo ; et îles du Pacifique central, Hawaii, Polynésie française, et île de Pâques.

MÉTHODES ET DÉFINITIONS

Récoltes et conditionnement des échantillons

Les récoltes ont été faites en zone terrestre, intertidale, ou en apnée par petits fonds, de jour et de nuit. Une cinquantaine de plongées en scaphandre autonome ont aussi été effectuées sur la pente externe du récif, entre 0-55 m, avec 95 % des opérations effectuées entre 16-25 m. La plupart des plongées ont été faites de jour avec trois techniques de récoltes :

- récolte à vue dans les coraux ou sédiments ;
- utilisation de suceuses sur les fonds sableux ou dans les débris coralliens ;
- brossage de cailloux ou coraux dans de grands bacs en plastique (Fig. 171).

Deux équipes se sont succédées sur l'atoll. Une équipe française (L. Albenga, J.-M. Bouchard et J. Poupin) de décembre 2004 à février 2005, et une équipe mexicaine (M. Hermoso-Salazar et V. Solís-Weiss) du 4 au 13 mars 2005. Les échantillons ont été pré-triés sur l'atoll, étiquetés et fixés à l'alcool (75 %). Ils sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHN) et à l'*Universidad Nacional Autónoma de México* (UNAM).

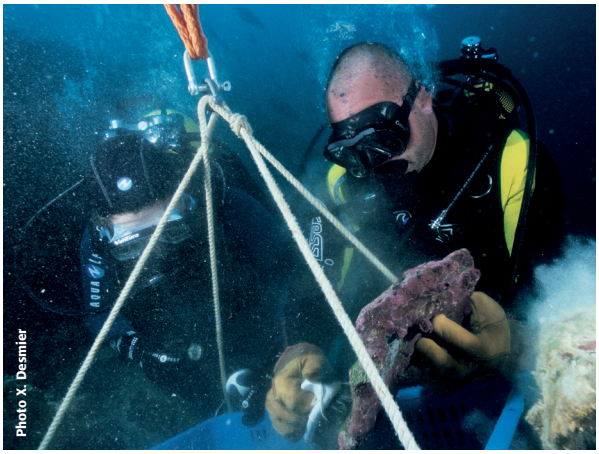


Figure 171 : récolte de la faune benthique sur le récif externe de Clipperton, brossage d'un bloc de corail à 32 m.
Sampling of benthic fauna on outer reef of Clipperton: brushing of coral rubble at 32 m depth.

Détermination des espèces

La plupart des espèces ont été déterminées à Paris par J. Poupin et à México par M. Hermoso-Salazar. Pour quelques taxons, une aide à été demandée à des experts taxonomistes. Ce sont par ordre alphabétique : S.-T. Ahyong (stomatopodes), A. Anker (Alpheidae), P. Castro (Trapeziidae), A. Crosnier (Penaeidae), X. Li (Palaemonidae) et N. Ngoc-Ho (Callianassidae). Au moment de la rédaction de ce travail quelques échantillons du MNHN, de petites crevettes Alpheidae, Pontoniinae et Hippolytidae, n'ont toujours pas été complètement étudiés. Ces taxons, en cours d'étude par A. Anker, J. Poupin, et X. Li, feront l'objet de notes additionnelles pour compléter ce bilan.

Présentation de la liste

Les taxons supra-génériques de la liste suivent l'ordre de Martin & Davis (2001) avec l'addition de la famille des Domeciidae, suivant la décision de Davie (2002). Dans chaque famille, les genres et espèces sont classés par ordre alphabétique. Les sous-familles ne sont indiquées que dans le cas des crevettes Palaemonidae (sous-familles Palaemoninae et Pontoniinae). Les indications pour chaque espèce sont les suivantes :

- une sélection de références bibliographiques, limitées à celles qui permettent de retrouver l'origine d'un signalement à Clipperton, et plus généralement dans les autres îles océaniques du Pacifique est ;
- s'il y a lieu, la liste des spécimens récoltés au cours de cette mission ;
- la distribution géographique ;
- quelques informations sur l'écologie et des remarques.

Environ 60 espèces sont illustrées en couleur. Pour les stomatopodes, crevettes, et bernard-l'ermite, la taille indiquée dans le matériel examiné est la longueur céphalothoracique (Lc), mesurée depuis le fond de l'orbite (crevettes, langoustes), ou l'extrémité du rostre (stomatopodes, bernard-l'ermite), jusqu'au bord postéro-dorsal de la carapace ; pour les crabes, il s'agit de longueur de la carapace par sa plus grande largeur (*e.g.* 10,5×12,4 mm). Dans la rubrique "Écologie", la plus grande longueur (Lt), qui intègre les pinces des stomatopodes, crevettes, et anomoures, est en outre indiquée, pour clairement distinguer des espèces dont la taille est de l'ordre du millimètre, de celles qui peuvent atteindre plusieurs centimètres.

Principaux travaux consultés pour ce travail

Les deux travaux incontournables pour l'étude des crustacés décapodes de Clipperton sont ceux de Chace (1962) pour les crustacés décapodes non brachyoures, et de Garth (1965) pour les décapodes brachyoures. Les travaux antérieurs peuvent être retrouvés dans ces deux publications. Les listes faunistiques publiées pour le Pacifique est, avec indication de la distribution mondiale de chaque espèce, ont été utilisées pour l'étude zoogéographique. Ce sont celles de : Hendrickx & Estrada Navarrete (1989) pour les crevettes pélagiques, Hendrickx (1995a, 1995b) pour les langoustes et les crabes, Hendrickx & Harvey (1999) pour les anomoures, Hendrickx & Salgado-Barragán (1991, 2002) pour les stomatopodes, Wicksten & Hendrickx (1992, 2003) pour les crevettes et Hendrickx (2005a, 2005b) pour les décapodes et stomatopodes du golfe de Californie. Ces listes ont été mises à jour avec les notes publiées ultérieurement, par exemple celle de Zimmerman & Martin (1999) pour les crabes Parthenopidae ou de Garth (1992a) et Hernández Aguilera (2002) pour la faune des Revillagigedo. Les monographies anciennes des côtes américaines ont été utilisées pour les déterminations, par exemple Garth (1966) pour les crabes oxystomes, Garth & Stephenson (1966) pour les crabes Portunidae, et Rathbun (1918, 1925, 1937) pour les crabes Grapsidae, Majidae et oxystomes. Enfin, lors du séjour sur l'atoll, le guide de terrain réalisé pour les Galápagos par Hickman & Zimmerman (2000), comportant de nombreuses photographies en couleur, a constitué un outil de prédétermination très important.

Les îles océaniques du Pacifique est (IO)

Ces îles sont celles que Motteler (1986) identifie comme les *Eastern Pacific Outliers*, avec du nord au sud : l'archipel mexicain des Revillagigedo (incluant les îles Clarión et Socorro), l'atoll français de Clipperton, l'île costaricaine de Coco, l'île colombienne de Malpelo et l'archipel équatorien des Galápagos (Fig. 170). L'orthographe retenue dans tout ce travail est celle du pays d'origine, choisie de préférence à celle des ouvrages de langue anglaise (*e.g.* Coco, au lieu de Cocos ; Clarión, au lieu de Clarion ; Galápagos, au lieu de Galapagos). À ce groupe principal ont été rajoutés les rochers Alijos, situés au nord des Revillagigedo, à environ 300 km à l'ouest de la péninsule de Basse Californie du Sud, en suivant la terminologie d'Hendrickx (1995a, 1995b) et Hendrickx & Harvey (1999), et la pointe sud de la péninsule de Basse Californie, en suivant les conclusions de Garth (1960, 1991, 1992a) qui considère que cette pointe est insulaire dans sa composition faunistique.

Il est particulièrement intéressant de comparer la faune de Clipperton à celle des autres îles océaniques du Pacifique est, et une attention particulière leur a été accordée. Elles sont toujours indiquées à part, après l'abréviation IO, dans la distribution des espèces. Pour faciliter l'analyse zoogéographique, une base de données des espèces signalées de ces îles a été constituée, parallèlement à l'inventaire de Clipperton, à partir des listes faunistiques citées précédemment. Pour le cas particulier des espèces de l'extrémité de la Basse Californie du Sud, approximativement au sud d'une ligne reliant la baie Magdalena à l'ouest (24° 50' N), à Puerto Escondido à l'est (25° 50' N), n'ont été considérées, en première approximation, que les espèces spécifiquement identifiées de cette pointe par Hendrickx (1995c-f, 2005a, b). Les taxons IO de profondeur (*e.g.* Glyphocrangonidae, Lithodidae, Parapaguridae, Polychelidae) ou pélagiques/bathypélagiques (*e.g.* Aristaeidae, Benthesicymidae, Nematocarcinidae, Oplophoridae, Pandalidae, Pasiphaeidae, Sergestidae) n'ont pas été pris en compte lors des comparaisons avec Clipperton, parce qu'ils n'ont pas encore été échantillonnés autour de cet atoll.

Définitions des régions zoogéographiques

Les cinq régions zoogéographiques considérées pour cette étude sont définies ici, de la plus réduite à la plus vaste.

- Les îles océaniques du Pacifique : définies précédemment (IO).
- Le Pacifique est (PE) : comprend les côtes américaines du Pacifique tropical, sans distinction des provinces panaméenne, californienne, et de la mer de Cortés, identifiées par exemple dans Boschi (2000).
- L'Indo-ouest Pacifique (IOP) : comprend tout l'océan Indien et une grande partie de l'océan Pacifique, jusqu'à une limite approximativement située vers 110° W, sur une ligne imaginaire reliant Clipperton à l'île de Pâques. Les espèces de cette région, peuvent avoir une très large distribution géographique, de l'océan Indien jusqu'aux IO, mais elles n'atteignent pas les côtes américaines.
- L'Indo-Pacique (IP) : comprend l'océan Indien et tout l'océan Pacifique, côtes américaines comprises. Pratiquement, à quelques exceptions près, les espèces indo-pacifiques sont des espèces d'origine indo-ouest pacifique qui ont atteint les côtes américaines, ce qui explique que dans certains travaux (Glynn *et al.* 1996 ; Lessios *et al.* 1996 ; Salvat & Ehrhardt 1970), le terme Indo-Pacifique est employé au sens Indo-ouest Pacifique, tel qu'il est défini ici.
- L'océan tropical mondial (OM) : correspond à la bande tropicale à subtropicale à l'échelle mondiale, avec des espèces cosmopolites qui peuvent être signalées à la fois de l'océan Indien, du Pacifique, de l'Atlantique, et de la Méditerranée.

Abréviations et acronymes

AHF : *Allan Hancock Foundation, Los Angeles*. **CCNE** : contre courant nord équatorial. ♀ : femelle. **IO** : îles océaniques du Pacifique est. **IOP** : Indo-ouest Pacifique. **IP** : Indo-Pacifique. **Lc** : longueur céphalo-thoracique ou

longueur de l'écusson céphalothoracique. **Lt** : longueur totale. ♂ : mâle. **MNHN** : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. **NIWA** : *National Institute of Water and Atmospheric Research, Wellington*. **PE** : Pacifique est. **SDMNH** : *San Diego Museum of Natural History*. **SIO** : *Scripps Institution of Oceanography, La Jolla*. **spm.**, **spms** : spécimen(s). **Stn** : station. **UCMP** : *University of California Museum of Paleontology, Los Angeles*. **UNAM** : *Universidad Nacional Autónoma, México*. **USNM** : *United States National Museum, Washington, DC*.

HISTORIQUE DES RÉCOLTES

Un bon historique des récoltes des crustacés sur l'atoll de Clipperton est donné par Chace (1962) et Garth (1965). Il est résumé ici, en y rajoutant les expéditions plus récentes.

Les premiers décapodes signalés sur l'atoll sont deux crabes communs, le Grapsidae *Grapsus grapsus* et le Gecarcinidae *Gecarcinus planatus* (Fig. 172), dont des spécimens, récoltés en 1897, sont toujours déposés au *United States National Museum* (Garth 1965). À la même époque (1898-1899), deux autres espèces, le Grapsidae *Geograpsus lividus* et la crevette *Palaemon gladiator* ont été récoltées au cours de la *Hopkins Stanford Galapagos Expedition* (Rathbun 1902 ; Chace 1962). Mis à part ces récoltes très anciennes, la première collection significative de décapodes à Clipperton a été faite au cours du *Presidential Cruise*, du 16 juillet au 9 août 1938. W. Schmitt était le naturaliste de l'expédition, embarqué sur le navire militaire *USS Houston* (Schmitt 1939b), avec comme passager remarquable le président américain F. Roosevelt. Cette collection comprend 19 espèces, dont sept d'origine indo-ouest pacifique, indiquant pour la première fois le lien faunistique entre Clipperton et cette région (Schmitt 1939a).

En 1954, 1956, et 1958, la *Scripps Institution of Oceanography* de l'université de Californie a organisé trois expéditions passant à Clipperton, à bord du navire *Spencer F. Baird*, avec des récoltes de décapodes. Celles de 1954 ont été étudiées par Hertlein & Emerson (1957), avec des déterminations de J. Garth (neuf crabes), J. Haig (un anomoure), et A. Banner (une crevette Alpheidae). Les récoltes de 1956 comprenaient 15 crabes récoltés par C. Limbaugh, identifiés par F. Chace, et intégrés au travail de J. Garth (1965). La plus importante des trois expéditions a été celle de 1958 dénommée *International Geophysical Year Clipperton Island Expedition*, dirigée par C. Limbaugh, du 7 août au 25 septembre 1958. La botaniste française M.-H. Sachet, auteur de deux monographies importantes sur Clipperton (Sachet 1962a, 1962b), participait à cette mission. Les crustacés ont été échantillonnés sur le platier, en plongée jusqu'à plusieurs dizaines de mètres, et à l'aide de casiers. Pour les seuls brachyoures, 32 espèces ont été signalées, dont 20 pour la première fois (Garth 1965). Ces collections sont déposées dans plusieurs institutions américaines (SIO, SDMNH, AHF, USNM, UCMP) et au Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN).



Figure 172 : crabes *Gecarcinus planatus* sur le bord du lagon de Clipperton. Cette espèce, particulièrement abondante sur l'atoll, a été signalée dès 1897.
Crabs Gecarcinus planatus *Stimpson, 1860 on lagoon side of Clipperton. This species, remarkably abundant on the atoll, has been recorded here as soon as 1897.*

À partir de 1966, plusieurs missions militaires françaises, les missions Bougainville, ont été effectuées sur l'atoll pour détecter d'éventuelles retombées radioactives consécutives aux essais nucléaires français du Pacifique sud (Juet 2004). À cette occasion, quelques crustacés communs de l'atoll ont été échantillonnés. Ils sont mentionnés dans des études d'écologie (Haeze *et al.* 1966 ; Ehrhardt & Niaussat 1970a, 1970b ; Richard *et al.* 1967) et déposés à Paris dans les collections du MNHN. Parmi les médecins militaires qui ont participé à ces recherches, citons en particulier J. Le Chuiton, P.-M. Niaussat et J.-P. Ehrhardt.

Depuis cette époque, de nombreuses autres missions scientifiques sont passées par Clipperton. Un bilan très complet est disponible sur le site Internet que C. Jost a dédié à l'atoll de Clipperton (Jost 2006), et dans sa liste bibliographique (Jost 2005). Aucune de ces missions ne s'est spécifiquement intéressée aux crustacés et les travaux consultés à ce sujet ne mentionnent en général que des espèces communes, déjà signalées de l'atoll. Deux signalements nouveaux ont cependant été retrouvés parmi les travaux répertoriés par Jost (2005) : la crevette *Hymenocera picta*, photographiée dans une étude sur les poissons (Allen 1995 ; sous *H. elegans*) ; et la crevette *Synalpheus lockingtoni*, récoltée pour la première fois à Clipperton au cours de l'expédition mexicano-française SURPACLIP de novembre 1997 (Hermoso-Salazar & Solís-Weiss 2002).

LISTE DES ESPÈCES

Pour les mises à jour une version abrégée de cette liste est également disponible sur Internet (Poupin 2006 : http://decapoda.free.fr/clipperton.php).

Classe MALACOSTRACA Latreille, 1802
Ordre STOMATOPODA Latreille, 1817

Tous les stomatopodes déposés dans les collections de Paris (MNHN) ont été déterminés par S.-T. Ahyong (NIWA). Ceux déposés à Mexico ont été déterminés par M. Hermoso-Salazar (UNAM).

Famille PSEUDOSQUILLIDAE Manning, 1977

Pseudosquillisma adiastalta **(Manning, 1964)**
Pseudosquilla adiastalta Manning, 1964 : 304, fig. 1 (localité type : Clipperton). — Manning 1971 : 106 (Mexique, Costa Rica). — Hernández Aguilera *et al.* 1986 : 198 (Clarión). — Hendrickx & Salgado-Barragán 1991 : 50, figs 25, 26, pl. 6 (distribution). — Hernández Aguilera & Martínez Guzmán 1992 : 4 (Clarión). — Hickman & Zimmerman 2000 : 9 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 312 (Socorro).

Pseudosquilla oculata – Schmitt 1940 : 173, fig. 15 (Clipperton) [Non *P. oculata* (Brullé, 1837)].

Pseudosquillisma adiastalta – Hendrickx & Salgado-Barragán 2002 : 389 (distribution).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 10, 1 spm. 8,8 mm. — Stn 29, 1 spm. 6,3 mm. — Stn 42, 3 spms 8,3-16,9 mm.
UNAM : Stn 12, 1 ♂ 5,6 mm.
••• **Distribution**
Mexique (îles Tres Marías) jusqu'au Panama et la Colombie. IO : Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Espèce de taille moyenne (Lt 30-80 mm), récoltée sur des fonds mixtes de corail détritique et sable, entre 10-20 m.

Famille CORONIDIDAE Manning, 1980

Coronida schmitti **Manning, 1976**
Coronida schmitti Manning, 1976 : 227, fig. 2 (localité type : île Albermale, Galápagos). — Hendrickx & Salgado-Barragán 1991 : 57, figs 30, 31, pl. 8 ; 2002 : 390 (distribution).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 2, 1 spm. 6,9 mm. — Stn 16, 1 spm. 3,0 mm. — Stn 18, 6 spms 4,3-7,0 mm.
UNAM : Stn 7, 1 ♀ 3,9 mm.
••• **Distribution**
Basse Californie, Équateur (île de la Plata). IO : Clipperton (premier signalement), Galápagos.



Figure 173 : *Pseudosquillisma adiastalta* (Manning, 1964).
Haut / *Top* : Lc 8,8 mm, Stn MNHN 10, Clipperton, 13 m, corail détritique / *Clipperton, 13 m, coral rubble*.
Bas / *Bottom* : Lc 16,9 mm, Stn MNHN 42, Clipperton, 20 m, corail mort / *Clipperton, 20 m, dead coral*.
Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative*. Dét. S.-T. Ahyong.



Figure 174 : *Coronida schmitti* Manning, 1976. Lc 6,5 mm, Stn MNHN 18, Clipperton, 55 m, sable et blocs / *Clipperton, 55 m, sand and rubble*.
Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative*. Dét. S. T. Ahyong.

••• **Écologie**
Lt jusqu'à 30-50 mm. Espèce récoltée dans des sédiments coralliens, entre 10-55 m ; signalée jusqu'à 128 m.

Neocoronida martensi **Manning, 1978**
Neocoronida martensi Manning, 1978 : 12, figs 6a-e (localité type : îles Palau, Carolines).

Matériel examiné
MNHN : Stn 2, 2 spms 8,3-9,0 mm. — Stn 29, 1 spm. 6,7 mm. — Stn 43, 1 spm. 8,5 mm. — Stn 45, 1 spm. 6,3 mm.
••• **Distribution**
Palau et Clipperton.
••• **Écologie**
Lt de l'ordre de 40 mm. Cette espèce ne semble pas avoir été signalée depuis sa description. Elle est récoltée pour la première fois à Clipperton, entre 8-32 m, dans des sédiments coralliens. Le genre *Neocoronida* ne comprend que trois espèces, toutes originaires de l'Indo-ouest Pacifique (Ahyong 2001 : 128).

Famille TETRASQUILLIDAE Manning & Camp, 1993

Tetrasquilla mccullochae (Schmitt, 1940)

Lysiosquilla mccullochae Schmitt, 1940 : 197, fig. 23 (localité type : île San Francisco, Sonora, Mexico).

Heterosquilloides mccullochae – Hendrickx & Salgado-Barragán 1991 : 60, figs 32-34, pl. 9 (distribution dans le Pacifique est).

Tetrasquilla mccullochae – Hickman & Zimmerman 2000 : 9 (Galápagos). — Hendrickx & Salgado-Barragán 2002 : 390 (distribution).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 43, 1 spm. 18,0 mm.
••• **Distribution**
Atlantique et Indo-Pacifique. Dans le Pacifique est, connue du golfe de Californie à l'Équateur et des IO : Basse Californie du Sud, Clipperton (premier signalement), Galápagos.
••• **Écologie**
Lt jusqu'à 40-80 mm, récoltée à Clipperton dans du corail mort à 8 m, signalée jusqu'à 54 m.

Ordre DECAPODA Latreille, 1802
Sous-Ordre DENDROBRANCHIATA Bate, 1888

Famille PENAEIDAE Rafinesque, 1815

Metapenaeopsis kishinouyei (Rathbun, 1902)

Parapenaeus kishinouyei Rathbun, 1902 : 288, pl. 12, figs 13-15 (localité type : Galápagos).

Metapenaeopsis kishinouyei – Chace 1962 : 606 (Clipperton). — Hendrickx 1995d : 505 ; 1996 : 20, fig. 9 (distribution, dont Alijos, Clarión, Clipperton, Galápagos). — Hickman & Zimmerman 2000 : 15 (Galápagos). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 57 (liste).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 18, ? 3 juv.
••• **Distribution**
Large de la péninsule de Basse Californie et aux IO : Alijos, Clarión, Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt jusqu'à 60-70 mm. Espèce de petits fonds sableux. Les trois juvéniles (Lc < 4 mm) récoltés à Clipperton ne sont pas identifiables au niveau spécifique mais pourraient correspondre à cette espèce (Crosnier comm. pers.).

Sous-Ordre PLEOCYEMATA Burkenroad, 1963
Infra-Ordre CARIDEA Dana, 1852

Famille HYMENOCERIDAE Ortmann, 1890

Hymenocera picta Dana, 1852

Hymenocera picta Dana, 1852b : 593 ; 1855, pl. 39, figs 3a-c (localité type : Raraka, Tuamotu). —



Figure 175 : *Tetrasquilla mccullochae* (Schmitt, 1940). Lc 18,0 mm, Stn MNHN 43, Clipperton, 8 m, corail mort / *dead coral*.
Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative*. Dét. S.-T. Ahyong.

Hickman & Zimmerman 2000 : 31 (Galápagos). — Debelius 2001 : 199 (Clipperton). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 60 (liste).

Hymenocera elegans – Allen 1995 : 61 (Clipperton) [Non *H. elegans* Heller, 1861].

••• **Distribution**
Mer Rouge (cf. Remarques) jusqu'à Hawaii et Pacifique est. Dans le Pacifique est, connue du Panama (île Taboga), Colombie (îles Gorgones) et aux IO : Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt environ 10 mm. Espèce de petits fonds, associée aux étoiles de mer, dont elle se nourrit.
••• **Remarques**
Hymenocera picta et *H. elegans* sont deux espèces très proches, souvent confondues, mais très distinctes par leur coloration. Elles sont illustrées dans le guide de Debelius (2001 : 198-199), avec un spécimen photographié de Clipperton, déjà publié par Allen (1995) et reproduit dans ce travail. Les taches de la carapace sont rouge pourpre avec des marges bleues, chez *H. elegans* ; lie de vin avec des marges jaunes, chez *H. picta*. Les distributions géographiques des deux espèces sont incertaines. Selon Debelius (2001), *H. elegans* est indo-ouest pacifique et *H. picta* n'est connue avec certitude que du Pacifique central et du Pacifique est.



Figure 176 : *Hymenocera picta* Dana, 1852. Lt environ 10 mm, Clipperton, récif externe, environ 20 m / *Clipperton, outer reef, about 20 m depth*.

Famille PALAEMONIDAE Rafinesque, 1815
Sous-Famille PALAEMONINAE Rafinesque, 1815

Brachycarpus biunguiculatus **(Lucas, 1849)**
Palaemon biunguiculatus Lucas, 1849 : 45, pl. 4, fig. 4 (localité type : Oran et Bône, Algérie).

Brachycarpus biunguiculatus – Schmitt 1939a : 13, fig. 1 (Clipperton). — Chace 1962 : 606 (Clipperton). — Hernández Aguilera & Martínez Guzmán 1992 : 4, tab. 1 (Clarión). — Hickman & Zimmerman 2000 : 19, 22 (Galápagos). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 60 (liste).

••• **Matériel examiné**
MNHN (Dét. X. Li) : Stn 1, 1 ♂, 4 ♀♀. — Stn 2, 1 ♀ ov., 3 ♀♀. — Stn 8, 8 ♀♀ ov. — Stn 10, 1 ♀. — Stn 12, 1 ♀. — Stn 14, 2 ♀♀ ov. — Stn 17, 1 ♀. — Stn 29, 2 ♂♂, 1 ♀. — Stn 36, 2 ♀♀. — Stn 41, 9 ♂♂, 1 ♀ ov., 4 ♀♀. — Stn ? 42 ou ? 48, 2 ♂♂, 5 ♀♀. — Stn 43, 1 ♂, 5 ♀♀. — Stn 45, 2 ♂♂, 9 ♀♀.
UNAM : 63 ♂♂, 8 ♀♀ ov., 17 ♀♀, Lc 3,5-11,4 mm, Lt 14,0-38,8 mm. — Stn 2, 15 ♂♂, 2 ♀♀ ov., 7 ♀♀. — Stn 4, 17 ♂♂, 5 ♀♀ ov., 3 ♀♀. — Stn 6, 8 ♂♂, 1 ♀ ov., 2 ♀♀. — Stn 10, 10 ♂♂, 4 ♀♀. — Stn 13, 11 ♂♂, 1 ♀. — Stn 14, 2 ♂♂.
••• **Distribution**
Méditerranée. Atlantique. Indo-Pacifique, de la mer Rouge au Mexique, incluant Hawaii, la Polynésie française et l'île de Pâques. Dans le Pacifique est, connue du Mexique à la Colombie et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión), Clipperton, Coco, Malpelo, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt jusqu'à environ 30-50 mm. Crevette caractérisée par ses deux grandes pinces, récoltée à Clipperton du littoral à une cinquantaine de mètres, dans des gravats ou sables coralliens.

Palaemon gladiator **Holthuis, 1950**
Palaemon gladiator Holthuis, 1950 : 96 (localité type : Galápagos). — Hickman & Zimmerman 2000 : 26 (Galápagos). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 61 (liste).

Palaemon sp. Rathbun, 1902 : 291 (Clipperton).

Palaemon (*Palaemon*) *gladiator* – Chace 1962 : 607 (Clipperton ; collection USNM de 1898).

••• **Distribution**
Clipperton et Galápagos.
••• **Écologie**
Lt 15-35 mm. Intertidal et petits fonds, dans les rochers et mangroves.
••• **Remarques**
L'unique spécimen signalé de Clipperton a été déterminé par Chace (1962), à partir d'une récolte faite dans le lagon, le 23 novembre 1898, au cours de la *Hopkins Stanford Galapagos Expedition*. *Palaemon gladiator* est une crevette marine ce qui indique qu'à cette époque l'eau du lagon était salée, contrairement à la situation actuelle où la salinité est très faible (environ 5 ‰) et la faune marine inexistante. La présence de structures coralliennes mortes dans le lagon, constituées de *Pocillopora* et de *Porites*, en couches de plusieurs mètres, constitue une preuve de la croissance du récif corallien dans le lagon dans un passé assez récent (Sachet 1962a). Selon Jost (2006), deux passes ouvertes sur l'océan se seraient fermées entre 1839 et 1858, avec des périodes d'ouvertures ponctuelles, comme en 1944 lors de l'occupation américaine. En 1898, aucun indice ne permet de penser que le lagon était ouvert sur l'océan. Cela a amené Chace (1962) à s'interroger sur une possible erreur d'étiquetage et une confusion avec les nombreux spécimens de la même espèce récoltés aux Galápagos, au cours de la même mission. Il conclut cependant : "*There is no evidence of mislabeling, however*".

Sous-Famille PONTONIINAE Kingsley, 1878

Chacella mclaughlinae **Li, 2006**
Chacella mclaughlinae Li, 2006 : 360 (localité type : Clipperton).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 1, 1 ♀ ov. 1,3 mm (Paratype MNHN Na 15978). — Stn 16, 1 ♀ 1,5 mm (Holotype, MNHN Na 15990), 1 ♂ 1,5 mm (Paratypes MNHN Na 15991), 5 ♀♀ 1,2-1,9 mm (MNHN Na 15992).
••• **Distribution**
Clipperton.
••• **Écologie**
Lt environ 7 mm. Crevette associée aux coraux, récoltée à 54-55 m. Proche de *Chacella tricornuta* Hendrickx, 1990, connue de Basse Californie et des îles Tres Marías.
••• **Remarques**
Trois autres nouvelles espèces de *Chacella* sont proposées dans le travail de Li & Poupin (sous presse), toutes endémiques de Clipperton.

Fennera chacei **Holthuis, 1951**
Fennera chacei Holthuis, 1951 : 171, pl. 54 (localité-type : Panama). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 60 (liste). — Li & Poupin sous presse (Clipperton).

••• **Matériel examiné**
MNHN (Dét. X. Li) : Stn 29, 3 ♀♀ ov.
••• **Distribution**
Océan Indien aux côtes américaines, incluant Hawaï, la Polynésie française et les IO : Clipperton (premier signalement) et Galápagos.
••• **Écologie**
Lt environ 10 mm. Espèce récoltée dans les coraux du récif externe, à 10 m.
••• **Remarques**
Dans un premier temps, ces spécimens avaient été préidentifiés à *Fennera* aff. *chacei*.

Harpiliopsis depressa **(Stimpson, 1860)**
Harpilius depressus Stimpson, 1860a : 38 [107] (localité type : Hawaii).

Harpiliopsis depressus – Chace 1962 : 608 (Clipperton).

Harpiliopsis depressa – Wicksten & Hendrickx 2003 : 60 (distribution, incluant Revillagigedo).

••• **Matériel examiné**
UNAM : 23 ♂♂, 3 ♀♀ ov., 13 ♀♀, Lc 2,2-9,4 mm, Lt 10,7-23,4 mm. — Stn 2, 5 ♂♂, 2 ♀♀. — Stn 4, 10 ♂♂, 1 ♀ ov., 4 ♀♀. — Stn 10, 3 ♂♂, 2 ♀♀ ov., 5 ♀♀. — Stn 13, 1 ♂, 2 ♀♀. — Stn 14, 4 ♂♂.
••• **Distribution**
De la mer Rouge au Mexique, incluant Hawaii et la Polynésie française. Dans le Pacifique est, elle est signalée du golfe de Californie à la Colombie et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo, Clipperton, Malpelo, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt environ 10-25 mm. Intertidal et petits fonds (10 m à Clipperton), associée aux coraux *Pocillopora*.

Harpiliopsis spinigera **(Ortmann, 1890)**
Anchistia spinigera Ortmann, 1890 : 511, pl. 36, fig. 23 (localité type : Samoa).

Harpiliopsis spinigera – Chace & Bruce 1993 : 82 (synonymie). — Hickman & Zimmerman 2000 : 24 (Galápagos). — Wicksten & Hernández 2000 : 94, figs 1a, c (Basse Californie du Sud, golfe de Californie, Galápagos). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 60 (liste).

••• **Matériel examiné**
MNHN (Dét. X. Li) : Stn 3, 1 ♂, 1 ♀ ov. — Stn 29, 3 ♂♂, 1 ♀ ov., 3 ♀♀. — Stn 40, 1 ♂. — Stn 41, 4 ♂♂, 2 ♀♀ ov., 4 ♀♀. — Stn ? 42 ou ? 48, 1 ♀ ov., 3 ♀♀. — Stn 45, 2 ♂♂, 1 ♀ ov., 7 ♀♀.
••• **Distribution**
Océan Indien au Panama, incluant la Polynésie française. Dans le Pacifique est, elle est signalée du golfe de Californie au Panama et aux IO : Clipperton (premier signalement), Galápagos.
••• **Écologie**
Lt de l'ordre de 15 mm. Crevette translucide récoltée dans les branches des coraux *Pocillopora*.
••• **Remarques**
Cette espèce est souvent confondue avec *Harpiliopsis depressa*. Pour ce travail, les identifications de *H. depressa* (Dét. X. Li) et de *H. spinigera* (Dét. M. Hermoso-Salazar) ont été faites séparément, sur deux lots distincts, qui n'ont pas été comparés entre eux.

Palaemonella asymmetrica **Holthuis, 1951**
Palaemonella asymmetrica Holthuis, 1951 : 19, pl. 5, (localité type : Galápagos). — Li & Poupin sous presse (Clipperton).

Palaemonella assymmetrica (erreur d'orthographe) – Wicksten & Hendrickx 2003 : 61 (liste).

••• **Matériel examiné**
MNHN (Dét. X. Li) : Stn 2, 1 ♀. — Stn 6, 3 ♂♂, 4 ♀♀ ov., 8 ♀♀. — Stn 10, 8 ♂♂, 3 ♀♀ ov., 5 ♀♀. — Stn 12, 1 ♂, 1 ♀ ov. — Stn 18, 2 ♂♂. — Stn 40, 1 ♂, 2 ♀♀ ov. — Stn 41, 1 ♀ ov. — Stn 42, 1 ♀ ov. — Stn 45, 1 ♂, 1 ♀ ov. — Stn 46, 7 ♂♂, 3 ♀♀ ov., 2 ♀♀.
••• **Distribution**
Clipperton (premier signalement) et Galápagos
••• **Écologie**
Lt environ 10-15 mm. Dans les coraux et sables coralliens, par 13-55 m.
••• **Remarques**
Dans un premier temps, ces spécimens avaient été préidentifiés à *Kemponia* cf. *paulsoni* (Bruce 2003).

Pontonides sympathes **de Ridder & Holthuis, 1979**
Pontonides sympathes de Ridder & Holthuis, 1979 : 101, figs 1-3 (localité type : Galápagos). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 62 (liste).

Matériel examiné
MNHN (Dét. X. Li) : Stn 16, 7 ♂♂, 15 ♀♀ ov.
••• **Distribution**
Clipperton (premier signalement) et Galápagos.
••• **Écologie**
Lt environ 5-10 mm. Espèce associée à des coraux antipathaires, par petits fonds (8-55 m).

Famille ALPHEIDAE Rafinesque, 1815

Au moment de la rédaction de cet article, les Alpheidae de Clipperton des collections MNHN n'ont été étudiées que partiellement. Une note complémentaire de Anker & Poupin est en projet.

Alpheus bellimanus **Lockington, 1877**
Alpheus bellimanus Lockington, 1877 : 34 (localité type : San Diego, Californie). — Kim & Abele 1988 : 13, fig. 5 (description, clé). — Hendrickx & Hermoso-Salazar 2005 : 430, fig. 1a (distribution, synonymie). — Hickman & Zimmerman 2000 : 34 (Galápagos). — Anker 2001 : 172 (distribution, synonymie). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 63 (liste).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 10, 1 ♂ 5,8 mm, 1 ♀ ov. 6,5 mm, 2 juv.
••• **Distribution**
Californie, golfe de Californie, Mexique, Panama et Colombie ; IO : Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton (premier signalement), Galápagos.
••• **Écologie**
Lt jusqu'à 23 mm. Espèce récoltée à Clipperton sur des sédiments coralliens, à 13 m ; signalée de la zone intertidale à plus de 100 m.

Alpheus ? bouvieri **A. Milne-Edwards, 1878**
Alpheus bouvieri A. Milne-Edwards, 1878 : 231 (localité type : Cap Vert). — Chace 1962 : 610 (Clipperton ; détermination avec doute). — Kim & Abele 1988 : 58, fig. 24 (distribution, clé). — Hickman & Zimmerman 2000 : 35 (Galápagos). — Anker 2001 : 174, 205 (distribution, synonymie). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 63 (liste).

••• **Distribution**
Atlantique. Indo-Pacifique, de l'île Maurice et des Seychelles jusqu'au Mexique. Dans le Pacifique est, connue du golfe de Californie à l'Équateur et aux IO : ? Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt de l'ordre de 10-20 mm. Intertidal, dans les débris coralliens et fonds sableux.
••• **Remarques**
Cette espèce a été signalée avec doute de Clipperton (Chace 1962). Anker (2001) indique, dans son catalogue mondial, que ce signalement correspondrait à *A. longinquus* Kim & Abele, 1988, une espèce du Pacifique est. *A. bouvieri* et *A. longinquus* sont signalées des Galápagos (Hickman & Zimmerman 2000).

Alpheus lottini **Guérin-Méneville, 1829**
Alpheus lottini Guérin-Méneville, 1829 : pl. 3, fig. 3 ; 1838 : 38 (localité type : Nouvelle Irlande, archipel Bismarck, Papouasie Nouvelle-Guinée). — Chace 1962 : 608 (Clipperton). — Kim & Abele 1988 : 33, fig. 13 (distribution, clé). — Knowlton & Weigt 1997 : 205, fig. 10.1 (Clipperton ; analyse ADN). — Williams *et al.* 1999 : 197, fig. 2, tab. 1 ; 2002 : 942, fig. 1 (Clipperton ; analyse ADN). — Hickman & Zimmerman 2000 : 39 (Galápagos). — Anker 2001 : 205 (distribution, synonymie). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 64 (liste).

Crangon ventrosa – Hertlein & Emerson 1957 : 6 (Clipperton).

••• **Matériel examiné**
MNHN : coll. P. Béarez, 20.II.05, 2 spms. — Stn 41, 1 ♂ 8,0 mm, 2 ♀♀ ov. 8,7-9,6 mm, 1 ♀ 5,8 mm. — Stns 42 et 43, 9-14 spms (MNHN, Concarneau).
••• **Distribution**
De la mer Rouge au Pacifique est, incluant Hawaii, la Polynésie française et l'île de Pâques. Dans le Pacifique est, connue du golfe de Californie à la Colombie et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo, Clipperton, Malpelo, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt de l'ordre de 10-40 mm. C'est la plus grosse crevette alphéide associée aux coraux *Pocillopora*. Elle a été récoltée à Clipperton entre 8-20 m. Plusieurs espèces cryptiques sont actuellement regroupées dans ce taxon (Anker 2001 : 208). À Clipperton, A. Van Wormhoudt distingue deux sous-espèces, grâce à l'analyse en biologie moléculaire (voir l'encadré page suivante).

Alpheus pacificus **Dana, 1852**
Alpheus pacificus Dana, 1852a : 21 (localité type : Hawaii) ; 1852b : 544 ; 1855 : pl. 34, fig. 5. — Chace 1962 : 610 (Clipperton). — Hernández Aguilera *et al.* 1986 : 203 (Clarión). — Kim & Abele 1988 : 100, fig. 42 (distribution, clé). — Hernández Aguilera & Martínez Guzmán 1992 : 4, tab. 1 (Clarión). — Anker 2001 : 216 (distribution). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 64 (liste).

Crangon pacificus – Schmitt 1939a : 12 (Clipperton).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 1 ♂ 9,3 mm, 10 ♀♀ ov. 6,9-10,3 mm, 2 ♀♀ 7,3-8,0 mm.
••• **Distribution**
Mer Rouge et Afrique orientale, jusqu'au Pacifique est, incluant Hawaii et la Polynésie française. Dans le Pacifique est, connue du golfe de Californie jusqu'au Costa Rica, et aux IO : Revillagigedo (Clarión), Clipperton, Coco, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt jusqu'à 30-40 mm. Grosse espèce, commune sous les cailloux de la zone intertidale. Caractérisée par l'encoche inférieure de la grosse pince, très profonde, et par son patron de coloration, typique des espèces du complexe pacificus.

Alpheus paracrinitus **Miers, 1881**
Alpheus paracrinitus Miers, 1881 : 365, pl. 16, fig. 6 (localité type : île de Gorée, Sénégal). — Chace 1962 : 609 (Clipperton). — Kim & Abele 1988 : 49, fig. 20 (distribution, clé). — Hickman & Zimmerman 2000 : 41 (Galápagos). — Anker 2001 : 219 (distribution). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 65 (liste).

Crangon paracrinitus – Schmitt 1939a : 12 (Clipperton).

••• **Distribution**
Atlantique. Indo-Pacifique, de l'Afrique du Sud au Pacifique est, incluant Hawaii et la Polynésie française. Dans le Pacifique est, connue du golfe de Californie au Panama et aux IO : rochers Alijos, Revillagigedo (Clarión), Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt environ 5-20 mm. Intertidal et petits fonds (7-18 m), dans les débris coralliens ou associée aux coraux.



Figure 177 : *Alpheus pacificus* Dana, 1852.
Haut / *Top* : ♀ ov. Lc 8,8 mm.
Bas / *Bottom* : ♀ ov. Lc 7,8 mm.
Stn MNHN X, Clipperton, intertidal, sable et débris coralliens / *Clipperton, intertidal, sand and coral rubble*.

Existence de sous-espèces d'*Alpheus lottini* à Clipperton

Alain Van Wormhoudt

Alpheus lottini est un complexe de différentes sous-espèces dont certaines peuvent être élevées au rang d'espèces. Cependant, du point de vue morphologique, il est quasi impossible de les différencier (Anker 2001) et même la livrée chromatique, très variable d'un individu à l'autre, est peu utile (voir sur la figure les deux individus de l'île de la Réunion : Réunion 02 et Réunion 37). Les précédents travaux de Williams *et al.* (2002), en utilisant différents marqueurs moléculaires dont la Cytochrome oxydase I (COI), ont mis en évidence deux clades distincts, l'un dans l'océan Indien (clade I), l'autre dans Pacifique est (clade II), avec une zone de mélange dans le Pacifique ouest (Palau).

Avec ce même marqueur, une analyse en maximum de vraisemblance (ML), utilisant le modèle d'évolution le plus approprié (HKY), a été réalisée en utilisant 40 nouvelles séquences provenant d'individus collectés à Tahiti (12 spp.), La Réunion (2 spp.) et Clipperton (13 spp.) ainsi que certains individus des collections du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) et du *United States National Museum* (USNM).

Parmi les 563 bases analysées, 125 sites variables ont été mis en évidence dans l'ensemble du complexe *A. lottini*.

Sept changements d'acides aminés sont observés et six bases sont délétées chez les individus du groupe de "Fangataufa" (Polynésie française), qui peuvent être considérés comme appartenant à une nouvelle espèce : une analyse de bootstrap confirme cette hypothèse (98%, voir la figure pour les individus Fangataufa 1 & 2).

Le pourcentage de divergence élevé (10-13%) entre les individus du groupe "Hawaii - Marquises Fatu Hiva - Guam NCBI - Palau NCBI-1 - Moorea G3 - Moorea M6" et du groupe "Moorea M3 - Bora Bora M2 - Clipperton 15-Intertidal - Clipperton 13-Intertidal - Moorea R3", auquel deux individus de Clipperton (13 & 15 Intertidal) sont rattachés, permet aussi d'envisager d'élever ces deux groupes au rang de sous-espèces. Entre ces deux groupes, trois acides aminés sont changés. Cette divergence correspond à environ 4-5 millions d'années d'évolution (Williams *et al.* 2002).

Au sein du complexe *A. lottini sensu stricto*, 65 sites informatifs sont détectés. Cependant, si la population de l'océan Indien est relativement homogène (diversité de 2%), la population de Clipperton présente à elle seule 58 sites variables informatifs et un taux de diversité moyen de 3% (1-5%). Aucun changement d'acide aminé n'est détecté. Les baisses successives du niveau des océans, ont sans doute favorisés l'isolement géographique du complexe *A. lottini* de l'océan Indien.

Les individus de Palau se répartissent en deux groupes différents (voir la figure, individus PALAU NCBI-1 et NCBI-2), définissant des zones de mélanges. À côté de Palau d'autres zones de mélanges sont mises en évidence sur la figure pour les individus de Polynésie française et tous les autres individus de Clipperton autres que 13 & 15. Le maintien de ces divergences peut être lié au comportement des individus qui excluent toute intrusion au niveau des formations des couples.



Figure 178 : *Alpheus* sp. ? nov. Lc 8 mm, Stn MNHN 42, blocs / *rubbles*, 20 m. Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative*. Détermination provisoire d'A. Anker / *Provisional det. A. Anker*.

Alpheus **sp. ? nov.**

••• **Matériel examiné**

MNHN : Stn 24, 2 ♀♀ ov. 5,0-6,0 mm, 2 spms 5,0-6,0 mm. — Stn 42, 1 spm. 8 mm.

••• **Remarques**

Cette espèce n'a pas pu être déterminée. D'après A. Anker (comm. pers.) qui a examiné les photographies en couleur, il s'agit probablement d'une nouvelle espèce. Par sa coloration elle est voisine d'*Alpheus astrinx* Banner & Banner, 1982, une espèce australienne illustrée par Poore (2004 : pl. 8d).

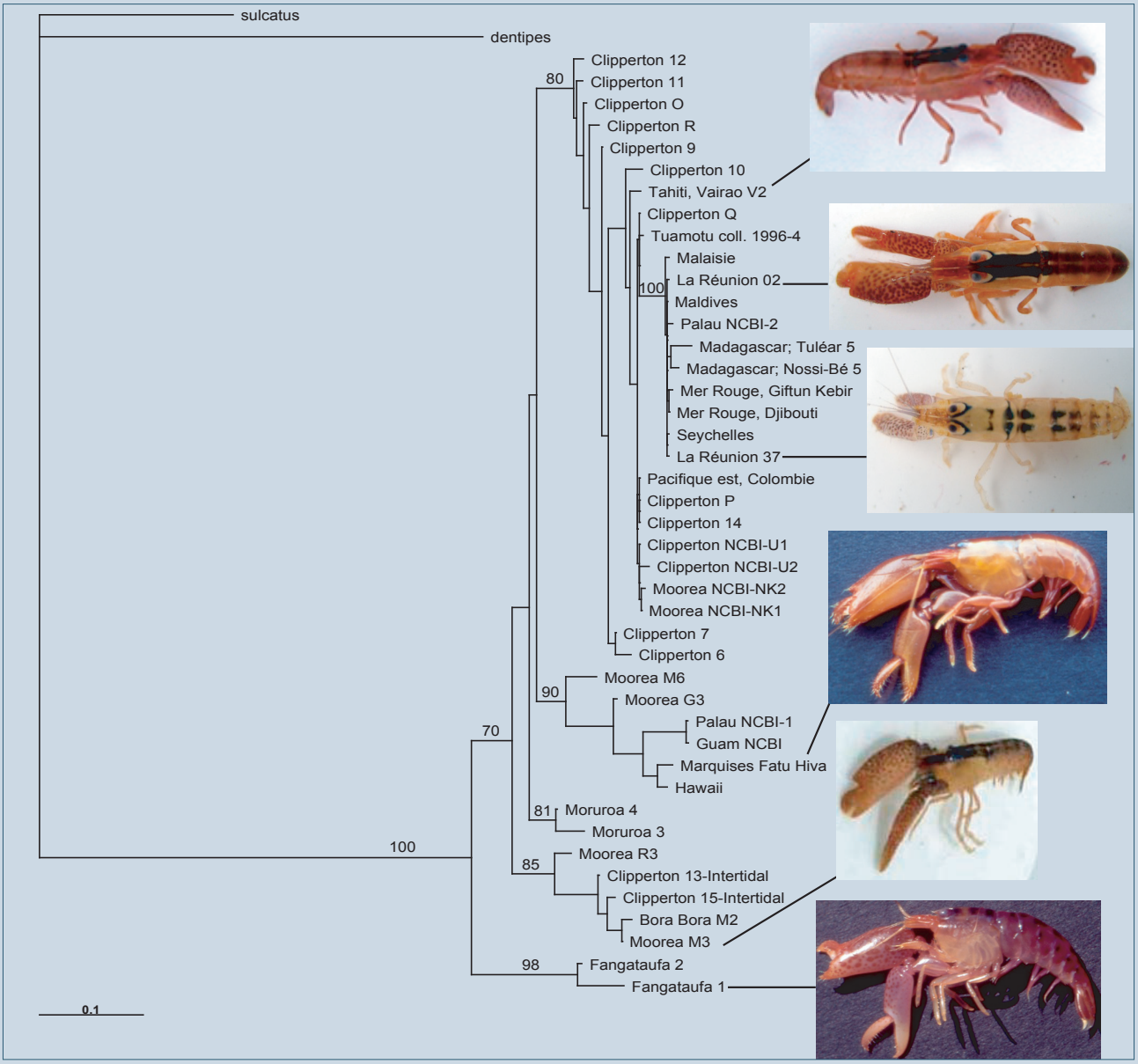
Automate dolichognatha **De Man, 1888**

Automate dolichognatha De Man, 1888 : 529, pl. 22, fig. 5 (localité type : Noordwachter I. = Pulau Tuguan, Indonésie). — Anker 2001 : 254 (distribution). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 65 (liste).

Automate sp. – Chace 1962 : 606 (Clipperton ; voir remarques).

••• **Matériel examiné**

MNHN : Stn X, 1 ♂ 4,5 mm, 1 ♀ ov. 6,6 mm.



Analyse phylogénétique en maximum de vraisemblance (ML) de quelques crevettes du complexe *Alpheus lottini*, en utilisant l'ADN mitochondrial COI comme marqueur (563 paires de bases). *Alpheus dentipes* et *A. sulcatus* sont choisis comme groupe extérieur : seuls les bootstraps supérieurs à 70 % sont représentés. Les échantillons de Bora Bora, Moorea, Tahiti (Vairao) et La Réunion, ont été collectés par A. Van Wormhoudt, en 2003 et 2005. Les autres échantillons proviennent : de la banque NCBI (*National Center for Biotechnology Information*) ; des collections du MNHN (Seychelles, coll. Banner 1980 ; Djibouti, coll. Banner 1933 ; Nossi-Bé, coll. Crosnier 1958 ; Tuléar, coll. Thomassin 1972 ; Maldives, coll. Gardiner 1901 ; Malaisie, coll. Serène 1958 ; Marquises, coll. Poupin 1996 ; Fangataufa et Moruroa, coll. Poupin 1996) ; de l'USNM (Mer Rouge, île Giftun Kebir USNM 173985 ; Pacifique est, Colombie, "Octavia Bay" UNSM 237168) et de la mission scientifique pluridisciplinaire à Clipperton en 2005.

Phylogenetic analysis by Maximum Likelihood (ML) of shrimp specimens belonging to the Alpheus lottini *complex, using COI mitochondrial DNA marker (563 base pairs).* Alpheus dentites *and* A. sulcatus *are the outgroups: only bootstraps greater than 70 % are shown. Specimens from Bora Bora, Moorea, Tahiti (Vairao) and La Réunion have been collected by A. Van Wormhoudt, in 2003 and 2005. Others specimens are from: NCBI bank, (National Center for Biotechnology Information); MNHN collections (Seychelles, coll. Banner 1980; Djibouti, coll. Banner 1933; Nossi-Bé, coll. Crosnier 1958; Tuléar, coll. Thomassin 1972; Maldives, coll. Gardiner 1901; Malaysia, coll. Serène 1958; Marquesas Islands, coll. Poupin 1996; Fangataufa and Moruroa, coll. Poupin 1996); USNM collections (Red sea, Giftun Kebir Island USNM 173985; Eastern Pacific, Colombia, "Octavia Bay" USNM 237168) and from the multidisciplinary survey at Clipperton atoll in 2005.*

Distribution

Atlantique. Indo-Pacifique, de l'Afrique orientale au Mexique, incluant la Polynésie française. Dans le Pacifique est, connue de Californie, golfe de Californie jusqu'au Pérou, et aux IO : Revillagigedo (Clarión), Clipperton (premier signalement), Coco, Galápagos.

Écologie

Lt environ 10-20 mm. Récoltée à Clipperton dans la zone intertidale ; connue des petits fonds sablo-vaseux, jusqu'à une centaine de mètres.

Remarques

Premier signalement de cette espèce à Clipperton, à partir de deux petits spécimens, mélangés à un lot d'*Alpheus pacificus*. Comme chez beaucoup de crevettes Alpheidae, *Automate dolichognatha*, au sens large, constitue un complexe d'espèces cryptiques qui devraient être séparées à l'avenir (Anker comm. pers.). Les deux spécimens d'*Automate* sp. mentionnés de Clipperton par Chace (1962) sont des juvéniles dont la plupart des péréiopodes manquent. Ils sont ici arbitrairement rattachés à cette espèce.

Metalpheus rostratipes **(Pocock, 1890)**
Alpheus rostratipes Pocock, 1890 : 522 (localité type : Fernando do Noronha, Brésil).

Crangon hawaiiensis clippertoni – Schmitt 1939a : 11 (localité type : Clipperton).

Alpheus clippertoni – Chace 1962 : 609 (Clipperton).

Metalpheus rostratipes – Anker 2001 : 265 (distribution, synonymie). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 65 (liste).

••• **Distribution**
Atlantique. Indo-ouest Pacifique, de Madagascar à Clipperton, incluant Hawaii, la Polynésie française, et l'île de Pâques.
••• **Écologie**
Lt jusqu'à 7-15 mm. Intertidal et petits fonds (12 m), dans les coraux et algues calcaires.

Pomagnathus corallinus **Chace, 1937**
Pomagnathus corallinus Chace, 1937 : 124, fig. 5 (localité type : large du banc Arena, Basse Californie du Sud, dans des coraux *Pocillopora*). — Schmitt 1939a : 12 (Clipperton). — Chace 1962 : 612 (Clipperton). — Hickman & Zimmerman 2000 : 47 (Galápagos). — Anker 2001 : 267 (distribution). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 66 (liste).

••• **Matériel examiné**
UNAM : 5 ♂♂ Lc 1,6-2,6 mm, Lt 7,2-11,8 mm. — Stn 4, 2 ♂♂. — Stn 6, 3 ♂♂.
••• **Distribution**
Du golfe de Californie à la Colombie et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión), Clipperton, Malpelo, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt jusqu'à 15-19 mm. Intertidal et petits fonds (7-9 m à Clipperton), associée aux coraux *Pocillopora* ou aux débris coralliens.

Synalpheus biunguiculatus **(Stimpson, 1860)**
Alpheus biunguiculatus Stimpson, 1860a : 31 [100] (localité type : Hawaii).

Synalpheus biunguiculatus – Chace 1962 : 612 (Clipperton). — Hickman & Zimmerman 2000 : 44 (Galápagos). — Anker 2001 : 277 (distribution). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 66 (liste).

••• **Distribution**
Hawaii et Pacifique est, du golfe de Californie jusqu'à la Colombie et aux IO : Revillagigedo (Clarión), Clipperton, Malpelo, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt jusqu'à 13 mm. Intertidal et petits fonds (10-20 m), dans les sédiments coralliens ou les coraux *Pocillopora*.

Synalpheus charon **(Heller, 1861)**
Alpheus charon Heller, 1861 : 25(27) ; 1862 : 272, pl. 3, figs 21, 22 (localité type : mer Rouge).

Synalpheus charon – Chace 1962 : 613 (Clipperton). — Hickman & Zimmerman 2000 : 44 (Galápagos). — Anker 2001 : 279 (distribution). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 66 (liste).

••• **Matériel examiné**
UNAM : 18 ♂♂, 3 ♀♀ ov., 4 ♀♀, Lc 3,0-9,5 mm, Lt 9,3-20,6 mm. — Stn 2, 7 ♂♂, 2 ♀♀. — Stn 4, 3 ♂♂. — Stn 6, 6 ♂♂, 1 ♀. — Stn 10, 2 ♂♂, 2 ♀♀ ov. — Stn 13, 1 ♀ ov., 1 ♀.
••• **Distribution**
De l'Afrique du Sud au Mexique, incluant Hawaii et la Polynésie française. Dans le Pacifique est, du golfe de Californie jusqu'au Panama et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión), Clipperton, Malpelo, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt jusqu'à 9-20 mm. Intertidal et petits fonds (10-20 m), dans les coraux, parfois avec *Alpheus lottini* ou des crabes *Trapezia*.

Synalpheus lockingtoni **Coutière, 1909**
Synalpheus lockingtoni Coutière, 1909 : 21, fig. 1 (localité type : large de l'île San Nicolas, Californie). — Anker 2001 : 285 (distribution). — Hermoso-Salazar & Solís-Weiss 2002 : 1278 (Clipperton). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 66 (distribution).

Synalpheus cf. *lockingtoni* – Hickman & Zimmerman, 2000 : 45 (Galápagos).

••• **Distribution**
Du Mexique à la Colombie et aux IO : Basse Californie du Sud, Clipperton, ? Galápagos.
••• **Écologie**
Lt jusqu'à environ 30 mm. Intertidal et petits fonds (12 m à Clipperton), dans les débris coralliens ou les coraux.

Synalpheus nobilii **Coutière, 1909**
Synalpheus nobilii Coutière, 1909 : 40, fig. 22 (localité type : baie Stn Helena, Équateur). — Schmitt 1939a : 12, 24 (Clipperton). — Chace 1962 : 613 (Clipperton). — Hickman & Zimmerman 2000 : 46 (Galápagos). — Anker 2001 : 289 (distribution). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 66 (liste).

••• **Matériel examiné**
UNAM : 23 ♂♂, 5 ♀♀ ov., 10 ♀♀, Lc 2,3-7,2 mm, Lt 6,3-15,2 mm. — St 4, 5 ♂♂, 3 ♀♀. — Stn 6, 6 ♂♂, 1 ♀ ov., 2 ♀♀. — Stn 10, 10 ♂♂, 4 ♀♀ ov., 4 ♀♀. — Stn 13, 2 ♂♂, 1 ♀.
••• **Distribution**
Basse Californie du Sud à l'Équateur et aux IO : rochers Alijos, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Malpelo, Galápagos. Un signalement douteux en Indonésie (Anker 2001 : 289).
••• **Écologie**
Lt jusqu'à environ 14 mm. Intertidal à 8 m, dans les débris coralliens, les algues, ou associée aux coraux (en général ceux du genre *Pocillopora*, parfois ceux du genre *Acropora*).

Famille HIPPOLYTIDAE Dana, 1852

Lysmata trisetacea (Heller, 1861)

Hippolyte trisetacea Heller, 1861 : 29 (localité type : mer Rouge).

Lysmata paucidens – Schmitt 1939a : 12 (Clipperton ; *L. paucidens* Rathbun, 1906 est un synonyme de *L. trisetacea*).

Lysmata trisetacea – Chace 1962 : 614 (Clipperton) ; 1997 : 77 (distribution). — Wicksten 2000 : 19, 20 (Clarión ; distribution, clé). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 67 (liste).

••• **Distribution**
De la mer Rouge au Mexique, incluant Hawaii. Dans le Pacifique est, golfe de Californie, îles Tres Marías et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Malpelo.
••• **Écologie**
Lt jusqu'à 17-22 mm. Intertidal jusqu'à 150 m, dans les débris coralliens. Les crevettes de ce genre ont souvent un comportement de nettoyage sur les poissons.

Thor algicola Wicksten, 1987

Thor algicola Wicksten, 1987 : 27 (localité type : Bahía Bocochibampo, Guaymas, Sonora, Mexique). — Wicksten & Hendrickx 2003 : 68 (liste).

••• **Matériel examiné**
UNAM : 6 ♂♂, 5 ♀♀ ov., 8 ♀♀, Lc 1,2-2,6 mm, Lt 6,2-7,1 mm. — Stn 2, 2 ♂♂. — Stn 4, 1 ♂, 2 ♀♀ ov., 1 ♀. — Stn 6, 1 ♂, 2 ♀♀ ov., 3 ♀♀. — Stn 10, 1 ♂. — Stn 13, 1 ♂. — Stn 14, 1 ♀ ov., 4 ♀♀, .
••• **Distribution**
Mexique (Puerto Peñasco, Sonora) au Panama (baie Piñas) et aux IO : Clipperton (premier signalement).
••• **Écologie**
Lt de l'ordre de 8-19 mm. Récoltée du littoral à 10 m, fonds rocheux ou dans les algues ; signalée jusqu'à 20 m.
••• **Remarques**
Premier signalement de cette espèce continentale aux IO. Deux autres espèces du même genre y sont déjà connues : *T. cordelli* Wicksten, 1996, de l'île Clarión, et *T. amboinensis* (De Man, 1888), des Galápagos et île Coco (Wicksten & Hendrickx 2003 : 68).

Famille PROCESSIDAE Ortmann, 1890

Processa hawaiensis (Dana, 1852)

Nika hawaiensis Dana, 1852b : 538 ; 1855 : pl. 33, fig. 7 (localité type : Hawaii).

Processa hawaiensis – Chace 1962 : 616 (Clipperton) . — Wicksten & Hendrickx 2003 : 68 (liste).

••• **Distribution**
Hawaii et Clipperton.
••• **Écologie**
Lt environ 10 mm. Récoltée sur le récif externe de Clipperton.



Figure 179 : *Corallichirus xuthus* (Manning, 1988).
Haut / *Top* : holotype, ♂ Lc environ 8 mm, Clipperton, Presidential Cruise, leg. W.-L. Schmitt, 21 juillet 1938 (USNM 77861), couleur altérée par le fixateur / *color altered by preservative*.
Bas / *Bottom* : ♂, pinces manquantes / *chelae missing*, Lc environ 5,3 mm, Stn MNHN 18, Clipperton, 55 m, sable et blocs / *Clipperton, 55 m, sand and rubbles*. Dét. N. Ngoc-Ho.

Infra-Ordre THALASSINIDEA Latreille, 1831

Famille CALLIANASSIDAE Dana, 1852

Corallichirus xuthus (Manning, 1988)

Corallianassa xutha Manning, 1988 : 885, fig. 3 (localité type : Clipperton).

Callianassa hartmeyeri – Schmitt 1939a : 15 (Clipperton) [Non *Corallianassa hartmeyeri* (Schmitt, 1935)].

Callianassa (Callichirus) placida – Chace 1962 : 617 (Clipperton) [Non *Callianassa placida* De Man, 1905].

Corallichirus xuthus – Manning 1992 : 571 (nouveau genre). — Hendrickx 1995a : 157 (liste). — Hernández Aguilera 2002 : 312 (Socorro).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 10, 1 ♂ 5,1 mm. — Stn 18, 1 ♂ environ 5,3 mm. (det. N. Ngoc-Ho).
••• **Distribution**
Golfe de Californie, Mexique (île Maria Madre), Colombie (Port Utria, îles Gorgones) et aux IO : Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt environ 50-60 mm. Espèce récoltée dans des sédiments coralliens, de la zone intertidale à 55 m. *Corallichirus hartmeyeri* (Schmitt, 1935) est une espèce jumelle de l'Atlantique.

INFRA-ORDRE PALINURA Latreille, 1802

Famille PALINURIDAE Latreille, 1802

Panulirus penicillatus (Olivier, 1791)

Astacus penicillatus Olivier, 1791 : 343 (localité type : inconnue).

Panulirus penicillatus – Chace 1962 : 617 (Clipperton). — Holthuis 1991 : 151 (liste). — Hernández Aguilera & Martínez Guzmán 1992 : 4, tab. 1 (Clarión). — Hendrickx 1995a : 156

(distribution dans le Pacifique est). — Hickman & Zimmerman 2000 : 52 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 312 (Socorro).

••• **Matériel examiné**
MNHN : coll. J.-M. Bouchard *et al.*, récif externe à basse mer, 9.I.2005, 2 ♀♀ 79,5-88,5 mm, 2 ♀♀ ov. 85,1-89,1 mm. — Platier devant le camp Bougainville, 16.II.2005, 1 ♂ 87,0 mm.
UNAM : Stn 4, 1 ♂ 100 mm.
••• **Distribution**
Mer Rouge et Afrique orientale, jusqu'au Mexique. Dans le Pacifique est, signalée de la côte mexicaine, entre Mazatlán et Guerrero, et aux IO : Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Coco, Malpelo et Galápagos.
••• **Écologie**
Espèce de grande taille, Lt jusqu'à 400 mm. Une des langoustes les plus communes dans l'Indo-Pacifique, de la zone intertidale à une dizaine de mètres. À Clipperton elle a été pêchée assez facilement, lors des sorties de nuit sur le platier externe. Cependant, l'espèce y serait beaucoup moins abondante que par le passé, à cause de la surpêche des bateaux faisant relâche près de l'atoll (Jost 2006).
••• **Remarques**
Les trois autres langoustes du même genre signalées aux IO, n'ont pas été reconnues à Clipperton au cours de cette mission : *P. femoristriga* von Martens, 1872 (ouest Pacifique depuis les Maldives, Vietnam, Taiwan, Indonésie, jusqu'aux Marquises et aux Galápagos) ; *P. gracilis* Streets, 1871 (Pacifique est, du golfe de Californie au Pérou, et Galápagos) ; et *P. inflatus* (Bouvier, 1895) (Pacifique est, du golfe de Californie à la Colombie, et îles Clarión, Socorro).

INFRA-ORDRE ANOMURA MacLeay, 1838

Famille PORCELLANIDAE Haworth, 1825

Pachycheles biocellatus (Lockington, 1878)

Petrolisthes (*Pisosoma*) *biocellatus* Lockington, 1878 : 403 (localité type : Basse Californie).

Pachycheles biocellatus – Schmitt 1939a : 16 (Clipperton). — Chace 1962 : 619 (Clipperton). —



Figure 181 : *Pachycheles biocellatus* (Lockington, 1878). ♀ ov. carapace 6,6 × 6,9 mm, Stn MNHN 42, Clipperton, 20 m, brossage de coraux / *brushing of corals*.

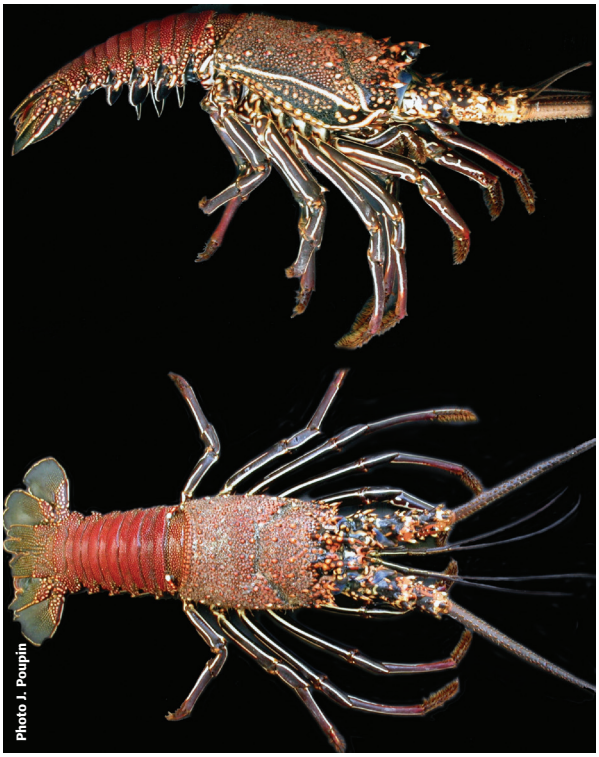


Figure 180 : *Panulirus penicillatus* (Olivier, 1791). ♂ Lc environ 91 mm, Clipperton, récif externe, pêche de nuit / *outer reef, fishing at night*.

Hendrickx & Harvey 1999 : 379 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 67 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 312 (Clarión, Socorro).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 1, 1 ♂ 5,1 × 5,2 mm, 1 ♀ ov. 5,1 × 5,4 mm. — Stn 3, 6 spms. — Stn 4, 31 spms. — Stn 5, 1 spm. — Stn 8, 57 spms. — Stn 10, 1 ♂ 2,7 × 2,6 mm, 2 juv. 2,0 × 1,8 mm et 2,3 × 1,8 mm. — Stn 29, environ 120 spms. — Stn 38, 1 ♂ 2,2 × 2,4 mm. — Stn 41, 3 ♂♂ 3,1 × 3,2-5,5 × 5,7 mm, 5 ♀♀ ov. 4,1 × 4,2-5,6 × 5,7 mm, 3 ♀♀ 2,2 × 2,3-4,9 × 5,0 mm ; 9 spms. — Stn 42, 48 ♂♂ 2,4 × 2,4-6,6 × 6,6 mm, 35 ♀♀ ov. 2,9 × 3,0 mm-6,3 × 7,0 mm, 13 ♀♀ 1,8 × 1,8-5,0 × 5,4 mm, 290 spms (environ).
UNAM : 72 ♂♂, 28 ♀♀ ov., 8 ♀♀, 2,6 × 2,7-6,8 × 7,1 mm. — Stn 3, 1 ♂. — Stn 5, 1 ♂, 2 ♀♀ ov., 1 ♀. — Stn 7, 7 ♂♂, 2 ♀♀ ov. — Stn 9, 1 ♂. — Stn 10, 9 ♂♂, 2 ♀♀ ov., 2 ♀♀. — Stn 12, 1 ♂. — Stn 14, 52 ♂♂, 22 ♀♀ ov., 5 ♀♀.
••• **Distribution**
Mexique à l'Équateur et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Malpelo, Galápagos.
••• **Écologie**
Taille de la carapace jusqu'à environ 7x7 mm. Espèce commune sous les cailloux, dans la zone intertidale. À Clipperton elle est abondante à 20 m, récoltée jusqu'à 54 m, souvent mélangée à des *Petrolisthes haigae*. Les spécimens ont souvent deux taches blanches sur les régions antérolatérales (Fig. 181), mais peuvent parfois être totalement rouges ou blancs. Le spécimen illustré des Galápagos par Hickman & Zimmerman (2000 : 67) a une coloration brune qui ne correspond pas à celle de Clipperton.

Petrolisthes **aff.** glasselli **Haig, 1957**

Petrolisthes glasselli Haig, 1957 : 33, pl. 8 (localité type : Colombie). — Hendrickx & Harvey 1999 : 380 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 63 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 313 (Clarión, Socorro).

Petrolisthes aff. *glasselli* – Chace 1962 : 623 (Clipperton).

••• **Matériel examiné**

MNHN : Stn 1, 5 ♂♂ 2,3 × 2,1-3,4 × 3,3 mm, 2 ♀♀ 3,8 × 3,6-3,9 × 3,5 mm. — Stn 2, 9 spms. — Stn 3, 6 spms. — Stn 8, 7 spms. — Stn 17, 7 spms. — Stn 20, 4 spms. — Stn 29, 2 spms. — Stn 32, 30 spms. — Stn 36, 5 spms. — Stn 40, 24 spms. — Stn 41, 13 ♂♂ 2,6 × 2,4-6,6 × 5,9 mm, 3 ♀♀ ov. 4,8 × 4,3-6,5 × 6,1 mm, 9 ♀♀ 2,3 × 2,2-6,6 × 6,0 mm, 12 spms. — Stn 42, 5 spms. — Stn 45, 19 ♂♂ 2,2 × 1,9-5,1 × 4,6 mm, 26 ♀♀ 2,2 × 1,7-6,6 × 6,3 mm, 18 juv.

UNAM : 1 ♂, 1 ♀ ov., 5 ♀♀, 2,9 × 2,2-6,3 × 6,0 mm. — Stn 3, 1 ♀. — Stn 4, 1 ♀ ov., 1 ♀. — Stn 9, 1 ♀. — Stn 12, 1 ♂, 1 ♀. — Stn 13, 1 ♂.



Figure 183 : *Petrolisthes haigae* Chace, 1962. Illustration des variations de teinte / *Color variations illustrated*.
Haut / *Top* : ♀ ov. carapace 8,4 × 8,0 mm, Stn MNHN 42, Clipperton, brossage de coraux, 20 m / *Clipperton, brushing of corals, 20 m*.
Milieu / *Middle* : ♀ ov. carapace 8,0 × 7,1 mm, Stn MNHN X, Clipperton, débris coralliens, zone intertidale / *Clipperton, coral rubble, intertidal zone*.
Bas / *Bottom* : ♀ ov. carapace 6,6 × 6,2 mm, Stn MNHN 42, Clipperton, brossage de coraux, 20 m / *Clipperton, brushing of corals, 20 m*.



Figure 182 : haut / *top* : *Petrolisthes* aff. *glasselli* Haig, 1957, ♀ carapace 8,3 × 7,9 mm, Stn MNHN 36, Clipperton, récif externe / *Clipperton, outer reef*, 54 m.
Bas / *Bottom* : *Petrolisthes glasselli*, spécimen des îles Galápagos / *specimen from Galapagos Islands*.

••• **Distribution**

(*P. glasselli sensu stricto*) Mexique à la Colombie, et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Malpelo, Galápagos.

••• **Écologie**

Carapace jusqu'à environ 8 × 8 mm. Espèce récoltée à Clipperton dans des blocs et du sédiment corallien, entre 10-54 m.

••• **Remarques**

Les spécimens de cette espèce étaient mélangés à des *Petrolisthes haigae*. Ils s'en distinguent par : la carapace, avec des stries longitudinales ponctuées de points rouges ; deux épines épibranchiales au lieu d'une ; la pilosité plus abondante sur la face externe des pinces. Une photo d'un *P. glasselli* des Galápagos, correspondant peut-être à la forme typique, est reproduite sur la figure 182, à partir du guide d'Hickman & Zimmerman (2000 : 65). Comme Chace (1962 : 623) l'a très bien remarqué, les spécimens de Clipperton sont particuliers, la carapace porte des bandes transversales discontinues, qui donnent l'aspect d'une ponctuation. Il est probable que, comme dans le cas de *Calcinus mclaughlinae* Poupin & Bouchard, 2006, la forme de Clipperton sera séparée de la forme typique de *P. glasselli*, lorsque des spécimens bien colorés des deux formes seront comparés.

Petrolisthes haigae **Chace, 1962**

Petrolisthes haigae Chace, 1962 : 620, fig. 1 (localité type : Clipperton ; autres spécimens des îles Tres Marías, Clarión et Galápagos). — Hendrickx & Harvey 1999 : 380 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 66 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 313 (Clarión, Socorro).

Petrolisthes marginatus – Schmitt 1939a : 16 (Clipperton). — Hertlein & Emerson 1957 : 5 (Clipperton) [Non *Petrolisthes marginatus* Stimpson, 1859].

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 6 ♂♂ 4,3 × 4,0-8,1 × 7,8 mm, 4 ♀♀ ov. 6,1 × 5,7-8,0 × 7,1 mm, 2 ♀♀ 4,9 × 4,4-7,3 × 6,5 mm. — Stn 3, 3 spms. — Stn 4, 18 spms. — Stn 5, 1 spm. — Stn 8, 21 spms. — Stn 10, 5 ♂♂ 2,0 × 1,9-5,6 × 5,2 mm, 7 ♀♀ 1,5 × 1,4-3,8 × 3,1 mm. — Stn 12, 4 ♂♂ 2,6 × 2,4 - 5,4 × 5,0 mm, 1 ♀ ov. 5,7 × 5,4 mm, 5 ♀♀ 1,9 × 1,7 mm - 3,9 × 3,7 mm. — Stn 17, 3 spms. — Stn 21, 1 ♀ 3,9 × 3,4 mm . — Stn 29, environ 75 spms. — Stn 32, 9 spms. — Stn 34, 1 ♀ 3,7 × 3,3 mm. — Stn 36, 4 spms. — Stn 41, 48 spms . — Stn 42 (mélangés à des *Pachycheles biocellatus*), 33 ♂♂ 2,0 × 2,0-7,5 × 6,7 mm, 17 ♀♀ ov. 4,0 × 3,7-9,6 × 9,2 mm, 20 ♀♀ 2,2 × 1,9-6,2 × 5,7 mm, plus environ 280 spms. — Stn 45, 2 ♂♂ 3,9 × 3,6-4,8 × 4,2 mm, 2 ♀♀ 5,3 × 4,8-5,6 × 5,0 mm
UNAM : 7 ♂♂, 5 ♀♀ ov., 26 ♀♀, 2,9 × 2,5-9,3 × 8,6 mm . — Stn 5, 2 ♀♀ ov., 3 ♀♀. — Stn 6, 1 ♀ ov. — Stn 7, 1 ♂, 2 ♀♀ ov., 14 ♀♀. — Stn 10, 2 ♂♂, 1 ♀. — Stn 12, 2 ♀♀. — Stn 13, 2 ♂♂, 5 ♀♀. — Stn 14, 2 ♂♂, 1 ♀.
••• **Distribution**
Golfe de Californie à l'Équateur et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Malpelo, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 9 × 9 mm. Dans les cailloux et sédiments coralliens, de la zone intertidale jusqu'à 10-55 m.
••• **Remarques**
Lors de la description de cette espèce, Chace (1962 : 622) a attiré l'attention sur le fait que les spécimens continentaux (Mexique et Colombie) sont plus épineux que la forme typique, particulièrement sur la marge supra-orbitaire et sur les bords externes du carpe et de la main du chélipède. Selon lui, il est très probable que la forme insulaire et la forme continentale appartiennent à deux espèces distinctes.

Famille HIPPIDAE Latreille, 1825

Hippa pacifica **(Dana, 1852)**
Remipes pacificus Dana, 1852b : 407 ; 1855 : pl. 25, figs 7a-g (localité type : île Ovalau, Fiji ; Hawaii).

Hippa pacifica – Chace 1962 : 630 (Clipperton). — Hendrickx & Harvey 1999 : 367 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 69 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 313 (Socorro).

••• **Distribution**
Tanzanie au Panama, incluant Hawaii et la Polynésie française. Dans le Pacifique est, golfe de Californie au Panama et aux IO : Revillagigedo (Socorro), Clipperton, Coco, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt de l'ordre de 30 mm. Espèce fouisseuse, sur les plages exposées à la houle. Lorsque la vague se retire les *Hippa* s'enfouissent rapidement dans le sable, où elles deviennent indécelables. Ce biotope, très particulier, n'a pas été prospecté au cours de cette mission, en raison de fortes houles rendant l'accès aux rares plages externes difficile. Par contre, plus d'une centaine de spécimens, dont des dizaines de femelles ovigères, ont été examinés de Clipperton par Chace (1962).

Emerita analoga **(Stimpson, 1857)**
Hippa analoga Stimpson, 1857 : 85 (localité type : côte californienne).

Emerita analoga – Richard *et al.* 1968 : 5 (Clipperton).

••• **Distribution**
Alaska (île Kodiak), golfe de Californie, Pérou (Paita), jusqu'au détroit de Magellan ; IO : Basse Californie du Sud, ? Clipperton. ? Hawaii (Hendrickx & Harvey 1999 : 367).
••• **Écologie**
Similaire à *Hippa pacifica*.
••• **Remarques**
Ce signalement de Clipperton est conservé, bien qu'un peu douteux et pouvant correspondre à *Hippa pacifica*. Il provient d'un rapport particulier à diffusion très réduite, rédigé par des médecins militaires. Il est possible que la détermination ait été faite correctement au MNHN, mais les spécimens correspondants n'ont pas été retrouvés dans ces collections. Une espèce proche, *Emerita rathbunae* Schmitt, 1935, est illustrée des Galápagos par Hickman & Zimmerman (2000 : 69).

Famille DIOGENIDAE Ortmann, 1892

Aniculus hopperae **McLaughlin & Hoover, 1996**
Aniculus hopperae McLaughlin & Hoover, 1996 : 299, figs 1-3 (localité type : Hawaii). — Poupin 2006 (Marquises).



Figure 184 : *Aniculus hopperae* McLaughlin & Hoover, 1996. ♀ ov. Lc 7,8 mm : vue dorsale du céphalothorax, troisième péréiopode gauche détaché, et pince gauche en vue ventrale ; Stn MNHN 21, Clipperton, récif externe, 23 m / *Dorsal view of cephalothorax, left third pereiopod separated and left chelae in ventral view; Stn MNHN 21, Clipperton outer reef, 23 m.*
Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative.*

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 8, 1 ♀ 6,3 mm. — Stn 21, 1 ♀ ov. 7,8 mm.
••• **Distribution**
Îles de la Ligne (Paulay comm. pers.), Hawaii, Marquises et Clipperton (premier signalement).
••• **Écologie**
Lt de l'ordre de 40-60 mm. Espèce de fonds coralliens, récoltée à Clipperton entre 8-23 m.
••• **Remarques**
La coloration des deux spécimens examinés est altérée par la fixation à l'alcool et ne présente pas la teinte générale rouge vif mentionnée pour la description d'*A. hopperae*, par McLaughlin & Hoover (1996). Cependant, les caractères morphologiques et la disposition des taches et bandes de couleur correspondent bien à cette espèce. Elle est proche *d'Aniculus retipes* Lewinsohn, 1982, qui occupe une position "incontestablement isolée" dans le genre (Forest 1984 : 59). La coloration permet de les séparer facilement (Poupin 2006 : coloration d'*A. retipes*). Un seul autre *Aniculus* est signalé du Pacifique est, *A. elegans* Stimpson, 1859, illustré des Galápagos par Hickman & Zimmerman (2000 : 60), avec une coloration très distincte d'*A. hopperae*.

Calcinus explorator **Boone, 1930**

Calcinus explorator Boone, 1930 : 28, pl. 3 (localité type : Galápagos). — Chace 1962 : 624, figs 3-4 (Clipperton). — Haeze *et al.* 1966 : 29 (Clipperton). — Richard *et al.* 1968 : 5 (Clipperton). — Hernández Aguilera *et al.* 1986 : 192, 206 (Clarión). — Hernández Aguilera & Martínez Guzmán 1992 : 4, tab. 1 (Clarión). — Hendrickx & Harvey 1999 : 368 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 58 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 312, tab. 1 (Socorro). — Poupin & Bouchard 2006 : 471, fig. 3 (Clipperton).

Calcinus obscurus – Schmitt 1939a : 11, 25, 26 (Clipperton) [Non *C. obscurus* Stimpson, 1859].

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 19 ♂♂ 1,9-8,5 mm, 4 ♀♀ ov. 2,3-3,0 mm, 1 ♀ 2,2 mm, 1 juvénile 1,1 mm, 22 spms dans coquilles (MNHN Pg 7617). — Stn 4, 3 spms dans coquilles (MNHN Pg 7618). — Stn 33, 5 ♂♂ 2,2-7,5 mm, 1 ♀ 3,5 mm, 5 spms dans coquilles (MNHN Pg 7619). — autres spms des collections MNHN (Pg 564, 651, 653).
UNAM : Stn 2, 1 ♂, 2 ♀♀ ov., 2 ♀♀, Lc 1,5-9,3 mm.
USNM : spécimens de Clipperton examinés par Chace (1962) (USNM 110971, 110990).
••• **Distribution**
Golfe de Californie jusqu'à Tenacatita, sur la côte mexicaine ; IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Coco, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt environ 10-20 mm. Espèce très commune dans la zone intertidale, sous les cailloux et dans les débris coralliens.

Calcinus mclaughlinae **Poupin & Bouchard, 2006**

Calcinus mclaughlinae Poupin & Bouchard, 2006 : 474, fig. 4 (localité type : Clipperton).

Calcinus ? *californiensis* – Chace 1962 : 627, figs 5, 6 (Clipperton).

Calcinus californiensis – Haeze *et al.* 1966 : 29 (Clipperton). — Hendrickx & Harvey 1999 : 368 (liste ; en partie, référence à Clipperton uniquement). — ? Hernández Aguilera 2002 : 312 (Socorro ; cf. remarques) [Non *C. californiensis* Bouvier, 1898].

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 1 ♂ 4,4 mm (Holotype MNHN Pg 7620), 10 ♂♂ 2,0-4,4 mm, 7 ♀♀ ov. 2,0-3,0 mm, 2 ♀♀ 1,6-2,2 mm, 4 spms dans coquilles (Paratypes MNHN Pg 7621). — Stn 4, 2 ♂♂ 4,4-5,0 mm, 1 ♀ ov. 2,5 mm, 5 spms dans coquilles (MNHN Pg 7622). — Stn 8, 2 spms dans coquilles (MNHN Pg 7623). — Stn 20, 1 spm. dans coquille (MNHN Pg 7624). — Stn 41, 1 ♂ 1,5 mm (MNHN Pg 7625). — Stn 45, 1 spm. dans coquille (MNHN Pg 7626).
UNAM : Stn 13, 1 ♂ 3,7 mm.
USNM : spécimens signalés de Clipperton par Chace (1962) (USNM 110896, 110987, 110900, 110897, 110898, 110901, 110899).



Figure 185 : *Calcinus explorator* Boone, 1930. ♂ Lc 2,4 mm, Clipperton, récif externe, zone intertidale à basse mer / *outer reef, intertidal zone at low tide* (MNHN Pg 7617).



Figure 186 : *Calcinus mclaughlinae* Poupin & Bouchard, 2006. ♀ ov. paratype Lc 2,0 mm, Clipperton, récif externe, 1-2 m (MNHN Pg 7621) / *Clipperton, outer reef 1-2 m (MNHN Pg 7621).*

••• **Distribution**
Clipperton ; peut-être aussi les Revillagigedo (Socorro) et la côte ouest de Basse Californie du Sud.
••• **Écologie**
Lt environ 10-20 mm. Espèce commune dans le bas de la zone intertidale, jusqu'à 22 m. Récoltée sous les cailloux, parfois dans les coraux *Pocillopora*.
••• **Remarques**
Espèce jumelle de *Calcinus californiensis* Bouvier, 1898 avec laquelle elle était autrefois confondue. Elle est peut-être endémique de Clipperton, bien que sa distribution puisse s'étendre aux Revillagigedo (Socorro) où Hernández Aguilera (2002) signale *C. californiensis*, et en Basse Californie du Sud (Poupin & Bouchard 2006).

Famille PAGURIDAE Latreille, 1802

Pagurus nesiotes **Haig & McLaughlin, 1991**

Pagurus nesiotes Haig & McLaughlin, 1991 : 425, figs 4a-g, 5a-f (localité type : Clipperton). — Hendrickx & Harvey 1999 : 372 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 61 (Galápagos).

Pagurus ? *lepidus* – Chace 1962 : 623 (Clipperton) [Non *Pagurus lepidus* (Bouvier, 1898)].

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 8, 1 ♂ 1,5 mm. — Stn 10, environ 25 spms. — Stn 12, 1 spm. — Stn 16, 3 spms. — Stn 17, 1 spm. — Stn 29, 1 spm. — Stn 32, 1 spm. — Stn 41, 2 juvs dans coquilles. — Stn 42, 1 spm. — Stn 45, 9 spms dans coquilles.
••• **Distribution**
Clipperton, Malpelo, Galápagos.
••• **Écologie**
Lt environ 5 mm. Petite espèce récoltée dans les sédiments coralliens du récif externe, jusqu'à 60 m. Les rayures des pattes ambulatoires (Fig. 187) sont un caractère pratique pour déterminer les très petits spécimens, sans les sortir de leur coquille.



Figure 187 : *Pagurus nesiotes* Haig & McLaughlin, 1991. ♂ Lc 2,0 mm, Clipperton, Stn MNHN 16, récif externe, 55 m / *Clipperton, outer reef, 55 m*. Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative*.



Figure 188 : *Dynomene ursula* Stimpson, 1860. ♀ ov. carapace 13,9 × 17,3 mm, Stn MNHN 12, Clipperton, récif externe, corail et gravats coralliens, 20 m / *Clipperton, outer reef, coral and coral rubble, 20 m*.

INFRA-ORDRE BRACHYURA Latreille, 1802

Famille DYNOMENIDAE Ortmann, 1892

Dynomene ursula Stimpson, 1860

Dynomene ursula Stimpson, 1860b : 239 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud). — Garth 1965 : 6 (Clipperton) ; 1966 : 5 (Clarión). — Holguín Quiñones 1994 : 237 (Socorro). — Hendrickx 1995b : 127 (liste) ; 1997 : 29, fig. 39. — Hickman & Zimmerman 2000 : 70, 72 (Galápagos).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 2, 2 ♀♀ 3,9 × 4,7-5,1 × 6,4 mm, 1 spm. — Stn 3, 3 spms. — Stn 8, 2 spms. — Stn 10, 1 spm. — Stn 12, 1 ♀ ov. 13,9 × 17,3 mm. — Stn 13, 2 spms. — Stn 17, 2 spms. — Stn 21, 2 spms. — Stn 39, 1 spm. — Stn 41, 1 ♂ 12,3 × 16,7 mm, 1 ♀ ov. 11,7 × 14,0 mm, 2 spms. — Stn 43, 1 ♀ 11,9 × 14,3 mm.
••• **Distribution**
Mexique à l'Équateur (île La Plata) et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Malpelo, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 24 × 27 mm. Récolté à Clipperton sur les fonds rocheux et dans les débris coralliens, de la zone intertidale jusqu'à 38 m ; signalé à plus de 100 m.

Famille CALAPPIDAE De Haan, 1833

Calappa hepatica **(Linnaeus, 1758)**

Cancer hepaticus Linnaeus, 1758 : 630 (localité type : "Indes").

Calappa hepatica – Garth 1965 : 7, figs 9, 10 (Clipperton). — Richard *et al.* 1968 : 5 (Clipperton). — Galil 1997 : 296, figs 10e-f, 13e-f, 14, 41 (révision du genre ; spécimens examinés de Clipperton). — Hendrickx 1995b : 128 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 76 (Galápagos).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Clipperton, coll. J. Le Chuiton, Centre de Recherche du Service de Santé des Armées, juin 1966, 1 ♂ 28,9 × 47,5 mm (MNHN B16319).
••• **Distribution**
Mer rouge jusqu'à Hawaii et la Polynésie française. Dans le Pacifique est, l'espèce n'est signalée qu'aux IO : Clipperton et Galápagos. Aux Galápagos, Hickman & Zimmerman (2000) pensent que le signalement récent de cette espèce serait lié à l'évènement El Niño de 1997-1998, avec un renforcement du contre courant nord équatorial orienté d'ouest en est.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 50 × 80 mm. Vit sur des fonds sableux avec la capacité de s'enfouir rapidement dans le sédiment. Ce biotope a été peu échantillonné pendant cette mission, ce qui peut expliquer l'absence de récoltes.

Famille LEUCOSIIDAE Samouelle, 1819

Ebalia clarionensis **Rathbun, 1935**

Ebalia clarionensis Rathbun, 1935 : 2 ; 1937 : 132, pl. 82, figs 3, 4 (localité type : baie Sulfur, île Clarión). — Hendrickx 1995b : 128 (liste) ; 1997 : 115, fig. 84 (synonymie, distribution). — Zimmerman & Martin 1999 : 644 (Coco). — Hernández Aguilera 2002 : 313 (Clarión).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 18, 1 ♀ ov. 6,7 × 7,9 mm, 16 juv.
••• **Distribution**
Revillagigedo (Clarión), Clipperton (premier signalement), Coco.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 8 × 9 mm. Petite espèce des sédiments coralliens du récif externe, 55-100 m.
••• **Remarques**
Dans un premier temps, cette petite espèce a été identifiée à *Ebalia hancocki* Rathbun, 1933, en se basant sur la photographie d'Hickman & Zimmerman (2000 : 74). Selon Rathbun (1937), qui a décrit *E. clarionensis* à partir d'un unique spécimen, les deux espèces sont très proches et ne diffèrent que par la présence (*E. hancocki*) ou l'absence (*E. clarionensis*) de deux dents triangulaires sur le bord latéral de la carapace, au niveau de sa largeur maximale. En se basant sur ce caractère, et sans avoir pu faire de comparaison avec des spécimens d'*E. hancocki*, les récoltes de Clipperton sont attribuées à l'espèce de l'île Clarión, ce qui constitue le premier signalement d'*E. clarionensis* depuis sa description.

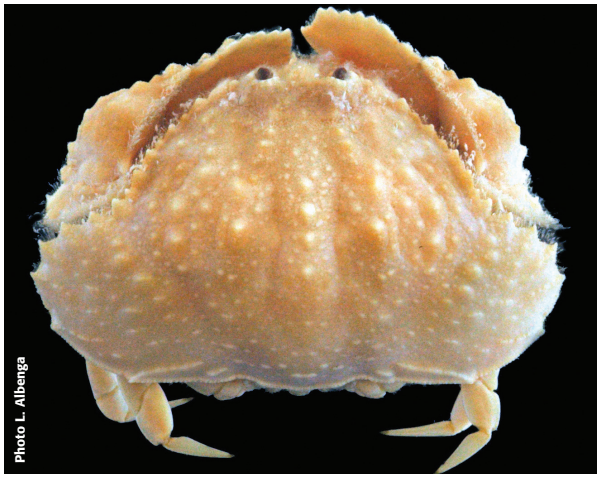


Figure 189 : *Calappa hepatica* (Linnaeus, 1758). ♂ carapace 28,9 × 47,5 mm, Clipperton, coll. Le Chuiton, juin 1996. Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative*.

Famille INACHIDAE MacLeay, 1838

Stenorhynchus debilis **(Smith, 1871)**

Leptodius debilis Smith, 1871 : 87 (localité type : Polvon, baie Realejo, Corinto, Nicaragua).

Stenorhynchus debilis – Garth 1946a : 366, pl. 63, fig. 1 (Galápagos) ; 1958 : 130, pl. B, fig. 7, pl. 9 (synonymie, distribution). — Hendrickx 1995b : 130 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 80 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 314 (Clarión, Socorro).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 16, 7 spms. — Stn 18, 1 ♂, 1 ♀ ov. 14,6 (rostre inclus) × 6,3 mm. — Stn 21, 1 ♀

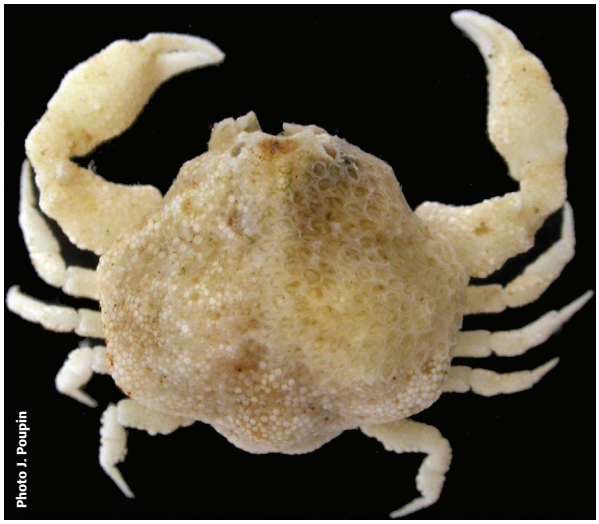


Figure 190 : *Ebalia clarionensis* Rathbun, 1935. ♀ ov. carapace 6,7 × 7,9 mm, Stn MNHN 18, Clipperton, sédiments coralliens, 55 m. Partie droite de la carapace recouverte par des bryozoaires / *Clipperton, coral sediments, 55 m. Right part of carapace covered with bryozoans.*

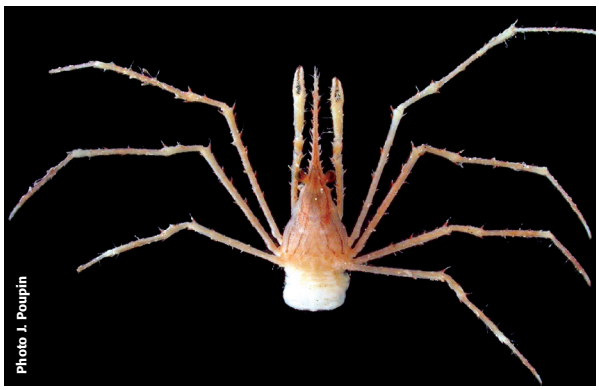


Figure 191 : *Stenorhynchus debilis* (Smith, 1871). ♀ ov. carapace 17,5 (avec rostre / *with rostrum*) × 7,0 mm, Stn MNHN 26, Clipperton, récif externe, 54 m / *Clipperton, outer reef, 54 m*.
Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative*.

10,3 × 3,5 mm. — Stn 26, 10 spms 10,5 × 3,6-17,5 × 7,0 mm. — Acapulco, île Roqueta, coll. J. Poupin, apnées 1-10 m, 1 ♂ 26,6 × 10,0 mm.

••• **Distribution**

Golfe de Californie au Chili ; IO : Basse Californie du Sud, rochers Alijos, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton (premier signalement), Coco, Galápagos.

••• **Écologie**

Carapace jusqu'à environ 30 × 13 mm. Espèce de fonds coralliens sédimentaires, rochers et algues, récoltée entre 23-55 m ; signalée à plus de 100 m. Elle a une espèce jumelle dans l'Atlantique est, *Stenorhynchus seticornis* (Herbst, 1788). Les caractères morphologiques qui les séparent sont dans Garth (1958 : 134). Le genre *Stenorhynchus*, dans son acceptation actuelle, ne comprend pas d'espèce indo-ouest pacifique.

Famille MITHRACIDAE Balss, 1929

Teleophrys cristulipes **Stimpson, 1860**

Teleophrys cristulipes Stimpson, 1860c : 133 ; 1860b : 190, pl. 2, fig. 2 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud). — Schmitt 1939a : 22 (Clipperton). — Garth 1946a : 396, pl. 68, figs 5, 6 (Galápagos) ; 1958 : 379, pl. W, fig. 1, pl. 42, fig. 3 (synonymie, distribution, clé) ; 1965 : 11 (Clipperton) ; 1992a : 5 (Clarión, Socorro). — Hendrickx 1995b : 132 (liste) ; 1999 : 212, fig. 123 (synonymie, distribution). — Hickman & Zimmerman 2000 : 79, 86 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 314 (Clarión, Socorro).

••• **Matériel examiné**

MNHN : Stn X, 1 spm. — Stn 1, 2 spms. — Stn 2, 8 spms 2,9 × 2,6-6,8 × 7,2 mm (dont 1 ♀ ov. 4,7 × 4,7 mm). — Stn 4, 5 spms 5,9 × 5,9-7,1 × 7,1 mm. — Stn 5, 2 spms. — Stn 8, environ 110 spms. — Stn 10, 20 spms. — Stn 12, 1 juv. — Stn 13, 10 spms. — Stn 14, 1 spm. — Stn 15, 2 spms. — Stn 17, 5 spms. — Stn 20, 1 spm. — Stn 25, 1 spm. — Stn 29, environ 140 spms (dont 1 ♀ ov. recouverte d'une éponge). — Stn 27, 1 ♀ ov. 7,2 × 7,7 mm. — Stn 32, 8 spms. — Stn 34, 1 spm. — Stn 40, 2 spms. — Stn 41, 29 spms, (dont une petite ♀ ov. 4,4 × 4,4 mm). — Stn 42, 1 ♀ ov. 4,7 × 4,7 mm, 25 spms 2,1 × 2,1-8,5 × 8,5 mm, plus environ 104 spms. — Stn 43, 4 spms. — Stn 45, 12 spms

UNAM : 219 ♂♂, 64 ♀♀ ov., 113 ♀♀, 4,6 × 4,2-7,5 × 8,3 mm. — Stn 4, 1 ♀ ov. — Stn 5, 11 ♂♂, 1 ♀ ov., 4 ♀♀. — Stn 7, 42 ♂♂, 7 ♀♀ ov., 19 ♀♀. — Stn 9, 18 ♂♂, 6 ♀♀ ov., 7 ♀♀. — Stn 12, 50 ♂♂, 15 ♀♀ ov., 20 ♀♀. — Stn 13, 17 ♂♂, 7 ♀♀ ov., 23 ♀♀. — Stn 14, 81 ♂♂, 26 ♀♀ ov., 40 ♀♀.

••• **Distribution**

Golfe de Californie à l'Équateur et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Malpelo, Coco, Galápagos.

••• **Écologie**

Carapace jusqu'à environ 8 × 8 mm, pas plus de 3 × 3 mm pour la plupart des spécimens récoltés à Clipperton. Très commun sur le récif externe, de la zone intertidale à 54 m, sur des fonds rocheux, dans les algues, sédiments coralliens, ou coraux.



Figure 192 : *Teleophrys cristulipes* Stimpson, 1860. ♂ carapace 7,0 × 7,5 mm, Stn MNHN 45, Clipperton, brossage de coraux, 22 m / *Clipperton, brushing of corals, 22 m*.
Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative*.

••• **Remarques**

Teleophrys cristulipes se caractérise par la forme allongée du deuxième article libre du pédoncule antennaire, la présence de trois épines antérolatérales sur la région branchiale de la carapace, et l'absence de lobe sur le bord postérieur du propode des pattes ambulatoires.

Famille PISIDAE Dana, 1851

Herbstia pubescens **Stimpson, 1871**

Herbstia pubescens Stimpson, 1871 : 92 (localité type : Manzanillo, Mexique). — Garth 1965 : 11 (Clipperton). — Hendrickx 1995b : 131 (liste) ; 1999 : 126, fig. 72 (synonymie, distribution).

••• **Matériel examiné**

MNHN : coll. non défini, récif externe, en face du rocher, 28/01/2005, brossage sur holothuries, 1 juv. — Stn 1, 6 spms. — Stn 2, 3 spms. — Stn 5, 1 ♂ 10,3 × 7,1 mm, 1 ♀ ov. 13,6 × 9,4 mm. — Stn 8, 3 spms. — Stn 10,



Figure 193 : *Herbstia pubescens* Stimpson, 1871. ♂ carapace 16,0 × 11,0 mm, Stn MNHN 21, Clipperton, récif externe, 23 m. Spécimen débarrassé des morceaux d'algues qui le recouvraient ; deuxième et troisième péréiopodes absents à droite / *Clipperton, outer reef, 23 m. Algae covering the specimen removed; right second and third pereiopods missing*.

2 spms. — Stn 12, 2 spms. — Stn 13, 2 spms. — Stn 15, 2 spms. — Stn 17, 3 spms 5,3 × 3,2-15,2 × 10,6 mm. — Stn 21, 1 ♂ 16,0 × 11,0 mm. — Stn 28, 1 spm. — Stn 29, 4 spms. — Stn 32, 3 spms. — Stn 34, 1 spm. — Stn 41, 6 spms 4,3 × 2,8-11,8 × 8,5 mm. — Stn 42, 5 spms. — Stn 45, 1 ♀ 9,5 × 6,0 mm.
UNAM : 2 ♂♂ 4,0 × 2,8-6,0 × 5,4 mm. — Stn 8, 1 ♂. — Stn 13, 1 ♂.

••• **Distribution**
Golfe de Californie à l'Équateur et aux IO : Clipperton (premier signalement).

••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 16 × 11 mm. Espèce récoltée sur le récif externe, par petits fonds et jusqu'à 54 m, dans les sédiments coralliens, les algues, les coraux *Pocillopora*, ou inhabituellement (juvéniles) sur des holothuries.

••• **Remarques**
Ces nouveaux spécimens de Clipperton ont été déterminés avec la clé de Garth (1958 : 300). Les pattes ambulatoires portent des soies rigides, avec quelques fois de rares épines. Deux espèces seulement peuvent convenir : *H. pyriformis*, endémique des Galápagos, qui porte quatre dents évidentes sur le bord latéral de la carapace, avec une crête épineuse sur la paume des pinces mâles ; et *H. pubescens*, dont le bord latéral de la carapace porte de nombreuses petites épines éparses et dont les pinces mâles ne portent qu'un crête obsolescente. Sur la base de ces caractères les spécimens de Clipperton correspondent à *H. pubescens*.

Lissa aurivilliusi **Rathbun, 1898**
Lissa aurivilliusi Rathbun, 1898 : 575, pl. 41, fig. 4 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud, 56 m). — Garth 1946a : 384, pl. 65, figs 3, 4 (Galápagos) ; 1958 : 335, pl. T, fig. 8, pl. 33, fig. 4 (distribution, clé). — Hendrickx 1995b : 131 (liste) ; 1999 : 135, fig. 77 (synonymie, distribution). — Hickman & Zimmerman 2000 : 84 (Galápagos).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 16, 1 ♀ 4,5 × 3,6 mm. — Stn 18, 2 ♂♂ 4,3 × 3,3-6,9 × 5,1 mm, 2 ♀♀ 4,6 × 3,6 mm-8,0 × 6,7 mm, 1 juv.

••• **Distribution**
Golfe de Californie à l'Équateur et aux IO : Basse Californie du Sud, Clipperton (premier signalement), Galápagos.

••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 13 × 11 mm. Espèce récoltée à 55 m, dans des sables coralliens ; signalée entre 5-130 m.

••• **Remarques**
Le genre *Lissa*, inconnu de l'Indo-ouest Pacifique, n'est représenté dans le Pacifique est que par deux espèces (Garth 1958 : clé) : *L. aurivilliusi* Rathbun, 1898 et *L. tuberosa* Rathbun, 1898. Les deux sont signalées aux IO, donc potentiellement présentes à Clipperton. *L. aurivilliusi* a une espèce jumelle dans l'Atlantique ouest, *L. bicarinatia* Aurivillius, 1889.

Famille DAIRIDAE Ng & Rodriguez, 1986

Daira americana **Stimpson, 1860**
Daira americana Stimpson, 1860b : 212 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud). — Garth 1946a : 438 (Galápagos) ; 1992a : 5 (Clarión, Socorro). — Hendrickx 1995b : 133 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 95 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 314 (Socorro).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 1 ♀ 17,0 × 25,0 mm. — Stn 31, 1 ♀ 17,3 × 25,4 mm, 1 juv. 3,3 × 4,8 mm. — **Matériel de comparaison** : *Daira perlata* (Herbst, 1790) : Polynésie française, Makatea, coll. O. Gargominy 2005, 1 ♀ 26,9 × 36,7 mm.

••• **Distribution**
Golfe de Californie à l'Équateur et aux IO : rochers Alijos, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton (premier signalement), Galápagos.

••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 30 × 40 mm. Espèce récoltée dans les blocs coralliens et les coraux *Pocillopora*, de la zone intertidale à quelques mètres.

••• **Remarques**
Stimpson (1860b : 212) distingue son espèce de la forme indo-ouest pacifique, *Daira perlata* (Herbst, 1790), très commune en Polynésie française, de la façon suivante :



Figure 194 : *Lissa aurivilliusi* Rathbun, 1898. ♂ carapace 6,9 × 5,1 mm, Stn MNHN 18, Clipperton, sables et graviers, 55 m / *Clipperton, sand and gravel, 55 m.*



Figure 195 : *Daira americana* Stimpson, 1860. ♀ carapace 17,0 × 25,0 mm, Stn MNHN X, Clipperton, récif externe devant port Jaouen, 1-2 m / *Clipperton, outer reef, in front of Port Jaouen, 1-2 m.*

"*Closely allied to* D. perlata, *differing only in the fingers which in our species are not spoon-shaped but acuminate, and in the existence of tufts of setae between the tubercles of the carapace*". Selon ces critères, en particulier la présence d'un duvet abondant entre les tubercules de la carapace, les spécimens de Clipperton, comparés à un spécimen de Polynésie française, sont bien identifiables à l'espèce américaine. La teinte brune des spécimens de Clipperton, au lieu de rose pour la Polynésie française, correspond également très bien à celle illustrée des Galápagos (Hickman & Zimmerman 2000).

Famille PARTHENOPIDAE MacLeay, 1838

Ochtholambrus triangulus (Stimpson, 1860)

Lambrus triangulus Stimpson, 1860b : 201 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud).

Parthenope (*Pseudolambrus*) *triangula* – Garth 1946a : 410, pl. 69, fig. 1 (Galápagos) ; 1992a : 5 (Clarión, Socorro).

Parthenope triangulata (sic) – Hendrickx 1995b : 133 (liste).

Parthenope triangula – Hendrickx 1999 : 237, pl. 10c (synonymie, distribution). — Hickman & Zimmerman 2000 : 92 (Galápagos).

Ochtholambrus triangulus – Tan & Ng 2007a : 108 (nouveau genre).

••• **Matériel examiné**

MNHN : Stn 10, 2 juv. — Stn 18, 3 ♂♂ 5,1 × 6,0-8,0 × 9,7 mm, 6 juv. — Stn 46, 1 ♂ 8,4 × 11,0 mm, 1 ♀ ov. 9,2 × 12,2 mm, 1 ♀ 7,0 × 9,1 mm, 3 juv.

••• **Distribution**

Un signalement unique en Équateur (île La Plata) et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton (premier signalement), Galápagos.



Figure 196 : *Ochtholambrus triangulus* (Stimpson, 1860). ♀ ov. carapace 9,2 × 12,2 mm, Stn MNHN 46, Clipperton, récif externe, sable corallien, 33 m / *Clipperton outer reef, coral sand, 33 m.*

••• **Écologie**

Carapace jusqu'à environ 16 × 21 mm. Espèce récoltée sur le récif externe de Clipperton, dans des sables coralliens, entre 13-55 m ; signalée jusqu'à plus de 100 m.

Daldorfia glasselli (Garth, 1958)

Thyrolambrus erosus Rathbun, 1898 : 579, pl. 42, fig. 1 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud, et sud du golfe de Californie) [Non *Lambrus* (*Parthenopoides*) *erosus* Miers, 1879].

Thyrolambrus glasselli – Garth, 1958 : 452, pl. Z_2, figs 8, 8a, pl. 51-fig. 1 (nouveau nom ; baie Magdalena, côte ouest de Basse Californie du Sud, golfe de Californie, Gorgones, Clarión) ; 1992a : 5 (Clarión). — Hendrickx 1995b : 133 (liste) ; 1999 : 242, pl. 10d (synonymie, distribution).

Daldorfia glasselli – Tan & Ng 2007b : 144, fig. 15 (nouvel arrangement générique).

Voir Garth (1958 : 454) pour la synonymie assez complexe de cette espèce. En résumé, le nom original de *Thyrolambrus erosus* a été changé une première fois en *T. rathbunae*, par Balss (1935), et une seconde fois en *T. glasselli*, par Garth (1958), pour cause de noms déjà utilisés. Plus récemment Tan & Ng (2007) rangent cette espèce dans le genre *Daldorfia*.

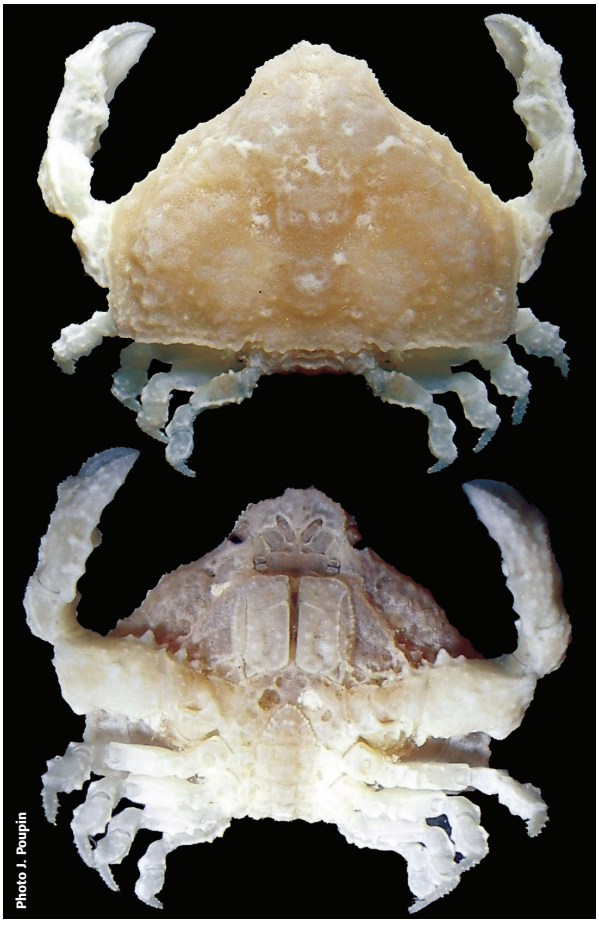


Figure 197 : *Daldorfia glasselli* (Garth, 1958). ♀ carapace 6,7 × 8,8 mm, Stn MNHN 34, Clipperton, récif externe, 20-25 m / *Clipperton, outer reef, 20-25 m.*

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 6, 1 juv. — Stn 34, 1 ♀ 6,7 × 8,8 mm.
••• **Distribution**
Golfe de Californie et Équateur (large d'Esmeralda) ; IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton (premier signalement).
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 16 × 21 mm. Espèce récoltée dans des sables coralliens, vers 20 m ; signalée entre 3-64m, exceptionnellement de la zone intertidale.
••• **Remarques**
Ces deux petits spécimens sont attribués à *Daldorfia glasselli* (Garth, 1958), sans matériel de comparaison, uniquement sur la base de la distribution géographique de *D. glasselli* et de la ressemblance avec le dessin publié par Rathbun (1898 : pl. 42, fig. 1). Selon S.-H. Tan (comm. pers.), qui a examiné une photographie du plus gros spécimen de Clipperton, il pourrait également s'agir d'une nouvelle espèce.

Thyrolambrus verrucibrachium **Zimmerman & Martin, 1999**
Thyrolambrus verrucibrachium Zimmerman & Martin, 1999 : (localité type : Socorro ; également île Coco). — Hendrickx 1999 : 244, pl. 11a-c (synonymie, distribution).

Thyrolambrus astroides – Garth 1992a : 5 (Socorro); 1992b : 1, fig. 1 (Socorro). — Hendrickx 1995b : 133 (liste) [Non *Thyrolambrus astroides* Rathbun, 1894 (Zimmerman & Martin 1999)].

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 2, 1 ♀ 7,8 × 10,6 mm. — Stn 21, 1 ♀ 16,1 × 24,2 mm. — Stn 32, 1 ♀ 16,2 × 22,8 mm. — Stn 42, 1 ♀ 13,8 × 20,8 mm.
••• **Distribution**
Revillagigedo (Socorro), Clipperton (premier signalement), Coco.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 21 × 32 mm. Espèce récoltée sous les rochers, à 15-32 m.



Figure 198 : *Thyrolambrus verrucibrachium* Zimmerman & Martin, 1999. ♀ carapace 16,2 × 22,8 mm, Stn MNHN 32, Clipperton, tombant corallien, récif externe, 18 m. / *Clipperton, slope of outer reef, 18 m.*

••• **Remarques**
Autrefois rattaché à une espèce atlantique, *Thyrolambrus astroides* Rathbun, 1894 est maintenant considérée comme son espèce jumelle dans le Pacifique est (Zimmerman & Martin 1999). En toute rigueur, pour bien apprécier les différences entre les deux, il aurait fallu comparer les spécimens de Clipperton avec des *T. astroides* de l'Atlantique, ce qui n'a pas été réalisé pour cette étude.

Famille ATELECYCLIDAE Ortmann, 1893

Kraussia americana **Garth, 1939**
Kraussia americana Garth, 1939 : 19, pl. 7, figs 1-4 (localité type : île Angel de la Guardia, golfe de Californie) ; 1946a : 424, pl. 73, figs 1, 2 (Galápagos). — Hendrickx 1995b : 136 (liste).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 39, 1 ♂ 7,6 × 9,8 mm.
••• **Distribution**
Golfe de Californie, Panama (île Secas) et aux IO : Clipperton (premier signalement), Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à 11 × 15 mm. Espèce de fonds sableux, signalée de 7-73 m, récoltée à Clipperton à 11 m. Par la forme de sa carapace et sa pilosité, elle peut être confondue avec *Acidops fimbriatus* Stimpson, 1871, également récoltée pendant cette mission. La taille des pédoncules oculaires, plus courts chez *Kraussia americana*, permet de les séparer.

Famille PORTUNIDAE Rafinesque, 1815

Cronius ruber **(Lamarck, 1818)**
Portunus ruber Lamarck, 1818 : 260 (localité type : Brésil).

Cronius ruber – Garth 1946a : 422, pl. 72, figs 3, 4 (Galápagos) ; 1965 : 15 (Clipperton). — Garth & Stephenson 1966 : 57, pl. 4-fig. d, pl. 8-fig. e, pl. 10-fig. e, pl. 12-fig. c (distribution). — Richard *et al.* 1968 : 6 (Clipperton). — Hendrickx 1995b : 134 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 100 (Galápagos).



Figure 199 : *Kraussia americana* Garth, 1939. ♂ 7,6 × 9,8 mm, Stn MNHN 39, Clipperton, récif externe, 11 m / *Clipperton, outer reef, 11 m.*

••• **Matériel examiné**
UNAM : 4 ♀♀ ov. 10,0 × 15,6-12,2 × 18,2 mm. — Stn 10, 3 ♀♀ ov. — Stn 14, 1 ♀ ov.
••• **Distribution**
Atlantique. Pacifique est, du golfe de Californie au Pérou et aux IO : rocher Alijos, Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 50 × 80 mm. Espèce récoltée à Clipperton dans la zone intertidale, signalée jusqu'à une quarantaine de mètres, sur des fonds mixtes, rocheux ou sableux. La carapace possède neuf épines antérolatérales (Fig. 200), ce qui évite toute confusion avec *Thalamita picta* (cinq épines antérolatérales).

Portunus tuberculatus **(Stimpson, 1860)**
Achelous tuberculatus Stimpson, 1860b : 223 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud).

Portunus (*Achelous*) *tuberculatus* – Garth 1946a : 421, pl. 71, fig. 2 (Galápagos) ; 1965 : 15 (Clipperton).

Portunus tuberculatus – Garth & Stephenson 1966 : 40, pl. 3-fig. d, pl. 7-fig. f, pl. 9-fig. f, pl. 11-fig. k (distribution, incluant Socorro). — Hendrickx 1995b : 134 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 98 (Galápagos).

••• **Distribution**
Golfe de Californie jusqu'au sud de l'Équateur ; IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Socorro), Clipperton et Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 14 × 32 mm (avec les épines latérales). Zone intertidale et subtidale, jusqu'à 65 m, sur des fonds sableux ou vaseux. C'est le seul Portunidae de Clipperton qui porte une longue épine postérolatérale sur la carapace. Une seule femelle, de petite taille, a été récoltée sur l'atoll (10,4 × 21,2 mm avec les épines latérales [Garth 1965 : 15]).

Portunus xantusii affinis **(Faxon, 1893)**
Achelous affinis Faxon, 1893 : 595 (localité type : large du Panama et Équateur).

Portunus (*Achelous*) *affinis* – Garth 1965 : 14 (Clipperton).

Portunus xantusii affinis – Garth & Stephenson 1966 : 38, pl. 4-fig. b, pl. 7-fig. c, pl. 9-fig. c, pl. 11-fig. d (distribution, incluant Clarión). — Hendrickx 1995b : 134 (liste).

••• **Distribution**
Golfe de Californie jusqu'au Pérou ; IO : Revillagigedo (Clarión), Clipperton, Coco, Malpelo, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 26 × 43 mm. Espèce récoltée sur des fonds sablo-vaseux et rocheux. Les spécimens de Clipperton ont été récoltés dans l'estomac d'un thon yellowfin, pêché à proximité de l'atoll (Garth 1965).

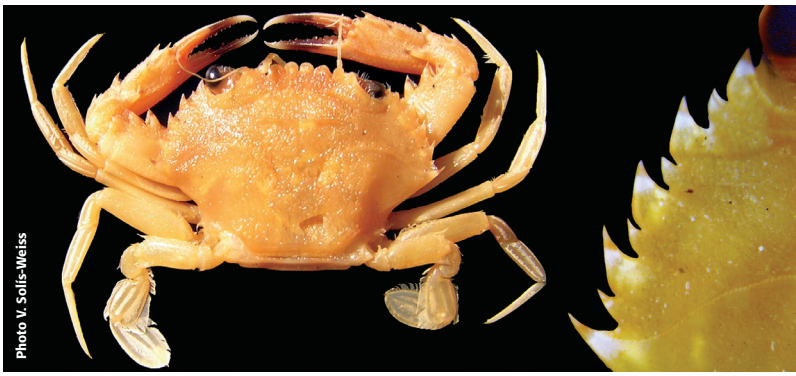


Figure 200 : *Cronius ruber* (Lamarck, 1818).
Gauche / *Left* : carapace *ca* 12 × 18 mm.
Droite / *Right* : détail des épines latérales de la carapace (soies effacées) / *detail of lateral spines on the carapace (setae removed)*.
Stn UNAM 10, Clipperton, zone intertidale / *Clipperton, intertidal zone*.
Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative*.

Thalamita picta **Stimpson, 1858**
Thalamita picta Stimpson, 1858 : 39 (localité type : Ad insulam Ousima, îles Ryukyu). — Garth 1965 : 12, figs 7, 11, 12 (Clipperton). — Hendrickx 1995b : 134 (liste).

Thalamita roosevelti – Schmitt 1939a : 16, fig. 2 (Clipperton).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 17 ♂♂ 8,0 × 11,9-14,7 × 22,1 mm, 5 ♀♀ ov. 9,1 × 13,8-13,6 × 21,3 mm. — Stn 6, 1 spm. — Stn 8, 1 spm. — Stn 10, 1 juv. — Stn 14, 7 spms. — St 18, 1 juv. — Stn 29, 2 juv. — Stn 31, 1 spm., 3 ♂♂ 7,8 × 11,2-15,7 × 22,5 mm, 2 ♀♀ ov. 10,6 × 14,6-13,5 × 19,1 mm. — Stn 33, 6 ♂♂ 5,4 × 7,6-17,2 × 26,2 mm, 1 ♀ 8,4 × 12,4 mm.
••• **Distribution**
Afrique orientale jusqu'à Hawaii, Polynésie française, et Clipperton.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 20 × 30 mm. Portunidae commun dans la zone intertidale de Clipperton ; récolté également par petits fonds, jusqu'à 55 m. C'est le seul Portunidae de l'atoll qui n'a que cinq dents antérolatérales sur la carapace.



Figure 201 : *Thalamita picta* Stimpson, 1858. ♂ carapace 15,0 × 22,0 mm, Clipperton, zone intertidale / *Clipperton, intertidal zone*.

Famille CARPILIIDAE Ortmann, 1893

Carpilius convexus (Forskål, 1775)

Cancer convexus Forskål, 1775 : 88 (localité type : mer Rouge).

Carpilius convexus – Garth 1965 : 16, figs 8, 12 (Clipperton) ; 1973 : 317 (île de Pâques). — Richard *et al.* 1968 : 6 (Clipperton). — Ehrhardt & Niaussat 1970a : 105 (Clipperton). — Hendrickx 1995b : 135 (liste).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 21, 1 ♂ 62,5 × 80,7 mm.
••• **Distribution**
Mer Rouge à Hawaii, Polynésie française, île de Pâques, et Clipperton.
••• **Écologie**
Carapace de l'ordre de 60 × 80 mm. Espèce de grande taille, récoltée en zone intertidale et petits fonds rocheux. À partir de spécimens récoltés à Clipperton, en 1967, Ehrhardt & Niaussat (1970a) ont testé la toxicité ciguatérique de ce crabe, sans parvenir à la confirmer. Garth (1965 : 17) considère que *Carpilius corallinus* (Herbst, 1783) est l'équivalent, dans l'Atlantique est, de *C. convexus*. Cette association est inhabituelle, compte tenu de l'origine indo-ouest pacifique de *C. convexus*.



Figure 202 : *Carpilius convexus* (Forskål, 1775). ♂ carapace environ 62 × 81 mm, Stn MNHN 21, Clipperton, récif externe, tombant, 23 m / *Clipperton, slope of outer reef, 23 m*.

Famille GONEPLACIDAE MacLeay, 1838

Acidops fimbriatus Stimpson, 1871

Acidops fimbriatus Stimpson, 1871 : 111 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud). — Garth 1946a : 474, pl. 80, fig. 3 (Galápagos). — Hendrickx 1995b : 139 (liste). — Hickman & Zimmerman, 2000 : 119 (Galápagos).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 8, 1 ♀ 15,6 × 19,6 mm.
••• **Distribution**
Abords de la côte mexicaine (îles Tres Marías), et peut-être l'Équateur ; IO : Basse Californie du Sud, Clipperton (premier signalement), Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 16 × 20 mm. Espèce de fonds rocheux et sableux, récoltée à 15 m ; signalée du littoral à plus de 100 m. Elle peut être confondue avec *Kraussia americana* Garth, 1939, également récoltée au cours de cette mission.



Figure 203 : *Acidops fimbriatus* Stimpson, 1871. ♀ carapace 15,6 × 19,6 mm, Stn MNHN 8, Clipperton, récif externe, brossage de coraux, 15 m / *Clipperton, outer reef, brushing of corals, 15 m*.

Famille MENIPPIDAE Ortmann, 1893

Globopilumnus xantusii (Stimpson, 1860)

Pilumnus xantusii Stimpson, 1860b : 213(85) (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud). — Garth 1946a : 471, pl. 59-figs 1-5, pl. 79-fig. 4 (Galápagos) ; 1965 : 22 (Clipperton).

Globopilumnus xantusii – Garth 1968 : 312 (nouvel arrangement générique) ; 1992a : 5 (Socorro). — Hendrickx 1995b : 136 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 118 (Galápagos).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 2, 2 spms. — Stn 3, 4 spms 4,5 × 5,4-10,1 × 11,8 mm. — Stn 4, 1 spm. — Stn 8, 12 spms, environ 40 juvs. — Stn 10, 1 juv. — Stn 12, 1 juv. — Stn 13, 1 ♀, 4 juvs. — Stn 24, 1 spm. — Stn 25, 2 spms. — Stn 26, 4 juvs. — Stn 29, 32 spms 1,7 × 2,1-11,3 × 13,0 mm. — Stn 41, 3 spms, 2 juvs. — Stn 42, 3 spms, 7 juvs. — Stn 43, 51 spms. — Stn 45, 2 juvs. UNAM : 11 ♂♂, 2 ♀♀ ov., 5 ♀♀, 2,3 × 2,6-8,2 × 9,8 mm. — Stn 3, 2 ♂♂, 1 ♀ ov. — Stn 5, 1 ♂, 1 ♀ ov., 2 ♀♀. — Stn 7, 8 ♂♂, 2 ♀♀. — Stn 9, 1 ♀.



Figure 204 : *Globopilumnus xantusii* (Stimpson, 1860). ♂ carapace 9,4 × 11,4 mm, Stn MNHN 42, Clipperton, récif externe, brossage de coraux, 22 m / *Clipperton, outer reef, brushing of corals, 22 m*.



Figure 205 : *Ozius perlatus* Stimpson, 1860. ♀ ov. carapace 13,4 × 22,3 mm, Stn MNHN 33, Clipperton, zone intertidale à basse mer / *Clipperton, intertidal zone at low tide.*



Figure 206 : *Domecia hispida* Eydoux & Souleyet, 1842. ♂ carapace 8,0 × 10,0 mm, Stn MNHN 38, Clipperton, récolte à vue dans les coraux, 17 m / *Clipperton, sampling in coral branches, 17 m.*

••• **Distribution**
Mexique (îles Los Islotes) à l'Équateur (baie Santa Elena) et aux IO : Basse Californie du Sud, rochers Alijos, Revillagigedo (Socorro), Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 19 × 22 mm. Espèce très commune à Clipperton, récoltée sur des fonds de sédiments coralliens et dans des blocs, de la zone intertidale à 55 m. Garth (1968) compare cette espèce à son équivalent de l'Atlantique est, *G. stridulans* Monod, 1956, et décrit l'appareil stridulant situé sur le mérus des pattes ambulatoires.

Ozius perlatus **Stimpson, 1860**
Ozius perlatus Stimpson, 1860b : 211 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud).

Ozius perlatus – Garth 1946a : 477, pl. 81, fig. 2 (Galápagos). — Hendrickx 1995b : 137 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 120 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Clarión, Socorro).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 33, 1 ♀ ov. 13,4 × 22,3 mm.
••• **Distribution**
Golfe de Californie à l'Équateur et aux IO : Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton (premier signalement), Malpelo, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à 20 × 33 mm. Espèce récoltée dans la zone intertidale, entre les rochers et blocs coralliens.

Famille DOMECIIDAE Ortmann, 1893

Domecia hispida **Eydoux & Souleyet, 1842**
Domecia hispida Eydoux & Souleyet, 1842 : 235 (localité type : îles Hawaii). — Garth 1946a : 489, pl. 81, fig. 5 (Galápagos) ; 1965 (Clipperton) ; 1992a (Clarión, Socorro). — Hendrickx 1995b : 135 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 122 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 314 (Clarión, Socorro). — Castro *et al.* 2004 : 17-19 (synonymie, distribution, clé).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 1, 3 spms. — Stn 3, 1 ♂ 3,3 × 4,0 mm, 1 ♀ 2,9 × 3,9 mm, 2 spms. — Stn 5, 3 spms. — Stn 8, 22 spms 2,4 × 2,8-8,6 × 10,8 mm. — Stn 12, 1 spm. — Stn 29, 24 spms, dont 1 juv. 2,5 × 3,1 mm. — Stn 32, 1 spm. — Stn 38, 1 ♂ 8,0 × 10,0 mm, 1 ♀ 10,6 × 12,2 mm. — Stn 41, 5 spms. — Stn 43, 1 ♀ ov. 5,9 × 6,8 mm, 1 ♀ 5,6 × 6,6 mm. — Stn 45, 1 ♀ juv. 2,7 × 3,3 mm, 1 juv.
UNAM : 81 ♂♂, 4 ♀♀ ov., 19 ♀♀, 2,6×3,5-9,2×11,2 mm. — Stn 3, 1 ♂. — Stn 4, 1 ♂. — Stn 5, 5 ♂♂. — Stn 7, 2 ♂♂. — Stn 9, 5 ♀♀. — Stn 10, 1 ♂, 1 ♀. — Stn 13, 13 ♂♂, 5 ♀♀. — Stn 14, 58 ♂♂, 4 ♀♀ ov., 8 ♀♀.
••• **Distribution**
Mer Rouge jusqu'au Mexique, incluant Hawaii et la Polynésie française. Dans le Pacifique est, du golfe de Californie à l'Équateur (île La Plata) et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 9 × 11 mm. Crabe associé non obligatoire aux coraux, particulièrement les *Pocillopora* ; récolté jusqu'à une vingtaine de mètres de profondeur.

Jonesius triunguiculatus **(Borradaile, 1902)**
Pseudozius triunguiculatus Borradaile, 1902 : 243, fig. 44 (localité type : lagon Minikoi, îles Laccadive).

Maldiva galapagensis – Garth 1939 : 22, pl. 8, figs 1-6 (localité type : Galápagos). — Hendrickx 1995b : 137 (liste).

Jonesius triunguiculatus – Castro *et al.* 2004 : 20 (synonymie, distribution).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 29, 1 ♂ 2,8 × 3,6 mm, 1 ♀ ov. 2,8 × 3,5 mm
••• **Distribution**
Afrique orientale au Costa Rica. Dans le Pacifique est, signalée au Costa Rica et aux IO : Clipperton (premier signalement), Galápagos.

••• **Écologie**
Espèce commune mais qui passe souvent inaperçue à cause de sa petite taille ; carapace de l'ordre de 4 × 5 mm. Associée aux coraux vivants (*Millepora*, *Galaxea*, *Pavonia*, ?*Pocillopora*). Récoltée à Clipperton avec de nombreux spécimens de crabes *Trapezia*, à 10 m, probablement dans des coraux *Pocillopora*.

Famille TRAPEZIIDAE Miers, 1886

Quadrella nitida **Smith, 1869**

Quadrella nitida Smith, 1869 : 288 (localité type : Pacheca, îles Perlas, Panama). — Garth 1946a : 494, pl. 80, fig. 6 (Galápagos). — Hendrickx 1995b : 138 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 123 (Galápagos). — Castro *et al.* 2004 : 55 (synonymie, distribution, clé).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 16, 1 ♀ 10,7 × 12,3 mm, 1 juv. — Stn 26, 2 ♂♂ 6,5 × 7,4-10,3 × 12,0 mm, 1 ♀ ov. 11,0 × 12,6 mm, 2 ♀♀ 7,6 × 8,6-10,9 × 11,2 mm.
••• **Distribution**
Golfe de Californie au Panama et aux IO : Clipperton (premier signalement), Galápagos, Malpelo.
••• **Écologie**
Carapace environ 10 × 12 mm. Espèce associée aux coraux antipathaires, récoltée à 54-55 m. Aux Galápagos, Hickman & Zimmerman (2002 : 123) indiquent que l'espèce est toujours récoltée dans la gorgone *Murisea miser*.

Trapezia bidentata **(Forskål, 1775)**

Cancer bidentatus Forskål, 1775 : 90 (localité type : mer Rouge).

Trapezia ferruginea Latreille, 1828 : 695 (localité type : mer Rouge). — Garth 1965 : 24 (Clipperton, en partie [Castro 1996]) ; 1992a : 5 (Clarión, Socorro). — Castro 1996 : 540, figs 3a-e (Clarión, Clipperton). — Hendrickx 1995b : 138 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 122 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Clarión, Socorro).



Figure 207 : *Jonesius triunguiculatus* (Borradaile, 1902). ♀ ov. carapace 2,8 × 3,5 mm, Stn MNHN 29, Clipperton, récif externe, brossage de coraux, 10 m / *Clipperton, outer reef, brushing of corals, 10 m*.

Trapezia bidentata – Castro *et al.* 2004 : 41, 44, 48 (synonymie, distribution, clé).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 28, 1 ♀ ov. 16,0 × 13,6 mm. — Stn 29, 1 ♂ 7,8 × 9,9 mm, 1 ♀ 4,6 × 5,5 mm. Mélangés à de nombreux *T. formosa*.
UNAM : 162 ♂♂, 32 ♀♀ ov., 19 ♀♀, 2,4 × 3,1-14,3 × 18,2 mm. — Stn 4, 1 ♀, 1 ♀ ov. — Stn 5, 17 ♂♂, 2 ♀♀ ov. — Stn 7, 6 ♂♂, 2 ♀♀ ov., 1 ♀. — Stn 8, 3 ♂♂. — Stn 9, 5 ♂♂, 1 ♀ ov., 2 ♀♀. — Stn 12, 12 ♂♂, 2 ♀♀ ov., 1 ♀. — Stn 13, 51 ♂♂, 9 ♀♀ ov., 1 ♀♀. — Stn 14, 68 ♂♂, 15 ♀♀ ov., 13 ♀♀.
••• **Distribution**
Mer Rouge à l'Amérique centrale, incluant Hawaii et la Polynésie française. Dans le Pacifique est, signalée du golfe de Californie, Mexique, Costa Rica, Panama, Colombie et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Coco, Malpelo, Galápagos.



Figure 208 : *Quadrella nitida* Smith, 1869. ♀ carapace 10,7 × 12,3 mm, Stn MNHN 16, Clipperton, récif externe, récolte à vue dans les coraux, 55 m / *Clipperton, outer reef, brushing of corals, 55 m*.

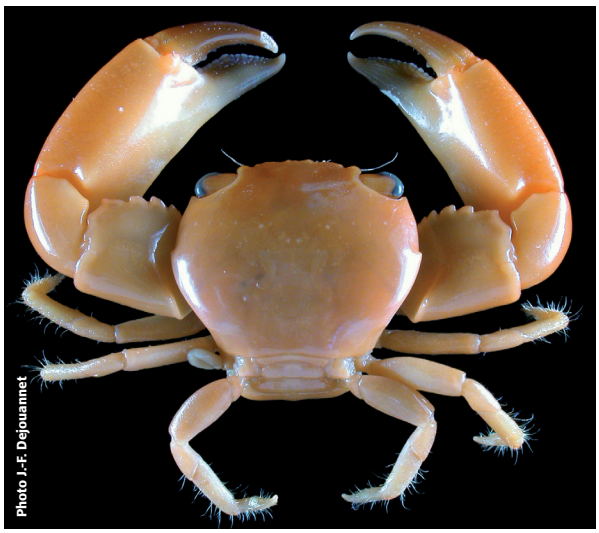


Figure 209 : *Trapezia bidentata* (Forskål, 1775). ♀ ov. carapace 16,0 × 13,6 mm, Stn MNHN 28, Clipperton, récif externe, récolte à vue dans les coraux, plongée de nuit, 20 m / *Clipperton, outer reef, sampling in coral branches, dive at night, 20 m*.
Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative*. Dét. P. Castro.

••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 16 × 14 mm. Petit crabe toujours associé aux coraux *Pocillopora*, récolté à Clipperton jusqu'à 54 m. Avant les révisions de Castro (1996) et Castro *et al.* (2004), cette espèce a longtemps été signalée dans le Pacifique comme *Trapezia ferruginea*.

Trapezia corallina **Gerstaecker, 1857**

Trapezia corallina Gerstaecker, 1857 : 126 (localité type : "Veragua", golfe de Chiriquí, Panama). — Hendrickx 1995b : 138 (liste). — Castro 1996 : 532, figs 1a-e (synonymie, distribution ; spécimens examinés de Clipperton). — Castro *et al.* 2004 : 41, 44 (distribution, clé).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 1, 1 ♂ 5,6 × 6,8 mm. — St 28, 1 ♀ ov. 13,9 × 11,6 mm. — Stn 38, 1 ♀ ov. 13,5 × 16,3 mm.
UNAM : 2 ♂♂, 1 ♀, 6,8 × 7,5-15,0 × 16,8 mm. — Stn 4, 1 ♀. — Stn 14, 2 ♂♂.
••• **Distribution**
Golfe de Californie, Mexique, Costa Rica, Panama, Colombie, Équateur, et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 15 × 17 mm. Crabe associé aux coraux *Pocillopora*, récolté à Clipperton jusqu'à 54 m. Morphologie très proche de *Trapezia bidentata*.

Trapezia digitalis **Latreille, 1828**

Trapezia digitalis Latreille, 1828 : 696 (localité type : mer Rouge). — Hertlein & Emerson 1957 : 5 (Clipperton). — Garth 1965 : 23 (Clipperton) ; 1992a : 5 (Clarión, Socorro). — Hendrickx 1995b : 138 (liste). — Castro 1996 : 536, figs 2a-e (Clarión, Socorro). — Hickman & Zimmerman 2000 : 123 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Clarión, Socorro). — Castro *et al.* 2004 : 41, 43, 50 (distribution, synonymie, clé).

••• **Matériel examiné**
MNHN : coll. P. Béarez, 20/02/2005, récif externe, 2 spms. — Stn 3, 12 spms, plus 1 juv. 2,2 × 2,8 mm. — Stn 4, 6 spms. — Stn 5, 1 juv. — Stn 8, 6 spms. — Stn 28, 1 spm. — Stn 29, environ 75 spms, 45 juvs. — Stn 38, 1 ♂ 9,0 × 11,8 mm, 1 ♀ ov. 7,8 × 9,7 mm, 1 ♀ 8,1 × 9,8 mm, 1 juv. — Stn 41, 7 spms 3,9 × 4,7-5,6 × 7,1 mm, plusieurs juvs. — Stn 42, 3 spms 2,4 × 3,2-7,3 × 8,9 mm. — Stn 43, environ 37 spms 1,9 × 2,8-8,4 × 10,2 mm. — Stn 45, 12 spms, plusieurs juvs.
UNAM : 51 ♂♂, 11 ♀♀ ov., 11 ♀♀, 2,1 × 2,5-13,7 × 17,1 mm. — Stn 4, 1 ♂, 1 ♀ ov. — Stn 5, 4 ♂♂. — Stn 7, 3 ♂♂. — Stn 8, 3 ♂♂. — Stn 10, 1 ♀ ov. — Stn 12, 3 ♂♂, 1 ♀ ov. — Stn 13, 14 ♂♂, 3 ♀♀ ov., 2 ♀♀. — Stn 14, 23 ♂♂, 5 ♀♀ ov., 9 ♀♀.
••• **Distribution**
Mer Rouge à l'Amérique centrale, incluant Hawaii et la Polynésie française. Dans le Pacifique est, signalée du Mexique, Costa Rica, Panama, Colombie, Équateur, et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 13 × 17 mm. Espèce toujours associée aux coraux *Pocillopora*, récoltée à Clipperton du bas de la zone intertidale à une vingtaine de mètres. Parmi les *Trapezia* de Clipperton, c'est l'espèce la plus facile à

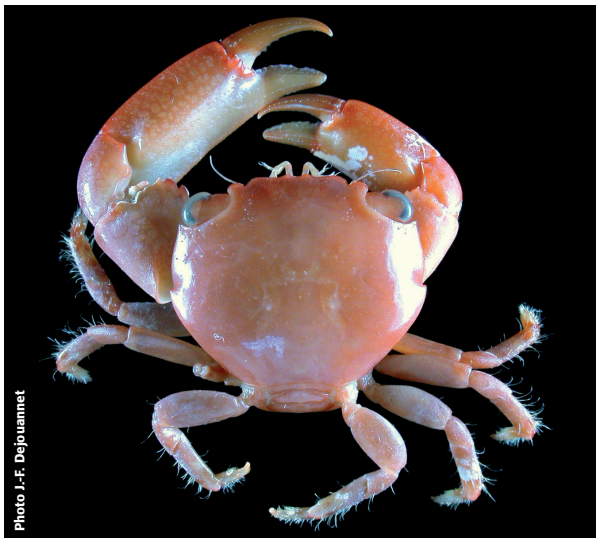


Figure 210 : *Trapezia corallina* Gerstaecker, 1857. ♀ ov. carapace 13,9 × 11,6 mm, Stn MNHN 28, Clipperton, récif externe, récolte à vue dans les coraux, plongée de nuit, 20 m / *Clipperton, outer reef, sampling in coral branches, dive at night, 20 m.*
Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative.* Dét. P. Castro.



Figure 211 : *Trapezia digitalis* Latreille, 1828. Illustration des variations de coloration / *Illustration of color variation.*
Haut / *Top* : ♀ ov. carapace 7,9 × 10,5 mm, Stn MNHN 45, Clipperton, récif externe, brossage de coraux, 22 m / *Clipperton, outer reef, brushing of corals, 22 m.*
Bas gauche / *Bottom left* : ♂ carapace 5,6 × 7,1 mm, Stn MNHN 41, Clipperton, récif externe, récoltes à vue dans les coraux, 20 m / *Clipperton outer reef, sampling in coral branches, 20 m.*
Bas droite / *Bottom right* : juvénile 3,6 × 4,8 mm, Stn MNHN 43, Clipperton, récif externe, brossage de coraux, 8 m / *Clipperton, outer reef, brushing of corals, 8 m.*



Figure 212 : *Trapezia formosa Smith, 1869.*
Gauche / *Left* : ♀ ov. carapace 5,0 × 6,5 mm, St. MNHN 41, Clipperton, récolte à vue dans les coraux, 20 m / *Clipperton, sampling in coral branches, 20 m.* Dét. P. Castro.
Droite / *Right* : juvénile carapace 3,0 × 3,9 mm, coll. Carlos, plongée sur le récif externe, 1/03/2005, 50-60 m / *dive on outer reef, 1/03/2005, 50-60 m.* Dét. P. Castro.

identifier, à cause de sa couleur noire immédiatement distincte de la couleur orange-rouge des autres espèces. Cependant, la partie postérieure de la carapace est parfois totalement décolorée chez les juvéniles (Fig. 211).

Trapezia formosa **Smith, 1869**

Trapezia formosa Smith, 1869 : 286 (localité type : Panama). — Castro 1996 : 544 (synonymie, distribution ; spécimens examinés de Clarión et Clipperton) ; 1998 : 178 (position systématique et distribution). — Castro *et al.* 2004 : 41, 44, 51 (distribution, synonymie, clé).

Trapezia ferruginea – Garth 1965 : 24 (Clipperton). [En partie, non *T. ferruginea* Latreille, 1828 (Castro 1996 : 545)].

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 1 ♂ cassé environ 11,3 × 12,3 mm, 7 spms. — Coll. "Carlos", récif externe, 60 m, 1/III/2005, 1 juv. 3,0 × 3,9 mm. — Stn 3, environ 40 spms et 30 juv. — Stn 4, environ 20 spms. — Stn 5, 1 ♀ ov. 6,5 × 8,3 mm, 1 juv (?). — Stn 8, environ 35 spms et 10 juvs. — Stn 14, 1 spm. cassé. — Stn 23, 1 ♂ 15,9 × 17,9 mm, 1 ♀ ov. 11,5 × 14,0 mm, 1 ♀ 15,2 × 18,6 mm. — Stn 28, 1 spm. 5,1 × 6,2 mm. — Stn 29, environ 210 spms et 100 juv. — Stn 41, environ 84 spms 2,7 × 3,7-15,0 × 17,3 mm. — Stn 42, 1 ♀ ov. 6,2 × 7,7 mm. — Stn 43, environ 140 spms 2,7 × 3,3-10,8 × 12,3 mm. — Stn 45, environ 30 spms et 26 juvs. (Dans cet abondant matériel du MNHN, P. Castro a revu quelques lots et corrigé quelques confusions avec *Trapezia bidentata* et *T. corallina* ; l'ensemble des lots n'ayant pas été revu en détail, il est probable que quelques autres confusions y subsistent).
UNAM : 8 ♂♂, 3 ♀♀ ov., 1 ♀, 2,4 × 3,0-5,0 × 5.8 mm. — Stn 3, 1 ♀. — Stn 4, 1 ♂. — Stn 5, 1 ♂. — Stn 7, 3 ♂♂. — Stn 8, 2 ♀♀ ov. — Stn 12, 2 ♂♂. — Stn 13, 1 ♂, 1 ♀ ov.

••• **Distribution**
Mozambique à l'Amérique centrale, incluant la Polynésie française. Dans le Pacifique est, golfe de Californie, Mexique, Costa Rica, Panama, Colombie, Équateur et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos.

••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 16 × 18 mm. Crabe toujours associé aux coraux *Pocillopora*, récolté à Clipperton jusqu'à 60 m. L'aspect globuleux de la carapace est décisif pour le reconnaître (Castro *et al.* 2004 : 43). La courbure des bords antérolatéraux de la carapace peut cependant varier sensiblement avec la taille.

Famille XANTHIDAE MacLeay, 1838

Actaea **sp. aff.** angusta **Ratbhun, 1898**

Actaea sp. — Garth, 1965 : 20 (Clipperton).

••• **Distribution**
Clipperton.

••• **Remarques**
Selon Garth (1965 : 20) : "*This tiny specimen, too young to permit positive identification, may represent a new species. It is close to, but no identical with,* Actaea angusta *Rathbun (1898 : 582) of the Galápagos Islands*".

Cycloxanthops vittatus **(Stimpson, 1860)**

Xantho vittata Stimpson, 1860b : 206 (localité type : Panama et cap San Lucas, Basse Californie du Sud).

Cycloxanthops vittatus – Garth 1946a : 445, pl. 79, fig. 5 (Galápagos) ; 1965 : 20 (Clipperton) ; 1992a : 5 (Clarión, Socorro). — Richard *et al.* 1968 : 6

(Clipperton). — Hendrickx 1995b : 135 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 109 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 314 (Socorro).

••• Matériel examiné

MNHN : Stn X, 6 spms 7,7 × 10,4-13,6 × 18,1 mm. — Stn sans numéro GPS 16/01/05, devant la tente de plongée de Port Jaouen, 1 m, 1 ♀ ov. 13,6 × 19,2 mm. — Stn 4, 2 ♀♀ 12,0 × 16,2-14,3 × 20,2 mm. — Stn 8, 2 ♀♀ ov. 9,2 × 12,6-8,9 × 11,8 mm, 2 ♀♀ 7,6 × 10,2-7,5 × 9,8 mm, 6 juvs. — Stn 10, 1 ♂ 7,5 × 9,6 mm, 1 ♀ ov. 11,7 × 16,6 mm, 9 juvs. — Stn 12, 2 juvs. — Stn 13, 1 ♀ ov. 10,1 × 13,2 mm, 1 ♀ 7,5 × 9,8 mm, 4 juvs. — Stn 14, 2 ♂♂ 11,7 × 16,1-14,1 × 19,8 mm, 2 ♀♀ ov. 8,5 × 11,4-12,5 × 17,6 mm. — Stn 17, 1 ♂ 13,4 × 18,9 mm. — Stn 23, 1 ♂ 14,1 × 19,4 mm. — Stn 29, 2 juvs. — Stn 31, 1 ♂ 16,7 × 22,7 mm. — Stn 40, 9 juvs. — Stn 41, 1 ♀ 10,8 × 14,7 mm, 2 juvs. — Stn 42, 2 ♂♂ 12,2 × 17,0-14,7 × 20,3 mm, 1 ♀ 13,3 × 18,2 mm, environ 23 juvs. — Stn 45, 2 juvs. — Stn 46, 1 ♂ 11,1 × 14,8 mm, 12 juvs.
UNAM : 7 ♂♂ 3,2 × 3,8-8,3 × 11,2 mm. — Stn 7, 1 ♂. — Stn 10, 4 ♂♂. — Stn 12, 1 ♂. — Stn 14, 1 ♂.

••• Distribution

Golfe de Californie jusqu'à la Colombie et aux IO : Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos.



Figure 213 : *Cycloxanthops vittatus* (Stimpson, 1860). ♂ carapace 11,1 × 14,8 mm, Stn MNHN 46, Clipperton, sable corallien, récif externe, 33 m / *Clipperton, coral sand, outer reef, 33 m*.

••• Écologie

Carapace jusqu'à environ 23 × 28 mm. Crabe très commun dans les blocs et sédiments coralliens de la zone intertidale ; récolté à Clipperton jusqu'à 38 m. La collection comprend de nombreux juvéniles,

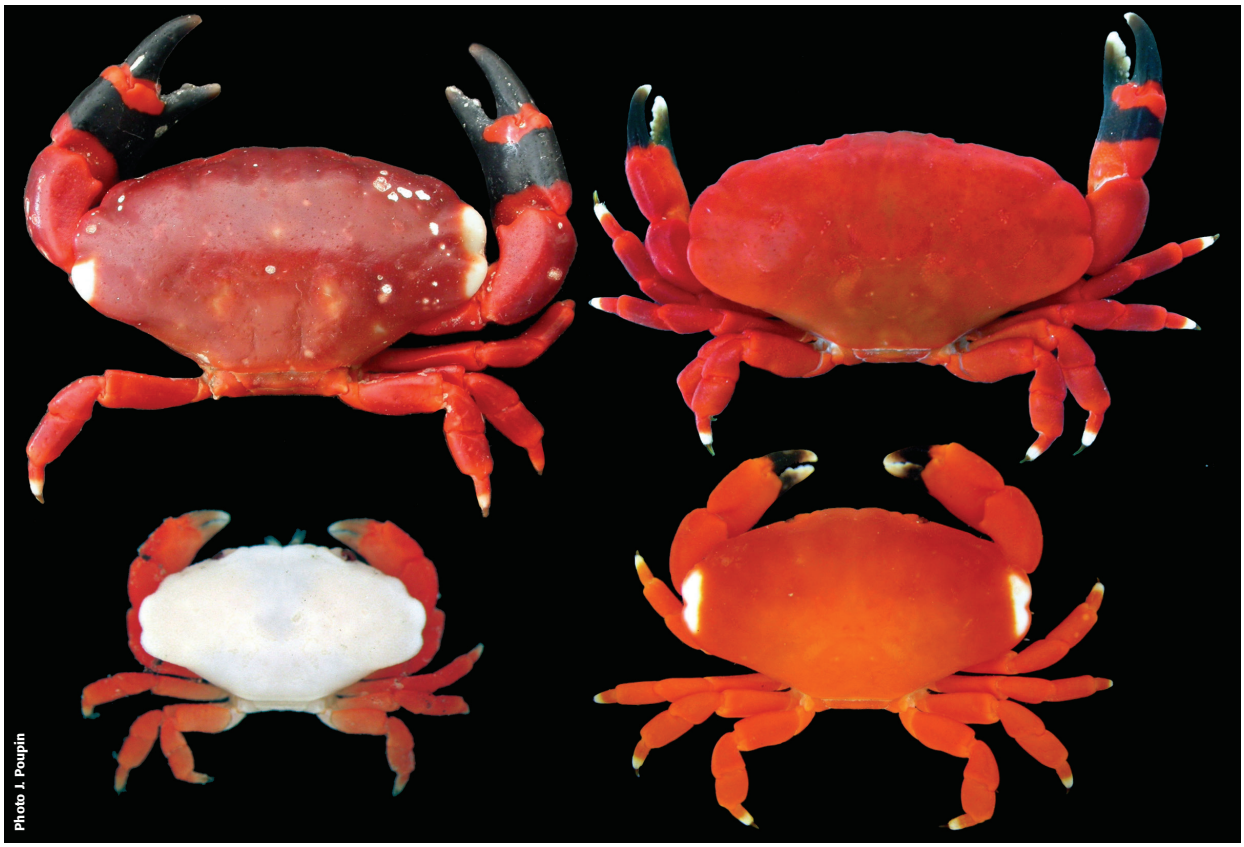


Figure 214 : *Liomera cinctimana* (White, 1847). Illustration des variations de coloration / *Illustration of color variation*.
Haut gauche / *Top left* : ♂ carapace 16,8 × 29,9 mm, Stn MNHN 12, Clipperton, récif externe, débris coralliens, 20 m / *Clipperton, outer reef, coral rubbles, 20 m*.
Haut droite / *Top right* : ♂ carapace 13,9 × 25,5 mm, Stn MNHN 14, Clipperton, lagon externe devant le camp Bougainville, 1-2 m / *Clipperton, outer lagoon in front of Bougainville camp, 1-2 m*.
Bas gauche / *Bottom left* : juvénile carapace 4,0 × 7,2 mm, Stn MNHN 29, Clipperton, récif externe, débris coralliens, 10 m / *Clipperton, outer reef, coral rubble, 10 m*.
Bas droite / *Bottom right* : ♀ carapace 8,5 × 15,3 mm, Stn MNHN 45, Clipperton, récif externe, brossage de blocs, 22 m / *Clipperton, outer reef, brushing of rubble, 22 m*.

reconnaissables à la forme générale de la carapace (mais les dents latérales sont moins nombreuses), la projection antérieure très nette des deux lobes frontaux, et l'aspect lisse des pinces. La coloration est variable comme aux Galápagos (Hickman & Zimmerman 2000 : 109).

Liomera cinctimana **(White, 1847)**

Carpilius cinctimanus White 1847 : 336, pl. 2, fig. 3 (localité type : océan Indien et *Eastern Seas*).

Carpilodes cinctimanus – Garth 1946a : 426, pl. 74, figs 1-4 (Galápagos) ; 1965 : 18 (Clipperton).

Liomera cinctimana – Garth 1992a : 5 (Clarión, Socorro). — Hendrickx 1995b : 136 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 104 (Galápagos).

Liomera (*Liomera*) *cinctimana* – Hernández Aguilera, 2002 : 314 (Socorro).

••• **Matériel examiné**

MNHN : Stn 8, 1 spm. — Stn 12, 1 ♂ 16,8 × 29,9 mm. — Stn 14, 1 ♂ 13,9 × 25,5 mm. — Stn 29, 3 spms dont 1 juv. 4,0 × 7,2 mm. — Stn 31, 1 spm. — Stn 33, 1 ♀ 6,3 × 9,9 mm. — Stn 41, 1 spm., 1 juv. 3,6 × 6,1 mm. — Stn 42, 1 spm. — Stn 43, 4 spms. — Stn 45, 7 spms 3,1 × 5,3-11,0 × 19,8 mm.

••• **Distribution**

Afrique orientale à l'Amérique centrale, incluant la Polynésie française. Dans le Pacifique est, golfe de Californie à la Colombie et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Coco, Malpelo, Galápagos.

••• **Écologie**

Carapace jusqu'à 23 × 43 mm. Bas de la zone intertidale, jusqu'à une vingtaine de mètres, dans les débris coralliens. La coloration de cette espèce est variable (Fig. 214).

Lophopanopeus maculatus **Rathbun, 1898**

Lophopanopeus maculatus Rathbun, 1898 : 588, pl. 40, figs 10, 11 (localité type : sud du golfe de Californie, environ 14 m) ; 1930 : 330, fig. 51 (baie Magdalena, ouest de la Basse Californie du Sud, golfe de Californie). — Garth 1946a : 453, pl. 78, figs 3, 4 (Galápagos) ; 1992a : 5 (Clarión). — Hendrickx 1995b : 136 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 113 (Galápagos).

••• **Matériel examiné**

MNHN : Stn 10, 1 ♀ ov. 4,1 × 5,9 mm, 3 juvs. — Stn 18, 1 ♀ 3,7 × 5,0 mm, 1 spm. cassé, 1 juv.

••• **Distribution**

Golfe de Californie à l'Équateur et Colombie ; IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión), Clipperton (premier signalement), Galápagos.

••• **Écologie**

Carapace jusqu'à environ 7 × 9 mm. Petite espèce récoltée à Clipperton dans les sables coralliens, entre 13-55 m ; signalée jusqu'à environ 130 m. La détermination des spécimens, très petits et décolorés, est basée uniquement sur la description de Rathbun (1898) et sa clé du genre *Lophopanopeus* (Rathbun 1930 : 319). Les caractères reconnus sont : quatre dents bien distinctes sur le bord antérolatéral de la carapace ; bord dorsal du mérus des pattes ambulatoires épineux ; segment terminal de l'abdomen mâle plus large que l'avant-dernier ; coloration des doigts des chélipèdes ne s'étendant pas sur la paume. Aux Galápagos, deux colorations différentes, à dominante brune, sont illustrées par Hickman & Zimmerman (2000).

Medaeus spinulifer **(Rathbun, 1898)**

Pilumnus spinulifer Rathbun, 1898 : 585, pl. 42, figs 6-8 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud).

Medaeus spinulifer – Garth 1946a : 443, pl. 75, figs 5, 6 ; 1961 : 146 (Clarión). — Hickman & Zimmerman 2000 : 110 (Galápagos).

Medaeus (*sensu* Rathbun, 1930) *spinulifer* – Hendrickx 1995b : 137 (liste).

••• **Matériel examiné**

MNHN : Stn 1, 1 ♀ 4,0 × 4,9 mm. — Stn 16, 5 ♂♂ 4,2 × 5,7-7,2 × 9,4 mm, 2 ♀♀ 3,2 × 4,3-6,2 × 8,9 mm,

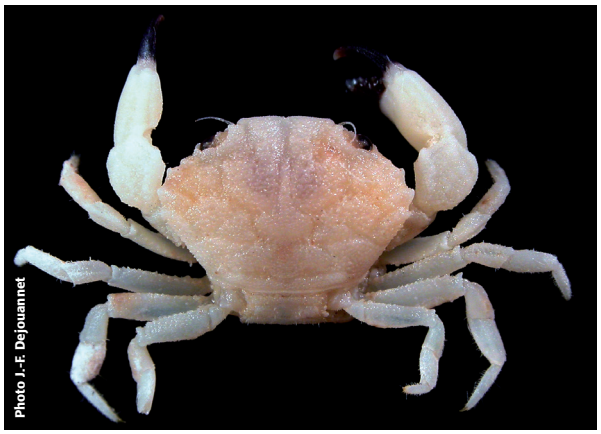


Figure 215 : *Lophopanopeus maculatus* Rathbun, 1898. ♀ ov. carapace 4,1 × 5,9 mm, Stn MNHN 10, Clipperton, récif externe, corail détritique, 13 m / *Clipperton, outer reef, coral sand, 13 m.*
Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative.*



Figure 216 : *Medaeus spinulifer* (Rathbun, 1898). ♂ carapace 7,2 × 9,4 mm, Stn MNHN 16, Clipperton, récif externe, récolte à vue dans les coraux, 55 m / *Clipperton, outer reef, sampling in coral branches, 55 m.*
Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative.*

1 juv. 2,4 × 3,2 mm (restes de "coraux mous" aux pattes). — Stn 18, 1 juv.

••• **Distribution**

Golfe de Californie à la Colombie et aux IO : Revillagigedo (Clarión), Clipperton (premier signalement), Malpelo, Galápagos.

••• **Écologie**

Carapace jusqu'à environ 16 × 23 mm. Espèce récoltée à Clipperton dans le sable corallien et le corail vivant, à 55 m ; signalée du littoral jusqu'à environ 130 m. Les spécimens de la Stn 16 ont des restes de coraux mous dans les épines, indiquant une association intime avec des scléractiniaires, non identifiés. L'espèce porte quatre épines antérolatérales sur la carapace, elles-mêmes bordées de petites spinules (aspect bi ou trifide). La base du pédoncule oculaire porte également quelques épines. À première vue, à cause de sa pilosité, cette espèce peut être confondue avec *Globopilumnus xantusii*.

Microcassiope xantusii (Stimpson, 1871)

Xanthodes xantusii Stimpson, 1871 : 105 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud).

Micropanope xantusii – Schmitt 1939a : 21 (Clipperton). — Garth 1946a : 457, pl. 77, fig. 6 (Galápagos) ; 1965 : 21 (Clipperton). — Hertlein & Emerson 1957 : 5 (Clipperton).

Microcassiope xantusii – Garth 1992a : 5 (Clarión, Socorro). — Hendrickx 1995b : 137 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 115 (Galápagos).

Microcassiope xantusii xantusii – Hernández Aguilera *et al.* 1986 : 232 (Clarión). — Hernández Aguilera 2002 : 314 (Clarión, Socorro).

••• **Matériel examiné**

MNHN : Stn X, 1 ♂ 7,8 × 10,9 mm, 2 ♀♀ 5,7 × 7,7-7,5 × 9,8 mm. — Stn 1, 1 ♂ 3,5 × 4,7 mm, 1 juv. — Stn 2, 2 ♂♂ 6,6 × 8,8-8,2 × 11,4 mm, 4 juvs. — Stn 3, 2 ♂♂ 6,1 × 8,1-6,2 × 8,2 mm, 11 juvs. — Stn 4, 1 ♂ 7,6 × 10,5, 2 ♀♀ 6,1 × 10,0-7,3 × 10,3 mm. — Stn 5, 2 ♂♂ 3,8 × 5,2-5,0 × 6,9 mm. — Stn 8, 1 ♂ 6,8 × 9,4 mm, 1 ♀ ov. 6,7 × 8,9 mm, 1 ♀ 6,7 × 9,7 mm, 18 juvs. — Stn 10, 2 juvs. — Stn 12, 1 spm., 4 juvs. — Stn 13, 5 juvs. — Stn 14, 1 ♂ 7,4 × 10,6 mm. — Stn 17, 1 ♀ 5,8 × 7,2 mm, 3 juvs. — Stn 18, 7 juvs. — St 26, 1 ♀ 6,5 × 8,4 mm, 1 juv. — Stn 29, 2 ♂♂ 5,0 × 7,3-6,9 × 8,9 mm, 2 ♀♀ ov. 5,3 × 6,9-7,5 × 10,1 mm, 3 ♀♀ 4,8 × 6,3-7,0 × 9,4 mm, 7 juvs. — Stn 32, 4 ♀♀ 4,4 × 6,1-7,7 × 10,3 mm, 7 juvs. — Stn 34, 1 ♀ 5,8 × 8,4 mm. — Stn 39, 3 ♂♂ 5,1 × 6,5-7,8 × 10,9 mm, 1 ♀ ov. 5,5 × 7,6 mm, 1 ♀ 6,0 × 8,1 mm. — Stn 40, 6 spms dont 1 ♀ ov. — Stn 41, 1 ♂ 7,6 × 10,6 mm, environ 55 spms 2,1 × 2,8-9,2 × 12,8 mm. — Stn 42, 1 ♂ 5,7 × 7,8 mm, 1 ♀ 6,6 × 8,6 mm, environ 30 juvs. — Stn 43, environ 50 juvs. — Stn 45, 20 spms 4,0 × 5,8-9,0 × 12,6 mm, environ 50 juvs.

UNAM : 12 ♂♂, 4 ♀♀, 1 ♀ ov, 2,3 × 3,1-9,1 × 12,8 mm. — Stn 3, 1 ♂. — Stn 4, 1 ♀. — Stn 6, 1 ♂. — Stn 7, 3 ♂♂, 1 ♀. — Stn 10, 1 ♂. — Stn 12, 5 ♂♂, 1 ♀ ov. — Stn 13, 1 ♂, 2 ♀♀.

••• **Distribution**

Golfe de Californie à l'Équateur (île La Plata) et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos.

••• **Écologie**

Carapace jusqu'à environ 8 × 12 mm. Espèce très commune à Clipperton, récoltée dans les rochers et sédiments coralliens, de la zone intertidale à 55 m. Elle se caractérise par des granules alignés en lignes transverses, sur la partie antérieure de la carapace. Les spécimens de Clipperton diffèrent de la forme typique par la quasi-absence des trois dépressions longitudinales traditionnellement présentes sur la face supérieure de la main du chélipède. Garth (1965) écrit à ce sujet "*chelipeds thick, almost without furrows. This is the 'different look' … again evidence of weak endemism*". La couleur rouge foncé des spécimens de Clipperton est également très différente de celle, marbrée de brun, figurée pour les Galápagos (Hickman & Zimmerman 2000 : 115, haut). À partir de ces différences, les spécimens de Clipperton pourraient sans doute être séparés de la forme typique de *M. xantusii*.

Micropanope sp.

Micropanope sp. – Garth 1965 : 22 (Clipperton).

••• **Remarques**

Garth (1965) n'a examiné qu'un spécimen juvénile (1,5 × 1,9 mm), qui pourrait correspondre à l'un des *Micropanope* reconnus aux IO : *Micropanope taylori* Garth, 1986 (Galápagos) ; *M. manteri* Garth, 1986 (Galápagos) et *M. lata* (Faxon, 1893) (Revillagigedo).

Paractaea sulcata (Stimpson, 1860)

Actaea sulcata Stimpson, 1860b : 203 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud). — Schmitt 1939a : 21 (Clipperton). — Hertlein & Emerson 1957 : 5 (Clipperton). — Garth 1946a : 434, pl. 77, fig. 1 (Galápagos) ; 1965 : 19 (Clipperton).



Figure 217 : *Microcassiope xantusii* (Stimpson, 1871). ♂ carapace 7,6 × 10,6 mm, Stn MNHN 41, Clipperton, récif externe, sable et roches, 20 m / *Clipperton, outer reef, sand and rocks, 20 m.*



Figure 218 : *Paractaea sulcata* (Stimpson, 1860). ♀ carapace 11 × 17 mm, Stn MNHN X, récif externe devant port Jaouen, apnées à 0-2 m / *outer reef, in front of Port Jaouen, snorkeling at 0-2 m*.

Paractaea sulcata – Garth 1992a : 5 (Clarión, Socorro). — Hendrickx 1995b : 137 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 107 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Socorro).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 1 ♀ 11 × 17 mm. — Coll. "Carlos", récif externe, plongée, 45 m, dans une éponge, 1 ♂ 7,1 × 10,3 mm. — Stn 4, 1 ♀ 9,4 × 15,4 mm. — Stn 8, 1 ♂ 7,3 × 10,5 mm, 1 ♀ 5,0 × 7,5 mm. — Stn 21, 1 ♀ 6,9 × 10,3 mm. — Stn 29, 5 ♂♂ 4,3 × 6,3-7,6 × 13,4 mm, 3 ♀♀ 7,0 × 10,9-7,6 × 11,1 mm, 1 juv. — Stn 39, 1 ♀ 9,2 × 14,2 mm. — Stn 41, 1 ♂ 11,2 × 15,6 mm, 3 ♀♀ 4,8 × 7,2-6,7 × 10,2 mm, 1 ♀ ov. 7,3 × 11,1 mm, 2 juvs. — Stn 42, 2 ♀♀ 8,1 × 11,8-9,2 × 13,7 mm, 1 juv. — Stn 43, 11 ♂♂ 4,8 × 7,1-11,7 × 17,1 mm, 12 ♀♀ 3,5 × 4,9-11,7 × 17,0 mm, 1 ♀ ov. 7,6 × 11,4 mm, 7 juvs. — Stn 45, 1 ♀ ov. 7,6 × 11,3 mm, 6 juvs.
UNAM : 3 ♂♂ 2,8 × 4,2-6,8 × 10,8 mm. — Stn 7, 1 ♂. — Stn 10, 1 ♂. — Stn 12, 1 ♂.
••• **Distribution**
Golfe de Californie à l'Équateur (île La Plata) et aux IO : Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à 11 × 17 mm. Espèce récoltée à Clipperton sur des fonds rocheux, débris coralliens, parfois éponges, de la zone intertidale à 45 m. Garth (1965 : 19) a remarqué que les spécimens de Clipperton ont des régions de la carapace séparées par des sillons remarquablement larges. Il s'agit pour lui d'un nouvel indice d'endémisme naissant : "*weak endemism at the populational level*".

Platyactaea dovii **(Stimpson, 1871)**
Actaea dovii Stimpson, 1871 : 104 (localité type : San Salvador et Panama). — Garth 1946a : 431, pl. 79, figs 2, 6 (Galápagos) ; 1965 : 19 (Clipperton). — Holguín Quiñones 1994 : 237 (Socorro).

Platyactaea dovii – Hendrickx 1995b : 138 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 105 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Socorro).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 1, 1 juv. — Stn 2, 1 ♀ 10,4 × 15,4 mm. — Stn 4, 2 ♂♂ 9,4 × 13,0-15,6 × 21,7 mm, 2 ♀♀ 11,4 × 17,0-14,7 × 21,3 mm, 1 juv. — Stn 5, 1 ♂ 3,4 × 5,2 mm. — Stn 8, 3 ♂♂ 4,6 × 6,6-6,3 × 9,1 mm, 1 juv. — Stn 10, 2 juvs. — Stn 12, 1 juv. — Stn 13, 2 juvs. — Stn 16, 1 ♀ 9,4 × 13,4 mm, 1 juv. — Stn 17, 1 ♀ 10,1 × 14,6 mm, 1 juv. — Stn 20, 1 ♂ 12,9 × 19,1, 1 ♀ 12,0 × 17,8 mm. — Stn 29, 2 ♂♂ 9,2 × 13,5-10,0 × 14,8 mm, 1 ♀ 7,9 × 11,1 mm, 3 juvs. environ 3,3 × 4,6 mm. — Stn 41, 2 ♂♂ 10,6 × 15,3-13,3 × 19,3 mm, 3 ♀♀ 8,0 × 11,7-11,0 × 16,0 mm, 3 juvs. — Stn 42, 1 ♀ 7,2 × 10,4 mm, 4 juvs. environ 2,3 × 3,3 mm. — Stn 43, 2 ♂♂ 10,3 × 14,7-11,2 × 16,2 mm, 2 ♀♀ 6,1 × 9,0-7,5 × 11,1 mm, 1 juv. — Stn 45, 1 ♂ 12,6 × 18,0 mm, 3 juvs.
••• **Distribution**
Golfe de Californie à la Colombie et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Socorro), Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 15 × 21 mm. Espèce récoltée à Clipperton dans les sédiments coralliens ou les coraux, de la zone intertidale à 55 m ; signalée jusqu'à environ 130 m. Les petits spécimens des stations 10 et 16 portaient les rayures longitudinales, caractéristiques des juvéniles chez cette espèce (Hickman & Zimmerman 2000 : 105, photo du bas).

Platypodiella gemmata **(Rathbun, 1902)**
Platypodia gemmata Rathbun, 1902 : 279, pl. 12, figs 5, 6 (localité type : Galápagos).

Platypodiella gemmata – Hendrickx 1995b : 138 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 105 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Clarión).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 1 ♂ 4,9 × 6,9 mm, 1 ♀ 8,3 × 11,8 mm. — Stn 4, 1 ♂ 9,6 × 13,1 mm, 1 juv. — Stn 8, 1 juv. — Stn 27, 1 ♂ 7,6 × 10,6 mm.



Figure 219 : *Platyactaea dovii* (Stimpson, 1871). ♂ carapace 12,6 × 18,0 mm, Stn MNHN 45, Clipperton, récif externe, brossage de blocs, 22 m / *Clipperton, outer reef, brushing of blocks, 22 m*.

••• **Distribution**
Panama (île Taboga ; signalement qui peut-être attribuable à *P. rotundata*, selon Garth 1946a : 430) et aux IO : Revillagigedo (Clarión), Clipperton (premier signalement), Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 13 × 18 mm. Espèce récoltée à Clipperton de la zone intertidale à 15 m ; signalée jusqu'à 35 m aux Galápagos.
••• **Remarques**
Espèce caractérisée par les bords aplatis de la carapace et par le bord dorsal fortement anguleux des pinces et pattes ambulatoires. La paume du chélipède porte 3-4 rides longitudinales, sur sa face externe. Garth (1965 : 18) signale de Clipperton une espèce très proche, *Platypodiella rotundata* (Stimpson, 1860). La distinction entre les deux espèces est donnée par sa clé (Garth 1946a : 248) : région mésogastrique linéaire et lobule protogastrique bifide (*P. rotundata* ; Rathbun 1930 : pl. 102, fig. 3) ; région mésogastrique plus large antérieurement et lobule protogastrique entier (*P. gemmata*). D'après ces caractères, et l'illustration de Rathbun (1902 : pl. 12, fig. 5), les spécimens examinés de Clipperton peuvent raisonnablement être attribués à *P. gemmata*, ce qui constitue le premier signalement de l'espèce pour l'atoll. En tout état de cause, les différences, entre *P. gemmata* et *P. rotunda*, ne sont pas très claires et il serait nécessaire d'examiner une série de spécimens des deux espèces pour confirmer cette détermination et, en particulier, mieux apprécier l'aspect du lobule protogastrique.

Platypodiella rotundata **(Stimpson, 1860)**
Atergatis rotundatus Stimpson, 1860b : 202 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud).

Platypodia rotundata – Schmitt 1939a : 21 (Clipperton) . — Hertlein & Emerson 1957 : 7 (Clipperton). — Garth 1946a : 430 (distribution, clé) ; 1965 : 18 (Clipperton).

Platypodiella rotundata. — Hendrickx 1995b : 138 (liste). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Clarión, Socorro).

••• **Distribution**
Golfe de Californie à l'Équateur et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos.
••• **Remarques**
Espèce proche de *Platypodiella gemmata* (voir plus haut).

Xanthodius cooksoni **(Miers, 1877)**
Leptodius cooksoni Miers, 1877 : 73, pl. 12, figs 1, 1d (localité type : Galápagos). — Garth 1946a : 448, pl. 77, fig. 3, pl. 79, fig. 3 (Galápagos) ; 1965 : 21 (Clipperton).

Xanthodius cooksoni – Garth 1992a : 5-6 (Clarión, Socorro). — Hendrickx 1995b : 138 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 111 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Socorro).



Figure 220 : *Platypodiella gemmata* (Rathbun, 1902). ♂ carapace 9,6 × 13,1 mm, Stn MNHN 4, Clipperton, récif externe, récolte à basse mer, 0,5 m / *Clipperton, outer reef, sampling at low tide, 0-5 m.*



Figure 221 : *Xanthodius cooksoni* (Miers, 1877). ♂ carapace 18,0 × 29,0 mm, Stn MNHN X, Clipperton, récif externe à basse mer / *Clipperton, outer reef at low tide.*

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 1 ♂ 18,0 × 29,0 mm, 26 spms. — Stn 11, 1 ♀ 8,1 × 12,8 mm. — Stn 27, 7 ♂♂ 4,9 × 7,3-15,2 × 24,4 mm. — Stn 33, environ 122 spms 5,3 × 8,0-20,2 × 33,4 mm.
••• **Distribution**
Golfe de Californie au Chili et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 20 × 33 mm. Espèce commune dans les cailloux et coraux de la zone intertidale, récoltée à Clipperton jusqu'à 18 m. Sa couleur est très variable, comme illustrée dans Hickman & Zimmerman (2000 : 111, 4 photographies).

Famille CRYPTOCHIRIDAE Paulson, 1875

Hapalocarcinus marsupialis **Stimpson, 1859**
Hapalocarcinus marsupialis Stimpson, 1859 : 412 (localité type : Hawaii). — Garth 1965 : 7 (Clipperton). — Hendrickx 1995b : 143 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 128 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Socorro).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 5 spms 2,4 × 2,5-4,3 × 4,5 mm. — Coll. P. Béarez, 20/II/2005, crête récifale à basse mer, 4 spms. — Stn 12, 1 spm. — Stn 29, 3 ♀♀ ov.– Stn 38, 1 ♀ ov. 4,3 × 4,6 mm. — Stn 45, 3 spms.
UNAM : 1 ♂, 6 ♀♀ ov. 3,7 × 3,7-5,6 × 5,5 mm. — Stn 3, 2 ♀♀ ov. — Stn 4, 1 ♂, 4 ♀♀ ov.
••• **Distribution**
Afrique du Sud et mer Rouge jusqu'à l'Amérique centrale, incluant Hawaii et la Polynésie française. Dans le Pacifique est, signalée du golfe de Californie à la Colombie et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Socorro), Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 6,0 × 6,2 mm. Petite espèce associée obligatoire des coraux *Pocillopora* où elle y forme des boursouflures (galles).

Opecarcinus lobifrons **Kropp, 1989**

Opecarcinus lobifrons Kropp, 1989 : 112, figs 7, 8 (localité type : Guam ; synonymie).

Troglocarcinus (*Troglocarcinus*) *crescentus* – Garth 1965 : 8, figs 3-6 (Clipperton).

Pseudocryptochirus crescentus – Garth & Hopkins 1968 : 40, fig. 2 (en partie, seulement les spécimens de Clipperton).

Opecarcinus crescentus – Hendrickx 1995b : 143 (liste).

[Les trois dernières références, non *Opecarcinus crescentus* (Edmonson, 1925)].

••• **Matériel examiné**
MNHN : Sur corail *Pavona varians*, coll. J.-F. Flot, 52 m, 3/III/2005, coordonnées GPS 10° 18' 851" N, 109° 14' 261" W, 1 spm. 2,8 × 2,0 mm (desséché).
••• **Distribution**
Guam et Clipperton.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à 4,6 × 3,8 mm. Petite espèce associée obligatoire des coraux du genre *Pavona*.



Figure 223 : *Opecarcinus lobifrons* Kropp, 1989. Carapace environ 2,8 × 2,0 mm, Clipperton, récif externe, 52 m, spécimen desséché, en place dans son abri sur un corail *Pavona varians* / *Clipperton outer reef, 52 m, dried specimen in its hole in a coral* Pavona varians. Coll. J.-F Flot.



Figure 222 : *Hapalocarcinus marsupialis* Stimpson, 1859. ♀ ov. carapace 4,7 × 4,3 mm, coll. P. Béarez, 20/02/2005, crête récifale à basse mer, dans des coraux *Pocillopora* / *reef crest at low tide, in coral* Pocillopora.

••• **Remarques**
Raoul Serène, qui a déterminé les spécimens de Garth (1965 : 10), pensait que les petites différences, observées entre les spécimens de Clipperton et la forme typique d'*Opecarcinus crescentus* (Edmonson, 1925), étaient liées à la taille. Kropp (1989), après avoir examiné des spécimens de tailles variables, a montré que ces différences étaient constantes, quelque soit la taille, et a séparé les spécimens de Clipperton, et d'autres de Guam, sous une espèce distincte. L'absence de signalement d'*O. lobifrons* entre Guam et Clipperton s'explique facilement par la petite taille de cette espèce (2,1 × 1,6-4,6 × 3,8 mm) et par sa niche écologique très particulière. En cours de mission, aucune attention n'a été apportée aux coraux *Pavona*, contrairement aux *Pocillopora* qui sont traditionnellement colonisés par de nombreux petits crustacés. Plusieurs mois après, des coraux *Pavona* ayant été déposés au MNHN par J.-F. Flot, l'attention de ce dernier a été attirée sur la possible présence de crabes *Opecarcinus* dans ses récoltes. Vérification faite, plusieurs ouvertures triangulaires (Fig. 223), typiques de l'abri de ce petit crabe, ont été observées, l'une encore occupée par un spécimen d'*O. lobifrons*. Les angles interorbitaires de cet unique spécimen sont prolongés par une épine qui dépasse très nettement les angles antérolatéraux de la carapace, ce qui permet de le distinguer d'*O. crescentus* (Edmonson, 1925).

Famille OCYPODIDAE Rafinesque, 1815

Ocypode ceratophthalma **(Pallas, 1772)**

Cancer ceratophthalmus Pallas, 1772 : 83, pl. 5, fig. 17 (localité type : inconnue).

Ocypode ceratophthalma – Garth 1965 : 37, figs 23-26 (Clipperton). — Richard *et al.* 1968 : 8 (Clipperton). — Hendrickx 1995b : 142 (liste).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 1 ♂ 40,0×44,0 mm, 1 ♀ 36,4×39,6 mm.
UNAM : Stn 16, 1 ♀ 4,2×3,9 mm.
••• **Distribution**
Indo-ouest Pacifique et Clipperton.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 40×44 mm. Grosse espèce qui creuse des terriers dans les plages de sable fin de la zone supratidale. Très discrète de jour, lorsque l'entrée de son terrier est obturée, elle peut être facilement observée de nuit. Les spécimens de Clipperton ont été comparés avec des *Ocypode ceratophthalma* de Polynésie française et des *O. gaudichaudii* (H. Milne Edwards & Lucas, 1843) du Pacifique est (coll. MNHN : Panama ; Paita au Pérou). Les deux espèces ne peuvent pas être confondues : le bout des pinces est pointu chez *O. ceratophthalma*, tronqué chez *O. gaudichaudii*. Elles sont toutes deux présentes aux IO : *O. ceratophthalma* à Clipperton ; *O. gaudichaudii* aux Galápagos.



Figure 224 : *Ocypode ceratophthalma* (Pallas, 1772). ♂ carapace 40,0×44,0 mm, Stn MNHN X, Clipperton, plage de sable en haut de la zone intertidale / *Clipperton, sand beach in upper intertidal zone*.

Famille GECARCINIDAE MacLeay, 1838

Gecarcinus planatus **Stimpson, 1860**

Gecarcinus planatus Stimpson, 1860b : 224 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud). — Rathbun 1918 : 356, pls 121, 122 (Clipperton, Socorro). — Schmitt 1939a : 24 (Clipperton). — Garth 1965 : 35 (Clipperton) ; 1992a : 6 (San Benedicto, Socorro). — Ehrhardt 1968 : 1 ; 1973 : 437 (écologie). — Ehrhardt & Niaussat 1968 ; 1970b : non consultés (Stades larvaires, écologie). — Richard *et al.* 1968 : 8 (Clipperton). — Manrique 1981 : 217 (golfe de Californie). — Hernández Aguilera *et al.* 1986 : 235 (Clarión). — Hendrickx 1995b : 139 (liste). — Pérez-Chi 2005 : 255 (Socorro ; écologie).

Gecarcoidea lalandei – Lenz 1901 : 473 (Clipperton) [Non *G. lalandii* H. Milne Edwards, 1837 (Garth 1965)].

Geocarcinus planatus – Hertlein & Emerson 1957 : 5 (Clipperton).

Gecarcinus (*Johngarthia*) *planatus* – Türkay 1970 : 346 (Clipperton, spécimens de l'USNM). — Prahl 1983 : non consulté (îles Gorgones) – Hendrickx 1995f : 598 (écologie).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Plus d'une centaine de spécimens enregistrés sous MNHN-B 29848. — Coll. J.-M. Bouchard, sous un rocher au nord de l'île, 16/II/2005, 3 juvs. 4,6×5,1-9,4×10,5 mm. — Stn 11, 1 juv. dans une laisse de haute mer, avec de nombreux spécimens de *Planes major*.
UNAM : Stn 15, 3 ♂♂, 4 ♀♀, 50×62-56×65 mm.
••• **Distribution**
Golfe de Californie à Colombie (îles Gorgones) et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, San Benedicto, Socorro), Clipperton. Le signalement aux îles Gorgones (Prahl 1983) est surprenant, car pouvant correspondre à *G. malpilensis* Faxon, 1983, de l'île Malpelo. Les deux espèces sont cependant bien distinguées par Prahl (1983) et Prahl & Manjarrez (1984).
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 69×80 mm. *Gecarcinus planatus* est une espèce terrestre de grande taille, très commune à Clipperton. Une étude spéciale lui a été consacrée dans ce volume (voir chapitre "Éléments d'écologie et nouveau recensement de la population du crabe terrestre"). La population de Clipperton est estimée à 1,1 million d'individus, avec une densité de 1,3 crabe/m² sur les surfaces colonisées. À l'île voisine de Socorro, Pérez-Chi (2005) indique une densité maximale de l'ordre de 0,8 crabe/m². Ce crabe constitue là-bas une part importante du régime alimentaire d'oiseaux endémiques, alors qu'à Clipperton il ne subit aucune prédation de la colonie de fous marins.



Figure 225 : *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860. Individus s'alimentant sur le bord du lagon de Clipperton ; taille approximative de la carapace des spécimens 69×80 mm / *Specimens feeding on shore of Clipperton lagoon, approximate size of carapace is 69×80 mm.*

Famille GRAPSIDAE MacLeay, 1838

Geograpsus lividus (H. Milne Edwards, 1837)

Grapsus lividus H. Milne Edwards, 1837 : 85 (localité type : Antilles).

Geograpsus lividus – Rathbun 1902 : 278 (Clipperton) . — Hertlein & Emerson 1957 : 5 (Clipperton). — Garth 1946a : 506, pl. 86, figs 3, 4 (Galápagos) ; 1965 : 26 (Clipperton). — Manning & Holthuis 1981 : 226 (distribution). — Hendrickx 1995b : 140 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 126 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Clarión, Socorro).

••• **Matériel examiné**

MNHN : Stn X, 3 ♂♂ 12,2 × 12,6-33,0 × 38,0 mm, 4 ♀♀ 6,7 × 8,2-24,4 × 29,0 mm, 6 spms. — Coll. J.-M. Bouchard, bord du lagon, 05/II/2005, 2 ♀♀ 11,9 × 14,8-20,3 × 25,0 mm. — Stn 4, 1 ♀ ov. 8,3 × 11,1 mm. — Stn 11, 6 ♂♂ 12,8 × 16,3-30,0 × 36,3 mm, 8 ♀♀ 12,4 × 13,5-25,8 × 31,9 mm. — Stn 16, 1 juv. 2,6 × 3,2 mm (-55 m ! voir remarques). — Coll. Centre de Recherche du Service de Santé des Armées, 2 ♂♂ 18,8 × 22,3-33,8 × 39,7 mm, 2 ♀♀ 26,7 × 31,9-26,8 × 33,2 mm (MNHN B12594).

UNAM : 3 ♂♂, 3 ♀♀ ov., 1 ♀, 5,6 × 7,0-11,2 × 16,2 mm. — Stn 2, 3 ♀♀ ov. — Stn 7, 1 ♀. — Stn 14, 3 ♂♂. — **Matériel de comparaison** : *Geograpsus stormi* De Man, 1895 : îles Marquises, Nuku Hiva, coll. et det. J. Poupin, 1 ♂ 26,0 × 31,8 mm, 1 ♀ 26,7 × 32,7 mm

••• **Distribution**

Atlantique est et ouest. Pacifique est, du golfe de Californie au Chili et aux IO : Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos. L'espèce a autrefois été signalée d'Hawaii (Edmonson 1959 : 162), mais ce signalement correspond vraisemblablement à *G. stormi* De Man, 1895 (voir remarques).

••• **Écologie**

Carapace jusqu'à environ 33 × 38 mm. Grosse espèce commune dans la zone supratidale. Très agile, facile à capturer seulement de nuit, dans le faisceau d'une lampe.

••• **Remarques**

Crabe dont l'équivalent indo-ouest pacifique est *Geograpsus stormi* De Man, 1895, autrefois considéré comme une variété (*G. lividus* var. *stormi*). Le signalement de *G. lividus* à Hawaii (Edmonson 1959) n'a jamais été confirmé et semble erroné. Après avoir comparé un grand nombre de spécimens, Banerjee (1960 : 171) avait reconnu six caractères permettant de séparer *G. lividus* de *G. stormi*. Pour ce travail, une comparaison minutieuse entre les *G. lividus* de Clipperton et des *G. stormi* des îles Marquises, n'a permis d'en confirmer qu'un seul : la coloration. Chez les spécimens marquisiens la couleur est rouge brique à violet, alors qu'elle est vert grisé, avec des marbrures, sur les spécimens de Clipperton. Ces marbrures sont encore bien visibles sur des spécimens récoltés à Clipperton vers 1969 (MNHN). Elles sont illustrées pour l'Atlantique sur des spécimens des îles Vierges, par Zimmerman & Martin (2006).



Figure 226 : *Geograpsus lividus* (H. Milne Edwards, 1837). ♂ carapace 24,4 × 29,0 mm, récolte de nuit dans le haut de la zone intertidale / *night sampling in upper intertidal zone.*

La taille de maturité sexuelle semble atteinte très tôt chez cette grosse espèce, puisqu'une femelle ovigère de seulement 8,3 × 11,1 mm a été récoltée sur le bord du lagon. À la station 16, par 55 m de profondeur, un tout petit individu a été attribué à cette espèce avec hésitation. Il s'agit probablement d'un des premiers stades adultes.

Grapsus grapsus (Linnaeus, 1758)

Cancer grapsus Linnaeus, 1758 : 630 (localité type : Amérique et île Ascencion).

Grapsus grapsus – Garth 1946a : 504, pl. 86, figs 1, 2 (Galápagos) ; 1965 : 25 (Clipperton). — Hendrickx 1995b : 140 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 125 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Clarión, Socorro).

••• **Matériel examiné**

MNHN : Stn X, 1 ♂ 54,0 × 64,2 mm, 1 ♀ ov. 31,1 × 34,3 mm. — Coll. J.-L. Menou, sur la plage, près du "rocher" de Clipperton, 11/I/2005, 2 ♂♂ 59,5 × 67,9-65,4 × 75,2 mm. — Stn 11, 7 ♂♂ 14,0 × 16,7-51,2 × 55,8 mm, 5 ♀♀ 17,9 × 20,4-43,5 × 49,4 mm.

••• **Distribution**

Atlantique. Pacifique est, du Mexique au Chili (baie Talcahuano ; îles Juan Fernández) et aux IO : Basse Californie du Sud, rochers Alijos, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Malpelo, Galápagos.



Figure 227 : *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758). ♂ carapace 54,0 × 64,2 mm, Clipperton, haut de la zone intertidale / *Clipperton, upper intertidal zone.*

••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 54 × 64 mm. Espèce de grande taille, commune dans la zone supratidale.
••• **Remarques**
Espèce très proche de *Grapsus tenuicrustatus* (Herbst, 1783), de l'Indo-ouest Pacifique. Les caractères qui les séparent sont récapitulés par Banerjee (1960 : 139). Dans le cas de Clipperton, où se côtoient des espèces du Pacifique est et de l'Indo-ouest Pacifique, il était important de vérifier l'identité des crabes *Grapsus*. Une comparaison minutieuse a été effectuée entre des spécimens de Clipperton et des *G. tenuicrustatus* de Polynésie française (MNHN). De tous les caractères cités par Banerjee (1960), celui qui permet indiscutablement de rattacher la forme de Clipperton à *Grapsus grapsus*, est l'aspect des rides de la partie postérolatérale de la carapace : peu profondes, d'aspect lisse, chez *G. grapsus* ; profondes et très saillantes, chez *G. tenuicrustatus*.

Pachygrapsus minutus **A. Milne-Edwards, 1873**
Pachygrapsus minutus A. Milne-Edwards, 1873 : 292, pl. 14, fig. 2 (localité type : Nouvelle Calédonie). — Hertlein & Emerson 1957 : 5 (Clipperton). — Garth 1965 : 27, fig. 14 (Clipperton). — Hendrickx 1995b : 140 (liste). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Clarión, Socorro). — Poupin *et al.* 2005 : 31, figs 9a-d, 14c, 15c (révision du genre).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 13 ♂♂ 4,0 × 5,5-7,5 × 9,0 mm, 1 ♀ ov. 4,0 × 5,0 mm, 8 ♀♀ 3,5 × 5,0-8,0 × 10,0 mm (MNHN B29860). — Stn 33, 1 ♂ 6,1 × 7,5 mm.
UNAM : Stn 2, 1 ♂ 6,5 × 8,7 mm.
••• **Distribution**
Mer Rouge au Pacifique central (Hawaii et Polynésie française) et aux IO : Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 7,5 × 9,0 mm. Petite espèce commune dans la zone intertidale, mais très discrète à cause de sa petite taille. Elle se nourrit sur les algues qui recouvrent les rochers.



Figure 228 : *Pachygrapsus minutus* A. Milne-Edwards, 1873. Carapace environ 7,5 × 9,0 mm, Clipperton, zone intertidale à basse mer / *Clipperton, intertidal zone at low tide.*

Pachygrapsus planifrons **De Man, 1888**
Pachygrapsus planifrons De Man, 1888: 368, pl. 16, fig. 2 (localité type : "Noordwachter Island" = Jaga Utara, mer de Java, au large de Java, Indonésie). — Garth 1965 : 30, figs 15, 16 (Clipperton). — Hendrickx 1995b : 140 (liste). — Poupin *et al.* 2005 : 34, figs 10a–f, 14d, 15d (révision du genre).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn X, 6 ♂♂ 5,5 × 7,0-9,7 × 11,5 mm, 10 ♀♀ ov. 4,0 × 6,5-9,5 × 12,0 mm, 1 ♀ 4,5 × 5,5 mm (MNHN B29859). — Stn 33, 5 ♂♂ 6,0 × 7,0-7,0 × 8,5 mm, 1 ♀ ov. 6,5 × 8,0 mm, 1 ♀ 4,5 × 5,5 mm (MNHN B29858).
••• **Distribution**
Des Seychelles à Hawaii, Polynésie française, et Clipperton.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 9,7 × 11,5 mm. Petite espèce commune dans la zone intertidale, dans les flaques d'eau et sous les cailloux. Bien que comparable par sa taille à *Pachygrapsus minutus*, qui peut être récolté en même temps, les deux espèces se distinguent facilement par la présence de soies (*P. planifrons*) ou non (*P. minutus*), à l'extrémité des doigts de la pince.

Pachygrapsus socius **Stimpson, 1871**
Pachygrapsus socius Stimpson, 1871: 114 (localité type : cap San Lucas, Basse Californie du Sud, Mexique [Manzanillo], San Salvador, Panama, Pérou). — Schubart *et al.* 2005 : 99 (Syntype de cap San Lucas, Basse Californie du Sud, USNM 1312).

Pachygrapsus transversus – Garth 1946a : 507, pl. 87, fig. 2 (Galápagos). — Hendrickx 1995b : 140 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 126 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Clarión, Socorro). — Poupin *et al.* 2005 : 44, figs 13a–e, 14l, 15l, 16 (révision du genre ; en partie, seulement les spécimens du Pacifique est) [Tous non *P. transversus* (Gibbes, 1850)].

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 11, 1 ♂ 10,0 × 12,4 mm, 2 ♀♀ 6,5 × 8,0 mm-8,5 × 11,0 mm (MNHN B29857).
••• **Distribution**
Du Mexique au Pérou et aux IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton (premier signalement), Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 19 × 23 mm. Espèce récoltée dans la zone intertidale où elle se nourrit des algues qui recouvrent les rochers.
••• **Remarques**
Avant le travail de Schubart *et al.* (2005), *Pachygrapsus socius* était traditionnellement considéré comme un synonyme de *P. transversus* (Gibbes, 1850), espèce à large distribution dans l'Atlantique tropical. Les deux espèces sont très similaires, y compris par la forme du pléopode mâle qui est pourtant un excellent caractère pour séparer les espèces du genre



Figure 229 : *Pachygrapsus planifrons* De Man, 1888. Carapace 7,0 × 8,5 mm, Clipperton, zone intertidale à basse mer / *Clipperton, intertidal zone at low tide*.

Pachygrapsus (Poupin *et al.* 2005). Schubart *et al.* (2005) rétablissent l'espèce de Stimpson en la séparant de *P. transversus* par :

- des différences génétiques (séquençage moléculaire d'un fragment de l'ARN mitochondrial 16S) ;
- une analyse morphométrique ;
- la coloration.



Figure 230 : *Pachygrapsus socius* Stimpson, 1871. ♂ carapace 10,0 × 12,4 mm, Stn MNHN 11, Clipperton, zone intertidale à basse mer / *Clipperton, intertidal zone at low tide*.



Figure 231 : *Planes major* (MacLeay, 1838). ♀ ov. carapace 11,6 × 11,7 mm, Clipperton, coll. X. Vilmitjana, laisse de haute mer / *algae at high tide mark*.

Chez *Pachygrapsus socius* le rapport Longueur/Largeur de la carapace est plus grand, la carapace est un peu moins triangulaire, le quatrième péréiopode est plus long, et la face externe de la pince est plus claire que chez *P. transversus*.

Planes major **(MacLeay, 1838)**

Nautilograpsus major MacLeay, 1838 : 66 (localité type : cap de Bonne Espérance).

Planes minutus – Garth 1946a : 510 (Galápagos) [Non *Planes minutus* (Linnaeus, 1758)].

Planes cyaneus – Hendrickx 1995b : 140 (liste). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Clarión).

Planes major – Ng & Ahyong 2001 : 96, figs 6a, b (révision du lectotype mâle de *Nautilograpsus major* et mise en synonymie avec *P. cyaneus* Dana, 1851).

••• Matériel examiné

MNHN : Coll. X. Vilmitjana, 21/II/2005, laisse de haute mer, 1 ♀ ov. 11,6 × 11,7 mm. — Stn 11, 1 ♂ 19,0 × 19,8 mm et 20 spms 4,5 × 4,5-13,8 × 14,3 mm.

••• Distribution

Atlantique, particulièrement l'Atlantique sud (Manning & Holthuis 1981 : 235). Indo-ouest Pacifique, depuis le cap de Bonne Espérance à la Polynésie française. Pacifique est, de la Californie au Pérou et détroit de Magellan ; IO : Revillagigedo (Clarión), Clipperton (premier signalement), Galápagos.

••• Écologie

Carapace jusqu'à environ 12 × 12 mm. Espèce pélagique, généralement récoltée sous les objets flottés. Les spécimens de Clipperton ont été ramassés sur le rivage, dans des laisses de haute mer. Avant le travail de Ng & Ahyong (2001), elle était signalée de l'Indo-Pacifique sous *Planes cyaneus* Dana, 1851. La seule autre espèce du genre est *Planes minutus* (Linnaeus, 1758), dans l'Atlantique.



Figure 232 : *Percnon abbreviatum* (Dana, 1851). ♀ ov. carapace 15,7 × 14,6 mm, Stn MNHN 43, Clipperton, récif externe, brossage de blocs et coraux, 8 m / *Clipperton, outer reef, brushing of blocks and corals, 8 m.* Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative.*



Figure 233 : *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853). ♂ carapace 19,9 × 18,7 mm, Stn MNHN 4, Clipperton, zone intertidale à basse mer : individu entier, détail de la carapace et détail de la formation pileuse sur la pince gauche qui permet de séparer cette espèce de *Percnon planissimum*, espèce de l'Indo-ouest Pacifique / *Clipperton, intertidal zone at low tide: whole specimen, detail of carapace and detail of hairy zone on left chela, useful for distinguishing this species from* Percnon planissimum, *an Indo-West Pacific species.* Couleur altérée par le fixateur / *Color altered by preservative.*

Famille PLAGUSIIDAE Dana, 1851

Percnon abbreviatum **(Dana, 1851)**

Acanthopus abbreviatus Dana, 1851 : 252 (localité type : Tahiti).

Percnon abbreviatum – Schmitt 1939a : 22 (Clipperton) . — Garth 1965 : 33, figs 19, 20 (Clipperton). — Hendrickx 1995b : 140 (liste). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Clarión, Socorro).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 3, 1 ♀ 16,0 × 15,0 mm en mauvais état. — Stn 4, 1 ♂ 17,5 × 16,5 mm. — Stn 8, 1 juv. — Stn 29, 1 spm., 1 juv. — Stn 43, 1 ♂ 12,3 × 12,0 mm, 2 ♀♀ ov. 12,8 × 12,7-15,7 × 14,6 mm, 1 ♀ 6,2 × 5,9 mm.
UNAM : Stn 10, 1 ♂ 12,8 × 12,2 mm.
••• **Distribution**
Madagascar à Hawaii et Polynésie française. Dans le Pacifique est, signalée seulement aux IO : Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 16 × 15 mm. Espèce récoltée à Clipperton de la zone intertidale à 20 m, sous les cailloux et dans les coraux *Pocillopora*.

Percnon gibbesi **(H. Milne Edwards, 1853)**

Acanthopus gibbesi H. Milne Edwards, 1853 : 180 (localité type : Antilles).

Percnon gibbesi – Garth 1946a : 512, pl. 86, figs 5, 6 (Galápagos) ; 1965 (Clipperton) ; 1992a : 6 (Socorro). — Manning & Holthuis 1981 : 238 (distribution). — Williams 1984 : 462 (distribution). — Hendrickx 1995b : 140 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 127 (Galápagos). — Hernández Aguilera 2002 : 315 (Clarión, Socorro).

••• **Matériel examiné**
MNHN : Stn 4, 1 ♂ 19,9 × 18,7 mm. — Stn 14, 1 ♀ cassée 21,3 × 20,4 mm. — **Matériel de comparaison** : *Percnon planissimum* Herbst, 1804 : Polynésie française, îles Gambier, 1 ♀ ov. 19,2 × 18,2 mm. — Tuamotu, atoll de Moruroa, 1 ♂ 15,6 × 14,6 mm, 3 ♀♀ ov. 14,8 × 13,8-20,0 × 19,8 mm, 1 juv.
••• **Distribution**
Atlantique. Pacifique est, de Mazatlán et îles Tres Marías à l'Équateur et Chili ; IO : Basse Californie du Sud, Revillagigedo (Clarión, Socorro), Clipperton, Galápagos.
••• **Écologie**
Carapace jusqu'à environ 32 × 34 mm. Espèce récoltée dans la zone intertidale et les petits fonds, jusqu'à 10 m. Assez commune, mais difficile à capturer.
••• **Remarques**
Dans un premier temps, les spécimens de Clipperton avaient été confondus avec *Percnon planissimum* Herbst,

1804, une espèce indo-ouest pacifique très proche. Les deux peuvent se distinguer par l'examen de la partie basale interne du bord supérieur de la pince (Fig. 233, bas à droite). Chez les *P. gibbesi* de Clipperton, il existe un petite dépression semi-cylindrique qui s'étend sur environ 1/4-1/3 de la longueur du bord supérieur. Cette dépression pileuse porte 4-8 épines. Chez les spécimens polynésiens de *P. planissimum*, elle est peu marquée et porte seulement 1-4 épines basales, sans pilosité associée. En tout état de cause, les deux espèces ont à plusieurs reprises été considérées comme synonymes (*e.g.* Monod 1956 ; Forest & Guinot 1961) et il est très difficile de les reconnaître sans spécimens de comparaison. À cet égard le seul signalement de *P. planissimum* dans le Pacifique est (île Clarión ; Hernández Aguilera *et al.* 1986 : 196, 246, tab. 1) est un peu douteux, d'autant plus que les auteurs reconnaissent avoir eu du mal à clairement distinguer les deux espèces.

Plagusia immaculata **Lamarck, 1818**

Plagusia immaculata Lamarck, 1818 : 247 (localité type : probablement l'océan Indien). — Garth 1946a : 512 (Galápagos). — Hendrickx 1995b : 140 (liste). — Hickman & Zimmerman 2000 : 127 (Galápagos).

••• **Matériel examiné**

Coll. non définie, récif externe, II.2005, 1 ♂ 12,1 × 12,8 mm. — Stn X, 1 ♂ 27,3 × 28,3 mm, 1 ♀ 29,6 × 30,3 mm. — Stn 11, laisse de haute mer, 1 ♂ 10,5 × 11,4 mm, 1 ♀ 32,6 × 33,7 mm, 1 juv. — **Matériel de comparaison** : *Plagusia squamosa* (Herbst, 1790) : Polynésie française, Société, Maupihaa, coll. J. Poupin 7/IX/94, 1 ♂ 35,6 × 37,3 mm (MNHN).

••• **Distribution**

Océan Indien à l'Amérique centrale, incluant Hawaii. Dans le Pacifique est, signalée du golfe de Californie jusqu'à la baie Santa Elena, au Mexique, et aux IO : Clipperton (premier signalement), Coco et Galápagos.

••• **Écologie**

Carapace jusqu'à environ 34 × 35 mm. Espèce de type pélagique accompagnant les objets flottés. Garth (1946a : 512) écrit à son sujet : "*the Pacific Log Rider is to be expected whenever the warm Niño current carries floating rafts southwestward from the Bay of Panama*" . Récoltée à Clipperton dans des laisses de haute mer.

••• **Remarques**

Espèce proche de *Plagusia squamosa* (Herbst, 1790), signalée de Clipperton par Garth (1965), avec laquelle elle a été comparée. Chez *P. immaculata*, les tubercules de la carapace sont lisses, peu proéminents, non bordés de soies ; la face externe du mérus des pattes ambulatoires porte une seule rangée de soies le long du bord ventral, très bien développée. Chez *P. squamosa*, les tubercules de la carapace sont saillants, bordés de soies ; la face externe du mérus des pattes ambulatoires porte deux rangées de soies, une près du bord dorsal, une près du bord ventral, et la dépression médiane sur cette face est pileuse. *Plagusia immaculata* est une espèce à large répartition géographique dont la présence à Clipperton n'est pas surprenante. La femelle de la sation 11, récoltée dans une laisse de haute mer, a des cirripèdes adultes encore attachés à ses pattes, détail qui confirme son mode de vie pélagique (comme les crabes *Planes major* récoltés à la même station).



Figure 234 : *Plagusia immaculata* Lamarck, 1818. ♀ carapace 29,6 × 30,3 mm, Clipperton, zone intertidale / *Clipperton, intertidal zone*.

Plagusia speciosa **Dana, 1851**

Plagusia speciosa Dana, 1851 : 255 (localité type : île Waterland = Manihi, Tuamotu). — Garth 1965 : 32, figs 21, 22 (Clipperton). — Hendrickx 1995b : 140 (liste).

••• **Matériel examiné**

MNHN : Stn X, 1 ♂ 25,1 × 26,5 mm, 2 ♀♀ ov. 24,5 × 25,9-31,5 × 32,6 mm. — Stn 11, ? 2 juvs.

••• **Distribution**

Australie, Taiwan, Guam, Fiji, Polynésie française, et Clipperton.

••• **Écologie**

Carapace jusqu'à environ 28 × 30 mm. Espèce récoltée à très basse mer sur la crête récifale, en milieu très exposé à la houle. Ses fortes pattes lui permettent de s'accrocher très efficacement au récif. Ce *Plagusia* est remarquable par la striation de l'abdomen et de



Figure 235 : *Plagusia speciosa* Dana, 1851. ♂ carapace 25,1 × 26,5 mm, Stn MNHN X, Clipperton, crête récifale à très basse mer / *Clipperton, reef crest at low tide*.

la face externe de la paume du chélipède (Fig. 235), qui le différencie tout de suite de *P. immaculata*, également récolté pendant cette mission. Sur les trois spécimens de Clipperton, la striation ventrale est distincte seulement chez le mâle, mais celle de la paume des chélipèdes est nette dans les deux sexes.

Plagusia squamosa **(Herbst, 1790)**

Cancer squamosa Herbst, 1790 : non consulté (localité type : "East Indies").

Plagusia depressa tuberculata – Garth 1965 : 32, figs 17, 18 (Clipperton). — Richard *et al.* 1968 : 8 (Clipperton). — Hendrickx 1995b : 140 (distribution dans le Pacifique est).

Plagusia squamosa – Davie 2002 : 441 (distribution, synonymie).

••• **Distribution**

Mer Rouge à l'Amérique centrale. Dans le Pacifique est, signalée du golfe de Californie à Acapulco et aux IO : Basse Californie du Sud, rochers Alijos, Clipperton.

••• **Écologie**

Carapace jusqu'à environ 39 × 40 mm. En Polynésie française l'espèce est récoltée en zone intertidale et jusqu'à une dizaine de mètres.

••• **Remarques**

Espèce indo-pacifique longtemps signalée sous *Plagusia depressa tuberculata* Lamarck, 1818, avant le travail de Schubart & Ng (2000). Elle est très proche de *Plagusia immaculata* Lamarck, 1818, une autre espèce indo-pacifique récoltée à Clipperton pendant cette mission (cf. sous cette espèce les différences qui les séparent et la clé de Crosnier 1965 : 80 et Pl. VII Figs 3, 4).

DISCUSSION

••• Biodiversité

Le nouvel inventaire des crustacés décapodes et stomatopodes de Clipperton porte de 63 à 95 le nombre des espèces connues de l'atoll, ce qui représente une augmentation de 51 %. Les 32 nouveaux signalements identifiés dans le tableau XXXV, sont majoritairement originaires du PE (16 espèces). Huit correspondent à des espèces qui ne sont connues qu'aux IO, dont cinq de Clipperton seulement (IO-CLI). Trois correspondent à des espèces IP, et deux à des espèces IOP, par définition toujours inconnues des côtes américaines. Par taxons supra-familiaux, le bilan du tableau XXXVI montre que les Brachyura et les Caridea comprennent à eux seuls plus de 70 % des espèces. Les deux familles les mieux représentées sont les crevettes Alpheidae (13 espèces) et les crabes Xanthidae (12 espèces).

Pour les taxons Parthenopidae et Leucosiidae, il est intéressant de constater que les nouveaux signalements (*Ebalia clarionensis*, *Ochtholambrus triangulus*, *Daldorfia glasselli* et *Thyrolambrus verrucibrachium*) permettent de rectifier une anomalie constatée à Clipperton par Zimmerman & Martin (1999 : 664). Selon eux, les espèces de ces taxons représentent 10-20 % du total des brachyoures dans toutes les IO, sauf à Clipperton, où ce pourcentage n'est que de 3 %. Ce pourcentage, re-calculé après cette mission, est maintenant de 12,5 %, en accord avec les autres IO.

Malgré la progression notable que constitue cet inventaire, le bilan faunistique de Clipperton reste imparfait, pour au moins trois raisons :

- les aléas ou imperfections des récoltes ;
- l'absence de prospection en profondeur et dans le milieu pélagique ou bathypélagique ;
- le fait que quelques lots de crevettes n'ont pas encore été complètement déterminés pour ce travail (Alpheidae, Pontoniinae, Hippolytidae ; voir "détermination des espèces").

Par expérience, les aléas des récoltes montrent que, même avec des techniques variées et un effort intensif, des espèces échappent à l'échantillonnage. C'est sans doute le cas à Clipperton pour des crevettes cosmopolites comme *Stenopus hispidus* (Olivier, 1811) ou *Thor amboinensis* (De Man, 1888), plusieurs fois signalées du Pacifique est (Wicksten & Hendrickx 2003), mais toujours non récoltées sur l'atoll. La première est facilement récoltée en plongée de nuit, mais peu d'opérations de ce type ont été organisées en cours de mission. La seconde est une des nombreuses petites espèces associées aux coraux, toujours difficiles à distinguer et à récolter. Une autre imperfection de l'échantillonnage à Clipperton concerne des crevettes fouisseuses de la zone intertidale, peut-être de la famille des Callianassidae, régulièrement observées dans leur terrier pendant la mission, mais jamais récoltées (Fig. 236). L'examen soigné de la petite faune associée aux échinodermes n'a pas non plus été réalisé (voir plus loin "Écologie").

Les profondeurs supérieures à 60 m et la faune pélagique ou bathypélagique des abords de l'atoll de Clipperton n'ont toujours pas été échantillonnées.



Figure 236 : imperfection de l'inventaire à Clipperton. Tentative de récolte infructueuse de crevettes fouisseuses (?Callianassidae) dans la zone intertidale, à l'aide d'une "Yabby pump". Cette pompe, qui donne de très bons résultats en substrat sablo-vaseux, s'est avérée peu efficace dans les débris coralliens.

Imperfectness of Clipperton inventory: unsuccessful sampling of burrowing shrimps (?Callianassidae) in the intertidal zone with a "Yabby pump". This pump, which gives very good results on sandy and muddy shores, proved inefficient on coral rubble shores.

Tableau XXXV : identification des 32 nouveaux signalements de crustacés décapodes et stomatopodes à Clipperton, après la mission scientifique organisée par J.-L. Étienne (décembre 2004 - avril 2005). L'origine zoogéographique est indiquée pour chaque espèce. **OM** : océan mondial. **PE** : Pacifique est. **IOP** : Indo-ouest Pacifique. **IP** : Indo-Pacifique. **IO** : îles océaniques du Pacifique est. **IO-CLI** : Clipperton seulement.
*Names of the 32 Decapoda and Stomatopoda species that constitute new records for Clipperton after J.-L. Étienne scientific field work (December 2004 to April 2005). Zoogeographic origin is indicated for each species: **OM**: worldwide ocean. **PE**: eastern Pacific. **IOP**: Indo-West Pacific. **IP**: Indo-Pacific. **IO**: eastern Pacific oceanic islands. **IO-CLI**: Clipperton only.*

Groupe	Espèce	Origine
Stomatopodes	*Coronida schmitti* Manning, 1976	PE
	Neocoronida martensi Manning, 1978	IOP
	Tetrasquilla mccullochae (Schmitt, 1940)	OM
Crevettes carides	*Alpheus bellimanus* Lockington, 1877	PE
	Alpheus n. sp. det. Anker	IO-CLI
	Automate dolichognatha De Man, 1888	OM
	Chacella mclaughlinae Li, 2006	IO-CLI
	Fennera chacei Holthuis, 1951	IO-CLI
	Harpiliopsis spinigera (Ortmann, 1890)	IP
	Palaemonella asymmetrica Holthuis, 1951	IO-CLI
	Pontonides sympathes de Ridder & Holthuis, 1979	IO
	Thor algicola Wicksten, 1987	PE
Anomoures	*Aniculus hopperae* McLaughlin & Hoover, 1996	IOP
	Calcinus mclaughlinae Poupin & Bouchard, 2006	IO-CLI
Brachyoures	*Acidops fimbriatus* Stimpson, 1871	PE
	Daira americana Stimpson, 1860	PE
	Daldorfia glasselli (Garth, 1958)	PE
	Ebalia clarionensis Rathbun, 1935	IO
	Jonesius triunguiculatus (Borradaile, 1902)	IP
	Kraussia americana Garth, 1939	PE
	Lissa aurivilliusi Rathbun, 1898	PE
	Lophopanopeus maculatus Rathbun, 1898	PE
	Medaeus spinulifer (Rathbun, 1898)	PE
	Ochtholambrus triangulus (Stimpson, 1860)	PE
	Ozius perlatus Stimpson, 1860	PE
	Pachygrapsus socius Stimpson, 1871	PE
	Plagusia immaculata Lamarck, 1818	IP
	Planes major (MacLeay, 1838)	OM
	Platypodiella gemmata (Rathbun, 1902)	PE
	Quadrella nitida Smith, 1869	PE
	Stenorhynchus debilis (Smith, 1871)	PE
	Thyrolambrus verrucibrachium Zimmerman & Martin, 1999	IO

Tableau XXXVI : taxons supra-familiaux récoltés à Clipperton, classés par importance numérique décroissante : **n** = nombre d'espèces ; **%** = pourcentage du total (95 espèces).
*Supra-familial taxa found at Clipperton, sorted by decreasing number of species: **n**=number of species; **%**=percentage of the total (95 species).*

Taxon	n	%
Brachyura	54	57
Caridea	25	26
Anomura	9	9
Stomatopoda	4	4
Thalassinidea	1	1
Palinura	1	1
Dendrobranchiata	1	1
Total	95	100 %

Tableau XXXVII : comparaison de la biodiversité des crustacés de Clipperton avec celle d'autres groupes faunistiques (**n**= nombre d'espèces).
*Biodiversity of Clipperton Crustacea compared to several other taxa of the island (**n**=number of species).*

Groupe	n	Source
Mollusques	277	Kaiser (voir chapitre "Les mollusques")
Poissons	160	Robertson & Allen (2002)
Crustacés	95	Décapodes et Stomatopodes (ce chapitre)
Coraux	14-22	Carricart-Ganivet & Reyes-Bonilla (1999) Flot & Adjeroud (voir chapitre "Les coraux")
Échinodermes	28	Solís-Marín & Laguarda-Figueras (voir chapitre "Les échinodermes")
Annélides polychètes	26	Solís-Weiss & Hernández Alcantara (voir chapitre "Les annélides polychètes")

Il existe pourtant au nord-est de l'atoll un plateau en pente régulière entre 60-200 m (Glynn *et al.* 1996 : Fig. 3) sur lequel il serait intéressant d'organiser des prospections au chalut, drague, et casier. En première approximation, en estimant que l'absence de prospection au-delà de 60 m et l'absence d'échantillonnage de la faune pélagique aux abords de l'atoll sont les principales lacunes de cet inventaire, il est possible de proposer une estimation du nombre des espèces potentiellement présentes à Clipperton. Pour les espèces de profondeur, au-delà de 60 m, une comparaison peut être faite avec la Polynésie française, assez bien échantillonnée à cet égard. Les 927 espèces répertoriées de cette région se décomposent en 670 espèces récoltées en milieu terrestre ou à faible profondeur, et en 225 espèces récoltées à une profondeur supérieure à 60 m (Poupin Internet). Avec une proportion similaire, le nombre d'espèces de profondeur à Clipperton serait d'environ 32. Pour les espèces pélagiques et bathypélagiques, une sélection dans les listes d'Hendrickx & Estrada Navarrete (1989) et de Wicksten & Hendrickx (2003), présentée à la fin du chapitre, montre qu'au moins 59 espèces sont potentiellement présentes aux abords de Clipperton. Le nombre total de décapodes et stomatopodes à Clipperton peut donc être estimé à au moins 186 espèces. Cette estimation est du même ordre de grandeur que les valeurs indiquées dans le tableau XXXVII pour les mollusques et les poissons, deux groupes déjà bien échantillonnés à Clipperton et comparables aux crustacés décapodes en termes de biodiversité.

La biodiversité de Clipperton est-elle comparable à celle des îles voisines ? Pour répondre à cette question, le bilan numérique obtenu pour Clipperton a été comparé à celui des îles de la figure 170, pour lesquelles des bilans similaires peuvent être calculés (Tab. XXXVIII). Pour les IO, les calculs ont été faits depuis la base de données constituée pour ce travail (voir "Méthodes et définitions"). Les travaux de Poupin (1996, 1998, 2003, 2005, Internet) ont été utilisés pour la Polynésie française et l'île de Pâques. La liste d'Eldredge & DeFelice (2006) a été utilisée pour Hawaii, complétée par le travail d'Ahyong (2002) pour les stomatopodes. Pour améliorer la comparaison, les espèces de profondeur et les espèces pélagiques ou bathypélagiques, non échantillonnées à Clipperton, n'ont pas été comptabilisées. Pour l'île Malpelo, le total du tableau XXXVIII est vraisemblablement sous-estimé, selon une compilation en cours de Bessudo (2006) dans laquelle le nombre d'espèces dépasserait la centaine.

La biodiversité de Clipperton est cinq à sept fois plus faible qu'en Polynésie française ou qu'à Hawaii, et environ trois fois plus faible qu'en Basse Californie du Sud et qu'aux Galápagos. Par contre, compte tenu des aléas des récoltes et des travaux en cours (Bessudo 2006, pour Malpelo), qui peuvent faire varier de quelques dizaines le nombre des espèces signalées des autres IO, la biodiversité de Clipperton est comparable à celle des Revillagigedo, de l'île de Pâques, de Malpelo, et même de l'île Coco. Les rochers Alijos, d'extension géographique plus limitée, et avec un récif corallien moins développé, ont une biodiversité logiquement plus faible.
La faible biodiversité de Clipperton, par rapport aux archipels de Polynésie française et d'Hawaii peut s'expliquer sur la base des mêmes arguments que ceux évoqués pour les poissons (Robertson & Allen 1996) :

- la petite taille de l'atoll (3 km sur 4 km), réduisant les biotopes disponibles (cocoteraie, forêt de *Pandanus*, mangrove, rivière, estuaire, plage) ;
- l'isolement géographique, qui oblige les phases larvaires des crustacés à parcourir de longues distances océaniques avant de pouvoir s'installer sur les rivages de Clipperton ;
- l'absence de lagon salé.

Une comparaison peut être faite avec l'atoll de Taiaro dans les Tuamotu (Polynésie française), où une mission similaire a été réalisée (Galzin *et al.* 1998). Sur cet atoll, d'une taille comparable à Clipperton, mais avec un lagon salé communicant épisodiquement avec l'extérieur et une cocoteraie beaucoup plus développée, la proportion de crustacés par biotope est la suivante : récif externe, 69 % ; lagon, 19 % ; cocoteraie et milieu terrestre, 12 % (Poupin, données de terrain non publiées). La seule absence ou réduction des deux derniers biotopes à Clipperton, permet donc d'expliquer environ 30 % de la diminution de biodiversité par rapport à la Polynésie.

Écologie

L'écologie des crustacés de Clipperton est connue très imparfaitement, souvent seulement à partir de quelques annotations reportées sur les étiquettes qui accompagnent les récoltes. À partir de ces observations, succinctes, et des données de la littérature, les espèces de Clipperton ont été classées en huit biotopes différents (Tab. XXXIX).

Tableau XXXVIII : biodiversité de la faune carcinologique (décapodes et stomatopodes) de Clipperton comparée à celle des îles voisines du Pacifique : nombre d'espèces (**n**) et comparaison par rapport à Clipperton (**n/n Clipperton**). Les espèces de profondeur et pélagiques, non échantillonnées à Clipperton, ne sont pas comptabilisées.
(*sous-estimé, voir le texte).
*Decapoda and Stomatopoda biodiversity of Clipperton compared to neighboring Pacific islands: number of species (**n**) and comparison with Clipperton (**n/n Clipperton**). Deep and pelagic species, not sampled at Clipperton, are excluded.*
*(*underestimated, see text).*

Lieu	n	n/n Clipperton
Polynésie	660	6,9
Hawaii	~ 540	5,7
Basse Californie Sud	313	3,3
Galápagos	286	3,0
Revillagigedo	142	1,5
Clipperton	95	1,0
Île de Pâques	85	0,9
Coco	65	0,7
Malpelo	43*	0,5
Alijos	15	0,2

Tableau XXXIX : classement des 95 espèces signalées de Clipperton en fonction de leurs biotopes. Deux découpages disjoints sont considérés : l'étage (ou distribution verticale) et le type de substrat.
Classification of the 95 species recorded from Clipperton according to their biotopes. Two distinct classifications are used: the deep range (or vertical distribution) and the nature of the substrate.

Biotope		n	%	Total
Étage	Petits fonds (0-55 m)	65	68%	95
	Intertidal	29	31%	
	Terrestre	1	1%	
Substrat	Fonds durs	55	58%	95
	Coraux vivants (association)	25	26%	
	Fonds sableux	11	12%	
	Pleine eau (pélagique)	3	3%	
	Échinodermes (association)	1	1%	

Trois étages seulement sont retenus pour définir la distribution verticale des crustacés de Clipperton : le milieu terrestre ; la zone intertidale ; et les petits fonds du récif externe, jusqu'à 50-60 m. Les résultats du tableau XXXIX montrent que :

- 68 % des crustacés de Clipperton ont été récoltés dans les petits fonds du récif externe (0-60 m) ;
- 31 % dans la zone intertidale, soit en pêche à pied à marée basse, soit dans l'étage supratidal,

pour des crabes à affinité terrestre comme *Ocypode ceratophthalma*, *Grapsus grapsus*, ou *Geograpsus lividus* ;
• une seule espèce est strictement terrestre, le crabe *Gecarcinus planatus*, omniprésent sur l'atoll.

Pour le type de substrat, cinq groupes ont été retenus : les fonds durs, composés de rochers ou de gros débris coralliens ; les fonds sableux ; la pleine eau, pour quelques espèces à caractère pélagique, récoltées dans des laisses de haute mer ; les coraux vivants et les échinodermes, pour les espèces qui leur sont associées.
La plupart des espèces (58 %) sont associées aux fonds durs qui caractérisent la couronne récifale externe. Les espèces, également de fonds durs, mais spécifiquement associées aux coraux vivants, sont bien représentées (26 %). Elles comprennent des espèces obligatoirement associées aux coraux, comme la crevette *Alpheus lottini*, dans les coraux *Pocillopora*, ou le crabe *Opecarcinus lobifrons*, dans les coraux *Pavona*, mais aussi quelques espèces qui peuvent être occasionnellement récoltées en dehors des coraux qu'elles habitent, par exemple la crevette *Pomagnathus corallinus*, récoltée dans les coraux *Pocillopora* ou dans les débris coralliens.
Seulement 12 % des espèces sont associées à des fonds sableux, ce qui peut s'expliquer par l'extension limitée des plages de Clipperton, réduites à quelques anses du côté océanique. Le bord du lagon constitué uniquement d'agglomérats durs de corail mort (Fig. 172) n'a pas de plages. Quelques grosses espèces des fonds sableux, signalées en abondance par le passé, par exemple *Hippa pacifica*, dont Chace (1962) mentionne plus d'une centaine de spécimens, ou *Calappa hepatica*, n'ont pas été récoltées au cours de cette mission. Ce résultat est attribué à une prospection insuffisante de ce biotope en cours de mission, plutôt qu'à une disparition de ces espèces de l'atoll.
Les trois espèces qui sont associées à un biotope de pleine eau (pélagique) sont : deux crabes Grapsidae, *Planes major* et *Plagusia immaculata*, vivant sur les objets dérivants, souvent en association avec des colonies de cirripèdes, récoltées à Clipperton dans des laisses de haute mer ; et un crabe Portunidae pélagique *Portunus xantusii* affinis, récolté au cours d'une étude précédente dans l'estomac d'un thon (Garth 1965).
Pour l'instant, une seule espèce associée aux échinodermes est connue de Clipperton : la crevette *Hymenocera picta*, qui vit sur les étoiles de mer dont elle se nourrit. Aucun examen minutieux n'ayant été réalisé sur les échinodermes de Clipperton, il est probable que d'autres espèces symbiontes y sont présentes. Ce sont par exemple des espèces indo-ouest pacifiques comme *Periclimenes soror* Nobili, 1904 ou *Tuleariocaris holthuisi* Hipeau-Jacquotte, 1965, déjà signalées du PE par Wicksten & Hernández (2000), respectivement associées à l'étoile de mer *Acanthaster ellisii* et à l'oursin *Diadema mexicanum*, deux échinodermes présents à Clipperton (Lessios *et al.* 1996 ; Solís-Marín & Laguarda-Figueras voir chapitre "Les échinodermes").

Zoogéographie

Origine des espèces

En raison de sa position géographique, entre la région Indo-ouest Pacifique et le Pacifique est, il est particulièrement intéressant de définir l'origine zoogéographique des espèces récoltées à Clipperton. Dans ce but, les 95 espèces de Clipperton ont été classées en fonction de leur appartenance aux régions zoogéographiques définies précédemment (voir "Méthodes et définitions"). En parallèle, un classement similaire a été fait pour l'ensemble des IO, sans compter les éléments de la faune pélagique ou profonde qui n'ont pas encore été étudiés à Clipperton (Tab. XL).
La majorité des espèces de Clipperton (44 %) sont originaires du PE, ce qui traduit un lien faunistique privilégié avec les côtes américaines. Les espèces d'origine indo-ouest pacifique sont séparées dans le tableau XL en deux groupes : celles qui sont strictement indo-ouest pacifiques, c'est-à-dire qu'elles n'ont toujours pas atteint la côte américaine (IOP, 13 %), et qu'elles ne sont signalées dans le Pacifique est que de Clipperton (e.g. *Ocypode ceratophthalma*, *Pachygrapsus planifrons*), ou plus généralement des IO (e.g. *Calappa hepatica*, *Pachygrapsus minutus*) ; et celles qui sont indo-pacifiques, c'est-à-dire qu'elles ont atteint la côte américaine (IP, 20 %), par exemple *Alpheus pacificus*, *Panulirus penicillatus*, ou *Hapalocarcinus marsupialis*. La somme de ces deux groupes (IOP + IP = 33 %) est un indicateur de l'influence faunistique de l'ouest du Pacifique. Si les espèces endémiques des IO et celles à large distribution (OM) ne sont pas considérées, l'équilibre entre les espèces originaires de l'est et de l'ouest du Pacifique s'établit maintenant à Clipperton à 58 % *vs* 42 %. L'influence du PE apparaît donc légèrement renforcée par rapport aux résultats de Garth (1965)

Tableau XL : origine zoogéographique des crustacés (décapodes, stomatopodes) de Clipperton comparée à celles des autres îles océaniques du Pacifique est (**IO**). Pour chaque région zoogéographique, indication du nombre (**n**) et du pourcentage (**%**)d'espèces. Les taxons de profondeur, pélagiques, ou bathypélagiques, non échantillonnés à Clipperton, ne sont pas comptabilisés.
*Zoogeographic origin of Clipperton Crustacea (decapods, stomatopods) compared to other eastern Pacific oceanic islands (**IO**). For each zoogeographic region is indicated the number (**n**) and percentage (**%**) of species. Deep, pelagic, and bathypelagic taxa, not sampled around Clipperton, are excluded.*

	Clipperton		IO	
Région zoogéographique	**n**	**%**	**n**	**%**
Pacifique est (PE)	42	44 %	388	68 %
Indo-Pacifique (IP)	19	20 %	27	5 %
Indo-ouest Pacifique (IOP)	12	13 %	15	3 %
Îles océaniques du PE (IO)	11	12 %	101	18 %
Océan mondial (OM)	11	12 %	31	6 %
Total	95	100 %	562	100 %

pour les seuls brachyoures (53 % *vs* 47 %).
Onze espèces de Clipperton ne sont connues que des îles océaniques (IO, 12 %) :

- six de Clipperton seulement, correspondant aux taxons identifiés par "IO-CLI" dans le tableau XXXV, plus *Actaea* aff. *angusta*, un juvénile, mais différent d'*Actaea angusta* Rathbun (1898) selon Garth (1965) ;
- cinq signalées également d'autres îles des IO : *Palaemon gladiator* (Galápagos) ; *Pontonides sympathes* (Galápagos) ; *Pagurus nesiotes* (Malpelo, Galápagos) ; *Ebalia clarionensis* (Revillagigedo) ; *Thyrolambrus verrucibrachium* (Coco, Revillagigedo).

Ce petit groupe d'espèces est l'indice d'un phénomène d'endémisme, discuté ci-dessous.
Une proportion assez importante des espèces de Clipperton est signalée de l'océan mondial (OM, 12 %). Ces espèces ont une vaste distribution géographique, par exemple la crevette *Brachycarpus biunguiculatus*, de Méditerranée, Atlantique, Pacifique et océan Indien. Elles ne permettent pas de rattacher Clipperton à une zone géographique bien définie. Cependant, dans ce groupe, celles qui ne sont connues que du PE et de l'Atlantique (*Cronius ruber*, *Grapsus grapsus*, *Geograpsus lividus*, *Percnon gibbesi*), traduisent probablement des liens anciens avec l'océan Atlantique, antérieurs à l'établissement de l'isthme de Panama au Pliocène (3,1-3,4 millions d'années). Deux autres observations confirment ce lien :

- la présence à Clipperton de huit espèces ayant une espèce jumelle dans l'Atlantique (Tab. XLI) ;
- les affinités des deux espèces de bernard-l'ermite *Calcinus* de Clipperton, avec une morphologie plus proche des espèces atlantiques que des espèces indo-ouest pacifiques (Poupin & Bouchard 2006).

Dans le tableau XL, les calculs effectués en parallèle de ceux de Clipperton, pour l'ensemble des IO, sont destinés à mieux apprécier la position particulière de Clipperton au sein de ces îles. Situé vers 109° W, Clipperton est l'atoll le plus éloigné du continent et comprend logiquement moins d'espèces originaires du Pacifique est que l'ensemble des IO (PE = 44 % *vs* 68 %) et, à l'inverse, nettement plus d'espèces originaires de l'Indo-ouest Pacifique (IOP + IP = 33 % *vs* 8 %). Pour l'instant, la majorité des espèces IO d'origine indo-ouest pacifique sont donc signalées de l'atoll de Clipperton. Trois espèces font exception à cette règle : aux Galápagos, il s'agit de la crevette *Cinetorhynchus hiatti* (Holthuis & Hayashi, 1967) et de la langouste *Panulirus femoristriga* (von Martens, 1872), originaires du Pacifique ouest et central ; aux Revillagigedo, il s'agit du crabe Trapeziidae *Trapezia tigrina* Eydoux & Souleyet, 1842, signalé de Socorro par Castro (1996 ; repris par Hernández Aguilera 2002). Les résultats du tableau XL montrent également que la proportion d'espèces à large répartition géographique est nettement plus forte à Clipperton que dans l'ensemble des IO (OM = 12 % *vs* 6 %), une observation qui peut s'expliquer par l'isolement de l'atoll, autorisant en premier lieu l'établissement des espèces à développement larvaire long, capables de parcourir de grandes distances océaniques.

Tableau XLI : espèces de Clipperton ayant une espèce jumelle dans l'Atlantique.
Clipperton species with a sibling counterpart in western Atlantic.

Espèce de Clipperton	Espèce de l'Atlantique
Corallichirus xuthus (Manning, 1988)	*C. hartmeyeri* (Schmitt, 1935)
Globopilumnus xantusii (Stimpson, 1860)	*G. stridulans* Monod, 1956
Lissa aurivilliusi Rathbun, 1898	*L. bicarinatia* Aurivillius, 1889
Pachygrapsus socius Stimpson, 1871	*P. transversus* (Gibbes, 1850)
Petrolisthes haigae Chace, 1962	*P. marginatus* Stimpson, 1859
Platyactaea dovii (Stimpson, 1871)	*P. setigera* H. Milne-Edwards, 1834
Stenorhynchus debilis (Smith, 1871)	*S. seticornis* (Herbst, 1788)
Thyrolambrus verrucibrachium Zimmerman & Martin, 1999	*T. astroides* Rathbun, 1894

••• Affinités avec les îles voisines

La faune de Clipperton a été comparée avec celles des principales îles de la figure 170. Les affinités faunistiques ont été appréciées à partir de la proportion d'espèces de Clipperton qui sont signalées de ces îles (Tab. XLII). Au sein des IO, Clipperton a des liens forts avec les Galápagos, et dans une moindre mesure avec les Revillagigedo et la Basse Californie du Sud. Comme il n'existe pas de relation proportionnelle avec la distance, l'origine de ces liens faunistiques est plus à rechercher dans le système courantologique complexe qui caractérise cette région (Garth 1946b : cartes 4-7). Clipperton a également des liens évidents avec Hawaii et la Polynésie française, malgré un éloignement géographique important. Les espèces communes étant essentiellement d'origine indo-ouest pacifique, l'explication de ce lien doit être recherchée dans un transport larvaire d'ouest en est. Le vecteur le plus important à cet égard est le contre courant nord équatorial (CCNE) orienté dans ce sens entre 5-10° N, au niveau de Clipperton, et dont la vitesse peut augmenter sensiblement lors des épisodes El Niño (Glynn *et al.* 1996 : Fig. 2). Hawaii et la Polynésie française étant situées à des latitudes supérieures, soumises aux flux inverses des courants nord et sud équatoriaux, les modalités d'action du CCNE, si elles sont probables, restent cependant à définir. Un indice de son action est l'observation que l'île de Pâques, située à la même distance que la Polynésie française, mais à 28° S, et donc hors de portée du CCNE, ne comporte que 6 % d'espèces en commun avec Clipperton.
Pour d'autres taxons, une distinction a été faite entre les espèces définitivement

Tableau XLII : affinité de la faune carcinologique (décapodes et stomatopodes) de Clipperton avec les îles les plus proches, appréciée par le nombre (**n**) et pourcentage (**%**) des espèces de Clipperton qui sont également signalées dans ces îles.
*Affinity of Clipperton carcinological fauna (decapods and stomatopods) with closest islands, estimated by number (**n**) and percentage (**%**) of species in common. Approximate distance to Clipperton is indicated in kilometers.*

Îles	n	%	Distance à Clipperton (km)
Clipperton	95	100 %	0
Galápagos	66	69 %	2 400
Revillagigedo	56	59 %	1 000
Basse Californie Sud	36	38 %	1 500
Hawaii	31	33 %	5 000
Polynésie	30	32 %	4 000
Île de Pâques	6	6 %	4 000

établies à Clipperton et celles qui ne s'y sont installées que temporairement. Par exemple, chez les poissons, Robertson & Allen (1996) considèrent que trois espèces de poissons chirurgiens du genre *Naso* ne sont à Clipperton que des résidents temporaires. Ces espèces auraient survécu à un épisode d'émigration exceptionnel lié au renforcement du CCNE en période El Niño, mais sans donner lieu à l'établissement d'une population définitive près de l'atoll. Des exemples similaires sont évoqués pour les mollusques et les échinodermes (Glynn *et al.* 1996). Dans le cas des crustacés, les investigations qui ont été menées à Clipperton sont beaucoup trop éloignées dans le temps pour permettre de distinguer les espèces établies définitivement de celles qui n'y seraient présentes que de façon temporaire. Tout au plus, peut-on remarquer qu'un épisode El Niño est évoqué pour expliquer la découverte récente de la langouste *Panulirus femoristriga* et du crabe *Calappa hepatica* aux îles Galápagos (Hickman & Zimmerman 2000), mais sans pouvoir préjuger de leur capacité à s'y maintenir, ou non.

••• Endémisme

Existe-t-il à Clipperton un processus de spéciation, lié à l'isolement géographique ? Pour l'instant seulement six taxons ne sont signalés que de Clipperton, ce qui correspond à un taux d'endémisme de 6,3 %, assez proche de celui calculé pour les poissons (7,9 %, Robertson & Allen 1996). À titre de comparaison, le même calcul a été effectué pour l'ensemble des IO, et pour chacune des îles de cet ensemble (Tab. XLIII). Globalement, le taux d'endémisme est plus élevé aux IO (18 %) que pour chacune des îles prise séparément. Sur les 101 espèces endémiques des IO, 91 ne sont signalées que d'une seule île, huit de deux îles, et seulement deux de trois îles à la fois. Dans l'état actuel des connaissances sur la distribution des espèces, l'endémisme global des IO doit donc plus être considéré comme la somme des processus endémiques propres à chaque île, qu'à un processus commun à toutes ces îles. Quelques taxons indiquent cependant un processus d'endémisme fonctionnant à l'échelle des IO, peut-être masqué par une connaissance encore trop incomplète de la distribution géographique ou du statut taxonomique des espèces. Il s'agit par exemple du crabe *Ochtholambrus triangulus*, signalé de Basse Californie du Sud, Revillagigedo, Clipperton, Galápagos, connu en dehors des IO que de l'île de La Plata, à une trentaine de kilomètres de la côte équatorienne.
Deux régions du tableau XLIII sont remarquables pour leur taux d'endémisme élevé : les Galápagos (13 %) et la pointe de Basse Californie du Sud (12 %). Pour les Galápagos, ce chiffre est un peu en retrait de celui calculé par Garth (1946b) pour les brachyoures (23 espèces sur 120, soit 19 %), mais il témoigne néanmoins d'un processus d'endémisme propre à cet archipel. Pour la pointe de Basse Californie du Sud, ce résultat confirme que l'extrémité de cette péninsule fonctionne bien comme une île, ainsi que Garth (1960) l'a suggéré.
Les autres îles du tableau XLIII ont un taux d'endémisme plus faible compris entre 1-8 %, assez peu convaincant compte tenu de l'état imparfait des inventaires. Cependant, au moins dans le cas de Clipperton, quelques détails montrent que le taux d'endémisme est probablement sous-estimé et qu'un processus de spéciation est en cours dans cette île, même s'il est trop jeune pour être encore détecté clairement. À titre d'exemple, le bernard-l'ermite *Calcinus mclaughlinae* n'a pu être distingué de la forme continentale que grâce à la coloration (Poupin & Bouchard 2006). Malheureusement, ce caractère diagnostique important est souvent inconnu, parce que les crustacés perdent leurs couleurs dans l'alcool utilisé pour leur conservation. À l'avenir, il pourrait permettre de distinguer de nouvelles espèces endémiques de Clipperton, lorsque des échantillons représentatifs et bien colorés seront soigneusement comparés avec ceux de régions voisines. D'ores et déjà, quatre espèces de Clipperton ont été identifiées comme particulières par leur couleur et quelques détails de morphologie (Chace 1962 ; Garth 1965) et pourraient à l'avenir être décrites comme nouvelles : Porcellanidae *Petrolisthes* aff. *glasselli* et *Petrolisthes haigae* ; crabes *Microcassiope xantusii* et *Paractaea sulcata*. (Pendant cette publication, Li & Poupin (sous presse) ont proposé trois nouvelles espèces (*Chacella* spp.), endémiques de Clipperton.)

Tableau XLIII : calcul du taux d'endémisme pour l'ensemble des IO et pour les principales îles de cet ensemble. Les taxons de profondeur, pélagiques, ou bathypélagiques, non inventoriés à Clipperton, ne sont pas comptabilisés.
Calculation of endemism percentage for whole IO and for main islands of this area. Deep, pelagic and bathypelagic taxa, not sampled around Clipperton, are excluded.

Lieu	n	n endémiques	Taux endémisme
IO	562	101	18 %
Galápagos	286	36	13 %
Basse Californie du Sud	330	39	12 %
Coco	66	5	8 %
Malpelo	43	3	7 %
Clipperton	95	6	6 %
Revillagigedo	141	2	1 %

REMERCIEMENTS

Ce travail n'aurait pas vu le jour sans le financement accordé à J. Poupin pour son séjour sur l'atoll de Clipperton par le WWF France (World Wildlife Fund), ainsi qu'au financement européen (bourse SYNTHESYS NL-TAF 258) qui lui a permis des séjours de travail aux Muséums de Paris et Leiden. Les autres financements obtenus pour ce projet de recherche sont ceux de la fondation Septième Continent pour les deux co-auteurs français (J.-M. Bouchard, L. Albenga) et de M. Manuel Arango pour les co-auteurs mexicains (M. Hermoso-Salazar, V. Solís-Weiss). Les directions de l'École navale de Brest et de l'ICML-UNAM ont par ailleurs soutenu matériellement et logistiquement ce projet. Sur l'atoll de Clipperton les récoltes n'ont pu se faire dans de bonnes conditions que grâce à l'équipe de J.-L. Étienne. Il n'est pas possible de remercier ici tous ceux ou celles qui ont contribué directement ou indirectement à cet inventaire, tant ils sont nombreux. G. Guérin, l'homme à tout faire de l'expédition, dont l'efficacité n'a d'égale que la modestie, et qui a activement tenté d'élaborer un dispositif pour la capture des crevettes fouisseuses du récif, est choisi pour les représenter.
La détermination de certains taxons, mal connus par les auteurs, a été faite par des spécialistes qui ont accepté de revoir quelques lots. Par ordre alphabétique, ce sont : S.-T. Ahyong (Stomatopodes) ; A. Anker (Alpheidae) ; P. Castro (Trapeziidae) ; A. Crosnier (Penaeidae) ; X. Li (Palaemonidae et Hippolytidae) ; N. Ngoc-Ho (Callianassidae). La recherche bibliographique a été facilitée par C.-B. Boyko, D. Guinot, A. Crosnier, et M. Hendrickx, ces deux derniers ayant par ailleurs accepté de relire et corriger les versions préliminaires. Quelques photographies ont été aimablement réalisées ou transmises par G.-R. Allen, C.-P. Hickman Jr., X. Desmier, J.-F. Flot et J.-F. Dejouannet.
À tous, nous exprimons nos remerciements les plus sincères.

Bibliographie

AHYONG S.-T. 2001. – Revision of the Australian Stomatopod Crustacea. *Records of the Australian Museum* supplement 26 : 1-326.

AHYONG S.-T. 2002. – A new species and new records of Stomatopoda from Hawaii. *Crustaceana* 75(6) : 827-840.

ALLEN G.-R. 1995. – Clipperton: the forgotten Island. *Tropical Fish Hobbyist, marine section* 44 : 46-71.

ANKER A. 2001. – *Taxonomie et évolution des Alpheidae (Crustacea, Decapoda)*. Thèse Zoologie et Biologie marine, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, fascicule I : 548 p., fascicule II : 331 p.

BALSS H. 1935. – Brachyura of the Hamburg Museum Expedition to South-Western Australia, 1905. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 21 : 113-151.

BANERJEE S.-K. 1960. – Biological results of the Snellius Expedition. XVIII. The genera *Grapsus*, *Geograpsus* and *Metopograpsus* (Crustacea Brachyura). *Temminckia* 10 : 132-199.

BESSUDO S. 2006. – *Candidature de l'île océanique de Malpelo (Océan Pacifique, Colombie) au patrimoine mondial de l'humanité de l'UNESCO*. Mémoire, École Pratique des Hautes Études, Paris, France, 69 p. + annexes.

BOONE L. 1930. – Scientific results of the cruises of the yachts Eagle and Ara, 1921-1928, William K. Vanderbilt, commanding. Crustacea: Anomura, Macrura, Schizopoda, Isopoda, Amphipoda, Mysidacea, Cirripedia, and Copepoda. *Bulletin of the Vanderbilt Marine Museum* 3 : 1-221.

BORRADAILE L.-A. 1902. – Marine Crustaceans, III. The Xanthidae and some others crabs, *in* GARDINER J.-S. (Ed.), *The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes.* Vol.1, Part IV : 424-429.

BOSCHI E.-E. 2000. – Species of Decapod Crustaceans and their distribution in the American Marine Zoogeographic Provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 13 : 1-136.

BRUCE A.-J. 2003. – *Periclimenes* species (Crustacea: Decapoda: Pontoniinae) from Far North Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 49(1) : 115-122.

CARRICART-GANIVET J.-P. & REYES-BONILLA H. 1999. – New and previous records of scleractinian corals from Clipperton atoll, Eastern Pacific. *Pacific Science* 53(4) : 370-375.

CASTRO P. 1996. – Eastern Pacific species of *Trapezia* (Crustacea, Brachyura, Trapeziidae), sibling species symbiotic with reef corals. *Bulletin of Marine Science* 58(2) : 531-554.

CASTRO P. 1998. – Systematic status and geographic distribution of *Trapezia formosa* Smith, 1869 (Crustacea, Brachyura, Trapeziidae), a symbiont of reef corals. *Zoosystema* 20(2) : 177-181.

CASTRO P., NG P.-K.-L. & AHYONG S.-T. 2004. – Phylogeny and systematics of the Trapeziidae Miers, 1886 (Crustacea: Brachyura), with the description of a new family. *Zootaxa* 643 : 1-70.

CHACE F.-A. 1937. – Caridean Decapod Crustacea from the Gulf of California and the west coast of Lower California. Part VII, in The Templeton Crocker Expedition. *Zoologica, New York Zoological Society* 22(8) : 109-138.

CHACE F.-A. 1962. – The non-brachyuran decapod crustaceans of Clipperton Island. *Proceedings of the United States National Museum* 113(3466) : 605-635.

CHACE F.-A. 1997. – The Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippines Expedition, 1907-1910. Part 7: Family Atyidae, Eugonatonotidae, Rhynchocinetidae, Bathypalaemonellidae, Processidae, and Hippolytidae. *Smithsonian Contribution to Zoology* 587 : v + 1-106.

CHACE F.-A. & BRUCE A. J. 1993. – The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine expedition 1907-1910. Part 6: Superfamily Palaemonoidea. *Smithsonian Contribution to Zoology* 543 : vii + 1-152.

COUTIÈRE H. 1909. – The American species of snapping shrimps of the genus *Synalpheus*. *Proceedings of the United States National Museum* 36(1659) : 1-93.

CROSNIER A. 1965. – Crustacés Décapodes Grapsidae et Ocypodidae. *Faune de Madagascar* 18 : 1-143.

DANA J.-D. 1851. – Conspectus Crustaceorum quae in Orbis Terrarum circumnavigatione, Carolo Wilkes e Classe Reipublicae Foederatae Duce, lexit et descripsit J. D. Dana. Grapsoidea. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 5 : 247-254.

DANA J.-D. 1852a. – Conspectus Crustaceaorum, ect. Conspectus of the Crustacea of the Exploring Expedition under Capt. Wilkes, U. S. N., including the Paguridae continued the Megalopidae, and the Macroura. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 6 : 6-28.

DANA J.-D. 1852b. – *Crustacea. Part I. United States Exploring Expedition, during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842, under the Command of Charles Wilkes U.S.N.* C. Volume 13. Sherman, Philadelphia, 685 p.

DANA J.-D. 1855. – Crustacea. *Atlas* 13 : 1-27, pls 1-96.

DAVIE P.-J.-F. 2002. – Crustacea: Malacostraca: Eucarida (Part 2): Decapoda – Anomura, Brachyura, *in* WELLS A. & HOUSTON W.-W.-K. (Eds), *Zoological Catalogue of Australia*. Volume 19.3B. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia, xiv + 641 p.

DEBELIUS H. 2001. – *Crustacea guide of the world. Shrimps, Crabs, Lobsters, Mantis Shrimps, Amphipods*. IKAN, Frankfurt, revised edition, 321 p.

EDMONSON C.-H. 1952. – Additional Central Pacific Crustaceans. *Occasional Papers of Bernice P. Bishop Museum*, Honolulu, Hawaii 21(6) : 67-85.

EDMONSON C.-H. 1959. – Hawaiian Grapsidae. *Occasional Papers of Bernice P. Bishop Museum*, Honolulu, Hawaii 22(10) : 153-202.

EHRHARDT J.-P. 1968. – Recensement en 1968 de la population de *Gecarcinus planatus* Stimpson sur l'îlot de Clipperton. *Rapport particulier du Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, Division de Biologie Générale et Écologie (BIO-ECO)* 40 : 1-9.

EHRHARDT J.-P. 1973. – Le comportement des Gecarcinidae brachyoures terrestres d'après les exemplaires de l'île de Clipperton, *in Comptes rendus du 96ème congrès national des sociétés savantes, Toulouse 1971.* 3 : 437-452.

EHRHARDT J.-P. & NIAUSSAT P.-M. 1968. – Les premiers stades du développement larvaire du brachyoure terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson. *Rapport particulier du Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, Division de Biologie Générale et Écologie (BIO-ECO) 44* : non consulté.

EHRHARDT J.-P. & NIAUSSAT P.-M. 1970a. – De l'éventuelle toxicité du décapode brachyoure *Carpilius convexus* Forskål. Étude d'exemplaires provenant de l'atoll de Clipperton. *Cahiers du Pacifique* 14 : 105-114.

EHRHARDT J.-P. & NIAUSSAT P.-M. 1970b. – Écologie et physiologie du brachyoure terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson (d'après les individus de l'atoll de Clipperton). *Bulletin de la Société zoologique de France* 95(1) : 41-54.

ELDREDGE L.-G. & DEFELICE R.-C. 2006. – *Checklist of the Marine Invertebrates of the Hawaiian Islands*. Hawaii Biological Survey, Bishop Museum, Honolulu, Hawaii (revised 29 October 2002). http://www2.bishopmuseum.org/HBS/invert/list_home.htm. (Consulté en mai 2006).

ÉTIENNE J.-L. 2005. – *Clipperton : L'atoll du bout du monde*. Seuil, Septième Continent, Paris, 207 p.

EYDOUX F. & SOULEYET F.-A. 1842. – Crustacés, *in Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette la Bonite, commandée par M. Vaillant*. Arthus Bertrand éditeur, Paris, Zoologie 1(2) : 107-328; Atlas, pls 1-150.

FAXON W. 1893. – Reports on the dredging operations off the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico, and in the Gulf of California etc, by the U. S. Fish Commission steamer Albatross, during 1891 etc. VI. Preliminary descriptions of new species of Crustacea. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 24 : 149-220.

FOREST J. 1984. – Révision du genre *Aniculus* Decapoda Diogenidae. *Crustaceana*, supplément n°8 : 1-91.

FOREST J. & GUINOT D. 1961. – *Crustacés Décapodes Brachyoures de Tahiti et des Tuamotu, in Expédition française sur les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie*. Volume préliminaire, Éditions de la Fondation Singer Polignac, Paris : 1-195.

FORSKÅL P. 1775. – *Descriptiones animalium, avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere Orientali observavit Petrus Forskål*. Mölleri, Hauniae, xxxiv + 164 p.

GALIL B.-S. 1997. – Crustacea, Decapoda: A revision of the Indo-Pacific species of the genus *Calappa* Weber, 1795 (Calappidae), *in* CROSNIER A. (Ed.), *Résultats des campagnes MUSORSTOM, volume 18.* Museum national d'Histoire naturelle, Paris : 271-335. (Mémoires du Muséum national d'Histoire Naturelle (A) ; 176).

GALZIN R., PLANES S., ADJEROUD M., CHAUVET C., DOHERTY P.-J. & POUPIN J. 1998. – Objectives and background to the 1994 Franco-Australian Expedition to Taiaro atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Coral Reefs* 17(1) : 15-21.

GARTH J.-S. 1939. – New brachyuran crabs from the Galápagos Islands. *Allan Hancock Pacific Expedition* 5 : 9-29.

GARTH J.-S. 1946a. – Littoral brachyuran fauna of the Galápagos Archipelago. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 5(10) : iv + 341-601.

GARTH J.-S. 1946b. – Distribution studies of Galápagos Brachyura. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 5(11) : 603-638.

GARTH J.-S. 1958. – Brachyura of the Pacific Coast of America: Oxyrhyncha. *Allan Hancock Pacific Expedition* 21(1) : xxii + 1-499.

GARTH J.-S. 1960. – Distribution and affinities of the brachyuran Crustacea, in The Biogeography of Baja California and adjacent seas. Part II. Marine biotas. *Systematic Zoology* 9 : 105-123.

GARTH J.-S. 1961. – Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XLV. Non-intertidal brachygnathous crabs from the west coast of tropical America. Part 2: Brachygnatha Brachyrhyncha. *Zoologica* 46(13) : 133-159.

GARTH J.-S. 1965. – The brachyuran decapod crustaceans of Clipperton Island. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 33(1) : 1-46.

GARTH J.-S. 1966. – Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XLVI. Oxystomatous and allied crabs from the west coast of tropical America. *Zoologica* 51 : 1-16.

GARTH J.-S. 1968. – *Globopilumnus xantusii* (Stimpson), n. comb., a stridulating crab from the west coast of tropical America, with remarks on discontinuous distribution of some west American and west African genera of *Brachyrhynchous* crabs. *Crustaceana* 15(3): 312-318.

GARTH J.-S. 1973. – The brachyuran crabs of Easter Island. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 34(17) : 311-336.

GARTH J.-S. 1991. – Taxonomy, Distribution, and Ecology of Galápagos Brachyura, *in* JAMES M.-J. (Ed.), *Galápagos Marine Invertebrates*. Plenum, New York : 123-145.

GARTH J.-S. 1992a. – The brachyuran crabs of the Revillagigedo Islands, Colima, México, with remarks on insular endemism in the eastern tropical Pacific. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 24 : 1-6.

GARTH J.-S. 1992b. – On the occurrence of *Thyrolambrus astroides* Rathbun in the eastern Pacific Ocean. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 23 : 1-3.

GARTH J.-S. & HOPKINS T.-S. 1968. – *Pseudocryptochirus crescentus* (Edmonson), a second crab of the corallicolous family Hapalocarcinidae (Crustacea, Decapoda) from the eastern Pacific with remarks on phragmosis, host specificity, and distribution. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 67(1) : 40-48.

GARTH J.-S. & STEPHENSON W. 1966. – Brachyura of the Pacific coast of America, Brachyrhyncha: Portunidae. *Allan Hancock Monographs in Marine Biology* 1 : 1-154.

GERSTAECKER A. 1857. – Carcinologische Beiträge. *Archiv für Naturgeschichte* 22(1856) : 101-162.

GLYNN P.-W., VERON J.-E.-N. & WELLINGTON G.-M. 1996. – Clipperton atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs* 15 : 71-99.

GUÉRIN-MÉNEVILLE F.-E. 1829-1830. – Atlas crustacés, *in* DUPERREY L.-I., *Voyage autour du monde, exécuté par ordre du roi, sur la corvette La Coquille, pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825*. Arthus Bertrand, libraire éditeur, rue de Hautefeuille, Paris, pls 1-5.

GUÉRIN-MÉNEVILLE F.-E. 1838. – Texte. Crustacés, arachnides et insectes, *in* DUPERREY L.-I., *Voyage autour du monde, exécuté par ordre du roi, sur la corvette La Coquille, pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825*. Arthus Bertrand, libraire éditeur, rue de Hautefeuille, Paris, Zoologie : volume 2, partie 2, div. 1 : xii + 319 p., Crustacés : 1-47.

HAEZE G., WISSOCQ J.-C., BARLOY J.-J. & NIAUSSAT P.-M. 1966. – Étude zoologique des espèces rapportées de la mission Bougainville, groupe Rouge, Clipperton été 1966. Aperçu biogéographique. *Rapport particulier du Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, Division de Biologie Générale et Écologie (BIO-ECO)* 25 : 1-37.

HAIG J. 1957. – Four new porcellain crabs from the eastern Pacific. *Bulletin Society California Academy of Science* 56(1) : 31-41.

HAIG J. & MCLAUGHLIN P.-A. 1991. – The identity of *Pagurus lepidus* (Bouvier) (Decapoda, Anomura, Paguridae) and description of a new eastern Pacific insular species. *Contributions in Science*, Natural History Museum of Los Angeles County 425 : 1-12.

HELLER C. 1861. – Synopsis der im rothen Meere vorkommenden Crustaceen. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen, Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 11 : 3-32.

HELLER C. 1862. – Beiträge zur Crustaceen-Fauna des Rothen Meeres. *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, Wien 44(2) : 241-295.

HENDRICKX M.-E. 1995a. – Checklist of lobsters-like decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea, Astacidea and Palinuridea) from the eastern tropical Pacific. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 66(2) : 151-163.

HENDRICKX M.-E. 1995b. – Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 65 : 125-150.

HENDRICKX M.-E. 1995c. – LANGOSTAS (Langostas espinosas, bogavantes, cigarras y zapateras, langostas de lodo, etc.), *in* FISCHER W., KRUPP F., SCHNEIDER W., SOMMER C., CARPENTER K.-E. & NIEM V.-H. (Eds), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. I. Plantas e Invertebrados*. FAO, Roma : 383-416.

HENDRICKX M.-E. 1995d. – CAMARONES, *in* FISCHER W., KRUPP F., SCHNEIDER W., SOMMER C., CARPENTER K.-E. & NIEM V.-H. (Eds), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. I. Plantas e Invertebrados*. FAO, Roma :417-537.

HENDRICKX M.-E. 1995e. – ANOMUROS, *in* FISCHER W., KRUPP F., SCHNEIDER W., SOMMER C., CARPENTER K.-E. & NIEM V.-H. (Eds), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. I. Plantas e Invertebrados*. FAO, Roma : 539-564.

HENDRICKX M.-E. 1995f. – CANGREJOS, *in* FISCHER W., KRUPP F., SCHNEIDER W., SOMMER C., CARPENTER K.-E. & NIEM V.-H. (Eds), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. I. Plantas e Invertebrados*. FAO, Roma : 565-636.

HENDRICKX M.-E. 1996. – *Los camarones Penaeoidea bentónicos (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata) del Pacífico mexicano*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, México, 148 p.

HENDRICKX M.-E. 1997. – *Los cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura: Dromiidae, hasta Leucosiidae) del Pacífico mexicano*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, México, 178 p.

HENDRICKX M.-E. 1999. – *Los cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea) del Pacífico mexicano*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, México, 274 p.

HENDRICKX M.-E. 2005a. – Crustacea 2. Stomatopoda, *in* HENDRICKX M.-E., BRUSCA R.-C. & FINDLEY L.-T. (Eds), *A distributional checklist of the macrofauna of the Gulf of California, Mexico. Part 1. Invertebrates*. Arizona-Sonora Desert Museum, Tuscon, Arizona, chapter 10 : 127-130.

HENDRICKX M.-E. 2005b. – Crustacea 6. Decapoda: Dendrobranchiata, Caridea, Palinura, Anomura & Brachyura, *in* HENDRICKX M.-E., BRUSCA R.-C. & FINDLEY L.-T. (Eds), *A distributional checklist of the macrofauna of the Gulf of California, Mexico. Part 1. Invertebrates*. Arizona-Sonora Desert Museum, Tuscon, Arizona, chapter 14 : 154-194.

HENDRICKX M.-E. & ESTRADA NAVARRETE F.-D. 1989. – A checklist of the species of pelagic shrimps (Penaeoidea and Caridea) from the eastern Pacific with notes on their geographic and depth distribution. *CalCofi Reports* 30 : 104-121.

HENDRICKX M.-E. & HARVEY A.-W. 1999. – Checklist of anomuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Belgian Journal of Zoology* 129(2) : 363-389.

HENDRICKX M.-E. & HERMOSO-SALAZAR M. 2005. – Distribution and habitat of four species of *Alpheus* Fabricius, 1798 (*Alpheus bellimanus* Lockington, 1877; *A. cristulifrons* Rathbun, 1900; *A. panamensis* Kingsley, 1878; and *A. malleator* Dana, 1852) (Caridea: Alpheidae) along the Pacific coast of Mexico. *Crustaceana* 78(4) : 429-435.

HENDRICKX M.-E. & SALGADO-BARRAGÁN J. 1991. – *Los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico Mexicano*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología : 1-200. (Publicaciones especiales ; 10).

HENDRICKX M.-E. & SALGADO-BARRAGÁN J. 2002. – Stomatopoda, *in* MORRONE LUPI J.-J., LLORENTE-BOUSQUETS J.-E. & PONCE H. (Eds), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Volume III. Universidad Nacional Autónoma de México : 373-400.

HERBST J.-F.-W. 1782-1804. – *Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse, nebst einer systematischen Beschreibung ihrer verschiedenen Arten.* Volumes 1 à 3. Gottlieb August Lange, Berlin & Stralsund, 515 p, 62 pls.

HERMOSO-SALAZAR M. & SOLÍS-WEISS V. 2002. – Ampliación de distribución de *Synalpheus lockingtoni* (Decapoda: Caridea) al atolón de Clipperton. *Revista de Biologia Tropical* 50(3) : 1278.

HERNÁNDEZ AGUILERA J.-L. 2002. – Crustaceos del archipielago de Revillagigedo (Stomatopoda y Decapoda de Thalassinidea a Brachyura), Pacifico tropical oriental, *in* HENDRICKX M.-E. (Ed.), *Contributions to the study of east Pacific crustaceans. Volume 1.* Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mazatlán : 301-315.

HERNÁNDEZ AGUILERA J.-L. & MARTÍNEZ GUZMÁN L.-A. 1992. – Notas Acerca de la Distribución de los Estomatópodos y Decápodos de Aguas Someras de Isla Clarión, Archipiélago Revillagigedo, Colima, México. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 19 : 1-6.

HERNÁNDEZ AGUILERA J.-L., LÓPEZ SALGADO I. & SOSA HERNÁNDEZ P. 1986. – Fauna carcinológica insular de Mexico. I. Crustaceos estomatopodos y decapodos de isla Clarión. *Secretaria de Marina, Direccion General de Oceanographia Naval, Biologia Marina, Inv. Ocean/B* III(1) : 183-250.

HERTLEIN L.-G. & EMERSON W.-K. 1957. – Additional notes on the invertebrates fauna of Clipperton Island. *American Museum Novitates* 1859 : 1-9.

HICKMAN C.-P. Jr. & ZIMMERMAN T.-L. 2000. – *A field guide to the crustaceans of Galápagos. An illustrated guidebook to the common barnacles, shrimps, lobsters, and crabs of the Galápagos Islands*. Sugar Spring Press, Lexington, Virginia, 156 p.

HOLGUÍN QUIÑONES O.-E. 1994. – Comunidades bentónicas marinas. Cap. 12, *in* ORTEGA RUBIO A. & CASTELLANOS VERA A. (Eds), *La isla Socorro, Reserva de la Biosfera archipiélago de Revillagigedo, México*. Publicación n° 8. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroestes S. C. : 225-245.

HOLTHUIS L.-B. 1950. – Preliminary descriptions of twelve new species of palaemonid prawns from American waters (Crustacea Decapoda). *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 53(1) : 93-99.

HOLTHUIS L.-B. 1951. – A general revision of the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas, I: The Subfamilies Euryrhynchinae and Pontoniinae. *Allan Hancock Foundation Publications, Occasional Paper* 11 : 1-332.

HOLTHUIS L.-B. 1991. – Marine Lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to Fisheries known to date. *FAO Fisheries Synopsis* 125(13) : 1-292.

JOST C. 2005. – Bibliographie de l'île de Clipperton - Île de la Passion (1711-2005). *Journal de la Société des Océanistes* 120-121(1/2) : 169-185 [181-197].

JOST C. 2006. – Clipperton. L'île de la Passion. http://www.clipperton.fr/. (consulté en mars 2006).

JUET H. 2004. – *Clipperton, île de la Passion*. Editions Thélès, Paris, 258 p.

KIM W. & ABELE L.-G. 1988. – The snapping shrimp genus *Alpheus* from the eastern pacific (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Smithsonian Contribution to Zoology* 454 : iv + 1-119.

KROPP R.-K. 1989. – A revision of the Pacific species of gall crabs, genus *Opecarcinus* (Crustacea: Cryptochiridae). *Bulletin of Marine Science* 45 : 98-129.

KNOWLTON N. & WEIGT L.-A. 1997. – Species of marine invertebrates: a comparison of the biological and phylogenetic species concepts, *in* CLARIDGE M.-F., DAWAH H.-A. & WILSON M.-R. (Eds), *The units of biodiversity*. Chapman and Hall, London : 199-219.

LAMARCK J.-B.-P.-A. de M. de 1818. – *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Édition 1, 5 : 612 p.

LATREILLE P.-A. 1828. – Trapézie, in Entomologie, ou histoire naturelle des crustacés, des arachnides et des insectes. *Encyclopédie Méthodique, Histoire Naturelle*, Paris 10(2) : 695-696.

LI X. 2006. – *Chacella mclaughlinae* n. sp., a new pontoniine shrimp from Clipperton Island (Crustacea, Caridea, Palaemonidae). *Zoosystema* 28(2) : 359-366.

LI X. & POUPIN J. sous presse. – Report on some species of Palaemonidae (Decapoda: Caridae) from Clipperton Island. *Journal of Crustacean Biology*.

LINNAEUS C. 1758. – *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis specierum, synonymis, locis*. 10th edition 1 : iii + 824 p.

LENZ H. 1901. – Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (Schauinsland 1896-1897). Crustaceen. *Zoologische Jahrbücher, Abtheilung für Systematik* 14 : 429-482.

LESSIOS H.-A., KESSING B.-D., WELLINGTON G.-M. & GRAYBEAL A. 1996. – Indo-Pacific echinoids in the tropical east Pacific. *Coral Reefs* 15 : 133-142.

LOCKINGTON W.-N. 1877. – Description of seventeen new species of Crustacea. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 7 : 41-48.

LOCKINGTON W.-N. 1878. – Remarks upon the Porcellanidae of the west coast of North America. *Annals and Magazine of Natural History*, serie 5, 2 : 394-406.

LUCAS H. 1846-1849. – Crustacés, Arachnides, Myriapodes et Hexapodes. Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842. Zoologie I. *Histoire naturelle des animaux articulés* 1 : 1-403.

MACLEAY W.-S. 1838. – On the Brachyurous Decapod Crustacea brought from the Cape by Dr Smith, *in* SMITH A., *Illustrations of the Zoology of South Africa ; consisting chiefly of figures and descriptions of the objects of natural history collected during an expedition into the interior of South Africa, in the years 1834, 1835, and 1836; fitted out by "The Cape of Good Hope Association for Exploring Central Africa": together with a summary of African Zoology, and an inquiry into the geographical ranges of species in that quarter of the globe, published under the Authority of the Lords Commissioners of Her Majesty's Treasury, Invertebratae.* IV [1849]. Smith, Elder & Co., London : 53-71, pls 2-3.

MAN J.-G. DE 1888. – Bericht über die im indischen Archipel von Dr. J. Brock gesammelten, Decapoden und Stomatopoden. *Archiv für Naturgeschichte* 53 : 215-600.

MANNING R.-B. 1964. – A new West American species of *Pseudosquilla* (Stomatopoda). *Crustaceana* 6 : 303-308.

MANNING R.-B. 1971. – Eastern Pacific expeditions of the New York Zoological Society. Stomatopod Crustacea. *New York Zoological Society, Zoologica* : 95-113.

MANNING R.-B. 1976. – Notes on some eastern Pacific stomatopod Crustacea, with description of a new genus and two new species of Lysiosquillidae. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 89 : 221-231.

MANNING R.-B. 1978. – New and rare stomatopod Crustacea from the Indo-West-Pacific region. *Smithsonian Contribution to Zoology* 264 : 1-36.

MANNING R.-B. 1988. – The status of *Callianassa hartmeyeri* Schmitt, 1935, with the description of *Corallianassa xutha* from the west coast of America (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101(4) : 883-889.

MANNING R.-B. 1992. – A new genus for *Corallianassa xutha* Manning (Crustacea: Decapoda: Callianassidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 105(3) : 571-574.

MANNING R.-B. & HOLTHUIS L.-B. 1981. – West African brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contribution to Zoology* 306 : xii + 1-379.

MANRIQUE F.-A. 1981. – Two new records for the land crabs in the Gulf of California (Brachyura, Gecarcinidae). *Crustaceana* 41(2) : 216-217.

MARTIN J.-W. & DAVIS G.-E. 2001. – An updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series* 39 : 1-124.

MIERS E.-J. 1877. – Account of the zoological collection made during the visit of H. M. S. Peterel to the Galapagos Islands. V. Crustacea. *Proceedings of the Zoological Society of London* : 73-75.

MIERS E.-J. 1881. – On a collection of Crustacea made by baron Hermann-Maltzan at Goree Island, Senegambia. *Annals and Magazine of Natural History* V, 8 : 204-220, 259-281, 364-377.

MILNE-EDWARDS A. 1873. – Recherches sur la faune carcinologique de la Nouvelle-Calédonie. *Nouvelles Archives du Muséum*, 1re série 9 : 155-332.

MILNE-EDWARDS A. 1878. – Description de quelques espèces nouvelles de crustacés provenant du voyage aux îles du Cap Vert de MM. Bouvier et Cessac. *Bulletin de la Société de Philomathique de Paris*, série 7, 2 : 225-232.

MILNE EDWARDS H. 1837. – *Histoire Naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux, Tome 2*. Librairie encyclopédique de Roret, Paris, 532 p. ; Atlas, 32 p., pls1-42.

MILNE EDWARDS H. 1853. – Mémoire sur la famille des Ocypodiens. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, Paris, 3e série, 20 : 163-228.

MCLAUGHLIN P.-A. & HOOVER J.-P. 1996. – A new species of *Aniculus* Dana (Decapoda: Anomura: Diogenidae) from Hawaii. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 109(2) : 299-305.

MONOD T. 1956. – Hippidea et Brachyura ouest-africains. *Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire* 45 : 1-674.

MOTTELER L.-S. 1986. – Pacific Island names, a map and name guide to the new Pacific. *Bishop Museum Miscellaneous Publication* 34 : 1-91.

NG P.-K.-L. & AHYONG S.-T. 2001. – Brachyuran type specimens (Crustacea: Decapoda) in the MacLeay collection, University of Sydney, Australia. *The Raffles Bulletin of Zoology* 49(1) : 83-100.

OLIVIER A.-G. 1791. – Écrevisse. *Astacus*, *in* OLIVIER A.-G., Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle. *Insectes* 6 : 327-349.

ORTMANN A. 1890. – Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums. I Theil. Die Unterordnung Natantia Boas. *Zoologischen Jahrbüchern, Iena, Abtheilung für Systematik* 5(3) : 437-542.

PALLAS P.-S. 1767-1780. – *Spicelegia Zoologica*. Berolini. (non consulté).

PÉREZ-CHI A. 2005. – Densities, diel activity, burrow shape, and habitat characteristics of *Gecarcinus* (*Johngarthia*) *planatus* Stimpson, 1860 (Decapoda, Brachyura, Gecarcinidae) at Socorro Island, Revillagigedo, Mexico. *Crustaceana* 78 (3) : 255-272.

POCOCK R.-I. 1890. – Crustacea, *in* RIDLEY H.-N. (Ed.), Notes on the zoology of Fernando Noronha. *Journal of the Linnaean Society, Zoology 20 : 506-526.*

POORE G.-C.-B. 2004. – *Marine Decapod Crustacea of Southern Australia. A Guide to Identification*. Museum Victoria. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia, 616 p.

POUPIN J. 1996. – Crustacea Decapoda of French Polynesia (Astacidea, Palinuridea, Anomura, Brachyura). *Atoll Research Bulletin* 442 : 1-114.

POUPIN J. 1998. – Crustacea Decapoda and Stomatopoda of French Polynesia (Dendrobranchiata, Stenopodidea, Caridea, Thalassinidea, and Stomatopoda, with additions to Astacidea, Palinuridea, Anomura, and Brachyura). *Atoll Research Bulletin* 451 : 1-62.

POUPIN J. 2003. – Crustacea Decapoda and Stomatopoda of Easter Island and surrounding areas. A documented checklist with historical overview and biogeographic comments. *Atoll Research Bulletin* 500 : 1-50.

POUPIN J. 2005. – *Systématique et écologie des crustacés décapodes et stomatopodes de Polynésie française*. Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches, Université de Perpignan, Perpignan, France,115 p.

POUPIN J. 2006. – Database of Crustacea (Decapoda and Stomatopoda), from Central Pacific Islands (French Polynesia, Pitcairn, Easter Island, Clipperton). http://decapoda.free.fr. (consulté en septembre 2006).

POUPIN J. & BOUCHARD J.-M. 2006. – The eastern Pacific species of the genus *Calcinus* Dana, 1851, with description of a new species from Clipperton atoll (Decapoda, Anomura, Diogenidae). *Zoosystema* 28(2) : 465-486.

POUPIN J., DAVIE P.-J.-F. & CEXUS J.-C. 2005. – A review of the crab genus *Pachygrapsus* (Crustacea: Decapoda: Grapsidae), with special reference to the South-west Pacific. *Zootaxa* 1015 : 1-66.

PRAHL H. VON 1983. – Primer registro de *Gecarcinus* (*Johngarthia*) *planatus* Stimpson, 1860 (Crustacea: Gecarcinidae) para Colombia y notas sobre su zoogeografía en el Pacífico Americano. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín* 13 : 143-148.

PRAHL H. VON & MANJARREZ G. 1984. – Cancrejos gecarcinidos (Crustacea, Gecarcinidae) de Colombia. *Caldasia* 11(66) : 149-168.

RATHBUN M.-J. 1898. – The Brachyura collected by the U. S. Fish Commission steamer Albatross on the voyage from Norfolk, Virginia to San Francisco, California 1887-1888. *Proceedings of the United States National Museum* 21(1162) : 567-616.

RATHBUN M.-J. 1902. – Papers from the Hopkins Stanford Galápagos Expedition, 1898-1899. VIII Brachyura and Macrura. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 4 : 275-292.

RATHBUN M.-J. 1906. – The brachyuran and macrura of the Hawaiian islands. *Bulletin of the United States Fish Commission* 23(3) : 827-930, figs 1-79, pls 1-24.

RATHBUN M.-J. 1918. – The grapsoid crabs of America. *Bulletin of the United States National Museum* 97 : xxii + 1-461.

RATHBUN M.-J. 1925. – The spider crabs of America. *Bulletin of the United States National Museum* 129 : xx + 1-613.

RATHBUN M.-J. 1930. – The cancroid crabs of America of the Families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. *Bulletin of the United States National Museum* 152 : xvi + 1-609.

RATHBUN M.-J. 1935. – Preliminary descriptions of seven new species of the Oxystomatous and allied crabs. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 48 : 1-4.

RATHBUN M.-J. 1937. – The oxystomatous and allied crabs of America. *Bulletin of the United States National Museum* 166 : 1-272.

RICHARD M., DUVAL J.-L., DELOINCE R., GAILLOT P. & NIAUSSAT P.-M. 1968. – Étude zoologique préliminaire des arthropodes récoltés au cours de la mission Bougainville 1967 par le médecin en Chef de 2e Classe de la Marine, P. Niaussat. *Rapport particulier du Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, Division de Biologie Générale et Écologie (BIO-ECO)* 38 : 1-16.

RIDDER C. DE & HOLTHUIS L.-B. 1979. – *Pontonides sympathes*, a new species of commensal shrimp (Crustacea, Decapoda, Pontoniinae) from Antipatharia in the Galápagos Islands. *Zoologische Mededelingen* 54 : 101-110.

ROBERTSON D.-R. & ALLEN G.-R. 1996. – Zoogeography of the shore fishes fauna from Clipperton Atoll. *Coral Reefs* 15 : 121-131.

ROBERTSON D.-R. & ALLEN G.-R. 2002. – *Shorefishes of the tropical eastern Pacific : an information system*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panama, CD-ROM.

SACHET M.-H. 1962a. – Geography and land ecology of Clipperton Island. *Atoll Research Bulletin* 86 : 1-115.

SACHET M.-H. 1962b. – Monographie physique et biologique de l'île de Clipperton. *Annales de l'Institut Océanographique* 40(1) : 1-108.

SALVAT B. & EHRHARDT J.-P. 1970. – Mollusques de l'île de Clipperton. *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle*, Paris, 2e série 42(1) : 223-231.

SCHMITT W.-L. 1939a. – Decapod and other Crustacea collected by the Presidential Cruise of 1938 (with introduction and station data). *Smithsonian Miscellaneous Collections* 98(8) : 1-28.

SCHMITT W.-L. 1939b. – The Presidential Cruise of 1938. *Exploration and Field-Work of the Smithsonian Institution* in 1938 (Pub. 3525) : 1-14.

SCHMITT W.-L. 1940. – The stomatopods of the west coast of America based on collections made by the Allan Hancock Expeditions, 1933-38. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 5(4): 129-225.

SCHUBART C. & NG P.-K.-L. 2000. – On the identities of the rafting crabs *Cancer depressus* Fabricius, 1775, *Cancer squamosus* Herbst, 1790, *Plagusia immaculata* Lamarck, 1818, and *Plagusia tuberculata* Lamarck, 1818 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Plagusiidae). *The Raffles Bulletin of Zoology* 48(2) : 325-336.

SCHUBART C.-D., CUESTA J.-A. & FELDER D.-L. 2005. – Phylogeography of *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850): The effect of the American continent and the Atlantic Ocean as gene flow barriers and recognition of *Pachygrapsus socius* Stimpson as valid species. *Nauplius* 13(2) : 99-113.

SMITH S.-I. 1869. – Notes on new or little known species of American cancroid Crustacea. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 12 : 274-289.

SMITH S.-I. 1871. – Thirty-two species of Crustacea collected by J.-A. McNeil at West coast of central America, Nicaragua, and Bay of Fonsora. *Report of the Peabody Academy of Natural Science for 1869* : 87-98.

STIMPSON W. 1857. – Notices of new species of Crustacea of western North America; being an abstract from a paper to be published in the Journal of the Society. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 6 : 84-89.

STIMPSON W. 1858. – Prodromus descriptionis animalium evertebratorum quæ in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladara Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit. Pars IV. Crustacea Cancroidea et Corystoidea. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, Philadelphia 10 : 31-40 [29-37].

STIMPSON W. 1859. – *Hapalocarcinus marsupialis*, a remarkable new form of brachyurous crustacean on the coral reefs at Hawaii. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 6 : 412-413.

STIMPSON W. 1860a. – Prodromus descriptionis animalium evertebratorum quæ in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladara Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit. Pars VIII. Crustacea Macrura. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences,* Philadelphia : 22-49 [91-116].

STIMPSON W. 1860b. – Notes on North American Crustacea in the Museum of the Smithsonian Institution, n°2. *Annals of the Lyceum of Natural History of New York* 7 : 176-246.

STIMPSON W. 1860c. – Sketch of a revision of the genera Mithracidae. *American Journal of Science*, series 2 29 : 132-133.

STIMPSON W. 1871. – Notes on North American Crustacea in the Museum of the Smithsonian Institution, n°3. *Annals of the Lyceum of Natural History of New York* 10 : 92-136.

TAN S.-H. & NG P.-K.-L. 2007a. – Descriptions of new genera from the subfamily Parthenopinae (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Parthenopidae). *The Raffles Bulletin of Zoology* 16 : 95-119.

TAN S.-H. & NG P.-K.-L. 2007b. – Review of the subfamily Daldorfiinae Ng & Rodriguez, 1986 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Parthenopidae). *The Raffles Bulletin of Zoology* 16 : 121-167.

TÜRKAY M. 1970. – Die Gecarcinidae Amerikas. Mit einem Anhang über Ucides Rathbun (Crustacea: Decapoda). *Senckenbergiana Biologica* 51(5/6) : 333-354.

WHITE A. 1847. – Description of a new genus and five new species of Crustacea, *in* JUKES J.-B., *Narrative of the surveying voyage of H. M. S. Fly commanded by Captain F. P. Blackwood, R. N., in Torres Strait, New Guinea, and other islands of the eastern archipelago, during the years 1842-1846*. Volume 2 Appendix 8. T. & W. Boon, London : 335-338.

WICKSTEN M.-K. 1987. – A new species of hippolytid shrimp from the west coast of Mexico. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 86 : 27-33.

WICKSTEN M.-K. 2000. – The species of *Lysmata* (Caridea: Hippolytidae) from the eastern Pacific ocean. *Amphipacifica* 2(4) : 3-22.

WICKSTEN M.-K. & HERNÁNDEZ L. 2000. – Range extensions, taxonomic notes and zoogeography of symbiotic caridean shrimp of the tropical eastern Pacific (Crustacea: Decapoda: Caridea). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 99(2) : 91-100.

WICKSTEN M.-K. & HENDRICKX M.-E. 1992. – Checklist of Penaeoid and Caridean shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Caridea) from the eastern tropical Pacific. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 9 : 1-11.

WICKSTEN M.-K. & HENDRICKX M.-E. 2003. – An updated checklist of benthic marine and brackish water shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Stenopodidea, Caridea) from the eastern tropical Pacific, *in* HENDRICKX M.-E. (Ed.), *Contributions to the study of east Pacific crustaceans. Volume 2*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mazatlán : 49-76.

WILLIAMS A.-B. 1984. – *Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C., 550 p.

WILLIAMS S.-T., KNOWLTON N. & WEIGT L.-A. 1999. – Indo-Pacific molecular biogeography of the coral-dwelling snapping shrimp *Alpheus lottini* (Decapoda: Caridea: Alpheidae), *in* SHEPPARD C.-R.-C & SEAWARD M.-R.-D. (Eds), Ecology of the Chagos Archipelago. *Occasional Publications of the Linnaean Society of London* 2 : 195-206.

WILLIAMS S.-T., JARA J., GOMEZ E. & KNOWLTON N. 2002. – The marine Indo-West Pacific break: contrasting the resolving power of mitochondrial and nuclear genes. *Integrative & Comparative Biology* 42(5) : 941-952.

ZIMMERMAN T.-L. & MARTIN J.-W. 1999. – Brachyuran crabs of Cocos Island (Isla de Coco), Costa Rica: Leucosiidae, Calappidae, and Parthenopidae, with descriptions of two new species. *Journal of Crustacean Biology* 19(3) : 643-668.

ZIMMERMAN T.-L. & MARTIN J.-W. 2006. – *Marine Invertebrates of Guana Island, British Virgin Islands*. http://www.nhm.org/guana/bvi-invt/home.htm. (consulté en avril 2006).

Liste des stations

Les récoltes ont été faites par deux équipes, identifiées par MNHN et l'UNAM dans la rubrique "Matériel examiné". L'équipe du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, MNHN, constituée de L. Albenga, J.-M. Bouchard, L. Dugrais et J. Poupin, avec des récoltes occasionnelles de P. Béarez, J.-E. Blatteau, J.-M. Bompar, J.-C. Brives, J.-F Flot, S. Hourdez, K.-L. Kaiser, J.-L. Menou, et X. Vilmitjana, a fait des récoltes sur l'atoll entre le 6 janvier et le 6 mars 2005. L'équipe de l'*Universidad Nacional Autónoma de México*, UNAM, constituée de C. González-Salas, M. Hermoso-Salazar, F. Solís-Marín, et V. Solís-Weiss, a fait des récoltes du 4 au 13 mars 2005.

Stations de l'équipe française : spécimens déposés au MNHN, Paris.

St. 1 : 06/01/2005, récolte à vue, 54 m, 10° 18,03' N, 109° 13,77' W, pente externe, corail vivant, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 2 : 07/01/2005, brossage, 32 m, 10° 17,32' N, 109° 13,37' W, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 3 : 08/01/2005, récolte à vue, 20 m, 10° 18,37' N, 109° 13,77' W, corail vivant, fin du platier, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 4 : 09/01/2005, marée, 0,5 m, 10° 18,11' N, 109° 14,00' W, platier, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 5 : 10/01/2005, récolte à vue, 17 m, 10° 18,49' N, 109° 14,10' W, corail détritique, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 6 : 11/01/2005, suceuse, 17 m, 10° 18,49' N, 109° 14,1' W, corail détritique, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 7 : 13/01/2005, récolte à vue, 48 m, 10° 19,22' N, 109° 13,00' W, base du tombant corallien, terrasse détritique, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 8 : 14/01/2005, brossage, 15 m, 10° 18,49' N, 109° 14,10' W, bas du platier corallien, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 9 : 15/01/2005, récolte à vue, 18 m, 10° 17,31' N, 109° 12,19' W, corail détritique, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 10 : 17/01/2005, suceuse et récolte à vue, 13 m, 10° 17,31' N, 109° 12,19' W, corail détritique, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 11 : 18/01/2005, plage côte nord, marée basse, laisse de mer, entre 10° 18,80' N-109° 12,81' W et 10° 18,29' N-109° 12,01' W, J.-M. Bouchard, L. Albenga, K.-L. Kaiser, S. Hourdez.

St. 12 : 18/01/2005, récolte à vue, 20 m, 10° 18,83' N, 109° 14,28' W, corail et débris coralliens, S. Hourdez, K.-L. Kaiser, J.-M. Bompar, J.-C. Brives.

St. 13 : 18/01/2005, brossage, 38 m, 10° 18,85' N, 109° 14,28' W, tombant corallien, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 14 : 19/01/2005, apnée devant le camp Bougainville, 10° 18,01' N, 109° 13,87' W, S. Hourdez, K.-L. Kaiser, J.-M. Bompar.

St. 15 : 19/01/2005, récolte à vue, 37 m, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 16 : 19/01/2005, récolte à vue, 55 m, 10° 19,22' N, 109° 13,38' W, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 17 : 20/01/2005, récolte à vue, 23 m, 10° 19,22' N, 109° 13,39' W, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 18 : 20/01/2005, suceuse et blocs, 55 m, 10° 19,22' N, 109° 13,38' W, sédiment au bas du tombant corallien, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 19 : 20/01/2005, lagon, 14 m, 10° 18,41' N, 109° 13,48' W, S. Hourdez, K.-L. Kaiser.

St. 20 : 22/01/2005, récolte à vue au mouillage du *Rara Avis*, 20 m, 10° 17,50' N, 109° 13,55' W, platier, débris coralliens, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 21 : 22/01/2005, récolte à vue, 23 m, 10° 17,93' N, 109° 14,01' W, tombant corallien, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais, J.-M. Bompar.

St. 22 : 21/01/2005, récolte à vue, 12 m, 10° 17,61'N, 109° 12,56'W, lagon, près du "rocher", sortie de passe, S. Hourdez, K.-L. Kaiser.

St. 23 : 22/01/2005, récolte à vue, mouillage du *Rara Avis*, plongée de nuit, 18 m, 10° 17,50' N, 109° 13,55' W, fin de platier, S. Hourdez, K.-L. Kaiser.

St. 24 : 22/01/2005, récolte à vue, plongée de nuit, 23 m, 10° 17,93' N, 109° 14,00' W, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 25 : 23/01/2005, récolte à vue, 18 m, 10° 19,34' N, 109° 13,40' W, fin du platier, débris coralliens, S. Hourdez, K.-L. Kaiser.

St. 26 : 23/01/2005, récolte à vue, 54 m, 10° 19,34' N, 109° 13,40' W, bas du tombant corallien, J.-M. Bouchard, L. Dugrais.

St. 27 : 23/01/2005, récolte à vue, devant le camp Bougainville, 1 m, 10° 18,01' N, 109° 13,87' W, platier, S. Hourdez, K.-L. Kaiser.

St. 28 : 23/01/2005, récolte à vue, bouée Jeannot, plongée de nuit, 20 m, 10° 17,04' N, 109° 13,09' W, corail, bordure tombant, J.-M. Bouchard, S. Hourdez, L. Dugrais, J.-M. Bompar.

St. 29 : 24/01/2005, brossage, 10 m, 10° 19,34' N, 109° 13,40' W, coraux et débris coralliens, J.-M. Bouchard, L. Dugrais, J.-C. Brive.

St. 30 : 24/01/2005, récolte à vue, 15 m, 10° 18,72' N, 109° 12,01' W, débris coralliens et algues rouges, S. Hourdez, K.-L. Kaiser, J.-M. Bompar.

St. 31 : 24/01/2005, récolte à vue, est Port Jaouen, 1 m, 10° 17,45' N, 109° 13,26' W, platier, intertidal, S. Hourdez, K.-L. Kaiser.

St. 32 : 25/01/2005, récolte à vue, 18 m, 10° 18,81' N, 109° 12,27' W, tombant corallien, S. Hourdez, K.-L. Kaiser, J.-M. Bompar.

St. 33 : 25/01/2005, marée basse, 1 m, 10° 18,27' N, 109° 14,00' W, platier, intertidal, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 34 : 26/01/2005, récolte à vue, remontée tombant de 20 m à 55 m, 10° 18,75' N, 109° 12,02' W, S. Hourdez, K.-L. Kaiser, J.-M. Bompar.

St. 35 : 26/01/2005, récolte à vue, 8 m, 10° 17,52' N, 109° 12,52' W, S. Hourdez, K.-L. Kaiser, J.-M. Bompar.

St. 36 : 27/01/2005, récolte à vue, mouillage du *Rara Avis*, 54 m, 10° 17,49' N, 109° 13,56' W, S. Hourdez, K.-L. Kaiser, J.-M. Bompar.

St. 37 : 27/01/2005, marée, limite basse mer, plage de sable fin, 10° 19,01' N, 109° 13,76' W, S. Hourdez, K.-L. Kaiser.

St. 38 : 28/01/2005, suceuse et récolte à vue, 17 m, 10° 19,01' N, 109° 13,76' W, plage de sable fin bordée de roches, J.-M. Bouchard, L. Albenga.

St.39 : 28/01/2005, récolte à vue, 11 m, 10° 17,18' N, 109° 12,44' W, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 40 : 29/01/2005, brossage, 20 m, 10° 18,88' N, 109° 12,65' W, haut tombant corallien, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 41 : 29/01/2005, récolte à vue et brossage, 20 m, 10° 19,01' N, 109° 13,75' W, plage de sable fin bordée de roches, L. Albenga, L. Dugrais, J.-E. Blatteau.

St. 42 : 30/01/2005, brossage, 20 m, 10° 18,58' N, 109° 12,05' W, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 43 : 31/01/2005, brossage, 8 m, 10° 17,09' N, 109° 12,75' W, fond corallien pauvre, corail mort, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 44 : 02/02/2005, suceuse, 10 m, 10° 18,58' N, 109° 12,05' W, sable corallien, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 45 : 03/02/2005, brossage, 22 m, 10° 17,49' N, 109° 13,52' W, tombant corallien, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 46 : 06/02/2005, suceuse, 33 m, 10° 17,49' N, 109° 13,52' W, tombant corallien, J.-M. Bouchard, L. Albenga, L. Dugrais.

St. 47: 16/01/2005, marée, Port Jaouen, S. Hourdez, K.-L. Kaiser.
St. 48: 21/01/2005, marée au pied du "rocher", S. Hourdez, K.-L. Kaiser.
St. 49: 21/01/2005, marée, camp Bougainville, S. Hourdez, K.-L. Kaiser.
St. X: 18 février au 6 mars 2005, plusieurs stations non numérotées, zone intertidale ou apnées par petits fonds, J. Poupin, P. Béarez, X. Vilmitjana.

Stations de l'équipe mexicaine : spécimens déposés à l'UNAM, México

St. 1: 4/03/2005, corail mort, 0,3 m, 10° 17,97' N, 109° 13,84' W.
St. 2: 4/03/2005, corail mort, intertidal, 10° 18,28' N, 109° 14,02' W, M. Hermoso-Salazar, F. Solís-Marín.
St. 3: 5/03/2005, corail, 30 m, forte houle, face épave, NW de l'atoll, V. Solís-Weiss.
St. 4: 6/03/2005, corail, 7-9 m, 10° 17,64' N, 109° 13,83' W, V. Solís-Weiss, F. Solís-Marín.
St. 5: 6/03/2005, corail, 15-22 m, forte houle, NW de l'atoll, V. Solís-Weiss.
St. 6: 6/03/2005, corail mort, intertidal, 10° 17,97' N, 109° 13,85' W, M. Hermoso-Salazar, F. Solís-Marín.
St. 7: 7/03/2005, corail, 10 m, 10° 17,12' N, 109° 12,59' W, V. Solís-Weiss.
St. 8: 8/03/2005, corail, 11 m, 10° 17,13' N, 109° 12,60' W, J.-F. Flot.
St. 9: 9/03/2005, corail, 19 m, 10° 18,27' N, 109° 14,16' W, V. Solís-Weiss.
St. 10: 8/03/2005, corail, intertidal, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, M. Hermoso-Salazar, F. Solís-Marín, C. González-Salas.
St. 11: 9/03/2005, corail, 11 m, 10° 17,12' N, 109° 12,59' W.
St. 12: 10/03/2005, corail, 19 m, 10° 18,68' N, 109° 12,14' W, V. Solís-Weiss.
St. 13: 11/03/2005, corail, 10 m, 10° 18,87' N, 109° 14,20' W,F. Solís-Marín, V. Solís-Weiss.
St. 14: 13/03/2005, corail, intertidal, 10° 17,97' N, 109° 13,85' W, M. Hermoso-Salazar, F. Solís-Marín, C. González-Salas.
St. 15: 13/03/2005, sable, terrestre, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, M. Hermoso-Salazar.
St. 16: 11/03/2005, sable, terrestre, 10° 17,96' N, 109° 13,85' W, M. Hermoso-Salazar.

Aucune pêche pélagique à caractère exploratoire n'a encore été réalisée aux abords de Clipperton. À défaut, cette liste provisoire de 59 espèces est proposée à partir de la liste des espèces pélagiques du Pacifique est d'Hendrickx & Estrada Navarrete (1989), et des crevettes pélagiques ou bathypélagiques de la liste de Wicksten & Hendrickx (2003) : Aristaeidae, Benthesicymidae, Nematocarcinidae, Solenoceridae. Les espèces retenues sont celles signalées au large de la côte mexicaine ou près des îles océaniques du Pacifique est. La plupart ont une distribution géographique très large, dans l'Indo-Pacifique ou dans l'océan mondial, et sont donc potentiellement présentes au large de Clipperton. La liste ainsi constituée a été amendée par M. Hendrickx (comm. pers.), avec la suppression de cinq espèces (*Pasiphaea emarginata* Rathbun, 1902 ; *Pasiphaea pacifica* Rathbun, 1902 ; *Processa pippinae* Wicksten & Méndez, 1985 ; *Solenocera florea* Burkenroad, 1938 ; *Solenocera mutator* Burkenroad, 1938) et deux additions (*Pleuroncodes planipes* Stimpson, 1860 ; *Euphyplax dovii* Stimpson, 1860).

Dendrobranchiata	**37**
Aristaeidae	3
Aristeus occidentalis Faxon, 1893	
Hemipenaeus carpenteri Wood-Mason, 1891	
Hemipenaeus spinidorsalis Bate, 1881	
Benthesicymidae	2
Benthesicymus altus Bate, 1881	
Benthesicymus tanneri Faxon, 1893	
Luciferidae	1
Lucifer typus H. Milne Edwards, 1837	
Penaeidae	12
Bentheogennema borealis (Rathbun, 1902)	
Bentheogennema burkenroadi Krygier & Wasmer, 1975	
Bentheogennema intermedia (Bate, 1888)	
Bentheogennema pasithea (De Man, 1907)	
Bentheogennema stephensoni Burkenroad, 1940	
Funchalia balboae (Faxon, 1893)	
Gennadas bouvieri Kemp, 1909	
Gennadas capensis Calman, 1925	
Gennadas incertus (Balss, 1927)	
Gennadas scutatus Bouvier, 1905	
Gennadas sordidus Kemp, 1910	
Gennadas tinayrei Bouvier, 1906	

Sergestidae	16
Petalidium suspiriosum Burkenroad, 1937	
Sergestes consobrinus Milne, 1968	
Sergestes erectus Burkenroad, 1940	
Sergestes extensus Hanamura, 1983	
Sergestes halia Faxon, 1893	
Sergestes pectinatus Sund, 1920	
Sergestes pestafer Burkenroad, 1937	
Sergestes sargassi Ortmann, 1893	
Sergestes similis Hansen, 1903	
Sergia bigemmea (Burkenroad, 1940)	
Sergia filicta (Burkenroad, 1940)	
Sergia inoa (Faxon, 1893)	
Sergia laminata (Burkenroad, 1940)	
Sergia maxima (Burkenroad, 1904)	
Sergia phorca (Faxon, 1893)	
Sergia scintillans (Burkenroad, 1940)	
Solenoceridae	3
Haliporus thetis (Faxon, 1893)	
Hymenopenaeus doris (Faxon, 1893)	
Hymenopenaeus nereus (Faxon, 1893)	
Caridea	**20**
Nematocarcinidae	2
Nematocarcinus agassizii Faxon, 1893	
Nematocarcinus ensifer (Smith, 1882)	
Oplophoridae	11
Acanthephyra brevicarinata Hanamura, 1984	
Acanthephyra brevirostris Smith, 1885	
Acanthephyra cucullata Faxon, 1893	
Acanthephyra curtirostris Wood-Mason, 1891	
Acanthephyra prionata Foxton, 1971	
Hymenodora glacialis (Buchholz, 1874)	
Hymenodora gracilis Smith, 1887	
Meningodora mollis Smith, 1882	
Oplophorus spinosus (Brullé, 1939)	
Systellaspis braueri paucispinosa Crosnier, 1988	
Systellaspis cristata (Faxon, 1893)	
Pandalidae	2
Plesionika beebei Chace, 1937	
Stylopandalus richardi (Coutière, 1905)	
Pasiphaeidae	5
Eupasiphae gilesii (Wood-Mason, 1892)	
Parapasiphae sulcatifrons Smith, 1884	
Pasiphaea americana Faxon, 1893	
Pasiphaea chacei Yaldwyn, 1962	
Pasiphaea magna Faxon, 1893	
Anomura	**1**
Galatheidae	1
Pleuroncodes planipes Stimpson, 1860*	
Brachyura	**1**
Portunidae	1
Euphyplax dovii Stimpson, 1860*	
Total	**59**

* Phase pélagique, voir Hendrickx (1995e : 556 ; 1995f : 626)

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les mollusques

Kirstie L. Kaiser

Résumé

L'expédition organisée par Jean-Louis Étienne en 2004-2005 à Clipperton a ajouté 92 espèces à l'inventaire des mollusques de l'île, portant le total à 277. Si on laisse de côté de nombreuses espèces de micromollusques encore non identifiées au niveau spécifique, les espèces identifiées se partagent à peu près également entre espèces appartenant à la faune indo-ouest pacifique et espèces appartenant à la faune panaméenne. Une sélection d'espèces est illustrée, comprenant principalement les espèces récemment ajoutées à l'inventaire. La composition de la faune reflète fortement les contraintes imposées par la faible diversité des fonds durs disponibles ; les espèces fouisseuses sont peu communes, et les espèces à longue durée de vie planctonique paraissent mieux représentées. Au delà de quelques cas de nanisme insulaire, ce phénomène ne parait pas globalement significatif à Clipperton.

Abstract

The 2004-2005 Expedition to Clipperton Island, organised by J.-L. Étienne, expanded the previous list of 92 known molluscan species from the island to a total of 277. Many of the micromolluscs cannot be identified to species-level at present. Those species that could be identified are approximately equally derived from the Indo-Pacific and the Panamic malacofauna. Selected species are illustrated by photography and scanning electron microscopy. The species composition strongly reflects the limited hard substrate types available; infaunal species are uncommon, and species with long planktonik dispersal seem to be more common. Although some cases of island dwarfism were documented, no overall trend is detectable.

INTRODUCTION

Clipperton est l'un des cinq groupes d'îles océaniques isolées de la province Panaméenne, ce qui lui confère un intérêt biogéographique particulier. La position de l'île, à la confluence de la province Panaméenne et de la partie centrale du Pacifique, comprenant Hawaii et la Polynésie, permet d'aborder les questions de dispersion, endémisme et spéciation dans des situations d'isolement. Afin de mieux comprendre la nature des biota insulaires vis à vis de la colonisation et leur distribution, je renvoie à Newman (1996) qui donne un excellent aperçu général et une présentation des îles océaniques.

Les cinq groupes d'îles océaniques de la province Panaméenne sont : les îles Revillagigedo (18° N), dépendance du Mexique ; Clipperton (10° N) ; l'île de Coco (5° N), dépendance du Costa Rica ; l'île de Malpelo (3° N), dépendance de la Colombie ; et les îles Galápagos (0° N), dépendance de l'Équateur. Elles sont séparées du continent par des distances qui vont de 435 km (Malpelo) à 1 280 km (Clipperton), et également par des profondeurs abyssales (Kaiser & Bryce 2001).

Les Galápagos sont les mieux étudiées au plan de la faune malacologique (Finet 1994 ; Kaiser 1993, 1997). Kaiser & Bryce (2001) ont publié un inventaire approfondi des mollusques de Malpelo. Deux notes ont été publiées sur les îles Revillagigedo (Emerson 1995; Reyes Bonilla 1999). L'île de Coco a fait l'objet de nombreuses expéditions dans les années 1980 et 1990, mais seuls des rapports préliminaires en ont été publiés à ce jour (Montoya 1983 ; Montoya & Kaiser 1988 ; Shasky 1983a, 1989a ; Chaney 1992 ; Mulliner 1993 ; Kaiser 1998, 2001 ; J. Hertz & Kaiser 1998a-b ; Kaiser & C.-M. Hertz 2001).

Sauf exception, les colonies qui nous ont été communiquées encroûtaient les replis et les dépressions de morceaux de récifs coralliens, parfois très volumineux, d'où il était impossible de les extraire sans les détériorer.

HISTOIRE MALACOLOGIQUE DE CLIPPERTON

Clipperton a déjà 250 ans d'histoire documentée. Au cours du siècle passé, cet atoll corallien, isolé et inhabité, a été échantillonné par plusieurs grandes expéditions, mais je me contenterai ici de mentionner celles qui ont donné lieu à des résultats publiés sur la malacofaune.

C'est Arundel en 1897 qui a le premier cité un mollusque de Clipperton, en mentionnant des huitres perlières sans précision d'espèce (Sachet 1962c).

Il parait vraisemblable que les premiers mollusques qui aient été récoltés à des fins scientifiques l'aient été le 10 août 1905 lorsqu'un groupe comprenant W.-H. Ochsner, voyageant à bord de la goélette *Academy*, est descendu à terre au cours d'une mission

de la *California Academy of Sciences* aux îles Galápagos (Slevin 1931). Au cours des quelques heures passées sur Clipperton, Ochsner récolta 11 espèces, traitées plus tard par Hertlein (1937), qui en illustra six. Dall (1910) cita de Clipperton trois espèces de cônes. Ces spécimens sont présents dans la collection de mollusques actuels de l'*United States National Museum*, *Smithsonian Institution* (USNM), mais la source de ces échantillons n'a pu être établie (P. Greenhall comm. pers.). Bartsch & Rehder (1939) signalèrent de Clipperton 12 espèces, dont cinq décrites comme nouvelles avaient été récoltées par W.-L. Schmitt (USNM) en mai 1938 au cours de la "croisière présidentielle" à bord du U.S.S. *Houston*. L'expédition "Shuttle" de mai 1952 de l'U.S. *Navy Electronics Laboratory* ne fit qu'accessoirement des recherches scientifiques, mais elle récolta les premiers échantillons d'eau profonde de Clipperton. Hertlein & Emerson (1953) établirent une liste de 31 espèces déjà citées et ajoutèrent cinq nouvelles signalisations, dont une espèce nouvelle pour la science, toutes provenant de deux coups de drague réalisées par cette expédition par 183-367 m sur la pente est de Clipperton. Hertlein & Emerson (1957) signalent que, le 12 décembre 1954, trois participants de l'*Acapulco Trench Expedition* de la *Scripps Institution of Oceanography* furent débarqués sur l'atoll à partir du navire de recherche R/V *Spencer F. Baird*. En échantillonnant les laisses de plage et la zone intertidale, ils récoltèrent en quelques heures 14 espèces de mollusques, y compris deux signalisations nouvelles, et rapportèrent l'absence de tout invertébré marin vivant dans le lagon.

L'expédition de la Scripps de septembre 1958 ouvrit une ère nouvelle pour les recherches en biologie marine puisque des scaphandres autonomes furent utilisés pour collecter des échantillons. Allison (1959), du *Museum of Paleontology* de l'université de Californie à Berkeley et l'un des scientifiques de l'expédition, signala la présence et les habitats de cinq espèces de cônes ; Hertlein & Allison (1960a) donnèrent une liste de 12 espèces de Cypraea ; une troisième publication (Hertlein & Allison 1960b) donna une liste de 34 espèces appartenant aux autres familles de mollusques. En marge de son travail sur la flore de Clipperton, la botaniste M.-H. Sachet donna la liste la plus complète de mollusques connus de Clipperton à cette époque (Sachet 1960, 1962a-c, 1963). Huit ans plus tard, la Scripps revint sur Clipperton avec le R/V *Spencer F. Baird* pour son "expédition Carrousel" de 1964, qui réalisa des dragages autour de l'île. Hertlein & Allison (1966) recensèrent 35 espèces provenant de dragages vers 90 m, ainsi que divers autres espèces récoltées par d'autres expéditions et dont la présence à Clipperton n'avait pas encore été relevée, en omettant malheureusement de préciser les sources de ces échantillons. L'exploitation des résultats de l'expédition de 1958 se poursuivit jusqu'à Hertlein & Allison (1968), qui décrivirent six nouvelles espèces, dont cinq sont toujours considérées comme valides, révisèrent trois autres espèces déjà connues, et discutèrent l'espèce d'*Omalogyra* qui est présente sur toutes les îles océaniques panaméennes et reste non nommée jusqu'à aujourd'hui.

De 1966 à 1968, le Centre de Recherches du Service de Santé des Armées poursuivit l'inventaire de l'histoire naturelle de Clipperton au cours de quatre expéditions intitulées "mission Bougainville". Salvat & Ehrhardt (1970) en tirèrent une liste de 89 espèces de mollusques, annotée de remarques biogéographiques, et traitèrent de manière plus approfondie d'une dizaine d'espèces. Avec la signalisation ultérieure (Salvat & Salvat 1972) du bivalve *Pinna rugosa* Sowerby, 1835, le nombre d'espèces recensées de Clipperton franchit la barre des 90. Cousteau visita l'île en 1977, mais concentra son attention sur le lagon saumâtre et sur les peuplements d'oiseaux et de crabes ; quelques coquilles roulées récoltées à cette occasion sont toutefois conservées à la Scripps. Dans les 17 ans qui suivirent, Clipperton tomba dans une léthargie scientifique, interrompue par les visites occasionnelles de pêcheurs sportifs, dont certains publièrent leurs trouvailles sur les plages (Perrin 1977). Le catalogue publié par Emerson (1994), fondé sur l'examen des collections de musées et les données de la littérature, recense 92 espèces de mollusques, dont 70 gastéropodes et 22 bivalves : il s'agit du bilan le plus complet des affinités zoogéographiques de Clipperton disponible à ce jour.

En 1992, l'auteur prit l'initiative de monter une expédition scientifique, co-organisée avec J.-D. Jackson, sous les auspices du *Santa Barbara Museum of Natural History*, spécifiquement destinée à explorer les fonds sous-marins de Clipperton en plongée, par dragage et avec des filets maillants. L'expédition eut lieu en avril 1994 à bord du M/V *Royal Star*, avec un total de 22 participants qui explorèrent pratiquement toutes les parties de l'île. Cinq des participants, totalisant 160 heures de plongée, se focalisèrent sur les mollusques (Chaney 1994), et des résultats préliminaires, avec plusieurs signalisations nouvelles, furent publiés par Small (1994, 1995) et Beals (1995), tous deux membres de l'expédition. Quatre ans plus tard, en 1998, Ross Robertson, du *Smithsonian Tropical Research Institute* (STRI) à Panama, qui avait été l'un des membres des l'expédition Clipperton de 1994, organisa à son tour la *STRI Clipperton Expedition* en s'appuyant sur le navire de recherche du STRI, le R/V *Urracá*. Les huit chercheurs, y compris l'auteur de ces lignes, firent route au départ d'Acapulco, au Mexique, et du 17 avril au 10 mai, ils conduisirent diverses opérations à partir de l'*Urracá* : plongées, chalutages, observations, photographie sous-marine et terrestre. Les résultats malacologiques de cette expédition ont été publiés par Kaiser (2007).
La dernière expédition en date, "l'expédition Clipperton" organisée par J.-L. Étienne, a aussi été la plus approfondie en matière d'inventaire de la

faune malacologique, ainsi qu'en atteste le présent rapport. Les plongées, qui ont atteint 55 m de profondeur, ont permis de mettre en œuvre les méthodes de récoltes décrites par Bouchet *et al.* (2002), notamment l'utilisation d'une suceuse, à laquelle s'est ajoutée des lavages d'algues et des brossages de blocs et de débris coralliens. Un volume de matériel absolument sans précédent a ainsi pû être collecté. Des plongées dans le lagon et des récoltes intertidales ont également ajouté quelques espèces à l'inventaire.

LES MOLLUSQUES DE CLIPPERTON

Le tableau XLIV donne la liste des mollusques récoltés pendant l'expédition organisée par J.-L. Étienne. Les espèces ont été identifiées par comparaison avec le matériel de ma propre collection de référence et celui de plusieurs musées, en particulier le *Santa Barbara Museum of Natural History*. Pour certains taxons, divers spécialistes, nommés dans les "Remerciements", ont été consultés. De nombreux échantillons n'ont pas pu être identifiés avec certitude au niveau spécifique. Les micromollusques (taille adulte < 5 mm) se sont révélés être les plus difficiles car la plupart des familles n'ont pas fait l'objet de révisions depuis la fin du XIX^{e} ou le début du XX^{e} siècle. Les juvéniles sont également de détermination délicate, car les caractères spécifiques n'apparaissent souvent que plus tard au cours du développement. Le matériel est donc identifié ici au niveau taxonomique le plus exact possible.

Tableau XLIV : liste des mollusques de Clipperton et leur distribution dans les autres îles océaniques de la province Panaméenne. Les espèces signalées de Clipperton pour la première fois à l'issue de l'expédition sont signalées par un astérisque (*).
List of the molluscan taxa of Clipperton and their distribution in the other oceanic islands of the Panamic Province. New taxon records from this Expedition for Clipperton are indicated with an asterisk (*).

DISTRIBUTION : **1** = province Panaméenne ; **2** = éléments trans-pacifiques (espèces de la province Indo-Ouest Pacifique également présentes sur les îles océaniques panaméennes et sur les côtes américaines) ; **3** = éléments indo-pacifiques (espèces de la province Indo-Pacifique présentes à Clipperton et/ou dans une autre île océanique panaméenne, mais pas sur les côtes américaines) ; **4** = îles Revillagigedo (Mexique) ; **5** = île de Coco (Costa Rica) ; **6** = île de Malpelo (Colombie) ; **7** = îles Galapagos (Équateur) ; **8** = espèces circumtropicales (espèces présentes dans toutes les régions tropicales de l'océan mondial) ; **9** = océan Atlantique tropical (espèces présentes dans la région Caribéenne et les eaux tropicales de l'Atlantique ouest) ; **10** = endémiques inter-îles (espèces recensées sur deux au moins des groupes d'îles océaniques panaméennes et inconnues ailleurs) ; **11** = endémiques de Clipperton (espèces connues uniquement de Clipperton).
*DISTRIBUTION: **1** = Panamic Province; **2** = Indo-Pacific (Oceanic Islands + Mainland); **3** = Indo-Pacific (Oceanic Islands only). Species that have emigrated from the tropical Indo-Pacific and have established populations as far east as Clipperton and one or more of the oceanic islands of the Panamic. These taxa are not known from the west American mainland; **4** = Islas Revillagigedo (México); **5** = Isla del Coco (Costa Rica); **6** = Isla de Malpelo (Colombia); **7** = Islas Galápagos (Ecuador); **8** = Circumtropical. Species found throughout the tropical oceans of the world; **9** = Tropical Atlantic Ocean. Species occurring in the Carribean and tropical waters of the western Atlantic Ocean; **10** = Inter-island Endemics. Species that are known to occur at two or more of the five oceanic island groups within the Panamic and are unknown elements in other geographic regions; **11** = Endemic to Clipperton. Species that are known only to occur at Clipperton.*

	DISTRIBUTION										
	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**
BIVALVIA											
ARCIDAE											
Arca mutabilis (Sowerby, 1833)	X			X	X	X	X				
Acar gradata (Broderip & Sowerby, 1829)	X			X	X	X	X				
Barbatia reeveana (d'Orbigny, 1846)	X			X	X	X	X				
Barbatia sp. 1											
PHILOBRYIDAE											
Philobrya sp. 1											
MYTILIDAE											
Lithophaga plumula (Hanley, 1843)	X			X	X	X	X				
Lithophaga calyculata (Carpenter, 1857)	X			X	X		X				
Leiosolenus laevigatus (Quoy & Gaimard, 1835)		X				X	X				
Septifer zeteki Hertlein & Strong, 1946	X			X	X	X	X				
PTERIIDAE											
Pinctada mazatlanica (Hanley, 1856)	X			X	X	X	X				
ISOGNOMONIDAE											
Isognomon janus Carpenter, 1857	X			X	X	X	X				
Isognomon recognitum (Mabille, 1895)	X			X	X	X	X				

		DISTRIBUTION										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
MALLEIDAE												
	Malleus regulus (Forskål, 1775)				X	X		X	X			
PINNIDAE												
	Pinna rugosa Sowerby, 1835	X						X				
*	*Streptopinna saccata* (Linnaeus, 1758)			X		X						
OSTREIDAE												
	Ostrea sp. 1											
	Ostrea sp. 2											
	Ostrea sp. 3											
GRYPHAEIDAE												
	Hyotissa hyotis (Linnaeus, 1758)		X		X	X	X					
	Parahyotissa quercina (Sowerby, 1871)		X			X						
PECTINIDAE												
	Delectopecten vitreus (Gmelin, 1791)								X			
SPONDYLIDAE												
	Spondylus linguaefelis Sowerby, 1847		X		X	X	X	X				
ANOMIIDAE												
	Anomia peruviana d'Orbigny, 1846	X			X	X		X				
LUCINIDAE												
	Codakia distinguenda (Tryon, 1872)	X			X	X		X				
	Codakia punctata (Linnaeus, 1758)			X								
	Ctena clarionensis Hertlein & Strong, 1946	X			X	X						
	Ctena clippertonensis Bartsch & Rehder, 1939											X
CONDYLOCARDIIDAE												
*	*Condylocardia digueti* Lamy, 1916	X					X	X				
MONTACUTIDAE												
*	?*Planktomya* sp. 1											
CHAMIDAE												
	Chama rubropicta Bartsch & Rehder, 1939											X
	Chama sp. 1											
SEMELIDAE												
	Semele jamesi Coan, 1988	X				X	X	X				
*	*Rochefortina sandwichensis* (Smith, 1885)			X								
GASTROCHAENIDAE												
	Gastrochaena ovata Sowerby, 1834	X			X	X		X		X		
PHOLADIDAE												
	Martesia striata (Linnaeus, 1758)								X			
TEREDINIDAE												
*	Teredinidae sp. 1											
GASTROPODA												
VETIGASTROPODA												
SCISSURELLIDAE												
	Sinezona rimuloides (Carpenter, 1865)	X			X	X	X	X				

		DISTRIBUTION										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
*	*Sinezona* sp. 1 Geiger, ms	X				X						
*	*Scissurella kaiserae* Geiger, 2006	X			X	X	X	X				
*	cf. Scissurellidae sp. 1											
FISSURELLIDAE												
	Emarginula sp. 1											
*	*Emarginula* sp. 2											
	Diodora granifera (Pease, 1861)			X								
	Diodora cf. *punctifissa* McLean, 1970				X	X	X	X			X	
SKENEIDAE												
	Pachystremiscus solitarius (Hertlein & Allison, 1968)				X	X	X				X	
	Pachystremiscus sp. 1											
	Pachystremiscus sp. 2											
TURBINIDAE												
	Homalopoma clippertonense (Hertlein & Emerson, 1953)	X			X							
	Eulithidium diantha (McLean, 1970)					X	X	X			X	
NERITIMORPHA												
NERITIDAE												
	Nerita plicata Linnaeus, 1758			X								
PHENACOLEPADIDAE												
	Plesiothyreus cf. *osculans* (C.B. Adams, 1852)	X	X		X	X	X					
CAENOGASTROPODA												
LITTORINIDAE												
	Littoraria coccinea (Gmelin, 1791)			X		X						
	Littoraria pintado pullata (Carpenter, 1864)	X			X	X	X					
*	*Littoraria undulata* (Gray, 1839)			X		X						
	Nodilittorina modesta (Philippi, 1846)	X			X	X		X				
RISSOIDAE												
	Alvania sp. 1											
	Onoba sp. 1											
	Rissoina stricta Menke, 1850	X										
	Rissoina (*Rissoina*) sp. 1											
	Rissoina sp. 2											
*	*Rissoina* sp. 3											
	Parashiela sp. 1											
BARLEEIDAE												
	Barleeia cf. *bifasciata* (Carpenter, 1857)	X				X	X					
	Barleeia sp. 1											
	Barleeia sp. 2											
	Lirobarleeia cf. *nigrescens* (Bartsch & Rehder, 1939)							X			X	
ASSIMINEIDAE												
	Assiminea sp. 1											

		DISTRIBUTION										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ELACHISINIDAE												
	Elachisina sp. 1				X	X	X				X	
	Elachisina sp. 2											
	cf. *Elachisina* sp. 3											
	cf. *Elachisina* sp. 4											
	cf. *Elachisina* sp. 5											
VITRINELLIDAE												
	Solariorbis sp. 1											
	Vitrinellidae sp. 1											
CAECIDAE												
	Fartulum cf. *glabriforme* (Carpenter, 1857)	X				X	X					
	Fartulum sp. 1				X		X				X	
MODULIDAE												
	Modulus sp. 1											
VERMETIDAE												
	Petaloconchus cf. *keenae* Hadfield & Kay, 1972			X								
	Petaloconchus sp. 1											
*	*Petaloconchus* sp. 2											
	Eualetes cf. *tulipa* (Chenu, 1843)	X										
	Dendropoma meroclista Hadfield & Kay, 1972			X								
	Dendropoma cf. *platypus* (Mörch, 1861)			X								
	Dendropoma sp. 1											
CERITHIIDAE												
*	*Cerithium* cf. *atromarginatum* Dautzenberg & Bouge, 1933			X								
	Cerithium echinatum Lamarck, 1822			X								
	Cerithium maculosum Kiener, 1841	X			X	X		X				
	Cerithium sp. 1											
	Cerithium sp. 2					X					X	
	? Cerithiidae sp. 1											
PLANAXIDAE												
	Angiola sp. 1											
	Fossarus cf. *angulatus* Carpenter, 1857	X				X	X	X				
EPITONIIDAE												
	Epitonium billeeanum (DuShane & Bratcher, 1965)				X	X	X	X	X			
*	*Epitonium emydonesus* Dall, 1917	X			X		X	X				
	Epitonium sp. 1											
	Epitonium sp. 2											
	Epitonium sp. 3				X		X				X	
JANTHINIDAE												
	Janthina globosa Blainville, 1822				X				X			
	Janthina janthina (Linnaeus, 1758)				X	X		X	X			

		DISTRIBUTION										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
EULIMIDAE												
	Melanella cumingii (A. Adams, 1854)			X								
	Melanella dufresnei Bowdich, 1822		X									
	Melanella aff. *exilis* (Pease, 1863)			X								
	Melanella inflexa (Pease, 1868)			X								
	Melanella thaanumi (Pilsbry, 1917)			X								
	Melanella sp. 1											
	Melanella sp. 2											
	Melanella sp. 3											
	Melanella sp. 4											
	Melanella sp. 5											
	Melanella sp. 6											
	Melanella sp. 7											
	cf. *Sabinella* sp. 1											
	cf. *Sabinella* sp. 2											
*	*Scalenostoma* sp. 1											
	Eulimidae sp. 1											
*	Eulimidae sp. 2											
HIPPONICIDAE												
	Hipponix antiquatus panamensis C.B. Adams, 1852	X			X	X	X	X				
	Antisabia foliacea (Quoy & Gaimard, 1835)		X									
	Pilosabia pilosa (Deshayes, 1832)	X	X		X	X		X		X		
	Hipponicidae sp. 1											
CALYPTRAEIDAE												
	Crepidula sp. 1											
ATLANTIDAE												
	Atlanta fusca Souleyet, 1852								X			
	Atlanta cf. *gaudichaudi* Souleyet, 1852						X		X			
*	*Atlanta inclinata* Souleyet, 1852								X			
	Atlanta cf. *inflata* Souleyet, 1852						X		X			
*	*Atlanta* cf. *peroni* Lesueur, 1817						X		X			
	Atlanta turriculata d'Orbigny, 1836					X	X		X			
	Oxygyrus keraudrenii (Lesueur, 1817)					X	X		X			
CARINARIIDAE												
	Pterosoma cf. *planum* (Lesson, 1827)								X			
	Carinariidae sp. 1											
PTEROTRACHEIDAE												
	Firoloida desmaresti Lesueur, 1817								X			
NATICIDAE												
	Polinices simiae (Deshayes *in* Deshayes & Edwards, 1838)		X			X		X				
	Naticidae sp. 1											
	?Naticidae sp. 2 (larval shell of *P. simiae*?)											

		DISTRIBUTION										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
TRIVIIDAE												
	Trivia cherobia (Cate, 1979)	X										
CYPRAEIDAE												
	Monetaria caputserpentis caputserpentis (Linnaeus, 1758)		X			X		X				
	Monetaria moneta (Linnaeus, 1758)		X			X		X				
	Erosaria albuginosa (Gray, 1825)	X			X	X	X	X				
	Erosaria helvola helvola (Linnaeus, 1758)			X								
	Mauritia depressa (Gray, 1824)			X								
	Mauritia maculifera Schilder, 1932			X								
	Mauritia scurra (Gmelin, 1791)			X								
	Talparia talpa (Linnaeus, 1758)		X			X						
	Luria isabellamexicana (Stearns, 1893)	X			X	X	X	X				
	Lyncina schilderorum (Iredale, 1939)			X								
	Lyncina vitellus (Linnaeus, 1758)			X								
	Talostolida pellucens (Melvill, 1888)		X			X	X	X				
TONNIDAE												
	Malea ringens (Swainson, 1822)	X			X	X	X	X				
CASSIDAE												
	Cypraecassis tenuis (Wood, 1828)	X			X	X	X	X				
	Cypraecassis coarctata (Sowerby, 1825)	X			X			X				
RANELLIDAE												
	Cymatium macrodon (Valenciennes, 1832)		X		X	X	X	X				
	Cymatium nicobaricum (Röding, 1798)			X		X		X		X		
BURSIDAE												
	Bursa asperrima (Dunker, 1862)			X				X				
	Bursa corrugata corrugata (Perry, 1811)				X	X	X			X		
	Bursa granularis (Röding, 1798)		X		X	X	X					
CERITHIOPSIDAE												
	Cerithiopsis cf. *eiseni* Strong & Hertlein, 1939	X						X				
	Cerithiopsis oaxacana Hertlein & Strong, 1951	X										
	cf. *Joculator* sp. 1											
TRIPHORIDAE												
	Triphora dalli Bartsch, 1907	X			X	X	X	X				
	Triphora sp. 1											
	Triphora sp. 2											
	Triphora sp. 3											
*	*Triphoridae* sp. 1											
CAENOGASTROPODA NEOGASTROPODA												
MURICIDAE												
	Hexaplex princeps (Broderip, 1833)	X			X	X	X	X				
	Pterynotus tripterus (Born, 1778)			X								

		DISTRIBUTION										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	Attiliosa nodulosa (A. Adams, 1855)	X				X						
*	*Attiliosa* sp. 1											
	Favartia exigua (Broderip, 1833)	X			X							
*	*Maculotriton serriale* (Deshayes, 1834)			X								
	Pascula rufonotata (Carpenter, 1864)	X			X	X	X	X				
	Phyllocoma scalariformis (Broderip, 1833)	X				X		X				
	Drupa ricinus ricinus (Linnaeus, 1758)			X				X				
	Mancinella speciosa (Valenciennes, 1832)	X			X	X	X	X				
	Morula uva (Röding, 1798)			X		X						
	Nassa serta (Bruguière, 1789)			X								
	Plicopurpura pansa (Gould, 1853)	X			X	X	X	X				
	Stramonita biserialis (Blainville, 1832)	X			X	X	X	X				
	Tribulus planospira (Lamarck, 1822)	X			X	X	X	X				
	Coralliophila macleani Shasky, 1970	X			X	X	X					
	Coralliophila neritoides (Lamarck, 1816)		X		X	X	X	X				
	Coralliophila parva (E.A. Smith, 1877)	X			X	X	X	X				
	Latiaxis tosanus Hirase, 1908			X								
	Reliquiaecava robillardi (Liénard, 1870)			X		X	X					
	Rhizochilus antipathum Steenstrup, 1850		X			X						
	Quoyula madreporarum (Sowerby, 1834)		X		X	X	X	X				
	Quoyula monodonta (Blainville, 1832)		X		X	X	X					
	Coralliophilinae sp. 1					X	X	X			X	
	Coralliophilinae sp. 2											
BUCCINIDAE												
	Clivipollia fragarius (Wood, 1828)			X		X						
	Colubraria ochsneri Hertlein & Allison, 1968				X	X	X	X			X	
	Colubraria cf. *lucasensis* Strong & Hertlein, 1937	X				X		X				
COLUMBELLIDAE												
	Mitrella sp. 1											
*	*Mitrella* sp. 2											
*	*Mitrella* sp. 3											
	Sincola gibberula (Sowerby, 1832)	X			X							
NASSARIIDAE												
	Nassarius catallus (Dall, 1908)	X			X	X		X				
FASCIOLARIIDAE												
	Pleuroploca princeps (Sowerby, 1825)	X				X	X	X				
	Latirus socorroensis Hertlein & Strong, 1951				X						X	
HARPIDAE												
	Harpa gracilis Broderip & Sowerby, 1829			X								
CYSTICIDAE												
	Granula sp. 1	X			X			X				
	Granulina cf. *margaritula* (Carpenter, 1857)	X										

		DISTRIBUTION										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
MITRIDAE												
	Mitra papalis (Linnaeus, 1758)			X		X						
	Mitra edentula Swainson, 1823			X								
	Mitra effusa Broderip, 1836	X			X	X	X	X				
	Mitra ferruginea Lamarck, 1811			X		X	X					
	Mitra rupicola Reeve, 1844	X										
	Mitra litterata Lamarck, 1811			X								
*	Mitridae sp. 1											
*	Mitridae sp. 2											
CONIDAE												
	Conus brunneus Wood, 1828	X			X	X		X				
	Conus chaldaeus (Röding, 1798)		X			X		X				
	Conus diadema Sowerby, 1834	X			X	X	X	X				
	Conus ebraeus Linnaeus, 1758		X		X	X		X				
	Conus tiaratus Sowerby, 1833	X			X	X	X	X				
	Conus purpurascens Sowerby, 1833	X			X	X	X	X				
	Conus gradatus Wood, 1828	X				X						
	Conus tessulatus Born, 1778		X		X	X		X				
	Conus nux Broderip, 1833	X			X	X	X	X				
TEREBRIDAE												
	Terebra crenulata (Linnaeus, 1758)			X		X	X					
TURRIDAE												
	Clathurella rigida (Hinds, 1843)	X			X	X	X	X				
	Kurtziella plumbea (Hinds, 1843)	X				X						
	Microdaphne trichodes (Dall, 1919)		X			X		X				
	Turridae sp. 1											
	Turridae sp. 2											
HETEROSTROPHA												
OMALOGYRIDAE												
	Omalogyra sp. 1	X			X	X	X	X				
TOFANELLIDAE												
	Graphis sp. 1					X	X				X	
ARCHITECTONICIDAE												
	Heliacus infundibuliformis perrieri (Rochebrune, 1881)							X		X		
	Heliacus mazatlanicus Pilsbry & Lowe, 1932	X						X				
	Heliacus sp. 1											
*	Architechtonicidae sp. 1											
*	Architechtonicidae sp. 2											
*	Architechtonicidae sp. 3											
PYRAMIDELLIDAE												
	Iselica kochi Strong & Hertlein, 1939	X										
	Iselica sp. 1						X				X	

		DISTRIBUTION										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	Odostomia sp. 1											
	Chrysallida limbaughi (Hertlein & Allison, 1968)											X
	Herviera gliriella (Melvill & Standen, 1896)		X			X	X	X				
	Miralda sp. 1											
	Odostomiinae sp. 1						X				X	
	Odostomiinae sp. 2											
	Odostomiinae sp. 3											
	Turbonilla clippertonensis Hertlein & Allison, 1968											X
	Pyramidellidae sp. 1											
ORBITESTELLIDAE												
	Orbitestella sp. 1				X	X	X				X	
OPISTHOBRANCHIA												
AGLAJIDAE												
	Navanax aenigmaticus (Bergh, 1894)				X		X	X	X			
CAVOLINIIDAE												
*	*Cavolinia uncinata* (Rang, 1829)					X	X		X			
	Cavolinia cf. *tridentata* (Niebuhr, 1775)								X			
*	cf. *Clio* sp. 1								X			
	Diacria cf. *quadridentata quadridentata* (Blainville, 1821)					X	X	X	X			
*	*Diacria* sp. 1								X			
	Creseis cf. *acicula* (Rang, 1828)					X	X		X			
	cf. *Hyalocylis striata* (Rang, 1828)								X			
	Cavoliniidae sp. 1								X			
LIMACINIDAE												
	Limacina inflata (d'Orbigny, 1836)					X	X	X	X			
	Limacina bulimoides (d'Orbigny, 1836)					X			X			
	Limacina trochiformis (d'Orbigny, 1836)					X	X		X			
APLYSIIDAE												
	Stylocheilus striatus (Quoy & Gaimard, 1824)				X			X	X			
PLEUROBRANCHIDAE												
*	*Berthella martensi* (Pilsbry, 1896)		X		X							
	Berthella sp. 1											
	Berthella sp. 2											
	Berthellina ilisima (Marcus & Marcus, 1967)	X				X	X	X				
	Berthellina sp. 1											
	Berthellina sp. 2											
	Pleurobranchus areolatus Mörch, 1863				X	X	X	X				
UMBRACULIDAE												
	Tylodina fungina Gabb, 1865	X			X	X	X	X				
PLAKOBRANCHIDAE												
	Elysia flava Verrill, 1901								X			
	Elysia sp. 1											

	DISTRIBUTION										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
CHROMODORIDIDAE											
Hypselodoris ghiselini Bertsch, 1978	X										
DISCODORIDIDAE											
Discodorididae sp. 1											
DENDRODORIDIDAE											
Dendrodoris albobrunnea Allen, 1933			X			X					
Dendrodoris nigra (Stimpson, 1855)			X								
AEOLIDIIDAE											
Anteaeolidiella indica (Bergh, 1888)				X			X	X			
TERGIPEDIDAE											
Phestilla lugubris (Bergh, 1870)		X		X		X	X				
PULMONATA											
SUBULINIDAE											
Opeas oparanum (Pfeiffer, 1846)			X								
SUCCINEIDAE											
Succinea atollica Hertlein & Allison, 1968											X
POLYPLACOPHORA											
ISCHNOCHITONIDAE											
Ischnochiton victoria Ferreira, 1987					X	X				X	
CEPHALOPODA											
OCTOPODIDAE											
Octopus spp.											

En incluant le présent matériel, un total de 277 espèces de mollusques a maintenant été recensé de Clipperton ; l'expédition à elle seule aura ajouté cinq bivalves et 27 gastéropodes à l'inventaire. L'essentiel des espèces nouvellement signalées sont illustrées figures 237-239. Dans quelque cas, le matériel nouvellement récolté comprend des spécimens en meilleur état qui permet l'identification d'espèces restées *incertae sedis* à la suite des expéditions antérieures. Un réexamen critique de toutes les signalisations antérieures est en cours ; quelques taxons mal identifiés ou mal localisés devront être retirés de la liste de la malacofaune de Clipperton (Kaiser 2007).

L'exemple des Scissurellidae (Fig. 237 : I-N) est représentatif de ces ajustements nécessaires. À la suite de l'expédition de 1994, on ne connaissait de Clipperton qu'une seule espèce (Kaiser 2007), qui avait été rapportée à la seule espèce de la famille reconnue dans la région, *Sinezona rimuloides* Carpenter, 1865. En fait, Geiger (comm. pers.) reconnait maintenant deux espèces additionnelles, l'une décrite comme *Scissurella kaiserae* Geiger, 2006 (Fig. 237 : L-N), l'autre encore en cours de description (Geiger non publié ; Fig. 237 : I-K). L'espèce appelée Scissurellidae sp. 1 sur le tableau XLIV est représentée par deux échantillons ébréchés dans la collection de l'Université de Californie à Berkeley ; son identification finale demande un examen au microscope électronique à balayage.
Un autre type de problème taxonomique se rencontre avec *Chama rubropicta* Bartsch & Rehder, 1939. Cette espèce nominale, décrite de Clipperton, avait été placée en synonymie de *C. buddiana* C. B. Adams, 1852 par Keen (1971). Bernard (1976), lui, avait cité de Clipperton deux espèces de *Chama*, *C. squamuligera* Pilsbry & Lowe, 1932 et *C. buddiana* (= *C. rubropicta*). Nous avons trouvé nous-mêmes à Clipperton une espèce de *Chama* de couleur rouge à orangée, qui parait distincte à la fois de *C. squamuligera* et de *C. buddiana* du continent américain ; en conséquence, elle figure dans notre liste sous le nom *C. rubropicta*.

La faune de bivalves est dominée par les espèces sessiles ou endolithes de fonds durs. La rareté des espèces fouisseuses, qui constituent la majorité des bivalves dans la plupart des environnements marins, est remarquable. Les 37 espèces trouvées à Clipperton reflètent les différents types de substrats présents (voir la première partie "L'île" pp. 21 à

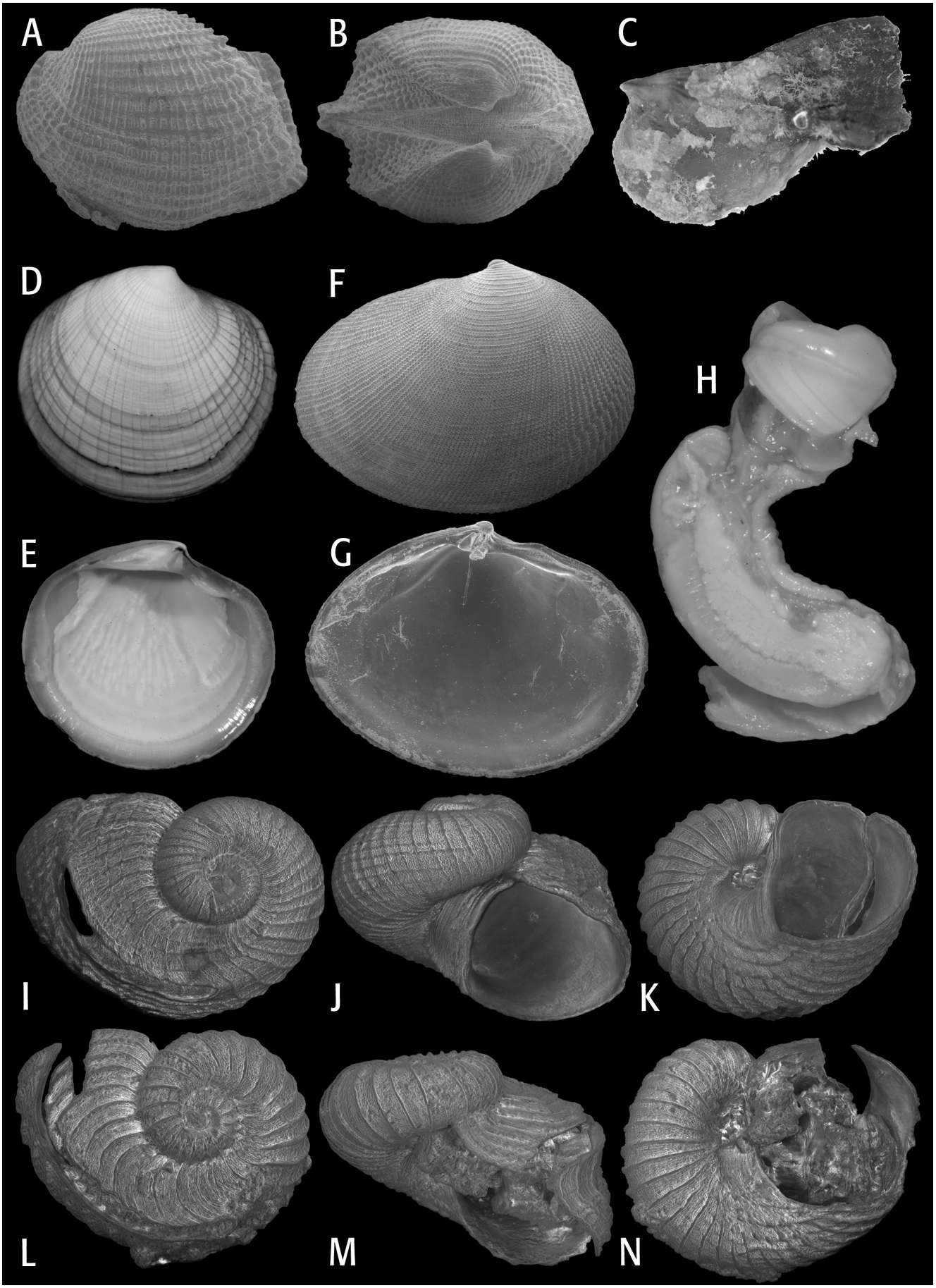


Figure 237 : choix d'espèces de mollusques de Clipperton / *selection of mollusc species from Clipperton*. **A-B** : *Barbatia* sp. 1. 4,5 mm. **A** : vue externe / *external view*. **B** : vue umbonale / *umbonal view*. **C** : *Streptopinna saccata* (Linnaeus, 1758). 130 mm. **D-E** : *Codakia punctata* (Linnaeus, 1758). 52,8 mm. **D** : vue externe / *external view*. **E** : vue interne / *internal view*. **F-G** : *Rochefortina sandwichensis* (Smith, 1885). 4,5 mm. **F** : vue externe / *external view*. **G** : vue interne / *internal view*. **H** : Teredinidae sp. 1. 7,2 mm. **I-K** : *Sinezona* n. sp. Geiger, ms. 0,54 mm. **I** : vue apicale / *apical view*. **J** : vue de face / *frontal view*. **K** : vue ombilicale / *umbilical view*. **L-N** : *Scissurella kaiserae* Geiger, 2006. 0,49 mm. **L** : vue apicale / *apical view*. **M** : vue de face / *frontal view*. **N** : vue ombilicale / *umbilical view*.

79). Les deux espèces fouisseuses de Lucinidae ont été trouvées à l'état de coquilles vides dans le lagon ; elles datent peut-être d'une époque où le lagon était ouvert sur l'océan, par opposition au milieu saumâtre d'aujourd'hui. *Rochefortina sandwichensis* (Smith, 1885) (Fig. 237 : F-G) et St*reptopinna saccata* (Linnaeus, 1758) (Fig. 237 : C) représentent des signalisations nouvelles. Ces deux espèces, ainsi que *Codakia punctata* (Linnaeus, 1758) (Fig. 237 : D-E), sont indo-pacifiques, alors que les 29 autres espèces de bivalves sont d'affinité panaméenne.

Chez les gastéropodes, les Janthinidae, Atlantidae, Carinariidae et Pterotrachaeidae (Caenogastropoda ; 12 espèces), d'une part, les Cavoliniidae et Limacinidae (Pteropoda ; 11 espèces), d'autre part, ont un mode de vie holoplanctonique et des aires de distribution très étendues ; elles sont peu pertinentes pour analyser les affinités biogéographiques de Clipperton. Le reste de la discussion ci-après concerne exclusivement les gastéropodes benthiques.
Les 13 espèces de Vetigastropoda montrent pour l'essentiel des affinités panaméennes, à l'exception de *Diodora granifera* (Pease, 1861) connue pour l'essentiel d'Hawaii. Le groupe de Vetigastropoda le plus diversifié sont les Trochoidea, qui comptent environ 3 000 espèces dans le monde (Geiger *et al.* 2008), pour cinq seulement à Clipperton dans les familles Skeneidae et Turbinidae. Par comparaison avec les quatre espèces de Fissurellidae (total mondial 606 espèces : Geiger *et al.* 2008) et avec les quatre Scissurellidae (total mondial 170 espèces : Geiger *et al.* 2008), la faible richesse spécifique des Trochoidea est remarquable. Il parait y avoir une relation inversement proportionnelle entre richesse spécifique à Clipperton et taille adulte. Les tailles adultes les plus petites se rencontrent chez les Scissurellidae, des tailles intermédiaires chez les Fissurellidae, et les plus grandes chez les Trochoidea. Au sein des Trochoidea, les espèces présentes à Clipperton sont plutôt petites pour ce taxon.

Deux espèces seulement de Neritimorpha ont été récoltées à Clipperton. Les Neritimorpha se rencontrent principalement dans le supralittoral (Neritidae) et dans les milieux réducteurs (Phenacolepadidae). Il n'y a pratiquement pas de zone intertidale à Clipperton ; le milieu très battu n'y est pas favorable à l'épifaune, ce qui explique le petit nombre d'espèces dans ce groupe par ailleurs peu diversifié.

Les Caenogastropoda comprennent 173 espèces, dont 61 Neogastropoda qui représentent le compartiment prédateur. Quatre espèces intertidales de Littorinidae (Fig. 238 : F) ont été rencontrées, deux sont indo-pacifiques et deux sont panaméennes. Un riche assortiment de microgastéropodes a été récolté sous les blocs, et à l'état de coquilles vides. Les Epitoniidae (Fig. 238 : J) et les Eulimidae (Fig. 238 : K-L) sont parasites respectivement de Cnidaires Anthozoaires et d'Echinodermes. Chez la plupart des espèces, les hôtes ne sont pas connus, ce qui rend les identifications encore plus difficiles. La richesse spécifique des Eulimidae est remarquablement élevée par comparaison avec celle habituellement renseignée dans les provinces Panaméenne et Indo-Pacifique. Toutefois, sur un site de Nouvelle-Calédonie intensivement prospecté, les Eulimidae constituent la troisième famille la plus riche en espèces (Bouchet *et al.* 2002). Les espèces fouisseuses sont également rares. La diversité élevée des Cypraeidae est probablement la conséquence des capacités de dispersion de leurs larves planctotrophes. Cependant, la plupart des espèces de cette famille paraissent ne pas avoir de populations établies sur Clipperton, car beaucoup ne sont connues que par des coquilles vides. Les Muricidae (Fig. 239 : A-C) constituent la famille de mollusques la plus riche en espèces, avec également certaines des plus grandes espèces de coquillages rencontrés à Clipperton ; les Coralliophilinae (Fig. 238 : D), qui sont spécialisés sur les anthozoaires et en particulier les coraux vivants, sont particulièrement bien représentés. Les néogastéropodes fouisseurs sont également rares : il n'a par exemple été trouvé qu'un seul spécimen de Nassariidae en eau profonde.
Au total, 101 espèces de Caenogastropoda ont été identifiées au niveau spécifique : 49 sont des espèces indo-pacifiques et 52 sont des espèces panaméennes.

Les Heterostropha (Fig. 239: H-M) comprennent 20 taxons dont six ont pu être identifiés au niveau spécifique ; une espèce est indo-pacifique et les cinq autres sont panaméennes. La diversité des Architectonicidae parait élevée, alors que celle des Pyramidellidae est comparable à celle des autres îles océaniques panaméennes.

Les Opisthobranchia (limaces de mer) sont représentés par 18 espèces benthiques, dont 12 ont pu être identifiés au niveau spécifique ; neuf sont connues de l'Indo-Pacifique et trois sont panaméennes. La famille des Aglajidae, dont les représentants sont en général des espèces de fonds meubles, est représentée par *Navanax aenigmaticus* (Bergh, 1894), qui a la particularité d'être une espèce de fonds durs. Le reste de la faune est constitué d'espèces herbivores (Plakobranchidae, Aplysiidae), de mangeurs d'éponges (Umbraculidae, Chromodorididae, Discodorididae, Dendrodorididae) ainsi que de prédateurs d'anthozoaires (Aeolidiidae, Tergipedidae).

Une seule espèce de chiton, décrite en 1987 de l'île de Coco, a été observée à Clipperton.

Le statut des céphalopodes de Clipperton est particulièrement problématique. Plusieurs espèces d'*Octopus* et des paralarves d'*Octopus* ont été récoltées pendant l'expédition de J.-L. Étienne. Les collections des musées renferment entre trois et six espèces, dont l'identité ne peut pas être établie, en l'absence de révision critique de la faune teuthologique de la région (Hochberg comm. pers.).

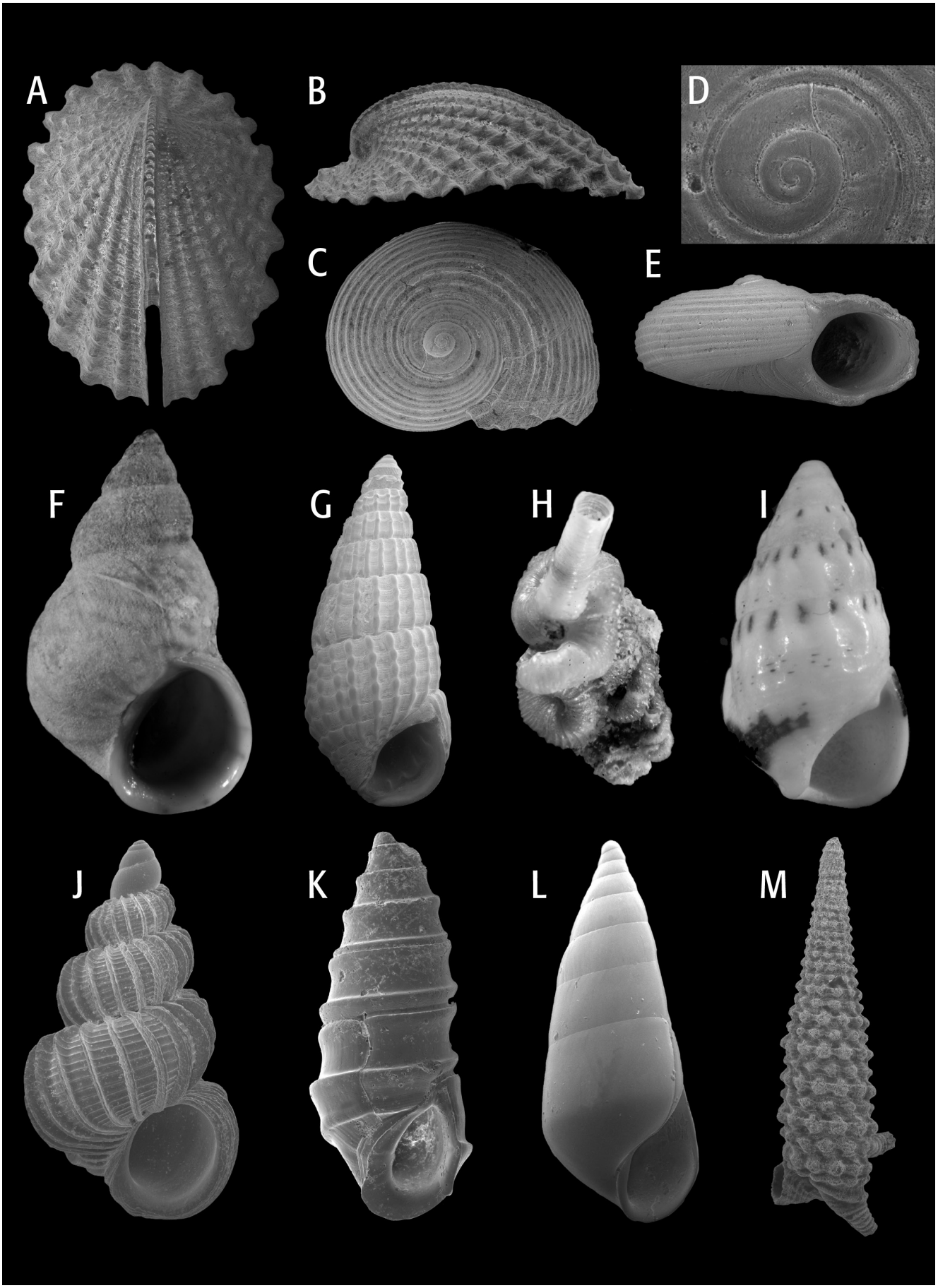


Figure 238 : choix d'espèces de mollusques de Clipperton / *selection of mollusc species from Clipperton*. **A-B** : *Emarginula* sp. 2. 2,4 mm. **A** : vue dorsale / *dorsal view*. **B** : vue latérale / *lateral view*. **C-E** : *Solariorbis* sp. 1. 2,2 mm. **C** : vue apicale / *apical view*. **D** : protoconque / *protoconc*. **E** : vue de face / *frontal view*. **F** : *Littoraria undulata* (Gray, 1839). 20,7 mm. **G** : *Rissoina* sp. 3. 3,3 mm. **H** : *Petaloconchus* sp. 2. 10 mm. **I** : *Cerithium* cf. *atromarginatum*. 11 mm. **J** : *Epitonium emydonesus* Dall, 1917. 2,7 mm. **K** : *Scalenostoma* sp. 1. 2,0 mm. La protoconque manque / *protoconc missing*. **L** : Eulimidae sp. 2. 3,1 mm. **M** : Triphoridae sp. 1. 4,8 mm. La sculpture de la protoconque est très érodée / *The sculpturing of the protoconc is highly eroded*.

Au terme de l'analyse ci-dessus, la faune malacologique de Clipperton parait constituée pour moitié d'espèces panaméennes et pour moitié d'espèces indo-pacifiques. Les espèces à longue durée de vie larvaire sont bien représentées, et la composition de la faune reflète la faible diversité des types de fonds durs présents autour de l'île.

Historiquement, deux espèces de pulmonés seulement ont été recensées de Clipperton : *Opeas oparanum* Pfeiffer, 1846, et *Succinea atollica* Hertlein & Allison, 1968 (décrite de Clipperton). Actuellement aucune de ces deux espèces n'a été retrouvée sur l'île, bien qu'elles aient toutes les deux été communes avant les années soixante. Elles étaient même très communes en 1958 lorsque les 58 cochons marrons présents sur l'île ont été éradiqués, ce qui a entrainé une explosion démographique des crabes, qui constituaient la part principale de l'alimentation des cochons. Je pense que la pullulation des crabes a eu un impact très négatif sur la végétation, et par conséquence sur les peuplements d'escargots. Depuis, plus aucune expédition n'a récolté d'escargot vivant, ou même des coquilles vides, à Clipperton.

EXISTE-T-IL UN NANISME INSULAIRE ?

Les espèces recensées à Clipperton sont pour l'essentiel des espèces de petite taille. Dans certains cas, les échantillons collectés à Clipperton sont sensiblement plus petits que ceux de la même espèce récoltés dans les autres îles panaméennes. Ainsi le muricidé *Tribulus planospira* (Lamarck, 1822), qui atteint habituellement 60-70 mm, ne dépasse pas à Clipperton 38,5 mm pour un spécimen adulte avec lèvre bordée et callosité pariétale ; le turridé *Clathurella rigida* (Hinds, 1843), qui atteint habituellement 8 mm, ne mesure que 4 mm à Clipperton. D'un autre côté, plusieurs espèces de grande taille, telles que *Cypraecassis tenuis* (Wood, 1828) et *C. coarctata* (Sowerby, 1825), ont ici une taille tout à fait comparable à celle des autres populations insulaires. Il faut aussi citer le cas du Cypraeidae *Mauritia scurra* (Gmelin, 1791), dont le record du monde (60,9 mm) est détenu par un spécimen récolté à Clipperton. En conclusion, et bien qu'il soit possible de trouver des exemples allant en ce sens, il ne parait pas y avoir de tendance générale au nanisme insulaire à Clipperton.

REMERCIEMENTS

La présent étude a bénéficié de l'aide de nombreuses personnes qu'il m'est agréable de remercier : L. Albenga, J.-M. Bouchard, L. Dugrais (MNHN), J.-M. Bompar et S. Hourdez (CNRS, Roscoff) pour leur soutien pendant l'expédition ; H.-W. Chaney (SBMNH, identification, mise à disposition de facilités techniques) ; L. Charpy (IRD, soutien éditorial) ; E.-V. Coan (CAS, identification de bivalves) ; J.-L. et E. Étienne (Septième Continent, soutien pendant et après l'expédition) ; C. Fresser (Septième Continent, facilités techniques) ; J. et C.-M. Hertz (San Diego, CA, identification) ; J.-H. McLean et L. Groves (LACM, identification, accès aux collections) ; D. Reid (BMNH, identification des Littorinidae) ; le commandant Rigal et l'équipe du S/V *Rara Avis* ; P. Sadeghian (SBMNH - imagerie numérique : Fig 237 D-E, Fig 237 H, Fig. 238 F, Fig. 238 H-I, Fig. 239 A-D - aide technique) ; K. Sellheim (*University of Arizona*, tri des micromollusques) ; P. Valentich-Scott (SBMNH, identifications, facilités techniques) ; A. Warén (SMNH, identification de certains Eulimidae).
Mes remerciements s'adressent également à P. Bouchet (MNHN), qui a rendu possible ma participation à l'expédition et s'est chargé de la traduction en français de ma contribution ; et tout particulièrement à D.-L. Geiger (SBMNH) qui a réalisé les clichés au MEB (Fig. 237 A-B, Fig. 237 F-G, Fig. 237 I-N, Fig. 238 A-E, Fig. 238G, Fig. 238 J-M, Fig. 239 E-M) et m'a aidée dans la préparation du manuscrit. Ma participation à "l'expédition Clipperton" organisée par J.-L. Étienne à a été financée par une aide de la Fondation Total à P. Bouchet. L'imagerie MEB a bénéficié d'une subvention NSF (MRI 04042627) au nom de H.-W. Chaney, M. Caterino et D.-L. Geiger.

Bibliographie

ALLISON E.-C. 1959. – Distribution of *Conus* on Clipperton Island. *The Veliger* 1(4) : 32-34.

BARTSCH P. & REHDER H.-A. 1939. – Mollusks collected on the Presidential Cruise of 1938. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 98(10) : 1-18, pls 1-5.

BEALS M. 1995. – Cowries of Clipperton. *World Shells* 14 : 73-76.

BOUCHET P., LOZOUET P., MAESTRATI P. & HEROS V. 2002. – Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biological Journal of the Linnean Society* 75 : 421-436.

CHANEY H.-W. 1992. – Interesting gastropods from the 1992 Cocos Island Expedition. *The Festivus* 24(8) : 86-91, figs 1-11.

CHANEY H.-W. 1994. – The molluscan fauna of Clipperton Island: A preliminary report of the 1994 Clipperton Expedition. The Western Society of Malacologists. Annual Report, 27 : 4.

DALL W.-H. 1910. – Summary of the shells of the genus *Conus* from the Pacific coast of America in the United States National Museum. *Proceedings of the United States National Museum* 38(1741) : 217-228.

EMERSON W.-K. 1994. – A zoogeographic summary of the marine mollusks of Clipperton Island (tropical eastern Pacific Ocean). *The Festivus* 26(6) : 62-71, 1 fig.

EMERSON W.-K. 1995. – A zoogeographic summary of the marine mollusks of the

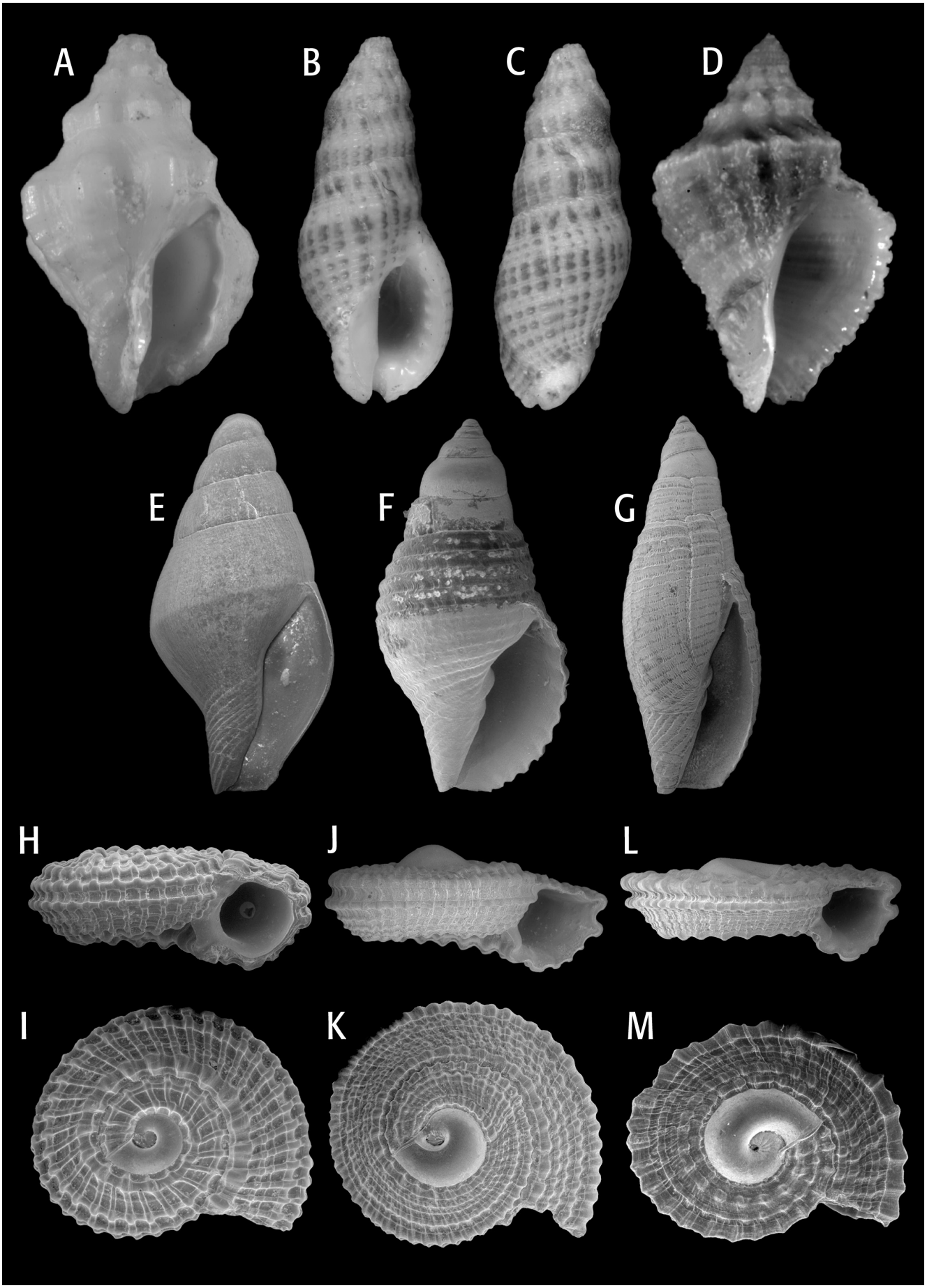


Figure 239 : choix d'espèces de mollusques de Clipperton / *selection of mollusc species from Clipperton*. **A** : Atilliosa sp. 1. 11,8 mm. **B-C** : Maculotriton serriale (Deshayes, 1834). 15,4 mm. **D** : Coralliophilinae sp. 2. 7,0 mm. **E** : Mitrella sp. 2. 2,7 mm. **F** : Mitridae sp. 1. 2,9 mm. **G** : Mitridae sp. 2. 6,5 mm. **H-I** : Architectonicidae sp. 1. 2,0 mm. **H** : vue de face / *frontal view*. **I** : vue apicale / *apical view*. **J-K** : Architectonicidae sp. 2. 4,0 mm. **J** : vue de face / *frontal view*. **K** : vue apicale / *apical view*. **L-M** : Architectonicidae sp. 3. 2,8 mm. **L** : vue de face / *frontal view*. **M** : vue apicale / *apical view*.

Revillagigedo Islands (tropical eastern Pacific Ocean). *The Festivus* 27(1) : 3-18, 1 fig.

FINET Y. 1994. – The marine molluscs of the Galápagos Islands: a documented faunal list. Editions du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, 180 p.

GEIGER D.-L., NÜTZEL A. & SASAKI T. 2008. – Vetigastropoda, *in* PONDER W.-F. & LINDBERG D.-R. (Eds), *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. University of California Press, Berkeley : 297-330.

HERTLEIN L.-G. 1937. – A note on some species of marine mollusks occurring in both Polynesia and the western Americas. *Proceedings of the American Philosophical Society* 78(2) : 303-312, 1 pl.

HERTLEIN L.-G. & ALLISON E.-C. 1960a. – Species of the genus *Cypraea* from Clipperton Island. *The Veliger* 2(4) : 94-95, 1 pl.

HERTLEIN L.-G. & ALLISON E.-C. 1960b. – Gastropods from Clipperton Island. *The Veliger* 3(1) : 13-16.

HERTLEIN L.-G. & ALLISON E.-C. 1966. – Additions to the molluscan fauna of Clipperton Island. *The Veliger* 9(2) : 138-140.

HERTLEIN L.-G. & ALLISON E.-C. 1968. – Descriptions of new species of gastropods from Clipperton Island. Occasional Papers of the California Academy of Sciences 66: 1-13, 13 figs.

HERTLEIN L.-G. & EMERSON W.-K. 1953. – Mollusks from Clipperton Island (eastern Pacific) with the description of a new species of gastropod. Transactions of the San Diego Society of Natural History 11: 345-364, 2 pls.

HERTLEIN L.-G. & EMERSON W.-K. 1957. – Additional notes on the invertebrate fauna of Clipperton Island. American Museum Novitates 1859: 1-9, 1 fig.

HERTZ J. & KAISER K.-L. 1998a. – *Colubraria* (*Colubraria*) *ochsneri* and *Colubraria* (*C.*) *lucasensis* from Isla del Coco, Costa Rica. *The Festivus* 30(3) : 35-39, figs 1-15.

HERTZ J. & KAISER K.-L. 1998b. – *Gastrochaena* (*Rocellaria*) *ovata* Sowerby, 1834, and *Scalenostoma subulata* (Broderip, 1832), sharing the same niche. *The Festivus* 30(8) : 85-88, figs 1-5.

KAISER K.-L. 1993. – An overview of the known Recent micromolluscan marine fauna of the Islas Galápagos including microfaunal list. *The Festivus* 25(10) : 90-109, figs 1-16.

KAISER K.-L. 1997. – The Recent molluscan marine fauna of the Islas Galápagos. *The Festivus* 29 (Supplement): 1-67.

KAISER K.-L. 1998. – *Cypraea talpa* on eggs and a live *Cymatium* (*Gutturnium*) *muricinum*, both at Isla del Coco, Costa Rica. *The Festivus* 30(2) : 28-29, pl. 1, figs 5,7.

KAISER K.-L. 2001. – Comments on four muricoidean (Mollusca) species formerly endemic to Isla del Coco found at Isla de Malpelo. *The Festivus* 33(1) : 3-7, figs 1-6.

KAISER K.-L. 2007. – The Recent Molluscan Fauna of Ile Clipperton (Tropical Eastern Pacific). *The Festivus* 39(Supplement) : 1-162, 43 pls., 21 text figs.

KAISER K.-L. & BRYCE C. W. 2001. – The Recent Molluscan Marine Fauna of Isla de Malpelo, Colombia. *The Festivus* (Occasional Paper 1): iii+1-147, 6 text figs., pls. 1-49, color pls. 1-5.

KAISER K.-L. & HERTZ C.-M. 2001. – Notes on *Rhizochilus antipathum* Steenstrup, 1850 (Gastropoda: Coralliophilidae) with new records from île Clipperton and Isla del Coco (tropical eastern Pacific). *The Festivus* 33(9) : 87-94, figs 1-12.

KEEN A.-M. 1971. – *Sea Shells of Tropical West America: Marine Mollusks from Baja California to Peru*. Stanford University Press, Stanford, i-xiv + 1 064 p., 22 pls.

MONTOYA M. 1983. – Los moluscos marinos de la Isla del Coco, Costa Rica. I. Lista anotada de especies. *Brenesia* 21: 325-353.

MONTOYA M. & KAISER K.-L. 1988. – Biogeographical notes on the genus Terebra (Gastropoda: Terebridae) at Isla del Coco, Costa Rica. *Revista de Biologia Tropicál* 36(2B): 569-574, figs. 1-13.

MULLINER D.-K. 1993. – Opisthobranchs of Cocos Island. *The Western Society of Malacologists Annual Report* [for 1992] 25: 2-3.

NEWMAN W.-A. 1996. – Foreword, in SCHMIEDER R. W. (ed.) Rocas Alijos. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: xv-xx.

PERRIN B. 1977. – Two days on Clipperton-or getting high on boobies. *The Festivus* 8(4) : 24-26.

REYES-BONILLA H. 1999. – Additions to the 1995 summary of the marine mollusks of the Islas Revillagigedo (tropical eastern Pacific Ocean, México). *The Festivus* 31 : 31-40, 1 fig.

SACHET M.-H. 1960. – Histoire de l'île Clipperton. *Cahiers du Pacific* 2 :1-32, 1 pl.

SACHET M.-H. 1962a. – Flora and vegetation of Clipperton Island. Proceedings of the California Academy of Sciences, 4th Series 31(10): 249-307, 1 map, 12 figs.

SACHET M.-H. 1962b. – Geography and land ecology of Clipperton Island. *Atoll Research Bulletin* 86 : 1-115, 4 figs, 5 tables.

SACHET M.-H. 1962c. – Monographie physique et biologique de l'île Clipperton. *Annales de l'institut Océanographique* 40(1) : 107 p.

SACHET M.-H. 1963. – History of change in the biota of Clipperton Island, *in* GRESSIT J. L. (Ed.) Pacific Basin Bibliography. A Symposium. Bernice P. Bishop Museum Press, Honolulu: 525-534.

SALVAT B. & EHRHARDT J.-P. 1970. – Mollusques de l'île Clipperton. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, ser. 2, 42(1): 223-231.

SALVAT B. & SALVAT F. 1972. – Geographic distribution of *Pinna rugosa* Sowerby, 1835 (Mollusca: Bivalvia) and its occurrence on Clipperton Island. *The Veliger* 15(1) : 43-44.

SHASKY D.-R. 1983. – Update on mollusks with Indo-Pacific faunal affinities in the tropical eastern Pacific. *The Festivus* 15(2) : 27-28.

SHASKY D.-R. 1989. – An update on the mollusks from the Galápagos Islands as listed in "Preliminary faunal list of the marine mollusks of the Galápagos Islands" by Yves Finet. *The Festivus* 21(1) : 7-10.

SMALL M. 1994. – Clipperton '94: an initial report. *The Festivus* 26(7) : 78-83, figs 1-3.

SMALL M. 1995. – Clipperton-where the Panamic and Indo-Pacific meet. *World Shells* 13 : 108-112, figs 1-5.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les échinodermes

Francisco A. Solís Marín, Alfredo Laguarda tabueras

Résumé

L'atoll de Clipperton a été exploré pendant l'expédition SURPACLIP-I (du 17 novembre au 3 décembre 1997) à partir du bateau océanographique *El Puma*, organisée par l'*Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, *Universidad Nacional Autónoma de Mexico*, et pendant l'expédition française organisée par J.-L. Étienne (du 28 février au 21 mars 2005). Durant ces expéditions, un total de 14 espèces d'échinodermes appartenant à quatre classes, six ordres, huit familles et 10 genres ont été recensés. Sur ces 14 espèces, neuf taxa ont été observés pour la première fois sur l'atoll : *Mithrodia bradleyi*, *Ophiocoma aethiops*, *Ophiocoma erinaceus*, *Ophiocomella sexradia*, *Ophiocomella schmitti*, *Ophiactis simplex*, *Hesperocidaris asteriscus*, *Centrostephanus coronatus* and *Euapta godeffroyi*. D'autre part neuf espèces ont été déterminées à partir des collections d'échinodermes et cinq à partir de la littérature. Au total, le nombre total d'espèces d'échinodermes observées à Clipperton est de 28. Elles appartiennent à quatre classes, sept ordres, 12 familles et 17 genres.

Abstract

Clipperton Atoll was visited during the SURPACLIP-I expeditions (17 November to 3 December 1997) on board the RV El Puma*, organized by the* Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*,* Universidad Nacional Autónoma de Mexico*, and during the J.-L. Étienne French Expedition (February 28th to March 21st on 2005). A total of 14 species of echinoderms belonging to four classes, six orders, eight families and 10 genera were collected. Nine of these species represent new records for the atoll:* Mithrodia bradleyi, Ophiocoma aethiops, Ophiocoma erinaceus, Ophiocomella sexradia, Ophiocomella schmitti, Ophiactis simplex, Hesperocidaris asteriscus, Centrostephanus coronatus and Euapta godeffroyi. *Nine species records were obtained from major echinoderm collections* and *five species are literature records. The total number of echinoderms now known from Clipperton Atoll is 28 species belonging to four classes, seven orders, 12 families and 17 genera.*

INTRODUCTION

Les premiers signalements d'échinodermes de Clipperton viennent de H.-L. Clark (1902). Ils sont basés sur l'étude de 26 spécimens de l'Indo-Pacifique ouest envoyés par M. Snodgrass. H.-L. Clark identifie deux holothuries présentes sur Clipperton dont, selon lui, une nouvelle espèce : *Holothuria frequentiamensis* (= *H. difficilis*). Des expéditions ultérieures sur Clipperton ont apporté de nouvelles données sur les échinodermes : A.-H. Clark (1939) décrit cinq espèces appartenant aux échinides, ophiurides et astérides ; Hertlein & Emerson (1957) décrivent deux espèces ; Deichmann (1958, 1963) inclut dans son rapport "Hancock" la description de quelques spécimens collectés par la Scripps quelques années auparavant. Glynn *et al.* (1996) rapporte la présence de l'étoile de mer prédatrice des coraux, *Acanthaster planci*. Les dernières observations sur les échinodermes de Clipperton sont celles de Lessios *et al.* (1996).

Dans ce chapitre, nous présentons les nouvelles données sur les échinodermes obtenues lors de l'expédition SURPACLIP-I (17 novembre au 3 décembre 1997) à partir du RV *El Puma*, organisée par l'*Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, *Universidad Nacional Autónoma de Mexico*, et pendant l'expédition française organisée par J.-L. Étienne (28 février au 21 mars 2005).

L'objectif principal de ce travail est de présenter une liste taxonomique des échinodermes de l'île de Clipperton mise à jour en utilisant :

- les spécimens récoltés directement dans ce secteur ;
- les collections scientifiques ;
- la littérature.

Ceci permettra de mieux évaluer la biodiversité de ces organismes sur l'atoll.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les spécimens récoltés durant les deux expéditions au cours de plongées, ont été déposés dans la *Colección Nacional de Equinodermos* à l'*Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, *Universidad Nacional Autónoma de México* (ICML-UNAM). Une partie du matériel récolté au cours de la mission organisée par J.-L. Étienne a été déposée au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, et à ce jour n'a pas encore été étudié.

Pour dresser la liste des échinodermes de Clipperton nous avons aussi réalisé une étude des spécimens d'échinodermes existant dans les collections de l'*United States National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC* (USNM) et du *Los Angeles County Museum, CA* (LACM). De même, nous avons réalisé une étude des données en ligne de la *California Academy of Sciences* (CAS) afin d'obtenir les espèces rassemblées par le navire M/V *Royal Star* lors de sa visite à Clipperton en avril 1994. Quelques espèces ont été ajoutées à la liste en consultant des références bibliographiques de différents auteurs.
L'organisation taxonomique dans la liste suit celle de A.-M. Clark (1989, 1993, 1996) pour les Asteroidea, Matsumoto (1915) et Fell (1960) pour les Ophiuroidea, Mortensen (1928, 1935, 1940, 1943, 1948, 1950, 1951) pour les Echinoidea et Pawson & Fell (1965) pour les Holothuroidea.

LISTE DES ESPÈCES

Classe ASTEROIDEA
Ordre VALVATIDA Perrier, 1884

Famille ACANTHASTERIDAE Sladen, 1889

Acanthaster planci **(Linnaeus, 1758)**
Asterina planci Linnaeus, 1758 : 823.

Acanthaster planci – H.-L. Clark 1921 : 101.

Acanthaster pseudoplanci Caso, 962 : 322/

••• **Matériel examiné**
Aucun.
••• **Signalements précédents**
Clipperton, Glynn *et al.* (1996).
••• **Distribution géographique**
Toute la zone corallienne de l'Indo-Pacifique ouest et également à l'est, des Galápagos au golfe de Californie si *A. ellisi* est synonyme de *A. planci* (A.-M. Clark 1993).
••• **Distribution bathymétrique**
Subtidal jusqu'à 20 m de profondeur (Hickman 1998).
••• **Remarques**
Cette espèce n'a été ni observée ni collectée pendant l'expédition de J.-L. Étienne.

Famille MITHRODIIDAE Viguier, 1878

Mithrodia bradleyi **Verrill, 1867** (Figs 240-243)
Mithrodia bradleyi Verrill, 1867 : 288-289, 348, 575, 594.

••• **Matériel examiné**
ICML-UNAM 2.52.38 : 10° 17,637' N, 109° 13,831' W, 22 m, sur des roches, coll. V. Solís Weiss, 6.III.2005, 1 spm. — ICML-UNAM 2.52.39 : 10° 18,269' N, 109° 14,162' W, 19 m, sur roches et corail vivant, coll. F.-A. Solís Marín & V. Solís Weiss, 9.III.2005, 1 spm.
••• **Autre matériel**
CAS 101551 : île de Clipperton, 10° 18,12' N, 109° 14,12' W, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 17.IV.1994, collecté près d'une ancre abandonnée. — CAS 101687 : Nord-Est de l'île de Clipperton, 10° 18,28' N, 109° 11,86' W, 9-10,5 m, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 18.IV.1994.

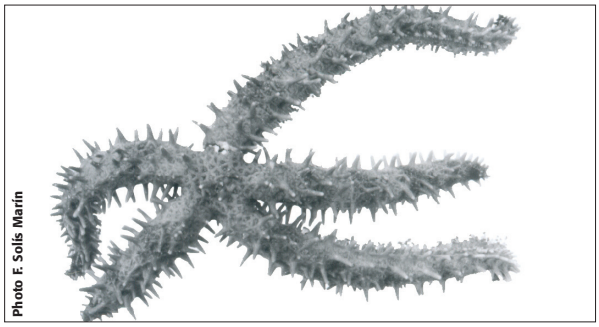


Figure 240 : *Mithrodia bradleyi* Verrill, 1867, ICML-UNAM 2.52.38, vue abactinale, R = 101 mm, r = 9 mm / *abactinal side, R = 101 mm, r = 9 mm.*

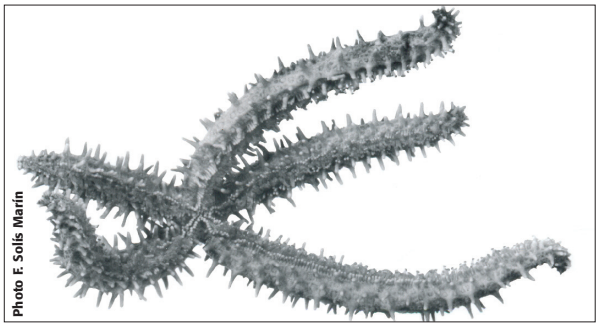


Figure 241 : *Mithrodia bradleyi*, même spécimen, vue actinale / *same specimen, details of actinal side.*

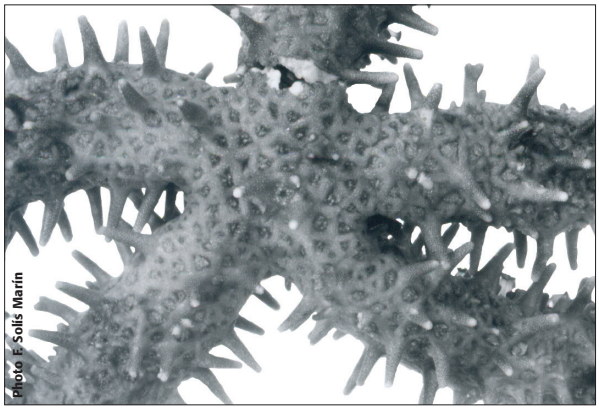


Figure 242 : *Mithrodia bradleyi*, même spécimen, détails vue abactinale / *same specimen, details of abactinal side.*

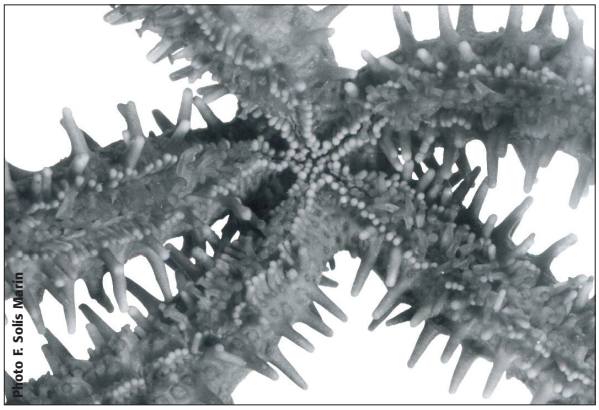


Figure 243 : *Mithrodia bradleyi*, même spécimen, détails vue actinale / *same specimen, details of actinal side.*

••• **Signalements précédents**
Aucun.
••• **Distribution géographique**
Golfe central de la Californie jusqu'au Pacifique central en incluant les îles Galápagos et la Colombie (A.-M. Clark 1993 ; Hickman 1998).
••• **Distribution bathymétrique**
0-14 m (A.-M. Clark 1993). Roches intertidales jusqu'à environ 50 m (Hickman 1998).
••• **Remarques**
Premier signalement pour Clipperton.

Classe OPHIUROIDEA
Ordre OPHIURIDA Müller & Troschel, 1840

Famille OPHIOCOMIDAE Ljungman, 1867

Ophiocoma aethiops **Lütken, 1859**
Ophiocoma aethiops Lütken, 1859 : 247.

••• **Matériel examiné**
USNM E30992 : île de Clipperton, 10° N, 109° W, côte nord-est, sur la plage côté océan, près de la piste d'atterrissage, coll. M.-H. Sachet, Id. T. Coffer, VIII.1958, 1 spm.
••• **Autre matériel**
CAS 103413 : Est de l'île de Clipperton, 10° 17,15' N, 109° 13,24' W, 15 m, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 15.IV.1994.
••• **Signalements précédents**
Aucun.
••• **Distribution géographique**
Golfe de Californie, du Mexique à Panamá et les Galápagos (Caso 1961).
••• **Distribution bathymétrique**
Du bas de la zone intertidale jusqu'à 30 m (Hickman 1998).
••• **Remarques**
Premier signalement pour Clipperton.

Ophiocoma scolopendrina **(Lamarck, 1816)**
(Figs 244-245)
Ophiura scolopendrina Lamarck, 1816 : 544.

Ophiocoma scolopendrina – Müller & Troschel 1842 : 101. — H.-L. Clark 1921 : 125-126.

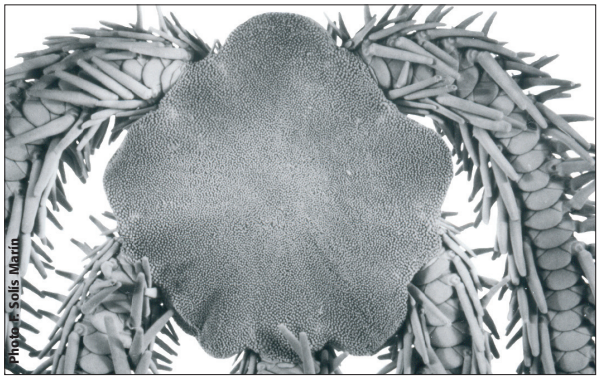


Figure 244 : *Ophiocoma scolopendrina* (Lamarck, 1816), ICML-UNAM 3.15.2, détails vue aborale, diamètre du disque=26 mm / *details of aboral side, disc diameter=26 mm*.

••• **Matériel examiné**
ICML-UNAM 3.15.4 : 10° 17,121' N, 109° 12,588' W, 10 m, sur des roches et du corail vivant, coll. F.-A. Solís Marín, J.-F. Flot, V. Solís Weiss et J.-M. Pontier, 8.III.2005, 1 spm. — ICML-UNAM 3.15.3 : 10° 18,682' N, 109° 12,142' W, 17,6 m, sur des roches et du corail mort, coll. F.-A. Solís Marín et V. Solís Weiss, 10.III.2005, 1 spm. — ICML-UNAM 3.15.2 : 10° 17,637' N, 109° 13,831' W, 7-9 m, sur des roches, coll. F.-A. Solís Marín et J.-F. Flot, 6.III.2005, 2 spm. — ICML-UNAM 3.15.1 : 10° 18,003' N, 109° 13,830' W, 30 m, sur des roches, coll. F.-A. Solís Marín et V. Solís Weiss, 5.III.2005, 1 spm.
••• **Signalements précédents**
A.-H. Clark (1939) : sur le rivage au sud de Clipperton, près de la piste d'atterrissage, 21 juillet 1938, un spécimen (USNM E5619).
••• **Distribution géographique**
Cette espèce est largement distribuée dans l'océan Pacifique. On la trouve aussi sur la côte est de l'Afrique (MacKay 1945). Dans le Pacifique, on la trouve à l'ouest du cap du Bonne Espérance, du golfe Arabique jusqu'à Hawaï et les Tuamotu à l'est. La distribution de cette espèce s'étend au nord jusqu'au golfe de Kagoshima (Japon) et au sud jusqu'à la côte australienne, à Sharks Bay à l'ouest et Port Molle à l'est (H.-L. Clark 1921).
••• **Distribution bathymétrique**
Intertidal jusqu'à 30 m environ.

Ophiocoma erinaceus **Müller & Troschel, 1842**
Ophiocoma erinaceus Müller & Troschel, 1842 : 98. — H.-L. Clark 1921 : 127.

••• **Matériel examiné**
USNM E5619 : île de Clipperton, 10° N, 109° W, sud de la piste d'atterrissage, coll. W.-L. Schmitt, *Presidential Cruise*, Id. S. Hottenrott, 21.VII.1938, 1 spm.
••• **Autre matériel**
CAS 106795 : île de Clipperton, 10° 17,65' N, 109° 12,02' W, coté sud, 12 m, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 26.IV.1994.
••• **Signalements précédents**
Aucun.
••• **Distribution géographique**
Cette espèce a une aire de distribution géographique qui coïncide presque avec celle de *O. scolopendrina*. Mer Rouge, Mozambique, Zanzibar, Natal, Seychelles,

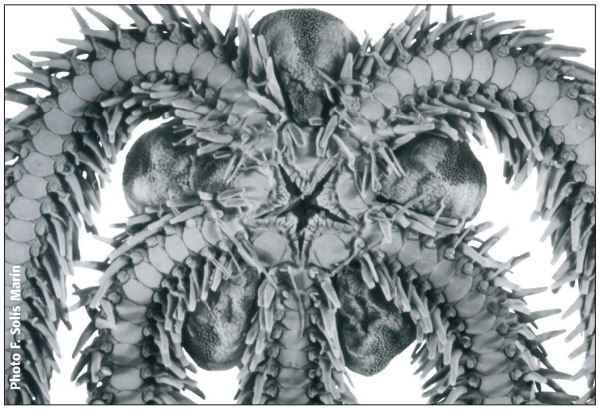


Figure 245 : *Ophiocoma scolopendrina*, même spécimen, détails vue orale / *same specimen, details of oral side*.

île Maurice, îles Sandwich, Kingsmills et îles de la Société (Smith 1879).

••• **Distribution bathymétrique**
Intertidal jusqu'à 360 m (H.-L. Clark 1921).

••• **Remarques**
Premier signalement pour Clipperton.

Ophiocomella clippertoni **A.-H. Clark, 1939**
(Figs 246-247)
Ophiocomella clippertoni A.-H. Clark, 1939 : 7.

Ophiocomella parva – A.-H. Clark 1939 : 7.

••• **Matériel examiné**
ICML-UNAM 3.213.0 : 10º 17,972' N, 109º 13,848' W, intertidal, 50 cm, sur le corail mort et vivant, coll. F.-A. Solís-Marín, C. González Salas, V. Solís Weiss et M. Hermoso Salazar, 8.III.2005, 41 spm. — USNM E5639 : syntypes, île de Clipperton, 10º 18' N, 109º 13' W, coll. W.-L. Schmitt, Presidential Cruise, 21.VII.1938, Id. A.-H. Clark, 39 spms. — USNM E5640 : syntypes, île de Clipperton, 10º 18' N, 109º 13' W, coll. W.-L. Schmitt, Presidential Cruise, Id. A.-H. Clark, 21.VII.1938, 3 spms.

••• **Signalements précédents**
Île de Clipperton ; collectés sur le rivage sur des roches au sud de la piste d'atterrissage ; 21 juillet 1938 (A.-H. Clark 1939 ; Hertlein & Emerson 1957 : 6).

••• **Distribution géographique**
Jamais observé ailleurs.

••• **Distribution bathymétrique**
Intertidal.

Ophiocomella sexradia **(Duncan, 1887)**
Ophiocnida sexradia Duncan, 1887 : 92.

Amphiacantha sexradia – H.-L. Clark 1946 : 206.

Ophiocomella sexradia – A.-M. Clark & Rowe 1971 : 86-87.

••• **Matériel examiné**
USNM E24258 : île de Clipperton, coll. C. Limbaugh, Id. C. Ahearn, X.1956, 5 spms.

••• **Signalements précédents**
Aucun.

••• **Distribution géographique**
Région afrotropicale, région ouest de l'océan Indien austral, Australie (côte centrale ouest, Grande Barrière de corail, côte sud-ouest, nord, nord-est et nord-ouest), Lord Howe Rise (Elizabeth et Middleton Reefs, Lord Howe Island), Norfolk Ridge (Norfolk Island), Territory of Ashmore & Cartier Island (Ashmore Reef). Région orientale du Pacifique central, région centrale de l'océan Indien central. Océan Pacifique ouest, îles Rottnest, jusqu'aux îles Masthead, Queensland, et Elizabeth et Middleton Reefs, mer de Tasmanie. Océan Indo-Pacifique.

••• **Distribution bathymétrique**
Intertidal jusqu'à 200 m.

••• **Remarques**
Premier signalement pour Clipperton. Cette espèce est encore imparfaitement connue.

Ophiocomella schmitti **A. H. Clark, 1939**
(Figs 248-249)
Ophiocomella schmitti A. H. Clark, 1939 : 8.

••• **Matériel examiné**
ICML-UNAM 3.174.2 : île de Clipperton, 10º 17' N, 109º 13' W, SURPACLIP-I, coll. V. Solís Weiss, 25.XI.1997, 1 spm. — ICML-UNAM 3.174.4 : 10º 18,283' N, 109º 14,015' W, 30 m, sur roches, coll. F.-A. Solís Marín, M. Hermoso Salazar et V. Solís Weiss, 5.III.2005, 2 spm. — ICML-UNAM 3.174.5 : 10º 17,637' N, 109º 13,831' W, 22 m, sur roches, coll. V. Solís Weiss, F.-A. Solís Marín et M. Hermoso Salazar, 6.III.2005, 3 spm. — ICML-UNAM 3.174.6 : 10º 17,121' N, 109º 12,588' W, 11 m, sur des roches et du corail vivant, coll. V. Solís Weiss, F.-A. Solís Marín et M. Hermoso Salazar, 7.III.2005, 2 spm.

••• **Signalements précédents**
Aucun.

••• **Distribution géographique**
Îles Galápagos (Hickmann 1998). Revillagigedo et île de Clipperton.

••• **Distribution bathymétrique**
Intertidal (Hickman 1998).

••• **Remarques**
Premier signalement pour Clipperton. Hickman (1998) avait déclaré que cette espèce était endémique des îles Galápagos.

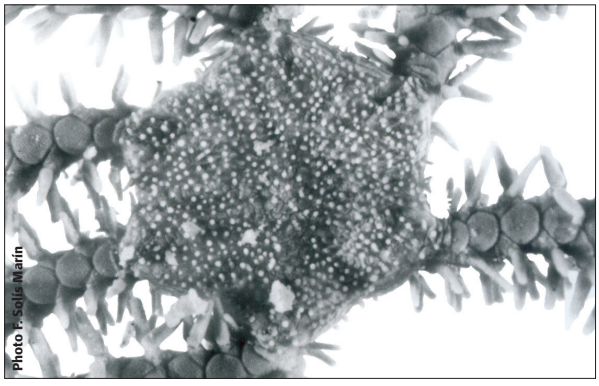


Figure 246 : *Ophiocomella clippertoni* A.-H. Clark, 1939, ICML-UNAM 3.213.0, détails vue aborale, diamètre du disque=2 mm / *details of aboral side, disc diameter= 2 mm*.

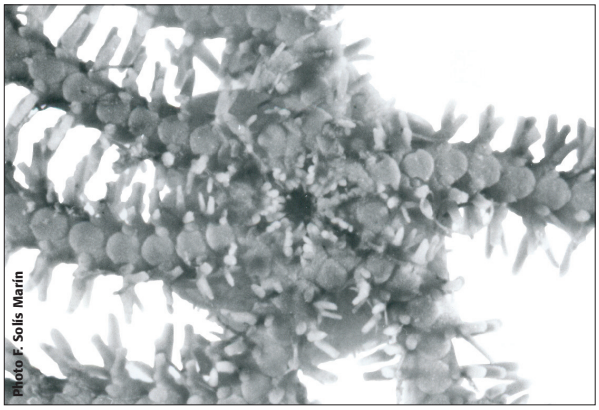


Figure 247 : *Ophiocomella clippertoni*, même spécimen, détails vue orale / *same specimen, details of oral side*.

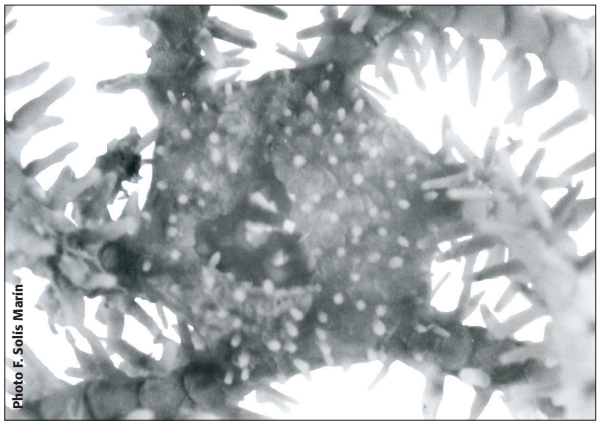


Figure 248 : *Ophiocomella schmitti* A. H. Clark, 1939, ICML-UNAM 3.174.6, détails vue aborale, diamètre du disque=1,1 mm/*details of aboral side, disc diameter=1.1 mm.*

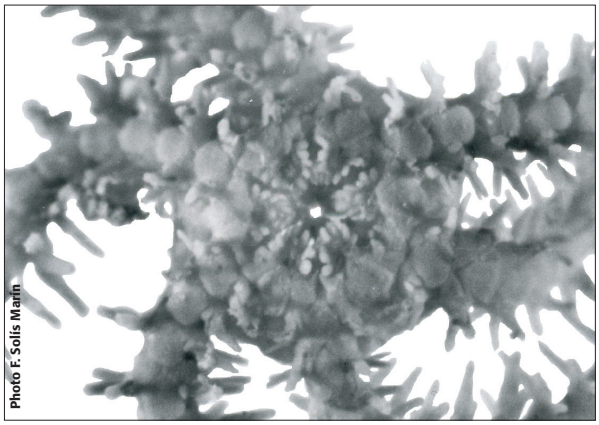


Figure 249 : *Ophiocomella schmitti*, même spécimen, détails vue orale/*same specimen, details of oral side.*

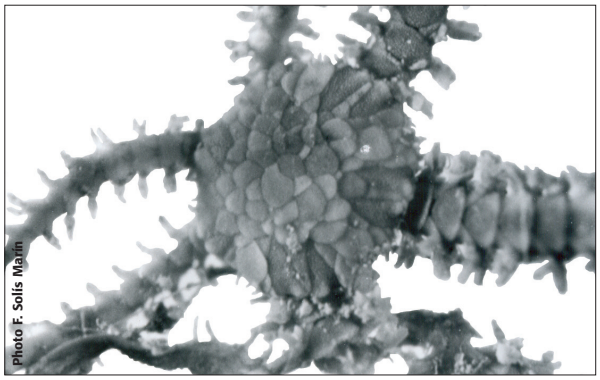


Figure 250 : *Ophiactis simplex* (Le Conte, 1851), ICML-UNAM 3.30.42, détails vue aborale, diamètre du disque=1 mm/*details of aboral side, disc diameter=1 mm.*

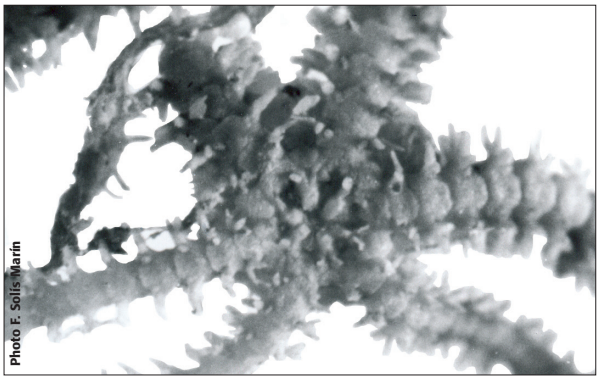


Figure 251 : *Ophiactis simplex*, même spécimen, détails vue orale/*same specimen, details of oral side.*

Famille OPHIACTIDAE Matsumoto, 1915

Ophiactis simplex (Le Conte, 1851)

(Figs 250-251)

Ophiolepis simplex Le Conte, 1851 : 318.

Ophiactis simplex – Lütken 1859 : 130.

••• **Matériel examiné**

ICML-UNAM 3.30.41 : 10° 17,121' N, 109° 12,588' W, 11 m, sur roches et corail vivant, coll. F.-A. Solís Marín et J.-F. Flot, 7.III.2005, 1 spm. — ICML-UNAM 3.30.42 : 10° 18,682' N, 109° 12,142' W, 18 m, sur des roches et du corail mort et vivant, coll. F.-A. Solís Marín et V. Solís Weiss, 10.III.2005, 2 spm.

••• **Signalements précédents**

Aucun.

••• **Distribution géographique**

La Basse Californie jusqu'au Pérou, les îles Cocos et les îles Galápagos (H.-L. Clark 1939 ; Hickman 1998).

••• **Distribution bathymétrique**

Du littoral moyen au littoral inférieur et jusqu'à une profondeur non déterminée (Hickman 1998).

••• **Remarques**

Premier signalement pour Clipperton.

Ophiactis savignyi (Müller & Troschel, 1842)

(Figs 252-253)

Ophiolepis savignyi Müller & Troschel, 1842 : 95.

Ophiactis savignyi – Ljungman 1867 : 323.

••• **Matériel examiné**

ICML-UNAM 3.29.132 : 10° 18,283' N, 109° 14, 015' W, 30 m, sur roches, coll. F.-A. Solís Marín et V. Solís Weiss, 5.III.2005, 1 spm. — ICML-UNAM 3.29.133 : 10° 17,637' N, 109° 13,831' W, 22 m, sur roches, coll. F.-A. Solís Marín et V. Solís Weiss, 6.III.2005, 1 spm. — ICML-UNAM 3.29.134 : 10° 17,121' N, 109° 12,588' W, 11 m, sur des roches et du corail vivant, coll. F.-A. Solís Marín et J.-F. Flot, 7.III.2005, 42 spm. — ICML-UNAM 3.29.135 : 10° 17,972' N,109° 13,848' W, intertidal, 50 cm, sur du corail mort et vivant, coll. F.-A. Solís Marín, C. González Salas et M. Hermoso Salazar, 8.III.2005; 4 spm. — USNM E5631 : île de Clipperton rivage au sud, sur des roches près de la piste d'atterrissage, W.-L. Schmitt, *Presidential Cruise*, Id. A.-H. Clark, 21.VII.1938, 5 spms. — USNM E24263 : île de Clipperton, coll. C. Limbaugh, X.1956, Id. C. Ahearn, 1 spm.

••• **Autre matériel**

CAS 103379 : île de Clipperton, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, plateforme corallienne peu profonde, 60 cm, 22.IV.1994.

••• **Signalements précédents**

A.-H. Clark (1939) : Clipperton, rivage sud, près de la piste d'atterrissage, sur des roches ; 21 Juillet 1938. Cinq spécimens pris avec *Ophiocomella parva*.

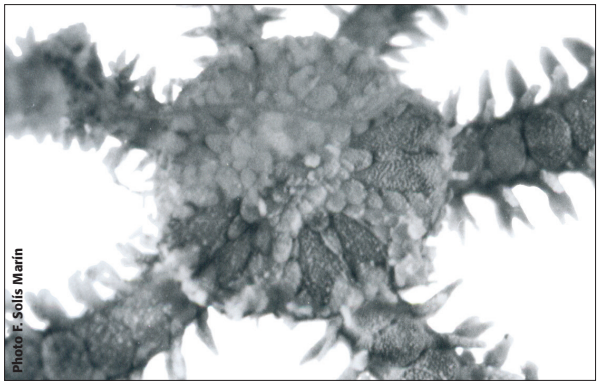


Figure 252 : *Ophiactis savignyi* (Müller & Troschel, 1842), ICML-UNAM 3.29.134, détails vue aborale, diamètre du disque=0,9 mm/*details of aboral side, disc diameter=0.9 mm.*

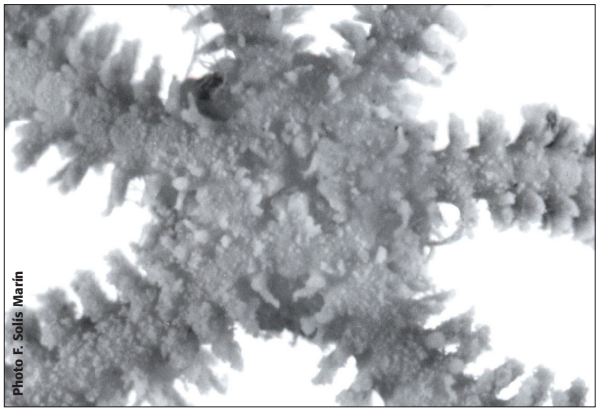


Figure 253 : *Ophiactis savignyi*, même spécimen, détails vue orale/*same specimen, details of oral side.*

••• **Distribution géographique**
Cosmopolite, régions tropicales et subtropicales.
••• **Distribution bathymétrique**
Vit préférentiellement dans la zone intertidale mais peut se trouver légèrement au-delà.
••• **Remarques**
Cette espèce est très abondante à Clipperton dans la zone intertidale.

Classe ECHINOIDEA
Ordre CIDAROIDA Claus, 1880

Family CIDARIIDAE Gray, 1825

Eucidaris thouarsii **(Valenciennes, 1846)**
(Figs 254-255)
Cidaris thouarsii Valenciennes, 1846 : 3.

Cidaris thouarsii – L. Agassiz & Desor 1846 : 326.

Cidaris (*Eucidaris*) *thouarsii* – Döederlein 1887 : 20.

Eucidaris thouarsii – Mortensen 1928 : 393-400. — Caso 1978 : 4-10.

••• **Matériel examiné**
ICML-UNAM 4.1.0 : 10º 17,637' N, 109º 13,831' W, 7-9 m, sur roches, coll. F.-A. Solís Marín et J.-F. Flot, 6.III.2005, 1 spm.
••• **Autre matériel**
CAS 101040 : côte ouest de l'île de Clipperton, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 20.IV.1994. — CAS 102534 : île de Clipperton 10º 17,3' N, 109º 12,74' W, 12 m, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 21.IV.1994. — CAS 101024, île de Clipperton, 10º 17,51' N, 109º 12,06' W, 10,5 m, R.-J. Van Syoc à bord d'étoile du M/V *Royal Star*, 19.IV.1994.
••• **Signalements précédents**
Île de Clipperton (Lessios *et al.* 1996).
••• **Distribution géographique**
C'est un des oursins les plus caractéristiques de la côte occidentale de l'Amérique tropicale et subtropicale. Il est également présent dans les îles périphériques (Clarión, Socorro, Cocos et Galápagos). Du golfe de Californie, Mexique, jusqu'aux îles de l'Équateur et des Galápagos (Hickman 1998).
••• **Distribution bathymétrique**
Intertidal jusqu'à 20 m, mais peut aller jusqu'à 150 m (Hickman 1998).

Hesperocidaris asteriscus **H.-L. Clark, 1948**
Hesperocidaris asteriscus H.-L. Clark, 1948 : 233-234. — Caso 1978 : 10-12.

••• **Matériel examiné**
Aucun.
••• **Autre matériel**
CAS 101037 : île de Clipperton, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Roral Star*, IV.1994.
••• **Signalements précédents**
Aucun.



Figure 254 : *Eucidaris thouarsii* (Valenciennes, 1846), ICML-UNAM 4.1.0, détails vue aborale, diamètre du test=5 mm, juvénile/*details of aboral side, test diameter=5 mm, juvenile.*

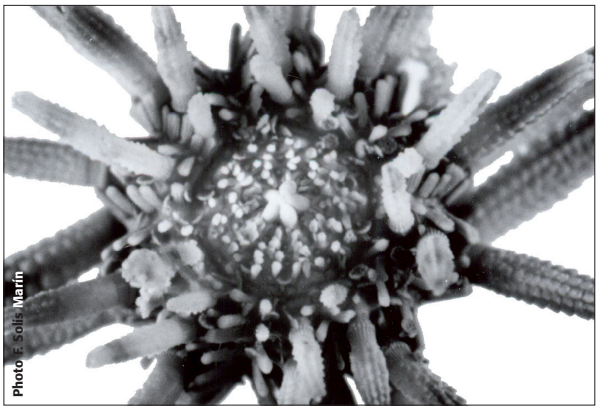


Figure 255 : *Eucidaris thouarsii*, même spécimen, détails vue orale/*same specimen, details of oral side.*

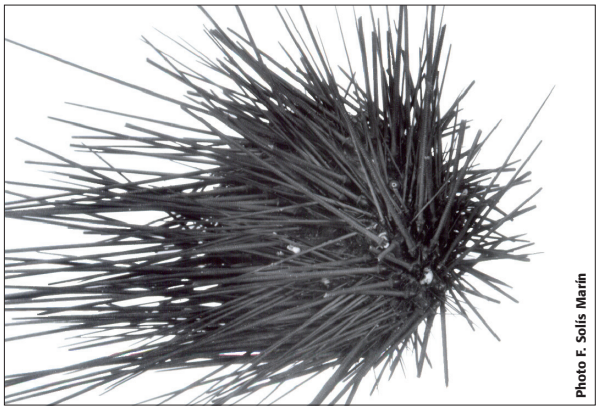


Figure 256 : *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863, ICML-UNAM 4.7.66, vue aborale, diamètre du test = 74 mm / *aboral side, test diameter = 74 mm.*

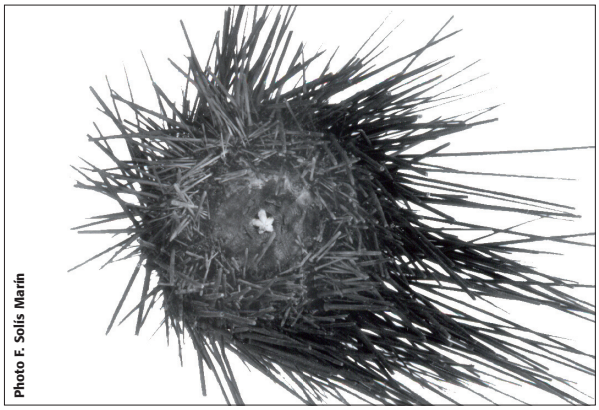


Figure 257 : *Diadema mexicanum*, même spécimen, vue orale / *same specimen, oral side.*

••• **Distribution géographique**
Cette espèce a une distribution géographique presque identique à celle de *Eucidaris thouarsii*.
••• **Distribution bathymétrique**
0-33 m (H.-L. Clark 1948).
••• **Remarques**
Premier signalement à Clipperton. Il est très probable que cette espèce soit un synonyme de *E. thouarsii*.

Ordre DIADEMATOIDA Duncan, 1889

Famille DIADEMATIDAE Gray, 1825

Diadema mexicanum **A. Agassiz, 1863**

(Figs 256-257)
Diadema mexicanum A. Agassiz, 1863 : 20. — Mortensen 1940 : 275.

Centrechinus mexicanus – Ziesenhenne 1937 : 231. — H. L. Clark, 1948 : 235-236. — Caso 1978 : 19-22.

••• **Matériel examiné**
ICML-UNAM 4.7.57 : île de Clipperton, 10º 18' 30,9" N, 109º 12' 13" W, SURPACLIP-I, coll. A. Granados Barba, 24.XI.1997, 1 spm. — ICML-UNAM 4.7.58 : île de Clipperton, 10º 18' 39" N, 109º 12' 13" W, SURPACLIP-I, coll. H. Reyes Bonilla, 25.XI.1997, 2 spm. — ICML-UNAM 4.7.65 : 10º 17,637' N, 109º 13,831' W, 7-9 m, sur roches, coll. F.-A. Solís Marín et J.-F. Flot, 6.III.2005, 1 spm. — ICML-UNAM 4.7.66 : 10º 17,972' N, 109º 13,848' W, intertidal, 50 cm, sur corail mort et vivant, coll. F.-A. Solís Marín, C. González Salas et M. Hermoso Salazar, 8.III.2005, 1 spm.
••• **Autre matériel**
CAS 101030 : côte sud de l'île de Clipperton, 12 m, 10º 17,65' N, 109º 12,02' W, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 26 avril 1994. — CAS 101983 : Sud-Ouest de l'île de Clipperton, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 16 avril 1994.
••• **Signalements précédents**
Île de Clipperton (Lessios *et al.* 1996).
••• **Distribution géographique**
Moitié du golfe de Californie, des îles Revillagigedo jusqu'à la Colombie et les îles Galápagos (Hickman 1998).
••• **Distribution bathymétrique**
0-102 m, avec forte abondance dans la zone intertidale (Caso 1978).

Diadema savignyi **Michelin, 1845**

Diadema savignyi Michelin, 1845 : 15. — Mortensen 1940 : 265-269.

••• **Matériel examiné**
Aucun.
••• **Autre matériel**
CAS 100751 : île de Clipperton.
••• **Signalements précédents**
Île de Clipperton (Lessios *et al.* 1996).
••• **Distribution géographique**
Cette espèce est distribuée partout dans l'Indo-Pacifique, de l'Afrique de l'est (Natal) aux îles du Sud, même jusqu'à l'île de Pâques, et jusqu'au Japon et les îles de Bonin dans le Nord (Mortensen 1940).
••• **Distribution bathymétrique**
Cette espèce est présente principalement dans la zone littorale, mais a été observée à des profondeurs de 60-70 m (H.-L. Clark 1925 ; Mortensen 1940).

Centrostephanus coronatus **(Verrill, 1867)**

(Figs 258-259)
Echinodiadema coronata Verrill, 1867 : 295.

Centrostephanus coronatus – A. Agassiz 1872 : 97.

••• **Matériel examiné**
ICML-UNAM 4.9.9 : 10º 18,682' N, 109º 12,142' W, 17,6 m, sur des roches et sur du corail mort et vivant, coll. F.-A. Solís Marín et V. Solís Weiss, 10.III.2005, 1 spm.
••• **Signalements précédents**
Aucun.
••• **Distribution géographique**
Golfe de Californie (Mortensen 1940), du Mexique au nord du Pérou et au nord des îles Galápagos (Hickman 1998).
••• **Distribution bathymétrique**
Zone inférieure de l'intertidal jusqu'à 125 m (Hickmann 1998). À Clipperton, cette espèce a été observée à 30 m de profondeur.
••• **Remarques**
Premier signalement pour Clipperton.

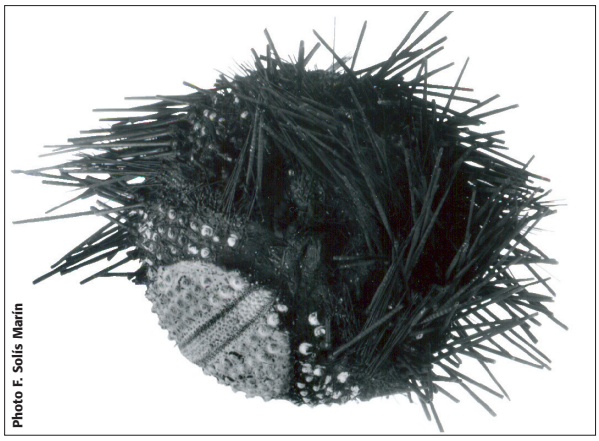


Figure 258 : *Centrostephanus coronatus* (Verrill, 1867), ICML-UNAM 4.9.9, vue aborale, diamètre du test = 123 mm / *aboral side, test diameter = 123 mm.*

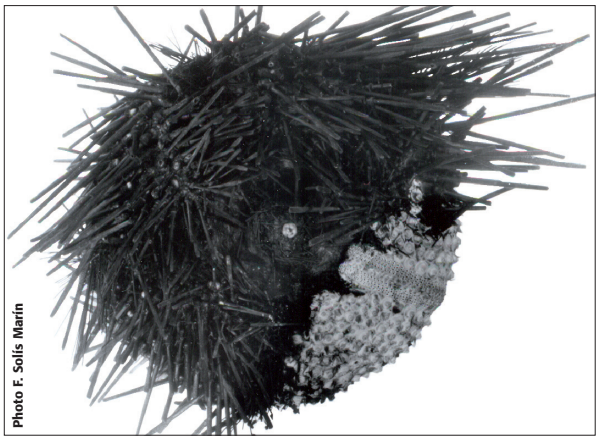


Figure 259 : *Centrostephanus coronatus*, même spécimen, vue orale / *same specimen, oral side.*

Echinothrix calamaris **(Pallas, 1774)**
Echinus calamaris Pallas, 1774 : 31.

Cidaris calamaris – Leske 1778 : 115.

Echinothrix calamaris – Peters 1853 : 488.

••• **Matériel examiné**
Aucun.
••• **Autre matériel**
CAS 100750 : île de Clipperton, 10° 19,06' N, 109° 13,04' W, 12 m, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 25.IV.1994. — CAS 100777 : île de Clipperton, 10° 19,06' N, 109° 13,04' W, 12 m, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 25.IV.1994.
••• **Signalements précédents**
Île de Clipperton (Lessios *et al.* 1996).
••• **Distribution géographique**
Distribué partout dans l'Indo-ouest Pacifique : d'Hawaï et Tahiti jusqu'au Queensland et au Japon, Maurice, Madagascar, Durban. Se trouve aussi dans la Mer Rouge (Mortensen 1940).
••• **Distribution bathymétrique**
0-90 m, mais principalement littoral (Mortensen 1940).

Echinothrix diadema **(Linnaeus, 1758)**
Echinus diadema Linnaeus, 1758 : 664.

Echinus diadema – Leske 1778 : 3173.

Echinothrix diadema – Lovén 1887 : 125-137. — Mortensen 1940 : 290-295.

••• **Matériel examiné**
Aucun.
••• **Autre matériel**
Los Angeles County Museum.
••• **Signalements précédents**
Lessios *et al.* (1996).
••• **Distribution géographique**
Comme *E. calamaris*, cette espèce est trouvée partout dans l'Indo-ouest Pacifique, des Tuamotu, Tahiti, Hawaï jusqu'au Japon, Nord Australie, Madagascar, Afrique de l'est, et aussi dans la mer Rouge (Mortensen 1940).
••• **Distribution bathymétrique**
Cette espèce est confinée à la région littorale (Mortensen 1940).

Famille ECHINOMETRIDAE Gray, 1825

Echinometra vanbrunti **A. Agassiz, 1863**
Echinometra vanbrunti A. Agassiz, 1863 : 21.

••• **Matériel examiné**
Aucun.
••• **Signalements précédents**
Île de Clipperton (Lessios *et al.* 1996).
••• **Distribution géographique**
Côte occidentale de l'Amérique, de la Basse Californie au Pérou (H.-L. Clark 1948).
••• **Distribution bathymétrique**
0-53 m (H.-L. Clark 1948 ; Hickman 1998).
••• **Remarques**
Il est étonnant que cette espèce d'*Echinometra* ait été mentionnée par Lessios *et al.* (1996), au lieu de *E. oblonga* qui vit sur les îles de l'océan Pacifique.

Famille TOXOPNEUSTIDAE Troschel, 1872

Tripneustes depressus **A. Agassiz, 1863**
(Figs. 260-261)
Tripneustes depressus A. Agassiz, 1863 : 24. — Caso 1978 : 124-126.

••• **Matériel examiné**
ICML-UNAM 4.18.3 : 10° 18,269' N, 109° 14,162' W, 17,1 m, sur roches et corail mort, coll. F.-A. Solís Marín et V. Solís Weiss, 9.III.2005, 1 spm. — ICML-UNAM 4.18.18 : 10° 17,637' N, 109° 13,831' W, 7-9 m, sur roches, coll. F.-A. Solís Marín et J.-F Flot, 6.III.2005, 1 spm.
••• **Autre matériel**
CAS 100611 : Nord-Est de l'île de Clipperton, 10° 18,28' N, 109° 11,86' W, 10-10,5 m, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 18.IV.1994. — CAS 100704, Nord-Est de l'île de Clipperton, 12-13,5m, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 14.IV.1994.
••• **Signalements précédents**
Île de Clipperton (Lessios *et al.* 1996).

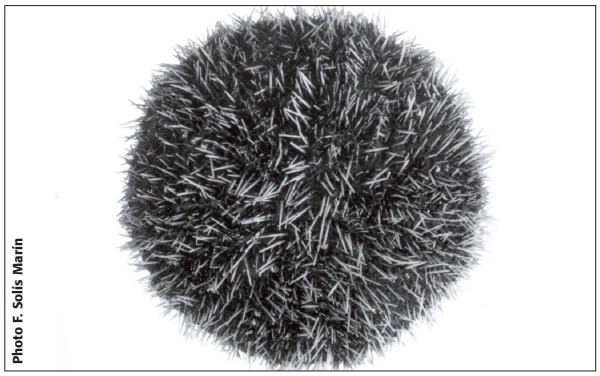


Figure 260 : *Tripneustes depressus* A. Agassiz, 1863, ICML-UNAM 4.18.3, vue aborale, diamètre du test=124 mm/*aboral side, test diameter=124 mm.*

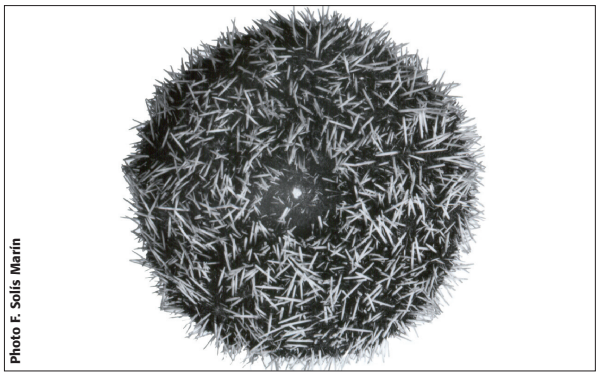


Figure 261 : *Tripneustes depressus*, même spécimen, vue orale/*same specimen, oral side.*

••• **Distribution géographique**
De la basse Californie méridionale aux îles de l'Équateur et Galápagos (Hickman 1998).
••• **Distribution bathymétrique**
Infralittoral jusqu'à 73 m (Hickman 1998).

Toxopneustes roseus **(A. Agassiz, 1863)**
Boletia rosea A. Agassiz, 1863 : 24.

Toxopneustes roseus – H.-L. Clark 1912 : 283.

••• **Matériel examiné**
Aucun.
••• **Autre matériel**
CAS 100610 : côte nord de l'île de Clipperton, R.-J. Van Syoc à bord du M/V *Royal Star*, 22.IV.1994.
••• **Signalements précédents**
Lessios *et al.* (1996).
••• **Distribution géographique**
Du Golfe de Californie vers l'Équateur et les îles Galápagos (Caso 1978 ; Hickman 1998).
••• **Distribution bathymétrique**
0-54 m (Caso 1978).

Ordre SPATANGOIDA Claus, 1876

Family BRISSIDAE Gray, 1855

Metalia nobilis **Verrill, 1867**
Metalia nobilis Verrill, 1867 : 319, 328, 331, 345, 595. — Mortensen 1951: 542-545.

••• **Matériel examiné**
Aucun.
••• **Autre matériel**
CAS 103426 : île de Clipperton, côté Sud, Kirstie Kaiser, M/V *Royal Star*, 26 avril 1994.
••• **Signalements précédents**
Aucun.
••• **Distribution géographique**
Connue uniquement en Basse Californie (cap San Lucas) et dans le golfe de Panamá (Mortensen 1951).
••• **Distribution bathymétrique**
0-18 m (Mortensen 1951 ; Caso 1983).
••• **Remarques**
Premier signalement pour Clipperton.

Classe HOLOTHUROIDEA
Ordre ASPIDOCHIROTIDA Grube, 1840

Famille HOLOTHURIIDAE Ludwig, 1894

Holothuria (Semperothuria) flavomaculata **(Semper, 1868)**
Holothuria flavomaculata Semper, 1868 : 87, 277.

Semperothuria flavomaculata – Deichmann 1958 : 303 (key) ; 1963 : 3-4.

Holothuria (*Semperothuria*) *flavomaculata* – Rowe 1969 : 135.

••• **Matériel examiné**
Aucun.
••• **Signalements précédents**
Deichmann (1963) comme *Semperothuria flavomaculata.*
••• **Distribution géographique**
Samoa, Tahiti (Panning 1934). Région afrotropicale et ouest océan Indien ; est océan Indien ; ouest océan Pacifique, Houtman Abrolhos WA ; centre de l'Indo-ouest Pacifique (A.-M. Clark & Rowe 1971).
••• **Distribution bathymétrique**
3-200 m (Deichmann 1963 ; A.-M. Clark & Rowe 1971).
••• **Remarques**
Cette espèce est très rare sur Clipperton. Elle se confond facilement avec des spécimens contractés de *Holothuria atra*, mais la rugosité de la peau permet de la distinguer. L'espèce n'a pas été observée par les plongeurs en dehors de la partie nord de Clipperton à 40 m de profondeur (Deichmann 1963). Les spécimens mentionnés par Deichmann (1963) se trouvent au *Museum of Comparative Zoology*, Harvard (numéro 3008).

Holothuria (Halodeima) kefersteini **(Selenka, 1867)**
Stichopus kefersteini Selenka, 1867 : 318-319.

Holothuria (*Halodeima*) *kefersteini* – Rowe 1969 : 138.

••• **Matériel examiné**
Aucun.
••• **Signalements précédents**
Île de Clipperton (Hickman 1998).

••• **Distribution géographique**
De la Baja California au Pérou. Du Mozambique à Hawaï ; îles Cocos, Clipperton et îles Galápagos (Hickman 1998).
••• **Distribution bathymétrique**
0-27 m (Maluf 1988).

Holothuria (Halodeima) atra **Jaeger, 1833**
Holothuria atra Jaeger, 1833 : 22. — Panning 1934.

Ludwigothuria atra – Deichmann 1958 : 312.

Holothuria (*Halodeima*) *atra* – Rowe 1969 : 138.

••• **Matériel examiné**
ICML-UNAM 5.24.0 : Sud-Est de l'île de Clipperton, 10º 18' 39" N, 109º 12' 13" W, 10 m, SURPACLIP-I, coll. A. Medina Cárcamo, 25.XI.1997, 1 spm. — ICML-UNAM 5.24.1 : île de Clipperton, 10º 17' 58" N, 109º 12' 8,5" W, intertidal, SURPACLIP-I, coll. L. Ortíz, 25.XI.1997, 2 spm. — ICML-UNAM 5.24.2 : Sud-Est de l'île de Clipperton, 10º 18' 39" N, 109º 12' 13" W, 10 m, SURPACLIP-I, coll. A. Medina Cárcamo, 25.XI.1997, 3 spm. — ICML-UNAM 5.24.8 : île de Clipperton, 10º 17,972' N, 109º 13,848' W, 30 cm (d'intertidal), sur roches, coll. V. Solís Weiss, 4.III.2005, 1 spm. — ICML-UNAM 5.24.9 : 10º 17,972' N, 109º 13,848' W, 0-50 cm intertidal, roches et sable, coll. F.-A. Solís Marín et M. Hermoso Salazar, 6.III.2005, 14 spm. — ICML-UNAM 5.24.10 : 10º 17,899' N, 109º 13,744' W, intertidal, 20 cm, coll. F.-A. Solís Marín, 9.III.2005, 1 spm.
••• **Signalements précédents**
H.-L. Clark (1902). Deichmann (1963 : 4).
••• **Distribution géographique**
Du Mozambique à Hawaï (Fisher 1907). Îles Galápagos, îles Cocos (Deichmann 1963 ; Hickman 1998).
••• **Distribution bathymétrique**
0-27 m (Maluf 1988).
••• **Remarques**
Cette espèce d'échinoderme est abondante et bien répendue à Clipperton.

Holothuria (Platyperona) difficilis **Semper, 1868**
Holothuria difficilis Semper, 1868 : 92.

Holothuria frequentiamensis H.-L. Clark, 1902 : 530-531.

Microthele difficilis – Deichmann 1958 : 288 ; 1963 : 2-3.

Holothuria (*Platyperona*) *difficilis* – Rowe 1969 : 145.

••• **Matériel examiné**
ICML-UNAM 5.25.20 : 10º 17,972' N, 109º 13,848' W, intertidal, 30 cm, sur les coraux morts et le corail vivant, coll. F.-A. Solís Marín, C. González Salas, M. Hermoso Salzar, 4.II.2005, 1 spm. — ICML-UNAM 5.25.21 : 10º 17,121' N, 109º 12,588' W, 10 m, sur la roche et le corail vivant, F.-A. Solís Marín, J.-F. Flot, V. Solís Weiss et J.-M. Pontier, 8.III.2005, 1 spm. — ICML-UNAM 5.25.22 : 10º 17,972' N, 109º 13,848' W, intertidal, 50 cm, sur les coraux morts et le corail vivant, coll. F.-A. Solís Marín, C. González Salas, M. Hermoso Salzar, 8.III.2005, 6 spm.
••• **Autre matériel**
CAS 21165 : sintypes de *H. frequentiamensis* Clark, 1902, Clipperton, Hopkins-Standford Gal. Exp. Années 1898-1899.
••• **Signalements précédents**
H.-L. Clark (1902) comme *H. frequentiamensis*. Deichmann (1963), comme *Microthele difficilis*.
••• **Distribution géographique**
De la côte est de l'Afrique à la région panaméenne, où cette espèce est connue dans les îles Galápagos, à Clipperton et au nord vers l'île Espiritu Santo dans le golfe de Californie (Deichmann 1963).
••• **Distribution bathymétrique**
0-100 m (Hickman 1998).

Holothuria (Mertensiothuria) leucospilota **(Brandt, 1835)**
Stichopus leucospilota Brandt, 1835 : 51.

Mertensiothuria leucospilota – Deichmann 1958 : 297 ; 1963 : 4.

Holothuria (*Mertensiothuria*) *leucospilota* – Rowe 1969 : 149.

••• **Matériel examiné**
ICML-UNAM 5.31.48 : île de Clipperton, 10º 17,972' N, 109º 13,848' W, 30 cm (d'intertidal), coll. V. Solís Weiss, 4.III.2005, 9 spm. — ICML-UNAM 5.31.51 : Sud-Est de l'île de Clipperton, 10º 18' 39" N, 109º 12' 13" W, 10 m, SURPACLIP-I, coll. A. Medina Cárcamo, XI.1997, 3 spm. — ICML-UNAM 5.31.52 : Sud-Est de l'île de Clipperton, 10º 18' 39" N, 109º 12' 13" W, 10 m, SURPACLIP-I, coll. A. Medina Cárcamo, 25.XI.1997, 3 spm. — ICML-UNAM 5.31.53 : Sud-Est de l'île de Clipperton, coll. A. Medina Cárcamo, 25.XI.1997, 1 spm. — USNM E17113 : île de Clipperton, 10º 18' N, 109º 13' W, rivage, coll. W. L. Schmitt, Id. C. Ahearn, croisière présidentielle, 21.VII.1938, 1 spm.
••• **Signalements précédents**
Île de Clipperton (Hertlein & Emerson 1957 : 6-7).
••• **Distribution géographique**
Décrite à l'origine dans les îles Marshall, elle se retrouve dans la plupart des eaux tropicales Indo-Pacifiques, de la mer Rouge à Zanzibar, et au Nord de l'Australie à la Polynésie et Hawaï, aux îles Galápagos dans le Pacifique oriental (Deichmann 1958).
••• **Distribution bathymétrique**
Sur Clipperton, de 0 à 30 m.
••• **Remarques**
Les spécimens de l'île de Clipperton sont plus grands que ceux des Galápagos et de quelques autres îles.

Famille STICHOPOPIDAE Haeckel, 1896

Stichopus horrens **Selenka, 1867**
Stichopus horrens Selenka, 1867 : 316. — H.-L. Clark 1922 : 64. — Deichmann 1963 : 2.

Stichopus godeffroyi Semper, 1868 : 75.

Stichopus godeffroyi var. *pygmaeus* – Semper 1868 : 75, 246.

Stichopus tropicalis – Fisher, 1907 : 676.

••• **Matériel examiné**
Aucun.
••• **Signalements précédents**
Côté nord de l'île de Clipperton (Deichmann 1963).
••• **Distribution géographique**
Îles Samoa, Fidji et Hawaï (Fisher 1907) ; Pacifique central, les îles Carolines, îles de la Société et les îles Galápagos (Hickman 1998).
••• **Distribution bathymétrique**
10-20 m (Deichmann 1963).
••• **Remarques**
Pas de récolte, mais observation durant la mission à 50 m de profondeur. Deichmann (1963) affirme que cette espèce est bien établie sur l'île à des profondeurs entre 10 et 20 m.

Ordre APODIDA (Brandt, 1835)

Famille SYNAPTIDAE Burnmeister, 1837

Euapta godeffroyi **(Semper, 1868)**
Synapta godeffroyi Semper, 1868 : 231.

Euapta godeffroyi – Östergren 1898 : 114. — H.-L. Clark 1907 : 72-73. — Massin 1999 : 100-102.

••• **Matériel examiné**
ICML-UNAM 5.81.9 : 10° 17,121' N, 109° 12,588' W, 11 m, sur roche et corail vivant, 7.III.2005, 1 spm. — ICML-UNAM 5.81.9 : 10° 18,682' N, 109° 12,142' W, 18 m, sur des roches, des coraux morts et vivants, coll. F.-A. Solís Marín et V. Solís Weiss, 10.III.2005, 1 spm.
••• **Signalements précédents**
Aucun.
••• **Distribution géographique**
Mer Rouge, Zanzibar, Seychelles (Aldabra), Madagascar, Mauritius, Afrique du Sud (Natal), îles Maldives, Inde (îles de Laccadive), îles Cocos Keeling, Indonésie (Sulawesi, mer de Célèbes), Philippines, Vietnam, Chine, îles Mariannes (Guam), îles de Palau, îles Caroline (Kosrae), Papouasie Nouvelle-Guinée (province de Madang), Australie (mer de Timor, mer de Tasman), Nouvelle Calédonie, Fidji (Rotuma, île de Viti), Samoa, îles d'Hawaï, îles de la Société, Eastern Island, Golfe de Californie (Massin 1999).
••• **Distribution bathymétrique**
Intertidal à 20 m.
••• **Remarques**
Premier signalement pour Clipperton.

CONCLUSIONS

Espèces	Pacifique mexicain (Pacifique central est)	Indo-Pacifique
Acanthaster planci		X
Mithrodia bradleyi	X	
Ophiocoma aethiops	X	
Ophiocoma scolopendrina		X
Ophiocoma erinaceus		X
Ophiocomella clippertoni	X	
Ophiocomella sexradia		X
Ophicomella schmitti	X	
Ophiactis simplex	X	
Ophiactis savignyi	X	X
Eucidaris thouarsii	X	
Hesperocidaris asteriscus	X	
Diadema mexicanum	X	
Diadema savignyi		X
Centrostephanus coronatus	X	
Echinothrix calamaris		X
Echinothrix diadema		X
Echinometra vanbrunti	X	
Tripneustes depressus	X	
Toxopneustes roseus	X	
Metalia nobilis	X	
Holothuria flavomaculata		X
Holothuria kefersteini	X	
Holothuria atra		X
Holothuria difficilis	X	
Holothuria leucospilota		X
Stichopus horrens		X
Euapta godeffroyi	X	X

La faune des échinodermes de Clipperton est remarquablement pauvre comparée à celle des rivages occidentaux du Mexique les plus proches de l'atoll (1 280 km) et à celle du Pacifique occidental. La situation d'isolement géographique de Clipperton a probablement joué un rôle important dans la distribution et donc dans la biodiversité de sa faune.
Vingt-huit espèces d'échinodermes sont présentes sur l'île de Clipperton : Asteroidea (deux espèces), Ophiuroidea (huit espèces), Echinoidea (11 espèces) et Holothuroidea (sept espèces). Elles sont réparties en sept ordres, 12 familles et 17 genres. Neuf nouveaux taxa pour Clipperton ont été recensés : *Mithrodia bradleyi*, *Ophiocoma aethiops*, *Ophiocoma erinaceus*, *Ophiocomella sexradia*, *Ophiocomella schmitti*, *Ophiactis simplex*, *Hesperocidaris asteriscus*, *Centrostephanus coronatus* et *Euapta godeffroyi*.
Parmi ces 28 espèces d'échinodermes, 15 sont typiques du Pacifique mexicain, 11 correspondent à la faune de l'Indo-Pacifique et deux sont à large répartion écologique.
Peu d'espèces d'échinodermes semblent s'être bien établies sur l'atoll. On en trouve quatre parmi les holothuries (*Holothuria atra*, *H. leuscopilota*, *H. difficilis* et *Stichopus horrens*) et deux echinoides (*Diadema mexicanum* et *Centrostephanus coronatus*).

Tableau XLV : distribution biogéographique des espèces d'échinodermes de Clipperton.
Main distribution patterns of echinoderm species inhabiting Clipperton atoll.

Par contre, l'holothurie *Holothuria flavomaculata*, à l'origine décrite à Samoa puis à Tahiti et en Inde orientale, est considérée comme plutôt rare.
La faune peu profonde d'échinodermes de l'île de Clipperton comprend des espèces qui existent des deux côtés de la barrière Pacifique est (barrière d'Ekman) mentionnée par Hertlein & Emerson (1957) et Lessios *et al*. (1996). C'est un mélange des deux provinces biogéographiques (Tab. XLV). Deichmann (1963) a écrit que plus de formes d'échinodermes d'Indo-ouest Pacifique peuvent traverser cette barrière d'Ekman, au moins par intermittence. De plus certains de ces échinodermes peuvent échapper au recensement car ils vivent à une plus grande profondeur à Clipperton que dans l'Indo-ouest Pacifique, zone plus favorable (Deichmann 1963).

REMERCIEMENTS

Nous remercions J.-L. Étienne et son équipe pour avoir organisé cette expédition à Clipperton. Nos remerciements vont également au capitaine et à l'équipage du *Rara Avis*, à D. Pawson, C. Ahearn et R. Mooi pour nous avoir donné accès à la base de données et aux collections du *National Museum of Natural History* et de la *California Academy of Sciences*, à M. Arango Arias qui a permis le financement de la participation de l'équipe mexicaine, à V. Solís Weiss pour nous avoir donné accès à la base de données SURPACLIP-I, à J.-F. Flot, C. González Salas et à M. Hermoso Salazar pour leur aide pendant les travaux sur le terrain, à A. de La Luz Durán González et J. Torres Vega pour leur assistance technique.

Bibliographie

AGASSIZ A. 1863. – List of the Echinoderms sent to different Institutions in exchange for other specimens, with annotations. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Cambridge, Massachusetts, U. S. A.* 1(2) : 17-28.

AGASSIZ A. 1872. – Revision of the Echini. *Memoirs Museum Comparative Zoology* 3(1-4) : 744 p.

AGASSIZ L. & DESOR E. 1846. – Catalogue raisonné des familles, des genres et des espèces de la classe des Echinodermes. *Annales des Sciences Naturelles et Zoologie de Paris* 6 : 305-374.

BRANDT J.-F. 1835. – *Prodromus descriptionis animalium ab H. Mertensio in orbis terrarum circumnavigatione observatorum. Fascic. I. Polypos, Acalephas Discophoras et Siphonophoras, nec non Echinodermata continens*. Petropoli, Sumptibus Academiae, 76 p.

CASO M.-E. 1961. – *Los Equinodermos de México*. Doctoral thessis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Mexique, 338 p.

CASO M.-E. 1962. – Estudios sobre astéridos de México. Observaciones sobre especies pacíficas del género *Acanthaster* y descripción de una subespecie nueva, *Acanthaster ellisi pseudoplanci*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 32(1-2): 313-331.

CASO M.-E. 1978. – Los Equinoideos del Pacífico de México. Parte 1. Ordenes Cidaroidea y Aulodonta ; Parte 2. Ordenes Stiridonta y Camarodonta. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnologia, Universidad Nacional Autónoma de México*, Publicación especial 1 : 244 p.

CLARK A.-H. 1939. – Echinoderms (other than Holothurians) collected on the Presidential Cruise of 1938. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 98(11) : 1-18.

CLARK A.-M. 1989. – An index of names of recent Asteroidea. Part. 1: Paxillosida and Notomyotida, *in* JANGOUX M. & LAWRENCE J.-M. (Eds), *Echinoderm Studies*. A.A. Balkema, Rotterdam, Brookfiedl : 225-347.

CLARK A.-M. 1993. – An index of names of recent Asteroidea -Part 2: Valvatida, *in* JANGOUX M. & LAWRENCE J.-M. (Eds), *Echinoderm Studies*. A.A. Balkema, Rotterdam, Brookfiedl : 187-366.

CLARK A.-M. 1996. – An index of names of recent Asteroidea -Part 3: Velatida and Spinulosida, *in* JANGOUX M. & LAWRENCE J.-M. (Eds), *Echinoderm Studies*. A.A. Balkema, Rotterdam, Brookfiedl : 183-250.

CLARK A.-M. & ROWE F.-W.-E. 1971. – *Monograph of Shallow-water Indo-west Pacific Echinoderms*. British Museum (Natural History), London, 238 p. [British Museum (Natural History) Publication; n° 690].

CLARK H.-L. 1907. – The Apodous Holothurians. A Monograph of the Synaptidae and Molpadiidae, including a Report on the representatives of these families in the Collections of the United National Museum. *Smithsonian Contributions to Knowledge* 35(1723) : 1-231 p.

CLARK H.-L. 1902. – Papers from the Hopkins Standford Galápagos Expedition, 1898-1899. XII. Echinodermata. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 4 : 521-531.

CLARK H.-L. 1912. Hawaiian and other Pacific Echini. The Pedinidae, Phymosomatidae, Stomopneustidae, Echinidae, Temnopleuridae, Strongylocentrotidae and Echinometridae. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College* 34(4) : 1-180.

CLARK H.-L. 1921. – *Echinoderms fauna of Torres Strait: its compositions and its origin*. Carnegie Institution of Washington Publication 214. Papers from the Department of Marine Biology of the Carnegie Institution of Washington, vol 10. : 223 p.

CLARK H.-L. 1922.– The Holothurians of the Genus *Stichopus*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 65(3) : 39-73

CLARK H.-L. 1925. Echinoderms other than sea stars. Echinoderms of the Tropical Central Pacific. Marine Zoology of Tropical Central Pacific. *Bernice P. Bishop Museum Bulletin* 27 : 89-111.

CLARK H.-L. 1939. – Two new ophiurans from the Smithsonian Hartford Expedition, 1937. *Proceedings of the United States National Museum* 86(3054) : 415-418.

CLARK H.-L. 1946. – The echinoderm fauna of Australia. Its composition and its origin. *Carnegie Institution of Washington Publication* 566: 567 p.

CLARK H.-L. 1948. – *A report of the Echini of he warmer Eastern Pacific, based on the collections of the «Velero» III*. Allan Hancock Foundation and the Institute for Marine and Coastal Studies, University of Southern California, Los Angeles : 225-351. (Allan Hancock Pacific Expeditions ; 8)

DEICHMANN E. 1958. – *The Holothuroidea collected by the Velero III and IV during the years 1932 to 1954. Part. II Aspidochirota*. Allan Hancock Foundation and the Institute for Marine and Coastal Studies, University of Southern California, Los Angeles : 253-352. (Allan Hancock Pacific Expeditions ; 11).

DEICHMANN E. 1963. – The holothurians of Clipperton Island in the eastern Tropical Pacific. *Breviora* 179 : 1-5.

DÖEDERLEIN L. 1887. – *Die Japanischen Seeigel. Vol. 1. Cidaridae und Saleniidae.* E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Koch), Stuttgart, 59 p.

DUNCAN P.-M. 1887. – On the Ophiuridae of the Mergui Archipelago collected for the Trustees of the Indian Museum, Calcutta, by Dr John Anderson, F.R.S., Superintendent at the Museum. *Journal of the Linnean Society (Zoology)* 21 : 85-106.

FELL H.-B. 1960. – Synoptic keys to the Genera of Ophiuroidea. *Zoology Publications from Victoria University of Wellington* 26: 1-44.

FISHER W.-K. 1907. – The Holothurians of the Hawaiian Islands. *Proceedings of the United States National Museum* 32 : 637-744.

GLYNN P.-W., VERON J.-E.-N. & WELLINGTON G.-M. 1996. – Clipperton Atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs* 15(2) : 71-99.

HERTLEIN L.-G. & EMERSON W.-K. 1957. – Additional Notes on the Invertebrate Fauna of Clipperton Island. *American Museum Novitates* (1859) : 1-9.

HICKMAN C.-P. 1998. – *A field guide to sea stars and other echinoderms of Galápagos*. Sugar Spring Press. Lexington, Virginia, 83 p. (Galapagos Marine Life Series).

JAEGER G.-F. 1833. – *De Holothuriis* (Dissertation Inauguration). Turin, 40 p.

LAMARCK J. B. P. A. DE MONET DE. 1815. 1816. – Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Edit. 1. Vols. 2 & 3. Verdière, París : 522-568 ; 1-76.

LE CONTE J.-L. 1851. – Zoologial Notes. *Proceedings of the Academy of Natural Sciencies of Philadepphia* 5: 316-319.

LESKE N.-G. 1778. – *Additamenta ad Jacobi Theodori Klein naturalem dispositionem Echinodermatum. Accessit lucubratiuncula de Aculeis Echinorum marinorum, cum spicilegio de Belemnitis*. Edita et aucta a N. G. Leske Lipsiae, 278 p.

LESSIOS H., KESSING B.-D., WELLINGTON G.-M. & GRAYBEAL A. 1996. – Indo-Pacific echinoids in the tropical eastern Pacific. *Coral Reefs* 15 : 133-142.

LINNAEUS C. 1758. – *Systema Naturae par Regna Tria Naturae, secunndum Classes, ordines, Genera, Species, cum Chracteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Tomus I. Editio Decima, Reformata. Impensis Direct. Laurentii Salvii, Holmiae : 824 p.

LJUNGMAN A. 1867. – Ophiuroidea viventia hue usque cognita enumerat. Öfversigt af Kongl. *Vetenskaps Akademiens Förhandlingar* (9): 303-336.

LÓVEN S. 1887. *On the Species of Echinoidea described by Linnaeus in his Work Museum Ludovicae Ulricae. With Nine Plates*. Communicated to the R. Swedish Academy of sciences. Stockholm, Kongl. Boktryckeriet P. A. Norstedt & Söner : 8vo. (2) + 195 p + 9 plates

LÜTKEN C. 1859. – Bidrag til Kundskab om de ved Kysterne af Mellem og Syd-Amerika levende Arter af Söstjerner. *Videnskabelige Meddelelser* 1: 25-96.

MACKAY D.-C.-G. 1945. – Notes on the aggregating marine invertebrates of Hawaii. *Ecology* 26(2) : 205-207.

MALUF L.-Y. 1988. – Composition and Distribution of the Central Eastern Pacific Echinoderms. *Natural History Museum of Los Angeles County. Technical Reports* (2): 1-242.

MASSIN C. 1999. – Reef-dwelling Holothuroidea (Echinodermata) of the Spermonde Archipielago (South-West Sulawesi, Indonesia). *Zoologische Verhandelingen*. 329: 4-144.

MATSUMOTO H. 1915. – A new classification of Ophiuroidea with descriptions of new genera and species. *Natural Sciences of Philadelphia* 67: 43-93.

MICHELIN H. 1845. – Zoophytes, Echinodermes et Stellérides de l'Île Maurice. *Zoophytes* : 1–27.

MORTENSEN T. 1928. – *A Monograph of the Echinoidea. I. Cidaroidea*. C. A. Rietzel, Copenhagen, 551 p.

MORTENSEN T. 1935. – *A Monograph of the Echinoidea. II. Bothriocidaroidea, Melonechinoidea, Lepidocentrotida and Stirodonta*. C. A. Rietzel, Copenhagen, 647 p.

MORTENSEN T. 1940. – *A Monograph of the Echinoidea. III. 1, Aulodonta. With additions to Vol. II (Lepidocentroida and Stirodonta)*. C. A. Rietzel, Copenhagen, 370 p.

MORTENSEN T. 1943. – *A Monograph of the Echinoidea. III. 2. Camarodonta I. Orthopsidae, Glyphocyphidae, Temnopleuridae and Toxopneustidae*. C. A. Rietzel, Copenhagen, 553 p.

MORTENSEN T. 1948. – *A Monograph of the Echinoidea. IV. 2. Clypeastroida. Clypeastridae, Arachnoididae, Fibulariidae, Laganidae and Scutellidae*. C. A. Rietzel, Copenhagen, 471 p.

MORTENSEN T. 1950. – *A Monograph of the Echinoidea. V. 1, Spatangoida 1. Protosternata, Merisosternata, Amphisternata I. Palaeopneustidae, Palaeostomatidae, Aeropsidae, Toxasteridae, Micrasteridae, Hemisteridae*. C. A. Rietzel, Copenhagen, 422 p.

MORTENSEN T. 1951. – *A Monograph of the Echinoidea. V. 2, Spatangoida II. Amphisternata II, Spatangidae, Loveniidae, Pericosmidae, Schizasteridae, Brissidae*. C. A. Rietzel, Copenhagen, 593 p.

MÜLLER J. & TROSCHEL F.-H. 1842. – *System der Asteriden*. Mit Swölf Kupfertafeln, 134 p.

OESTERGREN H. 1898. – Das System der Synaptiden. *Öfversigt af K. Vetenskapsakademiens Förhandlingar* 55 : 111-120.

PALLAS P.-S. 1774. – *Spicilegia zoologica quibus novae imprimis et obscurae animalium species iconibus, descriptionibus atque commentariis illustrantur. Fasciculus decimus*. Berolini. (Lange), 60 p.

PANNING A. 1934. – Die gattung *Holothuria*. (3. Teil). *Mitteilungen aus dem zoologischen Staatsinstitut und Zoologishen Museum in Hamburg* 45 : 65-84.

PAWSON D.-L. & FELL. H.-B. 1965. – A revised classification of the Dendrochirote holothurians. *Brevioria* (214): 1-7.

PETERS W. 1853. – *Mittheilung über die Süsswasserfische von Mossambique*. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Monatsberichte : 783 p.

ROWE F.-W.-E. 1969. – A review of the Family Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirotida). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* 18(4) : 119-170.

SELENKA E. 1867. – Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 17 : 291-374.

SEMPER C. 1868. – *Holothurien. Reisen im Archipel der Philippinen. Teil 2 Wissenschaftliche Resultate*. Verl. W. Engelmann, Leipzig, 288 p.

SMITH E.-A. 1879. – An account of the Petrological, Botanical, And Zoological Collections Made in Kerguelen's Land and Rodriguez during the Transit of Venus Expeditions, carried out by order of Her Majesty's Government in the years 1874-75. *The Philosophical Transactions of the Royal Society, London* 168 : 564-568.

VALENCIENNES A. 1846. – Atlas de zoologie, *in* DU-PETIT-THOUARS M.-A. (Ed.), *Voyage autour du monde sur la frégate La Venus pendant les années 1836–1839*. Gide, Paris.

VERRILL A.-E. 1867. – V. Notes on the Radiata in the Museum of Yale College, with Descriptions of New Genera and Species. No. 2. Notes on the echinoderms of Panamá and west coast of America, with descriptions of new genera and species. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* 1(2) : 251-322.

ZIESENHENNE F.-C. 1937. – The Templeton Crocker Expedition. X. Echinoderms from the West Coast of Lower California, the Gulf of California and Clarion Island. *Zoologica* 22(3): 209-239.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les annélides

polychètes de la cryptofaune benthique associées au corail mort

Vivianne Solís-Weiss, Pablo Hernández Alcántara

Résumé

L'objectif de cette étude est d'analyser les polychètes de la cryptofaune de Clipperton. Au total 403 spécimens (13 familles et 23 espèces) ont été récoltées et identifiées, ce qui porte de sept à 26 les espèces de polychètes recensées, et à environ 78 % les nouvelles mentions dans les genres (18) et dans les espèces (14). L'espèce dominante est *Palola siciliensis* (128 spécimens, 32 % du total) suivie de *Syllis gracilis* (79 spécimens, 19,6 % du total) et *Eurythoe complanata* (55 spécimens, 13,6 % du total). La famille des Syllidae est la plus diversifiée avec quatre espèces, suivie des Eunicidae et Amphinomidae avec trois espèces chacune, des Nereididae, Phyllodocidae et Polynoidae avec deux espèces chacune, les autres familles ne présentent qu'une espèce. Aucune de ces espèces n'est nouvelle pour la science. Biogéographiquement, 42 % des espèces présentes sont à large répartition dans les milieux tropicaux et subtropicaux du monde et 23 % appartiennent à la faune du Pacifique est. Les polychètes de la cryptofaune de Clipperton auraient donc plutôt des affinités avec la faune du continent américain.

Abstract

This study analyses the cryptofaunal polychaetes of Clipperton atoll. A total of 403 polychaetes (13 families and 23 species) were collected and identified. This brings from seven to 26 the number of species recorded from the atoll and increases by about 78% the records both in genera (18) and species (14). The dominant species was Palola siciliensis *(128 specimens, 32% of the total) followed by* Syllis gracilis *(79 specimens, 19.6%) and* Eurythoe complanata *(55 specimens, 13.6%). The family Syllidae was the most diverse with four species, followed by the Eunicidae and Amphinomidae with three, and the Nereididae, Phyllodocidae and Polynoidae with two, the rest of the families having only one species, with no new species present.*

Biogeographically, 42% of the species present have a wide distributon in tropical or subtropical habitats, while 23% belong to the eastern Pacific fauna. The polychaetes of Clipperton's cryptofauna therefor show more affinities with the American continent. The results of this study indicate that Clipperton atoll does not constitute a well defined biogeographic zone since the polychaetes there are not characteristic.

INTRODUCTION

Au cours de l'expédition mexicano-francaise SURPACLIP de 1997 (Reyes-Bonilla *et al.* 1999 ; Juet 2004 ; Jost 2005, 2006), une étude sur les annélides polychètes autour de l'atoll de Clipperton a déjà eu lieu. Afin de la poursuivre, l'un d'entre nous (VSW) a participé à l'expédition française organisée par le Dr J.-L. Étienne de décembre 2004 à avril 2005, expédition dont le principal objectif scientifique était de réaliser un inventaire aussi complet que possible de la faune et flore de ce site unique et méconnu (Étienne 2005a,b), et de mettre à jour les connaissances qui existaient sur ce sujet grâce aux expéditions scientifiques précédentes (Jost 2005, 2006 ; Juet 2004).

Hormis l'expédition SURPACLIP de 1997, aucune ne s'était occupée des annélides polychètes (Jost 2005) bien que celles-ci constituent un des principaux groupes faunistiques du benthos au niveau mondial. En effet, sans ces organismes, on ne saurait donner un aperçu complet de la faune benthique ni de son fonctionnement écologique ; cependant c'est un groupe méconnu du public, en raison de la petite taille des organismes, de leur position normalement peu visible dans le substrat et des difficultés taxonomiques liées à leur complexité morphologique. C'est sans doute pour ces raisons que les seuls registres préalables qui existent nous viennent de façon presque accidentelle : par exemple Hartman publia en 1939 une étude sur une petite collection de polychètes faite dans le cadre d'une croisière du président des États-Unis en 1938 dans la région.

Au total, seulement sept espèces avaient été citées pour l'atoll avant cette étude.

C'est pour contribuer à cet effort visant à faire connaître les résultats scientifiques de cette célèbre expédition que nous présentons dans ce chapitre les résultats obtenus pour ce groupe important de la macrofaune benthique : les annélides polychètes. Pour cette expédition, nous avons choisi de concentrer les efforts d'échantillonnage, forcément limités dans le temps qui nous était octroyé, à la cryptofaune et notamment aux organismes associés aux fragments de corail mort qui se logent dans leurs fissures et crevasses, car ils constituent, d'après des études en milieux semblables, la faune la plus diversifiée et donc plus représentative pour les buts recherchés ici.

La cryptofaune (du grec *kryptos* = caché) est constituée de beaucoup d'espèces de petits invertébrés qui, par définition, privilégient les multiples cavités du corail mort où elles trouvent refuge et même alimentation, en raison de la végétation qui y pousse offrant à son tour un refuge supplémentaire. Elle peut aussi se trouver dans les fissures du corail vivant ou dans les rochers, mais elle y est bien moins diversifiée que dans le corail mort. Certains organismes y creusent activement des galeries. Généralement, il s'agit d'espèces opportunistes, c'est à dire d'espèces qui profitent des conditions de protection que leur offre cet habitat particulier, mais ne sont pas obligatoirement liées à celui-ci. Les annélides polychètes constituent normalement 80 % ou plus des groupes faunistiques appartenant à la cryptofaune.

On peut souhaiter que cette étude de base servira de point de départ pour approfondir les connaissances sur ce groupe dans les autres milieux marins de l'îlot. Nous espérons aussi que l'ensemble des résultats de cette mise à jour de tous les groupes biotiques étudiés par l'ensemble des chercheurs impliqués dans cette expédition historique, sera utile à la création d'un observatoire océanologique, initiative proposée par le Dr J.-L. Étienne chef de l'expédition, dont le rôle principal serait de préserver cet environnement unique et de continuer à étudier ses caractéristiques écologiques si particulières (Étienne 2005b).

MÉTHODOLOGIE

Les deux franges récifales qui entourent l'atoll et en font un endroit dangereux pour la navigation, ont été sélectionnées comme sites d'échantillonnage. Les régions internes du récif ainsi que les zones entre les deux franges sont plus aptes à l'accumulation du corail mort, c'est donc là que se sont effectués, pour la plupart, les prélèvements.

Il n'a pas été possible d'échantillonner tout le pourtour de l'atoll en raison des conditions d'approche de la frange corallienne, toujours à risque et quelquefois impraticable. Cependant, nous pensons pouvoir affirmer que les sites choisis pour les récoltes sont représentatifs de cette cryptofaune pour l'ensemble de l'atoll. La liste des stations de prélèvement, avec leur position GPS et autres données des sites peut être consultée dans le tableau XLVI. Les stations n'ayant pas de polychètes n'on pas été reportées.

Les échantillons ont été prélevés du 3 au 13 mars 2005, en plongée autonome SCUBA (7-30 m), et près de la plage par 50 cm de fond. Les fragments de corail mort récoltés (surtout du genre *Pocillophora*, mais aussi quelques exemplaires de *Porites*) ont été placés dans une cuvette d'eau de mer puis laissés à l'ombre pendant au moins 24 heures. Ainsi, les conditions d'anoxie font que la plupart des spécimens quitte les fentes et galeries où ils trouvent normalement refuge. Puis les échantillons ont été fixés à la formaline et mis dans des flacons pour être transportés jusqu'au laboratoire, à Mexico, où ils ont été déterminés. Le passage de 24 à 30 heures dans la cuvette favorise également la relaxation des spécimens qui s'y trouvent, de telle sorte qu'au moment de la fixation, leur trompe (pour les espèces qui en ont) est évaginée et en général les structures sont plus visibles, ce qui facilite leur identification. Pour ne pas perdre de spécimens qui pourraient, même après leur mort, être restés dans les fissures du corail (c'est souvent le cas des Syllidae), les morceaux de corail mort ont été par la suite fragmentés complètement au marteau et les spécimens extraits avec une pince spéciale.

Une fois au laboratoire, les organismes ont été lavés à l'eau courante puis préservés dans de l'alcool à 70° avant

Tableau XLVI : liste des stations de prélèvement des annélides polychètes de l'expédition "Clipperton 2005".
List of sampling stations for the annelid Polychaetes collected during the "Clipperton Expedition 2005".

Station	Date	Position	Substrat	Profondeur
1	4 mars 2005	10° 17′ 972″ N, 109° 13′ 843″ W	Roche de corail	0,30 m
2	4 mars 2005	10° 18′ 283″ N, 109° 14′ 015″ W	Roche de corail	Intertidal
3	5 mars 2005		Roche de corail	30 m
4	6 mars 2005	10° 17′ 637″ N, 109° 13′ 831″ W	Roche de corail	7-9 m
5	6 mars 2005		Roche de corail	15-22 m
6		10° 17′ 972″ N, 109° 13′ 848″ W	Roche de corail	Intertidal
7	7 mars 2005	10° 17′ 121″ N, 109° 12′ 588″ W	Roche de corail	10 m
8	8 mars 2005	10° 17′ 125″ N, 109° 12′ 598″ W	Roche de corail	11 m
9	9 mars 2005	10° 18′ 269″ N, 109° 14′ 162″ W	Roche de corail	19 m
10	8 mars 2005	10° 18′ 003″ N, 109° 13′ 830″ W	Roche de corail	Intertidal
11	9 mars 2005	10° 17′ 121″ N, 109° 12′ 588″ W	Roche de corail	11 m
12	10 mars 2005	10° 18′ 682″ N, 109° 12′ 142″ W	Roche de corail	19 m
13	11 mars 2005	10°18′869″N, 109°14′200″W	Roche de corail	10 m
14	13 mars 2005	10° 17′ 972′ ′N, 109° 13′ 848″ W	Roche de corail	Intertidal

d'être identifiés. Le système de classification suivi dans la liste des espèces est celui proposé par Rouse (2000). L'ensemble des organismes est actuellement incorporé à la collection d'annélides polychètes de l'*Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, *Universidad Nacional Autónoma de Mexico*, Mexico (CP-ICML-UNAM).
Dans la section des résultats, nous avons cité l'auteur original de chaque espèce et les synonymies appartenant à l'océan Pacifique. Nous n'avons utilisé des citations d'autres océans que lorsque dans ces dernières on y trouve des distributions mondiales pouvant être utiles comme références de consultation. Le matériel examiné inclut la station où les spécimens furent prélevés, suivie de la description de la position référencée au GPS quand ce fut possible (ou, dans les cas contraires, de la localisation approximative du site de collecte), de quelques caractéristiques de la station ("forte houle", "face à l'épave", etc.) ainsi que le nombre de spécimens récoltés. La distribution que nous avons indiquée comprend tout l'océan Pacifique (avec les annotations "cosmopolite" ou "circumtropical" quand il y a lieu) de même que les recensements de l'habitat et autres conditions écologiques ; dans ces deux derniers cas, le dernier commentaire correspond aux conditions trouvées lors de cette expédition et non à la littérature.

LISTE DES ESPÈCES RÉCOLTÉES

Tableau XLVII : liste récapitulative des espèces d'annélides polychètes récoltées / *List of species of annelid Polychaetes collected.*

Phylum ANNELIDA Lamarck, 1802
Classe POLYCHAETA Grube, 1850
SCOLECIDA
Famille CAPITELLIDAE Grube, 1862
Dasybranchus platyceps Hartman, 1947
PALPATA
ACICULATA
EUNICIDA
Famille DORVILLEIDAE Chamberlin, 1919
Dorvillea (*Schistomeringos*) *longicornis* (Ehlers, 1901)
Famille EUNICIDAE Berthold, 1827
Eunice cariboea Grube, 1856
Nematonereis unicornis (Grube, 1840)
Palola siciliensis (Grube, 1840)
Famille LUMBRINERIDAE Schmarda, 1861
Lumbrineris sp.
AMPHINOMIDA
Famille AMPHINOMIDAE Savigny dans Lamarck, 1818
Eurythoe complanata (Pallas, 1776)
Notopygos ornata Grube, 1856
Linopherus sp.
PHYLLODOCIDA
Famille NEREIDIDAE Johnston, 1865
Nicon moniloceras (Hartman, 1940)
Perinereis sp.
Famille CHRYSOPETALIDAE Ehlers, 1864
Chrysopetalum occidentale Johnson, 1897
Famille PHYLLODOCIDAE Örsted, 1843
Eumida sanguinea Örsted, 1843
Phyllodoce madeirensis Langerhans, 1880
Famille POLYNOIDAE Malmgren, 1867
Harmothoe hirsuta Johnson, 1897
Iphione ovata Kinberg, 1855
Famille SYLLIDAE Grube, 1850
Haplosyllis spongicola (Grube, 1855)
Syllis gracilis Grube, 1840
Syllis hyalina Grube, 1863
Pionosyllis sp.
CANALIPALPATA
SABELLIDA
Famille SABELLARIIDAE Johnston, 1865
Lygdamis nesiotes (Chamberlin, 1919)
Famille SABELLIDAE Malmgren, 1867
Chone sp.
Famille SERPULIDAE Johnston, 1865
Pseudovermilia conchata ten Hove, 1975

Au total, nous avons récolté et identifié 403 polychètes appartenant à 13 familles et 23 espèces (Tab. XLVII). Certains exemplaires n'ont pu être identifiés qu'au niveau du genre car il s'agissait de petits fragments de la portion antérieure du corps de l'animal ou de fragments en trop mauvais état de préservation. Dans ces conditions, il est impossible d'observer les caractères morphologiques permettant une identification correcte jusqu'au niveau de l'espèce. Ce sont : *Linopherus* sp., *Perinereis* sp., *Lumbrineris* sp., *Pionosyllis* sp. et *Chone* sp.

Famille CAPITELLIDAE Grube, 1862

Dasybranchus platyceps **Hartman, 1947** (Fig. 262)
Dasybranchus platyceps Hartman, 1947 : 435-437, pl. 55, figs 1-5. — Kudelov 1980 : 115.

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-17-018) : Stn 3, NW de l'atoll, forte houle, face à épave, 30 m, corail, 5.III.2005, 3 spms. — Stn 7, 10° 17,12' N, 109° 12,59' W, 10 m, corail, 7.III.2005, 2 spms. — Stn 8, 10° 18,27' N 109° 14,16' W, 11 m, corail, 1 spm. — Stn 9, 10° 18,27' N, 109° 14,16' W, 19 m, corail, 9.III.2005, 3 spms. — Stn 10, corail, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, intertidal, 8.III.2005, 25 spms.

••• **Distribution**
Californie ; à l'ouest des côtes mexicaines ; Sud-Est de la Floride et Beaufort ; Caroline du Nord (Hartman 1947) ; Costa Rica (Dean 2001, 2004) ; de la Californie au Panama, Îles Galápagos ; Philippines, golfe du Mexique (Ewing 1984). Première mention pour l'atoll de Clipperton.
••• **Écologie**
Intertidal (Hartman 1947) ; 19-91 m, sable fin à très fin, sable argileux (Ewing 1984) ; dans le sable vaseux des eaux peu profondes (Dean 2004) ; cette étude : intertidal à 30 m, corail.

Famille DORVILLEIDAE Chamberlin, 1919

Dorvillea (Schistomeringos) longicornis **(Ehlers, 1901)** (Fig. 263)
Staurone reis longicornis Ehlers, 1901 : 150-151, pl. 19, figs 18-21, pl. 20, figs 4-6.

Dorvillea articulata – Hartman 1944a : 189 ; 1968 : 817, figs 1-5. — Rioja 1947 : 205.

Dorvillea rudolphi – Fauchald 1970 : 156-159, pl. 27, figs a-j (en partie).

Dorvillea Atlantiquea – Hartman 1968 : 819, figs 1-5.

Schistomeringos longicornis – Rioja 1941 : 724-727 . — Fauchald 1970 : 46. — Jumars 1974 : 107-109, figs 2a-j.

Dorvillea (*Schistomeringos*) *longicornis* – Hilbig 1995 : 352-354.

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-58-003) : Stn 3, NW de l'atoll, face à épave, corail, forte houle, 30 m, 5.III.2005, 2 spms.
••• **Distribution**
De la Colombie britannique, Canada, à la Basse Californie, Mexico ; Chili (Jumars 1974 ; Hilbig 1995). Cette espèce a déjà été signalée (sous diverses synonymies) dans le Pacifique mexicain ; très commune dans le golfe de Californie (Reish 1963 ; Rioja 1947, 1962 ; Hernández-Alcántara 1992 ; Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999). Fauchald (1970) avait signalé *Dorvillea rudolphi* pour le golfe de Californie mais, d'après Jumars (1974), certains de ces organismes seraient plutôt *S. longicornis*. Première mention pour l'atoll de Clipperton.
••• **Écologie**
Depuis le niveau de marée basse jusqu'à 575 m (Jumars 1974). Dans des sédiments de sables fins, moyens et argileux, profondeurs de 28,9 à 97 m, températures de 13,2 à 17,5 °C, salinités de 34,92 à 35,51, concentration de 3,6 à 6,9 % de teneur en carbone et 0,63 à 4,93ml/L de teneur en oxygène (Hernández-Alcántara 1992) ; dans des sédiments mixtes, peu homogènes, dans la vase à haute teneur en argile (Hilbig 1995) ; cette étude : dans les coraux, à 30 m.

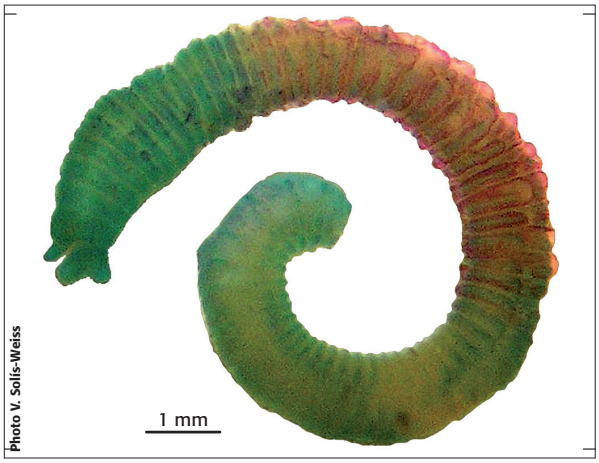


Figure 262 : *Dasybranchus platyceps* Hartman, 1947.

Famille EUNICIDAE Berthold, 1827

Eunice cariboea **Grube, 1856** (Fig. 264)
Eunice cariboea Grube, 1856 : 57. — Rioja 1962 : 178. — Fauchald 1992 : 98-101, figs 29g-q.

Eunice (*Nicidon*) *cariboea* – Hartman 1944a : 123, pl. 7, figs 157-163, pl. 8, fig. 178. — Fauchald 1970 : 38-39 ; 1972 : 38. — Miura 1977 : 67, fig. 178. — Salazar-Vallejo 1985 : 185, figs 38 f-j.

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-53-018) : Stn 9, 10° 18,27' N, 109° 14,16' W, 19 m, corail, 9.III.2005, 2 spms. — Stn 10, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, corail, intertidal, 8.III.2005, 2 spms.
••• **Distribution**
Japon (Miura 1977) ; côtes tropicales et subtropicales de l'Amérique, incluant le golfe de Californie (Hartman 1944a ; Rioja 1962 ; Fauchald 1970 ;

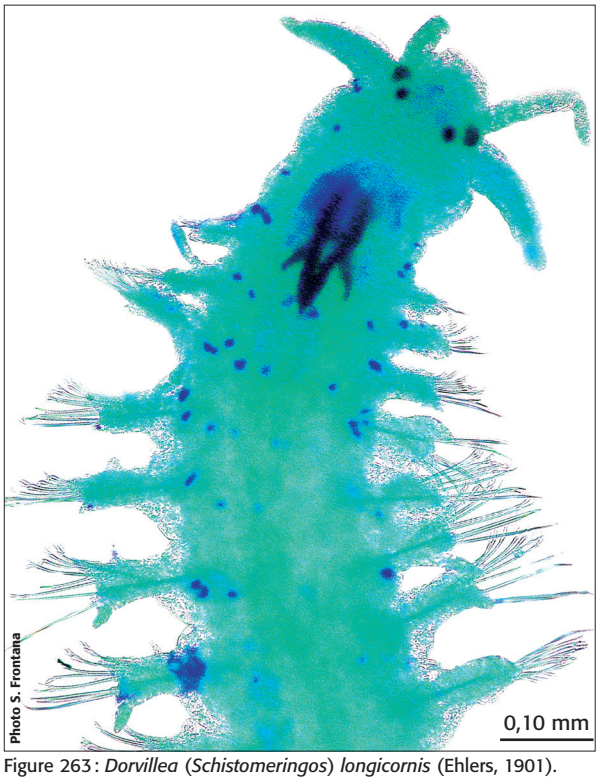


Figure 263 : *Dorvillea* (*Schistomeringos*) *longicornis* (Ehlers, 1901).

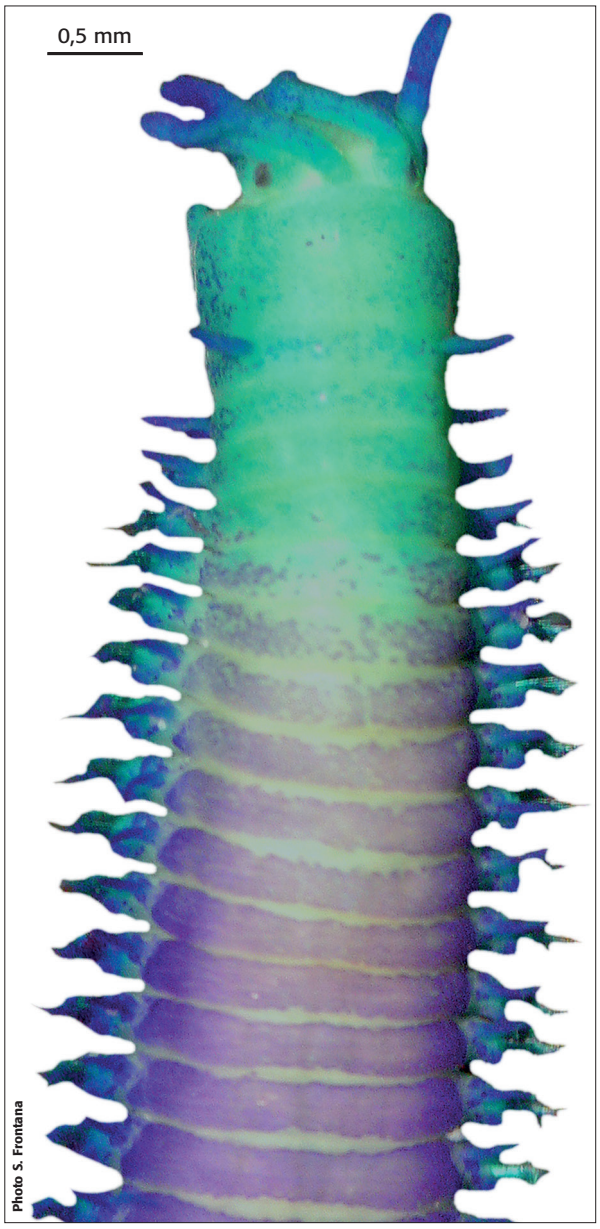


Figure 264 : *Eunice cariboea* Grube, 1856.

Salazar-Vallejo 1985) ; première mention pour l'atoll de Clipperton.

••• **Écologie**

Intertidal jusqu'à 36 m ; zones littorales et infralittorales rocheuses (Hartman 1944a ; Fauchald 1970) ; cette étude : intertidal jusqu'à 19 m, corail.

Nematonereis unicornis **(Grube, 1840)** (Fig. 265)
Lumbriconereis unicornis Grube, 1840 : 80.

Nematonereis unicornis – Hartman 1966 : 218. — Day 1967 : 403, figs 17.8j-n. — Reish 1968 : 78. — Kudenov 1980 : 103, fig. 6.27c.

••• **Matériel examiné**

CP-ICML-UNAM (PO-53-008) : Stn 3, NW de l'atoll, 30 m, face à épave, forte houle, corail, 5.III.2005, 1 spm. — Stn 7, 10° 17,12' N, 109° 12,59' W, 10 m, corail, 7.III.2005, 14 spms. — Stn 9, 10° 18,27' N, 109° 14,16' W, corail, 19 m, 9.III.2005, 1 spm. — Stn 10, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, intertidal, corail, 8.III.2005, 2 spms.

••• **Distribution**

Cosmopolite (Hartman 1944a ; Day 1967) ; golfe de Californie (Reish 1968 ; Kudenov 1980 ;). Première mention pour l'atoll de Clipperton.

••• **Écologie**

Dans les zones littorales et infralittorales rocheuses (Kudenov 1980) ; cette étude : intertidal à 30 m, corail

Palola siciliensis **(Grube, 1840)** (Fig. 266)
Eunice siciliensis Grube, 1840 : 83.

Leodice cariboea – Treadwell 1921 : 47-49, pl. 4, figs 1-4, figs. 136-143.

Eunice siciliensis – Fauvel 1953 : 241, figs 121e-m.

Palola siciliensis – Hartman 1944a : 131. — Fauchald 1970 : 68-69. — Kudenov 1980 :104. — Salazar-Vallejo 1985 : 188, figs 41f-i.

••• **Matériel examiné**

CP-ICML-UNAM (PO-53-028) : Stn 3, NW de l'atoll, corail, face à épave, forte houle, 30 m, 5.III.2005, 3 spms. — Stn 7, 10° 17,12' N, 109° 12,59' W, 10 m, corail, 7.III.2005, 92 spms. — Stn 8, 10° 18,27' N 109° 14,16' W, corail, 11 m 4 spms. — Stn 10, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, intertidal, corail, 8.III.2005, 5 spms. — Stn 13, 10° 18,87' N, 109° 14,20' W, corail, 10 m, 11.III.2005, 24 spms.

••• **Distribution**

Circumtropical. Dans le Pacifique, depuis le golfe

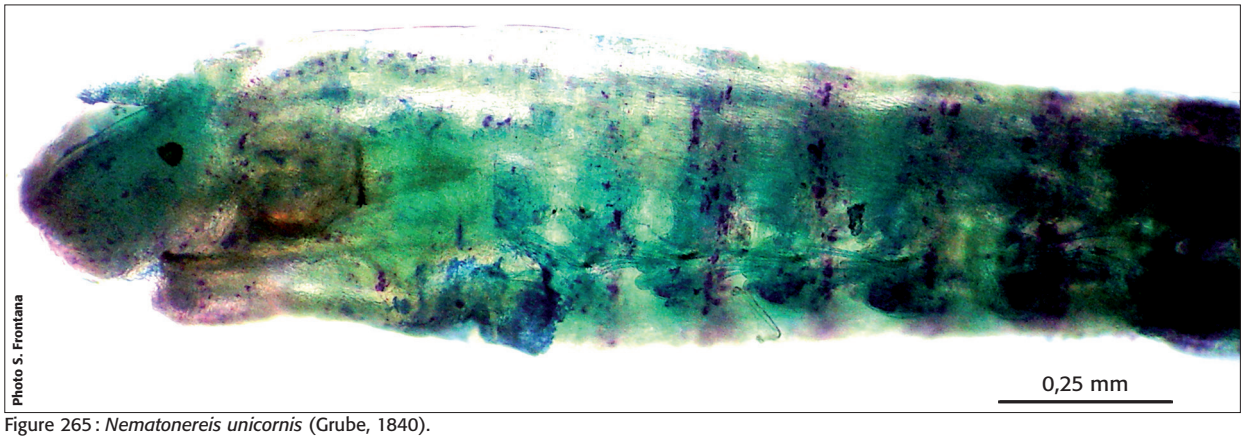


Figure 265 : *Nematonereis unicornis* (Grube, 1840).

de Californie jusqu'au Sud de la Colombie y compris les Galápagos (Hartman 1944a). Golfe de Santa Elena, Parker Bay, côte Pacifique du Costa Rica (Dean 2004). Signalée comme abondante dans les eaux chaudes des tropiques (Dean 2004), mais, d'après ce même auteur, beaucoup de signalements de cette espèce pourraient être erronés si l'on suit les critères utilisés par Fauchald (1992) dans sa révision du matériel type de cette espèce. Déjà signalée à Clipperton par Hartman (1939a).

••• **Écologie**

Intertidal jusqu'à 34 m (Hartman 1944a). Commun dans les substrats rocheux associés au corail mort (Salazar-Vallejo 1985 ; Dean 2004) ; cette étude : intertidal à 30 m, corail.

Famille LUMBRINERIDAE Schmarda, 1861

Lumbrineris **sp.**

••• **Matériel examiné**

CP-ICML-UNAM : Stn 8, 10° 17,13' N, 109° 12,60' W, 11 m, corail, 8.III.2005, 1 spm. — Stn 10, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, intertidal, corail, 8.III.2005, 5 spms.

••• **Distribution**

Clipperton.

Écologie

Cette étude : intertidal à 11 m ; corail.

••• **Remarques**

Exemplaires très petits n'ayant vraisemblablement pas encore développé totalement leurs caractéristiques de l'état adulte, ce qui fait que la présence de crochets composés dans les premiers 11 sétigères seulement et de soies simples dans les premiers 17-18 sétigères ne correspond à aucune des espèces signalées dans l'océan Pacifique. Première mention du genre pour l'atoll de Clipperton.

Famille AMPHINOMIDAE Savigny, 1818

Eurythoe complanata **(Pallas, 1776)** (Fig. 267)

Aphrodite complanata Pallas, 1776 : 109, pl. 8, figs 19-26.

Eurythoe complanata – Chamberlin 1919a : 28, pl. 14, figs 3-8. — Berkeley & Berkeley 1939 : 323. — Day 1967 : 128, figs a-h. — Hartman 1968 : 195, figs 1-4. — Kudenov 1980 : 93. — Salazar-Vallejo 1985 : 175, figs 37a-d.

••• **Matériel examiné**

CP-ICML-UNAM (PO-49-003) : Stn 9, 10° 18,27' N, 109° 14,16' W, 19 m, corail, 9.III.2005, 2 spms. — Stn 10, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, intertidal, corail, 8.III.2005, 53 spms.

••• **Distribution**

Île de Cocos, Puerto Culebra (Hartman 1940). Golfe de Santa Elena, Playa Blanca, Parker Bay (Hartman 1940 ; Treadwell 1941) ; golfe de Californie (Kudenov 1980). Côte pacifique du Costa Rica (Dean 2004). Circumtropical (Salazar-Vallejo 1997).

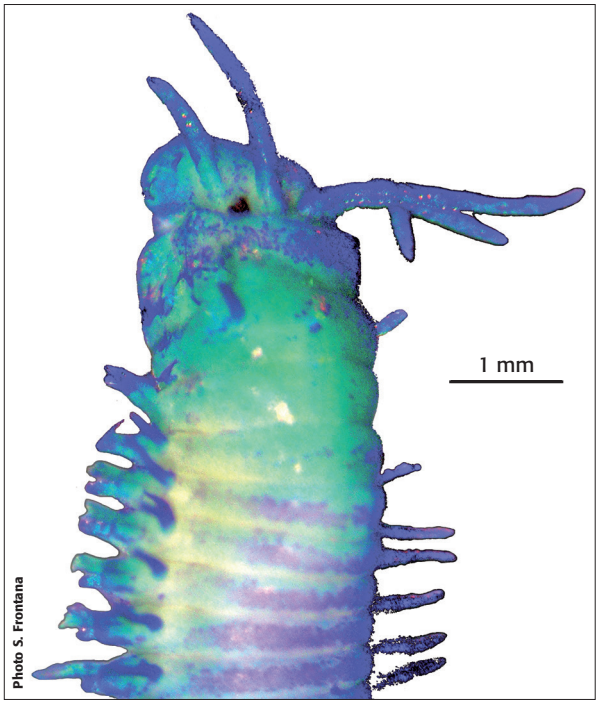


Figure 266 : *Palola siciliensis* (Grube, 1840).

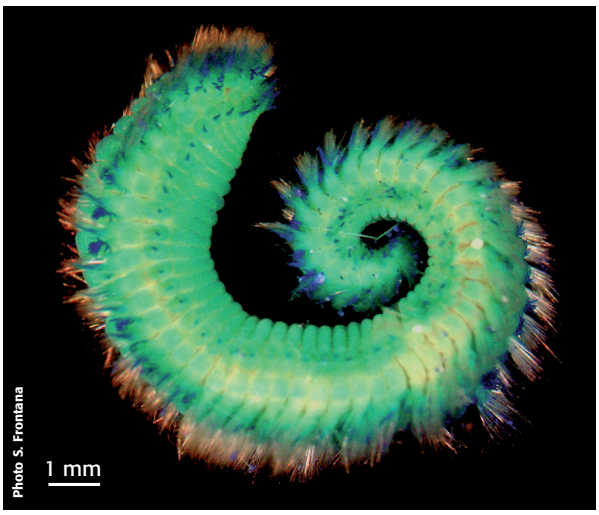


Figure 267 : *Eurythoe complanata* (Pallas, 1776).

Déjà signalée à Clipperton par Hartman (1939a).

••• **Écologie**

Intertidal à peu profond, sublittoral (Dean 2004) ; cette étude : intertidal à 19 m, coraux.

Notopygos ornata **Grube, 1856** (Fig. 268)

Notopygos ornata Grube, 1856 : 53. — Chamberlin 1919a, b : 251. — Berkeley & Berkeley 1939 : 323. — Hartman 1940 : 207. — Kudenov 1975 : 69-70 ; 1980 : 93. — Rioja 1947 : 201-202 ; 1962 : 158.

Notopygos maculata – Monro 1928 : 78.

••• **Matériel examiné**

CP-ICML-UNAM (PO-49-011) : Stn 7, 10° 17,12' N, 109° 12,59' W, corail, 10 m, 7.III.2005, 1 spm.

••• **Distribution**

Puntarenas, golfe de Nicoya ; golfe de Santa Elena, Parker Bay (Hartman 1940 ; Treadwell 1941) ;

côte pacifique du Costa Rica (Dean 2004). Golfe de Californie aux Galápagos dans le Pacifique est (Hartman 1940 ; Hernández-Alcántara 1992). Première mention pour l'atoll de Clipperton.

••• **Écologie**

Dans les eaux chaudes de l'Atlantique Ouest et le Pacifique Est (Fauchald 1977). Intertidal à peu profond, sublittoral, dans les coraux (Dean 2004) ; cette étude : corail, 10 m.

Linopherus **sp.**

••• **Matériel examiné**

CP-ICML-UNAM : Stn 2, 10° 18,28' N, 109° 14,02' W, intertidal, corail mort, 4.III.2005, 3 spms. — Stn 7, 10° 17,12' N, 109° 12,59' W, 10 m, corail, 7.III.2005, 2 spms.

••• **Distribution**

Clipperton.

••• **Écologie**

Intertidal à 10 m ; corail et corail mort.

••• **Remarques**

Exemplaires de très petite taille, peut-être juvéniles, qui présentent seulement sept paires de branchies et des cirres dorsaux et ventraux aux sétigères 1 et 2 de tailles similaires. Ces caractéristiques les différencient de *Linopherus kristiani* Salazar-Vallejo, 1997, seule espèce du genre signalée des îles du Pacifique oriental tropical (Hernández-Alcántara *et al*. 2003). Première mention du genre pour l'atoll de Clipperton.

Famille NEREIDIDAE Johnston, 1865

Nicon moniloceras **(Hartman, 1940)** (Fig. 269)

Leptonereis glauca moniloceras Hartman, 1940 : 217, pl. 34, figs 42-46.

Nicon moniloceras – Imajima & Hartman 1964 : 150-151, pl. 35, figs a-c. — Taylor 1984 : 31.13, fig. 31.10. — Hilbig 1994 : 321-323, fig. 12.9.

••• **Matériel examiné**

CP-ICML-UNAM (PO-39-023) : Stn 2, 10° 18,28' N, 109° 14,02' W, intertidal, corail mort, 4.III.2005, 16 spms.

••• **Distribution**

Nord du golfe du Mexique (Taylor 1984) ; mer Jaune, Japon (Imajima & Hartman 1964) ; de la Californie à l'ouest de Mexico (Hartman 1968 ; Hilbig 1994). Dans le Pacifique mexicain elle a été signalée en face des côtes occidentales du Sud de la Basse Californie (Hartman 1940) et dans le golfe de Californie (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999) où elle a été récoltée de façon occasionnelle (Hernández-Alcántara 1992). Première mention pour l'atoll de Clipperton.

••• **Écologie**

Sur le plateau continental, dans des sédiments grossiers, roches ou fonds coralliens, sables moyens et grossiers (Taylor 1984). Dans des substrats de sable fins et grossiers, profondeurs de 29,9 à 101 m, températures de 13,9-16,4 °C, salinités de 34,80-35,54, concentrations de 1,8 à 5,7 % de teneur en carbone et 1,10 à 5,11 ml/L de teneur en oxygène (Hernández-Alcántara 1992). Intertidal à 200 m, dans des sédiments grossiers et substrats durs ; généralement récoltée en faibles densités (Hilbig 1994) ; cette étude : intertidal, corail mort.

Perinereis **sp.**

••• **Matériel examiné**

CP-ICML-UNAM : Stn 2, 10° 18,28' N, 109° 14,02' W, intertidal, corail mort, 4.III.2005, 7 spms.

••• **Distribution**

Première mention pour Clipperton.

••• **Écologie**

Cette étude : intertidal ; corail mort.

••• **Remarques**

Exemplaires représentés par des fragments antérieurs

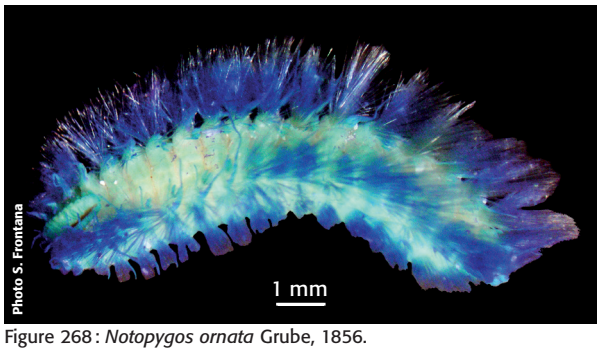


Figure 268 : *Notopygos ornata* Grube, 1856.

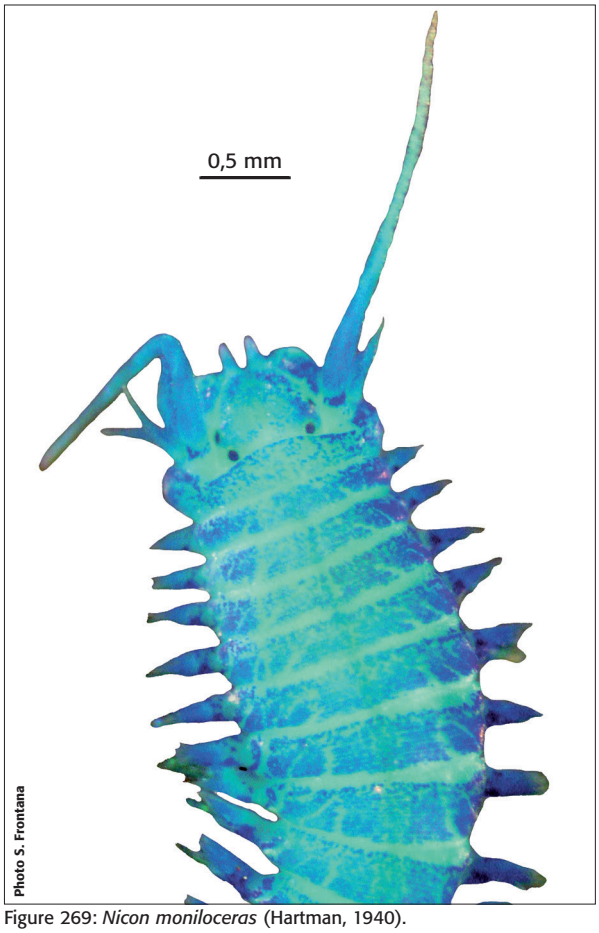


Figure 269: *Nicon moniloceras* (Hartman, 1940).

trop petits sur lesquels on ne peut distinguer les caractéristiques morphologiques nécessaires à leur identification au niveau de l'espèce. Première mention du genre pour l'atoll de Clipperton.

Famille CHRYSOPETALIDAE Ehlers, 1864

Chrysopetalum occidentale **Johnson, 1897**

Chrysopetalum occidentale Johnson, 1897 : 161, pl. 5, figs 15-16. — Imajima & Hartman 1964 : 47. — Hartman 1968 : 185, figs 1-5. — Gathof 1984 : 26.4, figs 26.1, 26.2a-c.

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-32-001) : Stn 7, 10° 17,12' N, 109° 12,59' W, 10 m, corail, 7.III.2005, 1 spm.

••• **Distribution**
Sud de la Californie et Ouest du Mexique (Hartman 1968) ; golfe de Californie (Hernández-Alcántara 1992 ; Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999) ; mer Rouge ; océan Indien ; Tahiti ; golfe du Mexique (Gathof 1984). Première mention pour l'atoll de Clipperton.

••• **Écologie**
Intertidal en zones rocheuses (Hartman 1968), profondeur de 38 à 120 m, dans des sédiments de sable fins à grossiers (Gathof 1984). Dans des substrats de sable fin, récoltée par 52 m de fond, 18,7 °C, salinité de 35,50, 4,2% de teneur en carbone et 3,62 ml/L de teneur en oxygène (Hernández-Alcántara 1992) ; cette étude : corail, 10 m.

Famille PHYLLODOCIDAE Örsted, 1843

Eumida sanguinea **(Örsted, 1843)** (Fig. 270)

Eulalia sanguinea Örsted, 1843 : 28, figs 59f-k.

Eumida sanguinea – Imajima & Hartman 1964 : 64, lám. 13, fig. e. — Hartman 1968 : 275, figs 1-3. — Gathof 1984 : 19.18, figs 19.13, 19.14 a-e.

Eulalia (*Eumida*) *sanguinea* – Berkeley & Berkeley 1948 :27.

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-22-016) : Stn 3, NW de l'atoll, face à épave, forte houle, corail, 30 m, 5.III.2005, 1 spm. — Stn 7, 10° 17,12' N, 109° 12,59' W, 10 m, corail, 7.III.2005, 10 spms. — Stn 10, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, intertidal, corail, 8.III.2005, 1 spm.

••• **Distribution**
Cosmopolite (Hartman 1968). Golfe de Californie (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999) où l'espèce est très commune (Hernández-Alcántara 1992). Première mention pour l'atoll de Clipperton.

••• **Écologie**
Depuis les zones intertidales jusqu'à des profondeurs de 169 m, substrats rocheux, restes de coquillages, éponges et herbiers marins. Généralement dans des fonds meubles mixtes, peu homogènes ; on a observé des relations de type symbionte avec la térébellidée *Lanice conchylega* (Hartman 1968 ; Gathof 1984). Dans des substrats de sable fin et argileux, à des profondeurs de 22,2 jusqu'à 106,4 m, température de 13,20 à 16,0 °C, salinités de 35,06 à 35,51, 2,4 à 3,9% de teneur en carbone et concentrations de 1,54 à 5,40 ml/L de teneur en oxygène (Hernández-Alcántara 1992) ; cette étude : intertidal à 30 m, corail.

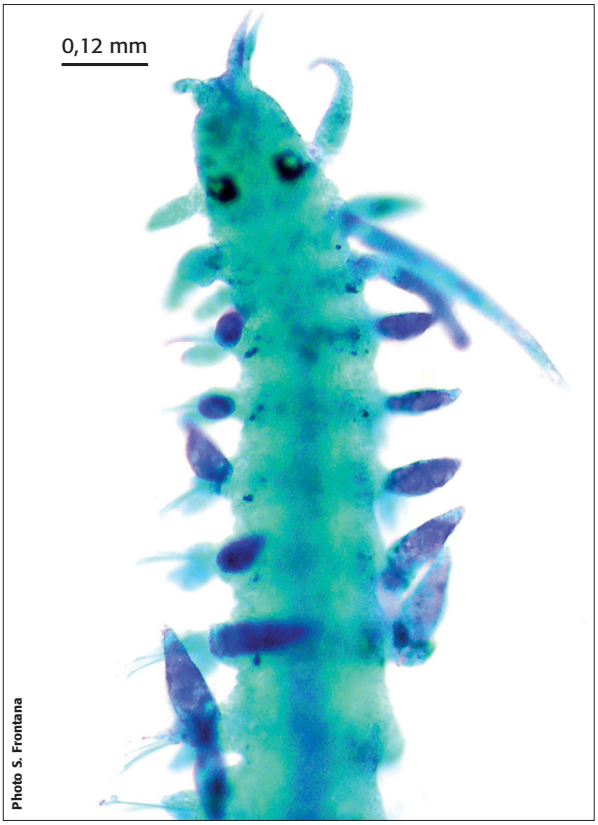


Figure 270 : *Eumida sanguinea* (Örsted, 1843).

Phyllodoce madeirensis **Langerhans, 1880** (Fig. 271)

Phyllodoce madeirensis Langerhans, 1880 : 307, figs 53d-h. — Pleijel 1991 : 259.

Phyllodoce (*Anaitides*) *madeirensis* – Day 1967 : 145, figs 5.2d-g ; 1973 : 23. — Imajima & Hartman 1964 : 60. — Ushakov 1974 : 131-132, lám. 6, figs 7-8. — Gardiner 1976 : 115, figs 7q, 8a-c.

Anaitides madeirensis – Hartman 1968 : 231, figs 1-3. — Gathof 1984 : 19.39, figs 34a-e.

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-22-008) : Stn 3, NW de l'atoll, face à épave, forte houle, corail, 30 m, 5.III.2005, 3 spms. — Stn 7, 10° 17,12' N, 109° 12,59' W, 10 m, corail, 7.III.2005, 8 spms.

••• **Distribution**
Cosmopolite en zones intertidales et plateau continental des mers tropicales (Hartman 1968 ; Gathof 1984). Golfe de Nicoya (Dean 1996a) et golfe Dulce (Dean 1996b), Costa Rica, mais, d'après Dean (2004), le matériel de la côte pacifique du Costa Rica devrait être ré-examiné ; golfe de Californie (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999) où l'espèce est très commune (Hernández-Alcántara 1992). Première mention pour l'atoll de Clipperton.

••• **Écologie**
Depuis les zones intertidales jusqu'à des profondeurs de 200 m ; sur substrats rocheux, corail ou sédiments mal classifiés (Hartman 1968) ; dans des substrats sablonneux, fanges et argiles (Gathof 1984 ; Dean 2004). Dans des sédiments de sable fin et argileux, récoltée à des profondeurs de 22,2 à 104,1 m, dans des températures de 14,1 à 22,1 °C, et des salinités de 34,70 à 35,5 1, dans des teneurs de matière organique de 2,4 à 5,5 % et 1,03 à 5,40 ml/L de teneur en oxygène (Hernández-Alcántara 1992) ; cette étude : corail, 10 à 30 m.

Famille POLYNOIDAE Malmgren, 1867

Harmothoe hirsuta **Johnson, 1897** (Fig. 272)
Harmothoe hirsuta Johnson, 1897 : 182-183, pl. 6, figs 27-29, pl. 7, fig. 38, pl. 8, fig. 53. — Chamberlin 1919a : 51-54, pl. 2, figs 2-8, pl. 3, fig. 1. — Hartman 1968 : 77-78, figs 1-6. — Kudenov 1980 : 90. — Ruff 1995 : 130-132, figs 3.10A-E.

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-66-018) : Stn 3, NW de l'atoll, face à épave, forte houle, 30 m, corail, 5.III.2005, 1 spm. — Stn 10, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, intertidal, corail, 8.III.2005, 1 spm.



Figure 271 : *Phyllodoce madeirensis* Langerhans, 1880.



Figure 272 : *Harmothoe hirsuta* Johnson, 1897.

••• **Distribution**
Connue de la Californie au Panama dans le Pacifique est (Ruff 1995). Golfe de Californie (Kudenov 1980) ; côte pacifique du Costa Rica (Dean 2004). Première mention pour l'atoll de Clipperton.

••• **Écologie**
Généralement on la trouve dans la zone intertidale rocheuse et dans le sublittoral peu profond, de 0 à 98 m (Ruff 1995). Sublittoral dans la vase (Dean 2004) ; cette étude : corail, 10 à 30 m.

Iphione ovata **Kinberg, 1856** (Fig. 273)
Iphione ovata Kinberg, 1855 : 83– Hartman 1939b : 27, pl. 3, figs 31-32. — Pettibone 1986 : 16-19. figs 6a-f. — Rioja 1962 : 137-141, figs 31-36.

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-27-015) : Stn 3, NW de l'atoll, face à épave, forte houle, 30 m, corail, 5.III.2005, 1 spm. — Stn 8, 10° 17,13' N, 109° 12,60' W, 11 m, corail, 8.III.2005, 1 spm. — Stn 10, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, intertidal, corail, 8.III.2005, 1 spm. — Stn 13, 10° 18,87' N 109° 14,20' W, 10 m, corail, 2 spms.

••• **Distribution**
Golfe de Californie à l'Équateur ; îles Galápagos et Hawaii ; golfe de Santa Elena, Parker Bay (Hartman 1939b). Côte pacifique du Costa Rica (Dean 2004). Recensée par Pettibone (1986), avec un seul spécimen.

••• **Écologie**
Intertidal (Hartman 1939b) ; cette étude : intertidal à 30 m, corail.

Famille SYLLIDAE Grube, 1850

Haplosyllis spongicola **(Grube, 1855)** (Fig. 274)
Syllis spongicola Grube, 1855 : 104, figs 179, 180.

Haplosyllis spongicola – Marenzeller 1888 : 1060. — Hartman 1968 : 433, figs 1-4. — Imajima & Hartman 1964 : 120. — Uebelacker 1984 : 30.109, figs 30.103, 30.104a-d. — Licher 1999 : 281-283, fig. 10E. — San Martín 2003 : 323-325, figs 179, 180.



Figure 273 : *Iphione ovata* Kinberg, 1855.

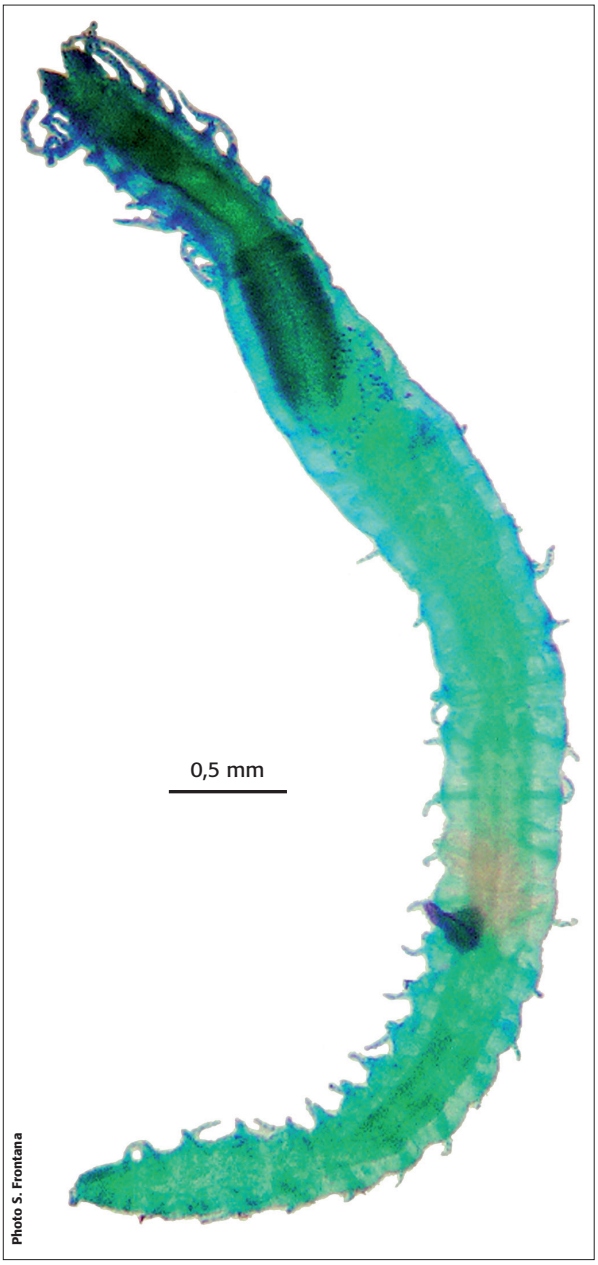


Figure 274 : *Haplosyllis spongicola* (Grube, 1855).

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-37-006) : Stn 3, NW de l'atoll, face à épave, forte houle, 30 m, corail, 5.III.2005, 1 spm. — Stn 10, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, corail, intertidal, 8.III.2005, 2 spms.

••• **Distribution**
Cosmopolite en mers tempérées et tropicales (Uebelacker 1984), mais d'après San Martín (2003) il pourrait s'agir plutôt d'un ensemble d'espèces voisines, très semblables entre elles. Côtes du Sud-Ouest du golfe de Californie (Hernández-Alcántara 1992 ; Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999). Première mention pour l'atoll de Clipperton.

••• **Écologie**
Depuis les zones intertidales jusqu'à des profondeurs de 400 m, dans les éponges, ascidies ou substrats rocheux et dans une grande variété de sédiments (Uebelacker 1984). Dans les substrats de sable fin, à des profondeurs de 52 m, températures de 18,7 °C, salinités de 35,50, 4,2 % de teneur en matière organique et 3,62 ml/L de teneur en oxygène (Hernández-Alcántara 1992). Il s'agit d'une espèce commune et très abondante, depuis la zone intertidale et jusqu'au circalittoral et bathyal. On la trouve dans pratiquement tous les substrats durs et partout où il y a des éponges, autant sur leur surface que dans leur intérieur (San Martín 2003) ; cette étude : intertidal à 30 m, corail.

Syllis gracilis **Grube, 1840**
Syllis gracilis Grube, 1840 : 77. — Licher 1999 : 289-291, fig. 10A. — San Martín 2003 : 413-414, figs 226, 227.

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-37-027) : Stn 3, NW de l'atoll, face à épave, forte houle, 30 m, corail, 5.III.2005, 7 spms. — Stn 7, 10° 17,12' N, 109° 12,59' W, 10 m, corail, 7.III.2005, 70 spms. — Stn 8, 10° 18,27' N 109° 14,16' W, 11 m, corail, 2 spms.

••• **Distribution**
Cosmopolite dans les mers tempérées et tropicales (San Martín 2003). Première mention pour l'atoll de Clipperton.

••• **Écologie**
Très abondante dans tous les fonds durs, spécialement parmi les algues, éponges et concrétions calcaires. Intertidal jusqu'à plus de 300 m de profondeur (López 1995) ; cette étude : corail, 10 à 30 m.

Syllis hyalina **Grube, 1863** (Fig. 275)
Syllis hyalina Grube, 1863 : 45. — Rioja 1941 : 692. — Reish 1968 : 214. — San Martín 2003 : 426-429, figs 234, 235.

Typosyllis hyalina – Langerhans 1881 : 104. — Hartman 1968 : 487, figs 1-3. — Kudenov 1980 : 98. — Licher 1999 : 199-205, fig. 86. — Kudenov & Harris 1995 : 87-89, fig. 1.34.

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-37-051) : Stn 13, 10° 18,87' N, 109° 14,20' W, 10 m, corail, 11.III.2005, 3 spms.
••• **Distribution**
Cosmopolite dans les mers tempérées et tropicales (Licher 1999 ; San Martín 2003). Golfe de Californie (Kudenov 1980) ; Panamá, Californie à la Colombie britannique ; Japon ; océan Atlantique nord ; mer Méditerranée (Kudenov & Harris 1995). Première mention pour l'atoll de Clipperton.
••• **Écologie**
Associée à des algues, éponges et bancs de moules en zones intertidales, dans les substrats durs à des profondeurs de 69 à 90 m (Kudenov & Harris 1995). Distribuée dans pratiquement toute la zone littorale. Abondante dans les fonds durs ; moins abondante dans les fonds sablonneux (López 1995) ; cette étude : corail, 10 m.

Pionosyllis **sp.**

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM : Stn 13, 10° 18,87' N, 109° 14,20' W, 10 m, corail, 11.III.2005, 1 spm.
••• **Distribution**
Clipperton.

••• **Écologie**
Cette étude : corail, 10 m.
••• **Remarques**
Exemplaire en mauvais état de préservation ce qui empêche l'identification au-delà du genre. Première mention du genre pour l'atoll de Clipperton.

Famille SABELLARIIDAE Johnston, 1865

Lygdamis nesiotes **(Chamberlin, 1919)** (Fig. 276)
Tetreres nesiotes Chamberlin, 1919a : 490, pl. 75, figs 1-7.

Lygdamis nesiotes – Hartman 1944b : 332. — Kirtley 1994 : 133, figs 7.14.1, 7.14.2

Idanthyrsus pennatus – Hartman 1938 : 19. [Non *I. pennatus* Peters, 1854].

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-66-003) : Stn 6, 10° 17,97' N, 109° 13,85' W, intertidal, corail mort, 6.III.2005, 1 spm. — Stn 10, 10° 18,00' N, 109° 13,83' W, intertidal, corail, 8.III.2005, 2 spms.
••• **Distribution**
Pacifique central et méridional : îles Galápagos, îles Tuamotu, Tahiti, îles Gilbert, îles Marshall et atoll de Clipperton (Kirtley 1994). Déjà signalée à Clipperton par Hartman (1939a) sous le nom de *Idanthyrsus pennatus* et par Kirtley (1994) sous le nom correct utilisé ici.
••• **Écologie**
Rochers, récifs de corail, 0 à 2 m (Kirtley 1994) ; cette étude : intertidal, corail et corail mort.

Famille SABELLIDAE Malmgren, 1867

Chone **sp.**

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM : Stn 7, 10° 17,12' N, 109° 12,59' W, 10 m, corail, 7.III.2005, 6 spms.

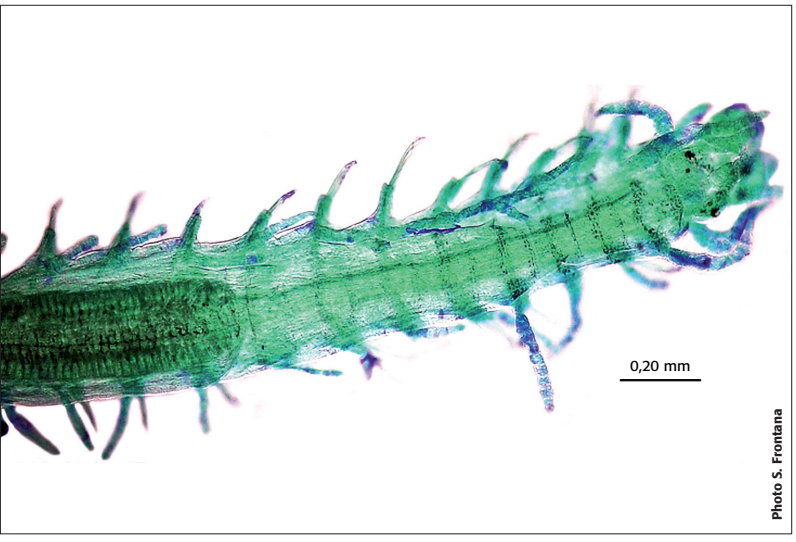


Figure 275 : *Syllis hyalina* Grube, 1863.



Figure 276 : *Lygdamis nesiotes* Grube, 1863.

••• **Distribution**
Clipperton.
••• **Écologie**
Cette étude : corail, 10 m.
••• **Remarques**
Exemplaires petits et dépourvus de couronne tentaculaire, ce qui ne permet pas leur identification au-delà du genre. Première mention du genre pour l'atoll de Clipperton.

Famille SERPULIDAE Johnston, 1865

Pseudovermilia conchata ten Hove, 1975

Pseudovermilia conchata ten Hove, 1975 : 88, figs 139-141, pl. 6, figs a-d, pl. 8, figs e,h,i.

Vermiliopsis multiannulata – Rioja 1941 : 734, figs 27-36. — Hartman 1969 : 781, figs 1-2.

••• **Matériel examiné**
CP-ICML-UNAM (PO-75-002) : Stn 2, 10° 18,28' N, 109° 14,02' W, intertidal, corail mort, 4.III.2005, 1 spm.
••• **Distribution**
Californie centre et sud (Hartman 1969) ; îles Revillagigedo (Rioja 1941) ; Golfe de Californie (Hernández-Alcántara 1992 ; Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999). Première mention pour l'atoll de Clipperton.
••• **Écologie**
Sur le plateau et talus continental, dans les bassins abyssaux, dans les substrats rocheux (Hartman 1969). Dans les sédiments de sable fin, 52 m, températures de 18,7 °C, salinités de 35,5, 4,2 % de teneur en carbone et 3,62 ml/L de teneur en oxygène (Hernández-Alcántara 1992) ; cette étude : intertidal, corail mort.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les rares mentions de polychètes de Clipperton antérieures à cette étude, sept espèces au total, sont, pour la plupart, les espèces recensées par Hartman (1939a) dans la petite collection faite en 1938 à bord du *Houston*. Ce vaisseau emmena le président Roosevelt et ses enfants dans le Pacifique est et jusqu'à Clipperton et, d'après Juet (2004), aurait eu à son bord Waldo Schmitt qui aurait récolté des spécimens d'invertébrés marins sur l'île. Les spécimens furent prélevés manuellement dans des substrats rocheux autour de la plage de débarquement le 21 juillet. Ce sont : *Eurythoe complanata* (Pallas, 1766), *Palola siciliensis* (Grube, 1840), *Phyllodoce lamellifera* (Pallas, 1788), *Mesochaetopterus minutus* Potts, 1914 et *Idanthyrsus pennatus* (Peters, 1855), actuellement reconnue comme *Lygdamis nesiotes* (Chamberlin, 1919a).
Les deux autres espèces sont *Iphione ovata* Kinberg, 1856, recensée par Pettibone en 1986 (collecteurs : Chess, Hambly et Limbaugh, le 28 août 1958, un spécimen au nord-est de l'île, par 13 m de fond, USNM n° 81966) et enfin *Lysidice ninetta* Audouin & Milne-Edwards, 1833, par Fauchald en 1970 (collecteur : Reese le 23 août 1958, 1 spécimen). Pour ces deux derniers auteurs, l'expédition ou les circonstances des récoltes ne sont pas indiquées dans ces publications, mais il s'agit à coup sûr dans les deux cas de l'expédition organisée par la *Scripps Institution of Oceanography* au cours de l'année internationale de géophysique (7 août-25 septembre 1958) à bord du bateau *Spencer Baird*.
Dans les prélèvements de 2005 nous n'avons pas retrouvé *P. lamellifera*, mais *P. madeirensis*, ni *Lysidice ninetta*, ni aucun *Mesochaetopterus minutus*, malgré la mention de Hartman indiquant qu'il y avait beaucoup de tubes de l'espèce.

Quant aux prélèvements de 1997, un lamentable accident a provoqué leur perte avant que nous n'ayons pu procéder à leur identification au niveau de l'espèce. Nous basons donc les commentaires comparatifs qui suivent surtout sur la publication de Reyes Bonilla *et al.* (1999) et celle de Solís-Weiss *et al.* (2003) qui regroupent nos études préliminaires et observations personnelles d'alors : la plus remarquable concerne l'abondance des siponculides (du genre *Aspidosiphon*) dans les substrats durs et des oligochètes dans les substrats meubles non retrouvés au cours de l'expédition de 2005 et qui dominaient alors nos échantillons. Il est à noter que ces deux groupes d'organismes ne sont pas des polychètes, même s'il en sont phylogénétiquement très proches, alors que généralement les polychètes dominent pratiquement toujours la cryptofaune. Nous avons fait quelques prélèvements en substrats meubles (sablonneux) au cours de cette expédition, pour retrouver au moins les oligochètes mais sans y trouver polychètes ou oligochètes, ils ne sont donc pas recensés ici. De même, les familles Spionidae (représentée par le genre *Polydora*), et Cirratulidae n'ont pas été retrouvées, et la composition actuelle des populations présentes diffère de celle de 1997. Plusieurs explications plausibles pourraient être avancées pour expliquer ces changements, parmi lesquelles nous pourrions privilégier les limitations des prélèvements dans l'espace et le temps au cours des deux expéditions, surtout la première, mais nous considérons préférable de recommander des études plus approfondies sur le groupe au cours de futures expéditions et de ne noter pour le moment ces différences qu'au niveau des observations préliminaires.

Néanmoins, les résultats de cette étude portent de 7 à 26 les espèces d'annélides polychètes recensées pour Clipperton et nous donnent environ 78 % de nouveaux registres de polychètes pour l'île, autant dans les genres que dans les espèces (18 genres sur 23 et 14 espèces sur 18).

Dans les études de cryptofaune des milieux tropicaux, en particulier au Mexique, il est commun de trouver dans les échantillons de corail mort autour

de 50-90 espèces de polychètes (Ochoa Rivera *et al*. 2000 ; Tovar Hernández 2000 ; Patiño del Olmo 2001) et on y trouve presque toujours des nouvelles espèces pour la science, car ces milieux sont encore peu échantillonnés et donc peu connus. Le fait que dans les prélèvements de Clipperton il n'y ait pas eu de nouvelles espèces, ce qui est aussi le cas chez les échinodermes (voir chapitre "Les échinodermes"), et qu'il y ait peu de nouveautés chez les crustacés décapodes (voir chapitre "Les crustacés décapodes et stomatopodes"), semble indiquer que l'isolement géographique de Clipperton, ainsi que sans doute ses caractéristiques physico-climatiques (entre autres sa faible taille et l'influence des cyclones annuels), loin de représenter un site favorable à la spéciation, rend même difficile toute colonisation et renforce l'idée déjà exprimée par l'un de nous (Solís-Weiss *et al*. 2003) : que la faune de Clipperton représente un appauvrissement de faunes venues d'ailleurs.
Les espèces de corail sur lesquelles se sont faits les prélèvements ne sont pas nombreuses elles non plus, à plus de 90 % il s'agit de fragments de *Pocillophora*. Cependant, il a été observé (Solís-Weiss 1982) que les polychètes sont plus sensibles à la nature du substrat (meuble, dur, grosseur des grains, galeries ou fissures, etc.) qu'à sa composition ou origine. Elles ne sont donc pas associées à une espèce de corail ou à d'autres substrats similaires, d'origine biologique ou non. Quoi qu'il en soit, la diversité des polychètes peut être qualifiée de très basse à Clipperton.

Comme on peut le voir dans le tableau XLVIII, l'espèce la plus abondante a été *Palola siciliensis* : 128 spécimens sur 403 au total, soit presque 32 % de la récolte. Sur ces 128 spécimens 76,5 % ont été prélevés dans la station 7 qui à elle seule regroupe 51 % de la récolte totale de l'expédition, grâce à la dominance locale de cette espèce. Suivent les espèces *Syllis gracilis* avec 79 spécimens (19,6 % du total) et *Eurythoe complanata* avec 55 (13,6 % du total). Ces trois espèces sont communes dans la cryptofaune tropicale du monde mais dans ces échantillons il est remarquable que la distribution des espèces, autant les dominantes que les autres, ne soit pas du tout uniforme, alors que les habitats le sont et que les sites sont relativement peu séparés dans l'espace, vu la petite taille de Clipperton. Ici, la plupart des spécimens de la même espèce ont été récoltés dans la même station.

Tableau XLVIII : abondance et distribution des Annélides polychètes de Clipperton (par ordre alphabétique).
Abundance and distribution of the polychaetes collected at Clipperton (in alphabetical order).

	Station								
Espèces	**2**	**3**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**13**	**TOTAL**
Chone sp.				6					**6**
Chrysopetalum occidentale				1					**1**
Dasybranchus platyceps		3		2	1	3	25		**34**
Dorvillea (*S.*) *longicornis*		2							**2**
Eumida sanguinea		1		10			1		**12**
Eunice cariboea						2	2		**4**
Eurythoe complanata						2	53		**55**
Haplosyllis spongicola		1					2		**3**
Harmothoe hirsuta		1					1		**2**
Iphione ovata		1			1		1	2	**5**
Linopherus sp.	3			2					**5**
Lumbrineris sp.					1		5		**6**
Lygdamis nesiotes			1				2		**3**
Nematonereis unicornis		1		14		1	2		**18**
Nicon moniloceras	16								**16**
Notopygos ornata				1					**1**
Palola siciliensis		3		92	4		5	24	**128**
Perinereis sp.	7								**7**
Phyllodoce madeirensis		3		8					**11**
Pionosyllis sp.								1	**1**
Pseudovermilia conchata	1								**1**
Syllis gracilis		7		70	2				**79**
Syllis hyalina								3	**3**
TOTAL	**27**	**23**	**1**	**206**	**9**	**8**	**99**	**30**	**403**

Les espèces *E. complanata*, *E. sanguinea* et *S. hyalina* sont communes dans les côtes américaines et, bien qu'elles soient plutôt associées aux substrats durs, elles sont aussi récoltées souvent dans les fonds meubles. On les trouve un peu partout dans les régions tropicales du monde

Quant à la diversité dans les familles, la famille des Syllidae a été la plus diversifiée avec quatre espèces, suivie des Eunicidae et Amphinomidae avec trois chacune, puis des Nereididae, Phyllodocidae et Polynoidae avec deux chacune. Les autres familles n'en présentent qu'une (voir liste des espèces). Ces résultats s'accordent avec le type de cryptofaune trouvé dans d'autres milieux tropicaux, quoique, comme déjà signalé, la diversité générale soit assez basse.

La variation dans la composition et le nombre d'espèces de polychètes recensées autant pour cette étude que pour les autres îles principales du Pacifique est tropical, où il existe ce genre d'information, ne peut être faite directement du fait des différents types de substrats impliqués dans chaque cas (corail mort, roches de diverses origines et fonds meubles). Bien que les phénomènes sédimentaires qui déterminent la distribution des espèces ne soient pas encore assez étudiés (Snelgrove & Butman 1994), on croit que les fonds meubles sont moins susceptibles d'être des facteurs limitant la distribution des espèces provenant des zones voisines, alors que les polychètes des fonds durs pourraient avoir plus de restrictions pour leur colonisation du fait surtout de l'écotone que suppose le substrat dur (Hernández-Alcántara *et al*. 2003).
Cependant, en tenant compte de ce facteur, nous avons dressé une liste (Tab. XLIX) des différentes espèces recensées pour Clipperton et pour différentes îles du Pacifique est : Clarión, Socorro (toutes deux font partie de l'archipel mexicain des Revillagigedo), Galápagos, Cocos, et Cabo Pulmo (ce dernier se trouve à l'extrême sud du golfe de Californie mais possède des formations coralliennes). Malpelo a été éliminé de l'analyse car nous n'avons trouvé aucune donnée de polychètes sur ce site.
Si l'on compare la composition de la faune jusqu'ici recensée à Clipperton avec celles des îles les plus proches du Pacifique est (Tab. XLIX), on observe que Clarión, qui est petite, très peu étudiée et la plus éloignée des côtes, a le plus faible nombre d'espèces recensées (neuf). Les Galápagos à qui on porte un intérêt écologique mondial, qui sont réputées pour leur diversité, leurs faunes particulières, et sont a priori mieux connues ne recensent que 15 espèces de polychètes. On constate aussi que, si l'on excepte Cabo Pulmo, dans la péninsule de Basse Californie où sont recensées 97 espèces dans divers milieux, l'île la plus diversifiée est Socorro avec 68 espèces, suivie de Clipperton avec 28 espèces, Galápagos avec 15 espèces, Cocos avec 13 espèces, puis Clarión qui en compte neuf. Cabo Pulmo, malgré sa correspondance géographique et édaphique, a une composition d'espèces bien particulière puisque 65 des 97 espèces présentes, (soit 67 %) ne le sont que dans cette localité alors que, pour Clipperton, il n'y a que cinq espèces non retrouvées ailleurs (soit presque 18 %) et seulement deux espèces trouvées en commun uniquement à Cabo Pulmo et Clipperton (on omet naturellement de cette analyse les espèces non déterminées ou "sp.").
Les espèces qui ne sont recensées qu'à Clipperton sont *Phyllodoce lamellifera* et *Mesochaetopterus minutus*, signalées par Hartman (1939a) mais non retrouvées lors de cette étude, *Nematonereis unicornis*, *Chrysopetalum occidentale* et *Nicon moniloceras*.
Les espèces *Eurythoe complanata*, *Eumida sanguinea* et *Syllis hyalina*, sont communes dans les côtes américaines et, bien qu'elles soient plutôt associées aux substrats durs, elles sont aussi récoltées souvent dans les fonds meubles. On les trouve un peu partout dans les régions tropicales du monde.

Quant à la composition biogéographique de cette faune, dans le tableau L nous pouvons constater que parmi les espèces récoltées, 42 % des espèces ont une large répartition dans les milieux tropicaux et subtropicaux du monde, tandis que 23 % appartiennent à la faune du Pacifique est, les autres catégories représentant moins du 10 %.
Les polychètes de la cryptofaune de Clipperton auraient donc plutôt des affinités avec la faune du continent américain, en tenant compte aussi du grand pourcentage représenté par les espèces à large répartition écologique en milieu tropical et subtropical qui, bien entendu, se trouvent aussi dans les côtes du continent américain.
Ce pourcentage élevé d'espèces à large répartition écologique ne permet pas de déterminer avec précision l'influence de la faune du Pacifique ouest qui aurait été entraînée par les courants vers Clipperton, en comparaison avec la faune du continent américain de substrats similaires.

Nous avons signalé comme endémiques les cinq espèces qui sont restées au niveau du genre (*Chone* sp., *Linopherus* sp., *Lumbrinereis* sp., *Perinereis* sp., *Pionosyllis* sp.), car nous n'avons pas pu les rattacher à des espèces qui fussent connues ou recensées dans la zone Pacifique, et même dans les océans en général. Il faudrait naturellement des échantillonnages plus approfondis dans le temps et dans l'espace pour pouvoir confirmer cette appellation, que nous jugeons jusqu'ici préliminaire, notamment en obtenant plus d'organismes des espèces des genres cités en assez bon état pour être correctement déterminées.
Cependant, si cet endémisme est confirmé dans le futur, on pourrait alors considérer comme on le suggère pour d'autres groupes faunistiques dans ce volume que l'on est en présence d'un phénomène de spéciation qui débute à peine sur l'atoll en plus ou à la place d'un appauvrissement des représentants d'une faune venue primordialement des côtes les plus "voisines". Seules des études approfondies et concomitantes sur l'ensemble de la faune éclairciront ce point.

Bien que nous soyons persuadés que des futurs échantillonnages apporteront plus d'espèces à la liste des polychètes de Clipperton (dans cette expédition les prélèvements n'ont pu être exhaustifs, et plusieurs des genres et espèces trouvés lors d'expéditions antérieures n'ont pas été retrouvés en 2005), nous pouvons dire en conclusion de cette étude que la zone de Clipperton ne peut pas être considérée comme une zone biogéographique définie et que dans l'état actuel des connaissances la faune des polychètes y est pauvre et non caractéristique.

Tableau XLIX : liste des espèces de polychètes recensées dans quelques îles du Pacifique est (X = présence). Pas de données connues pour l'île de Malpelo.
List of the polychaete species collected from the islands of the eastern Pacific (X= presence). There are no records for Malpelo.

	Clarión	Socorro	Clipperton	Cabo Pulmo	Galápagos	Cocos
Famille MALDANIDAE						
Heteroclymene glabra				X		
Isocirrus papillatus				X		
Famille CAPITELLIDAE						
Capitella capitata				X		
Dasybranchus glabrus				X		
Dasybranchus platyceps			X		X	
Notomastus lineatus				X		
Famille OPHELIIDAE						
Armandia brevis				X		
Ophelina cylindricaudata				X		
Polyophthalmus pictus				X		
Famille ORBINIIDAE						
Naineris sp.		X				
Scoloplos (*Leodamas*) *mazatlensis*				X		
Famille AMPHINOMIDAE						
Chloeia entypa						X
Chloeia viridis						X
Eurythoe complanata	X	X	X	X		X
Eurythoe pacifica	X					
Linopherus sp.			X			
Notopygos ornata			X		X	X
Pareurythoe paupera		X		X		
Famille DORVILLEIDAE						
Dorvillea cerasina		X				
Dorvillea vittata				X		
Schitomeringos longicornis			X	X		
Dorvillea Schistomeringos pacifica					X	
Famille LUMBRINERIDAE						
Lumbrineris inflata				X		
Lumbrineris japonica				X		
Lumbrineris limicola				X		
Lumbrineris zonata		X		X		
Lumbrineris sp.			X			
Famille OENONIDAE						
Arabella iricolor				X		

	Clarión	Socorro	Clipperton	Cabo Pulmo	Galápagos	Cocos
Arabella mutans				X		
Arabella panamensis		X				
Famille EUNICIDAE						
Eunice antennata	X			X		
Eunice biannulata		X				
Eunice cariboea			X	X		
Eunice mutilata		X				
Eunice siciliensis				X		
Eunice vittata		X				
Eunice sp.		X				
Lysidice collaris		X				
Lysidice ninetta		X	X			
Nematonereis unicornis			X			
Palola siciliensis			X		X	
Famille POLYNOIDAE						
Chaetacanthus magnificus		X				
Halosydna hartmanae				X		
Harmothoe hirsuta		X	X	X		
Harmothoe imbricata				X		
Harmothoe lunulata				X		
Iphione ovata		X	X		X	
Lepidasthenia varius					X	
Lepidonotus hupferi				X		
Lepidonotus squamatus		X		X		
Lepidonotus versicolor		X				
Thormora johnstoni		X		X		
Famille SIGALIONIDAE						
Psammolyce spinosa						X
Sigalion spinosus	X				X	X
Sthenelais berkeleyi				X		
Sthenelais fusca						X
Sthenelais helenae				X		
Famille GLYCERIDAE						
Glycera lapidum	X					
Glycera tesselata		X		X		
Famille GONIADIDAE						
Glycinde armigera	X					
Glycinde multidens					X	
Famille PHYLLODOCIDAE						
Phyllodoce lamellifera			X			
Phyllodoce mucosa		X				
Eumida sanguinea			X	X		
Genetyllis castanea				X		
Phyllodoce madeirensis			X	X		

	Clarión	Socorro	Clipperton	Cabo Pulmo	Galápagos	Cocos
Famille NEPHTYIDAE						
Nephtys californiensis				X		
Famille NEREIDIDAE						
Ceratonereis singularis		X				
Nicon moniloceras			X			
Neanthes caudata				X		
Neanthes roosevelti					X	
Neanthes succinea				X		
Neanthes unifasciata				X		
Nereis pelagica occidentalis				X		
Nereis riisei	X	X				
Platynereis dumerilii		X		X		
Platynereis polyscalma				X		
Perinereis sp.			X			
Pseudonereis galapagensis				X		
Pseudonereis variegata				X		
Famille HESIONIDAE						
Hesione intertexta	X	X		X		
Leocrates chinensis	X					
Famille PILARGIDAE						
Ancistargis sp.				X		
Famille PISIONIDAE						
Pisionidens indica				X		
Famille SYLLIDAE						
Autolytus prolifer		X				
Autolytus sp.		X				
Branchiosyllis exilis		X		X		
Branchiosyllis pacifica		X				
Branchiosyllis sp.		X				
Dentatisyllis carolinae		X				
Ehlersia ferruginea		X				
Eusyllis blomstrandi				X		
Exogone occidentalis				X		
Haplosyllis sp.		X				
Haplosyllis spongicola		X	X	X		
Inermosyllis sp.				X		
Odonstosyllis sp.		X				
Odontosyllis polycera				X		
Odontosyllis undecimdonta				X		
Opisthosyllis brunnea		X		X		
Opistosyllis japonica				X		
Pionosyllis sp.			X			
Pionosyllis weismmanni		X				
Pseudosyllides sp.		X				

	Clarión	Socorro	Clipperton	Cabo Pulmo	Galápagos	Cocos
Syllis alternata		X		X		
Syllis armillaris		X				
Syllis cornuta		X		X		
Syllis gracilis		X	X			
Syllis hyalina		X	X			
Syllis prolifera		X		X		
Syllis pulchra		X				
Syllis regulata				X		
Syllis rosea				X		
Syllis setoensis				X		
Trypanosyllis adamanteus		X				
Trypanosyllis gemmipara		X				
Trypanosyllis sp.		X				
Famille TOMOPTERIDAE						
Tomopteris nisseni						X
Famille SPIONIDAE						
Scolelepis (*Scolelepis*) *squamata*						X
Famille CHAETOPTERIDAE						
Chaetopterus variopedatus				X		
Mesochaetopterus minuta			X			
Famille CHRYSOPETALIDAE						
Bhawania goodei				X		
Chrysopetalum occidentale			X			
Famille SCALIBREGMIDAE						
Parasclerocheilus sp.				X		
Sclerocheilus sp.				X		
Famille SABELLARIIDAE						
Idanthyrsus cretus		X		X	X	
Idanthyrsus sp. 1		X				
Idanthyrsus sp. 2		X				
Lygdamis nesiotes		X	X		X	
Famille SABELLIDAE						
Branchiomma cingulata				X		
Branchiomma nigromaculata				X		
Chone sp.			X			
Eudystilia polymorpha				X		
Megalomma mushaensis				X		
Megalomma splendida				X		
Potamilla intermedia				X		
Sabellastarte magnifica				X		
Famille SERPULIDAE						
Hydroides brachyacantha		X		X		
Hydroides crucigerus				X		
Hydroides dianthus		X				

	Clarión	Socorro	Clipperton	Cabo Pulmo	Galápagos	Cocos
Hydroides diramphus				X		
Hydroides tenhovei				X		
Pomatocerus minutus				X		
Pseudovermilia conchata		X	X			
Pseoduvermilia sp.		X				
Spirobranchus giganteus corniculatus		X				
Spirobranchus giganteus giganteus					X	
Spirorbis (*Spirorbella*) *marioni*		X			X	X
Spirorbis (*Spirorbis*) *variabilis*		X				
Pileolaria (*Simplicaria*) *pseudomilitaris*					X	X
Pileolaria berkeleyana						X
Pileolaria marginata						X
Spirorbis (*Spirorbis*) *tricornigerus*		X				
Pseudovermilia conchata		X		X		
Vermiliopsis occidentalis				X		
Famille FLABELLIGERIDAE						
Pherusa papillata		X				
Pherusa inflata				X		
Famille CIRRATULIDAE						
Cirratulus cirratus				X		
Cirriformia punctata		X				
Cirratulus revillagigedoensis		X				
Cirriformia spirabrancha		X		X		
Cirriformia tentaculata				X		
Dodecaceria concharum				X		
Famille PECTINARIIDAE						
Cistenides regalis		X				
Famille TEREBELLIDAE						
Amphitrite cirrata				X		
Eupolymnia crescentis				X		
Eupolymnia nebulosa				X		
Lanice conchilega				X		
Leaena caeca				X		
Loimia sp.		X				
Neoleprea californica				X		
Paraxionice sp.				X		
Polycirrus caliendrum		X				
Spinosphaera oculata				X		
Streblosoma longifilis				X		
Terebella gorgonae					X	
Terebella sp.		X				
Thelepus crispus				X		
Thelepus setosus				X		
TOTAL	**9**	**68**	**26**	**97**	**15**	**13**

Tableau L : distribution biogéographique des espèces de polychètes recensées à Clipperton en 2005.
Biogeographic affinities of the species of polychaetes collected at Clipperton in 2005.

Région Biogéographique	Nombre d'espèces	%
Large répartition en milieux tropicaux et subtropicaux du monde (AT)	11	42
Pacifique est (PE)	6	23
Pacifique tropical (PT)	1	4
Pacifique et Atlantique ouest tropicaux (PAOT)	2	8
Amphiaméricaines (A)	1	4
Endémiques (E)	5	19
Total	**26**	**100**

REMERCIEMENTS

Cette étude n'aurait pu être menée à bon terme sans l'appui et la collaboration de nombreuses personnes que nous tenons ici à remercier.
Tout d'abord, l'ICML(CU)-UNAM auquel nous appartenons et qui a financé cette étude, excepté pour le voyage Acapulco-Clipperton-Acapulco et pour le stage sur l'atoll.
L'un de nous (VSW), qui a participé à l'expédition et effectué les échantillons objet de cette étude, tient à remercier spécialement M. Manuel Arango, grand philanthrope mexicain et passionné de Clipperton, pour avoir financé les frais du voyage Acapulco-Clipperton-Acapulco sur le voilier *Rara Avis* et le séjour sur l'atoll. Je remercie également, et très vivement, le Dr J.-L. Étienne, chef de l'expédition, toujours disponible et disposé à faciliter toutes nos activités scientifiques sur l'île et dont l'amitié commencée au cours de cette expédition m'honore. Que tous les autres membres de l'équipe de J.-L.Étienne que j'ai eu l'opportunité de côtoyer et connaître au cours de mon séjour à Clipperton et qui m'aidèrent de diverses façons trouvent ici l'expression de ma reconnaissance (Elsa, Olivier, Jean, Luc, Jean-Benoît…). Mais je voudrais remercier tout particulièrement le Dr J.-M. Pontier, qui aparticipé à plusieurs des prélèvements en plongée pour renforcer notre groupe et nous a toujours porté assistance et aide dans tous les domaines de ses multiples compétences, et C. Fresser dont la disponibilité et les connaissances en informatique nous ont aussi aidés.
Il faut aussi remercier P. Ramos et S. Frontana, de l'ICML-UNAM pour les photos des polychètes qui illustrent cette étude.
Enfin, je remercie très spécialement le Dr L. Charpy, coordinateur de ce volume, pour sa patience illimitée à notre égard et pour ses infatigables efforts qui ont mené à la parution de cet ouvrage.

Bibliographie

BERKELEY E. & BERKELEY C. 1939. – On a collection of Polychaeta, chiefly from the west coast of Mexico. *Annals and Magazine of Natural History*, Series 11 1 : 428-435.

BERKELEY E. & BERKELEY C. 1941. – On a collection of polychaeta from southern California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 40 : 16-60.

BERKELEY E. & BERKELEY C. 1948. – Annelida, Polychaeta Errantia. *Canadian Pacific Fauna, Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 9b(1) : 1-100.

CHAMBERLIN R.-V. 1919a. – The Annelida Polychaeta. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology Harvard* 48 : 1-514

CHAMBERLIN R.-V. 1919b. – Pacific coast polychaeta collected by Alexander Agassiz. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology Harvard* 63 : 251-276.

DAY J.-H. 1967. – A monograph on the polychaeta of Southern Africa. Part I : Errantia. Part II: Sedentaria. *British Museum of Natural History Publications* 656 : 1-878.

DAY J.-H. 1973. – New polychaeta from Beaufort with a key to all species recorded from North Carolina. *NOAA Technical Report, NMFS Circular* 375:1-140.

DEAN H.-K. 1996a. – Subtidal benthic polychaetes (Annelida) of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 44 (Suppl. 3) : 69-80.

DEAN H.-K. 1996b. – Polychaete worms (Annelida) collected in Golfo Dulce during the Victor Hensen Costa Rica expedition (1993/1994). *Revista de Biología Tropical* 44 (Suppl. 3) : 81-86.

DEAN H.-K. 2001. – Capitellidae (Annelida: Polychaeta) from the Pacific coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 49 : 69-84.

DEAN H.-K. 2004. – Marine biodiversity of Costa Rica: Class Polychaeta (Annelida). *Revista de Biología Tropical* 52 : 131-181.

EHLERS E. 1901. – Die Polychaeten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch, in Festschrift zur Feier des hundertfünfzigjährigen Bestehens der königlichenGesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen (Abh. Math.-Phys), Wiedemannsche Buchhandlung, Berlin : 1-232.

ÉTIENNE J.-L. 2005a. – Expédition Scientifique. Aventures à Clipperton. *National Geographic* (France) avril 2005 : 2-17.

ÉTIENNE J.-L. 2005b. – *Clipperton, l'atoll du bout du monde*. Editons Du Seuil, 7e Continent, 207 p.

EWING R. M. 1984. – Chapter 14. Capitellidae, *in* UEBELACKER J.-M. & JOHNSON P.-G. (Eds), *Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico*. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Barry A. Vittor and Associates. Inc., Mobile, Alabama : 7 vols.

FAUCHALD K. 1970. – *Polychaetous annelids of the families Eunicidae, Lumbrineridae, Iphitimidae, Arabellidae, Lysaretidae and Dorvilleidae from western Mexico*. Allan Hancock Foundation and the Institute for Marine and Coastal Studies, University of Southern California, Los Angeles : 1-135. (Allan Hancock Monographs in Marine Biology ; 5).

FAUCHALD K. 1972. – Benthic Polychaetous Annelids from deep waters off western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monographs in Marine Biology 7 : 1-575.

FAUCHALD K. 1977. – Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. *Smithsonian Contributions to Zoology* 221 : 1-81.

FAUCHALD K. 1992. – A review of the genus Eunice (Eunicidae: Polychaeta) based upon type material. *Smithsonian Contributions to Zoology* 523 : 1-422.

FAUVEL P. 1953. – Annélides polychètes de Californie (sic.) recueillies par L. Diguet. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 18 : 1-32.

GARDINER S.-L. 1976. – Errant Polychaete Annelids from North Carolina. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 91 : 77-220

GATHOF J. M. 1984. – Chapter 19. Phyllodocidae; Chapter 26. Chrysopetalidae, *in* UEBELACKER J.-M. & JOHNSON P.-G. (Eds), *Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico*. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Barry A. Vittor and Associates. Inc., Mobile, Alabama : 7 vols.

GRUBE E. 1840. – *Actinien, Echinodermen und Würmer des Adriatischen und Mittelmeeres*. J. H. Bon., Königsburg, 19 p.

GRUBE A. E. 1855. – Beschreibung neuer oder bekannter Anneliden. *Archiv für Naturgeshichte* 26 : 71-118.

GRUBE A. E. 1856. – Annulata Örstediana. Enumeratio Annulatorum, quae in itinere per Indiam occidentalum et Americam centralem annis 1845-1848 suscepto legit. D. A. S. Oersted, adjectis speciebus nonullis a cl. H. Kröyero in itinere ad Americam meridionalem collectis. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening I Kobenhavn* 1857 : 158-186.

GRUBE A.-E. 1863. – Beschreibung neuer oder wenig bekaunter Anneliden. *Archiv für Naturgeschichte* 29 : 37-69.

GRUBE A. E. 1878. – Annulata Semperiana. Beiträge zur kenntniss der annelidenfauna der Philippinen nach den von Herrn Prof. Semper mitgebrachten sammlugen. *Mémoires l'Académie Impériale de Sciences de St. Petersbourg* 25 : 1-300.

HARTMAN O. 1938. – Annotated list of the types of polychaetous annelids in the Museum of Comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard, in Cambridge* 85 : 1-31.

HARTMAN O. 1939a. – The polychaetous annelids collected on the Presidential Cruise of 1938. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 98(13) : 22.

HARTMAN O. 1939b. – *Polychaetous annelids Part 1. Aphroditidae to Pisionidae*. Allan Hancock Foundation and the Institute for Marine and Coastal Studies, University of Southern California, Los Angeles : 1-155. (Allan Hancock Pacific Expeditions ; 7).

HARTMAN O. 1940. – *Polychaetous annelids. Part II. Chrysopetalidae to Goniadidae*. Allan Hancock Foundation and the Institute for Marine and Coastal Studies, University of Southern California, Los Angeles : 173-286. (Allan Hancock Pacific Expeditions ; 7).

HARTMAN O. 1944a. – *Polychaetous annelids. Part 5. Eunicea*. Allan Hancock Foundation and the Institute for Marine and Coastal Studies, University of Southern California, Los Angeles : 1-238. (Allan Hancock Pacific Expeditions ; 10).

HARTMAN O. 1944b. – *Polychaetous annelids. Part 6. Paraonidae, Magelonidae, Longosomatidae, Ctenodrilidae, and Sabellariidae*. Allan Hancock Foundation and the Institute for Marine and Coastal Studies, University of Southern California, Los Angeles : 311-389. (Allan Hancock Pacific Expeditions ; 10).

HARTMAN O. 1947. – *Polychaetous Annelids. Part 7. Capitellidae*. Allan Hancock Foundation and the Institute for Marine and Coastal Studies, University of Southern California, Los Angeles : 391-481. (Allan Hancock Pacific Expeditions ; 10).

HARTMAN O. 1966. – *Quantitative survey of the benthos of San Pedro Basin, Southern California. Part 2. Final results and conclusions*. Allan Hancock Foundation and the Institute for Marine and Coastal Studies, University of Southern California, Los Angeles : 187-456. (Allan Hancock Pacific Expeditions ; 19).

HARTMAN O. 1968. – *Atlas of the errantiate polychaetous annelids from California*. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 828 p.

HARTMAN O. – 1969. *Atlas of sedentariate polychaetous annelids from California*. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 p.

HERNÁNDEZ-ALCÁNTARA P. 1992. – *Los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma continental del Golfo de California, México. Taxonomía, abundancia numérica y distribución geográfica*. Tesis Maestría, UACPyP-CCH, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico, 427 p.

HERNÁNDEZ-ALCÁNTARA P. & SOLÍS-WEISS V. 1999. – Systematics and distribution of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the sublittoral zone in the Gulf of California. *Oceánides* 13(2) : 25-38.

HERNÁNDEZ-ALCÁNTARA P., FRONTANA-URIBE S.-C. & SOLÍS-WEISS V. 2003. – Commented checklist of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from areas adjacent to islands of the Mexican Pacific and Gulf of California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 102(1) : 1-16.

HILBIG B. 1994. – 12. Family Nereididae Johnston, 1845, *in* BLAKE J.-A. & HILBIG B. (Eds), *Taxonomic Atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Volume 4*. Santa Barbara Museum of Natural History, Los Angeles : 301-328.

HILBIG B. 1995. – 13. Family Dorvilleidae Chamberlin, 1919, *in* BLAKE J.-A., HILBIG B. & SCOTT P.-H. (Eds), *Taxonomic Atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Volume 5*. Santa Barbara Museum of Natural History, Los Angeles : 341-360.

IMAJIMA M. & HARTMAN O. 1964. – The polychaetous annelids of Japan. *Allan Hancock Foundation Occasional Papers* 26 : 1-452.

JOHNSON H.-P. 1897. – A preliminary account of the marine annelids of the Pacific coast, with descriptions of new species. 1. The Euphrosynidae, Amphinomidae, Palmyridae, and Sigalionidae. *Proceedings of the California Academic of Science, Zoology series* 3(1) : 153-198.

JOST C. 2005. – Bibliographie de l'île de Clipperton- Ile de la Passion (1711-2005) *Journal de la Société des Océanistes* 120-121 (1/2) : 169-185

JOST C. 2006. – *L'île de la passion alias Clipperton*. http://www.clipperton.fr. (consulté en nov 2006).

JUET H. 2004. – *Clipperton, l'île de la Passion*. Editions Thélès, Paris, 258 p.

JUMARS P. 1974. – A generic revision of the Dorvilleidae (Polychaeta), with six new species from the deep North Pacific. *Zoological Journal of the Linnaean Society* 54 : 101-135.

KINGBERG 1855 (1856). – Nya slagten och arter af Annelider. *Ofversight af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Fbrhandlingar, Stockholm* 12 : 381-388.

KIRTLEY D.-W. 1994. – *A review and taxonomic revision of the family Sabellariidae Johnston, 1865 (Annelida; Polychaeta)*. Sabecon Press, Science Series, Florida, 223 p.

KUDENOV J.-D. 1975. – Sedentary polychaetes from the Gulf of California. *Journal of Natural History* 9 : 205-231.

KUDENOV J. D. 1980. – Annelida: Polychaeta (Bristleworms), *in* BRUSCA R.-C. (Ed.), *Common intertidal invertebrates of the Gulf of California*. 2nd ed., University of Arizona Press, USA : 77-123.

KUDENOV J.-D. & HARRIS L.-H. 1995. – 1. Family Syllidae Grube, 1850, *in* BLAKE J.-A., HILBIG B. & SCOTT P.-H. (Eds), *Taxonomic Atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Volume 5*. Santa Barbara Museum of Natural History, Los Angeles : 1-97.

LANGERHANS P. 1880. – Die Wurmfauna von Madeira. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* Leipzig 33 : 267-316.

LANGERHANS P. 1881. – Ueber einige canarische Anneliden. *Nova Acta Academiae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum* 42 : 93-124.

LICHER F. 1999. – Revision der Gattung *Typosyllis* Langerhans, 1879 (Polychaeta: Syllidae). Morphologie, Taxonomie und Phylogenie. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 551 : 1-336.

LÓPEZ E. 1995. – *Anélidos Poliquetos de sustratos duros de las Islas Chafarinas*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, 672 p.

MARENZELLER E. – 1888. Literatur. Bericht über die Fortchritte auf dem Gebiete der Systematik, Biologie und geographischen Verbreitung der Plathelminthen (ausg. Cestoiden und Trematoden), Chaetognathen, Gephyreen, Annulaten, Enteropneusten und Rotatorien in den Jahren 1885, 1886, 1887. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 3 : 1015-1076.

MIURA T. 1977. – Eunicid polychaetous annelids from Japan, I. *Meer* 15 : 61-81.

MONRO C.-C.-A. 1928. – Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific expedition 1914-16. XLV. On the Polychaeta collected by Dr. Th. Mortensen off the coast of Panama. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening* 85 : 75-103.

MONRO C.-C.-A. 1933. – The polychaeta *Sedentaria* collectedby Dr. C. Crossland at Colon in the Panama region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S. Y. St. George. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1933 : 1039-1092.

OCHOA RIVERA V., GRANADOS BARBA A. & SOLIS-WEISS V. 2000. – The polychaete cryptofauna from Cozumel Island, Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* 67(1) : 137-146.

OERSTED A.-S. 1843. – *Annulatorum danicorum conspectus*. Maricolae. 52 p.

PALLAS P.-S. 1776. – *Reise durch Verscheidene Provinzen des Russischen Reischs*, Theil 3. St Petersburg, 760 p.

PATIÑO DEL OLMO S.-A. 2001. – *Estudio de fauna críptica poliquetológica en la región sotaventica de la isla de Cozumel, Quintana Roo, México*. Tesis de Licenciatura, ENEP Iztacala, UNAM, México, 185 p.

PETERS W.-C.-H. 1854. – *Naturwissenschaftliche Reise nach Mozambique in 1842 bis 1848 ausgefürt*. Naturwissenschaftliche Reise nach Mozambique in 1842 bis 1848 ausgefürt. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Monatsberichte : 610-614.

PETTIBONE M.-A. 1986. – Review of the Iphioninae (Polynoidae) and revision of Iphione cimex Quatrefages, Gattyana deudens Fauvel, and Harmothoe iphionelloides Johnson (Harmothoinae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 428 : 1-43.

PLEIJEL F. 1991. – Phylogeny and classification of the Phyllodocidae (Polychaeta). *Zoologica Scripta* 20(3) : 225-261.

REISH D.-J. 1963. – A quantitative study of the benthic polychaetous annelids of Bahía de San Quintín, Baja California. *Pacific Naturalist* 3 : 401-436.

REISH D.-J. 1968. – The polychateous annelids of the Marshall Islands. *Pacific Science* 22(2) : 208-231.

Bibliographie

REYES-BONILLA H., CARRICART-GANIVET J.-P., SOLÍS-WEISS V. & GRANADOS-BARBA A. 1999. – El Atolón Clipperton: Aspectos Históricos y Ecológicos. *Ciencia y Desarrollo* 25(149) : 16-23.

RIOJA E. 1941. – Estudios Anelidológicos III. Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas mexicanas del Pacífico. *Anales del Instituto de Biología*, Universidad Nacional Autónoma de México 12 : 669-746.

RIOJA E. 1947. – Estudios Anelidológicos XVII. Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de Baja California y Mar de Cortés. *Anales del Instituto de Biología*, Universidad Nacional Autónoma de México 18 : 197-224.

RIOJA E. 1962. – Estudios Anelidológicos XXVI. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico mexicano. *Anales del Instituto de Biología*, Universidad Nacional Autónoma de México 33 : 131-229.

ROUSE G. W. 2000. – Classification of the Annelida and Polychaeta. Class Polychaeta, *in* BEESLEY P.-L., ROSS G.-J.-B. & GLASBY C.-J. (Eds), *Polychaetes and allies: the southern synthesis. Fauna of Australia. Volume 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. CSIRO Publishing, Melbourne : 51-53.

RUFF R.-E. 1995. – 3. Family Polynoidae Malmgren, 1867, *in* BLAKE J.-A., HILBIG B. & SCOTT P.-H. (Eds), *Taxonomic Atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Volume 5*. Santa Barbara Museum of Natural History, Los Angeles : 105-166.

SALAZAR-VALLEJO S.-I. 1985. – *Contribución al conocimiento de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de Bahía Concepción, Baja California Sur*. Tesis Maestría, CICESE, México, 311 p.

SALAZAR-VALLEJO S.-I. 1997. – Anfinómidos y eufrosínidos (Polychaeta) del Caribe Mexicano con claves para las especies reconocidas del Gran Caribe. *Revista de Biología Tropical* 44 (3)/45(1) : 379-390.

SAN MARTÍN G. 2003. – Annelida Polychaeta II: Syllidae, *in* RAMOS M.-A., ALBA J., BELLÉS X., GOSÁLBEZ J., GUERRA A., McPHERSON E., MARTÍN F., SERRANO J. & TEMPLADO J. (Eds), *Fauna Ibérica, volumen 21*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid : 1-554.

SNELGROVE P.-V.-R. & BUTMAN C.-A. 1994. – Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanogaphy and Marine Biology Annual Review* 32 : 111-177.

SOLÍS-WEISS V. 1982. – Aspectos ecológicos de la contaminación orgánica sobre el macrobentos de las cuencas de sedimentación en la bahía de Marsella (Francia). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. U.N.A.M.* 9(1) : 19-44

SOLIS-WEISS V., REYES-BONILLA H., CARRICART-GANIVET J.-P. & GRANADOS-BARBA A. 2003. – Le milieu récifal de Clipperton. La faune et la flore associées à l'écosystème corallien de Clipperton, *in* JOST C., http://www.clipperton.fr

TAYLOR J.-L. 1984. – Chapter 31. Nereidae, *in* UEBELACKER J.-M. & JOHNSON P.-G. (Eds), *Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico*. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Barry A. Vittor and Associates Inc., Mobile, Alabama : 7 vols.

TEN HOVE H.-A. 1975. – Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: III- The genus *Pseudovermilia*. *Studies of the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands* 47(156) : 46-101.

TOVAR HERNÁNDEZ M.-A. 2000. – *Criptofauna poliquetológica del Orden Phyllodocida (Pettibone, 1982), asociada a sustrato de coral muerto del Arrecife Lobos, Veracruz*. Tesis de Licenciatura, ENEP Iztacala, UNAM, México, 135 p.

TREADWELL A.-L. 1921. – Leodicidae of the Wets Indian region. *Carnegie Institute Publications*, Washington 15 : 1-131.

TREADWELL A.-L. 1941. – Eastern Pacific expeditions of the New York Zoological society. XXIII. Polychaetous annelids from the west coast of Mexico and Central America. *Zoologica* 26 : 17-24.

UEBELACKER J.-M. 1984. – Chapter 30. Syllidae, *in* UEBELACKER J.-M. & JOHNSON P.-G. (Eds), *Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico*. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Barry A. Vittor and Associates. Inc., Mobile, Alabama : 7 vols.

USCHAKOV P.-V. 1974. – *Fauna of the U.S.S.R., Polychaetes. Vol. I: Polychaetes of the suborder Phyllodociformia of the polar basin and the northwestern part of the Pacific. Families Phyllodocidae, Alciopidae, Tomopteridae, Typhoscolecidae, and Lacydoniidae*. Academy of Sciences of the U.S.S.R., Zoological Institute, 259 p.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les bryozoaires

Jean-Loup d'Hondt

Résumé
Durant cette expédition organisée par J.-L. Étienne sur l'atoll de Clipperton (décembre 2004 à avril 2005) un inventaire des bryozoaires marins a été effectué. Le peuplement bryozoologique y est peu diversifié (14 espèces) et essentiellement affine de celui des côtes nord-américaines, notamment de Californie.

Abstract
Inventory of the marine Bryozoa collecting by J.-L. Étienne's expedition to Clipperton (December 2004-April 2005). The bryozoans are poorly diversified (14 species) and the Clipperton fauna mostly shows affinities with that of North American, particularly from California.

INTRODUCTION

Le matériel étudié dans ce travail a été collecté à Clipperton lors de l'expédition, organisée à l'initiative de J.-L. Étienne de novembre 2004 à avril 2005 avec pour objectif l'inventaire de la biodiversité de cet atoll. Les récoltes de petite faune marine se sont échelonnées du 6 janvier au 6 février 2005.
L'atoll de Clipperton se situe approximativement par 10° N et 109° W. C'est donc le plus oriental de l'océan Pacifique. Il est essentiellement soumis à un courant équatorial est-ouest, ce qui explique les affinités que nous avons constatées (voir plus loin) entre sa faune en bryozoaires et celle de la côte pacifique américaine, notamment celle bien connue de la Californie qui en est géographiquement proche. On peut en effet admettre que la colonisation de Clipperton par les bryozoaires a pu, au moins en partie, s'effectuer à partir de larves transportées par les courants ou à partir d'épaves porteuses de colonies adultes et charriées sur une longue distance. Aussi était-il intéressant de comparer les espèces récoltées avec celles signalées d'Alaska (Dick 1988), à une latitude évidemment plus septentrionale, et surtout de Californie (Soule *et al.* 1995), des îles Hawaï (Canu & Bassler 1927 ; Soule & Soule 1973 ; Soule *et al.* 1995) et des Galapagos (Canu & Bassler 1929).
Seules trois espèces de bryozoaires, classiques de la faune est-pacifique – et différentes de celles étudiées ici – avaient été signalées au large de Clipperton (Osburn 1950, 1952 ; reprises par Sachet 1962). La prospection de cet atoll pouvait donc a priori s'avérer très intéressante pour la connaissance de la zoogéographie et de la biodiversité en bryozoaires de l'océan Pacifique, notamment par comparaison entre les espèces présentes sur l'atoll et celles de la côte pacifique américaine (cette étude a effectivement confirmé leurs affinités) ; il pouvait également être judicieux, vu la situation géographique de Clipperton, de comparer sa faune avec celle de la Polynésie.
Sauf exception, les colonies qui nous ont été communiquées encroûtaient les replis et les dépressions de morceaux de récifs coralliens, parfois très volumineux, d'où il était impossible de les extraire sans les détériorer.

PROVENANCE DU MATÉRIEL

• Station 5 : 10° 18,49' N, 109° 14,1' W, 17 m, récolte à vue, corail détritique, 10.I.2005, bryozoaires associés à des hydraires.
• Station 7 : 10° 9,22' N, 109° 13' W, 48 m, base du tombant corallien et terrasse détritique, 13.I.2005.
• Station 10 : 10° 17,31' N, 109° 12,19' W, 13 m, corail détritique, récolte à vue, 17.I.2005.
• Station 11 : 10° 18,805'-10° 18,293' N, 109° 12,809' W, laisses de mer à marée basse, 18.I.2005.
• Station 18 : 10° 19,22' N, 109° 13,38' W, 55 m, sédiment en bas du tombant corallien, 20.I.2005.
• Station 21 : 10° 17,93' N, 109° 14,01' W, 23 m, récolte à vue, tombant corallien, 22.I.2005, bryozoaires associés à des spongiaires.
• Station 42 : 10° 18,58' N, 109° 12,05' W, 23 m, récolte à vue, tombant corallien, 30.I.2005.

LISTE DES ESPÈCES

Nous avons adopté dans ce travail la classification générale des bryozoaires proposée puis remaniée par d'Hondt (1997, 2001).

Classe STENOLAEMATODA Borg, 1926
Ordre CYCLOSTOMOMIDA Busk, 1852

Famille CRISIIDAE Johnston, 1838

Crisia elongata **Milne-Edwards, 1838**
Crisia elongata Milne-Edwards, 1838 : 203. — Harmer 1915 : 96-102. — Canu & Bassler 1928 : 157. — Hastings 1932 : 405. — Osburn & Soule 1953 : 684. —

Brood 1976 : 282. — Winston 1982 : 154-155. — Winston 1986 : 30. — Hayward & Ryland 1995 : 236.

Le zoarium est dressé, trisérié, formé d'autozoécies à extrémités distales libres, longues, nettement recourbées vers la face frontale. Les joints sont noirs. Les plus longs entre-nœuds peuvent comporter jusqu'à 26 autozoécies (en général, on en dénombre une vingtaine), et portent une ou deux ramifications latérales, respectivement situées au quart proximal et à mi-longueur de l'entre-nœud. La partie saillante libre de l'autozoécie correspond du quart au tiers de sa longueur de la partie adnée (celle-ci atteignant de 0,40 à 0,50 mm de long à la partie distale des entre-nœuds). L'ooécie, axiale, haute de 0,40 mm et également de 0,40 mm dans sa plus grande largeur, très fréquente, est insérée un peu avant la mi-hauteur de l'entre-nœud, à la base d'une ramification (ou, exceptionnellement, de deux ramifications symétriques). Elle est sensiblement cordiforme, accolée à une autozoécie latérale (qui, du fait de la présence de l'ooécie, est décalée latéralement), et présente un pore autozoécial frontal, ovale, élargi transversalement, situé dans le plan de la surface zoéciale, sans être porté par une tubulure.
Cette espèce, cosmopolite dans les mers chaudes, est connue du golfe de Californie, du golfe du Mexique, du Pacifique nord, de l'Australie, de la Nouvelle-Zélande, de la Polynésie française, de l'océan Indien, de l'Indonésie, de la côte est-africaine et de la mer Rouge. Il faut noter la fréquence des ooécies (par ailleurs conformes à la description d'Harmer 1915) dans le matériel étudié ici, alors que nous n'en avons jamais observées sur les nombreux spécimens de Polynésie française que nous avons étudiés par ailleurs (d'Hondt, donnée non publiée).
Stations de récolte : 5 ; 10 (matériel le mieux conservé) ; 18.

? Famille TUBULIPORIDAE Johnston, 1838

Tubulipora (?) **sp.**
Cette espèce reste en nomenclature ouverte, l'absence d'individus en cours de reproduction laissant planer un doute sur ses identifications générique et donc spécifique. Morphologiquement, elle ressemble beaucoup à *Annectocyma major* (Johnston, 1847).
Station de récolte : 10.

Classe EURYSTOMATODA Marcus, 1938
Sous-classe CHEILOSTOMONA Busk, 1852
Ordre INOVICELLATIDA Jullien, 1888

Famille AETEIDAE Smitt, 1867

Aetea sica **Couch, 1844**
Aetea sica Couch, 1844 : 102. — Prenant & Bobin 1966 : 83-86. — Mawatari 1973 : 423-426.

Aetea truncata – Osburn 1950 : 12 .

Seuls les péristomes sont visibles. Tronqués à leur partie supérieure, finement annelés sur toute leur hauteur, rectilignes, ils ont une hauteur de 0,84 mm (dont 0,38 pour l'opésie).
Cette espèce est quasiment cosmopolite, absente seulement dans les mers froides.
Station de récolte : 18.

Ordre MALACOSTEGIDA Levinsen, 1902

Famille MEMBRANIPORIDAE Busk, 1854

Jellyella tuberculata **(Bosc, 1802)**
Flustra tuberculata Bosc, 1802 : 118.

Membranipora tuberculata – Harmer 1926 : 208-210. — Prenant & Bobin 1966 : 115-118. — Winston, 1982 : 119-120. — Gordon 1984 : 24. — Hayward & Ryland 1995 : 537. — Soule, Soule & Chaney 1995 : 37-39.

Jelyella tuberculata – Taylor & Monks 1997 : 39-51.

Cette espèce est habituellement observée en surface ou sur des substrats flottants. Elle est encroûtante, constituée d'autozoécies de dimensions très variables, les extrêmes allant de 0,38 à 0,68 mm pour la longueur et de 0,24 à 0,45 mm pour la largeur. Les dimensions moyennes sont de 0,40-0,50 mm × 0,24-0,38 mm. L'opésie occupe la presque totalité de la face frontale. L'ovicelle se réduit à un simple bombement distal. Il n'existe pas d'épines ni d'aviculaires. Le gymnocyste proximal est inégalement développé selon les autozoécies ; plus il est large, plus les deux tubercules calcaires implantés proximalement à l'opésie sont volumineux.
Espèce cosmopolite circumtropicale.
Station de récolte : 11.

Ordre NEOCHEILOSTOMIDA d'Hondt, 1985
Sous-ordre FLUSTRINA Smitt, 1867

Famille CALLOPORIDAE Norman, 1903

Copidozoum adamantum
Soule, Soule & Chaney, 1995
Copidozoum adamantum, Soule, Soule & Chaney, 1995 : 68-71.

Le zoarium encroûtant est formé d'autozoécies longues de 0,50 à 0,60 mm, larges de 0,30 à 0,37 mm. L'opésie, ovale et bien développée, mesure 0,30 à 0,36 mm de long et 0,20 à 0,28 mm de large. Le bord du cryptocyste, étroit, est crénelé à la manière de celui des *Conopeum*. L'aviculaire, interzoécial, présente une mandibule sétiforme, longue et étroite, atteignant 0,36 mm ; il est surtout fréquent sur le matériel de la station 7. Il n'existe pas d'épines. L'ovicelle globuleuse a une longueur de 0,20 à 0,30 mm et une largeur de 0,24 à 0,39 mm. La chambre vibraculaire a effectivement la forme

caractéristique en diamant taillé sur laquelle insistent Soule *et al*. (1995).
Cette espèce n'est jusqu'à présent connue que des côtes californiennes.
Stations de récolte : ? 5 (matériel très érodé) ; 7 ; 18.

Sous-ordre ASCOPHORINA Levinsen, 1909

Famille CRIBRILINIDAE Hincks, 1879

Bellulopora bellula **(Osburn, 1950)**
Colletosia bellula Osburn, 1950 : 188-189.

Bellulopora bellula – Winston 1982 : 134-136. — Winston & Håkansson 1986 : 20-23.

Les autozoécies mesurent de 0,46 à 0,58 mm de long et de 0,36-0,42 mm de large. La frontale est finement porée ; les pores sont alignés selon 16 à 18 rangées séparées par des crêtes, ce qui donne à cette espèce en observation superficielle l'apparence d'une *Cribrilaria* ; il existe par ailleurs une dizaine de gros pores aréolaires. L'orifice a une longueur de 0,10 mm ; il a une largeur de 0,09 mm dans sa partie proximale et de 0,065 mm dans sa partie distale, qui sont séparées par un rétrécissement dans la région médiane. Les épines, non conservées, n'ont pas pu être dénombrées. De part et d'autre de l'orifice, juste en avant de celui-ci, existe de chaque côté un minuscule aviculaire, parfois porté par une petite protubérance ; cet aviculaire a une forme triangulaire, avec le bec orienté vers l'arrière, parfois vers l'intérieur ; il mesure de 0,04 à 0,06 mm. L'ovicelle granuleuse a 0,20 mm de haut et 0,18 mm de large ; elle présente une protubérance axiale allongée et peu saillante. Il n'existe pas d'aviculaires interzoéciaux, mais de rares aviculaires frontaux, étroits, postérieurs, de 0,10 mm de long.
Cette espèce n'était jusqu'à présent connue que de la côte atlantique nord-américaine, de la Californie et des Galapagos.
Station de récolte : 18, une petite colonie un peu érodée, encroûtante sur une coquille de lamellibranche.

Puellina (Cribrilaria) californiensis
Soule, Soule & Chaney, 1995
Puellina (*Cribrilaria*) *californiensis* Soule, Soule & Chaney, 1995 : 135-137.

Le zoarium est encroûtant, constitué d'autozoécies de dimensions très hétérogènes, leur longueur variant de 0,30 à 0,60 mm pour une largeur de 0,21 à 0,26 mm, portant 7 à 8 paires de costules. L'orifice secondaire a une largeur de 0,16 mm pour une zoécie de 0,26 mm de large. En position immédiatement préaperturale se situe un pore étroit et allongé transversalement. L'ovicelle, sensiblement circulaire, a 0,14 mm de diamètre. La longueur de l'aviculaire interzoécial, effilé, varie de 0,16 à 0,18 mm. Les bases de cinq épines péri-aperturales cassées sont visibles sur les zoécies périphériques.
Cette espèce n'est connue que de la côte californienne.
Station de récolte : 7 (sur une coquille).

Reginella mucronata **(Canu & Bassler, 1923)**
Metracolposa mucronata Canu & Bassler, 1923 : 926.

Reginella mucronata – Osburn 1950 : 180-181.

Le zoarium est encroûtant, formé d'autozoécies de 0,29 à 0,40 mm de long et de 0,28 à 0,31 mm de large. La frontale présente une dizaine de côtes soulignées par des pores saillants. Les pores aréolaires sont peu nombreux. Il n'a pas été observé d'ovicelles, ni d'aviculaires, ni de diételles. L'orifice autozoécial a 0,07 mm de haut et 0,14 mm de large. Un fort bourrelet existe proximalement à l'orifice, et s'achève de chaque côté par une verrue bien développée. Le rebord proximal porte parfois une lame dressée, présentant occasionnellement une épine.
Cette espèce, initialement considérée comme fossile (du Pleistocène des USA), a été redécrite sur du matériel actuel collecté sur la côte californienne ; elle n'avait pas encore été signalée en dehors de celle-ci.
Station de récolte : 10.

Reginella hippocrepis **(Hincks, 1882)**
Cribrilina hippocrepis Hincks, 1882 : 470.

Reginella hippocrepis – Osburn 1950 : 184-185. — Soule, Soule & Chaney 1995 : 128-129.

Cette espèce est représentée dans le matériel étudié par une seule minuscule colonie encroûtante, constituée d'une dizaine d'autozoécies de 0,50 mm de long et 0,30 mm le large, présentant cinq paires de côtes frontales, séparées les unes des autres par trois pores. Il ne comporte aucune ovicelle ni aucun aviculaire. Les pores sont en forme de croissant. Il existe un gros bourrelet frontal proximal à l'orifice. Ce dernier est arrondi avec un bond proximal rectiligne ; il a une hauteur de 0,14 mm et une largeur maximale de 0,10 mm. Le bord distal de l'orifice est différencié en une fine muraille surélevée ; il existe six épines orales ; une discontinuité latérale dans la courbure de l'orifice caractérise le début de cette muraille.
Cette espèce est connue sur toute la côte pacifique nord-américaine.
Station de récolte : 42.

Famille EXECHONELLIDAE Harmer, 1957

Exechonella antillea **(Osburn, 1927)**
Lepralia antillea Osburn, 1927 : 128.

Exechonella antillea – Osburn 1950 : 95-96. — Cook 1967 : 337-339. — Winston 1982 : 136.

Cette espèce n'est représentée dans la collection que par une unique petite colonie sans ovicelle ni aviculaires. Les autozoécies mesurent de 0,55 à 0,80 mm, pour une largeur de 0,48 à 0,58 mm. La surface frontale

est irrégulière et se présente comme une juxtaposition de nombreux petits pores polygonaux perforés en leur centre. L'orifice, circulaire ou à peine plus large que haut (0,16 mm de diamètre), est porté par un haut péristome (0,06-0,10 mm) ; il existe deux cardelles spiniformes.
Cette espèce est fréquente en zone intertropicale dans l'Atlantique ; elle est également connue de mer Rouge (Ghardaka) (Cook 1967), sans indication de collecteur ; Dumont 1981), de la côte ouest-africaine (Cook 1985) et de l'océan Indien (Hayward 1988).
Station de récolte : station 42 .

Famille SMITTINIDAE Levinsen, 1909

Parasmittina crosslandi **(Hastings, 1930)**
Smittina crosslandi Hastings, 1930 : 726-727.

Parasmittina crosslandi – Osburn 1952 : 418. — Soule & Soule 1973 : 382-384.

Le zoarium est encroûtant et constitué d'autozoécies de forme losangique assez régulière, longues de 0,46 à 0,54 mm et larges de 0,39 à 0,57 mm, dans le cas du matériel de la station 10, de forme plus irrégulière avec un bord distal parfois presque rectiligne dans celui de la station 42. La frontale est presque lisse, très finement granuleuse, et présente d'une à deux rangées de pores aréolaires. L'aviculaire frontal, inconstant, légèrement décalé latéralement, a une longueur variable selon les autozoécies de 0,13 à 0,28 mm ; il est dirigé vers l'arrière, parfois obliquement vers l'extérieur par rapport à l'axe autozoécial, arrondi à son extrémité, d'une largeur maximale de 0,08 mm. L'orifice primaire est arrondi ; l'orifice secondaire, en forme de semelle de soulier, porte généralement deux épines (exceptionnellement jusqu'à cinq) sur son bord distal. Un lobe latéro-proximal, portant parfois un rostre plus ou moins développé et parfois très volumineux, portant un fin aviculaire filiforme à bec dirigé vers le haut, existe chez quelques autozoécies (ils ne sont pas mentionnés dans la description originale et sont inconstants sur le présent matériel). Le péristome est souvent élevé. La lyrule est élevée, d'une largeur modérée (0,040 mm), s'élargit à partir de sa base, et présente un bord rectiligne. L'ovicelle est hémiglobuleuse, haute de 0,20 mm et large de 0,24 mm, et porte quelques fines perforations ; elle porte quelquefois un grand rostre dressé, de forme triangulaire, dirigé vers l'avant, situé dans le prolongement de l'orifice.
Le description précédente correspond à une très large colonie. Un autre (très jeune) zoarium, dépourvu d'ovicelles, a des autozoécies de 0,25 à 0,26 mm de long avec un orifice haut de 0,095 mm et large de 0,10 mm, plus large distalement. La frontale est lisse, avec de rares pores aréolaires, l'umbo est pointu et bien différencié ; il n'existe pas d'aviculaires (station 10).
Distribution géographique : Californie, Colombie, Galapagos.
Stations de récolte : 10 ; 18 ; 42.

Famille SCHIZOPORELLIDAE Jullien, 1903

? Schizoporella **sp. aff.** S. cornuta
(Gabb & Horn, 1862)
Le zoarium encroûtant est constitué d'autozoécies longues de 0,41 à 0,60 mm, la valeur la plus fréquente se situant autour de 0,52 mm, et d'une largeur de 0,36 à 0,46 mm, souvent plus épaisses distalement. La frontale présente de larges bombements linéaires, plus ou moins allongés et peu distincts (bien moins marqués par exemple que chez *Scorpiodinipora bernardii*), convergeant vers l'orifice, entre lesquels on dénombre une quinzaine de petits pores. Les pores aréolaires sont gros et peu nombreux. L'orifice, pas tout à fait distal, est presque circulaire (0,10 mm de haut et 0,11 mm de large) et se termine par un sinus proximal en "U", d'une ouverture sensiblement égale à la moitié du diamètre apertural ; le bord proximal est surélevé ; les cardelles sont peu marquées. Il existe parfois deux tubercules au bord distal de l'orifice. Une seule ovicelle a été observée : presque hémicirculaire, longue et large de 0,20 mm, elle est délimitée par un bourrelet périphérique déterminant une aréa percée d'une vingtaine de gros pores. Il existe de part et d'autre de la limite du sinus un minuscule aviculaire arrondi à mandibule acérée, dirigé selon les cas vers l'avant ou vers l'arrière, en direction de l'orifice et vers l'extérieur ; dans des cas exceptionnels (station 5), il peut être beaucoup plus développé, et atteindre 0,12 mm de long et 0,09 mm de largeur maximale. Il a aussi été observé un unique aviculaire vicariant trapézoïdal de 0,40 mm de long, à mandibule longue de 0,24 mm s'élargissant vers son extrémité (0,16 mm), et très brièvement arrondi à son extrémité.
Deux caractères, d'une part l'emplacement non terminal de l'orifice, d'autre part la distribution des pores ovicelliens sur toute la surface de la frontale, différencient – en dépit des grandes affinités qu'elles présentent par ailleurs – cette espèce de la véritable *S. cornuta*. Chez cette dernière, les pores ovicelliens ont une disposition plus nettement radiaire. Il n'avait pas encore été observé d'aviculaire vicariant chez cette espèce, chez laquelle il n'a par ailleurs pas encore été fait état d'une telle variabilité dans l'orientation des aviculaires.
Selon Soule *et al*. (1995), une partie des déterminations antérieures sous le nom de *S. cornuta* demande d'ailleurs confirmation. Aussi, il nous semble encore prématuré de rattacher la forme de Clipperton à cette espèce, bien qu'elle soit connue de l'Alaska aux Galapagos. Il est plausible qu'elle entre dans les limites d'une variabilité intraspécifique.
Stations de récolte : 5 ; 42.

Famille PHIDOLOPORIDAE Gabb & Horn, 1862

? Rhynchozoon spicatum **Osburn, 1952**
Le zoarium est encroûtant, irrégulier, formé d'autozoécies longues de 0,30 à 0,38 mm, larges de 0,20 à 0,29 mm, dont les plus périphériques portent deux épines orales distales. L'orifice, arrondi, a un diamètre de 0,11 mm et présente un très large sinus. Proximalement,

il est précédé par un long rostre spinigère (portant un minuscule aviculaire à sa base), lui-même encadré par deux paires de rostres de dimensions plus réduites. Quelques petits aviculaires frontaux spatuliformes de 0,040 à 0,045 mm de long (très exceptionnellement 0,08 mm à la station 5, et alors plus allongés et triangulaires), d'orientation variable, et quelques gros pores frontaux, s'observent sur la face frontale. Il peut exister, fixé sur une protubérance, un aviculaire frontal de 0,08 mm proximalement au rostre.
La description originale de cette espèce, qu'accompagne une figure assez schématique, s'accorde avec les caractères que nous avons observés sur notre matériel. L'identification des *Rhynchozoon* est souvent délicate, d'une part parce que les critères diagnostiques y demeurent imprécis, d'autre part parce qu'il s'agit d'un genre dans lequel de nombreuses espèces nouvelles ont récemment été décrites dans la région indo-pacifique, et qui non seulement demande à être clarifié, mais nécessite une révision monographique complète. *Rhynchozoon spicatum* Osburn, 1952, connu de plusieurs localités sur la côte pacifique des USA, est la seule espèce de ce littoral qui corresponde à l'échantillon étudié ici. Mais, pour les différentes raisons précitées, nous préférons faire preuve de prudence quant à sa détermination.
Station de récolte : 5.

Remarque : bryozoaire indéterminable (Cheilostome très érodé) à la station 21.

Sous-classe CTENOSTOMONA Busk, 1852

Famille ARACHNIDIIDAE Hincks, 1880

Nolella gigantea **(Busk, 1856)**
Farrella gigantea Busk, 1856 : 93.

Nolella stipata – Harmer 1915 : 53. — Osburn & Soule 1953 : 737-738. — Winston 1982 : 106-107.

Nolella gigantea – Prenant & Bobin 1956 : 235-236. — d'Hondt 1983 : 46.

Le zoarium est unisérié, formé par une chaîne d'autozoécies aux péristomes gros et plissés de 1,4 à 1,6 mm de long en rétraction, dont la partie basale, qui mesure 0,60 mm, est issue d'épaisses anastomoses stoloniales (0,08-0,12 mm de diamètre).
La distribution géographique de cette espèce demeurant mal connue en raison de confusions possibles avec d'autres *Nolella* (dont *N. stipata* Gosse, 1855), nous l'indiquerons ici sans plus de précisions comme presque cosmopolite mais absente dans les mers froides.
Stations de récolte : 5 ; 18.

CONCLUSIONS

L'étude de ce matériel montre qu'aucune des espèces recueillies à Clipperton et étudiées dans ce travail ne figure dans la liste faunistique publiées par Dick (1988) concernant l'Alaska (le climat en est évidemment tout à fait différent !). L'une des trois espèces observées par Osburn en 1952 au large de Clipperton, *Crepidacantha poissonii* Audouin, 1826, (et peut-être le Cyclostome indéterminé rapproché d'*Annectocyma major*, espèce atlanto-méditerranéenne) appartient à la faune des îles Hawaï (Canu & Bassler 1929 ; Soule & Soule 1973 ; Soule *et al.* 1995) et à celle des îles Galapagos (Canu & Bassler 1929) ; les deux autres espèces vues par Osburn étant *Parellisina curvirostris* (Hincks, 1862) et *Cellaria velorensis* (Osburn, 1950). Une seule de ces espèces (*Crisia elongata*) est présente en Polynésie française (d'Hondt donnée non publiée). Aussi le peuplement en bryozoaires de Clipperton présente-t-il surtout des affinités avec celui de la côte pacifique américaine intertropicale ; il inclut aussi quelques espèces cosmopolites, mais qui sont également présentes sur le littoral américain de l'océan Pacifique aux mêmes latitudes.
La situation de l'atoll de Clipperton et la proximité d'un courant équatorial expliquent les affinités entre sa faune en bryozoaires et celle de la côte pacifique du continent américain, et notamment de la Californie qui en est géographiquement proche, et le nombre très limité des espèces co-partagées avec la Polynésie française (d'Hondt 1995 ; d'Hondt & Mascarell 2004 ; d'Hondt, inédit). La faible diversité spécifique de l'atoll de Clipperton doit être imputée à l'isolement géographique et à la faible diversité des substrats appropriés ; mais si les bryozoaires qui y vivent ne présentent pas une grande diversité spécifique, leur détermination apporte d'intéressantes données biogéographiques sur les espèces du nord-pacifique.

REMERCIEMENTS

L'auteur témoigne sa plus vive reconnaissance à MM. J.-M. Bouchard et L. Albenga qui ont effectué à son attention des récoltes de bryozoaires sur l'atoll de Clipperton.

Bibliographie

BOSC L.-A.-G. 1802. – *Histore naturelle des vers*. Tome III. Déterville, Paris, 342 p.

BROOD K. 1976. – Cyclostomatous Bryozoa from the coastal waters of East Africa. *Zoologica Scripta* 5 : 277-300.

BUSK G. 1856. – Zoophytology. *Quarterly Journal of Microscopial Sciences* 4 : 93-96.

CANU F. & BASSLER R.-S. 1923. – North American later Tertiary and Quaternary Bryozoa. *Bulletin of the United States National Museum* 125 : 1-302.

CANU F. & BASSLER R.-S. 1927. – Bryozoaires des Îles Hawaï. *Bulletin de la Société des sciences de Seine-&-Oise* 7 : 3-65.

CANU F. & BASSLER R.-S. 1928. – Fossil and Recent Bryozoa of the Gulf of Mexico region. *Proceedings of the United States National Museum* 72(14), 199 p.

CANU F. & BASSLER R.-S. 1929. – The Bryozoan fauna of the Galapagos Islands. *Proceedings of the United States National Museum* 76(13) : 1-14.

COOK P.-L. 1967. – Polyzoa (Bryozoa) from West Africa. The Pseudostega, the Cribrimorpha and some Ascophora Imperfecta. *Bulletin of the British Museum Natural History (Zoology)* 15 : 321-351.

COOK P.-L. 1985. – *Bryozoa from Ghana*. Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, 315 p .

COUCH R.-G. 1844. – *A Cornish fauna, being a compendium of the natural history of the country. Part III The zoophytes and calcareous corallines*. Royal Institution of Cornwall, Truro, 164 p.

DICK M.-H. 1988. – Intertidal Bryozoa (Cheilostomata) of the Kodiak vicinity, Alaska. *Western Washington University, Center for Pacific Northwest Studies, Occasional Paper* 23 : 1-133.

DUMONT J.-P.-C. 1981. – A report on the cheilostome Bryozoa of the Sudanese Red Sea. *Journal of Natural History* 15 : 623-637.

GORDON D.-P. 1984. – The Marine Fauna of New Zealand. *New Zealand Oceanographic Institute Memoirs* 91 : 1-198.

HARMER S.-F. 1915. – The Polyzoa of the Siboga Expedition. Part 1. Entoprocta, Ctenostomata and Cyclostomata. *Siboga-Expeditie* 28A : 1-180.

HARMER S.-F. 1926. – The Polyzoa of the Siboga Expedition. Part 2. Cheilostomata Anasca. *Siboga-Expeditie* 28B : 181-501.

HASTINGS A.-B. 1930. – Cheilostomatous Polyzoa from the vicinity of the Panama Canal collected by Dr. C. Crossland on the cruise of the S.Y. "St. George". *Proceedings of the Zoological Society of London* 47(4) : 697-740.

HASTINGS A.-B. 1932. – The Polyzoa, with a note on an associated hydroid. *Reports of the Great Barrier Reef Expedition* 4 : 399-458.

HAYWARD P.-J. 1988. – Mauritian cheilostome Bryozoa. *Journal of Zoology*, London 215 : 269-356.

HAYWARD P.-J. & RYLAND J.-S. 1995. – Bryozoa from Heron Island Greet Barrier Reef. 2. *Memoirs of the Queensland Museum* 38(2) : 533-573.

HINCKS T. 1882. – Report on the Polyzoa of the Queen Charlotte Islands. Annals and Magazine of the Natural History, série 5, Vol. 1 : 459-471.

HONDT J.-L. d' 1983. – Tabular Keys for Identification of the Recent Ctenostomatous Bryozoa. *Mémoires de l'Institut océanographique de Monaco* 14 : I + 1-134.

HONDT J.-L. d' 1995. – Bryozoaires marins de Polynésie française. *Annales de l'Institut océanographique* 71(1) : 5-17.

HONDT J.-L. d' 1997. – La classification actuelle des Bryozoaires Eurystomes. *Bulletin de la Société zoologique de France* 123(3) : 289-301.

HONDT J.-L. d' 2001. – Flustrina *versus* Neocheilostomina (Bryozoaires). Remarques sur la biosystématique aux niveaux supraspécifiques. *Bulletin de la Société zoologique de France* 126(4) : 391-406.

HONDT J.-L. d' & MASCARELL G. 2004. – Une collection de Bryozoaires des Iles Gambier (Polynésie Française). *Bulletin de la Société zoologique de France* 129(4) : 459-472.

MAWATARI S. 1973. – Studies on Japanese Anascan Bryozoa. I. Inovicellata. *Bulletin of the National Sciences Museum of Tokyo* 16(3) : 409-328.

MILNE-EDWARDS H. 1838. – Mémoire sur les Crisies, les Hornères et plusieurs autres polypes vivants ou fossiles dont l'organisation est analogue à celle des Tubulipores. *Annales de Sciences naturelles (Zoologie)* 2(9) : 193-238.

OSBURN R.-C. 1927. – The Bryozoa of Curaçao. *Bijdrage tot de Dierkunde* XXV : 123-132.

OSBURN R.-C. 1950. – Bryozoa of the Pacific Coast of North America. Part 1. Cheilostomata Anasca. *Allan Hancock Pacific Expedition* 14 : 1-269.

OSBURN R.-C. 1952. – Bryozoa of the Pacific Coast of North America. Part 2. Cheilostomata Ascophora. *Allan Hancock Pacific Expedition* 14 : 271-601.

OSBURN R.-C. & SOULE J.-S. 1953. – Bryozoa of the Pacific Coast of North America. Part 3. Cyclostomata, Ctenostomata, Entoprocta and Addenda . *Allan Hancock Pacific Expedition* 14 : 613-841.

PRENANT M. & BOBIN G. 1956. – *Bryozoaires. Première partie. Entoproctes, Phylactolèmes, Cténostomes*. Faune de France, Lechevalier, Paris, 398 p.

PRENANT M. & BOBIN G. 1966. – *Bryozoaires. Deuxième partie. Chilostomes Anasca*. Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles, Paris, 647 p.

SACHET M.-H. 1962. – Monographie physique et biologique de l'Ile de Clipperton. *Annales de l'Institut océanographique* 40(1), 107 p.

SOULE D.-F. & SOULE J.-D. 1973. – Morphology and speciation of Hawaiian and Eastern Pacific Smittinidae (Bryozoa, Ectoprocta). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 123(6) : 365-440.

SOULE D.-F., SOULE J.-D. & CHANEY H.-W. 1995. – The Bryozoa. Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Irene McCulloch Foundation Monographical Series, Hancock Institute of Marine Studies 2 : 1-344.

TAYLOR P.-D. & MONKS N. 1997. – A new cheilostome bryozoan genus pseudoplanctonic on molluscs and algae. *Invertebrate Biology* 116(1) : 39-51.

WINSTON J.-E. 1982. – Marine Bryozoans (Ectoprocta) of the Indian River Area. *American Museum of Natual History* 173(2) : 99-176.

WINSTON J.-E. 1986. – An Annotated Checklist of Coral-Associated Bryozoans. *American Museum Novitates* N°2859 : 1-39.

WINSTON J.-E. & HÅKANSSON E. 1986. – The Interstitial Bryozoan Fauna from Capron Shoal, Florida. *American Museum Novitates* N°2865 : 1-50.

Le milieu terrestre



Photo J.-F. Fiot

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Un état des lieux

de la flore et de la végétation terrestres et dulçaquicoles

Alain Couté, Romain Garrouste

Résumé

La flore et la végétation terrestres et dulçaquicoles du lagon de Clipperton ont fait l'objet d'un inventaire et d'observations pendant l'expédition de 2005. Après avoir établi l'inventaire floristique (11 espèces de phanérogames pour la couronne de l'atoll et deux pour le lagon saumâtre), une première approche descriptive de la végétation terrestre a été par réalisée par une analyse quantitative. Excepté la présence de cocotiers isolés ou en bosquet, Clipperton ne possède qu'une végétation herbacée ou sous arbustive répartie par taches dans certaines zones restreintes. Cette végétation est formée d'espèces pantropicales anthropozoochores à large répartition et seule l'héliotrope (*Heliotropium curassivicum*) pourrait être arrivée de manière naturelle. Les observations montrent l'expansion du cocotier et celle de la végétation herbacée (notamment les *Ipomea* du camps Bougainville). Cette phase d'expansion semble suivre une phase de régression observée durant le début des années 2000, commencée après les années 50-60, période pendant laquelle une végétation herbacée semi-continue occupait l'atoll (27 espèces terrestres), notamment des graminées qui ont complètement disparues depuis (4 espèces). Cette végétation subit de fortes contraintes biotiques (crabes, colonies d'oiseaux marins, rats) et climatiques (montée des eaux marines au cours de tempêtes tropicales et de cyclones fréquents). Dans le lagon, bien que l'on soit passé depuis 1958 de quatre phanérogames aquatiques à deux, il est difficile de conclure sur la disparition définitive des deux espèces non retrouvées même si l'on enregistre depuis des modifications hydrologiques. Ce travail, bien que préliminaire, reste à ce jour le plus complet réalisé sur Clipperton pour la végétation terrestre et celle du lagon, et pourra servir d'état de référence.

Abstract

The Clipperton terrestrial and freshwater flora and vegetation have been studied during the 2005 expedition. The authors have recorded 11 terrestrial and two freshwater phanerogam species, and carried out a preliminary quantitative assessment of the grasslands. The vegetation of Clipperton is only composed of isolated or clustered coconut trees, and patches of herbaceous vegetation. All the plants have a wide Pantropical distribution and most are anthropozoochorous species; only Heliotropium curassivicum *could be native. All the observations demonstrate a recovery of this vegetation, both coconut trees and herbaceous plants, after a period of strong decline observed during the early 2000's. This decline began after 1960's when a quasi-continous vegetation was observed on the atoll (27 plant species), mainly around the lagoon, including four gramineous species which have since disappeared. The atoll vegetation is influenced by biotic factors (crabs, large marine bird colonies and rats), but abiotic factors like tropical storms and hurricanes which occur regularly in this tropical area, are responsible for large waves and inundation. In the lagoon, of the four species of aquatic plants observed in 1958, two only have been found again, but there is no the evidence of extinction of the other two, despite hydrological changes. Although this work is preliminary, it is the most comprehensive ever realized in this atoll, and could serve as a standard reference.*

INTRODUCTION

Lorsque l'on considère une carte de Clipperton, cette minuscule tête d'épingle française perdue dans le Pacifique oriental, venir y dresser l'inventaire de la végétation peut paraître une idée saugrenue compte tenu de la superficie très réduite (= 1,7 km²) des terres émergées. C'est probablement pour cette raison qu'aucun spécialiste de plantes à fleurs n'a répondu favorablement à l'invitation lancée à la communauté scientifique par J.-L. Étienne de se joindre à lui pour entreprendre cette expédition lointaine.

Certains d'entre nous, venus ici pour mener d'autres recherches, déplorant cet état de fait, se sont intéressés à la question soit en raison des connaissances acquises durant leur formation universitaire (AC) et de l'aspect complémentaire des données, soit parce que leur sujet d'étude était directement en relation avec la végétation (RG).

Les informations glanées au cours de l'expédition ont le mérite d'apporter, pour l'année 2005 concernée, un état des lieux sur la composition et l'importance de la végétation occupant le territoire, pour les périodes de nos séjours respectifs, permettant ainsi une comparaison avec les relevés précédents obtenus par d'autres équipes.

D'autre part, la faible biodiversité végétale des phanérogames (= plantes à fleurs) et la répartition réduite de la végétation, tant sur l'atoll que dans le lagon, ont permis la réalisation de ce travail complémentaire dans de bonnes conditions. Les résultats cumulent donc les observations de AC (du 02.02.05 au 24.02.05) et de RG (du 25.02.05 au 08.03.05).

Ils fournissent, en premier lieu, une liste d'espèces classées ici selon les critères taxinomiques et non alphabétiques. Une description succincte de chaque

taxon est donnée, accompagnée d'une ou plusieurs photographies, de sa localisation sur le site et, éventuellement, de quelques remarques complémentaires. Puis, une étude par ordination de relevés botaniques de la végétation terrestre a été réalisée, favorisant une interprétation préliminaire de la structure et de la dynamique actuelle de la végétation. Cette investigation a été menée en corrélation avec un travail concernant les communautés d'insectes (voir chapitre "La faune des insectes").

Les observations faites en 2005 sont comparées ici avec celles de Sachet (1962a, b), ainsi qu'avec celles de Niaussat (1986) et du géographe Jost (2003, 2004, 2005). Ces deux derniers auteurs, sans être ni botanistes ni écologues, ont eu le mérite de prendre en compte la végétation dans leurs observations qui, de ce fait, sont ainsi précieuses, pour essayer de comprendre le passé et le présent de la végétation de Clipperton et d'en imaginer l'avenir.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Liste floristique

Un herbier a été réalisé avec les espèces prélevées sur le terrain. Pour ce faire, il a fallu sélectionner des échantillons en excellent état et présentant les caractères indispensables. Pour mémoire, ceux-ci sont la fleur, le fruit, la ou les feuilles (selon leur position sur l'individu, leurs formes peuvent être différentes), la tige et l'appareil radiculaire. Le végétal, ainsi prélevé, doit être placé rapidement entre des feuilles de papier buvard ou de journal, qui absorbent l'humidité, et entre deux plaques de bois serrées l'une contre l'autre à l'aide de sangles ou de cordages. Le tout doit être laissé à l'air et au soleil pour sécher et les papiers remplacés régulièrement.

Dans les régions à forte humidité ambiante comme Clipperton, un four portatif aurait été nécessaire pour faciliter la dessiccation des échantillons. Absent du matériel scientifique, la conservation a donc été moins bonne voire insuffisante.

Au moment de l'échantillonnage sur le terrain, des prises de vues du végétal dans son milieu, de sa morphologie générale, et des macrophotographies des fleurs (détails d'étamines, de pistil…) et des fruits ont été réalisées, constituant ainsi une collection précieuse.

Un suivi aussi régulier que possible des horaires de floraison et de fanaison, de formation et mûrissement des fruits, a apporté des informations importantes quant à la physiologie des espèces présentes.

Le suivi de la population du cocotier, *Cocos nucifera*

Pour l'espèce prédominante de par sa taille, sa biomasse et sa répartition géographique, à savoir le cocotier (*Cocos nucifera*), une cartographie a été dressée parallèlement à un inventaire quantitatif et une estimation dimensionnelle. Pour mener à bien cette dernière opération, l'aide du médecin de l'expédition (J.-É. Blatteau) a été requise, car il disposait de plus de loisirs que la plupart des autres missionnaires.

Dans la cocoteraie, où la densité des individus adultes est la plus forte, il a fallu isoler des secteurs à l'aide de cordages et parfois même taguer les troncs en utilisant des stocks inutilisés de peinture, pour ne pas compter plusieurs fois les mêmes arbres. Enfin, pour mesurer la taille des plus grands cocotiers, la sagacité du bricoleur de génie G. Guérin, arrivé dans les bagages de J.-L. Étienne, a été mise à profit. En premier lieu, des griffes métalliques analogues (de loin !) à celles des agents EDF pour grimper aux poteaux électriques en bois, ont été fabriquées et se sont révélées désastreuses,

Tableau LI : 43 relevés de végétation faits à Clipperton dans le but d'une analyse de la végétation.
43 plant observations made in Clipperton with the aim analysing of vegetation.

Espèces	BO1	BO2	BO3	BO4	BO5	CR6	R07	BO8	B09	BO10	CO11	CO12	CO13	BO14	BO15	BO16	BO17	B018	B019	BO20	BO21	B022
Cocos nucifera ad.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	6	5	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cocos nucifera rég.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	4	0	1	0	0	0	0	0	0
Portulaca oleracea	3	0	3	2	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3	2	3	0	0	0
Ipomea pescaprae	0	4	0	0	2	0	0	3	0	4	0	0	0	3	5	5	0	0	0	0	0	0
Ipomea trilobata	0	5	0	0	6	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Heliotropum curassivicum	4	1	0	0	0	5	5	2	3	0	0	0	0	0	0	0	4	4	5	4	3	5
Sida rhombifolia	0	0	5	0	0	2	0	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Corchorus aestuans	2	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	2	2	2
Eleocharis mutata	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eleocharis geniculata	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Canavalia sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hibiscus tiliaceus	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

l'opérateur descendant plus vite qu'il ne montait, le tronc d'un cocotier n'étant pas constitué de bois mais de fibres. La seconde tentative a consisté à tenter de dresser parallèlement au tronc un tuyau de PVC assez rigide maintenu contre l'arbre avec des anneaux du même matériau. Au delà de sept à huit mètres, le tuyau se gauchissait, prenait du biais et ne parvenait plus à monter. Enfin, la dernière solution, qui s'est avérée la bonne, a fait appel à une arbalète. La flèche lestée, à laquelle était fixée une cordelette portant des marques de peinture bien visibles tous les cinquante centimètres, devait être lancée vers le panache de palmes pour passer par dessus l'une d'entre elles et retomber. Après quelques tentatives infructueuses, le coup réussit et il n'a plus fallu que compter le nombre de marques.

Étude de la végétation

Étude cartographique

L'analyse de la végétation par photographie au sol a été réalisée dans les quelques zones en végétation au moment de notre étude de terrain. La carte de Clipperton établie par C. Fresser (7e continent), publiée sur le site internet de l'expédition, a été également utilisée, ainsi que les photographies aériennes prises en décembre 2004 en hélicoptère et fournies par 7e continent.

Analyse de la végétation par ordination

L'ordination est une méthode d'analyse statistique multivariable : les espèces d'un tableau floristique ou faunistique, issues de relevés, sont ordonnées dans un espace multidimensionnel en fonction de leurs relations spatiales et écologiques.
Quarante-trois relevés de 10 m × 10 m ont été établis dans les zones occupées par de la végétation à Clipperton (Tab. LI). Lorsqu'une zone est identifiée, sa surface est subdivisée en carrés de 10m × 10m puis les relevés sont tirés au sort sur cette grille.
L'abondance/dominance des espèces végétales est appréciée par l'affectation d'un coefficient de 1 à 6 adapté de la méthode phytosociologique classique dite "méthode zuricho-montpelliéraine" (Braun-Blanquet 1964 ; Guinochet 1973), "1" correspondant à la présence d'un individu isolé et "6" au recouvrement de près de 100 % de la surface. Plusieurs indicateurs mésologiques (se rapportant aux conditions de milieu ; généralement, il s'agît de paramètres abiotiques) sont pris en compte (distance au rivage, pente du terrain, nature du substrat, connectivité entre les zones [mesure des zones de contact entre peuplements, c'est-à-dire ensembles fragmentés d'espèces différentes, autrement dit, pour ici, les zones végétalisées], etc…). La présence d'animaux (vertébrés) est recherchée et notée. Pour les arthropodes épigés, c'est-à-dire vivant au-dessus du sol, un filet fauchoir est utilisé dans la végétation.
Les données sont traitées par une analyse factorielle des correspondances (AFC) (logithèque ADE-4 ; Thioulouze *et al.* 1997), par la méthode Row-Profile NSCA adaptée aux petits échantillons et à la présence d'espèces rares dans l'analyse des tableaux floro-faunistiques (Gimaret-Carpentier 1998). Comme notre objectif n'était pas phytosociologique mais écologique (pas d'analyse syntaxonomique, c'est à dire de hiérarchisation des associations et ensembles d'associations végétales tels que ordres, alliances…), nous n'utilisons pas les transformations de codages.
Pour le cocotier, *Cocos nucifera*, nous avons introduit une catégorie supplémentaire ("conur", "r" pour régénération) afin de distinguer les individus adultes ("conua") de ceux de moins de 1,50m.
Une classification hiérarchique (méthode de Ward, Thioulouze *et al.* 1997) sur les coordonnées factorielles de l'AFC a été établie pour représenter de manière plus objective (numérique) les groupements végétaux qui sont matérialisés par des ellipsoïdes sur les cartes factorielles (Fig. 315). Ce n'est donc pas une analyse indépendante.

Espèces	BO23	BO24	RO25	R026	RO27	RO28	RO29	RO30	CR31	CR32	PO33	PI34	PI35	ST36	ST37	ST38	ST39	EG40	EG41	EG42	EG43
Cocos nucifera ad.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cocos nucifera rég.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Portulaca oleracea	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	2	2	1	1	0	0	0	0
Ipomea pescaprae	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	2	4
Ipomea trilobata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Heliotropum curassivicum	0	0	0	4	5	4	4	3	2	3	6	4	4	4	5	2	4	2	1	2	1
Sida rhombifolia	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0
Corchorus aestuans	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	2	1	0	0	0	0
Eleocharis mutata	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	2	0	0	4	5	3	2
Eleocharis geniculata	0	0	0	2	3	4	4	0	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3
Canavalia sp.	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hibiscus tiliaceus	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Les aides à l'interprétation des cartes factorielles de la logithèque ADE-4 ont été utilisées. Chaque espèce a été matérialisée par un cercle de diamètre proportionnel à son abondance sur la carte des relevés. Cette méthode est préférée à celle des "étoiles" car elle conserve directement l'information sur l'abondance de l'espèce dans le relevé. Les analyses couplant données floristiques et écologiques ne sont pas réalisées ici et le seront dans un travail ultérieur. Seuls les résultats issus des analyses quantitatives des relevés floristiques sont présentés.

••• Taxinomie générale

Les investigations ainsi menées ont abouti à établir une liste d'espèces classées ici selon les critères taxinomiques et non alphabétiques, qui ont été confirmées après comparaison avec les spécimens de l'herbier du MNHN par notre collègue J. Jérémie. Une description succincte de chaque taxon est fournie, accompagnée d'une ou plusieurs photographies, de sa localisation sur le site et, éventuellement, de quelques remarques complémentaires.

RÉSULTATS

Treize espèces de Phanérogames ont été inventoriées sur le site pendant la période d'étude. Deux sont des monocotylédones aquatiques qui étaient abondantes dans le lagon. Les 11 autres (trois monocotylédones et huit dicotylédones) sont terrestres et avaient des degrés d'abondance divers pendant la période concernée. Pour deux d'entre elles, *Canavalia* sp. et *Hibiscus tiliaceus*, deux pieds seulement ont été trouvés au voisinage du camp Bougainville. Les autres espèces se présentent en peuplements plus ou moins étendus, jamais très importants, formant des tapis herbacés morcelés, en bordure du lagon. Une exception, toutefois, est à noter à propos des îlots du lagon (entre autres, îles Eggs, îlots Ouest, îlot Vert…) qui sont occupés de manière quasiment ininterrompue.
Autour du lagon, une zonation liée à l'humectation ou à l'inondation provoquée par son système de marées internes (Charpy *et al*. ce volume), est apparente mais ne concerne que les deux espèces de Cyperaceae.
La cocoteraie, pour sa part, est surtout développée au niveau du camp Bougainville et représentée, ailleurs, par quelques individus ou petits groupes d'individus isolés, sur une partie du pourtour de la couronne corallienne.

• • • Liste des espèces

••• Monocotylédones

Famille POTAMOGETONACEAE

Potamogeton pectinatus **Linnaeus** (Figs 277-278)
Plante herbacée aquatique (Fig. 277), submergée, vert brillant à brun rougeâtre. Rhizome persistant, ramifié ; racines longues et fines ; tige filiforme, de section cylindrique ; longueur : 0,6-3 m. Feuilles immergées, linéaires, vert olive à vert sombre (longueur : 2-15 cm).
Inflorescences pédonculées en épi (longueur : 2-5 cm) (Fig. 278), lâches ou fragmentées, brun jaunâtre, fruits obliquement obovoïdes (longueur : 0,3-0,4 mm), brun verdâtre pâle à brun jaunâtre.
Lieux de présence : connue de lacs, rivières et d'eau saumâtre, cette espèce est à distribution pantropicale et tropicale.
À Clipperton, dans le lagon, essentiellement à proximité de la berge occidentale, parfois trouvée en épave.
Remarques : contribue aussi à la matière en décomposition en profondeur dans le lagon

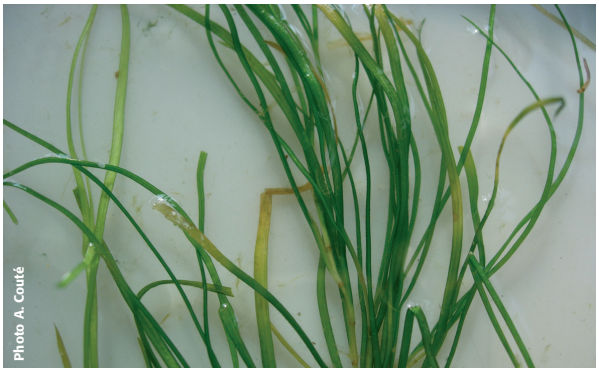


Figure 277 : *Potamogeton pectinatus*, fragment / *fragment*.



Figure 278 : *Potamogeton pectinatus*, inflorescence / *inflorescence*.

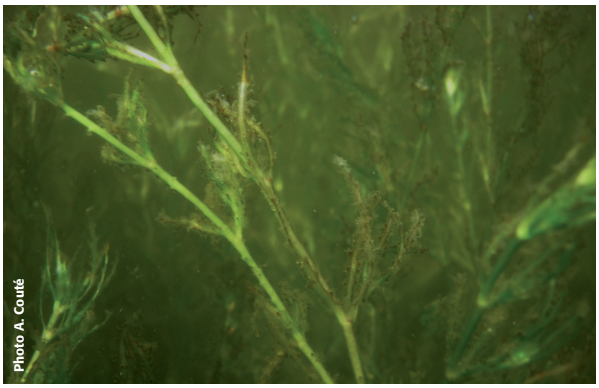


Figure 279 : *Najas marina* var. *latifolia*, fragment *in situ* / *Fragment* in situ *of* Najas marina *var.* latifolia.

Famille NAJADACEAE

Najas marina **var.** latifolia **A. Braun** (Fig. 279)
Plante herbacée marine ou saumâtre, dioïque, à tiges robustes très ramifiées, atteignant jusqu'à au moins 40 cm de longueur. Entre-nœuds spinuleux. Feuilles vertes à jaunâtres, opposées, élargies, portant des dents triangulaires (L = 1-4,5 cm).

Lieux de présence : cette plante occupait l'ensemble du lagon, mêlée à *Potamogeton pectinatus*.
Remarques : souvent trouvée en épave sur le bord de la berge occidentale . Constitue une part importante de la matière organique en décomposition dans le lagon. Peut être consommée par les crabes.

Famille CYPERACEAE

Eleocharis geniculata **(Linnaeus) Roemer et Schultes**

Cyperaceae pantropicale et sub-tropicale annuelle, en touffes denses de 7 à 30 cm de hauteur, à feuilles filiformes vertes ou légèrement jaunâtres, de 0,2-0,5 mm de diamètre (Fig. 280). Les épillets portent plusieurs fleurs de couleur brun clair, vaguement elliptiques. Les fruits (akènes) sont noirs, lisses et brillants.
Lieux de présence : fréquent dans toutes les zones en végétation, au bord du lagon, inondées lors des variations de niveau des eaux, toujours en association avec les autres végétaux dont il constitue souvent une sous-strate herbacée, en arrière d'*Eleocharis mutata* lorsqu'il est présent.
Remarques : répandu dans tout le Pacifique et les deux hémisphères, dans les marais littoraux, les étangs et les rivières, jusque dans les sables coralliens et les mangroves. Est considéré comme une espèce invasive pour les îles du Pacifique.



Figure 280 : une touffe d'*Eleocharis geniculata* / *Tuft of* Eleocharis geniculata.



Figure 281 : inflorescence d'*Eleocharis mutata* / *Inflorescence of* Eleocharis mutata.



Figure 282 : partie orientale de la cocoteraie à *Cocos nucifera*.
Eastern part of the coconut plantation of Cocos nucifera.



Figure 283 : quelques noix sur un *Cocos nucifera* / *Nuts on a* Cocos nucifera.

Eleocharis mutata **(Linnaeus) Roemer et Schultes**

Plante herbacée, pérenne, à rhizomes volumineux et courts. Hauteur : 40-90 cm ; largeur : 0,4-0,8 cm. Épillet cylindrique à plusieurs fleurs, brun clair (Fig. 281). Fruit (=akène) brun orange, luisant à rayures transversales.
Lieux de présence : trouvé seulement sur les îles Eggs et sur le bord de la presqu'île du Crochet.
Remarques : les peuplements de Clipperton sont peu denses mais ressemblent à ceux déjà rencontrés dans les marais sublittoraux de Guyane française (R.G.). Espèce tolérante à la salinité.

Famille ARECACEAE

Cocos nucifera **Linnaeus** (Figs 282-285)

Ce palmier caractéristique a un tronc unique (Fig. 282), haut de 20-30 m (15 m maximum à Clipperton, probablement à cause des tempêtes violentes), à écorce lisse et grise, marqué par les cicatrices en anneau des feuilles tombées.
Les feuilles, longues de 4-6 m, sont pennées, composées de folioles linéaires-lancéolées, plus ou moins recourbées, rigides, vert brillant.
Les inflorescences, insérées à l'aisselle des feuilles, parfois d'une spathe carénée, sont des spadices ramifiés dont la partie basale est occupée par les

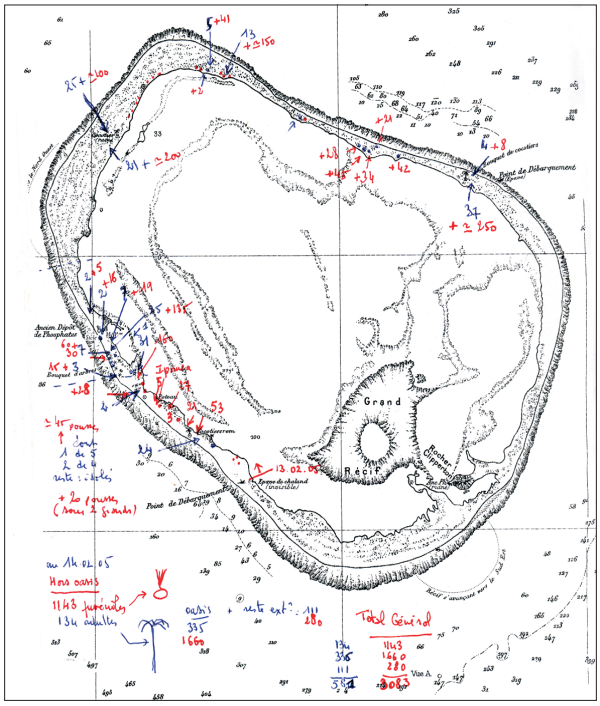


Figure 284 : carte de répartition des *Cocos nucifera* (rouge : juvéniles ; bleu : adultes). Établie par A. Couté avec l'aide de J.-É. Blatteau.
Map of Cocos nucifera *distribution (red: juveniles; blue: adults) drawn by A. Couté with the help of J.-É. Blatteau.*



Figure 285 : jeunes pousses de *Cocos nucifera* avec un juvénile et un adulte de *Sula sula* (fou à pieds rouges).
Young growth of Cocos nucifera *with an adult and chick of* Sula sula *(red-footed booby).*

fleurs femelles tandis que les fleurs mâles sont insérées au sommet. Fleurs à pétales lancéolés (au nombre de trois), avec six étamines pour les mâles et à ovaire à trois carpelles soudés pour les femelles.
La pollinisation est croisée, anémophile ou entomophile.
Le fruit (Fig. 283), aussi gros qu'une tête humaine et pesant de 1-2 kg, est une drupe avec un épicarpe mince et lisse, gris brunâtre, un mésocarpe fibreux de 4-8 cm d'épaisseur et un endocarpe ligneux. Cette drupe, apte à flotter, peut être transportée sur de longues distances par la mer tout en conservant sa capacité de germination.
Lieux de présence : pour la distribution et le comptage des individus adultes et juvéniles voir la carte jointe (Fig. 284).
Près des cocoteraies et en bordure du lagon, on trouve des accumulations de noix en germination (Fig. 285) avec de nombreux exemplaires du "crabe orange" (*Gecarcinus planatus*) qui tentent de les ouvrir pour consommer l'embryon ou qui dévorent les jeunes pousses.
Remarques : le cocotier est une plante à longévité importante qui peut vivre jusqu'à cent ans. Son introduction à Clipperton, due à l'action de l'homme, remonte à 1897.

••• Dicotylédones

Famille PORTULACACEAE

Portulaca oleracea **Linnaeus** (Figs 286-288)
Plante herbacée annuelle, hermaphrodite, surnommée "pourpier". La tige est couchée, rameuse, charnue, souvent rougeâtre (Fig. 286). Feuilles simples, charnues et luisantes (Fig. 287), éparses et sub-opposées au sommet, sessiles, à limbe obovale-oblong, en coin à la base et entier.
L'inflorescence (Fig. 288) se présente sous forme de glomérules ou de fleurs solitaires insérés à l'aisselle et au sommet des rameaux. Fleurs sessiles à calice

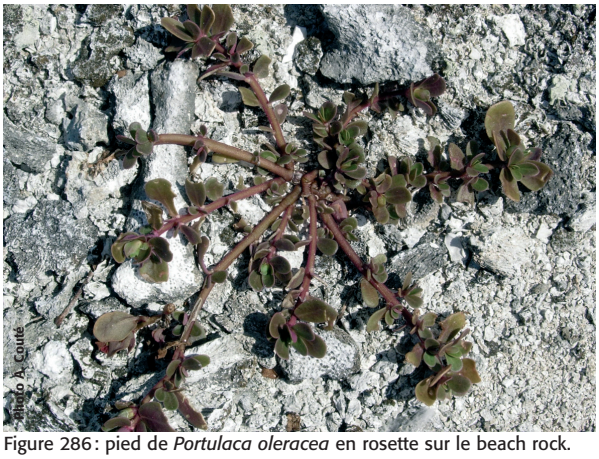


Figure 286 : pied de *Portulaca oleracea* en rosette sur le beach rock.
A rosette-like plant of Portulaca oleracea *growing on the beach rock.*



Figure 287 : fragment d'un peuplement à *Portulaca oleracea*.
Part of a Portulaca oleracea *vegetation.*

à deux sépales inégaux, obtus, rapidement caducs, à corolle jaune vif, large de 8 à 12 mm, avec quatre à six pétales libres ou un peu soudés à la base, à lobes échancrés, rapidement caducs ; étamines nombreuses ; ovaire semi-infère. La pollinisation est autogame. Le fruit est un pixide ovoïde. Les graines sont noires.
Lieux de présence : distribué un peu partout dans les sites en végétation, quelquefois isolé. En rosette souvent dans les zones arides.
Remarques : cette espèce cosmopolite est présente en France. Elle est considérée comme comestible.
À Clipperton, floraison entre 8 h et 11 h.

Famille BORAGINACEAE

Heliotropium curassavicum **Linnaeus** (Figs 289-290)
Nom commun : héliotrope de Curaçao.
Plante herbacée à base ligneuse, charnue, de couleur vert pâle. Tige couchée à ascendante, pouvant atteindre 70 cm de longueur. Feuilles simples, alternes, ovales à linéaires, parfois légèrement spatulées, à une seule nervure centrale.
Inflorescence (Fig. 289) en racème de cymes unipares scorpioïdes. Calice petit, tubulé, vert, à cinq pointes triangulaires. Corolle blanche (diamètre ≤0,5 cm) à cinq lobes à gorge jaune verdâtre ou violacée. Cinq étamines. Style assez court et conique. Ovaire supère.
Le fruit (Fig. 290) est formé de quatre petits akènes (méricarpes).
Lieux de présence : dans tous les sites en végétation de l'île. C'est une espèce clé de la végétation herbacée car c'est une plante pionnière, qui s'installe dans des sols maigres où elle contribue à l'accumulation de matière organique.
Remarques : L'héliotrope de Curaçao est originaire d'Amérique tropicale, naturalisée en Europe méridionale, entre autre en France. C'est une halophyte qui pousse uniquement dans les lieux salins, sables de bord de mer essentiellement.
À Clipperton, individus à aspect crassulant observés près du "rocher" (à l'ouest-nord-ouest). Cette morphologie pourrait s'expliquer par la salinité plus forte dans cette portion du territoire à cause des pénétrations occasionnelles de l'eau de mer lors des tempêtes.



Figure 289 : quelques inflorescences *d'Heliotropium curassavicum*.
Heliotropium curassavicum *inflorescences*.



Figure 290 : fruits immatures d'*Heliotropium curassavicum*.
Unripe Heliotropium curassavicum *fruits*.

Famille CONVOLVULACEAE

Ipomea pes-caprae **subsp.** brasiliensis **Van Ooststrom**
Liane typique des plages tropicales (Fig. 292). Ses feuilles sont épaisses, brillantes, arrondies, de 6-14 cm de longueur, avec un apex lobé et une base large. Les fleurs (Fig. 291), tubulaires, sont portées par un pédicule de l'axe de la feuille. Les



Figure 288 : détail d'une fleur de *Portulaca oleracea* et d'un fruit ouvert avec graines noires.
Detail of a Portulaca oleracea *flower and an opened fruit with black seeds.*



Figure 291 : quelques fleurs d'*Ipomea pes-caprae* subsp. *brasiliensis*.
Flowers of Ipomea pes-caprae *subsp*. brasiliensis.



Figure 292 : peuplement d'*Ipomea pes-caprae* subsp. *brasiliensis* au sud-est de la cocoteraie.
Ipomea pes-caprae *subsp*. brasiliensis *vegetation in the south-east of the coconut plantation*.

tiges sont érigées et portent de une à six fleurs qui ne s'ouvrent qu'une fois. Les sépales sont verts, elliptiques, de 0,8 cm de longueur. La corolle est mauve violet, en forme de cloche (longueur : 5 cm). Les fruits sont des capsules, lisses, ovoïdes, longues de 1 cm.
Lieux de présence : deux populations étaient présentes à Clipperton (Fig. 293) dont la plus importante se situait au sud de la cocoteraie, près des capteurs solaires.
Remarques : les fruits n'ont pas été observés à Clipperton durant notre présence. La pollinisation de cette espèce entomophile peut-elle avoir lieu ici ? Sachet (1962a, b) mentionne avoir vu cette espèce visitée par le papillon sphinx *Herse cingulata* (lépidoptères, sphingidés) qui n'a pas été retrouvé durant l'expédition (Barbut *et al.* 2006 ; voir chapitre "La faune des insectes").

Ipomea triloba **Linnaeus** (Fig. 294)
Liane herbacée à sève laiteuse. Les feuilles (Fig. 294) sont cordiformes, acuminées, entières ou trilobées, de 2-5 cm de longueur, voire jusqu'à 12 cm, plus longues que larges et pétiolées. Tiges anguleuses, glabres ou pubescentes. La fleur, blanche, est en général unique, insérée sur un long pédoncule d'au moins 10 cm de longueur. Le fruit est une capsule large de 0,6 cm, pubescente. Les graines sont glabres ou avec quelques poils.



Figure 293 : peuplements mêlés d'*Ipomea pes-caprae* subsp. *brasiliensis* et *I. triloba*.
Mixed vegetation of Ipomea pes-caprae *subsp*. brasiliensis *and* I. triloba.



Figure 294 : feuille d'*Ipomea triloba* / *leaf of* Ipomea triloba.

Lieux de présence : mêlée à *I. pes-caprae* (sur la pince sud, environ 200 m²) avec lequel elle est en compétition mais beaucoup moins abondante.
Remarques : espèce d'origine néotropicale, devenue pantropicale. Elle est trouvée dans des sites ouverts perturbés, bords de route, etc. Elle est considérée comme une espèce invasive pour les îles du Pacifique. Sa durée de floraison à Clipperton n'excède pas trois à quatre heures.

Famille MALVACEAE

Hibiscus tiliaceus **Linnaeus** (Fig. 295)
Plante arbustive à feuilles alternes, glabres dessus, blanchâtres en dessous, peu coriaces, arrondies en cœur et avec trois nervures à la base du pétiole. Le sommet est acuminé (terminé en pointe fine). Pétiole assez long (L= 8 cm). Fleurs jaunes, portées par un panicule.
Lieux de présence : un seul individu observé à Clipperton (Fig. 295), arbustif (hauteur : 120 cm environ), sans fleurs en février et mars 2005, au voisinage de la deuxième population d'*Ipomea pes-caprae* (près du chemin en direction de Port Jaouen).
Remarques : originaire d'Asie tropicale, cette espèce est répandue sur la plupart des littoraux des régions tropicales du monde entier. Elle est considérée comme invasive en Floride.

Sida rhombifolia **Linnaeus** (Figs 296-297)
Plante ligneuse qui peut atteindre 120 cm de hauteur. Tiges érigées, feuilles ovales, vert foncé, de 4-8 cm de longueur, acuminées, alternes et fixées sur la tige par un pétiole dont la longueur est inférieure au tiers de celle de la feuille. La teinte des feuilles est plus pâle sur la face inférieure, avec une pubescence grisâtre. La région apicale des feuilles est quelquefois indentée sur la marge. Le pétiole porte des épines à la base.
Fleurs (Fig. 296) entomophiles simples avec un pédoncule inséré entre la tige et le pétiole des feuilles. Cinq pétales (caractéristiques des Malvaceae) asymétriques et chevauchants (L = 0,4-0,8 cm), couleur crème à jaune orangé, avec une tache rougeâtre au centre.
Le fruit (Fig. 297) est une capsule. Les graines sont sombres.
Lieux de présence : à proximité du camp Bougainville (surtout près des éoliennes et des panneaux solaires) et sur l'île aux Sternes.
Remarques : c'est l'espèce la plus haute de la végétation non arborée de Clipperton. Elle a été citée par Sachet (1962a, b) et par Niaussat (1986). Originaire des régions néotropicales, elle fait partie maintenant de la végétation rudérale (bords de routes, pistes…) des îles du Pacifique et des Galapagos. Elle est considérée comme invasive dans le Pacifique.



Figure 296 : détail d'une fleur de *Sida rhombifolia* / *Detail of* Sida rhombifolia *flower*.



Figure 297 : fruits en cours de maturation de *Sida rhombifolia* / Sida rhombifolia *ripening fruits*.

Famille TILIACEAE

Corchorus aestuans **Linnaeus** (Figs 298-299)
Plante érigée, herbeuse à suffrutescente, avec des tiges pouvant atteindre 40 cm de hauteur. À Clipperton, son port est souvent prostré sauf si les plants sont abrités du vent (Fig. 298).
Feuilles vert clair, ovales et acuminées. Fleurs jaunes (Fig. 299) avec cinq sépales et cinq pétales, de petite taille (0,2-0,3 cm de diamètre), uniques ou regroupées jusqu'à trois, avec un pédicelle court, opposées aux feuilles. Le fruit est une capsule cylindrico-hexagonale de couleur rouge vif.
Lieux de présence : surtout à proximité du camp Bougainville, dans la végétation ou isolée.



Figure 295: *Hibiscus tiliaceus*, individu isolé sur le rebord occidental du lagon. *Isolated* Hibiscus tiliaceus *plant on the western lagoon edge*.

Remarques : plante d'origine probablement néotropicale, devenue pantropicale. S'observe dans les sols remaniés de Polynésie, de Micronésie, des îles Salomon. Elle est considérée comme invasive pour la région Pacifique.

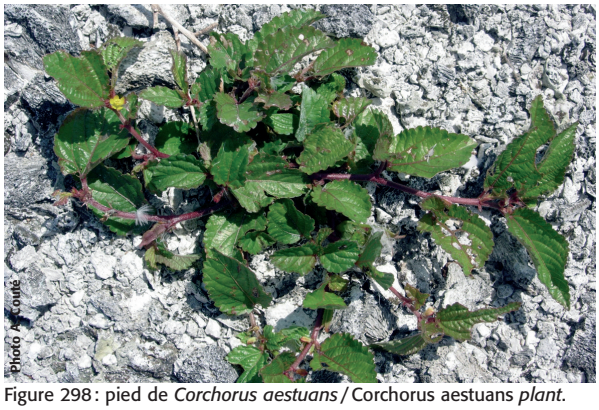


Figure 298 : pied de *Corchorus aestuans* / Corchorus aestuans *plant*.



Figure 299 : détail d'une fleur de *Corchorus aestuans* / *Detail of* Corchorus aestuans *flower*.

Famille LEGUMINOSEAE

Canavalia **sp.** (Figs 300-302)
Liane à feuilles trifoliolées (Fig. 300), pennées. Fleurs violet pourpre, roses ou blanchâtres, en groupes de deux à six insérés sur les pseudo-nœuds épaissis de racèmes (Fig. 301). Calice tubulaire, bilabié à lèvre supérieure très développée, en général bilobée. Dix étamines unies. Ovaire sessile. Le fruit est une gousse linéaire à oblongue, bivalve, déhiscente ou indéhiscente (Fig. 302).
Lieux de présence : deux pieds seulement trouvés en mars au sein du peuplement de *Sida rhombifolia*, près du camp Bougainville.
Remarques : cette plante n'a pas été récoltée pour ne pas porter préjudice à sa survie à Clipperton. L'un des pieds observés portait des gousses de 10-12 cm de longueur.
Canavalia rosea (Swartz) De Candolle a été récolté auparavant à Clipperton sous forme de quatre graines à l'allure de haricot entre les 7 et 26 août 1958 (Sachet 1962c). Les spécimens observés en 2005 appartiennent très probablement à cette espèce qui est pantropicale, pionnière des sites dégradés d'arrière plage.

La végétation de Clipperton

Végétation aquatique du lagon

Du nord-ouest au sud-ouest, la bordure du lagon est occupée par des masses de végétaux entremêlés, rejetées en épave par le vent et le ressac. Pour l'essentiel, il s'agit de pieds de *Najas* et de *Potamogeton* arrachés du fond ou brisés. Parfois, au milieu de ces entrelacs, souvent très serrés, on peut observer des petites taches vert vif, gélatineuses, qui sont constituées par une algue verte unisériée (faite d'une seule série de cellules), ramifiée, voisine du genre *Microthamnion* mais non identifiée à l'heure actuelle.

Le rivage oriental, par contre, est net et dépourvu de débris de végétaux, le vent, durant les mois de février et mars, soufflant d'est en ouest sans discontinuer.

Au sud, au voisinage du "rocher" et de l'ancienne passe, on a pu observer, sous quelques centimètres d'eau, de nombreuses bulles d'oxygène fixées sur le fond qui sont produites par l'intense activité photosynthétique du phytobenthos (ensemble des micro-algues vivant fixées sur le substrat), très riche dans cette partie de l'île.

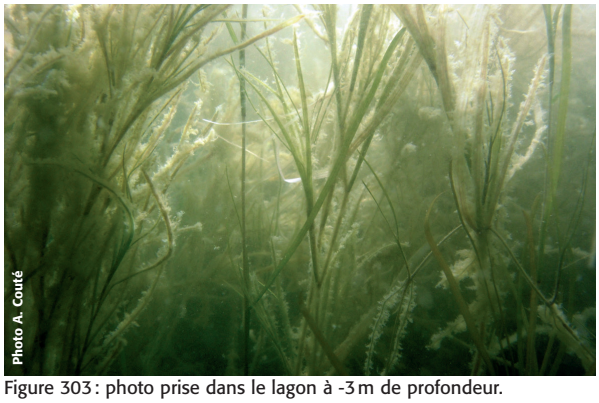


Figure 303 : photo prise dans le lagon à -3 m de profondeur.
Underwater photography taken at -3 m depth in the lagoon.

Dans les zones de hauts fonds du lagon, la pénétration du milieu (nage et plongée) est rendue très difficile, voire impraticable, par la densité des pieds de *Najas* et de *Potamogeton* qui constituaient une forêt subaquatique particulièrement serrée (Fig. 303).
Ici, ces deux genres ne connaissant pas de prédateurs, pourraient proliférer de façon exceptionnelle s'ils n'avaient, dans les hauts niveaux, un concurrent redoutable pour la lumière, à savoir le phytoplancton, et, dans les profondeurs (au delà de 12-15 m), les émanations d'hydrogène sulfuré

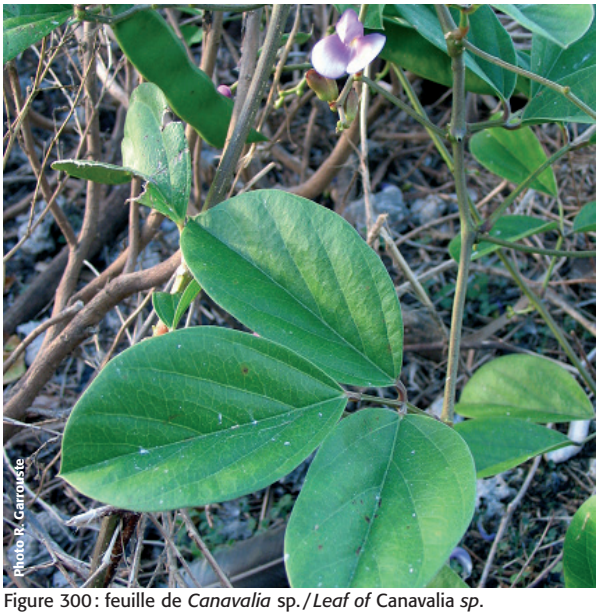


Figure 300 : feuille de *Canavalia* sp. / *Leaf of* Canavalia *sp.*



Figure 301 : fleurs de Canavalia sp. / *Canavalia sp. flowers.*



Figure 302 : fruit de *Canavalia* sp. / *Fruit of* Canavalia *sp.*

qui annihilent toute tentative de conquête du territoire.
Najas et *Potamogeton* ont donc une aire de développement réduite aux deux ou trois premiers mètres de la colonne d'eau qu'ils occupent au mieux de leur capacité et sont développés sur tous les hauts fonds du lagon.
Tous les autres végétaux aquatiques (macrophytes) cités par les précédents auteurs ayant séjourné à Clipperton, comme Sachet (1962c), à savoir *Chara* sp., *Ruppia maritima* L. et *Zostera marina* var. *latifolia* Morong n'ont pas été retrouvés pendant la période entre février et mars 2005. Ont-ils disparu ou leur apparition est-elle plus tardive ? À ce propos, des séjours répétés durant d'autres saisons seraient riches d'enseignement.

••• Inventaire sommaire des zones végétalisées

Cet inventaire s'appuie sur des observations et des photos faites au sol ou à partir d'un hélicoptère.
Deux types de végétation sont observables à Clipperton, d'une part les peuplements arbustifs à arborés (cocotiers) et d'autre part les peuplements herbacés.
Sur l'ensemble de l'île (Fig. 304), on distingue quatre zones de végétation.

- **Le camp Bougainville et son extension vers l'est (comprenant la pince sud). (Fig. 305)**

C'est la zone qui comporte la végétation la plus développée, à l'est et au sud-est de la grande cocoteraie et, pour partie, le long du lagon.
Un peuplement quasi continu d'*Ipomea pes-caprae* subsp. *brasiliensis* (Fig. 306) se développe le long de la pince Sud et s'étend sur le beach rock où une

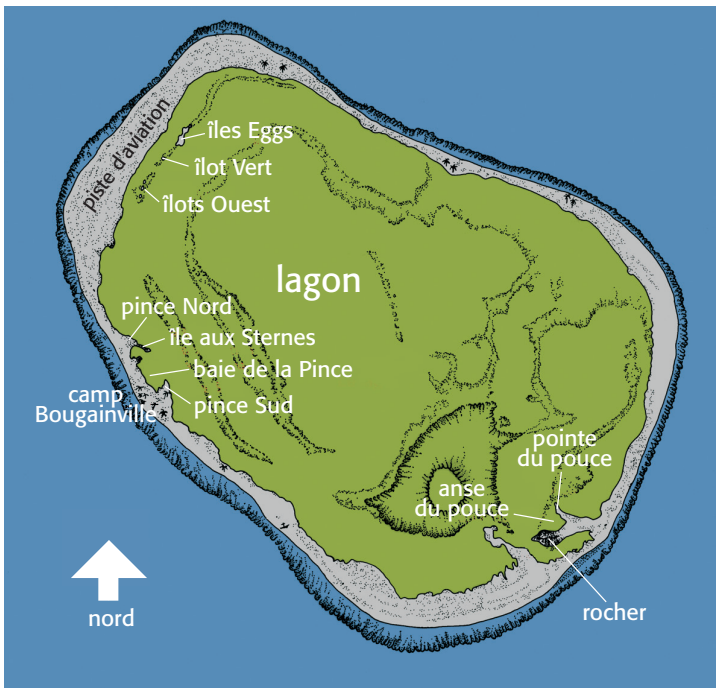


Figure 304 : carte de l'atoll de Clipperton avec les points remarquables mentionnés. D'après une carte marine redessinée par A. Couté.
Map of Clipperton atoll showing the conspicuous landmarks mentioned in the text. Redrawn by A. Couté from a marine map.



Figure 306 : peuplement à *Ipomea pes-caprae* subsp. *brasiliensis* près du camp Bougainville.
Vegetation of Ipomea pes-caprae *subsp.* brasiliensis *near camp Bougainville.*

végétation pionnière à *Heliotropium* et *Portulaca* se manifeste sous forme de taches. Pour *Heliotropium*, les taches sont parfois coalescentes et le peuplement est alors pratiquement continu pouvant atteindre 25 à 30 cm de hauteur.
En bordure du lagon, se situe un peuplement dense d'*Ipomea triloba* qui est en concurrence avec *I. pes-caprae*.
Au voisinage immédiat de ces deux lianes, un peuplement de *Sida rhombifolia* (Figs 296-297) a été trouvé, isolé, d'une superficie d'environ 100 m² et qui atteint jusqu'à 1,20 m de hauteur.
Au sein de ce groupement, a été notée la présence d'un pied unique, assez ancien, de *Canavalia* sp., portant des fruits en mars 2005 (Figs 300-302).
À l'extrémité est, a aussi été observé, isolé, un pied d'*Hibiscus tiliaceus* (Fig. 295), parmi de jeunes cocotiers épars avec çà et là des pieds de *Corchorus aestuans* qui forment des peuplements de quelques mètres carrés.
Dans cette zone, où l'on trouve aussi *Eleocharis mutata* au contact de l'eau ou dans de petites dépressions près du débarcadère, ce sont donc presque toutes les espèces de phanérogames terrestres sauf une (10) qui sont présentes.
En mars 2005, l'ensemble de cette végétation, à l'exception des endroits atteints par les marées du

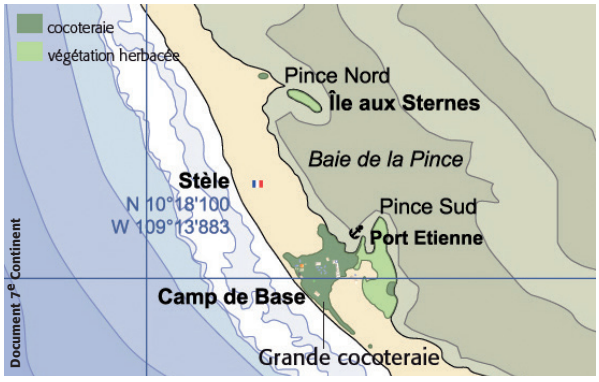


Figure 305 : carte du camp Bougainville et de la baie de la Pince.
Map of Bougainville camp and of Baie de la Pince.



Figure 307 : vue des deux îlets de l'île aux Sternes / *View of the two Terns islands*.



Figure 308 : île aux Sternes, peuplement desséché à *Sida rhombifolia*. *Withered vegetation of* Sida rhombifolia *on one of the Terns islands*.

lagon ou les remontées de la nappe phréatique du beach-rock, semblait subir une forte dessiccation. Les deux peuplements d'*Ipomea* apparaissaient comme en extension à partir de cette zone.

• **La pince Nord et l'île aux Sternes**

La pince nord comportait en février mars 2005 une végétation herbacée, rase, à *Heliotropium* et *Portulaca*, accompagnée de quelques taches de *Corchorus aestuans*.

Dans l'île aux Sternes (en réalité composée de deux îlets) (Fig. 307), en plus des deux taxons précédents, on a trouvé un peuplement de *Sida rhombifolia* quasiment desséché (Fig. 308), ainsi que quelques mètres linéaires d'*Eleocharis geniculata*, en bordure du lagon. Cette île présente la particularité d'héberger une colonie de nidification du noddi brun (*Anous stolidus*).

• **Les îles Eggs**

Ce sont deux petits îlots (Fig. 309-310) localisés dans la partie nord-ouest du lagon. En février-mars 2005, ils étaient couverts d'une végétation continue constituée d'*Ipomea pes-caprae* subsp. *brasiliensis* mêlée aux deux espèces d'*Eleocharis* et à quelques pieds d'*Heliotropium*. *Eleocharis geniculata* formait ici un véritable peuplement couvrant la quasi totalité des îlots dont le niveau était beaucoup plus bas que celui du rebord du lagon de sorte qu'ils étaient plus ou moins en position semi-aquatique et pouvaient être immergés lors de marées importantes.

En 2001, Jost (2004) a récolté sur ce site *Ipomea littoralis* qui n'a pas été retrouvé en 2005.

Au sud des îles Eggs, deux îlots plus petits encore (les îles Vertes), portaient une végétation qu'il n'a pas été possible d'inventorier pour des raisons de temps et de disponibilité d'embarcation.

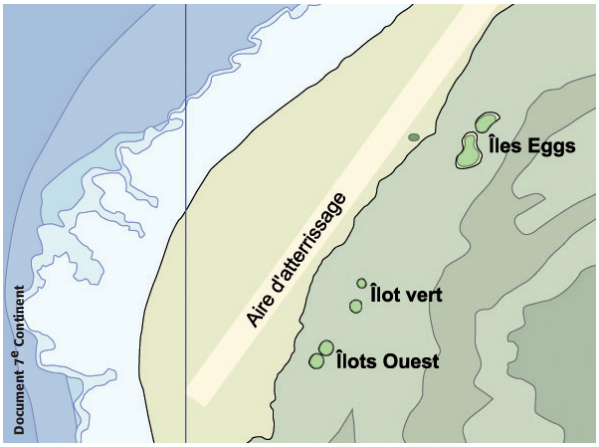


Figure 309 : carte de localisation des îles Eggs et des autres îlots de l'ouest du lagon.
Location of Eggs Islands and other islands west of the lagoon.



Figure 310 : vue des deux îles Eggs. *Ipomea* spp. avec *Heliotropium curassavicum* et *Eleocharis mutata*.
View of the two Eggs islands with Ipomea *spp.*, Heliotropium curassavicum *and* Eleocharis mutata.

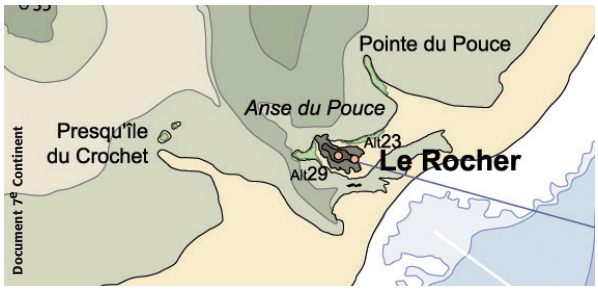


Figure 311 : carte de localisation du "rocher" et de l'anse du Pouce.
Location of "rock" and the anse du Pouce.



Figure 312: près du "rocher", peuplement dense à *Heliotropium curassavicum* avec quelques taches d'*Eleocharis mutata*.
Near the "rock" a dense vegetation of Heliotropium curassavicum *with few* Eleocharis *mutata patches.*

- **Le "rocher" et la pointe du Pouce, comprenant la presqu'île du Crochet**

Deux zones de végétation disjointes ont été observées au voisinage du "rocher" (Fig. 311), à l'est de Clipperton.

Une partie importante du beach-rock le long du "rocher" sur sa façade nord, en bordure du lagon, qui est occupée par une végétation herbacée à *Heliotropium curassavicum*, auquel s'ajoute *Eleocharis mutata* (Fig. 312) et *Portulaca oleracea*. L'héliotrope, comme mentionné plus haut, présente ici un faciès crassulescent lui confèrant de faux airs de *Sesuvium portulacastrum* (Aizoacées). Cette caractéristique morphologique est probablement due à l'influence marine plus sensible au voisinage de l'une des anciennes passes du lagon. Cette végétation atteint la pointe du Pouce, qui n'a pas été inventoriée à la demande des ornithologues afin de ne pas perturber la nidification en cours des frégates, mais qui ne semblait pas héberger d'autres genres que ceux cités.

Au sud du "rocher", quelques taches d'*H. curassavicum*, de quelques mètres carrés de superficie seulement, sont installées en bordure du lagon, contribuant ainsi à la stabilisation du beach-rock.

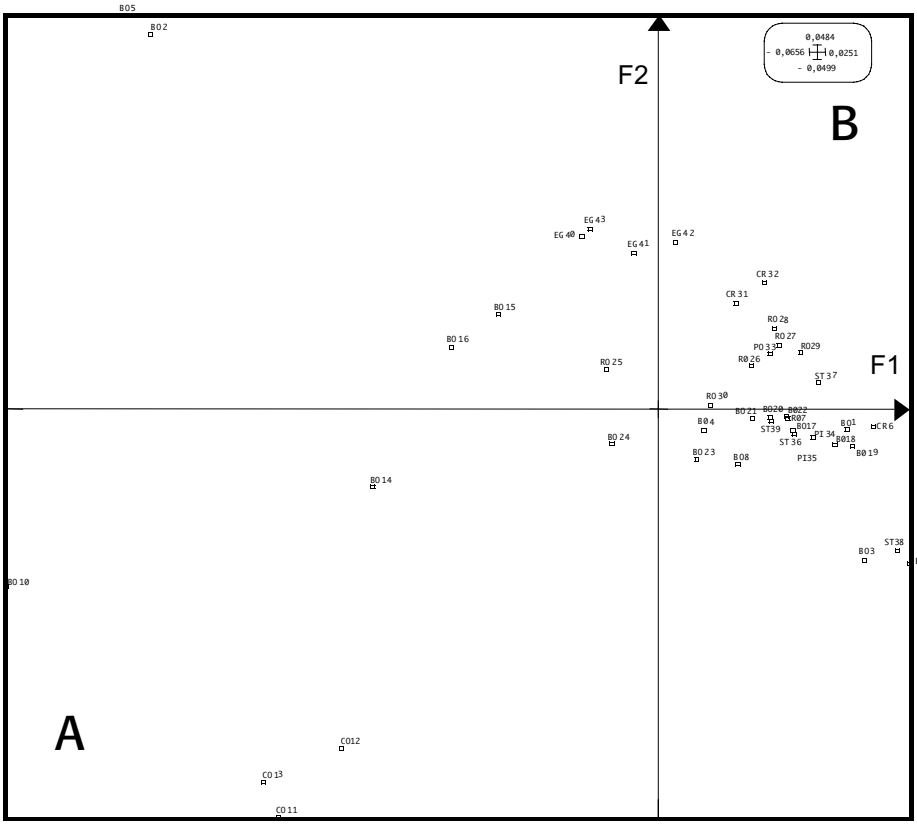


Figure 313 : plan factoriel de l'Analyse Non Symétrique des Correspondances (NSCA) de 43 relevés de végétation. **A**: carte factorielle des relevés ; **B**: cartouche des minima et maxima.
Factorial plot of Non Symmetric Correspondance Analysis (NSCA) of 43 vegetation records. ***A****: factorial survey map ;* ***B****: inset shows maxima and minima.*

Dans tout le reste de l'île (notamment dans la partie nord), seuls des exemplaires isolés ou groupés en petits bosquets de *Cocos nucifera* étaient présents.

Enfin, il faut noter qu'il n'a été trouvé aucune trace de la présence ou de l'activité des crabes ou des rats, sur les îlets du lagon qui ont été visités. Ces territoires restreints représentent donc probablement ce que pourrait être la végétation herbacée de Clipperton en l'absence de ces deux prédateurs, et tout particulièrement de celle du crabe *Gecarcinus planatus*.

••• Analyse de relevés par ordination

La figure 313 montre la carte des relevés. On peut remarquer que la zone du camp Bougainville est la plus diversifiée et présente plusieurs types de végétation (relevé B01 à B024 sur l'ensemble du plan). Cette zone est un condensé des différents types de formation végétale terrestre de Clipperton et

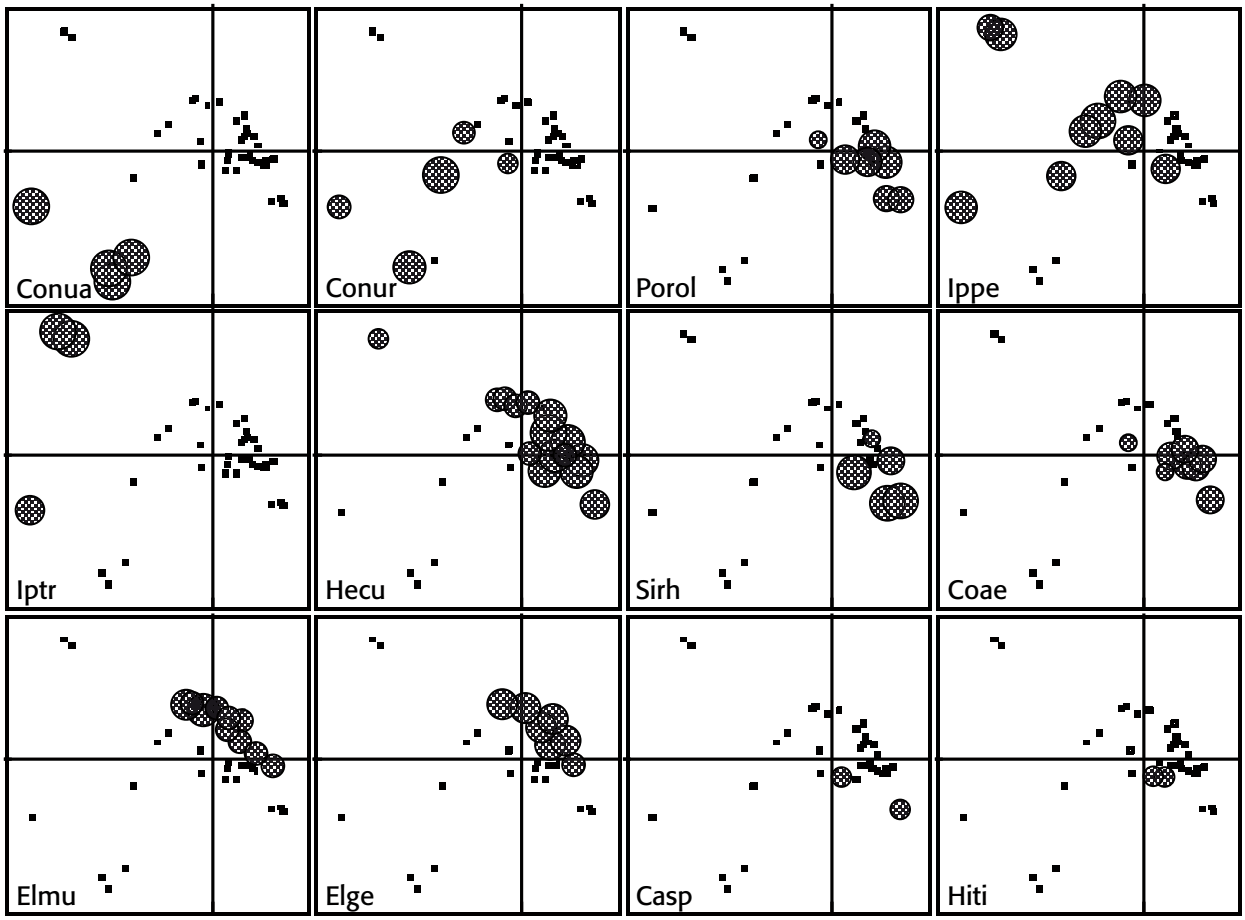


Figure 314 : cartes individuelles des espèces végétales sur la carte des relevés. L'abondance est matérialisée par un cercle de diamètre proportionnel. L'absence d'une espèce est représentée par un carré.
Individual maps of plant species on the map of samples. Abundance is proportional to the diameter of the circle. Absence of a species is indicated by a square.

comporte 10 espèces sur les 11 de phanérogames terrestres recensées.

Les figures 314 et 315 permettent de définir les groupements suivants :

- Le groupement I formé par *Ipomea triloba* seul (**Iptr**). Cette espèce semble singularisée par la présence d'une population unique, d'un seul tenant, qui est en compétition avec *I. pes caprae*. C'est cette compétition qui matérialise une direction dynamique vers cette espèce en cours d'installation.
- Deux groupements dans un ensemble autour de l'origine :
  - le groupement II, formé par :
    Corchorus aestuans (**Coae**)
    Eleocharis spp. (**Elmu** et **Elge**)
    Heliotropium curassavicum (**Hecu**)
    Ipomea pes caprae (**Iptr**)
    Portulaca oleracea (**Porol**)

C'est le groupement de l'ensemble des espèces herbacées de Clipperton qui comprend également les espèces aquatiques et semi aquatiques (les deux *Eleocharis*). Ce groupement a des caractéristiques pionnières (*Heliotropium*, *Ipomea*). L'aspect des plantes (feuilles, tiges, etc.), la direction et la position des pousses montrent que celui-ci est en pleine expansion dans les deux sites que constituent le camp Bougainville et la zone du "rocher" (sans *Ipomea* toutefois ici).

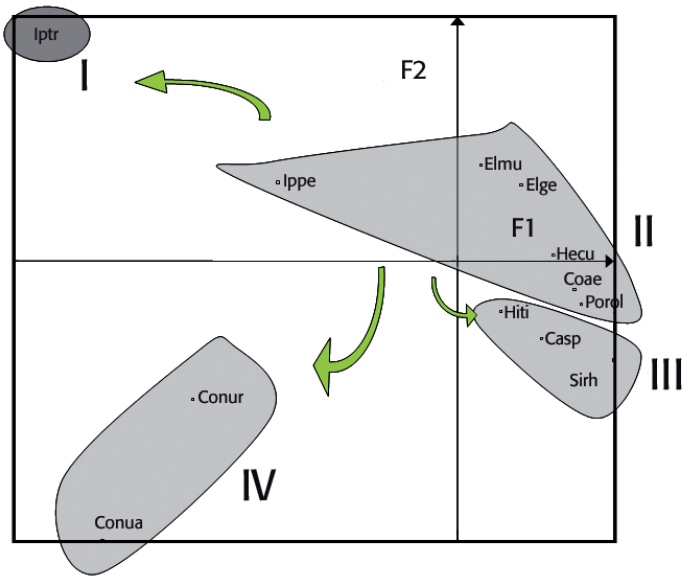


Figure 315 : carte factorielle des espèces végétales (codes dans le texte) avec les groupes issus de la classification (de I à IV). Les flèches représentent les tendances dynamiques.
Factorial plot of plant species (codes given in text) showing groups obtained from the classification (I to IV). The arrows represent the dynamic tendencies.

• le groupement III, formé par :
Canavalia sp. (**Casp**)
Hibiscus tiliaceus (**Hiti**)
Sida rhombifolia (**Sirh**)

Ces trois plantes constituent un stade dynamique plus évolué (stade arbustif) mais, parmi elles, deux ne sont représentées que par des individus isolés. Ce type de végétation semble donc avoir beaucoup de mal à s'installer sur Clipperton. Les observations ultérieures montreront s'il s'agit d'un stade dynamique en cours d'implantation.

- Un groupement (IV) formé par *Cocos nucifera* (**Conua** et **Conur**). Conur est une "espèce artificielle" créée pour cette analyse. La distinction entre cocotiers adultes et cocotiers en régénération indique, d'après leur position sur le plan factoriel, le caractère barochore de la régénération de cette espèce et sa tendance à se développer aussi dans les zones pionnières à végétation herbacée. De ce fait, la proximité de ces deux descripteurs laisse entendre également qu'il est peu probable qu'une colonisation depuis la mer (mode habituellement classique) puisse exister à propos de cette espèce. En effet, dans le cas contraire, de jeunes cocotiers isolés auraient été trouvés en bordure de mer.

Il est possible aussi que la strate herbacée (groupement II) constitue un milieu favorable à la germination des cocotiers, pour des raisons évidemment pédologiques mais probablement également par effet de protection contre la prédation des crabes (cartes factorielles Conua et Conur, Fig. 314).

La figure 315 résume ces tendances (flèches indiquant la dynamique possible de la végétation à partir du groupement d'herbacées pionnières).

L'analyse par ordination des relevés de la végétation de Clipperton montre donc une tendance à l'expansion du compartiment herbacé, très lié à l'humectation du lagon et à la protection que constitue l'eau douce vis-à-vis du crabe omnivore (*Gecarcinus planatus*) non aquatique, vers un stade arbustif et par l'élargissement de la cocoteraie.

DISCUSSION

À Clipperton, selon les données de Sachet (1962c), quatre phanérogames aquatiques occupaient les eaux du lagon lors de son séjour. Il s'agissait de trois Potamogetonaceae (*Potamogeton pectinatus* Linnaeus, *Ruppia maritima* Linnaeus et *Zostera marina* var. *latifolia* Morong) et d'une Najadaceae (*Najas marina* var. *latifolia* A. Braun). Deux seulement ont été récoltées en 2005, à savoir *P. pectinatus* et *N. marina* var. *latifolia*. Au vu de ce résultat, peut-on conclure qu'il y a régression de la végétation aquatique ? Certainement pas, car dans le lagon, les conditions ne sont pas les mêmes que sur terre où les périodes de sécheresse et les vents puissants peuvent compromettre la survie des végétaux. Il suffit, pour s'en convaincre, de voir l'abondance des deux taxons présents en 2005. L'absence de *R. maritima* et de *Zostera marina* var. *latifolia* dans les récoltes est peut-être fortuite, ces deux espèces pouvant aisément passer inaperçues au milieu des deux autres car strictement aquatiques et à feuilles étroites et rubanées. Peut-être aussi y a-t-il compétition pour la lumière avec les deux autres qui sont flottantes pour partie ? Il peut également s'agir seulement d'une question de saison, Sachet (1962c) ayant observé ces végétaux au mois d'août.

Quoi qu'il en soit, la végétation aquatique du lagon de Clipperton ne semble pas péricliter, bien au contraire. L'épaisseur de la couche de matière organique d'origine végétale en décomposition, dès la profondeur de - 10 m, en est la preuve. Par ailleurs, sa cohabitation avec le phytoplancton, particulièrement riche, ne semble pas affecter son maintien et son développement. Les seuls facteurs qui pourraient modifier gravement ces peuplements sont une réouverture des passes qui augmenterait considérablement la teneur en sels du lagon (en réintroduisant de l'eau de mer) et une réduction de la pluviométrie doublée d'une évaporation intense qui entraînerait une remontée des émanations d'hydrogène sulfuré nocif, entre autres, pour les végétaux.

La végétation terrestre de Clipperton est la résultante de l'histoire écologique et humaine liée à l'occupation du territoire depuis le début du XIX^{e} siècle. Sachet (1962a, b) et Jost (2004, 2005) ont retracé la succession des événements marquants. Géographe, Jost a réalisé sur son site internet, une cartographie de la végétation de l'îlot à partir de données de la littérature pour trois époques (1958, 1968, 1980) et suite à une mission de terrain qu'il a effectuée sur le site en 2001. Il tente de dresser un histogramme pour montrer l'évolution du regroupement végétal. Il ressort de là qu'une nette dégradation se manifeste depuis 1958 avec, toutefois, un léger regain de la cocoteraie, passant de 0,4 à 0,5 ha d'occupation cumulée.

Selon ces deux auteurs, Clipperton aurait été l'objet d'une suite de disparitions quasi absolues et de recolonisations de la végétation, à la faveur d'événements inexpliqués parmi lesquels il faudrait prendre en compte des fluctuations importantes de la population du crabe *Gecarcinus planatus* et les introductions volontaires ou accidentelles de mammifères comme le porc domestique ou, plus récemment, le rat (Lorvellec & Pascal 2006).

Sur les 31 espèces de phanérogames identifiées en 1958, 12 seulement ont été observées en 2005. Par contre, un taxon, *Hibiscus tiliaceus*, est cité pour la première fois à Clipperton. Barbut *et al.* (2006) ont déjà dressé, à partir de nos observations, le constat de l'évolution régressive de la flore et de la

végétation entre 1957 et 2005, principalement par la disparition (?) de 18 des 31 espèces connues sur le site, notamment toutes les poacées (quatre) et les plantes introduites volontairement tels les genres *Brassica* et *Nicotiana* (Sachet 1962a, b ; Mueller-Dombois & Fosberg 1999). Mais n'est-il pas prématuré de conclure ainsi à partir d'observations qui ne portent que sur une période aussi courte (février et mars) ? Sachet elle-même, qui n'a séjourné sur place que deux semaines et demi, en 1958, disait déjà : "*very likely this plant had disappeared or become dormant at the time of my visit…*".

La plupart des espèces identifiées en 2005 à Clipperton sont considérées généralement comme invasives ou comme banales pour la flore de la zone intertropicale. Ce dernier caractère (équivalant, au sens phytogéographique, à pantropical) est une conséquence de leur aptitude au transport passif ou actif par l'homme, voire par les animaux
Dans les conditions actuelles, il n'est pas possible de statuer sur l'influence indo-pacifique ou néotropicale sur la composition de la flore de Clipperton.



Figure 316 : dynamique de *Ipomea trilobata* sur peuplement desséché de *Sida rhombifolia* et *Corchorus aestuans* (au sol).
Ipomea trilobata *expansion on dried settlement of* Sida rhombifolia *and* Corchorus aestuans *(ground)*.

Selon Sachet (1962a, b), seul *Heliotropium curassavicum*, qui est une espèce considérée comme d'origine américaine, pourrait être "natif" de l'atoll, c'est-à-dire comme étant présent sur le site avant l'arrivée de l'homme.

D'après les observations faites en 2005, il semble que le beach rock soit en cours de reconquête par la végétation. En interprétant les résultats de l'analyse par ordination, on peut percevoir trois orientations :

- les végétaux terrestres sont tributaires de la pluviométrie et du niveau d'eau dans le lagon. L'examen des photographies aériennes prises en décembre 2004 et les observations faites sur le terrain en février et mars 2005 laissent entrevoir une reprise de la végétation avec, cependant, une tendance à la dessication pour certaines populations (*Sida rhombifolia*… Fig. 316) sauf lorsque la nappe phréatique est proche de la surface du beach rock comme c'est le cas au camp Bougainville ou mieux aux îles Eggs qui sont inondées lors des marées importantes du lagon. Cette relation étroite avec le climat semble être confirmée par la disparition des mousses (*Bryum*…) observées auparavant par Sachet (1962a, b) en recouvrement sur les dalles phosphatiques dans certaines zones du beach rock ;
- les espèces herbacées sont en compétition les unes avec les autres. En effet, toutes possèdent un caractère pionnier et des capacités, comme indiqué plus haut, invasives. Ainsi, les deux *Ipomea* entrent en compétition dans le camp Bougainville et s'étendent même sur les peuplements à *Heliotropium curassavicum* et *Portulaca oleracea*. Cette situation est entretenue par l'état plagioclimacique (plagioclimax) dans lequel est maintenue la végétation herbacée qui, en terme de succession écologique, ne peut évoluer vers le stade suivant et demeure au stade "prairial" permanent ;
- les espèces ligneuses sont rares et éprouvent de grandes difficultés à persister. Ce fait avait déjà été noté, en effet, par les auteurs précédents à l'occasion des tentatives d'introduction d'espèces arbustives ou arborées (cerisier acide, filao, tabac [Niaussat 1986]). Le facteur limitant prépondérant pour ces taxons est très probablement l'absence de sol suffisamment épais pour permettre un enracinement solide. À cela s'ajoute l'action mécanique et physicochimique des oiseaux observée par Niaussat (1986) sur d'autres îlots habités par d'importantes colonies d'oiseaux de mer.

CONCLUSION

Le travail botanique effectué en 2005 à Clipperton permet de compléter l'ensemble des observations réalisées récemment par le géographe C. Jost, et doit être interprété comme une tentative d'établissement d'un état zéro le plus complet possible pour ce qui concerne la végétation terrestre et aquatique des plantes à fleurs, en n'oubliant pas qu'il a été réalisé en marge des préoccupations scientifiques des deux auteurs. Si les données qu'ils ont collectées étaient complémentaires des études qu'ils menaient, elles étaient surtout indispensables pour la compréhension du fonctionnement de l'écosys-

tème clos de l'atoll et par voie de conséquence, pour l'ensemble des thématiques développées par les scientifiques de l'expédition.
De plus la méthode d'analyse multivariée mise en œuvre (basée sur la méthode phytosociologique) permet d'envisager la prévision de son évolution.
Sur Clipperton les systèmes écologiques terrestres apparaissent comme largement suppléés par des apports d'origine marine qui induisent une biodiversité et une biomasse beaucoup plus importantes que la seule production primaire terrestre ne le permettrait. L'actuel système est totalement dépendant du milieu marin. Ceci correspond évidemment au fonctionnement classique d'un écotone mais cette dépendance est ici particulièrement marquée par l'absence d'une véritable participation du milieu terrestre. En effet, Clipperton semble être un milieu tout à fait stochastique, car soumis à un ensemble de perturbations (cyclones, variabilité des précipitations, élévation du niveau de la mer…) qui abaisse la probabilité de réussite des tentatives de colonisation et limite la composition et la dynamique de la végétation. À cela s'ajoute une action anthropique majeure tout au long des 150 années de l'histoire écrite de l'atoll : décapage des sols pour l'exploitation des phosphates et l'installation d'aménagements, importation de sols et d'espèces animales invasives. Enfin, il ne faut pas oublier l'action des oiseaux marins (mécanique et physico-chimique), continue et d'intensité variable selon les saisons ou les périodes, ainsi que celle du crabe orange, *Gecarcinus planatus*, espèce clé du fonctionnement de l'écosystème terrestre.
Tous ces facteurs sont sans doute aussi à l'origine de la difficulté du maintien d'une couverture herbacée à phanérogames à Clipperton (Cyperaceae, Poaceae…).
Il n'est pas aisé d'interpréter le rôle de chacun des acteurs environnementaux que sont le climat, la végétation, la faune, l'influence marine et les aménagements anthropiques (qui ont cessé depuis 1967-1968), mais des observations régulières (particulièrement aux différentes saisons) permettraient probablement de tirer au clair certains de ces aspects.

RECOMMANDATIONS

La végétation du lagon et du beach rock sont des éléments majeurs de la biodiversité de l'île de Clipperton en tant que clés du fonctionnement des deux écosystèmes non marins. Pour favoriser la biodiversité, il faut prendre en compte la dynamique de ces deux types de végétation et le rôle précis de chacune des espèces notamment dans leurs rapports avec les communautés animales.
Aucune espèce végétale de Clipperton ne possède actuellement un statut patrimonial. La population de cocotier est cependant une composante paysagère et écologique marquante qu'il est nécessaire de maintenir.
Aussi, il serait judicieux de suivre le développement de la végétation et de procéder à des expérimentations dans le but de comprendre la relation entre les végétaux et la biodiversité animale. Des placettes expérimentales pourraient être mises en place excluant le crabe orange (*Gecarcinus planatus*) et le rat (*Rattus rattus*).
Toute introduction volontaire de végétal ou d'animal, comme le suggère Jost (2003), ne doit pas être envisagée.
Seule une structure de protection du site, de type réserve naturelle, avec un plan de gestion adapté intégrant l'ensemble de la biodiversité patrimoniale et fonctionnelle de l'île, incluant les végétations terrestre, dulçaquicole et marine, pourrait permettre une conservation efficace entre autres dans un contexte d'ouverture des droits de pêche de la zone de Clipperton.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient chaleureusement J.-L. Étienne et le personnel de 7e Continent de leur avoir permis de participer à l'expédition Clipperton 2005 et d'avoir mis à leur disposition les matériels et les facilités logistiques sur l'atoll. Ils reconnaissent aussi les mérites, la bonne humeur et l'efficacité de toute l'équipe technique du camp Bougainville.
Alain Couté remercie la fondation Total pour sa large participation à ses frais de déplacement et de séjour à Clipperton. Romain Garrouste remercie pour sa part le WWF France pour avoir contribué au financement de sa mission.
Enfin, les auteurs sont reconnaissants envers J. Jérémie, botaniste, Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle, pour son aide à l'identification des échantillons botaniques récoltés à Clipperton et envers C. Perrette-Gallet pour la gestion et le traitement de l'iconographie.

Bibliographie

BARBUT J., LERAULT P., GARROUSTE R. & HERVÉ C. 2006. – Les Lépidoptères de Clipperton. *Bulletin de la Société entomologique de France* 111(1) : 71-72.

BRAUN-BLANQUET J. 1964. – *Pflanzensoziologie*. 3e édition. Springer Verlag, Vienne, 865 p.

GIMARET-CARPENTIER C., CHESSEL D. & PASCAL J.-P. 1998. – Non symetric correspondence analysis : an alternative for species occurrences data. *Plant Ecology* 138(1) 97-112.

GUINOCHET M. 1973. – *Phytosociologie*. Masson, Paris, 227 p. (Collection d'Écologie ;1).

Bibliographie

JOST C. 2003. – Clipperton-Ile de la Passion : une aire française du Pacifique à protéger, *in* LEBIGRE J.-M. & DECOUDRAS P.-M. (Eds), *Les aires protégées insulaires et littorales tropicales*, Pessac, CRET : 223-243. (Collection Îles et Archipels ; 32).

JOST C. 2004. – L'île de la passion alias Clipperton. http//www.clipperton.fr.

JOST C. 2005. – Risques environnementaux et enjeux à Clipperton (Pacifique français). *Cybergeo* 314 : 1-15.

LORVELLEC O. & PASCAL M. 2006. – Les vertébrés de Clipperton soumis à un siècle et demi de bouleversements écologiques. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)* 61 : 135-168.

MUELLER-DOMBOIS D. & FOSBERG F.-R. 1999. – *Vegetation of the Tropical Pacific Islands*. Springer Verlag, New York, Inc., 733 p.

NIAUSSAT P.-M. 1986. – *Le lagon et l'atoll de Clipperton*. Académies des Sciences d'Outre-Mer, Paris, 189 p. (Travaux et Mémoires de l'Académie des Sciences d'Outre-mer : 8).

SACHET M.-H. 1962a. – Geography and land ecology of Clipperton Island. *Atoll Research Bulletin* 86 : 1-115.

SACHET M.-H. 1962b. – Monographie physique et biologique de l'île de Clipperton. *Annales de l'Institut Océanographique* 40(1) : 107 p.

SACHET M.-H. 1962c. – Flora and vegetation of Clipperton Island. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 4th series 31(10) : 249-307.

THIOULOUSE J., CHESSEL D., DOLÉDEC S. & OLIVIER J.-M. 1997. – ADE-4 : a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and computing* 7(1) : 75-83.

Existe-t-il un transport pollinique vers Clipperton ?

Denis-Didier Rousseau, Patrick Schevin, Jackie Ferrier, Marie-Pierre Ledru, Danielle Duzer

Résumé

Dans le cadre de cette mission, le projet avait pour objectif de réaliser un suivi de la pluie pollinique au niveau de l'atmosphère de cet atoll, en distinguant l'apport en pollen de la végétation locale, relativement restreinte, du pollen allochtone, et plus particulièrement d'Amérique centrale. Aux basses latitudes de cette région, du pollen émis dans l'atmosphère par les plantes actives, repris par les masses d'air, a été transporté pour être piégé dans les filtres exposés à Clipperton. Bien que l'exposition des filtres ait été réalisée durant toute la mission, seuls les résultats concernant le piégeage maximum de pollen, en termes de nombre de taxons végétaux représentés mais également de grains comptés, sont évoqués ici. Nous présentons les preuves de transport longue distance de pollen originaire d'Amérique centrale du 14 au 28 février 2005. Celui-ci est intervenu par le biais de différentes masses d'air ayant balayé aussi bien le Mexique que le Nicaragua, les Petites Antilles et Panama.

Abstract

The project carried out as part of Clipperton expedition aimed to monitor the modern pollen rain in the atmosphere of this atoll, distinguishing the pollen relatively small contribution of the local vegetation from allochthonous pollen and, more particularly, from Central America. At low latitudes in these regions, pollen emitted into the atmosphere by the active plants, then captured by air masses was sampled by filters exposed at Clipperton. While the filters were exposed throughout the mission, only the results on the maximum-trapped pollen (in terms of number of plants represented but also of grains counted) are discussed here. We present evidence of long-distance transport of pollen, originating from Central America, between 14 to 28 February 2005. This has occurred by means of different air masses that swept across Mexico and Nicaragua, the Lesser Antilles and Panama.

INTRODUCTION

Si le but de la mission organisée sur Clipperton par J.-L. Étienne était de dresser un bilan de la biodiversité de cet atoll de l'océan Pacifique, l'occasion était également rêvée de poursuivre la collaboration entamée avec lui lors de sa précédente mission "Banquise" en 2002, en acceptant de lui confier une nouvelle fois une girouette porte-filtres et un jeu de filtres de gaze siliconée afin de réaliser une chasse au pollen pour le moins insolite. En effet, le projet consistait à rechercher si, comme en pleine banquise au pôle Nord, du pollen totalement étranger à l'environnement local, et par conséquent, transporté sur de très longues distances, pouvait être récolté dans le cas présent à plus basse latitude. Les différents travaux réalisés à ce jour sur le très long transport du pollen ont montré qu'il était possible d'en recueillir partout sur la planète, à condition de le piéger d'une manière appropriée (Cambon 1994 ; Cambon *et al.* 1992 ; Cour 1974 ; Cour *et al.* 1993 ; Rousseau *et al.* 2003, 2004, 2006). Diverses études réalisées ou en cours consistent à installer des capteurs de pollen en des endroits déterminés et à les relever au bout d'un an (Bourgeois 2000 ; Bourgeois *et al.* 1985, 2001 ; Campbell *et al.* 1999 ; Hjelmroos & Franzen 1994 ; Jacobs *et al.* 1985 ; Janssen 1973 ; Nichols 1967 ; Ritchie 1974 ; Ritchie & Lichti-Federovich 1967 ; Short & Holdsworth 1985). Toutefois ces études ne donnent qu'une image bien partielle de ce transport, car la date d'arrivée des grains ne peut être connue très précisément. Notre objectif était de pouvoir donner des enregistrements particulièrement précis, à l'échelle de la quinzaine de jours, voire de la semaine, d'un possible transport de pollen très longue distance vers Clipperton. À l'occasion de la mission "Clipperton", les mêmes appareillage et protocole d'exposition que ceux de la mission "Banquise" ont été utilisés durant toute la durée du séjour sur cette île perdue du Pacifique, où la végétation locale, bien connue, est particulièrement réduite à quelques cocotiers, des graminées et des cypéracées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Localisé à 10° 18' N et 109° 13' W, soit à 1 280 km de la côte occidentale mexicaine, et exposé au régime des alizés, l'atoll de Clipperton se situe au niveau de la zone de convergence intertropicale, qui conditionne la direction et l'origine des masses d'air le balayant (Leroux 1996). L'atoll se trouve ainsi dans la zone des vents faibles de surface ou calmes de la région équatoriale de basse pression (Fig. 317). Clipperton s'avère donc un observatoire d'autant plus privilégié d'un éventuel transport de pollen longue distance, qu'il est soumis à un climat tropical humide, avec une végétation restreinte

à des cocotiers et des herbes, ce qui permet une reconnaissance facile de grains "exotiques" sur nos filtres. Une girouette porte-filtres ainsi qu'un lot de filtres destinés à être exposés au vent durant toute la durée de la mission à Clipperton, ont été confiés à J.-L. Étienne. Le protocole consistait à exposer un filtre durant deux semaines (filtres A) alors que deux autres étaient exposés alternativement durant une semaine chacun (filtres B). Ainsi pour un filtre A (semaines 1 et 2) correspondent deux filtres B, notés respectivement B1 (semaine 1) et B2 (semaine 2) (Fig. 318).
Une fois exposés, les filtres ont été changés en début de semaine, le lundi, étiquetés et rangés dans des sachets prévus à cet effet jusqu'à la fin de l'expédition, puis expédiés à l'Université de Montpellier dans l'équipe Paléoenvironnements de l'Institut des Sciences de l'Évolution, UMR CNRS-UM2 5554. Ils y ont été préparés selon le même procédé utilisé pour les analyses aéropalynologiques (Cambon *et al.* 1992 ; Cour *et al.* 1993 ; Cambon 1994). Il consiste à dissoudre une moitié de filtre avec différentes attaques acides (acide sulfurique pour dissoudre la gaze, puis acide fluorhydrique et acide chlorhydrique pour solubiliser la silice, enfin, acide acétique anhydre et acide sulfurique, acétolyse,

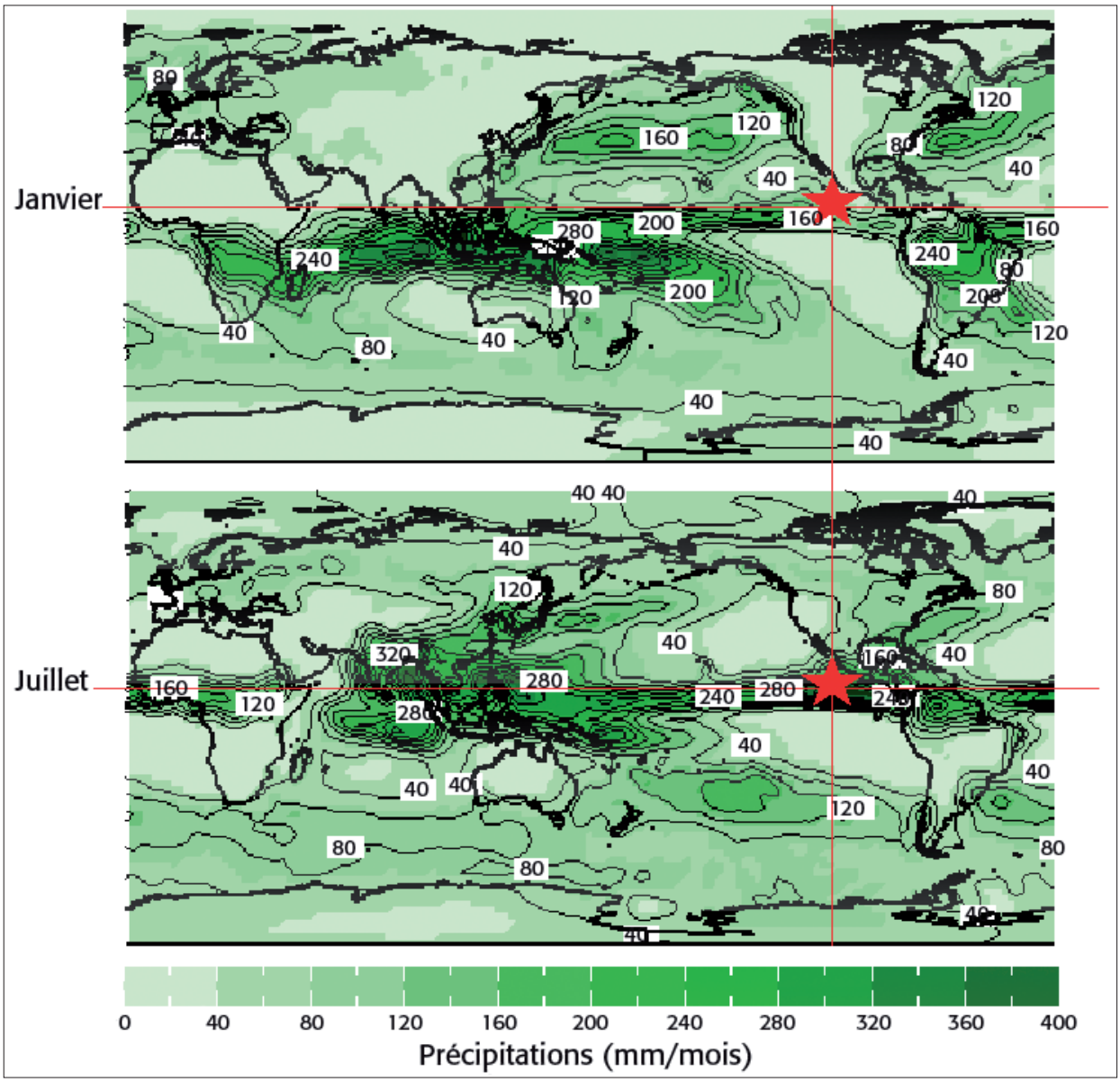


Figure 317 : distribution des précipitations en janvier et juillet à l'échelle globale. La zone de forte précipitation à l'équateur correspond à la Zone de Convergence InterTropicale (ZCIT). C'est une zone de basse pression, où les alizés nord-est et sud-est convergent vers l'équateur. Cette bande migre en fonction des saisons, position la plus méridionale en décembre et la plus septentrionale en juillet, principalement sur les continents, en direction de la zone recevant le plus de chaleur du soleil. La ZCIT reste positionnée au nord de l'Équateur sous les longitudes océaniques, impliquant une influence des alizés de l'hémisphère Nord sur Clipperton (étoile rouge).
(données http://iri.ldeo.columbia.edu/~bgordon/ITCZ.html). NOAA NCEP CPC CAMS–OPI climatology precipitation
Distribution of rainfall in January and July. The area of heavy precipitation at the equator is the Intertropical Convergence Zone (ITCZ). This is an area of low pressure, where the north-east and south-east trade winds converge towards the equator. This band migrates according to the seasons, the southernmost position in December and the most northerly in July, mainly on the continent, toward the area receiving the most heat from the sun. The ITCZ is still located in northern Ecuador in the oceanic longitudes, implying an influence of northern hemisphere trade winds on Clipperton (red star). (data http://iri.ldeo.columbia.edu/ ~ bgordon / ITCZ.html). NOAA NCEP CPC CAMS-OPI precipitation climatology





Figure 318 : installation utilisée à Clipperton pour la capture du pollen. Un filtre est exposé durant deux semaines (filtres A). Durant cet intervalle de temps, deux filtres sont successivement exposés chaque semaine (filtres B) fournissant ainsi la série AxB1, AxB2 pour une quinzaine déterminée.
Device used to collect pollen at Clipperton. A filter is exposed for two weeks (filters A). During this interval, two filters are successively exposed each week (filters B) providing the series AxB1, AxB2 for a determined fortnight.

pour vider le pollen de son contenu cellulaire). Le résidu contenant les éventuels grains de pollen est monté entre lame et lamelle. La lame pollinique ainsi produite est analysée sous microscope optique avec un agrandissement de 600 fois. Le comptage des grains correspond à une valeur statistique. Il est arrêté dès que la courbe "nombre de taxons identifiés en fonction du nombre de grains comptés" se rapproche d'une asymptote horizontale correspondant au nombre maximum de taxons présents dans le culot, selon la méthode de Birks & Birks (1980), Faegri & Iversen (1989), et reprise par Weng *et al.* (2006). Lorsqu'un filtre A révèle la présence de grains de pollen ne correspondant pas à la végétation locale, les filtres B sont préparés et analysés de la même manière afin d'augmenter la résolution temporelle de l'étude. La répartition des plantes est connue, sur la base d'atlas de végétation, pour différentes régions du globe et notamment dans le cas de Clipperton, de l'Amérique du Nord, centrale et du Sud. Le modèle HYSPLIT (HYSPLIT4Model 1997 ; Draxler & Hess 1998), disponible en ligne sur le site du NOAA américain, permet d'étudier à la fois la dispersion de particules de toute nature, comme les grains de pollen, et d'en retracer les trajectoires en remontant dans le temps, depuis leur lieu de sédimentation ou de capture (rétrotrajectoires). Nous avons donc recherché les rétrotrajectoires correspondant aux masses d'air susceptibles d'avoir transporté les grains depuis leur zone d'émission dans l'atmosphère. Nous avons utilisé HYSPLIT pour chaque journée de l'intervalle d'exposition en mode rétrotrajectoire durant 315 heures, avec les données météorologiques FNL, disponibles au NOAA. Toutefois compte tenu des objectifs de ce livre, nous ne donnerons ici que les résultats obtenus pour une quinzaine de jours particuliers, la plus riche en termes de taxons identifiés.

RÉSULTATS

Le filtre A4, exposé du 14 au 28 février 2005, s'est avéré le plus riche en pollen de tous ceux qui ont été exposés durant la mission. Sur 3 082 grains comptés, 93 catégories différentes, incluant des grains abîmés et d'autres indéterminés, ont été recensées (Tab. LII et Fig. 319).
Parmi les 93 taxons proprement dits, trois sont considérés comme correspondant à la végétation locale (Cyperaceae, *Heliotropium*, cf. Convolvulaceae) pour respectivement 21, 27, 2, grains soit 1,62 % du total des grains comptés (Tab. LII).
Parmi les taxons "exotiques", donc transportés sur de longues distances, *Alnus*, Moraceae, Asteraceae Liguliflorae, Urticaceae, *Mimosa scabrella*, Melastomataceae-Combretaceae représentent respectivement 1 885, 305, 124, 116, 70, et 46 grains. L'aulne est très bien représenté avec de fortes fréquences relatives, son grain de pollen anémophile favorise ce transport sur de très longues distances et c'est un arbre très répandu qui se développe du nord de l'Amérique du Nord jusqu'en Amérique du Sud. Le pin, également à pollen anémophile et se développant sur la totalité du continent sud-américain, est par contre peu représenté, 16 grains au total (soit 0,52 %). La très grande majorité des grains identifiés (soit 96,01 %) sont étrangers à l'atoll. Les grains de pollen captés par le filtre durant cette période de quinze jours sont donc très majoritairement transportés, et sur de très longues distances : au minimum les 1 280 km séparant la côte centre-américaine de l'atoll (Fig. 320).
Un jeu de cartes correspondant aux journées d'exposition des filtres a été établi à partir du modèle HYSPLIT, où figure les rétrotrajectoires calculées toutes les demi-journées à partir de midi à Clipperton. Comme cela a été réalisé dans des études précédentes, on considère le niveau du sol et les niveaux 1 000 m et 3 000 m. Dans le cas de la première catégorie, "niveau du sol" ne signifie pas que la masse d'air

Tableau LII : liste des taxons identifiés dans le filtre A4 exposé à Clipperton (analyse P. Schevin). Dénombrements et pourcentages.
List of taxa identified in the A4 filter exposed at Clipperton (analysis by P. Schevin). Counts and percentages.

Taxons identifiés	Nombre	%
Acalypha ou *Carapa* ?	2	0,06
Acanthaceae (Cf.)	1	0,03
Alchornea	4	0,13
Alnus	1 885	61,16
Anacardiaceae (Cf.)	4	0,13
Apiaceae	8	0,26
Araceae	3	0,10
Asteraceae Liguliflorae	124	4,02
Asteraceae type *Flatowia*	6	0,19
Asteraceae type *Ophryosporus*	1	0,03
Begonia (Cf.)	3	0,10
Betula	3	0,10
Bignoniaceae (Cf.)	3	0,10
Burseraceae (Cf.)	3	0,10
Calyceraceae (Cf.)	1	0,03
Campanulaceae	1	0,03
Cannabaceae (Cf.)	2	0,06
Caryophyllaceae	3	0,10
Castanea (Cf.)	2	0,06
Casuarina	4	0,13
Caesalpiniaceae	5	0,16
Chenopodiaceae	10	0,32
Clethra	3	0,10
Convolvulaceae (Cf.)	2	0,06
Coriaria (Cf.)	9	0,29
Cyperaceae	21	0,68
Euphorbiaceae (Cf.)	2	0,06
Euphorbiaceae type *Acalypha*	1	0,03
Euphorbiaceae type *Avellanita*	3	0,10
Euphorbiaceae type *Drypetes*	3	0,10
Euphorbiaceae type *Phillanthus*	1	0,03
Euphorbiaceae type *Ricinus*	5	0,16
Fabaceae	26	0,84
Fabaceae type *Cassia*	10	0,32
Graminae	65	2,11
Hedyosmum	2	0,06
Heliotropium	27	0,88
Holoptelea	3	0,10
Iridaceae type *Crocus* (Cf.)	1	0,03
Juglans	1	0,03
Lamiaceae	3	0,10
Lauraceae	1	0,03
Lonicera	1	0,03
Malpighiaceae	2	0,06
Melastomataceae-Combretaceae	46	1,49
Meliaceae	2	0,06
Mimosa scabrella	70	2,27
Moraceae	305	9,90
Myrica	25	0,81
Myrsinaceae	9	0,29
Myrtaceae	8	0,26
Ostrya (Cf.)	1	0,03
Papillionaceae (Cf.)	2	0,06
Papillionaceae type *Indigofera*	1	0,03
Pinus	16	0,52
Plantago (Cf.)	2	0,06
Platanus	6	0,19
Podocarpaceae	5	0,16
Polygonaceae type *Coccoloba*	18	0,58
Renonculaceae (Cf.)	17	0,55
Rhizophoraceae type *Carallia*	11	0,36
Rhizophoraceae type *Cassipourea*	5	0,16
Rhizophoraceae type *Rhizophora*	2	0,06
Rosaceae (Cf.)	3	0,10
Salix	6	0,19
Sapindaceae (Cf.)	4	0,13
Sapotaceae (Cf.)	1	0,03
Saxifragaceae	2	0,06
Scophulariaceae type *Digitalis* (Cf.)	6	0,19
Scrophularia (Cf.)	2	0,06
Spores monolètes	4	0,13
Spores trilètes	6	0,19
Tamarix (Cf.)	1	0,03
Type 04	1	0,03
Type 08	3	0,10
Type 15	1	0,03
Type 19	2	0,06
Type 20	1	0,03
Type 29	1	0,03
Type 30	1	0,03
Type 31	1	0,03
Type 32	1	0,03
Type 33	1	0,03
Type 34	1	0,03
Type 35	2	0,06
Type 36	1	0,03
Type 37	1	0,03
Ulmaceae type *Trema*	20	0,65
Ulmus	7	0,23
Urticaceae	116	3,76
Valerianaceae	10	0,32
Abîmés	46	1,49
Indéterminés	9	0,29
Total	**3 082**	

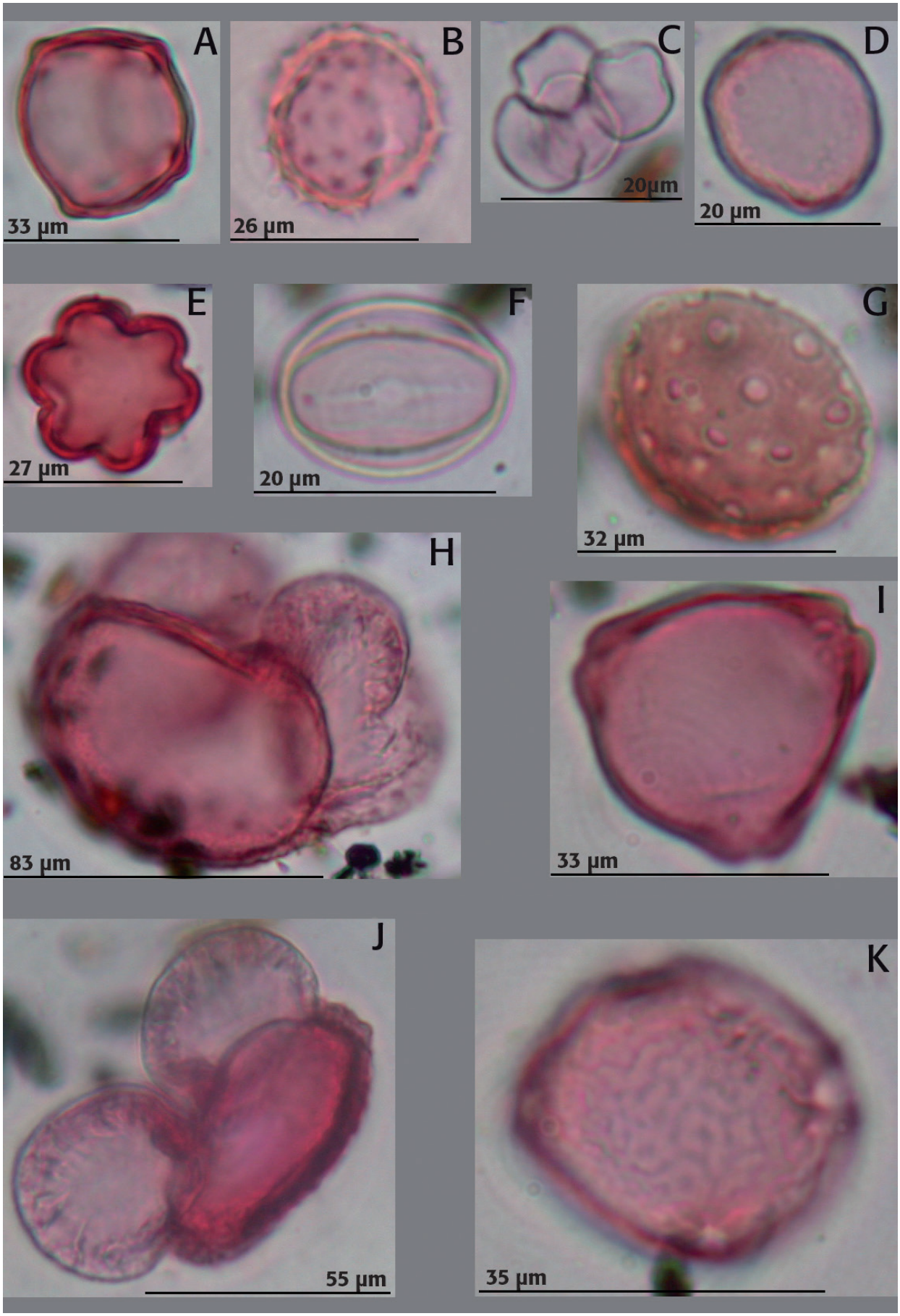


Figure 319 : photos de grains piégés dans le filtre A4 exposé à Clipperton. **A** : *Alnus*, **B** : Asteraceae, **C** : *Mimosa*, **D** : Moraceae, **E** : *Heliotropium*, **F** : Melastomataceae, **G** : Chenopodiaceae, **H** : *Pinus*, **I** : *Myrica*, **J** : Podocarpaceae, **K** : Ulmaceae. (photos P. Schevin et J. Ferrier).
Photos of pollen grains collected in the A4 filter exposed at Clipperton. ***A****:* Alnus, ***B****: Asteraceae,* ***C****:* Mimosa, ***D****: Moraceae,* ***E****:* Heliotropium, ***F****: Melastomataceae,* ***G****: Chenopodiaceae,* ***H****:* Pinus, ***I****:* Myrica, ***J****: Podocarpaceae,* ***K****: Ulmaceae. (photos P. Schevin and J. Ferrier)*.

s'est toujours déplacée à l'interface sol-atmosphère, mais qu'elle occupe cette position à la date et à l'heure considérées. Seules les masses d'air se déplaçant à des altitudes inférieures ou égales à 1 000 m au-dessus de zones continentales ou d'archipels - sources potentielles de grains de pollen - et donc susceptibles de capturer, lors de leur passage, les grains mis en suspension, ont été prises en considération.

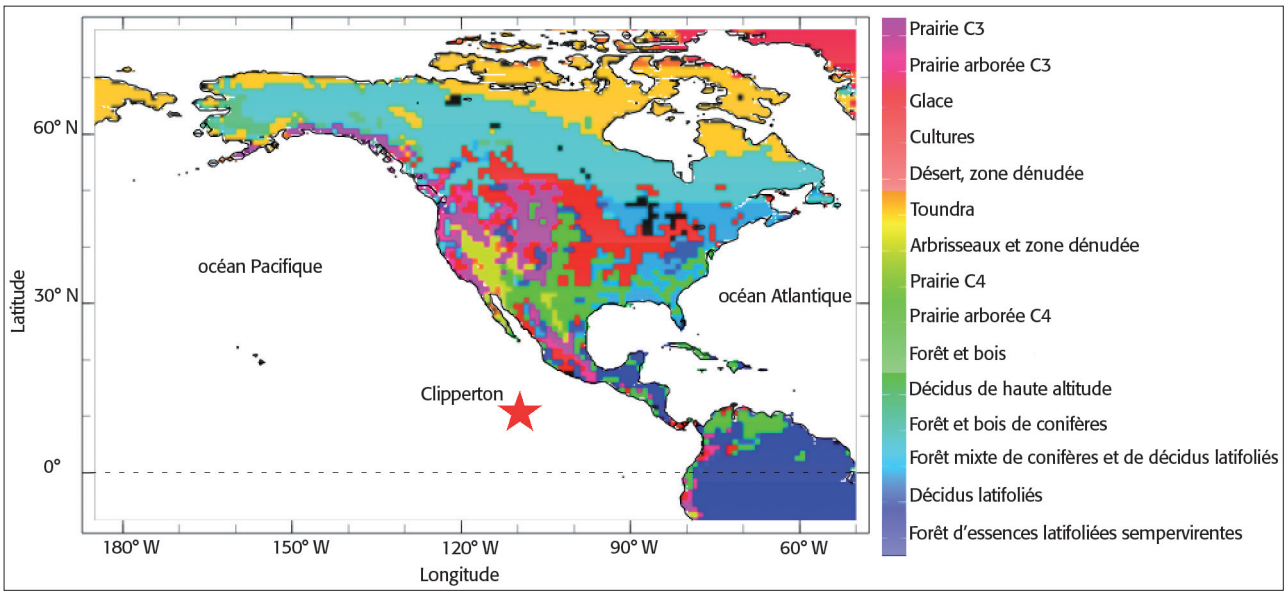


Figure 320 : distribution de classes de couverture végétale en Amérique du Nord et Amérique centrale à partir de données globale NASA utilisées pour les modèles atmosphère-continent, incluant un indice normalisé de différence de végétation et d'autres paramètres de végétation. (http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NASA/.ISLSCP/.GDSLAM/.Vegetation/).
Distribution of classes of vegetation cover in North America and Central America, from NASA global data used for atmosphere-continent models, including an index of normalized difference vegetation and other vegetation parameters.
http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NASA/.ISLSCP/.GDSLAM/.Vegetation/).

DISCUSSION

Le dénombrement obtenu pour le filtre exposé du 14 au 28 février 2005 s'avère particulièrement remarquable par la diversité des taxons identifiés, mais aussi le nombre de grains comptés. Bien que l'aulne représente la classe dominante, l'ensemble des essences reconnues correspond à la végétation présente sur les continents voisins nord, sud et centre-américains. Toutefois une comparaison peut d'ores et déjà être réalisée avec des enregistrements aéropalynologiques réalisés à bord d'un navire océanographique en mer des Antilles (trajet 1 : T1) et le long de la côte occidentale de l'Amérique centrale (trajets 2 et 3 : T2 et T3 ; Rousseau comm. pers) (Tab. LIII). En effet, des filtres similaires à ceux exposés à Clipperton l'ont été sur le *Maurice Ewing*, navire de l'Université Columbia à New York, en 1995. Le trajet de ce bateau consistait, depuis la Floride, à traverser la mer des Antilles, puis franchir le canal de Panama pour remonter en latitude le long de la côte occidentale d'Amérique centrale et du Nord jusqu'en Oregon. Les relevés des filtres exposés sur ce navire océanographique, bien que réalisés en mars et avril 1995, montrent que les taxons prédominants à Clipperton sont également bien représentés sur les filtres, à hauteur de 10,69 %, 16,67 % et 25,81 %. Cette première indication, bien que relative, semble indiquer qu'il existe une corrélation entre l'enregistrement obtenu à Clipperton et les zones sources potentielles représentées par l'Amérique centrale et les Antilles.

Tableau LIII : comparaison des proportions entre le filtre A4 exposé à Clipperton et les filtres exposés en 1995 sur le navire *Maurive Ewing* de l'Université Columbia (analyse D. Duzer non publiée). **T1** : trajet 1 (départ 14°35 N 66°50 W, arrivée 9°21 N 79°59 W) ; **T2** : trajet 2 (départ 9°53 N 86°16 W, arrivée 17°32,34 N 102°07,39 W) ; **T3** : trajet 3 (départ 17°28,432 N 104° 15,144 W, arrivée 32°33,112 N 117° 13,563 W)
Comparison of proportions between the A4 filter exposed at Clipperton and those exposed in 1995 on the Maurice Ewing *ship of Columbia University (unpublished analysis by D. Duzer's).* ***T1****: course 1 (departure 14°35 N 66°50 W, arrival 9°21 N 79°59 W);* ***T2****: course 2 (departure 9°53 N 86°16 W, arrival 17°32.34 N 102°07.39 W);* ***T3****: course 3 (departure 17°28.432 N 104° 15.144 W, arrival 32°33.112 N 117° 13.563 W).*

Taxons	Clipperton		T1		T2		T3	
	nb	%	nb	%	nb	%	nb	%
Alnus	1885	61,16	3	0,33	46	1,57	2	0,35
Asteraceae Liguliflorae	124	4,02	2	1,14	15	0,46	43	7,57
Melastomataceae -Combretaceae	46	1,49	50	2,59	34	1,05	5	1,15
Mimosa	70	2,27	51	2,65	26	0,80	2	0,35
Moraceae	305	9,9	8	0,88	269	8,28	14	3,23
Urticaceae	116	3,76	47	2,44	100	3,40	47	10,85
Pinus	16	0,52	6	0,66	35	1,08	10	2,31
Polygonaceae	18	0,58	0	0	1	0,03	0	0
Total (%)		**83,7**		**10,69**		**16,67**		**25,81**

Les rétrotrajectoires reconstituées à partir de Clipperton pour les différents jours de l'intervalle 14-28 février montrent qu'il existe un transport potentiel de pollen en provenance d'Amérique du Nord, du Sud ou centrale, confirmant ainsi la comparaison précédente. Toutefois, deux paramètres nous ont permis d'affiner la sélection des périodes les plus favorables au transport :

- l'altitude à laquelle est passée la masse d'air au-dessus de la zone continentale ;
- l'analyse des mouvements verticaux de l'atmosphère.

Pour l'altitude, nous avons retenu les altitudes inférieures ou égales à 1 000 m et avons rejeté les masses d'air ne se déplaçant qu'au "niveau du sol" en tenant compte des observations réalisées lors des études précédentes au Groenland et de considérations complémentaires sur le transport par Barry *et al.* (1981). Ces auteurs en effet considèrent que les transports sur de très longues distances nécessitent une mise en suspension vers des altitudes moyennes d'environ 1 000-1 500 m, les grains capturés à très faible altitude n'étant déplacés que sur des distances relativement courtes à l'échelle locale ou régionale. Les études de modélisation du transport du pollen de Helbig *et al.* (2004) ont confirmé ces résultats soulignant, que le transport sur de très grandes distances - comme c'est le cas pour Clipperton - nécessitent des paramétrisations particulièrement complexes des modèles. D'autre part, les mouvements verticaux de l'atmosphère permettent aux grains de pollen d'être capturés par les masses d'air lorsqu'elles passent au-dessus des écosystèmes sources. En effet si, au moment du passage de la masse d'air, les mouvements verticaux sont descendants et associés à des précipitations, les grains émis ne seront pas susceptibles d'être capturés et donc transportés. Combinant ces paramètres, nous avons ainsi sélectionné les masses d'air responsables du transport des grains de pollen vers Clipperton durant l'intervalle d'exposition des filtres.

La masse d'air, qui est passée à 1 000 m au-dessus de Clipperton le 18 février, avait balayé le Nicaragua les 14 et 15 février à une altitude inférieure ou égale à 1 000 m (Fig. 321). L'examen de la vélocité de l'atmosphère indique qu'un mouvement ascendant de l'air en fin de matinée du 14 février a permis au pollen d'être capturé par ladite masse d'air. Puis, le 18 février, des mouvements descendants de l'atmosphère ont permis aux grains de pollen de sédimenter sur le filtre.

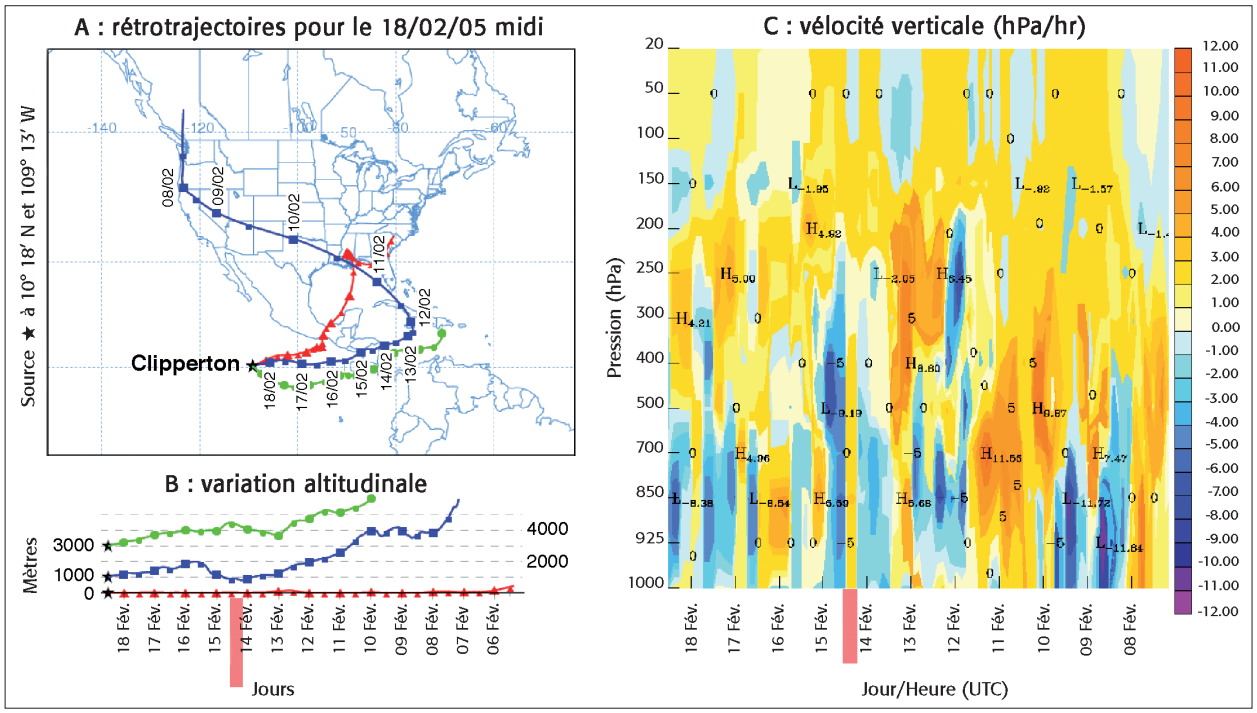


Figure 321 : rétrotrajectoires calculées à partir du modèle HYSPLIT à partir du 18 février 2005 depuis Clipperton.

A : carte indiquant les trajets de masses d'air calculés pour différentes altitudes (à hauteur des filtres, à 1 000 m au-dessus des filtres, à 3 000 m au-dessus des filtres). La masse d'air passant au-dessus de Clipperton à 1 000 m le 18 février est passée au-dessus du Nicaragua les 14 et 15 février à une altitude inférieure ou égale à 1 000 m.

B : variations altitudinales des trois types de masses d'air le long des rétrotrajectoires.

C : variation de la vélocité atmosphérique pour les masses d'air retenues, ici 1 000 m. L'examen des valeurs indique qu'un mouvement ascendant de l'air en fin de matinée du 14 février (boîte rouge) a permis au pollen d'être capturé par la dite masse d'air. Par contre le 18 Février des mouvements descendants de l'atmosphère ont permis aux grains de sédimenter sur le filtre.

Backward trajectories computed from HYSPLIT model from 18 February 2005 from Clipperton.

***A**: map showing the routes of air masses computed for various altitudes (at hight of filters, 1 000 m above the filters, 3 000 m above the filters). The air mass passing over Clipperton at 1 000 m on 18 February passed over Nicaragua on 14 and 15 February at an altitude of 1 000 m or less.*

***B**: altitudinal variations of the three types of air masses along the backward trajectories.*

***C**: change in velocity for the selected atmospheric air masses, here 1 000 m. Examination of the values indicates that upward movement of air in the late morning of 14 February (red box) allowed pollen to be captured by the said air mass. By February 18, on the contrary, the downward movement of the atmosphere allowed the grains to settle on the filter.*

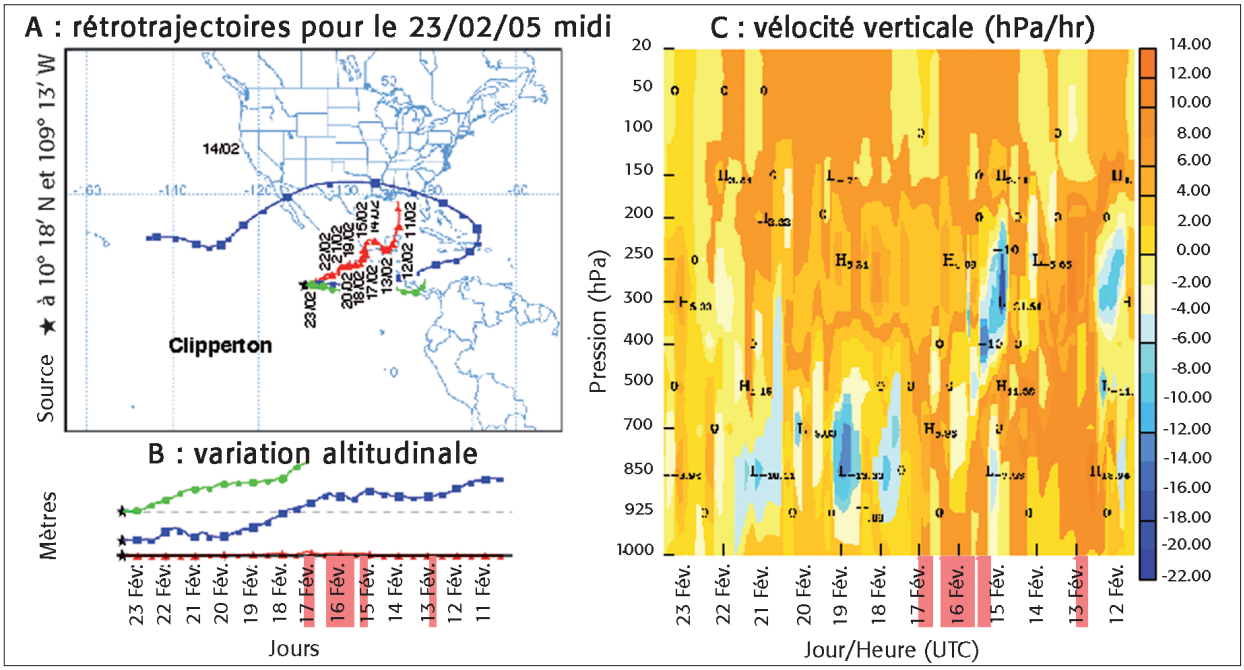


Figure 322 : rétrotrajectoires calculées à partir du modèle HYSPLIT à partir du 23 Février depuis Clipperton (0 m)

A : carte indiquant les trajets de masses d'air calculés pour différentes altitudes (à hauteur des filtres, 1 000 m au-dessus des filtres, 3 000 m au-dessus des filtres). La masse d'air passant au-dessus de Clipperton le 23 février à hauteur des filtres est passée au-dessus du Mexique entre les 13 et 17 février à une altitude inférieure à 500 m

B : variations altitudinales des trois types de masses d'air le long des rétrotrajectoires.

C : variation de la vélocité atmosphérique pour les masses d'air retenues, ici 0 m. L'examen des valeurs indique qu'un mouvement ascendant de l'air du début du 13 février au 17 février en fin d'après-midi (boîtes rouges) a permis au pollen d'être capturé par la dite masse d'air.

Backward trajectories calculated from HYSPLIT model from 23 February from Clipperton (0 m).

***A**: map showing the routes of air masses computed for various altitudes (at hight of filters, 1 000 m, above the filters, 3 000 m above the filters). The air mass passing over Clipperton on February 23 at the filter level passed over Mexico between February 13 and 17 at an altitude below 500 m.*

***B**: altitudinal variations of the three types of air masses along the backward trajectories.*

***C**: change in velocity for the selected atmospheric air masses, here 0 m. Examination of the values indicates that upward movement of air from the early morning of 13 February to late afternoon of 17 February (red boxes) allowed pollen to be captured by the said air mass.*

De même, la masse d'air qui a survolé Clipperton le 19 février à 3 000 m d'altitude s'était déplacée au-dessus des Petites Antilles entre les 8 et 10 février à une altitude inférieure ou égale à 1 000 m. La carte de la vélocité de l'atmosphère indique un mouvement ascendant dans les Petites Antilles, du début du 8 février au 9 février en fin d'après-midi, permettant au pollen d'être capturé. Puis, le 19 février, des mouvements descendants de l'atmosphère ont permis aux grains de sédimenter sur le filtre.

Enfin, HYSPLIT fournit des résultats intéressants pour les 23, 25 et 26 février, puisqu'ils semblent invoquer un fonctionnement différent des deux cas précédents. Ainsi, les masses d'air qui ont survolé Clipperton les 23, 25 et 26 février (Fig. 322, 323, 324) avaient préalablement balayé le Mexique à une altitude d'environ 150 m en moyenne, et étaient accompagnées de mouvements ascendants. Nous déduisons de ces observations que les grains déposés à Clipperton les 23 février provenaient des forêts du Mexique. Un cas similaire de transport, via une masse d'air se déplaçant entre 0 et 500 m dans le domaine arctique, nous avait permis d'expliquer la présence de grains de pollen d'arbres endémiques à l'Amérique du Nord sur nos filtres du Groenland (Rousseau *et al.* 2006).

Le 28 février, le filtre a dû être changé entre 8 et 9h, ce qui nous permet d'observer le dépôt des grains en tout début de matinée. HYPSPLIT montre, qu'à cette date, trois masses d'air se déplaçant à des altitudes différentes semblent avoir contribué au transport et au dépôt des grains de pollen. L'une d'entre elles a survolé Clipperton le 28 février à midi à 3 000 m d'altitude (Fig. 325), après avoir circulé au-dessus de Panama le 21 février à une altitude inférieure à 1 000 m. Une autre, qui s'est déplacée au-dessus de Clipperton à 1 000 m d'altitude (Fig. 326), avait balayé le Mexique à une altitude inférieure à 1 000 m entre le 19 après-midi et le 22 février. La troisième, qui a balayé les filtres, avait circulé entre le 23 février après-midi et le 25 février au-dessus de la Basse Californie au Mexique, à une altitude d'environ 150 m (Fig. 327). D'autre part, en ce qui concerne la vélocité atmosphérique pour ces trois masses d'air, l'examen des cartes montre un mouvement ascendant de l'air dans chacun des cas. Il intervient le 21 en fin d'après-midi au-dessus de Panama pour la masse d'air circulant à 3 000 m d'altitude, le 20 après-midi d'une part et le 21 février de 6 à 12 h et de 18 à 24 h pour la masse d'air circulant à 1 000 m d'altitude sur le Mexique. Enfin un mouvement ascendant est indiqué, du 23 après-midi au 25 février en Basse Californie, pour la masse d'air arrivant au niveau des filtres. Puis des mouvements descendants de l'atmosphère, qui se sont produits le 28 février en début de matinée jusqu'à 8 h, associés à une légère pluie, ont permis aux grains de sédimenter sur le filtre.

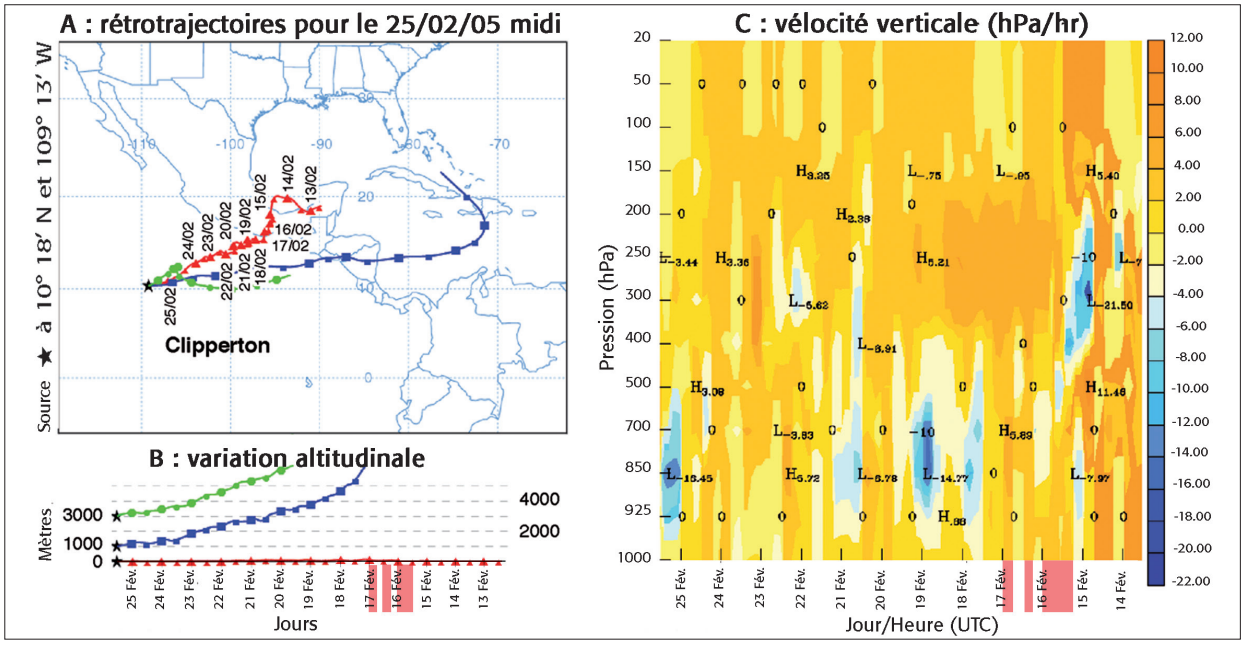


Figure 323 : rétrotrajectoires calculées à partir du modèle HYSPLIT à partir du 25 Février depuis Clipperton (0 m).
A : carte indiquant les trajets de masses d'air calculés pour différentes altitudes (à hauteur des filtres, à 1 000 m au-dessus des filtres, à 3 000 m au-dessus des filtres). La masse d'air passant au-dessus de Clipperton le 25 février à hauteur des filtres est passée au-dessus du Mexique entre les 15 et 17 février à une altitude inférieure à 500 m
B : variations altitudinales des trois types de masses d'air le long des rétrotrajectoires.
C : variation de la vélocité atmosphérique pour les masses d'air retenues, ici 0 m. L'examen des valeurs indique qu'un mouvement ascendant de l'air du début du 15 février au 17 février en fin d'après-midi (boîtes rouges) a permis au pollen d'être capturé par la dite masse d'air.
Backward trajectories computed from HYSPLIT model from 25 in February from Clipperton (0 m).
***A**: map showing the routes of air masses computed for various altitudes (at hight of filters, 1 000 m above the filters, 3 000 m above the filters). The air mass passing over Clipperton on February 25 at the filter level passed over Mexico between February 15 and 17 at an altitude below 500 m.*
***B**: altitudinal variations of the three types of air masses along the backward trajectories.*
***C**: change in velocity for the selected atmospheric air masses, here 0 m. Examination of the values indicates that upward movement of air from the early morning of 15 February to late afternoon of17 February (red boxes) allowed pollen to be captured by the said air mass.*

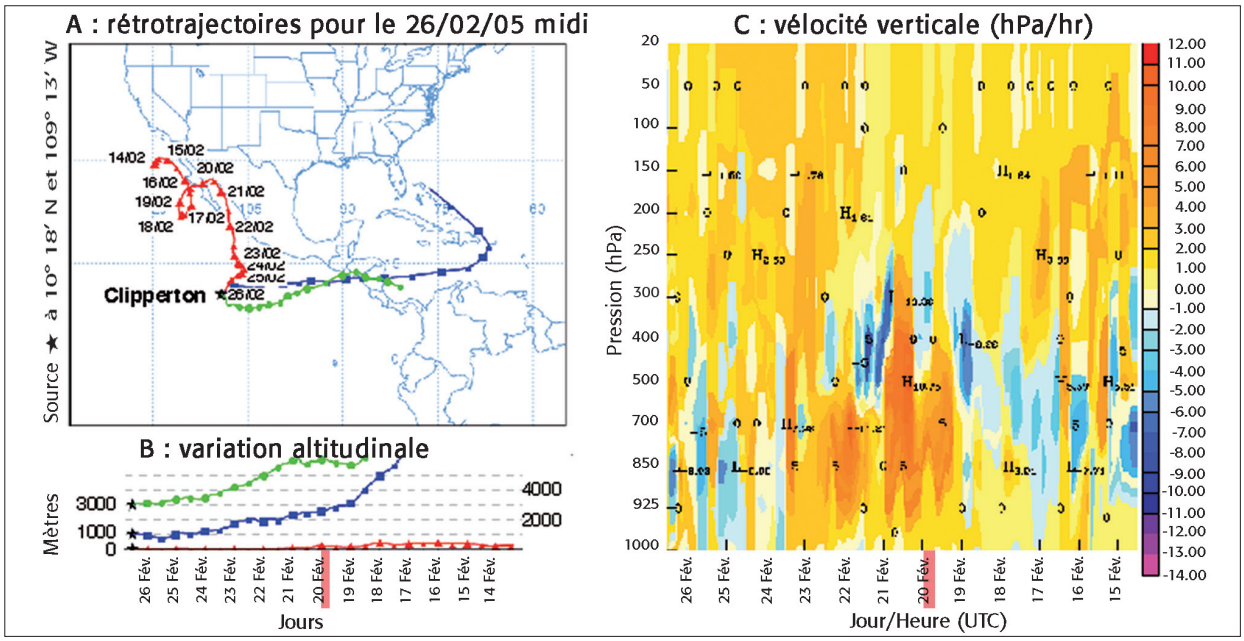
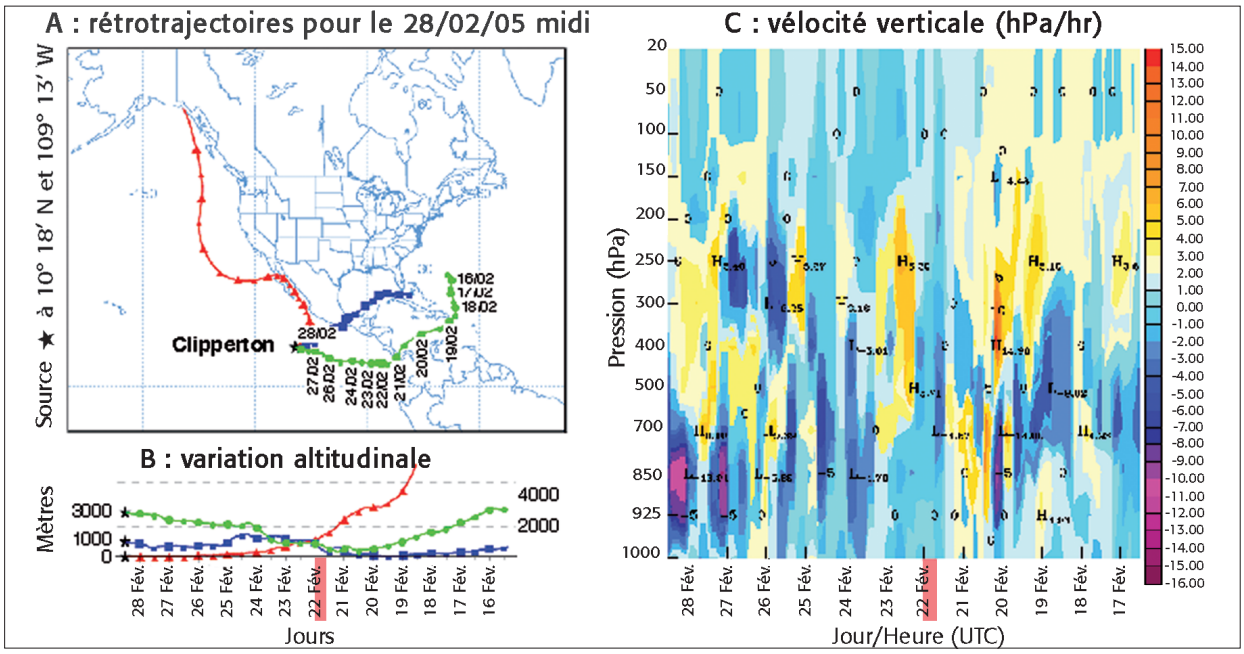
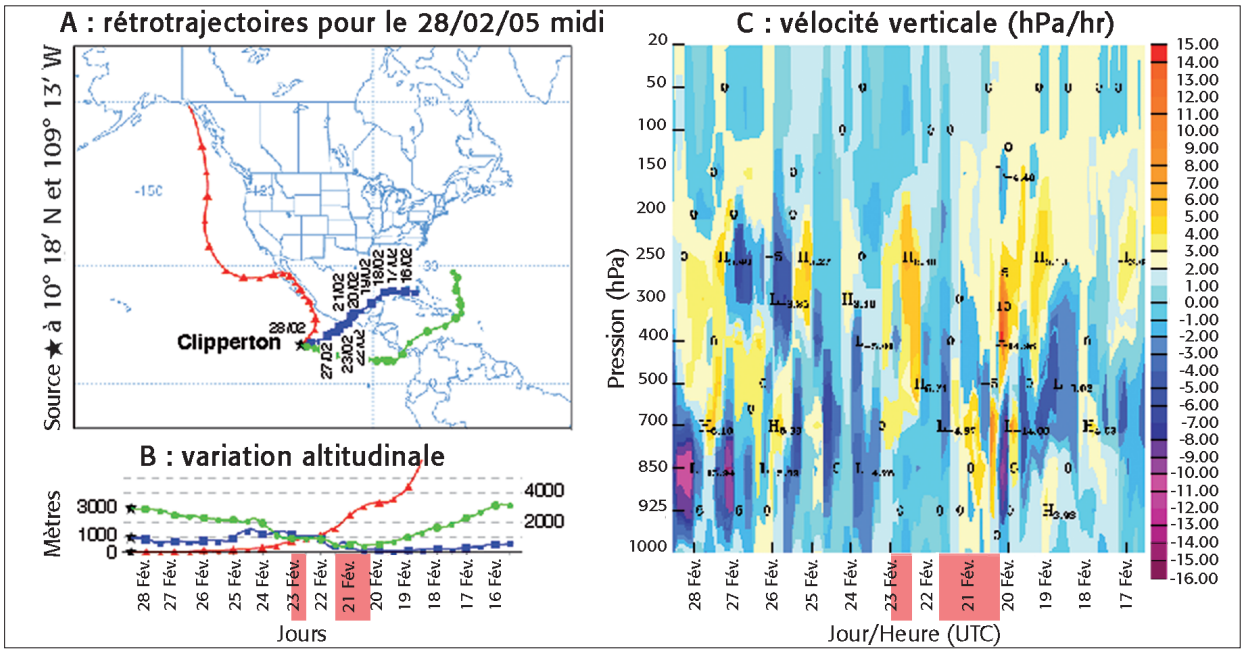


Figure 324 : rétrotrajectoires calculées à partir du modèle HYSPLIT à partir du 26 Février depuis Clipperton (0 m).
A : carte indiquant les trajets de masses d'air calculés pour différentes altitudes (à hauteur des filtres, à 1 000 m au-dessus des filtres, à 3 000 m au-dessus des filtres). La masse d'air passant au-dessus de Clipperton le 26 février à hauteur des filtres est passée au-dessus du Mexique, Basse Californie, entre les 19 et 20 février à une altitude inférieure à 500 m.
B : variations altitudinales des trois types de masses d'air le long des rétrotrajectoires.
C : variation de la vélocité atmosphérique pour les masses d'air retenues, ici 0 m. L'examen des valeurs indique qu'un mouvement ascendant de l'air en fin de journée du 19 (boîte rouge)a permis au pollen d'être capturé par la dite masse d'air.
Backward trajectories computed from HYSPLIT model from 26 in February from Clipperton (0 m).
***A**: map showing the routes of air masses computed for various altitudes (at hight of filters, 1 000 m above the filters, 3 000 m above the filters). The mass of air passing over Clipperton on February 26 at the filter level passed over Mexico, Baja California, between February 19 and 20 at an altitude below 500 m.*
***B**: altitudinal variations of the three types of air masses along the backward trajectories.*
***C**: change in velocity for the selected atmospheric air masses, here 0 m. Examination of the values indicates that upward movement of air at the end of the 19th (red box) allowed pollen to be captured by the said air mass.*


A : rétrotrajectoires pour le 28/02/05 midi
Source ★ à 10° 18' N et 109° 13' W
Clipperton
B : variation altitudinale
Mètres
Jours
C : vélocité verticale (hPa/hr)
Pression (hPa)
Jour/Heure (UTC)


A : rétrotrajectoires pour le 28/02/05 midi
Source ★ à 10° 18' N et 109° 13' W
Clipperton
B : variation altitudinale
Mètres
Jours
C : vélocité verticale (hPa/hr)
Pression (hPa)
Jour/Heure (UTC)

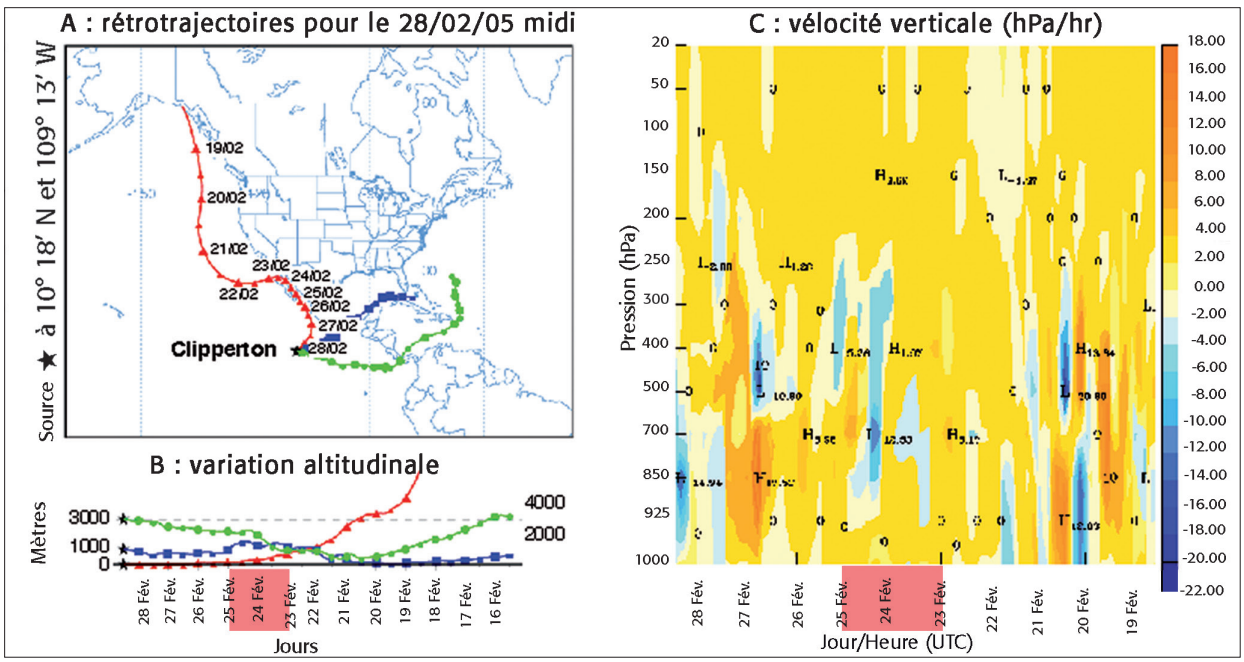

A : rétrotrajectoires pour le 28/02/05 midi
Source ★ à 10° 18' N et 109° 13' W
Clipperton
B : variation altitudinale
Mètres
Jours
C : vélocité verticale (hPa/hr)
Pression (hPa)
Jour/Heure (UTC)

Figure 325 : rétrotrajectoires calculées à partir du modèle HYSPLIT à partir du 28 Février depuis Clipperton (3000 m).
A : carte indiquant les trajets de masses d'air calculés pour différentes altitudes (à hauteur des filtres, à 1000 m au-dessus des filtres, à 3000 m au-dessus des filtres). La masse d'air passant au-dessus de Clipperton le 28 février à 3000 m est passée au-dessus du Mexique dans l'après midi du 21 février à une altitude inférieure à 1000 m.
B : variations altitudinales des trois types de masses d'air le long des rétrotrajectoires.
C : variation de la vélocité atmosphérique pour les masses d'air retenues, ici 3000 m. L'examen des valeurs indique qu'un mouvement ascendant de l'air en fin d'après-midi du 21 février (boîte rouge) a permis au pollen d'être capturé par la dite masse d'air. Par contre le 28 février des mouvements descendants de l'atmosphère ont permis aux grains de sédimenter sur le filtre.
Backward trajectories computed from HYSPLIT model starting February 28 from Clipperton (3000 m).
***A**: map showing the routes of air masses computed for various altitudes (at hight of filters, 1000 m above the filters, 3000 m above the filters). The mass of air passing over Clipperton on February 28 at 3000 m passed over Mexico during the afternoon of February 21 at an altitude below 1000 m.*
***B**: altitudinal variations of the three types of air masses along the backward trajectories.*
***C**: change in velocity for the selected atmospheric air masses, here 3000 m. Examination of the values indicates that upward movement of air in the late afternoon of 21 February (red box) allowed pollen to be captured by the said air mass. On the contrary, on February 28 the downward movement of the atmosphere allowed the deposition of grains on the filter.*

Figure 326 : rétrotrajectoires calculées à partir du modèle HYSPLIT à partir du 28 Février depuis Clipperton (1000 m).
A : carte indiquant les trajets de masses d'air calculés pour différentes altitudes (à hauteur des filtres, à 1000 m au-dessus des filtres, à 3000m au-dessus des filtres). La masse d'air passant au-dessus de Clipperton le 28 février à 1000 m est passée au-dessus du Mexique dans l'après midi du 20 au 23 février à une altitude inférieure à 1000 m.
B : variations altitudinales des trois types de masses d'air le long des rétrotrajectoires.
C : variation de la vélocité atmosphérique pour les masses d'air retenues, ici 1000 m. L'examen des valeurs indique qu'un mouvement ascendant de l'air en fin de matinée du 20 février jusquà la fin de journée du 23 février (boîte rouge) a permis au pollen d'être capturé par la dite masse d'air. Par contre le 28 février des mouvements descendants de l'atmosphère ont permis aux grains de sédimenter sur le filtre.
Backward trajectories computed from HYSPLIT model from February 28 from Clipperton (1000 m).
***A**: map showing the routes of air masses computed for various altitudes (at hight of filters, 1000 m above the filters, 3000 m above the filters). The mass of air passing over Clipperton on February 28 at 1000 m passed over Mexico during the afternoon of February 20 to 23 at an altitude below 1000 m.*
***B**: altitudinal variations of the three types of air masses along the backward trajectories.*
***C**: change in velocity for selected atmospheric air masses, here 1000 m. Examination of the values indicates that upward movement of air in the late morning of 20 February until the end of the day of 23 February (red boxes) allowed pollen to be captured by the said air mass. On the contrary, on February 28 the downward movement of the atmosphere allowed the grains to settle on the filter.*

Figure 327 : rétrotrajectoires calculées à partir du modèle HYSPLIT à partir du 28 Février depuis Clipperton (0 m).
A : carte indiquant les trajets de masses d'air calculés pour différentes altitudes (à hauteur des filtres, à 1000 m au-dessus des filtres, à 3000 m au-dessus des filtres). La masse d'air passant au-dessus de Clipperton le 25 février à hauteur des filtres est passée au-dessus du Mexique, Basse Californie, entre les 23 et 25 février à une altitude inférieure à 500 m.
B : variations altitudinales des trois types de masses d'air le long des rétrotrajectoires.
C : variation de la vélocité atmosphérique pour les masses d'air retenues, ici 0 m. L'examen des valeurs indique qu'un mouvement ascendant de l'air du début du 23 février au 25 février en fin d'après-midi (boîtes rouges) a permis au pollen d'être capturé par la dite masse d'air.
Backward trajectories computed from HYSPLIT model from February 28 from Clipperton (0 m).
***A**: map showing the routes of air masses computed for various altitudes (at hight of filters, 1000 m above the filters, 3000 m above the filters). The mass of air passing over Clipperton on February 25 at the filter hight passed over Baja California, Mexico, between 23 and 25 February at an altitude below 500 m.*
***B**: altitudinal variations of the three types of air masses along the backward trajectories.*
***C**: change in velocity for the selected air masses, here 0 m. Examination of the values indicates that upward movement of air from the early morning of 23 February to the late afternoon of 25 February (red box) allowed pollen to be captured by the said air mass.*

Les différentes rétrotrajectoires, permettant d'interpréter le transport longue distance survenu vers Clipperton entre le 14 et le 28 février, bien qu'indicatives, s'avèrent en accord avec les données obtenues sur les filtres exposés en 1995 sur le navire océanographique US. En effet, les données du trajet 1 révèlent des similitudes avec des observations régulières à terre dans les Antilles (données Cour non publiées), et celles obtenues durant les trajets 2 et 3 correspondent à des missions océanographiques effectuées le long de la côte occidentale d'Amérique centrale, Mexique inclus.

CONCLUSION

Bien que préliminaire, l'étude du filtre le plus chargé en pollen exposé à Clipperton révèle un important transport de pollen sur de très longues distances vers l'atoll en provenance d'Amérique centrale. Ce transport a bénéficié en outre de la position privilégiée de l'atoll vis-à-vis de la trajectoire des alizés dans cette région. Bien que logique, il fallait avoir la possibilité de tester cette évidence, ce que cette mission a rendu possible. Ces résultats viennent compléter ceux obtenus sous différentes latitudes, notamment dans l'hémisphère nord, indiquant que le transport du pollen survient à différentes échelles et n'est pas un phénomène exceptionnel. En effet si l'on se réfère au décompte en grains, mais aussi à la diversité taxonomique identifiée, obtenus pour Clipperton, ceux-ci semblent être transportés sur de très longues distances sous différentes latitudes à condition que des conditions de transport soient synchronisées avec leur émission dans l'atmosphère et que les conditions environnementales et de transport en permettent la préservation.

REMERCIEMENTS

Ce travail n'aurait pas pu voir le jour sans l'aimable proposition de J.-L. Étienne, dans la suite de notre collaboration lors de l'expédition Banquise 2002.

Bibliographie

BARRY R.-G., ELLIOTT D.-L. & CRANE R.-G. 1981. – The palaeoclimatic interpretation of exotic pollen peaks in Holocene records from the eastern Canadian Arctic: a discussion. *Review of Palaeobotany and Palynology* 33 : 153-167.

BIRKS H.-J.-B. & BIRKS H.-H. 1980. – *Quaternary Palaeoecology*. Arnold ed., London, 289 p.

BOURGEOIS J.-C. 2000. – Seasonal and interannual pollen variability in snow layers of arctic ice caps. *Review of Palaeobotany and Palynology* 108(1-2) : 17-36.

BOURGEOIS J.-C., GAJEWSKI K. & KOERNER R.-M. 2001. – Spatial patterns of pollen deposition in arctic snow. *Journal of Geophysical Research* 106(D6) : 5255-5265.

BOURGEOIS J.-C., KOERNER R.-M. & ALT J.-C. 1985. – Airborne pollen: A unique air mass tracer, its influx to the Canadian high Arctic. *Annals of Glaciology* 7 : 109-116.

CAMBON G. 1994. – Modern pollen spectra and vegetation in southern Ontario, Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology* 82 : 147-155.

CAMBON G., RITCHIE J.-C. & GUINET P. 1992. – Pollen marqueur de transports à longue distance dans l'atmosphère du sud de l'Ontario (Canada). *Canadian Journal of Botany* 70 : 2284-2293.

CAMPBELL I.-D., MCDONALD K., FLANNIGAN M. & KRINGAYARK J. 1999. – Long-distance transport of pollen into the Arctic. *Nature* 399 : 29-30.

COUR P. 1974. – Nouvelles techniques de détection des flux et des retombées polliniques : étude de la sédimentation des pollens et des spores à la surface du sol. *Pollen et Spores* 16(1) : 103-141.

COUR P., CAMBON G., FERRIER J., DUZER D., JANZON L., QUET L., LOUBLIER Y., OLIVIER J. & GROS R. 1993. – Calendriers polliniques de l'Europe occidentale, région méditerranéenne comprise, *in* GUÉRIN B., NOLARD N., PELTRE G. & SELL Y. (Eds), *Pollen et allergies*. Allerbio, Varennes-en-Argonne : 255-270.

DRAXLER R.-R. & HESS G.-D. 1998. – An overview of the Hysplit_4 modelling system for trajectories, dispersion and deposition. Australian Meteorological Magazine 47 : 295-308.

FAEGRI K. & IVERSEN J. 1989. – *Textbook of Pollen Analysis*. John Wiley & Sons, Chichester, 328 p.

HJELMROOS M. & FRANZEN L.-G. 1994. – Implications or recent long-distance pollen transport events for the interpretation of fossil pollen records in Fennoscandia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 82(1-2) : 175-189.

HYSPLIT4Model 1997. – (HYbrid Single-Particle Lagrangian Integrated Trajectory) http://www.arl.noaa.gov/ready/hysplit4.html. NOAA Air Resources Laboratory, Silver Spring, MD. (consulté en janvier 2006).

JACOBS J.-D., MODE W.-N. & DOWDESWELL E.-K. 1985. – Contemporary pollen deposition and the distribution of Betula glandulosa at the limit of low arctic tundra in Southern Baffin Island, Nwt, Canada. Arctic and Alpine Research 17(3) : 279-287.

JANSSEN C.-R. 1973. – Local and regional pollen deposition, *in* BIRKS J.-H.-B. & WEST R.-G. (Eds), *Quaternary plant Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford : 30-43.

LEROUX M. 1996. – La dynamique du temps et du climat. Masson, Paris, 310 p.

NICHOLS H. 1967. – Pollen diagrams from Sub-Arctic Central Canada. *Science* 155(3770) : 1665-1668.

RITCHIE J.-C. 1974. – Modern pollen assemblages near arctic tree Line, Mackenzie Delta Region, Northwest-Territories. *Canadian Journal of Botany* 52(2) : 381-396.

RITCHIE J.-C. & LICHTI-FEDEROVICH S. 1967. – Pollen dispersal phenomena in Arctic-Subarctic Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology* 3 : 255-266.

ROUSSEAU D.-D., DUZER D., CAMBON G., JOLLY D., POULZEN U., FERRIER J., SCHEVIN P. & GROS R. 2003. – Long distance transport of pollen to Greenland. *Geophysical Research Letters* 30(14) : 1766, doi: 10.1029/2003GL017539.

ROUSSEAU D.-D., DUZER D., ÉTIENNE J.-L., CAMBON G., JOLLY D., FERRIER J. & SCHEVIN P. 2004. – Pollen record of rapidly changing air trajectories to the North Pole. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 109(D6) doi:10.1029/2003JD003985.

ROUSSEAU D.-D., SCHEVIN P, DUZER D, CAMBON G, FERRIER J, JOLLY D & POULSEN U. 2006. – New evidence of long distance pollen transport to southern Greenland in late Spring. *Review of Palaeobotany and Palynology* 141 : 277-286.

SHORT S.-K. & HOLDSWORTH G. 1985. – Pollen, oxygen isotope content and seasonality in an ice core from the Penny ice cap, Baffin Island. *Arctic* 38(3) : 214-218.

WENG C., HOOGHIEMSTRA H. & DYUIVENWOORDEN J.-F. 2006. – Challenges in estimating past plant diversity from fossil pollen data: Statistical assessment, problems, and possible solutions. *Diversity & Distributions* 12 : 310-318.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

La faune

des insectes

Romain Garrouste, Christophe Hervé

Résumé

Au cours de l'expedition 2005, les auteurs ont réalisé un inventaire le plus exhaustif possible des insectes terrestres et d'eaux douces de l'atoll de Clipperton, ainsi qu'une recherche d'insectes marins, pélagiques et littoraux. Clipperton avait déjà fait l'objet d'inventaires de biodiversité dans les années 50-60 mais ceux-ci sont restés relativement imprécis d'un point de vue taxonomique et écologique. Par les méthodes utilisées (piégeages divers et recherches de paléo-traces dans les sédiments) et la durée de l'expédition, cet inventaire reste le plus précis réalisés à ce jour et pourra servir d'état de référence pour les insectes.

La disparition des odonates, *Anax amazili* (Burmeister, 1839) et *Ichnura ramburi* Selys, 1850 est à déplorer. Bien que l'on puisse considérer que Clipperton constitue un "cold spot" de biodiversité, cet atoll particulier possède une sous espèce de cicindèle endémique, *Cicindelidia trifasciata insulicola* Sumlin, 1977. Les insectes sont également la ressource principale d'une autre espèce patrimoniale, le lézard scincidé *Emoia cyanura arundelii*, endémique de Clipperton, et font partie d'un réseau trophique incluant également d'autres arthropodes, essentiellement prédateurs. Le fonctionnement écologique très original de ces peuplements, fortement influencé par le crabe terrestre *Geocarcinus planatus* avec qui les insectes entrent en compétition et conditionné par l'isolement extrême, donne cependant toute sa valeur à la biodiversité de Clipperton qui mérite une attention particulière sous la forme de mesures conservatoires et de suivi scientifique.

Abstract

During the Clipperton 2005 expedition, the authors carried out an exhaustive survey of the terrestrial and freshwater insect fauna of the Clipperton Atoll, as well as sampling marine insects. Previous research on the atoll has included insect surveys, but without satisfactory taxonomic precision. In this survey, we used several trapping methodologies, as well as sediment analysis to search for paleo-traces of insects. Added to the long study period, our survey is the most comprehensive ever realized on this atoll and could be a reference for future insect biodiversity management. Extinction of the two Odonata species, Anax amazili *(Burmeister, 1839) and* Ichnura ramburi *Selys, 1850 is confirmed. Although it could be considered a biodiversity "cold spot", Clipperton atoll shows an endemic taxon, the Tiger beetle subspecies* Cicindelidia trifasciata insulicola *Sumlin, 1977. The ecological functioning of this atoll–strongly influenced by the terrestrial crab* Geocarcinus planatus *(in competition with many insects) and driven by extreme isolation–needs special care and is discussed. Conservation status and management have to be defined, including relationships with other conservation aims. Insect communities are also important in the trophic ecology of the endemic scincid lizard* Emoia cyanura arundelii.

INTRODUCTION

L'inventaire des insectes de Clipperton a été réalisé lors de deux séjours, celui de C. Hervé en décembre 2004 et celui de R. Garrouste en mars 2005, durant l'expédition organisée par J.-L. Étienne. Cet inventaire s'inscrit dans un programme incluant l'étude de l'ensemble de la biodiversité terrestre, dulçaquicole et marine de Clipperton, et de sa géodiversité.

D'un premier abord, l'atoll de Clipperton peut être considéré comme un anti *hot-spot* de biodiversité pour les arthropodes terrestres et dulçaquicoles : altitude moyenne de quelques mètres, faible superficie, végétation herbacée rare et fluctuante, modifications anthropiques et naturelles nombreuses au cours du XIX^{e} et du XX^{e} siècle, perturbations climatiques fréquentes (cyclones et tempêtes), importation d'espèces invasives (porcs, rats, blattes), présence d'une espèce-clé prépondérante (le crabe terrestre *Geocarcinus planatus*), extrême isolement par rapport au continent et aux autres îles du Pacifique, variations drastiques des conditions hydrologiques du lagon (Sachet 1962a, b ; Niaussat 1986 ; Lorvellec & Pascal 2006).

Il était nécessaire de compléter l'inventaire commencé par Sachet (1962a, b) pour s'assurer de l'absence ou de la présence de véritables taxons endémiques et pour comprendre la place des insectes et de l'ensemble des arthropodes dans le fonctionnement écologique de cet atoll, autant pour les milieux terrestres que pour le milieu aquatique particulier que constitue le lagon.

Ce fonctionnement, lié intimement à l'extrême insularité de l'atoll, paraît d'une très grande originalité et nécessite, pour être détaillé, de connaître la composition des peuplements et leur histoire. C'est à ce prix que les mécanismes du fonctionnement seront accessibles et pourront aider à comprendre l'évolution du système insulaire qu'est Clipperton. Cette connaissance donnera aussi la possibilité de pouvoir suivre, à partir d'un état initial bien connu et bien documenté dans son historique, son évolution détaillée dans le cadre

d'un plan de gestion ou équivalent. En effet, Clipperton semble être l'un des rares sites naturels qui offrent les caractéristiques d'un véritable mésocosme au sens de l'expérimentation en écologie (ou expérience naturelle *sensu* Barbault 1992) et en sciences de l'évolution, et à l'échelle d'un macrocosme de 2 km² !

Les premières données sur les insectes de Clipperton datent de 1897 et sont établies par Arundel qui note la présence entre autres insectes de "*cockroaches*" (blattes, Blattaria) qui sont très abondantes. Il suppose qu'elles sont arrivées par l'intermédiaire de l'homme, en même temps que les autres insectes (Arundel 1897 *in* Sachet 1962a, b). Il faut ensuite attendre les observations de Snodgrass & Heller (1902) basées sur leur séjour en 1898 pendant leur expédition aux Galapagos (*Hopkins Stanford Galapagos Expedition*) pour avoir mention de "*cicindelids, some flies and agrionid dragonflies*" (cicindèles [coléoptères Carabidae], des mouches [diptères brachycères] et des libellules agrionides [odonates Agrionidae]) ainsi que des "*birds lices, an earwig and an extremely abundant Machilis*" (pou des oiseaux [phtiraptères], un perce-oreille [dermaptères], un *Machilis* très abondant [archaeognathes]). D'après les récoltes de ces derniers, plusieurs publications seront réalisées comprenant les résultats de Clipperton et des Galapagos (Banks 1901 ; McNeill 1901 ; Kellogg & Kuwana 1902) avec des descriptions d'espèces nouvelles.

Les travaux de Sachet (1962a, b) font une synthèse des connaissances sur les insectes. Ses récoltes d'insectes ont été étudiées par Charles Harbison qui l'a accompagnée sur le terrain en 1967. Ce dernier a été curateur au *Natural History Museum* de San Diego en Californie mais nous n'avons pas retrouvé trace de travaux particuliers sur Clipperton à son nom, exceptée la mention de ses déterminations. La collection Harbison est déposée dans la collection générale de ce musée (Wall comm. pers.) que nous n'avons pas visité.

Il faut attendre ensuite la Marine nationale française avec l'établissement d'un programme d'étude et l'installation sur Clipperton d'une base semi-permanente d'observation des essais nucléaires du Pacifique (missions "Bougainville" entre 1966 et 1969). L'intérêt scientifique pluridisciplinaire exceptionnel qui fut alors porté par le médecin en chef Niaussat et ses collègues à Clipperton a permis de compléter les connaissances sur les arthropodes de l'île (Richard *et al.* 1968). L'ensemble a fait l'objet d'une synthèse remarquable (Niaussat 1986) mais surtout axée sur la qualité de l'eau du lagon.

Malgré ces attentions multiples portées à Clipperton, les connaissances précises sur la taxonomie de ses insectes restaient éparses et imprécises. C'est Sumlin en 1977 qui a décrit le seul taxon endémique de l'île, *Cicindelidia trifasciata insulicola* Sumlin, 1977, en attribuant le statut de sous-espèce à la population de *Cicindelidia trifasciata* (Fabricius, 1781) (coléoptères, Carabidae, Sumlin 1977).

Le peuplement entomologique des îles du Pacifique est connu de manière très hétérogène, autant d'un point de vue taxonomique que géographique. Certaines grandes îles (à biodiversité importante) sont assez bien connues, certaines petites îles sont mal connues et font l'objet de programmes réguliers d'étude de leur biodiversité (programme du *Bishop Museum* d'Honolulu, comme par exemple l'étude des Australes, 2003). Des monographies font quelquefois des tentatives de synthèses sur un taxon mais souffrent souvent de manque d'informations sur certains secteurs biogéographiques. À notre connaissance seule la tentative de Paulian (1998) sur les insectes de Tahiti permet une synthèse globale récente sur les insectes d'une région du Pacifique.

Un des exemples les plus remarquables réside dans l'archipel d'Hawaï où réside une étonnante biodiversité et un des taux d'endémisme le plus élevé qui soit (environ 5 100 espèces endémiques décrites sur 10 000 espèces recensées en 1994, Nishida 2002). C'est aussi l'un des archipels les mieux connus pour les insectes dans la région Pacifique. Une faune existe dés 1899 (*Fauna Hawaiensis*)ainsi qu'un travail complet sur les insectes publié dés 1948 (*Insects of Hawaï*). Récemment une espèce que l'on croyait éteinte vient d'être redécouverte, le coléoptère Carabidae *Blackburnia anomala* (Blackburn, 1878), 107 années après sa découverte (Polhemus *et al.* 2003). Dans cet archipel, l'île de Laysan (groupe des Leeward), un atoll corallien de taille comparable à Clipperton est bien connu des naturalistes (Butler & Usinger 1963 ; Conant *et al.* 1984) et possède une faune d'insectes endémiques malgré ces 3,7 km².

Dans tous les cas les espèces introduites sont une part importante des peuplements locaux, et peuvent être des espèces invasives qui modifient les communautés et les habitats (par exemple les fourmis, O'Dowd *et al.* 2003)

La connaissance de la faune de Clipperton est donc une modeste contribution à l'importante biodiversité indo-pacifique, principalement insulaire.

Une liste commentée des insectes de Clipperton est établie par un travail intensif de terrain et avec l'aide de la bibliographie. Des considérations écologiques sont établies à partir de nos observations, qui ont bénéficié de l'apport pluridisciplinaire de plusieurs collègues participant à cette expédition.

Ce travail est restreint aux Insectes *s.s.* (Hexapoda Insecta). Il sera complété au fur et à mesure de l'examen des collections par les spécialistes concernés. Pour l'étude des arthropodes terrestres, il est complémentaire de l'étude de Hervé & Garrouste (voir chapitre "Les arachnides").

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Faune terrestre

Plusieurs méthodes complémentaires ont été utilisées pour inventorier les insectes de Clipperton lors des deux séjours. La récolte à vue s'est faite lors des déplacements sur l'île et aux abords du camps Bougainville. Cette méthode est utilisée de



Figure 328 : extraction de la faune du sol par la méthode de Berlèse (version de terrain).
Soil fauna extraction by Berlese apparatus (field version).

jour comme de nuit (aux lumières), notamment dans le "rocher". Les insectes sont récoltés à la main, ou à l'aspirateur à bouche, ou encore au filet à papillon. Des méthodes particulières ont été mises en œuvre :

- pots-pièges (ou piège Barber) pour la faune du sol épigée ;
- piège Malaise pour la faune circulante ailée ;
- méthode de Berlèse pour la faune du sol et de la litière, sur place et au laboratoire sur des sols rapportés (Fig. 328) ;
- piège entomologique composite ou PEC (Fig. 329) pour la faune circulante globale (Robert 1992). Cette dernière méthode permet d'intégrer quatre méthodes classiques en un seul piège : piège Barber, pièges colorés jaunes, piège Malaise et pièges d'interception. Ce piège permet d'avoir une image globale de l'entomofaune et permet une standardisation de l'effort de collecte dans plusieurs biotopes ;
- le filet-fauchoir (pour l'étude des zones végétalisées) est utilisé dans des quadrats d'environ 10 × 10 m. L'effort de capture est représenté par 100 coups de filets de 180° dans la végétation.

Les contenus stomacaux des deux espèces de lézards, *Emoia* et *Gehyra* (voir chapitre "Les reptiles terrestres") sont également utilisés pour compléter cet inventaire. En effet les lézards, et autres espèces prédatrices, sélectionnent des types de proies qui sont difficiles à récolter par ailleurs et fournissent des espèces nouvelles pour la science ou la localité (comme par exemple les lézards de litières des forêts néotropicales, Gasc *et al.* 1983). L'étude de ces contenus stomacaux (souvent des débris sclérifiés : têtes, mandibules, pattes, etc.) a été facilitée par la comparaison avec nos prélèvements.
La quasi-absence de poissons dans le lagon (Lorvellec & Pascal 2006 ; Béarez comm. pers. ; voir chapitre "Les poissons") n'a pas permis l'étude des contenus stomacaux de ces derniers.
Concernant les parasites de vertébrés, nous n'avons pas fait de récoltes sur les oiseaux pour ne pas rajouter du dérangement aux colonies, considérant qu'il



Figure 329 : piège PEC dans la végétation près du camp Bougainville.
The CET (composite entomological trap) in the grassland near Bougainville camp.

s'agissait d'une problématique différente par rapport à nos objectifs. Nous n'avons pas récolté non plus sur les rats puisqu'il existait un programme d'étude sur ces derniers (Lorvellec & Pascal 2006 ; voir chapitre "Les vertébrés").
Dans tous les cas, il est tenu compte dans nos observations des habitats ou des micro-habitats, des associations d'espèces (synusies – temporaires ou biocénoses – permanentes), des relations avec les espèces dominantes (oiseaux, crabes), et la végétation.
Le *Rara Avis*, navire de l'expédition, a été également exploré pendant nos voyages pour connaître la faune susceptible d'être débarquée pendant la mission et évaluer le taux de colonisation par les insectes par voie de transport maritime.
Les échantillons sont conservés dans l'alcool à 75° ou à sec (couches et papillotes). La présence d'un laboratoire de terrain bien équipé (matériel optique Zeiss, etc.) a permis des examens et des photographies de matériels frais ou vivants. Quelques individus de certaines populations sont conservés dans de l'alcool à 100 % pour des études moléculaires ultérieures.

Faune aquatique et semi-aquatique

Les plages de l'océan et du lagon ainsi que la végétation semi-aquatique hélophytique (*Eleocharis* sp.) ont étés particulièrement étudiées, qualitativement et quantitativement, à vue, aux jumelles et avec l'emploi du filet fauchoir. La végétation aquatique du lagon a été étudiée en plongée en apnée (avec masque et tuba) et les prélèvements de sédiments ont été réalisés au filet troubleau et à l'épuisette, autant en bord du lagon que sur les hauts-fonds (entre -1,50 et +0,50 m selon le niveau de marée).
Des traits de filets à plancton (diamètre 0,8 m, maille de 90 micromètres) ont été réalisés à la surface du lagon à partir d'un Zodiac.
Enfin, afin de vérifier la présence de populations d'*Halobates* (Hemiptera, Gerridae) au large de Clipperton, un filet à neuston (plancton de surface) a été

utilisé à l'aller et au retour de notre voyage Clipperton-Acapulco sur le *Rara Avis*. Les résultats concernant les *Halobates*, insectes marins pélagiques, récoltés pendant cette mission, font l'objet d'un article séparé (voir chapitre "Les punaises marines *Halobates*").

Recherche de fossiles et de subfossiles d'arthropodes

Afin d'augmenter le registre de nos connaissances sur la composition des peuplements passés de Clipperton, nous avons entrepris des sondages dans les sédiments pour rechercher des macro-restes d'organismes. Dans l'hypothèse d'une pression de colonisation constante (naturelle et anthropique) et quasiment stochastique, nous avons recherché la présence de traces d'organismes, principalement invertébrés, en effectuant des sondages à différentes profondeurs dans divers points de l'île, si possible en s'affranchissant des zones exploitées pour le guano.

Taxonomie

La classification des insectes utilisée est celle de Grimaldi & Engel (2005).

L'ensemble des prélèvements est déposé aux collections d'entomologie du Muséum national d'Histoire naturelle où ils ont été confiés à des spécialistes pour étude. Chaque fois que cela a été possible, une détermination à l'espèce a été réalisée, par l'utilisation de clés de déterminations des taxons considérés et l'examen de spécimen en collections (MNHN Paris, AMNH New York, NMNH Washington). Pour les coléoptères, dermaptères, hémiptères et lépidoptères le travail est quasiment achevé mais des études complémentaires sont en cours. Pour les diptères, phthiraptères et psocoptères, l'étude est toujours en cours et sera l'objet de publications complémentaires.

Données mésologiques

Les données météorologiques sont enregistrées par une station Davis et une station Vernier Labpro. Des sondes Vernier Labpro sont également utilisées pour des mesures hydrologiques dans le lagon. Ces données ont été acquises et compilées par A. Guillot (INSU/CNRS) pendant la période de février à mars 2005. Les données hydrologiques du lagon sont données par Charpy (comm. pers. et voir chapitre "Biogéochimie du lagon").

LISTE COMMENTÉE DES ESPÈCES

Classe INSECTA (=HEXAPODA ECTOGNATHA)

Dix ordres sont représentés dans nos prélèvements

Ordre ARCHAEOGNATHA

Famille MACHILIDAE

Machilis **sp.**

Nous avons retrouvé une espèce de *Machilis* sp. (Fig. 330), souvent en présence de collemboles (hexapodes entognathes), au niveau de plusieurs sites de Clipperton dont le "cimetière mexicain" proche du "rocher" (sous des gros blocs de corail disposés en ligne) et dans les contenus stomacaux du lézard *Emoia*.

Sachet (1962a, b) cite *Machilis mutica* Banks, 1901. D'après une communication personnelle que lui fit Snodgrass, cette espèce était abondante en 1898 sous les morceaux de corail à la surface du lagon. Sachet ne l'a pas retrouvée en 1958, Niaussat ne l'a retrouvée ni en 1967 ni en 1976 (Richard *et al.* 1968 ; Niaussat 1986). Mais Richard *et al.* indiquent qu'elle n'a pas été "particulièrement" recherchée lors de ces mission.

Les échantillons sont déposés dans la collection d'Archaeognathes du MNHN et sont en attente de vérification taxonomique.

Ordre DERMAPTERA

Famille CARCINOPHORIDAE

Euborellia annulipes **(Lucas, 1847)**

Ce Dermaptère a été retrouvé par Sachet (1962a, b) après avoir été signalé par Mc Neil (1901).

Il s'agit d'une espèce proche de *Labidura maritima*, espèce également cosmopolite dont elle se distingue par le nombre d'articles antennaires et les zones



Figure 330 : *Machilis* sp. (longeur : 8 mm sans les soies caudales)
Machilis *sp. (lengh 8 mm without caudal bristles)*.



Figure 331 : adultes de *Euborellia annulipes* (Dermaptères) sous un bloc de corail près du "rocher". À droite, une femelle porte des soins aux œufs d'une ponte.
Adults of Euborellia annulipes *(Dermaptera) under a coral block, near the "rocher". On the right, a female is taking care of eggs (maternal care).*



Figure 332 : deux *Euborellia annulipes* immatures d'âges différents.
Two immature Euborellia annulipes *at different stages*.

annelées sur les pattes, pas toujours bien marquées sauf chez les juvéniles (Fig. 332).
Afin de bien identifier l'espèce, l'extraction du genitalia d'un mâle adulte a été réalisée (Fig. 333) et a confirmé notre détermination (Sakai 1970-1973 ; Steinman 1989 ; Albouy & Caussanel 1990).
Il y a soins maternels aux œufs et il est parfois possible d'observer des femelles (Fig. 331) autour de leurs œufs ou des jeunes larves d'une ponte précédente autour d'une ponte récente.
C'est une espèce très fréquente que l'on retrouve dans tous les micro-habitats humides de l'île : sous les blocs de corail, les troncs de cocotiers, à la base du "rocher", jusqu'au bord du lagon. Elle ne semble pas apprécier la proximité trop immédiate de l'océan.
Il s'agit d'une espèce pantropicale et cosmopolite, à aire de répartition disjointe ; qui appartient même à la faune de France (Albouy & Caussanel 1990), décrite par Lucas du Jardin des Plantes à Paris – *terra typica* de l'espèce – "sous des plâtras de murs humides" (Lucas 1847).
Dans la région Pacifique elle se retrouve à Hawaï, dans toute la Micronésie, l'Océanie dont l'Australie. Elle est aussi bien présente en région néarctique que néotropicale (USA, Mexique, Costa-Rica, Chili, Antilles, Brésil et aux îles Galapagos).
Cette espèce fait partie du régime trophique du scinque *Emoia* (voir chapitre "Les reptiles terrestres") dont de nombreux contenus stomacaux présentent des individus ou des cerques de tailles diverses, ainsi que des œufs.

Ordre BLATTARIA

Famille BLATTIDAE

Periplaneta americana (Linnaeus, 1758)

Cette espèce est abondante, principalement au niveau du "rocher" (Fig. 334) et de la cocoteraie Bougainville. Elle est lucifuge et ne sort que la nuit



Figure 333 : genitalia mâle d'*Euborellia annulipes*.
Euborellia annulipes *male genitalia*.

tombée. Les troncs de cocotiers hébergeaient de nombreuses jeunes larves en mars 2005.
Sachet (1962a, b) et Richard *et al*. (1968) citent deux espèces de *Periplaneta*.

Ordre PSOCOPTERA

Psocoptera sp.

Une *morphospecies* de psocoptère non déterminé a été trouvée sur les palmes sèches de la cocoteraie. Elle est en cours de détermination.

Ordre HEMIPTERA

Après les diptères, c'est l'ordre le mieux représenté de notre étude avec six familles et sept espèces. Une attention particulière a été portée à la recherche d'hémiptères hétéroptères aquatiques et semi-aquatiques d'eau douce (gerromorphes, leptodomorphes, nepomorphes) mais aucun représentant de ces taxons n'a été trouvé autour du lagon ou dans le lagon.



Figure 334 : *Periplaneta americana* sur les parois du "rocher" (un adulte et un immature).
Periplaneta americana *on the "rocher" rockface (an adult and an immature)*.

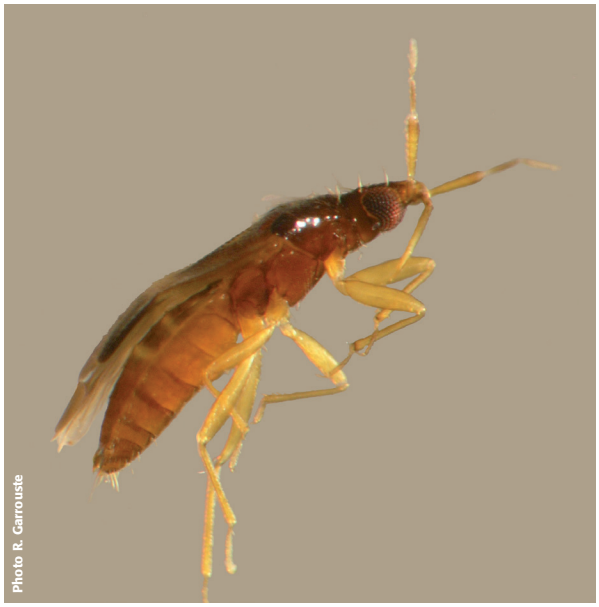


Figure 335 : *Buchananiella continua*.

Sachet mentionne un lygeaidé, un pentatomidé et un aeropodidé (fulguromorphe) non déterminés en 1958, trois espèces sur lesquelles nous n'avons pas d'informations et certainement liées au développement de la végétation à cette époque.

Famille ANTHOCORIDAE

Buchananiella continua **(White, 1879)**
Décrite de l'Île de Madère par White en 1879, cette espèce (Fig. 335) a été introduite dans de nombreux pays autour du monde ce qui rend difficile de connaître son aire géographique d'origine. Elle appartient à la faune de France où elle n'est pas très répandue. Elle fait même partie des espèces déterminantes des ZNIEFF (zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique) de la région Provence - Alpes - Côte d'Azur (espèce qui sert à la désignation de ces zones). Elle est en fait pantropicale et cosmopolite.
Les individus de Clipperton ont été trouvés à l'aisselle d'une palme de cocotier sèche du camp Bougainville, en compagnie de débris végétaux, de psoques (psocoptère) et d'une pupe de diptère hippoboscidae, à proximité d'une toile d'araignée (échantillon CH-CLP122666-1). Plusieurs individus étaient présents ainsi que des stades larvaires, ce qui laisse supposer qu'il s'agit de l'habitat de reproduction de cette espèce, connue pour vivre au dépens des psoques (Péricart 1972) Cette espèce n'est signalée ni par Sachet (1962a, b), ni par Richard *et al.* (1968). La particularité de son habitat peut expliquer qu'elle soit passée inaperçue. Il est aussi possible que son arrivée sur Clipperton soit récente (fin des années soixante). Cette espèce a été récemment signalée de Hawaï où 15 des 21 espèces d'anthocoridés (72%) sont importées (Brenner & Latin 2001).

Famille NABIDAE

Nabis (Tropiconabis) capsiformis **Germar, 1838**
Nous avons trouvé seulement deux individus de cette espèce, capturés au filet fauchoir dans les îles Eggs (ou îles Œufs), deux petits îlots de l'Est du lagon.
Cette espèce cosmopolite des milieux herbacés tropicaux (le sous-genre *Tropiconabis* étant plus restreint aux tropiques et régions sub-tropicales ; Henry & Lattin 1988) est également présente en région néarctique, en Europe, aux Galapagos et à Tahiti (Paulian 1998).

Famille RHOPALIDAE

Liorhyssus hyalinus **(Fabricius, 1794)**
Cette punaise phytophage a été capturée au filet fauchoir dans la végétation basse du camp Bougainville. Elle est inféodée à *Sida rhombifolia* (malvacée) où elle a été également observée à vue.
C'est une espèce cosmopolite (Gollner-Scheiding 1983 ; Henry & Lattin 1988) qui peut quelquefois nuire aux cultures (coton, etc.) (Schaefer & Kotulski 2000).

Famille GERRIDAE

Halobates micans **Eschscholtz, 1822**
Halobates sobrinus **White, 1883**
Ces deux espèces d'*Halobates* (punaises marines pélagiques) ont été retrouvées régulièrement sur les plages de Clipperton et au large (voir chapitre "Les punaises marines *Halobates*").

Sous-ordre AUCHENORRHYNCHA

Fulguromorpha **sp.**
Un unique petit individu de fulguromorphe a été capturé au filet fauchoir dans la prairie à cypéracée (*Eleocharis mutata*) des îles Eggs, en même temps que *Nabis capsiformis*, dont il constitue probablement une proie. Il a été très endommagé et n'est plus identifiable (probablement une nymphe).
Nous avons recherché vainement d'autres individus, par cette même méthode ainsi qu'à vue.
Sachet cite un Aeropodidae (= Delphacidae) capturé en 1958 (Sachet 1962a, b).

Famille APHIDIDAE

Aphis gossypii **Glover, 1877**
Un petit puceron a été trouvé en quelques exemplaires par fauchage de la végétation du camp Bougainville, uniquement à l'état d'immatures. La plante hôte probable de cette espèce est la malvacée *Sida rhombifolia*. Ce puceron n'a jamais été cité de Clipperton mais c'est une espèce cosmopolite très répandue.

Ordre COLEOPTERA

Famille CARABIDAE
Sous-Famille CICINDELINAE

Cicindelidia trifasciata insulicola **Sumlin, 1977**
Cette sous-espèce (Fig. 336), décrite en 1977, est celle d'un taxon à très large répartition (néarctique et néotropicale, comme en Guyane ou aux Antilles)



Figure 336 : imago de *Cicindelidia trifasciata insulicola*.
Adult of Cicindelidia trifasciata insulicola.



Figure 337 : dépression dans le platier (artificielle ?) ou l'on retrouve des terriers de larves de cicindèles.
Depression on the coral ring (artificial?) with burrows of tiger beetle larvae.



Figure 340 : nymphe de cicindèle (déterrée).
Tiger beetle pupal stage.

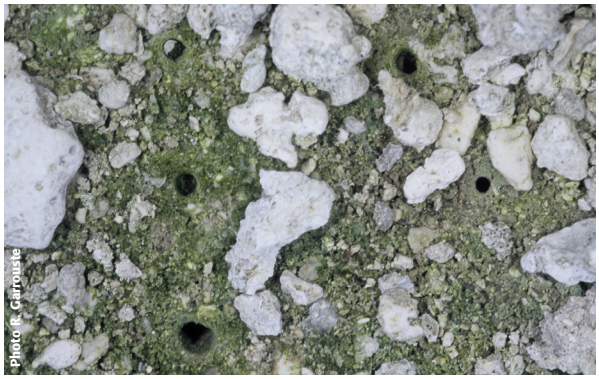


Figure 338 : terriers de larves de cicindèles de tailles différentes.
Different size burrows of tiger beetle larvae.



Figure 339 : larve de cicindèle à l'extérieur de son terrier.
Tiger beetle larva out of its burrow.

pour laquelle il existe de nombreuses sous espèces décrites (Sumlin 1977).
Parmi les caractères diagnostiques, la taille moyenne des individus semble nettement inférieure à celles de populations du continent américain.
Pendant la période d'étude (février-mars 2005), elle est assez abondante sur la couronne de l'atoll, dans les zones à sédiments fins du platier et quelquefois sur la plage (zone médio-littorale). De nombreux accouplements ont été observés. Cette espèce est carnivore, larves et adultes partagent le même type de régime alimentaire.
Les larves sont hypogées, on les trouve préférentiellement dans les cuvettes sédimentaires humides du platier (Fig. 337). Elles chassent à l'affût dans leur terrier d'où elles bondissent pour capturer des proies (Fig. 338 et Fig. 339) passant à proximité. Leur tête caractéristique (modifiée pour cette fonction) obstrue l'entrée du terrier sub-vertical sans dépasser du substrat. Elles s'enfoncent à la moindre alerte et les terriers paraissent toujours vides à l'observation. La nymphose a lieu à l'intérieur d'une logette au fond du terrier ; la nymphe est jaune clair (Fig. 340).
Nous n'avons observé aucune séquence de prédation et il est difficile de préciser le régime alimentaire de cette cicindèle. Adultes et larves doivent se nourrir des quelques espèces d'arthropodes qui fréquentent le platier : diptères, collemboles, dermaptère *Euborellia*, arachnides qui fréquentent de jour comme de nuit les bords sédimentaires humides du lagon où nous avons observé préférentiellement cette espèce, de jour comme de nuit (par exemple

les photographies d'adultes ont été prises de nuit). Cette cicindèle, à l'état adulte aussi bien que larvaire, fait partie du régime trophique du lézard *Emoia* (voir chapitre "Les reptiles terrestres"). Pour les larves c'est assez surprenant car elles sortent peu de leur terrier.

Famille APHODIDAE

Platytomus **sp.**
Ce petit aphodidé a été capturé au sol (piège Barber) en deux exemplaires.
Paulian cite un *Platytomus* sp. de Tahiti vivant dans les débris végétaux décomposés (Paulian 1998). D'après lui, sept espèces de cette famille sont connues de Tahiti.

Famille STAPHYLINIDAE

Ochthephilus **sp.**
Ce petit staphylin a été capturé au filet fauchoir dans la végétation du camp Bougainville (deux spécimens).
Le genre *Ochthephilus* est connu pour avoir des représentants dans les milieux humides (bords de rivières, littoral) selon Jäch (1998). Il est présent au Mexique et est cosmopolite.

Ordre PHTIRAPTERA

C'est un des ordres les mieux représentés de la faune de Clipperton dans Sachet (1962a, b). Elle cite 16 espèces de mallophages. Ces espèces ne sont plus toutes valides comme, par exemple, celles mises en synonymie dans les travaux de Palma (1994, 1995).
Deux morphospecies de *Phtiraptera* ont étés capturés par les pièges PEC et sur nous-mêmes. Ils sont déposées au laboratoire d'Entomologie du MNHN.

Ordre HYMENOPTERA

Seule la famille des Formicidae (fourmis) est représentée à Clipperton.

Famille FORMICIDAE
Sous-Famille PONERINAE

Odontomachus bauri **Emery, 1992**
Cette grande espèce (Fig. 341) n' a été trouvée qu'au niveau du camp Bougainville, dans la cocoteraie, suspendus à l'aisselle des palmes dans la couronne des cocotiers, et aussi au sol. Des nids sont observables dans les vielles noix de cocos. En mars 2005, les adultes ailés de cette espèce étaient très fréquents aux lumières du camp.
C'est une espèce néotropicale, présente au Galapagos, au Costa-Rica et en en Guyane (Delabie comm. pers. ; Agosti & Johnson 2005).

Sous-Famille MYRMICINAE

Tetramorium caldarium **(Roger, 1857)**
Cette espèce de petite taille (2-2,5 mm) est assez fréquente, notamment dans les zones végétalisés proches du camp Bougainville. C'est une espèce cosmopolite, qui voyage avec l'homme (*tramp species*).



Figure 341 : fourmis *Odontomachus bauri* sur un cadavre de crabe.
The ant Odontomachus bauri *on a fresh crab carcass.*

Tetramorium smithi **Mayr, 1879**

Sous-Famille DOLICHODERINAE

Tapinoma melanocephalum **(Fabricius, 1793)**
Tapinoma melanocephalum et *T. smithi* ont été trouvées à bord du *Rara Avis*. Elles ont pu être embarquées soit au cours des voyages depuis Acapulco au Mexique, soit à partir des voyages précédents de ce navire (Antilles, etc.). En effet, bien qu'elle ait été décrite de Guyane française par Fabricius, *T. melanocephalum* est présente dans tout le Pacifique, mais également en Afrique et en Asie.

Ordre DIPTERA

La plus grande partie du matériel diptères est encore à l'étude et déposée à la collection de diptères du MNHN. C'est de loin l'ordre le mieux représenté sur Clipperton en nombre d'espèces et le plus visible. Sachet (1962a, b) a comptabilisé 14 morphospecies (Tab. LIV).
Parmi ces organismes, nous avons étudié les hippobosciddés trouvés en grand nombre sous forme de pupes dans un milieu particulier du "rocher" de Clipperton.
Les adultes ont été récoltés par les pièges PEC, sur tous les sites. Tous les individus étudiés, adultes et pupes, appartiennent au genre *Olfersia*, un genre inféodé aux oiseaux et qui comprend plusieurs espèces parasites d'oiseaux de mer dont les sulidés (les fous).
Nous pensons que l'espèce est *Olfersia aenescens*, les échantillons sont à l'étude pour confirmation.

Famille HIPPOBOSCIDAE

Olfersia aenescens **Thompson, 1869**
Cette espèce a été déterminée après avoir comparé nos échantillons avec ceux de la collection d'hippoboscidés du MNHN et les clés de Bequaert (1941 ; 1953).
La figure 342 représente un fou masqué. Occupé avec un poussin malade, cet oiseau présentait sous le bec, au niveau du cou, plusieurs hippoboscidés qui allaient et venaient entre la surface du plumage et l'intérieur. C'est la localisation préférentielle de ces ectoparasites, qui ne peuvent être ainsi atteints par leur hôte, même s'ils occasionnent une gêne. La rapidité du vol et du déplacement de ces organismes entre les plumes est remarquable.



Figure 342 : diptères Hippoboscidés sur un fou masqué, près du "rocher".
Hippoboscid flies on a masked booby.

Dans les grandes failles du "rocher" volcanique de Clipperton, des concrétions phosphatées (Fig. 343) recouvrent de grandes surfaces abritées, concrétions elles-mêmes recouvertes d'un feutrage d'algues de couleur verte. Entre les concrétions dures et le rocher, il y a plusieurs centimètres d'épaisseur d'une matière minérale pulvérulente de couleur brun clair, certainement riche en phosphates, où l'on peut trouver localement jusqu'à 100 pupes d'hippoboscidés pour 10 cm^2 de surface.
Ce milieu semble donc particulièrement recherché par les larves de ces diptères pupipares (à développement larvaire quasi-inexistant, les femelles pondent des larves qui se métamorphosent presque immédiatement [Bequaert 1941, 1953, 1954]). Ce sont donc soit les femelles, soit les larves fraîchement pondues, qui choisissent ces sites. Cette observation semble à première vue originale et nous n'en avons pas trouvé mention dans les travaux de Bequaert (1941, 1953, 1954).
Dans nos échantillons seuls 2 % de pupes étaient pleines. Notre période d'observation ne correspondait donc pas au pic de reproduction de cette espèce.
Plusieurs d'entre nous ont vu des hippoboscidés posés sur leur bras et jambes mais il n'y eut aucune tentative de morsure portée à notre connaissance.
Il s'agit d'une espèce pantropicale.

Famille SARCOPHAGIDAE

Sarcophaga carnaria **(Linnaeus, 1758)**
C'est une grande mouche que nous avons capturée sur des cadavres frais et dans les pièges PEC, un peu partout sur l'île. Cette espèce est d'origine paléarctique (Seguy 1951), déjà citée de Clipperton par Richard *et al.* (1968).

Ordre LEPIDOPTERA

Nous avons collecté six espèces de lépidoptères, toutes des hétérocères.

Cf GRACILLARIDAE sp. ou TINEIDAE sp.
Ces petits hétérocères proches des gracillariidés et des tinéidés doivent être ré-étudiés pour préciser leur appartenance taxonomique. Cette espèce a été trouvée dans un nid de fou sur le "rocher" mais fait



Figure 343 : concrétions centimétriques sur les faces abritées des failles du "rocher", avec feutrage d'algues vertes.
The "rocher": rock face centimetric concretion with green algae.

également parti du régime alimentaire du lézard *Emoia* qui fréquente également ce site. Par comparaison, l'île de Laysan (archipel hawaien)compte quatre espèces de tinéidés (Butler & Unsinger 1963).

Famille NOCTUIDAE
Sous-Famille SPILOMELINAE

Spoladea recurvalis **(Fabricius, 1775)**
Ce petite crambidé a été trouvé à la lumière du camp Bougainville en mars 2005. C'est une espèce cosmopolite.



Figure 344 : chenille de *Spodoptera* sp. sur *Ipomea trilobata*.
Spodoptera *sp. caterpillar on* Ipomea trilobata *leaves.*

Sous-Famille HYPENINAE

Hypena minualis **Guenée, 1854**

Sous-Famille PLUSIINAE

Pseudoplusia includens **(Walker, 1858)**

Sous-Famille AMPHYRINAE

Spodoptera exigua **(Hubner, 1808)**

Spodoptera albula **(Walker, 1857)**

Ces cinq espèces de crambidés sont polyphages, cosmopolites et migratrices. Elles vivent aux dépens de la végétation. Pendant notre séjour une grosse attaque de *Spodoptera* a eu lieu sur l'unique peuplement d'*Ipomea trilobata* (Fig. 344, chenille). Par rapport à l'inventaire de Sachet (1962a, b), qui ne détaille pas toutes les espèces, il y a disparition des sphingidés et remplacement de plusieurs espèces de noctuidés (Barbut *et al.* 2006).

Tableau LIV : liste des insectes (s.s. : Hexapodes Ectognathes) de Clipperton prenant en compte les synthèses de Sachet (1962a, b), Richard *et al.* (1968), Niaussat (1986), et l'état de nos travaux à la date de dépôt de publication. **nr**=le taxon n'a pas été retrouvé. **nr***= le taxon n'a pas été retrouvé malgré une recherche orientée. **nd**= non déterminé.

List of insects (s.st.: entognath Hexapoda) from Clipperton, taking into account the summaries of Sachet (1962a, b), Richard et al. *(1968), Niaussat (1986), and the state of our knowledge at the time of submitting the present work.* ***nr****=taxon not found again;* ***nr****=taxon not found again, despite targeted searching;* ***nd****=unidentified.*

Ordres	Familles	Sachet 1962a, b (Scripps Institute 1957-1958)	Richard *et al.* 1968 (été 1967) & Niaussat 1986	Garrouste *et al.* (expédition 2005)
Archaeognates	Machilidae	*Machilis mutica* (Banks, 1901) cité de Banks 1901, nr en 1958	nr	*Machilis* sp.
Dermaptères	Carcinophoridae	*Anisolabis annulipes* (Lucas, 1847)	*Anisolabis annulipes* (Lucas, 1847)	*Euborellia annulipes* (Lucas, 1847)
Blattoptères	Blattidae	2 sp.	*Periplaneta* sp.	*Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758)
Psocoptères	Perientomidae	1 sp.		matériel récolté en cours d'étude (1 morphospecies)
	Procidae	1 sp.		
	Liposcelidae		1 sp.	
Hémiptères ss. ordre Auchenorrhyncha	Areopodidae	2 sp.		?
	Pentatomidae	1 sp.		nr
	Nabidae	1 sp.	1 sp.	*Nabis capsiformis* Germar, 1838
	Lygeaidae	1 sp.		nr
	Gerridae	1 sp.	*Halobatinae* sp.	*Halobates micans* Eschscholtz, 1822
				Halobates sobrinus White, 1883
	Anthocoridae			*Buchananiella continua* (White, 1879)
	Rhopalidae			*Liorhyssus hyalinus* (Fabricius, 1794)
				Fulguromorpha sp.
	Aphididae			*Aphis gossypii* Glover, 1877
Coléoptères	Carabidae	*Cicindela bifasciata* (? erreur probable pour *C. trifasciata*)	*Cicindela trifasciata* (Fabricius, 1781)	*Cicindelidia trifasciata insulicola* Sumlin, 1977
	Aphodidae			*Platytomus* sp.
	Staphilinidae	2 sp.	1 sp.	*Ochthephilum* sp.
	Coccinelidae	*Hippodamia convergens* Guérin-Méneville, 1842		nr
	nd		1 sp.	?
Phtiraptères	2 familles	16 sp. appartenant à 2 familles (Thompson 1938, 1939)		matériel récolté en cours d'étude (2 morphospecies)
Hymenoptères	Formicidae	*Triglyphothrix striatidens* (Emery)		nr
		Tetramorium similinum (F. Sm.)		nr
		2 autres sp.	*Leptorax* (cf *Leptothorax* sp.?)	nr
				Odontomachus bauri Emery, 1892
				Tetramorium caldarium (Roger, 1857)
				Tetramorium smithi Mayr, 1879
				Tapinoma melanocephalum (Fabricius, 1793)

DISCUSSION

Le groupe le plus nombreux d'insectes étant toujours à l'étude (diptères), il est difficile de statuer sur le nombre total d'espèces à Clipperton. Cependant il est prévisible que nous ayons une richesse spécifique inférieure à celle trouvée par Sachet (1962a, b) avec 63 espèces (dont 16 mallophages et 14 diptères), ou par Richard *et al*. (1968).
Une diminution significative de biodiversité peut être établie pour les lépidoptères depuis l'inventaire de 1957. Les chenilles étant phytophages, il y a une relation significative entre la diversité de la végétation et la diversité des espèces de lépidoptères. Nous avons déjà signalé cet aspect dans Barbut *et al*. (2006). La végétation terrestre a été fortement réduite en extension et en diversité depuis les années soixante (Sachet 1962a, b ; Niaussat 1986) en passant de 27 espèces à 11 en 2005 (voir chapitre "Un état des lieux de la flore, de la végétation terrestre et d'eau douce"). De manière concomitante, les lépidoptères sont passés de 11 espèces (morphospecies) à six en 2005.
Pour les hémiptères, la tendance est la même et ce sont des espèces probablement phytophages qui n'ont pas été retrouvées (trois morphospecies : deux pentatomidés, un lygéidé, un areopodidé [= delphacidé]), mais le régime trophique étant plus diversifié dans ce groupe (phytophages, prédateurs), les conclusions sont moins appuyées sur la diminution de la biodiversité végétale et l'extension de la végétation. Trois espèces sont mentionnées pour la première fois, l'anthocoride *Buchananiella continua*, le rhopalide *Lyorrhyssus hyalinus* et l'aphidien *Aphis gossypii*.
Sur l'atoll das Rocas dans l'Atlantique tropical du Brésil, de configuration proche de Clipperton (anneau corallien) mais de superficie double, 18 morphospecies représentant huit ordres sont inventoriés (Almeida *et al*. 2000).

La prépondérance des espèces cosmopolites et néotropicales

Le caractère général de l'entomofaune de Clipperton est marqué par la dominance des espèces cosmopolites, plus ou moins pantropicales, avec des espèces qui appartiennent parfois à la faune de France continentale. Cette tendance se retrouve également pour les arachnides (voir chapitre "Les arachnides") et les espèces végétales (voir chapitre "Un état des lieux de

Ordres	Familles	Sachet 1962a, b (Scripps Institute 1957-1958)	Richard *et al.* 1968 (été 1967) & Niaussat 1986	Garrouste *et al.* (expédition 2005)
Orthoptères	Tettigoniidae	1 sp. (Conocephalinae)		nr
Diptères	12 familles dont Hippoboscidae	14 sp. appartenant à 12 familles	*Phoridae* sp.	
			Sarcophaga carnaria (Linnaeus, 1758)	*Sarcophaga carnaria* (Linnaeus, 1758)
			Muscidae sp.	
			Hippobosca sp.	nr ?
				Olfersia aenescens Thompson, 1869
				matériel récolté en cours d'étude (environ 10 morphospecies)
Lépidoptères	Sphingidae	*Herse cingulata* (Fabricius, 1775)		nr
		Protoparce sp.		nr
	Pyralidae	2 sp.		
	Gracillariidae ou Tineidae			1 sp.
	Noctuidae	*Prodenia sunia* Guenée, 1852 + 6 sp.	4 sp.	
				Spoladea recurvalis (Fabricius, 1775)
				Hypena minualis Guenée, 1854
				Pseudoplusia includens (Walker, 1858)
				Spodoptera albula (Walker, 1857)
				Spodoptera exigua (Hubner, 1808)
Odonates	Coenagrionidae	1sp.	*Ichnura ramburi* Selys, 1850	nr*
	Aechnidae		*Anax amazili* (Burmeister, 1839)	nr*
Total insectes		**63 sp. (toutes hexapodes)** dont 32 morphospecies	**38 sp. (toutes hexapodes) d'après l'auteur** dont trois nouvelles mentions	25 identifications (espèce, genre, famille) + 13 morphospecies à identifier **= 38 taxons dont 18 nouvelles mentions pour Clipperton**

la flore et de la végétation terrestres et dulçaquicoles"). Pour les insectes volants, il y a une influence notable d'espèces néotropicales (fourmi *Odontomachus*, cicindèle *Cicindelidia*, noctuelle *Hypena*, staphylin *Ochthephilus*). Les espèces indo-pacifiques sont peu représentées, exceptées par les espèces cosmopolites qui sont le fonds actuel de la faune des îles du Pacifique. Ces conclusions devront être vérifiées par l'établissement de la liste complète des insectes de Clipperton (tous les diptères et pscocoptères) mais il est probable que ces tendances soient conservées.

L'endémisme à Clipperton et dans les îles du Pacifique

L'endémisme est très élevé dans les îles du Pacifique, particulièrement pour les insectes, mais les voyages et les échanges ont rapidement commencé à banaliser les faunes, avec l'introduction d'espèces domestiques et des espèces invasives concurrentes, et cela bien avant que les faunes locales soient bien étudiées. Certaines espèces endémiques se sont probablement éteintes avant leur découverte, et ce phénomène doit malheureusement persister.

Malgré son extrême isolement, l'atoll de Clipperton ne semble pas avoir connu de conditions suffisantes au maintien de populations stables pour présenter des caractères spécifiques, même si cet aspect est toujours en discussion pour les taxons subspécifiques (la cicindèle *Cicindelidia trifasciata insulicola*; le scinque *Emoia cyanura* pour les vertébrés (voir chapitre "Les reptiles terrestres") dont la position systématique est en discussion). Le caractère stochastique des perturbations naturelles et surtout leur fréquence élevée a certainement relevé le taux d'extinction des populations qui y prenaient souche par immigration, que ce soit par voie aérienne ou marine (radeaux). Les perturbations anthropiques renseignées depuis la fin du XIX^{e} siècle ont renforcé cette caractéristique, notamment en important de nombreuses espèces (dans du sol, etc.).

Des réseaux trophiques et de l'influence des crabes sur les biocénoses

Il est possible d'établir des réseaux trophique à partir de nos observations sur Clipperton. Ce sont des réseaux très simplifiés, ce qui rajoute un caractère de fragilité au fonctionnement écologique de l'île. Mais nos observations méritent cependant d'être complétées pour être plus fiables.
La prépondérance des diptères, qu'il faudra confirmer d'un point de vue numérique mais qui semble évidente à première vue, est certainement due à l'abondance (relative) de matières organiques issues de la mer (laisses de mer dont cadavres), matières fécales d'oiseaux, végétaux en décompositions.
Cependant pour la plupart de ces insectes dépendant des cadavres et des végétaux en décomposition, il y a une compétition avec les crabes dont le nombre et la rapidité d'action évitent le plus souvent la décomposition naturelle et donc le développement de ces insectes. En effet la plupart des cadavres que nous avons observés (fous adultes, poussins de fous, rats et crabes) sont dévorés jusqu'aux os, en quelques heures pour les plus gros. Le développement de nécrophages et de décomposeurs est ainsi certainement limité par la population de *Geocarcinus*. La figure 345 montre un cadavre de *Geocarcinus* et la synusie des organismes qui sont attirés par cette ressource. Ainsi, contrairement à des atolls comme Las Rocas dans l'Atlantique tropical (Almeida *et al.* 2000) ou l'île de Laysan (Butler & Usinger 1963), la biocénose des décomposeurs de cadavres est limitée (notamment par l'absence des coléoptères dermestidés ou ténébrionidés).
De la même manière, les feuilles de cocotier, les noix de coco sont dévorées par les crabes, ainsi que les phanérogames du lagon qui sont détachés et rejetés sur le bord sud à chaque coup de vents. Cette (phyto) nécromasse n'est donc pas non plus accessible aux insectes décomposeurs si elle se retrouve à portée des crabes. Les sites dépourvus de crabes (petites îles du lagon) ne sont pas de taille suffisante pour héberger une biocénose significative de ce type.
Les crabes terrestres sont des espèces-clés dans d'autres îles océaniques et peuvent être fortement affectés par des espèces invasives d'insectes. O'Dowd *et al.* (2003) démontrent ainsi l'influence en cascade de la fourmi *Anoplolepis gracilipes* sur l'écosystème de l'île Christmas (Australie), *via* son impact sur les populations du crabe terrestre *Gecarcoidea natalis*.



Figure 345 : cadavre frais de crabes *Geocarcinus* avec sa synusie d'insectes (diptères, trois morphospecies, un formicidé).
A fresh crab carcass with its synusia of insects (diptera of three morphospecies, one ant).

La disparition des odonates : rareté, saisonnalité ou extinction ?

L'absence des deux espèces d'odonates capturés en 1967 par Niaussat (*Ischnura ramburi* Selys, 1850 [zygoptère

coenagrionidé] et *Anax amazili* (Burmeister, 1839) [anisoptère aeschnidé]) et déterminés par Aguesse & Gaillot (1969) est constatée.
Nous les avons activement recherchées par divers moyens de récolte, dont la plongée en apnée dans le lagon, le long des peuplements discontinus d'*Eleocharis mutata* (îles Eggs, etc.) et sur les hauts fonds riches en végétation aquatique, y compris à proximité du "rocher". Nous avons essayé d'intéresser l'ensemble des personnes (une trentaine) lors de notre séjour en mars à cette recherche, au moins pour les adultes.
Aucune trace de ces organismes n'a été décelée pendant toute la durée de l'expédition de décembre 2004 à avril 2005.
N'avoir pas trouvé d'individus est-il dû à leur extinction sur Clipperton ou à leur rareté naturelle (populations en déclin et/ou très localisées) ? A-t-on suffisamment exploré le lagon (environ 10 km de circonférence et beaucoup de zones de faible profondeur) ?
On peut également se demander si ces populations présentent un caractère saisonnier pour l'émergence des adultes. Il est difficile de statuer définitivement sur ces disparitions mais nous les considérons comme probables, d'autant que l'anisoptère n'a été vu qu'à l'état adulte (Aguesse & Gaillot 1969). Encore qu'il puisse s'agir d'un individu égaré. Une vérification doit pouvoir être établie pendant une période d'observation différente lors de missions ultérieures et une multiplication des sites de prospection.
En 1967, les contenus stomacaux des deux espèces de poissons du lagon ont livré les larves du zygoptère (Richard *et al.* 1968 ; Niaussat 1986). Si ces espèces ont disparu de Clipperton, une des explications peut résider dans la modification des conditions hydrologiques du lagon (voir chapitre "Biogéochimie du lagon") depuis 1967.

L'influence marine : effet écotone et dépendance des organismes de transfert

L'influence marine n'est pas que directe sur les systèmes écologiques de Clipperton mais semble s'opérer par l'intermédiaire des oiseaux marins, qui sont des organismes de transferts (de biomasse et d'énergie) du milieu marin vers le milieu terrestre, ce qui est la caractéristique des écotones (Heatwole 1970). L'originalité de Clipperton est la dépendance des biocénoses envers ces organismes de transferts, qui suppléent le manque de production primaire des végétaux supérieurs. Cette dépendance est par exemple évidente pour le régime trophique du lézard *Emoia* (voir chapitre "Les reptiles terrestres") et doit se retrouver pour la plupart des arthropodes prédateurs (insectes et arachnides). Une grande partie des insectes dépendent également des oiseaux et font partie de leur biocénose commensale ou parasitaire (blatte *Periplaneta*, diptères divers et hippoboscidés, phthiraptères).

Les études paléoentomologiques sont-elles possibles sur Clipperton ?

La majeure partie de l'atoll ayant été profondément remaniée par l'exploitation de phosphates, les installations diverses dont la mise en place d'une piste d'atterrissage à l'est et les divers travaux militaires, la recherche de restes animaux dans les sédiments en place semble difficile. C'est pourtant une méthode possible de vérification de la présence d'espèces d'arthropodes. Par exemple il a été décrit un dermaptère sub-fossile de Saint-Hélène (Zeuner 1962) qui par la suite a été mis en synonymie avec l'espèce *Labidura herculeana* (Fabricius, 1798), endémique éteint de l'île de Sainte-Hélène dont on retrouve encore les cerques dans les colonies d'oiseaux marins de l'île (Brindle 1970).

Ce type d'études peut être entrepris en étudiant bien l'historique des installations et en effectuant des sondages à grande échelle pour obtenir un échantillon représentatif des zones plus ou moins intactes. Quelques sondages réalisés dans cette optique n'ont pas donné de macrorestes identifiables.

Dans le lagon, la recherche des restes d'organismes probablement disparus comme les odonates n'est pas possible, contrairement aux mollusques lamellibranches dont les coquilles subfossiles ouvertes et disjointes jonchent encore par centaines certains hauts-fonds.

CONCLUSION

L'ensemble des méthodes utilisées, complémentaires ou redondantes a permis d'approcher une méthodologie, du type *All Taxa Biodiversity Inventory* (ATBI), globale visant à inventorier non pas toutes les espèces au sein d'un taxon mais toutes les espèces de tous les taxons d'insectes *sensu stricto*.
D'un point de vue écologique, la dépendance à l'écosystème marin se rapproche d'un fonctionnement de type écotone ; on peut ainsi affirmer que les véritables systèmes écologique terrestres sont très réduits (sols de cocoteraie et de tapis d'*Ipomea*, croûtes algales). La quasi-totalité de l'île paraît fonctionner comme une grande zone littorale (médiolittorale et supralittorale). L'ensemble de l'île subit l'influence marine, autant par les caractéristiques abiotiques que par l'influence biotique, directe ou indirecte (par exemple par l'intermédiaire des populations d'oiseaux et de leur biocénose parasitaire et commensale qui effectuent ainsi des transferts de biomasses), jusqu'au sommet du "rocher" (29 m) soumis au vent chargé d'embruns salés et à la pluie permanente d'excréments d'oiseaux.
Certaines espèces sont signalées pour la première fois, d'autres semblent avoir disparu (les deux

odonates, la plupart des lépidoptères), ce qui correspond bien à un fonctionnement qui est un équilibre permanent entre colonisation et extinction (Mc Arthur & Wilson 1967).
Grâce à ses caractéristiques et un très bon niveau de connaissances sur la biodiversité, l'île de Clipperton peut permettre l'établissement d'un suivi régulier de l'évolution des peuplements et des populations d'espèces à caractère patrimonial, autant dans une perspective d'études micro-évolutives et que dans celle plus large du changement climatique et de ses conséquences (des habitats infralittoraux aux habitats supralittoraux). L'expérimentation à but de gestion conservatoire (voire de restauration) peut y être conduite à condition de bien évaluer les priorités qui doivent être orientées vers une gestion intégrée de l'ensemble des populations et communautés patrimoniales. Parmi celles-ci, la population de la cicindèle *Cicindelidia trifasciata insularis*, sous-espèce endémique de Clipperton, mérite l'attention.

RECOMMANDATIONS

Ce travail est l'occasion d'émettre des recommandations, essentiellement à portée conservatoire mais surtout dans un intérêt scientifique. En effet, il semble que, pour les insectes, l'intérêt patrimonial soit relativement limité dans l'état actuel de nos connaissances, et dépassé par l'intérêt scientifique de l'étude du fonctionnement du système Clipperton, véritable modèle de mésocosme, c'est-à-dire un système "contrôlable" de taille moyenne (opposé par exemple à un microcosme que l'on réalise en laboratoire) où l'on peut contrôler un certain nombre de paramètres, autant abiotiques que biotiques. Les interactions biotiques sont particulièrement limitées, ce qui rend ce système unique. Il semble opportun, compte tenu de l'intérêt patrimonial global de Clipperton, de recommander :

- le suivi des populations et communautés d'arthropodes à caractère patrimonial, pour une gestion conservatoire intégrée à celle des vertébrés, oiseaux et reptiles ;
- de mesurer la diversité génétique de la population de *Cicindelidia* par rapport aux autres populations et sous-espèces américaines de *Cicindelidia trifasciata* ;
- le monitorage de la biodiversité des insectes pour évaluer le taux d'apparition de nouvelles espèces (taux de colonisation) et leur influence sur le fonctionnement des réseaux trophiques ;
- de préciser les réseaux trophiques par l'observation comportementale et les analyses du régime alimentaire directe ou indirecte (analyses d'ADN) ;
- d'envisager des expérimentations (placettes d'exclusion de crabes *Geocarcinus*, etc.) et la restauration de la végétation (dans les zones qui en sont dépourvues) pour améliorer l'état de conservation de certaines espèces, toutefois après éradication complète des rats.
- la mise en place rapide d'un observatoire écologique et environnemental périodique, semi-permanent ou permanent incluant une base de données géoréférencées exploitables par un SIG, afin que les travaux de l'expédition 2005 puissent servir d'état de référence. La présence d'une installation sur Clipperton aurait un caractère dissuasif contre les débarquements non autorisés et permettrait la surveillance générale du territoire. Une véritable réserve naturelle pourrait être mise en place et porter un plan de gestion incluant celle des arthropodes terrestres, pour leur intérêt propre, leur rôle écologique et l'intérêt scientifique du suivi des populations et des peuplements.

Notons qu'il était possible de trouver, en octobre 2006, des imagos de *C. t. insulicola* à vendre sur internet pour 12 euros pièce ! (http://www.insectsinternational.com/27C.htm). Ceci se passe de tout commentaire et appuie notre propos.

REMERCIEMENTS

Nous remercions les collègues qui ont participé de près ou de loin à ce travail, particulièrement J. Barbut, T. Deuve, J. Legrand, P. Lerault, J. Minet, O. Montreuil, A. Nel, D. Pluot-Sigwalt, G. Rémaudière, A. Waller, au MNHN Paris, R.-T. Schuh (AMNH, New-York), T. Henry (NMNH, Washington), L. Hermann (AMNH), J. Delabie (CEPLAC, Brésil) ainsi que MM. Delacasa et Bordat pour la détermination du coléoptère aphodidé.
Nos remerciements vont aussi à J.-L. Étienne pour nous avoir permis de participer à l'expédition Clipperton 2005 et pour l'organisation, la mise à disposition des matériels et des facilités logistiques sur l'atoll.
RG remercie : le WWF France pour sa participation au financement, l'ensemble de l'équipe du camp Bougainville de décembre et mars 2005 et les collègues scientifiques présents sur place en mars (L. Ballance, C. Bost, A. Guillot, R. Pitman) pour leur aide et les échanges fructueux sur leur connaissance de Clipperton. Un grand merci également à l'équipage du *Rara-Avis* pour son aide à l'utilisation du filet à neuston *made in Rara-Avis*. Il remercie également A. Nel et S. Sen (MNHN, USM 203), L. Deharveng (USM 601 MNHN OSEB) ainsi que F. Bouvier (Relations internationales du MNHN) pour leur soutien dans l'organisation de cette mission.
CH remercie grandement P. Bouchet (USM 602-MNHN) pour lui avoir permis de trouver une partie du financement nécessaire à la mise en œuvre de ce projet, financement octroyé par la fondation TOTAL, ici également remerciée.

AGOSTI D. & N.-F. JOHNSON (Eds) 2005. – ANTBASE. World Wide Web electronic publication. antbase.org. (consulté en octobre 2006).

AGUESSE P. & GAILLOT P. 1969. – Note sur deux espèces d'Odonates de l'atoll de Clipperton. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e série, 40(6) : 1162-1163.

ALBOUY V. & CAUSSANEL C. 1990. – Dermaptères ou perce-oreilles. *Faune de France* 75 : 1-245.

ALMEIDA C.-E. de, MARCHON-SILVA V., RIBEIRO R., SERPA-FILHO A., AMEIDA J.-R. de & COSTA J. 2000. – Entomolocas fauna from Reserva Biologica do Atol ds Rocas, RN, Brazil: 1. Morphospecies composition. *Revista Brasileira de Biologia* 60(2) : 291-298.

BANKS N. 1901. – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. V. Entomological Results (4) ; Thysanoura et Termitidae. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 3 : 541-546.

BARBAULT R. 1992. – *Écologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*. Masson, Paris, 273 p.

BARBUT J., LERAULT P., GARROUSTE R. & HERVÉ C. 2006. – Les Lépidoptères de Clipperton. *Bulletin de la Société entomologique de France* 111(1) : 71-72.

BEQUAERT J. 1941. – The Hippoboscidae of Oceania (Diptera). *Bishop Museum Occasional Papers* XVI(11) : 247-292

BEQUAERT J. 1953. – The Hippoboscidae or louse-flies (Diptera) of mammals and birds. Part I. Structure, physiology and natural history. *Entomologica Americana (New series*) 32 :1-209 ; 33 : 211-442.

BEQUAERT J. 1954. – The Hippoboscidae or louse-flies (Diptera) of mammals and birds. Part II. Taxonomy, evolution and revision of Amerian genera and species. *Entomologica Americana (New series*) 34 : 1-232.

BRENNER G.-J. & LATTIN J.-D. 2001. – Notes on three species of Anthocoridae (Hemiptera: Heteroptera) from Hawaii, including the first record of *Buchananiella continua* (White). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 103(2) : 386–388.

BRINDLE A 1970. – Dermaptera. La faune terrestre de l'île de Sainte-Helene, *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale Tervuren, Series nº 8, Sciences Zoologiques* 1 : 213-227.

BUTLER G.-D. & USINGER R.-L. 1963. – Insects and other arthropods from Laysan Island. *Atoll Research Bulletin* 98 : 1-30.

CONANT S., CHRISTENSEN C.-C., CONANT P., GAGNÉ W.-C. & LEE GOFF M. 1984. – The unique terrestrial biota of the northwestern Hawaiian Islands, *in* GRIGG R.-W. & TANOUE K.-Y. (Eds), *Proceedings of the second Symposium on Resource Investigations in the Northwestern Hawaiian Islands, May 25-27, 1983, Campus Center Ballroom, University of Hawaii, Honolulu, Hawaii*. University of Hawaii, Sea Grant College Program, Honolulu : 77-94.

GASC J.-P., BETSCH J.-M. & MASSOUD Z. 1983. – Prédation sélective des collemboles par les sauriens dans la litière de la forêt dense humide guyanaise. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 108(3) : 467-476.

GOLLNER-SCHEIDING U. 1983. – General-Katalog der familie Rhopalidae (Heteroptera). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 59 : 37-189.

GRIMALDI D. & ENGEL M.-S. 2005. – *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge, 755 p.

HEATWOLE H. 1970. – Marine-dependant terrestrial biotic communities on some cays in the Corral Sea. *Ecology* 52(2) : 263-366.

HENRY T.-J. & LATTIN J.-D. 1988. – Family Nabidae, *in* HENRY T.-J. & FROESCHNER R.-C. (Eds), Catalog of the Heteroptera of Canada and the continental United States. E.J. Brill, Leiden : 508-520.

JÄCH M.-A. 1998. – Annotated check list of aquatic and riparian beetle families of the world, *in* JÄCH M.-A. & JI L. (Eds), *Water Beetles of China, Vol. II.* Zoologisch-Botanische Gesellschaft in Osterreich and Wiener Coleopterologenverein, Vienne : 25-42.

KELLOGG V.-L. & KUWANA S.-I. 1902. – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. X. Entomological results (8). Mallophaga from birds. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 4 : 457-499.

LORVELEC O. & PASCAL M. 2006. – Les vertébrés de Clipperton soumis à un siècle et demi de bouleversements écologiques. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)* 61(2) : 135-158.

LUCAS H. 1847. – Une Forficule nouvelle. *Bulletin de la Société entomologique de France* (2)5 : 84-85.

MACARTHUR R. & Wilson E.-O. 1967. – *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 203 p.

MCNEILL J. 1901. – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. IV. Entomological Results (4) ; Orthoptera. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 3 : 487-506.

NIAUSSAT P.-M. 1986. – *Le lagon et L'atoll de Clipperton*. Académie des sciences d'Outre-Mer, Paris, 189 p. (Travaux et mémoires de l'académie des sciences d'Outre-Mer ; 8).

NISHIDA G.-M. (Ed.) 2002. – Hawaii terrestrial arthropod checklist. Fourth edition. *Bishop Museum Technical Report* 22 : ix + 313 p.

O'DOWD D.-J., GREEN P.-T. & LAKE P.-S. 2003. – Invasional meltdown on anoceanic island. *Ecological Letters* 6 : 812-817.

PALMA R.-L. 1994. – The identity of *Nirmus obtusus* and other Quadraceps species (Phthiraptera: Philopteridae) from Clipperton Island and the Galapagos Islands. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 24 : 267-276.

PALMA R.-L. 1995. – A new synonymy and new records of Quadraceps (Insecta: Phthiraptera: Philopteridae) from the Galapagos Islands. *New Zealand Journal of Zoology* 22 : 217-222.

PAULIAN R. 1998. – *Les Insectes de Tahiti*. Éditions Boubée, Paris, 331 p.

PÉRICART J. 1972. – Hémiptères, Anthocoridae, Cimicidae et Microphysidae de l'Ouest-Paléarctique. Masson et Cie., Paris, 402 p. (Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen ; 7).

POLHEMUS A.-D., EWING C.- P., KAHOLOA'A R., LIEBHERR J.-K. 2003. – Rediscovery of *Blackburnia anomala* (Coleoptera: Carabidae), in East Maui, Hawai'i, after a 107-Year Hiatus. *Pacific Science* 57 : 161-166.

PONS J. 2006. – DNA-Based identification of preys from non destructive, total DNA extractions of predators using arthropod universal primers. *Molecular Ecology Notes* 6(3) : 623-626.

RICHARD M., DUVAL J.-L., DELOINCE R., GAILLOT P. & NIAUSSAT P. 1968. – *Étude zoologique préliminaire des arthropodes récoltés au cours de la mission Bougianville 1967 par le Médecin en chef de la Marine P. Niaussat*. Rapport particulier N°38, BIO-ECO/CRASSA/MNHN/CNRS : 1-15.

ROBERT J.-C. 1992. – Le Piège Entomologique Composite (P.E.C.) : une technique d'échantillonnage à large spectre de l'entomofaune terrestre circulante. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft / Bulletin de la Société entomologique Suisse* 65 : 395-411.

SACHET M.-H. 1962a. – Geography and landecology of Clipperton Island. *Atoll Research Bulletin* 86, 115 p.

SACHET M.-H. 1962b. – Monographie physique et biologique de l'Île de Clipperton. *Annales de l'Institut Océanographique* 40(1), 107 p.

SAKAI S. 1970-1973. – *Dermapterorum Catalogus Praeliminaris: Part I; Labiduridae and Carcinophoridae. Part II; Labiidae. Part III; Pygidicranidae. Part IV; Karschiellidae*. Department of Biology and Chemistry, Daito Bunka University, Tokyo.

SCHAEFER C.-W. & KOTULSKI J. 2000. – Scentless Plant Bugs (Rhopalidae), *in* SCHAEFER C.-W. & PANIZZI A.-R. (Eds), *Heteroptera of economic importance*. CRC Press, Boca Raton : 309-319.

SEGUY E. 1951. – Ordre des Diptères, *in* GRASSET P.-P. (Ed.), *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*. Masson, Paris, 976 p.

SNODGRASS R.-E. & HELLER E. 1902. – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. XI. The birs of Clipperton and Cocos Islands. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 4 : 501-520.

STEINMANN H. 1989. – *World Catalogue of Dermaptera*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, and Akadémiai Kiadó, Budapest, Hungary 934 p.

SUMLIN W.-D. 1977. – A new subspecies of *Cicindela trifasciata* from Clipperton Island. *Studies in Natural Sciences* 2 :1-6.

ZEUNER FE. 1962. – A subfossil giant Dermapteron from St. Helena. *Proceedings of the Zoological Society of London* 138 : 651-653.

ZIMMERMAN E.-C. 1948. – *Insects of Hawaii. Vol. 1*. University of Hawaii Press, Honolulu, 206 p.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les arachnides

Christophe Hervé, Romain Garrouste

Résumé

L'expédition Clipperton 2005, organisée par J.-L. Étienne (Septième Continent), a permis la réalisation de nombreux projets d'étude de la biodiversité sur cet atoll extrêmement isolé dans l'océan Pacifique. Nous proposons ici les premiers résultats concernant la faune des arachnides terrestres. Nous y avons découvert un représentant de l'ordre des schizomides (Schizomida), 10 espèces d'araignées (Araneae) et plus de vingt espèces d'acariens (Acari). Les araignées sont réparties en huit familles et il s'agit le plus souvent d'espèce à répartition pantropicale. Des données morphologiques, écologiques et géographiques sont fournies pour chaque espèce d'araignée, ainsi que pour le schizomide.

Abstract

The Clipperton 2005 Expedition, organised by J.-L. Etienne-Septième Continent, enabled numerous studies to be carried out on the biodiversity of this extremely isolated island of the Pacific Ocean. Here we present the first results concerning the fauna of terrestrial arachnids. Ten species of spiders (Araneae), a representative of the order Schizomida and more than 20 species of mites (Acari) were discovered. The spiders, which belong to eight families, mainly represent species with a pantropical distribution. Morphological, ecological and biogeographical characteristics are given for each species of spider, as well as for the schizomid.

INTRODUCTION

L'inventaire des arachnides de l'Atoll de Clipperton a été réalisé lors de nos séjours de décembre 2004 à janvier 2005 (pour C. Hervé) et en mars 2005 (pour R. Garrouste), dans le cadre de l'expédition organisée par J.-L. Étienne (Septième Continent). Cet inventaire fait partie intégrante d'un programme beaucoup plus large incluant l'étude de l'ensemble de la biodiversité terrestre, dulçaquicole et marine, ainsi que de sa géodiversité.

Les caractéristiques physiques et biologiques de cet atoll, combinées à son extrême isolement géographique, en font un site remarquable quant à l'étude de la faune des arthropodes terrestres, en particulier celle des arachnides.

Nous ne disposions que de très peu de données concernant ce groupe majeur d'arthropodes terrestres, à l'instar de la faune entomologique (voir chapitre "La faune des insectes"). Seule Sachet (1962) dans son ouvrage synthétique sur les caractéristiques physiques et biologiques de l'atoll de Clipperton nous fournit des informations sur les arachnides, sous la forme de listes taxonomiques plus ou moins abouties. En plus de la présence d'une douzaine d'espèce d'acariens (dont des ectoparasites d'oiseaux), on y apprend que seules quatre familles d'araignées y sont représentées, les Araneidae, les Tetragnathidae, les Pholcidae et les Salticidae, sans plus de précisions quantitatives et qualitatives (sauf pour les Pholcidae : "une espèce").

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les techniques d'échantillonnage des arachnides sont classiques et ne diffèrent pas de celles utilisées pour les arthropodes terrestres en général. La majorité des individus ont été prélevés activement, en chasse à vue, dans les différents micro-habitats potentiellement habités. C'est ainsi qu'ont été minutieusement explorés sols, litières, communautés végétales, épaves, laisses de mer, débris coralliens, nids d'oiseaux et parois du "rocher", de jour comme de nuit. Les prélèvements ont été effectués à l'aide d'un aspirateur à bouche ou d'un tube en plastique et les individus ont été immédiatement tués et conditionnés. Parfois il a été fait usage du filet-fauchoir ou du parapluie japonais, respectivement pour augmenter l'efficacité de l'échantillonnage par fauchage des strates herbacées et battage des strates arbustives. Dans le cadre du programme plus large de l'inventaire de la faune entomologique, il a été posé un nombre conséquent de pots-pièges à piétons, de type Barber, disposés en plusieurs transects parcourant un maximum de milieux ainsi que des pièges PEC ou pièges entomologiques composites. La faune et la microfaune du sol, moins facile d'accès par la seule chasse à vue, a pu être extraite grâce à une batterie d'appareils dit de Berlèse, une quantité définie de substrat étant progressivement asséchée, provoquant la fuite des petits arachnides vers un récipient de collecte.

Enfin, nous avons aussi exploré l'intérieur du bateau affrété pour l'expédition, le *Rara Avis*, afin d'estimer le contingent de voyageurs potentiellement introductibles sur l'Atoll.

Dans le cadre de l'étude menée sur les reptiles de Clipperton, il a été prélevé un certain nombre des deux lézards présents sur l'atoll, le gecko *Gehyra mutilata* et le scinque *Emoia cyanura* (voir chapitre "Les reptiles terrestres"). Après dissection des individus, les contenus stomacaux ont été analysés afin de déceler la présence potentielle d'arachnides dans le régime alimentaire de ces lézards.

La nomenclature adoptée pour les araignées est celle utilisée par Platnick (2008). Tous les spécimens d'arachnides et de myriapodes récoltés sur l'atoll sont déposés (dans de l'alcool à 75°) dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle et sont en attente d'intégration. Les photographies ont été effectuées sur ce matériel en collection (sauf Fig. 346). La majorité des individus ont été déterminés au rang spécifique, sauf quelques rares cas ou les difficultés taxonomiques rencontrées devront être compensées par des investigations plus poussées. Les acariens (Acari) ne sont pas traités dans ce présent volume et sont actuellement en cours d'étude.

LISTE DES ESPÈCES

Trois ordres d'arachnides ont été recensés dans nos prélèvements, des aranéides (Araneae) représentés par 10 espèces, des schizomides (Schizomida) avec une espèce, et des acariens (Acari) avec plus d'une vingtaine d'espèces (premières estimations). Les araignées appartiennent toutes à l'infra-ordre des aranéomorphes (Araneomorphae), ou araignées vraies, caractérisées par une articulation des chélicères perpendiculaire à l'axe du corps. Il n'a pas été répertorié de représentant des mygalomorphes et des liphistiomorphes, ainsi que des représentants des autres grands ordres d'arachnides, en particulier scorpions (Scorpiones), opilions (Opiliones) ou pseudoscorpions (Pseudoscorpiones).

Ordre ACARI

Plus d'une vingtaine d'espèces ont été récoltées, principalement grâce à un tri minutieux des contenus des pots-pièges et des collecteurs des appareils de Berlèse. D'autres espèces ont été récoltées à vue dans la litière, mais aussi sous les pierres, notamment proche des dortoirs d'oiseaux de mer (espèces ectoparasites hématophages) ; ces dernières ont été également trouvées dans les contenus stomacaux des lézards et constituent probablement une ressource trophique importante (cas de cleptohématophagie, voir chapitre "Les reptiles terrestres"). Il est à noter que quelques une de ces espèces ont également été retrouvées sur certains d'entre nous, tentant des repas de sang ou simplement attirés par nos caractéristiques homéothermes. Beaucoup de problèmes dermatologiques (mineurs) de l'équipe leur ont été attribués tout au long de l'expédition, mais à notre connaissance, aucune morsure n'a été constatée.
Le travail taxonomique sur l'ensemble de ces échantillons est en cours.



Figure 346 : *Menemerus bivittatus* (Dufour, 1831), mâle sur feuille de cocotier.
Male on Coco leaf.

Ordre ARANEAE
Sous-ordre OPISTHOTHELAE
Infra-ordre ARANEOMORPHAE

Famille SALTICIDAE

Menemerus bivittatus **(Dufour, 1831)**
Cette araignée au corps atteignant presque 1 cm de longueur et arborant un joli folium abdominal (Figs 346-348), appartient à la famille dite des araignées sauteuses (du latin *saltus*, saut ou danse). Ces araignées sont en effet caractérisées par leur déplacement, associant sautillements rapprochés et bonds d'un support à l'autre. De mœurs diurnes, elles chassent leurs proies à vue, sans l'aide d'une



Figure 347 : *Menemerus bivittatus* (Dufour, 1831), mâle vu de face.
Male viewed from front.



Figure 348 : *Menemerus bivittatus* (Dufour, 1831), femelle / *female*.

toile de capture, grâce à leurs quatre très gros yeux antérieurs (Fig. 347). Nous avons rencontré fréquemment cette espèce errant en plein soleil, surtout dans la cocoteraie Bougainville et sur les parois du "rocher". La nuit elle se réfugie dans une loge de soie préalablement tissée pour l'occasion. Plusieurs individus adultes, mâles et femelles, ainsi que des immatures ont été collectés, de jour comme de nuit.
Menemerus bivittatus est une espèce pantropicale, que l'on rencontre du continent américain à l'Australie, en passant par l'Eurasie et l'Afrique. Elle est aussi signalée de nombreuses îles à travers le monde, notamment dans le Pacifique. Plusieurs araignées cosmotropicales appartenant à cette famille n'ont pas été recensées sur Clipperton, il est donc fort probable que cette espèce corresponde, au moins en partie, à la citation de Sachet (1962 : "Salticidae"). Cette espèce a sûrement été introduite par l'homme lors de ses débarquements sur l'atoll.

Famille OECOBIIDAE

Oecobius navus Blackwall, 1859

Cette petite espèce de 3 mm est une araignée de couleur blanchâtre, tachetée de gris. Elle possède une morphologie très singulière, comme tous les membres de sa famille (Fig. 349) : céphalothorax rond, groupe oculaire très compact, tubercule anal très développé, entouré d'une collerette de longs poils repliés en pinceau au repos, et présence d'organes spéciaux, le cribellum, près des filières, et le calamistrer sur la partie supérieure du métatarse de la quatrième paire. Cet équipement permet le tissage d'une soie fine et bleutée, caractéristique des cribellates.
Elle n'est apparemment pas très commune sur l'atoll. Nous avons seulement rencontré deux individus, une femelle et un immature, dans la partie émergée de l'épave du bateau *Lily Mary*, sous un revêtement lamifié qui se décollait. De très nombreuses loges de soie circulaires ont été observées, ce qui nous amène à penser que nous sommes confrontés à une population pérenne. Elle n'a été retrouvée nulle part ailleurs ; cette espèce était donc probablement présente sur le bateau et aurait survécu au naufrage. Comme ses congénères, cette espèce se déplace très rapidement, il n'est donc pas très aisé de la capturer. Elle est cosmopolite et vit à l'extérieur dans les climats chauds ou tempérés, recherchant l'abri des habitations dans les climats plus froids. Elle est largement répandue en Europe du sud.



Figure 349 : *Oecobius navus* Blackwall, 1859, femelle (gauche) et immature (droite) / *female (left) and juvenile (right)*.

Famille SCYTODIIDAE

Scytodes fusca Walckenaer, 1837

Cette espèce au corps de 6-7 mm de longueur pour les plus grands individus, possède un céphalothorax très bombé et des longues pattes très fines, caractéristiques du genre *Scytodes*, ce qui permet de reconnaître facilement ses représentants sur le terrain (Fig. 350 et Fig. 351). Ce genre possède également une particularité unique chez les araignées : la propriété de projeter une soie gluante à l'aide de ses chélicères, afin d'immobiliser ses proies, d'où leur surnom d' "araignées cracheuses". Nous avons récolté de nombreux spécimens, adultes des deux sexes et immatures, dans la cocoteraie Bougainville et ses abords, et sur les parois du "rocher". Cette espèce est nocturne et nous avons rencontrés des mâles adultes errants le soir, probablement à la recherche de femelles, dans le réfectoire et sur la toile de tente du laboratoire sec. En journée, les individus ont été trouvés abrités, dans la litière du camp de base, à la base des *Ipomea* sp., sous les débris coralliens et dans les interstices du "rocher". Cette espèce rentre dans le régime trophique de *Gehyra mutilata*, plusieurs morceaux d'individus ayant été retrouvés lors de



Figure 350 : *Scytodes fusca* Walckenaer, 1837, mâle / *male*.



Figure 351 : *Scytodes fusca* Walckenaer, 1837, femelle / *female*.

l'inventaire des contenus stomacaux de ce gecko.
Cette espèce décrite de Guyane française est également pantropicale. Elle est notamment présente en Amérique centrale et du sud, en Afrique, en Asie du sud et dans diverses îles à travers le monde. Très commune en milieu naturel, on la trouve aussi souvent au contact de l'homme, s'abritant même dans les habitations (Brescovit & Rheims 2000).

Famille OONOPIDAE

Opopaea deserticola Simon, 1891

Cette très petite araignée de couleur orange a été décrite de Saint-Vincent, île située dans les Petites Antilles. Elle a été signalée de Cuba, de Floride et plus récemment des Seychelles, où elle a été probablement introduite par l'homme (Saaristo 2001). C'est donc une capture très intéressante, qui confirme le fait que les membres de cette famille sont facilement transportés par l'homme, ce qui entraîne parfois de curieuses répartitions pour certaines espèces. Nous avons trouvé quatre adultes, deux mâles et deux femelles, dans l'humus de la cocoteraie Bougainville. Ces araignées sont nocturnes et ne construisent pas de toile.
Du fait de leur petite taille, moins de 1,5 mm, et de la grande simplicité de leurs organes génitaux, caractéristiques de chaque espèce, les araignées de cette famille ne sont généralement pas faciles à déterminer. On y rencontre deux grands types morphologiques, les "molles" et les "loricatae". Les loricatae présentent des plaques abdominales chitinisées, ventrales ou dorsales, parfois les deux, plaques absentes chez les premiers. Le genre *Opopaea* présente ces deux plaques abdominales ou "scuta" (Fig. 352).

Famille TETRAGNATHIDAE

Tetragnatha nitens ? (Audouin, 1826)

C'est la plus grande des araignées trouvées sur Clipperton, la longueur totale du corps des individus adultes dépassant 1 cm. Si l'on rajoute ses chélicères très allongées et divergentes, ses longues pattes et la couleur argentée de son abdomen, on peut dire qu'elle ne passe pas inaperçue (Fig. 353). Ce sont les seules araignées à toile géométrique que nous ayons rencontrées sur Clipperton. Cette toile est relativement petite par rapport à la taille de l'araignée et n'est pas tendue sur un plan vertical, comme c'est souvent le cas chez les orbitèles, mais oblique. Seuls des femelles adultes et des immatures ont été retrouvés

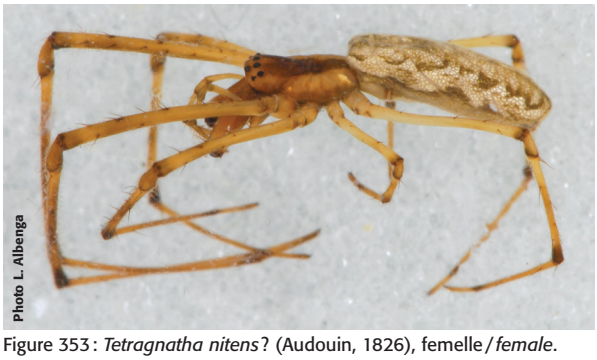


Figure 353 : *Tetragnatha nitens* ? (Audouin, 1826), femelle / *female*.



Figure 352 : *Opopaea deserticola* Simon, 1891, femelle en face ventrale (gauche) et mâle en face dorsale (droite) / *female in ventral view (left) and male in dorsal view (right)*.

sur leur toile à différents étages de la végétation présente autour du camp de base.
Il existe une petite incertitude quant à l'exactitude de la détermination. C'est essentiellement l'observation de l'armature des chélicères qui nous fournit les caractères spécifiques de cette espèce. Or, comme le soulignent Ledoux & Hallé (1995), cette armature est variable et diffère entre les populations géographiques. Nos spécimens sont identiques à ceux examinés par Okuma (1983) de Hawaï, de Taiwan, de Thaïlande et du Japon. Cette espèce pantropicale, décrite d'Egypte, est largement répandue sur le continent américain, en Afrique, en Asie de l'est et du sud-est et en Australie.

Famille THERIDIIDAE

Coleosoma floridanum Banks, 1900

De nombreuses araignées de la famille des Theridiidae possèdent une très large répartition, cosmopolite ou pantropicale (Levi 1967). C'est le cas à la fois pour *Coleosoma floridanum* et *Nesticodes rufipes*, toutes les deux pantropicales. La première est très commune sur l'atoll, notamment au pied de la végétation basse et sous les débris de corail. Elle y tisse une petite toile en réseau. Bien qu'elle n'ait que 2 mm de longueur, cette araignée est toutefois aisément reconnaissable à sa coloration mêlant noir brillant et jaune vif, couleurs qui malheureusement s'estompent dans l'alcool (Fig. 354). Il existe chez cette espèce un dimorphisme sexuel assez important, l'abdomen du mâle étant très allongé tandis



Figure 354 : *Coleosoma floridanum* Banks, 1900, femelle avec son cocon (gauche) et mâle (droite) / *female with her egg sac (left) and male (right)*.

que celui de la femelle est plutôt globuleux. Nous avons pu observer de nombreuses femelles avec leur cocon soyeux, accroché à l'extrémité de l'une de leur quatrième paire de pattes lors de la fuite résultant du dérangement crée par le collecteur. Des cadavres de cette espèce ont été retrouvés dans plusieurs contenus stomacaux du scinque *Emoia cyanura*.
Levi (1967) remarque que les femelles de cette espèce sont souvent trouvées dans les caisses provenant des tropiques. C'est probablement par ce moyen qu'elle a été récemment introduite en Europe, toutefois toujours confinée dans les serres tropicales des jardins botaniques (Hillyard 1981 ; Knoflach 1999).

Nesticodes rufipes **(Lucas, 1849)**

Cette espèce de theridiide a été décrite d'Algérie. Tout en ayant une répartition pantropicale, comme la précédente, elle est nettement moins abondante sur Clipperton. Nous l'avons seulement rencontrée au niveau du sol, abritée dans les débris végétaux et coralliens, dans et autour de la cocoteraie Bougainville. Les spécimens récoltés, quelques femelles et un mâle, sont plutôt très foncés avec des taches claires (Fig. 355 et Fig. 356), rarement pâles et sans dessin particulier. Une des femelles a été observée avec son cocon, rappelant une petite balle de bourre brunâtre. Les chélicères d'une autre femelle portent des agrégats d'acariens minuscules (*Acari Acaridida*) à l'état d'hypopes (stase nymphale phorétique ne se nourrissant pas, profitant simplement du transport assuré par l'hôte ; Coineau comm. pers.). Enfin certaines femelles ont les orifices des organes génitaux obstrués par des concrétions brunâtres, signe qu'elles ont copulé et ont été fécondées.



Figure 355 : *Nesticodes rufipes* (Lucas, 1849), mâle / *male*.



Figure 356 : *Nesticodes rufipes* (Lucas, 1849), femelle / *female*.

Selon Levi (1967) il s'agit d'une des espèces de theridiide à répartition pantropicale les plus communes, on peut aussi la retrouver au contact de l'homme, même dans les habitations.

Famille PHOLCIDAE

Holocneminus piritarsis **Berland, 1942**

C'est une des espèces les plus intéressantes que nous ayons rencontrée sur Clipperton. Décrite sur un individu femelle de Rurutu (îles Australes) (Berland 1942), elle n'a été signalée depuis que de Upolu (îles Samoa) et d'Henderson (îles Pitcairn). C'est donc la quatrième citation de cette espèce, apparemment confinée dans les îles du sud-est Pacifique. Elle est d'ailleurs classée dans les espèces endémiques de Polynésie présentant une large répartition par Benton & Lehtinen (1995).
C'est une araignée petite, un peu plus de 2 mm de longueur de corps, mais avec de très longues pattes, ce qui lui donne un aspect très gracile et fragile (Fig. 357 et Fig. 358). Nous avons trouvé la totalité des individus (quatre femelles, deux mâles, un immature) dans les débris de noix de coco, parfois à l'intérieur même de celles-ci, sur de petites toiles en réseau. C'est donc une espèce assez discrète. Comme toutes les Pholcidae, la femelle ne tisse pas de véritable cocon pour protéger ses œufs. Juste réunis par une soie lâche, elle les surveille de près, entre ses chélicères. Nous n'avons pas trouvé de femelle avec un tel cocon. On peut noter que cette espèce fait aussi partie du régime alimentaire du scinque *Emoia cyanura*.

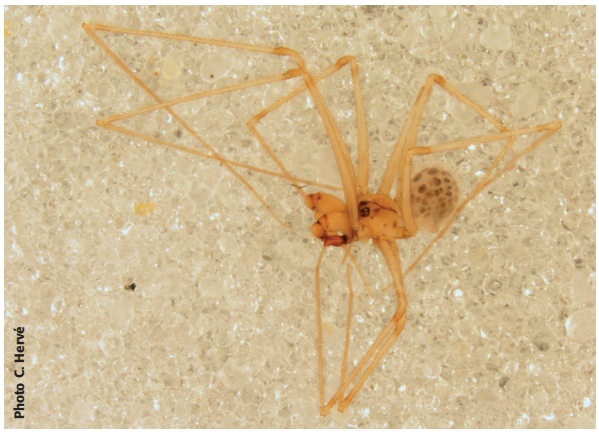


Figure 357 : *Holocneminus piritarsis* Berland, 1942, mâle / *male*.



Figure 358 : *Holocneminus piritarsis* Berland, 1942, femelle / *female*.

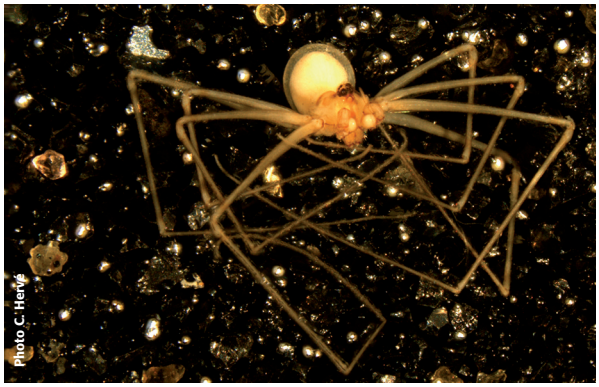


Figure 359 : *Modisimus culicinus* (Simon, 1893), mâle / *male*.



Figure 360 : *Modisimus culicinus* (Simon, 1893), femelle / *female*.

Modisimus culicinus **(Simon, 1893)**

Ce second pholcide est nettement plus petit que le précédent, son corps dépassant à peine 1 mm (Fig 359 et Fig. 360). Le genre est essentiellement caractérisé par la présence d'un groupe oculaire très élevé, en forme de petite tourelle. Cette espèce a été décrite du Vénézuela, région d'où elle est probablement originaire (Huber 1998). Elle a aussi été signalée du Congo, des Seychelles, de Micronésie et plus récemment d'Australie. C'est apparemment une araignée qui voyage bien, et nous en avons effectivement trouvé des exemplaires dans les coursives du bateau de l'expédition, le *Rara Avis*. Les premiers spécimens ayant été observés la nuit dans une toile de tente récemment débarquée, on pouvait alors émettre l'hypothèse d'une introduction en cours. Or la découverte d'un spécimen sous un morceau de corail au nord-est du "rocher" réfute ce cas de figure.

Famille OCHYROCERATIDAE

Espèce et genre indéterminés

Une très petite araignée d'environ 1 mm à l'état adulte a été récoltée en plusieurs exemplaires. Nous possédons de nombreux individus adultes du sexe féminin, dont une avec un cocon de trois œufs (Fig. 361). Malgré cela, il n'a pas été possible d'attribuer ces individus à une espèce connue, ni même de préciser le genre auquel ils appartiennent. Ils sont en effet de couleur très pâle, avec un groupe oculaire extrêmement réduit, sans organes génitaux apparents. Ces caractéristiques morphologiques, associées à la présence d'un cocon contenant un nombre très réduit d'œufs, accroché entre les chélicères de la



Figure 361 : famille Ochyroceratidae, genre et espèce indéterminés, femelles (celle de droite a un cocon de trois œufs).
Indeterminated Ochyroceratids females (on the right with her egg sac).

femelle nous ont naturellement conduit à la famille des Ochyroceratidae. Les représentants de cette petite famille, un peu plus de cent espèces décrites actuellement dans le monde, ont un mode de vie cryptique et sont souvent retrouvés dans la litière des régions tropicales, où ils construisent de petites toiles irrégulières. C'est d'ailleurs dans la litière de la cocoteraie Bougainville que nous avons rencontrés tous nos individus. Des investigations sont en cours pour tenter de préciser sa position taxonomique.

Ordre SCHIZOMIDA

Famille HUBBARDIIDAE

Espèce et genre indéterminés

Cet arachnide appartient à un ordre très proche des araignées dans les classifications actuelles, les Schizomides. Sur le terrain il n'est en effet pas facile de le distinguer immédiatement d'une araignée. Il est de couleur très pâle, dépigmenté et aveugle, caractères en relation avec son mode de vie endogé. Nous avons seulement rencontré quatre individus, dont une femelle adulte, dans l'humus et le sol superficiel de la cocoteraie Bougainville. Contrairement aux araignées, cet arachnide ne possède pas d'organes sécréteurs de soie (les filières) et son abdomen est nettement segmenté. Il est



Figure 362 : Schizomide indéterminé, femelle (haut) et immature (bas).
Indeterminated Schizomid, female (up) and juvenile (down).

cependant muni à l'extrémité de l'abdomen d'un organe sensoriel allongé et épineux, le flagellum (Fig. 362). La morphologie de cet appendice est très importante pour la détermination au rang spécifique, surtout chez les individus mâles, où il prend la forme d'un écusson.
L'ordre des Schizomides est bien représenté sous les tropiques, mais certaines espèces ont été introduites dans quelques serres tropicales de pays à climat plus tempéré. C'est très probablement le cas sur Clipperton, via un apport de terre destinée aux cultures alimentaires effectuées pendant la présence militaire dans les années soixante destinée à observer les essais nucléaires du Pacifique, mais également pendant les occupations mexicaines du début du siècle dernier.

DISCUSSION

Les premiers résultats des études de la biodiversité présente sur Clipperton mettent en évidence une baisse sensible de la richesse spécifique chez les insectes (voir chapitre "La faune des insectes") et dans les diverses communautés végétales (voir chapitre "Un état des lieux de la flore et de la végétation terrestres et d'eau douce"), par rapport aux études antérieures. Si l'on compare les données accumulées lors de notre inventaire à celles précédemment publiées, nous constatons une tendance inverse. Ceci est toutefois à nuancer, la majorité des données de Sachet (1962) étant très incomplètes. Les acariens sont toujours en cours d'étude, mais les premières observations faites lors du tri préliminaire indiquent qu'il existerait plus d'une vingtaine d'espèces sur l'atoll, soit quasiment le double du nombre indiqué par Sachet. L'effort d'échantillonnage appliqué pendant notre étude (temps sur le terrain et complémentarité des méthodes) peut sans doute expliquer cette richesse taxonomique supérieure à l'inventaire initial.
La présence d'un représentant de l'ordre des Schizomides est une donnée inédite, mais pas très surprenante étant donnée la répartition tropicale de ces arachnides et leur propension à être introduits hors de leur aire d'origine. En revanche, il est plus surprenant que nous n'ayons pas observé de pseudoscorpions sur les côtes et dans la litière des cocoteraies de Clipperton ; il existe en effet de nombreux cas de colonisation d'îles du Pacifique par quelques espèces facilement transportées par des radeaux naturels (*rafting*) ou par les diverses activités humaines (Judson comm. pers.). L'homme est aussi à l'origine de certaines introductions de représentants de l'ordre des scorpions, mais il n'en a pas été observé lors de nos séjours respectifs.
La connaissance des araignées est celle qui a le plus progressé lors de cet inventaire et nous sommes passés du signalement de quatre familles à la présence avérée de 10 espèces. Il n'est pas impossible que quelques autres aient pu échapper à notre échantillonnage. Les araignées de Clipperton sont réparties en huit familles, soit le double du nombre précédemment cité. Une des familles n'a pas pour l'instant été déterminée, des investigations supplémentaires seront nécessaire pour préciser son identité. Les Salticidae, les Tetragnathidae et les Pholcidae ont déjà été citées par Sachet (1962), mais nous n'avons pas retrouvés d'individus appartenant à la famille des Araneidae ; soit parce que cette famille n'est plus représentée sur l'atoll, soit parce qu'elle a été mal identifiée ou confondue avec une autre de morphologie similaire (jeunes Tetragnathidae, adultes de Theridiidae) ou soit parce qu'elle est présente mais nous ne l'avons pas retrouvée. Les Theridiidae, Scytodiidae, Oecobiidae et Oonopidae sont ici nouvellement signalés pour Clipperton. Comme il a été remarqué pour les insectes (voir chapitre "La faune des insectes"), nous avons une prédominance d'espèces à très large répartition, essentiellement pantropicales (*Menemerus bivittatus*, *Scytodes fusca*, *Tetragnatha nitens*, *Coleosoma floridanum*, *Nesticodes rufipes*) ou endémique du Pacifique (*Holocneminus piritarsis*), voire même cosmopolite (*Oecobius navus*). Deux espèces, *Opopaea deserticola* et *Modisimus culicinus,* sont d'origine néotropicale et ont probablement été récemment introduites de cette région du monde.
Nous avons donc affaire à une faune qui ne présente pas de caractère marqué d'endémicité, constituée d'un contingent d'espèces qui voyagent facilement. Ce n'est pas la tendance observée dans de nombreuses autres îles ou archipels du Pacifique. Mais il est vrai que la faible ancienneté, la surface extrêmement réduite et la pauvreté de l'écosystème local n'ont pas favorisé une plus grande colonisation d'espèces diverses, à populations suffisamment pérennes pour pouvoir engendrer des phénomènes de spéciation. La majorité des espèces rencontrées a sans aucun doute été introduite par l'homme, lors de brefs séjours ou d'installations plus durables, comme les mexicains au début du XX^{e} siècle (extraction du guano), les américains pendant la seconde guerre mondiale (base militaire) ou les français durant les années soixante (station d'observation). Néanmoins ces introductions artificielles ne doivent pas cacher la possibilité d'introduction naturelles, par la voie marine (*rafting*) ou aérienne (*ballooning*) : de nombreuses araignées ont en effet la faculté de se laisser transporter passivement par les courants aériens, grâce à l'émission préalable d'un fil de soie. Dans ce cas précis, étant donnés la distance isolant Clipperton du continent américain et des îles environnantes, et sa surface émergée extrêmement réduite, la probabilité d'une colonisation par les airs nous semble plus que mince.
Cet inventaire fait donc office de point zéro en ce qui concerne la connaissance des arachnides et permettra d'apprécier l'évolution du peuplement à plus ou moins long terme, lors de prochains relevés sur la biodiversité de Clipperton.

REMERCIEMENTS

Nous tenons tout d'abord à remercier J.-L. Étienne pour nous avoir permis de participer à cette fabuleuse aventure, rappelant les fameuses expéditions naturalistes d'antan. Toute l'équipe de Septième Continent est également chaleureusement remercié, l'excellence du travail en amont engageant la réussite finale. Un grand merci à tout l'équipage du *Rara Avis* et à l'ensemble de l'équipe présente sur place, pour leur bonne humeur, leur gentillesse et leur disponibilité.

C. Hervé remercie grandement P. Bouchet (USM 602-MNHN) pour lui avoir permis de trouver une partie du financement nécessaire à la mise en œuvre de ce projet, financement octroyé par la fondation TOTAL, ici également remerciée. R. Garrouste remercie le WWF France pour avoir participé au financement de sa mission.

Les auteurs tiennent à remercier J.-M. Bouchard (ex-MNHN) pour les premiers échanges concernant notre projet et Louis Deharveng (USM 601-MNHN) pour la réalisation de celui-ci. Enfin est grandement remerciée toute l'équipe de la section arthropodes de l'USM 602-MNHN, en particulier Y. Coineau, P. Maréchal, M. Judson et C. Rollard pour leurs conseils, leur soutien et la relecture du manuscrit. Un grand merci également à A. Canard (Université de Rennes I) pour sa relecture constructive du manuscrit et à L. Albenga et A. Mantilleri (Direction des collections-MNHN) pour leur aide technique lors de la réalistion des phographies.

Bibliographie

BENTON T. & LEHTINEN P. 1995. – The arachnids of Henderson Island, south Pacific. *Newsletter of the British Arachnological Society* 72 : 10-12.

BERLAND L. 1942. – Polynesian spiders. *Occasional papers of Bernice P. Bishop Museum* 17(1) : 1-24.

BRESCOVIT A.-D. & RHEIMS C.-A. 2000. – On the synanthropic species of the genus *Scytodes* Latreille (Araneae, Scytodidae) of Brazil, with synonymies and records of these species in other Neotropical countries. *Bulletin of the British Arachnological Society* 11(8) : 320-330.

HILLYARD P. 1981. – *Coleosoma floridanum* Banks (Araneae: Theridiidae) and *Boeorix manducus* Thorell (Opiliones: Assamiidae): two tropical arachnids in botanical gardens. *Newsletter of the British Arachnological Society* 31 : 3-4.

HUBER B.-A. 1998. – Notes on the neotropical spider genus *Modisimus* (Pholcidae, Araneae), with descriptions of thirteen new species from Costa Rica and neighboring countries. *The Journal of Arachnology* 26 : 19-60.

KNOFLACH B. 1999. – The comb-footed spider genera *Neottiura* and *Coleosoma* in Europe (Araneae, Theridiidae). *Mitteilungen der schweizerischen entomologischen gesellschaft* 72 : 341-371.

LEDOUX J.-C. & HALLÉ N. 1995. – Araignées de l'île de Rapa (îles Australes, Polynésie). *Revue Arachnologique* 11(1): 1-15.

LEVI H. W. 1967. – Cosmopolitan and pantropical species of theridiid spiders (Araneae: Theridiidae). *Pacific insects* 9(2) : 175-186.

OKUMA C. 1983. – New synonymies and new records of some cosmopolitan species of the genus *Tetragnatha* (Araneae: Tetragnathidae). *Esakia* 20 : 69-80.

PLATNICK N.-I. 2008. – *The world spider catalog*, version 8.5. American Museum of Natural History. online at http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html. (consulté le 15.05.2008)

SAARISTO M.-I. 2001. – Dwarf hunting spiders or Oonopidae (Arachnida, Araneae) of the Seychelles. *Insect Systematics & Evolution* 32(3) : 307-358.

SACHET M.-H. 1962. – Monographie physique et biologique de l'Ile de Clipperton. *Annales de l'Institut Océanographique de Monaco* 40(1), 107p.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Éléments d'écologie et nouveau recensement de la population du crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860 (Decapoda : Brachyura)

Jean-Marie Bouchard, Joseph Poupin

Résumé

La population du crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1870 a été étudiée sur l'atoll de Clipperton au cours d'une expédition scientifique pluridisciplinaire, de décembre 2004 à avril 2005. Elle est estimée à 1,25 millions d'individus, en diminution depuis 1968 où un précédent recensement indiquait 11 millions d'individus. Cette diminution est expliquée par la réduction de la couverture végétale sur l'atoll et peut-être par une prédation des rats, introduits accidentellement à la fin des années 1990. La distribution des crabes est hétérogène. Ils affectionnent les zones en bordure de lagon ou les cocoteraies. Leurs déplacements sont limités à une trentaine de mètres autour de leurs terriers, essentiellement pour l'alimentation sur les plantes et cadavres animaux. Ils s'hydratent à partir de leur nourriture et grâce à des soies hydrophiles qui captent l'humidité des terriers. La taille moyenne des mâles est de 56×45 mm (largeur par longueur de la carapace) et celle des femelles de 48×41 mm. La taille à maturité sexuelle des femelles est de 19×16 mm. Le sex-ratio est favorable aux mâles avec huit femelles pour 10 mâles.

Abstract

The population of the land crab Gecarcinus planatus *Stimpson, 1870 on Clipperton atoll was studied during a multidisciplinary scientific expedition, from December 2004 to April 2005. It is estimated at 1.25 million individuals, a decrease from 1968, when a previous census had indicated 11 million individuals. This decrease is attributed to a reduction of the herbaceous covering on the atoll and perhaps to predation by rats that were accidentally introduced at the end of the nineties. The distribution of the crabs on the atoll is heterogeneous. They are mostly located near the lagoon or in bunches of coconut trees. They make short-range displacements of about 30 m around their burrows, mostly for food that consists of plants and animal corpses. For water intake they rely mostly on food and specialized hydrophilic setae that extract water from the most humid parts of their burrows. Mean carapace size is 56×45 mm (width by length) for males and 48×41 mm for females. Size at maturity of the females is 19×16 mm. The sex ratio is slightly biased in favor of males, with about eight females for 10 males.*

INTRODUCTION

À la frontière de deux provinces biogéographiques, l'atoll de Clipperton est particulièrement intéressant car sa faune marine est représentée par une mixité d'organismes indo-ouest pacifiques et panaméens. Cet atoll isolé de l'est du Pacifique a été visité de décembre 2004 à avril 2005 au cours de la mission scientifique pluridisciplinaire organisée par le Dr. J.-L. Étienne (Étienne 2005). À cette occasion, le crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860, un des occupants les plus remarquables de cet atoll, a été étudié.

La couverture végétale est actuellement faible, mais elle a varié de façon importante au cours du XX^{e} siècle (Sachet 1962a, b ; Ehrhadt 1968a ; Taxit & Ehrhardt 1981). En 1898, deux chercheurs mettent le pied sur l'île pour y mener une étude ornithologique (Snodgrass & Heller 1902) et signalent une végétation très pauvre sans mentionner de crabes terrestres. Actuellement, la couverture végétale est principalement composée de cocotiers (*Coco nucifera*), 580 pieds regroupés dans une dizaine de cocoteraies, la plus importante ayant servi de camp de base à notre expédition. À l'exception de quelques rares couverts végétaux, localisés en bordure du lagon et composés de Convolvulacea (*Ipomea pes-caprae* subsp. *brasiliensis*, *Ipomea triloba*), Cyperaceae (*Eleocharis geniculata*, *Eleocharis mutata*) et Boraginaceae (*Heliotropium curassavicum*), les cocoteraies sont les seuls endroits de l'île où le substrat n'est pas constitué d'éléments coralliens. Le sol, jonché de palmes et noix de coco, est enrichi par l'humus provenant de la décomposition de la couverture végétale. Ce sont ces couverts végétaux qui constituent généralement l'habitat et l'alimentation des crabes terrestres dans la plupart des îles (Wolcott & Wolcott 1984 ; Hartnoll 1988 ; Jiménez *et al.* 1994). C'est aussi le cas à Clipperton pour l'importante population de *G. planatus*.

POSITION SYSTÉMATIQUE ET BIOGÉOGRAPHIE DES ESPÈCES DU GENRE *Gecarcinus* Leach, 1814

Le genre *Gecarcinus* Leach, 1814 (Leach 1814 : 430), dont la diagnose est reprise par Bright (1966 : 190) et Prahl & Manjarrés (1984 : 151), regroupe sept espèces que l'on trouve sur la côte ouest des États-Unis et des deux côtés de l'Atlantique. L'espèce type du genre est *Gecarcinus ruricola* (Linnaeus, 1758),

désignation subséquente par H. Milne Edwards (1838, pl. 21, *Cancer ruricola*), qui indique "America" comme localité type. Türkay (1970) distingue deux sous-genres, *Gecarcinus* et *Johngarthia* et indique leur distribution géographique (1970, 1973a, 1973b) :

• *Gecarcinus* (*Gecarcinus*), espèce type *G.* (*Gecarcinus*) *ruricola* (Linnaeus, 1758).

- *G.* (*Gecarcinus*) *ruricola* (Linnaeus, 1758) - Atlantique ouest : Floride, Bahamas, Antilles, Cuba.
- *G.* (*Gecarcinus*) *lateralis* (Fréminville, 1835) - Atlantique ouest : Floride, Bermudes, Antilles, Amérique centrale à la Guyane. - Pacifique est : Mexique au Pérou.
- *G.* (*Gecarcinus*) *quadratus* Saussure, 1853 - Atlantique ouest : Antilles (Sainte-Croix, Jamaïque, La Barbade). - Pacifique est : Mexique au Pérou.

• *Gecarcinus* (*Johngarthia*), espèce type *G.* (*Johngarthia*) *planatus* par désignation originale de Türkay (1970 : 343, 347), localité type Todos Santos, à proximité du cap San Lucas, péninsule de Basse Californie.

- *G.* (*Johngarthia*) *planatus* Stimpson, 1860 - Pacifique est : golfe de Californie, Revillagigedo, Clipperton.
- *G.* (*Johngarthia*) *lagostoma* H. Milne Edwards, 1837 - Atlantique ouest et central : îles de Trinidad, Fernando de Noronha, Atol Das Rocas (Fimpel 1975), Ascension.
- *G.* (*Johngarthia*) *malpilensis* Faxon, 1893 - Pacifique est : île de Malpelo.
- *G.* (*Johngarthia*) *weileri* (Sendler, 1912) - Atlantique est : côte du Cameroun et îles du golfe de Guinée.

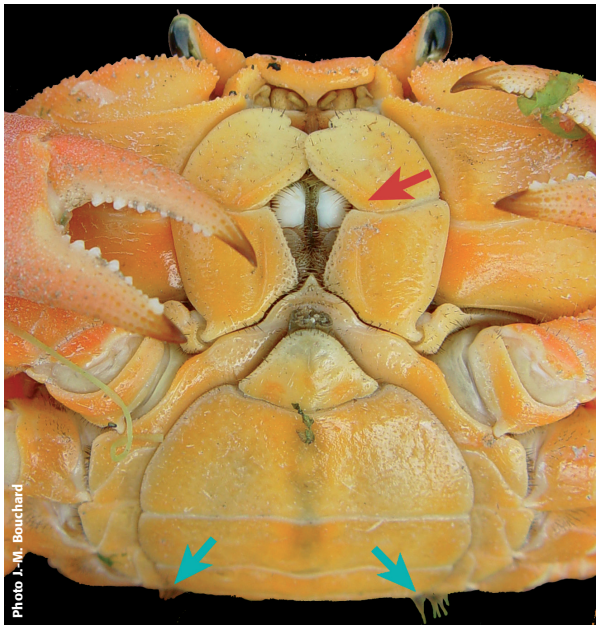


Figure 364 : *Gecarcinus planatus*, vue ventrale. La flèche rouge, positionnée sur le troisième maxillipède, indique la région du cadre buccal. Les flèches bleues montrent les touffes de soies hydrophiles.
Gecarcinus planatus*, ventral view. The red arrow, positioned on the 3rd maxilliped, indicates the area of the mouth. The blue arrows show the hydrophilic silk tufts.*

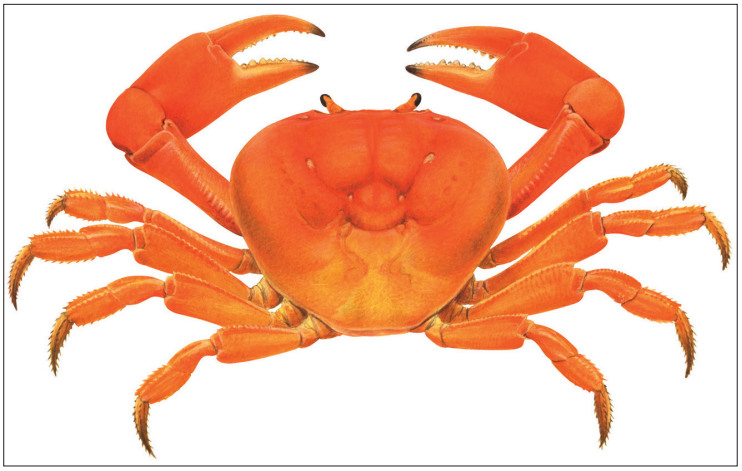


Figure 363 : *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860, vue dorsale. Aquarelle du peintre Roger Swainston ©.
Gecarcinus planatus *Stimpson, 1860, dorsal view. Watercolour by Roger Swainston* ©.

Türkay (1970) distingue *Johngarthia* de *Gecarcinus* par les caractères suivants : exopodite du troisième maxillipède particulièrement long, ses soies s'étendant au-delà de l'articulation ischion-mérus (*versus* court, les soies n'atteignant pas l'articulation ischion-mérus chez *Gecarcinus*) ; appendice terminal du premier gonopode plissé vers l'extérieur, court, ne dépassant pas les soies du basis (*versus* long, sans repli, atteignant largement les soies du basis chez *Gecarcinus*) ; bord distal du mérus du troisième maxillipède présentant une échancrure en forme de "V" (*versus* bien arrondi ou tronqué chez *Gecarcinus*).
Ce sous-genre apparaît dans les travaux de Prahl (1983), Prahl & Manjarrès (1984) et Hartnoll (1988). Un genre à part entière est constitué par Türkay (1987 : 145, 147). Cependant, les observations faites pour ce travail sur des spécimens dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris montrent que cette séparation n'est pas satisfaisante, une position également partagée par Tavares (comm. pers.). Le sous-genre *Johngarthia* n'a donc pas été retenu ici.

Voici une diagnose de *Gecarcinus planatus* Stimpson, 1860, donnée à partir des lots récoltés à Clipperton et déposés au Muséum national d'Histoire naturelle.

• Matériel examiné :
cocoteraie entre le camp de base (ou camp Bougainville) et la zone de débarquement (ou Port Jaouen), 12 spécimens (MNHN-B 13156-13164, 16029, 28823, 29849) ; camp Bougainville, 1 spécimen (MNHN-B 29848).

• Nouvelle diagnose :
animal de taille moyenne et de couleur rouge orangé (Fig. 363). Front légèrement déprimé, à peine granuleux. Au-dessus du bord frontal, deux lobes très marqués, de part et d'autre du fort sillon médian de la carapace. Bord orbital dentelé et dent exorbitaire non saillante. L'angle orbitaire interne rejoignant le bord frontal. Mérus du troisième maxillipède ne masquant jamais l'antennule et marqué sur son bord distal d'une encoche en "V" (Fig. 364). Bord supérieur

du carpe du premier péréiopode avec deux mamelons émoussés chez les adultes, et deux dents pointues chez les jeunes individus. Péréiopodes 2-5 épineux sur le bord dorsal du mérus et du propode et sur le bord ventral du propode ; dactyle avec six rangs d'épines. Segments de l'abdomen tous libres. Appendice terminal du premier gonopode mâle court, pilosité du basis faible avec des soies courbées vers l'extérieur ; ouverture distale hors du pli terminal. Deuxième gonopode avec les gouttières spermatiques fermées.

RECENSEMENT DE LA POPULATION DE *Gecarcinus planatus*

Des recensements de populations de crabe *Gecarcinus* ont déjà été faits au Mexique chez *G. planatus* de l'île Socorro (Pérez-Chi 2005), et chez *G. lateralis* de la forêt humide de Veracruz (Capistrán-Barradas *et al.* 2003). La méthode des transects a été utilisée dans les deux cas. Toutes les saisons ont été étudiées à Socorro et seulement la saison humide à Veracruz (jugée plus favorable pour les comptages que la saison sèche au cours de laquelle les crabes sont inactifs et restent dans leurs terriers).
À Clipperton le précédent recensement de *G. planatus* est celui d'Ehrhardt (1968a). L'un des objectifs principaux de la mission 2004-2005 était de le mettre à jour.

Méthodes et résultats de 1968

Ehrhardt réalise son premier comptage entre la fin du mois de mai et le début d'août 1968. Les observations sont faites en fin d'après-midi, vers 17 h (ce qui correspond au début de la période d'activité des crabes), sur trois quadrats de 10 m² : l'un au bord du lagon, l'autre sur le bord du platier, le troisième entre les deux. Ce dispositif est appliqué simultanément dans six secteurs de l'île. Pour chaque secteur, la densité moyenne est exprimée en individus par m² (ind./m²). Les résultats, publiés la même année, font état de 1,4 ind./m² en bord de mer (7,6 %), 14,5 ind./m² en bordure lagonaire (79,8 %), et 2,3 ind./m² entre les deux (12,6 %). Rapportée à la surface totale de l'atoll, la densité moyenne est de 6,53 ind./m², soit une population totale de *G. planatus* de l'ordre de 11 millions d'individus. La prédilection des crabes pour la bordure du lagon est expliquée par l'abondance de nourriture (algues et plantes aquatiques) à cet endroit. Selon Ehrhardt le nombre d'individus est sous-estimé parce que les juvéniles restent souvent cachés au fond des terriers. Le sex-ratio de la population n'a pas été évalué.

Matériel et méthodes en 2005

Une prospection préliminaire sur tout l'atoll a montré que la distribution des terriers est hétérogène. La plupart du temps ils sont regroupés sur une ou plusieurs "bandes" de 10 à 50 m de largeur non loin de la bordure du lagon ou sur l'extérieur de la couronne récifale, juste avant le talus de débris coralliens qui surplombe la plage. Des milliers de crabes peuvent sortir de ces terriers en période d'activité maximale sans qu'il soit possible de savoir exactement combien d'individus occupent chaque terrier en période de repos.
La méthode de comptage retenue pour ce travail diffère sensiblement de celle de 1968. À cette époque, il est probable que l'extrapolation à des secteurs entiers de résultats obtenus sur de petits quadrats (10 m²) a été une source de surestimation du nombre total des *G. planatus*. La méthode retenue ici doit permettre de mieux tenir compte de la répartition hétérogène des crabes.
Dix-sept secteurs ont été distingués sur l'atoll, en fonction du profil pédologique (Fig. 365). La surface de chaque secteur a été calculée par relevé de points GPS reportés sur une carte du Service hydrologique de la Marine (SHOM). Pour chaque secteur, la surface colonisée par les crabes (zones de terriers, anfractuosités abritant de nombreux individus) a été déterminée avec la plus grande précision possible et deux ou trois surfaces d'observations (quadrats) ont été définies. Un quadrat de 100 m² (10 × 10 m) a été choisi hors des surfaces peu ou pas colonisées (moins de deux terriers pour 100 m²). Il a été doublé par un second quadrat situé à au moins 20 m de distance. Un troisième quadrat a été considéré dans certains cas si :

- les résultats des comptages entre les deux premiers quadrats différents de plus de 20 % ;
- la répartition des terriers est très hétérogène ;
- les profils pédologiques sont localement distincts (par exemple, présence d'une piste d'atterrissage dans le secteur 12).

Cette troisième mesure n'a été effectuée que deux fois (secteurs 3 et 12). Pour chaque secteur le comptage retenu est la moyenne pour les deux ou trois quadrats.

Le "rocher" constitue le secteur 5, inclus dans un secteur qui comprend ses abords immédiats (secteur 4). Le camp de base (Bougainville, secteur 1) et la petite cocoteraie à l'ouest de l'île (secteur 8) sont considérés comme des secteurs à part entière. Le recensement moyen pour ces deux cocoteraies (170 ind./100 m²) a été appliqué aux secteurs comprenant d'autres cocoteraies (secteurs 14 et 16). Les secteurs 9a et 9b, constituent l'essentiel de la surface des terrasses bordant le lagon et offrent aux crabes un accès aisé à l'eau et aux plantes aquatiques. Pour ces deux secteurs remarquables, quatre comptages ont été effectués, correspondant à des quadrats de 100 m² chacun (5 × 20 m), séparés par 20 m au minimum.
Au total 44 quadrats ont été considérés, avec des comptages réalisés du 9 au 19 février 2005, de 10h30 à 17h00, lorsque la plupart des crabes étaient dans leurs terriers. Le nombre d'ouverture de terriers a été compté, puis le substrat creusé jusqu'à environ 20-30 cm de profondeur. Les occupants de chaque terrier ont été comptés par sexe (hors juvéniles) et éloignés du quadrat afin de ne pas être comptabilisés deux fois. Les crabes présents à la surface du

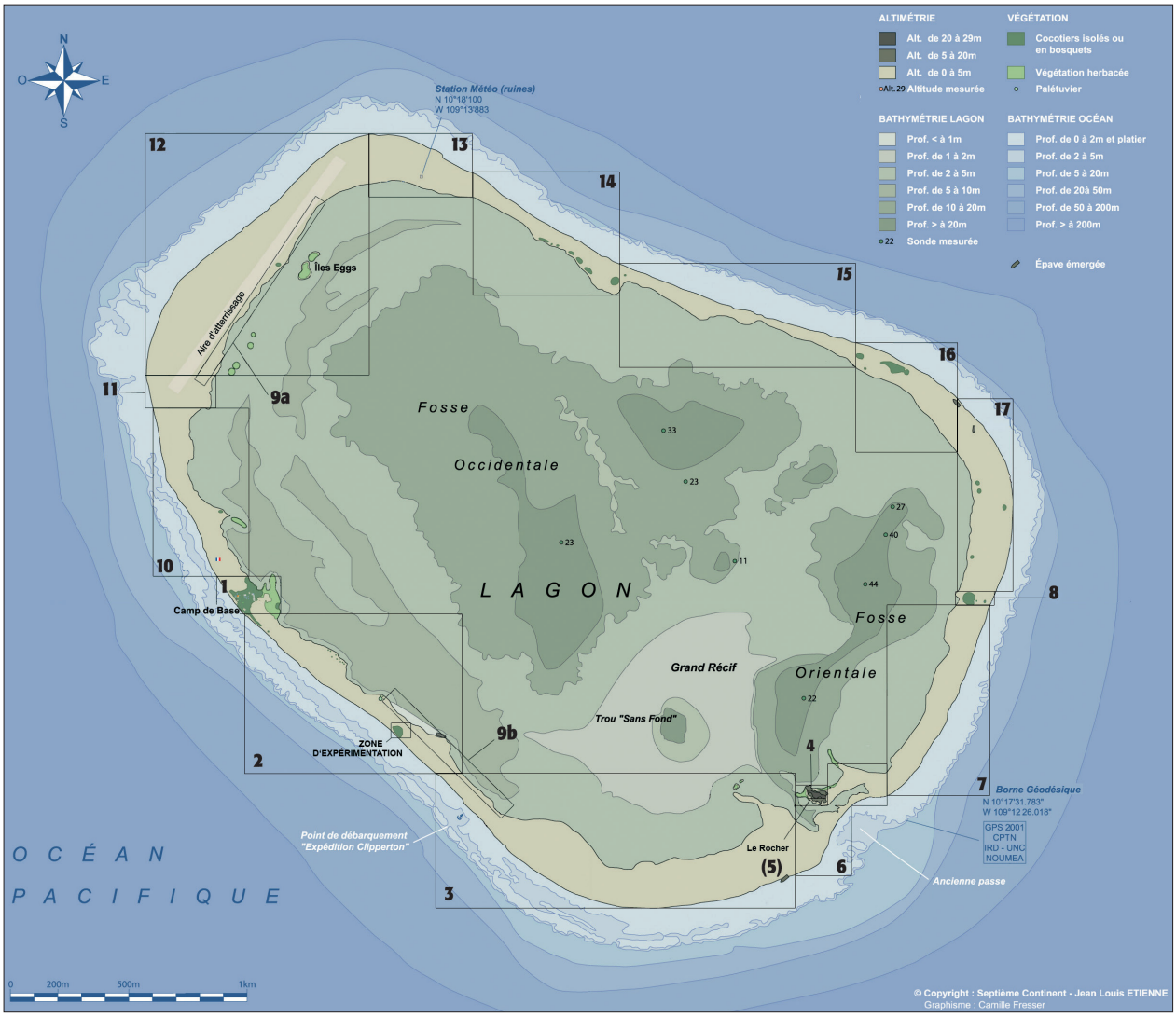


Figure 365 : carte de l'atoll de Clipperton, avec identification des 17 secteurs prospectés pour cette étude.
Chart of Clipperton atoll, showing the 17 zones covered during this study.

quadrat en début de comptage ont été comptés, mais pas les individus pénétrant dans ce même quadrat au cours d'un comptage. Les résultats pour chaque secteur sont présentés dans le tableau LV.

Résultats pour 2005

La surface de l'atoll prise en compte est de l'ordre de 824 000 m² pour une population de crabes estimée à 1 250 000 individus, ce qui représente une densité moyenne de 1,5 ind./m². L'écart maximal entre deux comptages sur un même quadrat, d'environ 10 %, permet de proposer un intervalle entre 1 129 000 et 1 380 000 individus (1,4-1,7 ind./m²). Sur toute la surface émergée de l'atoll, de l'ordre de 1,7 km², la densité globale est de 0,7 ind./m², soit un individu pour 1,4 m². Pour l'ensemble des secteurs, le sex-ratio moyen (mâles/femelles) est de 1/0,77, soit environ huit femelles pour 10 mâles.

Comparaison des recensements de 1968 et 2005

Les deux recensements donnent des résultats très différents : 11 millions de crabes en 1968 et au maximum 1,4 million de crabes en 2005, soit un écart d'un facteur 10. Cette différence peut correspondre à une réelle diminution de la population de crabe ou être due à la différence de méthodologie. L'échantillonnage d'Ehrhardt (1968a) repose sur un comptage des crabes en surface, en fin d'après-midi (vers 17h), dans des quadrats de taille réduite (10 m²), et seulement dans les secteurs à forte concentration de terriers. Cette méthodologie peut légèrement sous-estimer le nombre des crabes s'ils ne sont pas tous présents en surface lors du comptage. À l'inverse, il est plus probable que l'extrapolation à l'ensemble de l'atoll de résultats obtenus dans des secteurs de forte densité surestime la population.
Quelle que soit la différence de méthodologie entre les deux époques il semble néanmoins que la population de *Gecarcinus* soit en phase de régression sur l'atoll de Clipperton. Jost (2007) cite des rapports antérieurs à 1968 attestant d'une forte densité d'individus avec une "gêne occasionnée par les crabes". Au cours de notre séjour, les témoignages des ornithologues R. Pitman et L. Ballance, et de la biologiste V. Solis-Weiss, venus plusieurs fois sur l'île depuis 15 ans, laissent également penser que la population de crabes est en régression. Ces chercheurs indiquent également qu'ils n'ont pas été "gênés" par les crabes au cours de la mission 2005,

Tableau LV : résultats des observations dans les 17 secteurs retenus pour cette étude. La position en latitude/longitude correspond au centre du premier quadrat de chaque secteur. La surface totale est la somme des surfaces de tous les secteurs, sans les secteurs 9a-b, en grande partie englobés dans les secteurs 2-3 et 12 (cf. Fig. 365). Le sex-ratio est exprimé en nombre de femelles (F) pour un mâle (M) : M/F. Le nombre d'individus par chaque secteur est extrapolé à la surface totale du secteur, à partir du nombre d'individus pour 100 m².
Synthesis of observations made in the 17 zones covered by this study. The position in lat./long. is of the centre of the first quadrat in each section. The total surface area is the sum of all the sections, excluding 9a-b which are encompassed by sections 2-3 and 12 (cf. Fig. 365). The gender ratio is expressed as the number of females per male: M/F. The population count of each section is extrapolated from the density per 100 m².

Secteur	Position	Couverture végétale	Surface (m²)	Nombre de terriers (pour 100 m²)	Nombre d'individus (pour 100 m²)	Nombre d'individus par secteur	Sex ratio
1	10° 18,033' N 109° 13,805' W	*Cocos nucifera*, *Ipomea* sp., *Carex* sp.	15 000	pas de valeurs : couvert végétal important	179	26 850	1/0,53
2a-Nord	10° 17,820' N 109° 13,650' W	Proximité phanérogames aquatiques	86 800	36	212	184 016	1/0,77
2b-Sud	10° 17,615' N 109° 13'405' W	Proximité de *C. nucifera* et autres phanérogames aquatiques	49 600	44	270	133 920	1/0,58
3a	10° 17,325' N 109° 12,655' W	Aucune	31 500	anfractuosités	24	7 560	1/0,8
3b	10° 17,332' N 109° 12,834' W	Aucune	62 000	23	150	93 000	1/0,27
4	10° 17,532' N 109° 12,426' W	Aucune	2 300	7 + anfractuosités	36	828	1/1,33
5	10° 17,463' N 109° 12,448' W	Aucune	3 000	anfractuosités	3	90	
6	10° 17,553' N 109° 12,401' W	Faible (*Carex* sp.)	10 500	54	69	7 245	1/0,57
7	10°17,849' N 109°12,181' W	Aucune	93 500	16	124	115 940	1/0,93
8	10° 18,038' N 109° 12,107' W	Faible (*Cocos nucifera*, 700 m²)	700	12	162	1 134	1/0,61
9a-b	Voir figure 365	Phanérogames aquatiques dans le lagon	56 500	9 + anfractuosités	454	256 510	
10	10° 18,212' N 109° 13,926' W	Aucune	109 500	28	95	104 025	1/0,87
11	10° 18,414' N 109° 13,962' W	Proximité de phanérogames aquatiques	16 000	anfractuosités	80	12 800	
12	10° 18,650' N 109° 13,935' W	Proximité de phanérogames aquatiques	169 000	17	70	118 300	
13	10° 18,962' N 109° 13,155' W	Aucune	52 000	anfractuosités	205	106 600	1/0,68
14	10° 18,414' N 109° 13,962' W	*Cocos nucifera* (8 500 m²)	22 200	39	73	16 206	1/0,75
15	10° 18,831' N 109° 12,945' W	Aucune	33 000	29	75	24 750	1/0,75
16	10° 18,831' N 109°12,945' W	Faible (*Cocos nucifera*, 650 m²)	22 500	52	132	29 700	1/0,89
17	10° 18,375' N 109° 12,054' W	Aucune	45 000	12	33	14 850	1/1,21
Total/Moyenne			**824 100**	**21**	**129**	**1 254 324**	**1/0,77**

contrairement à leurs visites précédentes.
En conclusion, même si la différence de méthodologie entre les recensements de 1968 et de 2005 ne permet pas de comparer rigoureusement les deux résultats, il semble avéré que la population de *Gecarcinus* de Clipperton a diminué de façon très importante ces dernières années. Cette diminution peut être attribuée à deux facteurs :

- la diminution de la ressource en nourriture ;
- une augmentation de la prédation sur les crabes.

La couverture végétale d'ipomées (*Ipomea pes-caprae*), une plante rampante de la famille des liserons, est pour les crabes une source de nourriture, ainsi qu'un abri leur permetant de résister à la déshydratation en profitant de l'hygrométrie, importante sous le feuillage et dans l'enchevêtrement des racines. Depuis les travaux de Sachet (1959) et de Niaussat (1986), il est indéniable que cette couronne d'ipomées a subi une réduction très importante. Durant la mission de 2005 elle était limitée à 800 m² environ, près du camp de base (Bougainville) et à proximité du "rocher" (pointe du "Pouce"), alors qu'elle bordait autrefois tout le pourtour du lagon. Il est peu probable que les conditions climatiques soient à l'origine de cette réduction. L'ipomée est une plante rustique, à croissance très rapide, ne nécessitant que la présence d'eau et d'éléments organiques abondants près du lagon de Clipperton. Par contre, il n'est pas exclu que les crabes eux-mêmes, dont la population était très élevée par le passé, soient une des causes de la réduction de cette couverture végétale.
Jusqu'à une certaine époque, les principaux prédateurs du crabe *Gecarcinus* ont été les porcs (*Sus scrofa*) introduits sur Clipperton en 1897, éradiqués une première fois en 1958 (Sachet 1962a, 1962b), probablement réintroduits en 1966 et éliminés définitivement en 1968 (Lorvelec & Pascal 2006). D'après l'examen de leurs excréments les porcs étaient des consommateurs de la couverture végétale, de crabes, d'œufs et probablement aussi d'oisillons. Depuis cette période il semble que les rats (*Rattus rattus*), introduit accidentellement à la suite d'un naufrage à la fin des années 1990, soient devenus les seuls prédateurs de *G. planatus*. Un indice de leur abondance a été estimé à partir de la capture de 174 individus : les rats sont concentrés dans les secteurs qu'affectionnent les crabes (cocoteraie et zone à couverture végétale) et l'examen de 66 contenus stomacaux a montré que 13 % d'entre eux contenaient des restes de crabes (Lorvelec & Pascal 2006).

ÉLÉMENTS D'ÉCOLOGIE DE *Gecarcinus planatus*

Comme tous les Gecarcinidae, *G. planatus* est un crabe terrestre qui présente des adaptations remarquables à la vie aérienne. Son écologie a été étudiée dans deux îles isolées du Pacifique : Clipperton (Ehrhardt & Niaussat 1970 ; Niaussat & Ehrhardt 1971) et Socorro (Jiménez *et al.* 1994 ; Pérez-Chi 2005). Chez tous les crabes terrestres divers facteurs limitent l'établissement des populations (Wolcott 1988). Chez *G. planatus* de Clipperton les principaux facteurs limitants sont la couverture végétale, la nature du sol et l'ensoleillement. Par contre, la température de l'air, constante et clémente (28-30° C), ainsi que l'accès facile à l'eau douce et/ou salée constituent plutôt des conditions d'installation favorables.

Matériel et méthodes

Les observations faites pendant ce séjour sur l'atoll concernent la période d'activité, l'alimentation, l'hydratation, et l'établissement des terriers. Le terrain jugé le plus propice pour ces observations est identifié sur la figure 366 par la "zone d'expérimentation", située à l'intérieur du secteur 2. À cet endroit, la largeur de l'atoll est assez réduite et il n'y a pas d'obstacle particulier, mis à part un dévers d'environ 80 cm de haut en bordure de lagon, un obstacle malgré tout facile à franchir pour les crabes. Côté mer, l'accès à la plage se fait sans difficulté. Un quadrat d'observation de 100 m² (10 × 10 m) a été délimité à l'aide de quatre fers plantés au sol et reliés par une cordelette fine, légèrement surélevée par rapport au sol pour permettre le passage des animaux. À environ 15 m de son angle nord-est, il est bordé d'une vingtaine de cocotiers, dont des jeunes pousses, de vieilles souches, et de nombreux vestiges de noix de coco (Fig. 366).

Les positions des entrées des terriers, 113 orifices numérotés de 1 à 113, et l'ensemble des éléments remarquables (débris végétaux, pierres, noix de coco) ont été reportées sur une représentation graphique du quadrat. Cent crabes ont été capturés lorsqu'ils sortaient de leur terrier, numérotés au marqueur indélébile sur la face dorsale de leur carapace (Fig. 373), mesurés (largeur × longueur de la carapace) et sexés. Leur comportement a été observé pendant huit jours, juste avant le crépuscule, de 18h à 19h30. En moyenne seulement 25 crabes marqués, soit 1/4 du total, ont été observés quotidiennement.

Résultats

Les résultats suivants ont été obtenus sur le quadrat d'observation :

- Les individus reviennent régulièrement dans une surface de l'ordre de 0,5 m² autour de leur terrier. Quatorze observations d'individus entrant et sortant du même trou montrent que certains crabes au moins ont leur propre terrier. À l'inverse, le partage du même terrier par plusieurs individus a également été observé (voir plus loin : "Les terriers").



Figure 366 : observation des crabes par J.-M. Bouchard, sur le bord du quadrat d'observation de la zone d'expérimentation (secteur 2).
Observation of crabs by J.-M. Bouchard at the edge of the reference quadrat in the experimental section.

• Les crabes tentant d'entrer dans des terriers étrangers sont refoulés par leurs congénères. La majorité des contacts physiques se déroulent sans comportements agressifs.
• Les déplacements des crabes autour de leurs terriers sont limités à une trentaine de mètres, principalement pour des motifs alimentaires. Les trajets sont effectués vers la cocoteraie (noix de coco, palmes de cocotier…) ou vers des sources de nourriture occasionnelles (cadavres d'animaux).
• Aucun déplacement en direction de la mer ou du lagon n'a été observé, même lors d'une observation de nuit. Il semble que plusieurs communautés distinctes (haut de l'atoll, proximité du lagon, cocoteraie) cohabitent sans vraiment se mélanger. Par exemple, seuls les crabes vivant sous les surplombs proches du lagon ont été observés en train de s'abreuver au lagon ou de se nourrir des phanérogames de la bordure lagonaire. Les crabes éloignés du lagon, comme ceux du quadrat d'observation, se nourrissent principalement des cadavres de fous situés à proximité. Dans ce cas, l'humidité de leurs terriers et la température plus fraîche qui y règne paraissent suppléer efficacement à la nécessité d'aller s'abreuver au lagon.

Périodes d'activité

La majorité des crabes terrestres ont des rythmes biologiques circadiens (Palmer 1971 ; Bliss 1979) avec une activité généralement nocturne (Henning 1975 ; Klassen 1975 ; Bliss *et al.* 1978 ; Bliss 1979 ; Pérez-Chi 2005). Dans quelques cas, par exemple en cas de pluie ou dans les environnements humides des sous-bois, les Gecarcinidae peuvent également être actifs de jour (Powers & Bliss 1983 ; Hicks *et al.* 1984). L'hygrométrie ambiante semble donc être le principal facteur qui influence l'activité de ces crabes.
Sur l'atoll de Clipperton, en dehors du "rocher" et des cocoteraies, il y a très peu d'ombre et la température est maximale vers midi. À ce moment, les crabes adultes s'abritent du soleil dans leur terrier ou dans d'autres refuges : terrasses naturelles composées de débris de coraux accrétionnés par les phosphates (Fig. 367), ou amoncellements végétaux près de la cocoteraie (Fig. 368). Une heure et demie avant le crépuscule, ils sortent de leur torpeur et investissent massivement la surface l'atoll.
En cours de journée, il est possible de trouver de jeunes crabes actifs dans les rares lieux ombragés de l'atoll. Très exceptionnellement, quelques individus adultes ont été observés actifs de jour dans la cocoteraie ou immergés dans quelques centimètres d'eau sur le bord du lagon et se nourrissant de phanérogames. Sur l'île voisine de Soccoro, où la couverture forestière est plus dense, une activité diurne de *G. planatus* est normale, plus ou moins importante selon les caractéristiques de la végétation (densité, hauteur, couverture et dominance) (Jiménez *et al.* 1994).



Figure 367 : groupe de *Gecarcinus planatus* réfugiés pendant les heures les plus chaudes de la journée sous une terrasse naturelle composée de l'accrétion de débris coralliens.
Group of Gecarcinus planatus *sheltering during the heat of the day under a natural ledge formed by a concretion of detritic coral.*



Figure 368 : *Gecarcinus planatus* s'abritant du soleil sous les débris végétaux de la cocoteraie du camp de base.
Gecarcinus planatus *avoiding the sun under vegetable debris from the coconut grove of the base camp.*

Les terriers

Comme tous ses homologues gecarciniens *G. planatus* entre et sort de son terrier en déplacement latéral. Le diamètre du terrier est donc légèrement supérieur à la longueur (l) du céphalothorax du plus gros crabe qui y réside. Pour creuser ou entretenir son terrier le crabe se positionne latéralement par rapport à la direction dans laquelle il souhaite creuser. À l'aide de la face interne de sa pince (souvent la gauche), il pousse les sédiments vers le haut de l'ouverture. Il effectue ensuite un geste équivalent avec la face externe de sa seconde pince (souvent la droite) pour repousser le sédiment encore plus loin (Fig. 369). Cette activité n'a été observée qu'au crépuscule ou de nuit, lorsque le crabe peut se protéger d'une insolation trop importante. Généralement, les terriers sont creusés à l'abri des vents dominants, pour éviter les risques de dessiccation. La durée quotidienne de déblaiement varie en fonction de la nature du sol. Chez *G. lateralis*, en sol peu compact, elle est en moyenne d'une demi-heure par jour (Capistrán-Barradas *et al.* 2003).



Figure 369 : technique de déblaiement du terrier utilisée par *Gecarcinus planatus*. En position latérale devant l'entrée, avec utilisation successive des deux pinces pour repousser les sédiments loin de l'ouverture.
Burrow excavation technique used by Gecarcinus planatus*. Positioned laterally in front of the entrance, the crab uses both claws alternately to shovel the substrate away from the opening.*

Certaines populations de Gecarcinidae établissent leurs terriers à une distance importante de la mer, parfois à plus de 300 m, ce qui leur interdit d'y effectuer des allers-retours quotidiens, notamment en raison du risque de prédation (Hartnoll 1988). Quelques espèces, comme *G. ruricola*, préfèrent un environnement forestier plutôt que des étendues sableuses. Elles y trouvent à la fois de la nourriture et un meilleur abri contre les prédateurs (Capistrán-Barradas *et al.* 2003). À Clipperton, les terriers ne sont jamais situés très loin du rivage. Les deux principaux facteurs pour leur établissement sont la proximité de nourriture (par exemple, la présence ou non d'oiseaux morts et d'éléments végétaux) et la structure du sol.
Les zones de granulométrie moyenne ne conviennent pas aux crabes pour creuser leurs terriers, à cause des éboulement fréquents. Par contre, ils affectionnent les zones de sable fin, solidifiées en surface par les fientes d'oiseaux (Fig. 370). Les déjections, mêlées aux éléments minéraux, forment une croûte très dure sur laquelle il est parfois possible de marcher sans la briser. Dans ces secteurs le nombre de terriers est important, avec un réseau complexe de conduits souterrains (Niaussat & Ehrhardt, 1971). Les sédiments à forte granulométrie (débris coralliens de moyens à gros) peuvent également être accrétionnés par les déjections d'oiseaux avec formation de cavités utilisées comme abris par les crabes. Une accrétion du même type existe également en bordure du lagon à partir du phosphate issu du processus de phosphatisation décrit par Bourrouilh-le Jan *et al.* (1985) et la formation de terrasses ombragées et humides sous lesquelles les crabes s'abritent durant la journée (Fig. 367).
Dans certains secteurs il semble que l'absence de zone de repos pour les oiseaux de mer explique les faibles densitées de crabes. Ces zones sans oiseaux ont été signalées par Ehrhardt (1968a) et Niaussat (1986), dans le nord et le nord-est de l'atoll. Elles ont été observées pendant cette mission dans les secteurs 15 et 17 pour lesquels la densité des crabes est effectivement faible (Tab. LV : 33-75 ind./100 m²). La végétation y est pauvre, limitée à quelques cocotiers et phanérogames en bordure de lagon. La faible densité des crabes s'explique ici par un sédiment trop fin, non durci par les déjections d'oiseaux et donc peu propice au creusement des terriers, ainsi que par une faible disponibilité en nourriture.

La balance hydrique chez *Gecarcinus planatus*. Comparaison avec d'autres crabes terrestres

Chez les brachyoures le niveau d'adaptation à la vie terrestre s'apprécie en considérant le temps maximal que l'animal passe hors de l'eau, il est variable selon les familles. Hartnoll (1988) propose cinq niveaux distincts (T1 à T5). Les espèces du genre *Gecarcinus* sont classées au niveau T4, c'est-à-dire qu'elles n'ont pas besoin d'immersions régulières et qu'elles sont capables d'extraire l'eau : de leur nourriture, par capillarité dans un sol humide, ou à partir de la rosée matinale (Wolcott 1976, 1984). Ce niveau d'adaptation est également observé chez les espèces du genre *Gecarcoidea*, en particulier *G. natalis* (Pocock, 1888) de l'île Christmas (Gibson-Hill 1947) et *G. lalandii* H. Milne Edwards, 1837 aux îles Marshall (Bright & Hogue 1972 ; Holthuis 1953). Les espèces du niveau T5, comme les crabes Geosesarmidae, n'ont plus besoin d'accéder à un point d'eau, même pour la ponte, car le développement se fait sous forme abrégée en milieu terrestre.
En raison de la perméabilité de leur cuticule, les crustacés terrestres perdent souvent leur eau plus rapidement que les autres arthropodes (Edney 1977). La perte hydrique maximale se fait au travers du



Figure 370 : zone de sable fin durci par les déjections des oiseaux de mer. Ce type de substrat convient très bien à *Gecarcinus planatus* pour la construction de ses terriers.
Area of fine sand hardened by guano. This type of substrate is well suited to the building of burrows of Gecarcinus planatus.

tégument et non pas au niveau de la surface branchiale (Herreid 1969). C'est la raison pour laquelle *Gecarcinus planatus* est une espèce sciaphile (qui affectionne les zones ombragées). Bliss & Mantel (1968) ont montré que la balance hydrique des crabes adultes est maintenue grâce à l'action concertée des sacs branchiaux péricardiaux et du système digestif. Ces organes prélèvent, stockent et redistribuent l'eau et les sels minéraux, sous le contrôle du système nerveux central. La perte d'eau par unité de poids est inversement proportionnelle à la taille de l'animal (Ahsanullah & Newell 1977 ; MacMillen & Greenaway 1978 ; Warburg & Goldenburg 1984). Certains crabes peuvent "boire" l'eau en se servant de leur pince pour amener des gouttes d'eau à leur bouche. Dans ce cas l'eau n'est peut-être pas ingérée mais aspirée dans les chambres branchiales pour les hydrater (Gibson-Hill 1947).

La perte d'eau chez les crabes terrestres est inversement proportionnelle à la "terrestrialité", les espèces vivant loin de l'estran présentant les plus bas taux de perte hydrique (Edney 1961). Les espèces qui sont proches du rivage peuvent compenser une partie de la perte hydrique en forant des terriers dont l'extrémité atteint la nappe phréatique. Le crabe peut alors s'immerger jusqu'à deux heures par jour dans un diverticule aquatique de son terrier (Gifford 1962 ; Herreid & Gifford 1963 ; Cameron 1981). À Clipperton, aucun des forages effectués dans les terriers n'a mis en évidence de diverticule terminal contenant de l'eau stagnante. Cependant, tous les terriers étaient remarquablement frais et humides, peut-être à cause de la proximité d'une lentille d'eau douce située vers 50 cm de profondeur. Pour une autre espèce, *G. lateralis*, Bliss & Boyer (1964) et Bliss & Mantel (1968) ont montré que le crabe ne creusait jamais son terrier jusqu'à la nappe phréatique et qu'il pouvait survivre des années sans accès direct à un environnement aquatique.

Des mesures de l'humidité et de la température ont été faites à l'intérieur des terriers à l'aide de capteurs Vernier™ interfacés à un ordinateur portable AppleTM. Elles montrent que l'humidité augmente avec la profondeur du terrier et que, l'inverse, la température baisse. Sur une quinzaine de mesures, l'humidité relative du terrier est comprise entre 92 et 100 %, soit jusqu'à 13 % de plus qu'à l'extérieur où elle est d'environ 87 %. La température minimale dans le terrier est de 26° C, pour une température extérieure de l'ordre de 28-29° C. Les crabes terrestres peuvent aspirer l'humidité du sol à l'aide de soies hydrophiles (Wolcott 1984). De telles soies ont été mises en évidence entre les pattes ou sur l'abdomen chez les crabes Mictyridae, Ocypodidae et Gecarcinidae (Bliss 1963 ; Gross *et al.* 1966 ; Hartnoll 1973 ; Powers 1975 ; Wolcott 1984). *G. planatus* possède de telles soies hydrophiles, situées entre la base de l'abdomen et la cinquième paire de pattes ambulatoires (Fig. 364, flèches bleues).

Chez *G. planatus* les visites au lagon sont rares. Un tel comportement a été observé par Niaussat & Ehrhardt (1971), avec quelquefois des immersions totales. Ce comportement d'immersion n'est pour l'instant signalé que chez *G. planatus* (Powers & Bliss 1983). Niaussat & Ehrhardt l'expliquent par la nécessité pour le crabe de s'hydrater périodiquement. Ehrhardt (1968b) a par ailleurs étudié la capacité de survie du crabe en immersion totale. Cependant, en deux mois de présence sur l'atoll, l'immersion des crabes a rarement été observée. En particulier, au cours des 10 jours d'observations intensives sur les 100 crabes marqués, très facilement repérables à la surface de l'atoll, aucun crabe n'a effectué de visite au lagon, situé à une cinquantaine de mètres seulement. Pour s'hydrater, *G. planatus* n'aurait donc pas besoin de s'immerger périodiquement, l'humidité naturelle de son terrier lui procurant assez d'eau.

La protection et l'environnement humide du terrier sont propices à l'exuviation. Le crabe est vulnérable avant la mue, lorsque sa mobilité est réduite, et après, lorsque sa carapace est molle. Il reste dans son terrier pendant cette période, parfois plusieurs semaines sans se nourrir (Bliss 1968, 1979 ; Dunham & Gilchrist 1988). Au cours de notre mission, les crabes "mous" ont toujours été observés dans leur terrier.

En conclusion, par rapport aux autres crabes terrestres, *G. planatus* est un crabe d'un niveau de "terrestrialité" élevé (T4). Il n'est vraiment tributaire de l'océan que pendant la période de frai lorsque la femelle doit libérer ses œufs dans l'eau de mer. Par contre, il survit très bien en milieu tropical même sans la proximité d'un plan d'eau douce ou saumâtre. L'eau ingérée avec les aliments et le mécanisme de captage d'humidité de son terrier, à l'aide de soies sétifères, lui permettent de maintenir sa balance hydrique. Par ces caractéristiques *G. planatus* se rapproche beaucoup de *Gecarcoidea natalis* de l'île Christmas, dans l'océan Indien.

Alimentation

Le régime alimentaire des crabes Gecarcinidae est de type omnivore. Il a été étudié par exemple chez *G. lateralis* qui se nourrit d'une grande variété de végétaux (plantes terrestres, algues, mousses, lichens) et qui est également détritivore carnivore, se nourrissant de restes d'animaux morts (Fimpel 1975 ; Bliss *et al.* 1978 ; Wolcott & Wolcott 1984). Sur l'île brésilienne de Trinidad, *G. lagostoma* se nourrit exclusivement de végétaux, en particulier des ipomées et cypéracées qui prolifèrent au bord de l'eau (Bliss *et al.* 1978). À Clipperton *G. planatus* a un régime alimentaire du même type que ces espèces. Voici quelques préférences et modalités qui ont été précisées à partir des observations faites en cours de mission, complétées avec les données de la littérature.

Alimentation végétale

Sur l'atoll de Clipperton la couverture végétale est faible mais suffisante pour constituer la base du régime alimentaire de *G. planatus*. Le crabe se nourrit de :

- palmes de cocotiers tombées à terre, qu'il débarrasse méthodiquement de ses pennes, jusqu'au pétiole, en les découpant en rubans de la dimension



Figure 371 : consommation d'une palme de cocotier par *Gecarcinus planatus*. En bas, la palme du haut est représentée après 24 heures, pour montrer l'action du crabe.
Eating of a coconut palm by Gecarcinus planatus. *Below, the same palm is shown 24 hours later, to illustrate the effect of the crab's actions.*



Figure 372 : consommation d'un "ruban" de palme de cocotier, préalablement découpé par le crabe à la largeur de son cadre buccal.
Eating a "ribbon" of coconut palm, pre-cut by the crab to the width of its mouth.

de son cadre buccal (Figs 371-372) ;
- noix de coco tombées au sol, dont il consomme même la bourre (Fig. 373) ;
- troncs des cocotiers (Fig. 374) ;
- plantes de la bordure du lagon, ipomées ou phanérogames aquatiques (Fig. 375).

Les végétaux frais (jeunes pousses, feuilles vertes) sont toujours préférés aux parties desséchées (fibres de coco) le crabe y trouvant un apport d'eau ainsi qu'un complément azoté important (Hicks *et al.* 1984). Les végétaux sont soit consommés sur place, soit préalablement "traînés" dans le terrier.

••• Alimentation non végétale

Lorsque le couvert végétal est faible ou absent les crabes *Gecarcinus* adaptent leur alimentation. Par exemple à Malpelo, île pratiquement dépourvue de végétation, *G. malpilensis* se nourrit de lézards, de juvéniles d'oiseaux, de congénères (cannibalisme) et de guano (Fox 1975 ; Prahl & Manjarrès 1984). À Clipperton, la part non végétale de l'alimentation de *G. planatus* comprend surtout des cadavres animaux, des œufs et des fientes d'oiseaux de mer. Généralement le crabe a un comportement détritivore mais il peut occasionnellement se comporter en prédateur, soit par cannibalisme sur des congénères affaiblis, soit sur de jeunes oiseaux.

Les cadavres animaux sur Clipperton sont surtout ceux des oiseaux de mer qui fréquentent l'atoll par dizaines de milliers. Les oiseaux morts sont très rapidement recouverts de crabes qui n'en laissent que les os après quelques jours seulement. Les cadavres d'animaux marins rejetés sur la plage sont également rapidement "nettoyés" par les crabes. Il s'agit le plus souvent de poissons (Fig. 376), de tortues marines ou de crustacés (mues de langoustes par exemple).

La consommation d'œufs d'oiseaux par les crabes a été observée à Clipperton, bien qu'ils soient farouchement défendus par les parents. Lorsqu'un crabe a réussi à "voler" un œuf, en profitant de l'absence



Figure 373 : *Gecarcinus planatus* se nourrissant sur une noix de coco.
Gecarcinus planatus *feeding on a coconut.*



Figure 374 : deux crabes *Gecarcinus planatus* se nourrissant des fibres végétales sur le tronc d'un cocotier.
Two Gecarcinus planatus *feeding on the trunk fibres of a coconut palm.*



Figure 375 : phanérogames aquatiques en bordure de lagon, constituant un important apport de végétal frais pour le crabe de Clipperton.
Seagrasses on edge of the lagoon constitute an important source of fresh vegetable matter in the diet of Clipperton crabs.



Figure 376 : *Gecarcinus planatus* se nourrissant sur un cadavre de murène.
Gecarcinus planatus *feeding on the carcass of a moray eel.*

momentanée des parents, il commence par l'éloigner du nid en le faisant rouler entre ses pattes. Il le maintient ensuite solidement entre ses pinces et raye la coquille à l'aide de ses puissantes mâchoires. Lorsque les rayures sont suffisamment profondes pour mettre le chorion à jour, il y découpe un orifice avec ses pinces et en consomme l'intérieur (Fig. 377). À Malpelo, *G. malpilensis* a été observé en train de hisser un œuf sur un petit relief pour le laisser choir et le briser (Türkay comm. pers.). Ce comportement n'a pas été observé à Clipperton, sans doute parce que le relief très plat de l'atoll ne s'y prête guère.

Les fientes d'oiseaux de mer constituent à Clipperton un abondant dépôt de guano, riche en composés azotés. Alors que la concentration en azote des végétaux est relativement faible (Mattson 1980), celle du guano est très forte et les crabes y trouvent un complément alimentaire indispensable. Ce type d'alimentation a été observé à Clipperton et il est également connu à Malpelo chez *G. malpilensis* (Prahl & Manjarrès 1984).

Le comportement de prédation de *G. planatus* à Clipperton a été observé sur de jeunes oiseaux de mer et par cannibalisme sur des congénères affaiblis. Les jeunes oiseaux nichant à terre, à mobilité réduite, peuvent être harcelés de longues heures lorsque l'adulte gardant le nid s'est absenté pour pêcher en mer. Au cours de notre expédition la nidification des fous s'achevait et plusieurs oisillons de la saison avaient accidentellement perdu leurs parents. Peu nourris, faibles, incapables de se défendre contre les attaques incessantes de nombreux crabes, ils ont finalement été traînés hors de leurs nids et dévorés.
Le cannibalisme est courant chez les crabes terrestres. Il est connu chez *G. malpilensis* (Fox 1975), chez *G. lagostoma*, où les juvéniles doivent se réfugier sous des rochers pour échapper à la prédation des adultes (Fimpel 1975), et chez *G. lateralis* (Bliss *et al.* 1978). Ce comportement a également été observé à Clipperton chez *G. planatus* (Fig. 378) mais ses modalités sont mal comprises. Plus particulièrement, il n'est pas possible de savoir si les plus jeunes individus constituent des proies régulières pour les adultes. Dans les secteurs de l'atoll où la densité de terriers est importante, deux ou trois crabes cohabitent généralement dans un même diverticule du terrier. Le plus souvent il s'agit de deux femelles ou d'un mâle et d'un juvénile. Ce type de cohabitation dans le même terrier a déjà été observé chez d'autres crabes terrestres (Feliciano 1962 ; Klassen 1975 ; Saigusa 1978). Dans le cas de la cohabitation adulte/juvénile, le juvénile était parfois de très petite taille à Clipperton (8×9 mm). Il constituait une proie facile pour son compagnon, mais aucune prédation de ce type n'a pu être observée. En fait, il est probable que le cannibalisme soit utilisé chez *G. planatus* et chez les autres crabes terrestres seulement lorsque les autres ressources alimentaires viennent à manquer (Wolcott & Wolcott 1984 ; Wolcott 1988).

Étude comportementale

Différentes observations comportementales ont été faites sur *G. planatus* : partage du terrier par plusieurs individus ou avec d'autres espèces, comportement d'agressivité et communication entre les individus.

Cohabitation de plusieurs individus dans un même terrier

À Clipperton, où l'environnement extérieur est très chaud, les terriers représentent pour les crabes un micro-environnement très favorable. Nos observations montrent qu'un terrier n'est pas occupé par un seul crabe mais comprend souvent plusieurs diverticules, chacun étant occupé par plusieurs crabes. Pour un



Figure 377 : *Gecarcinus planatus* consommant un œuf d'oiseau de mer à Clipperton.
Gecarcinus planatus *eating a seabird egg.*



Figure 378 : *Gecarcinus planatus* finissant de dévorer un de ses congénères.
Gecarcinus planatus *finishes devouring one of its own kind.*

seul individu le forage d'un terrier est coûteux en terme énergétique. Il y a donc un avantage certain à la mutualisation des efforts pour le creusement. À l'inverse, il n'est pas impossible qu'une compétition pour l'occupation d'un même terrier existe.

••• Occupation du terrier par d'autres espèces

Les brachyoures terrestres partagent souvent leurs terriers avec d'autres espèces. Bright & Hogue (1972) reconnaissent plusieurs niveaux de relation inter-spécifique entre les crabes et leurs hôtes selon le caractère obligatoire ou facultatif de la relation. À Clipperton, la mise à jour du contenu des terriers a permis d'y trouver très occasionnellement un Grapsidae, *Geograpsus lividus* (H. Milne Edwards, 1837). Ce crabe est commun sous les rochers à proximité de la bordure lagonaire. Il s'agit ici d'une association facultative avec une espèce étrangère qui trouve provisoirement refuge dans le terrier mais qui utilise également bien d'autres refuges (sous les cailloux, terrasses coralliennes, débris végétaux…). À l'inverse, la présence fréquente d'un myriapode scolopendromorphe dans les diverticules des terriers, semble constituer une association plus forte, même si elle n'est pas obligatoire. Son principal prédateur est le lézard, présent en grand nombre sur l'île. Le myriapode trouve dans le terrier du crabe un refuge contre son prédateur et un environnement favorable pour la ponte de ses œufs.

••• Compétition

La compétition intra-spécifique est peu importante chez ces crabes qui n'ont pas un comportement territorial très marqué. Ceci est peut être dû à leur densité importante sur l'atoll et à la nécessité de partager les terriers. Quelques comportements agressifs ont néanmoins été observés, par exemple à l'occasion d'un déplacement rapide en direction des crabes. Les deux autres réactions dans cette situation sont la fuite ou une "crispation" en position de défense, lorsque l'approche est lente. La compétition pour la nourriture n'est pas très forte. Il est commun de voir les crabes entassés sur une noix de coco ou sur un cadavre sans qu'aucune bagarre ne survienne (Fig. 373, Fig. 376). Les plus gros et les plus forts prennent simplement la meilleure place, en poussant les autres. Il arrive souvent que plusieurs crabes tirent vers leurs terriers le même fragment végétal, une observation également faite par Henning (1975). Dans cette situation le plus robuste emporte la palme, sans que cela déclenche un combat avec ses congénères.

Chez *G. lateralis* des combats ont été observés exceptionnellement entre les mâles au moment de la reproduction (Klassen 1975 ; Wolcott & Wolcott 1982). Ce comportement agressif reste marginal, les crabes de cette espèce cohabitant également dans un même terrier avec, cependant, un espace réservé pour chaque individu. Chez les crabes terrestres Ocypodidae le terrier n'est pas partagé et il existe un véritable comportement agressif pour sa défense, allant de la simple dissuasion à l'affrontement (Vannini 1980).

••• Communication

Chez les crabes terrestres les individus peuvent communiquer par des mouvements des pédoncules oculaires (genre *Ocypoda*) ou des pinces (genre *Uca*), avec des postures remarquables. Mis à part quelques postures agressives ou de soumission, ce type de communication n'a pas été fréquemment observé chez les *G. planatus* de Clipperton qui adoptent plutôt un comportement d'évitement mutuel. Il est probable que l'activité crépusculaire et nocturne ne soit pas favorable aux comportements visuels. Plus généralement, il semble que dans le genre *Gecarcinus* les échanges sociaux complexes et prolongés soient inexistants (Powers & Bliss 1983).
L'utilisation des sens tactile et de chémoréception, bien développés chez *G. planatus*, servent probablement à la communication entre les individus. La sensibilité aux molécules chimiques semble bien développée chez ce crabe qui "sent" ses aliments, en prélevant quelques particules du bout de ses dactyles et en les portant à sa bouche, avant de commencer à s'alimenter. Il est également capable de repérer des cadavres hors de sa vue, à plusieurs dizaine de mètres.

••• Comportement locomoteur

Les déplacements de *G. planatus* sont en général lents. Le crabe qui accorde peu d'importance à la présence humaine, donne une impression de "placidité" et de lenteur dans tous ses mouvements. Les juvéniles sont plus actifs et sont parfois observés en déplacement de jour. À cause de leur taille, ils sont soumis à une pression de prédation (rat) ou à un risque de mutilation (bec d'oiseaux, Fig. 370) plus important que les adultes et compensent vraisemblablement ce risque par une plus grande vivacité.
G. planatus peut grimper le long des troncs des cocotiers (Fig. 374), aptitude également observée chez *G. lateralis* lorsqu'il tente d'échapper à un prédateur (Powers & Bliss 1983). Des individus ont été observés à 1-2 m de hauteur, en train de s'alimenter sur de jeunes feuilles de cocotiers. Alors que *G. lateralis* escalade le tronc en ligne droite, *G. planatus* monte en diagonale, ses dactyles acérés assurant une bonne prise à la surface striée du tronc. Il effectue ainsi une ascension en spirale, effectuant plusieurs fois le tour du tronc avant de parvenir à la hauteur désirée.

••• Croissance - Reproduction

Des mesures biométriques (Largeur "L" × longueur "l" du céphalothorax) ont été réalisées sur environ

200 mâles et femelles arrivés à maturité. La taille moyenne des mâles adultes est de 5,6×4,5cm (n=108, écart-type(σ)=1,50×1,18cm); celle des femelles est de 4,8×4,1cm (n=92, σ=1,36×1,04cm). Les plus gros spécimens sont des mâles. La taille maximale est de 7,9×6,2cm chez les mâles et de 7,8×5,4cm chez les femelles.
Chez les brachyoures les femelles sont mûres lorsque leur abdomen et leurs pléopodes prennent une morphologie typique d'adulte après la mue spéciale nommée mue de maturité. La taille à maturité sexuelle a été estimée sur un lot de 90 individus présentant une morphologie de transition juvénile/adulte. Elle est en moyenne de 1,9×1,6cm.
Le rapprochement sexuel chez les *G. planatus* à été observé sur l'atoll en avril (Étienne comm. pers.; Niaussat 1986) et la période de reproduction se situe en mai. Au cours de notre séjour (décembre à février) aucune femelle ovigère et aucun accouplement n'ont été vus.
Chez d'autres crabes terrestres, la durée de la période de reproduction est déterminée par : les ressources en eau et en nourriture, la température et la salinité de l'eau mer. Adiyodi (1988) a montré que la période de reproduction des crabes terrestres peut se prolonger pendant plusieurs mois dans les régions où la ressource en eau est importante. En fin de période de reproduction, le cycle lunaire et la marée constituent des facteurs externes déclenchant la migration des femelles ovigères vers la mer où elles vont libérer leurs œufs. Chez *G. planatus* cette migration a lieu une fois par an vers le mois de mai, lorsque le cycle lunaire est favorable (Niaussat 1986 ; Niaussat & Ehrhardt 1971).
Chez *Cardisoma guanhumi* Latreille, 1828, les femelles peuvent pondre entre 20 000 et 1 200 000 œufs jusqu'à cinq fois par an (Taissoun 1974; Henning 1975). En général, elles se débarrassent de leurs œufs dans une eau de mer à forte salinité (Costlow & Bookhout 1968). Des observations ont cependant montré que, très occasionnellement, les femelles peuvent libérer leurs œufs dans une eau saumâtre dont la salinité ne dépasse pas 1 à 2 g/L, et que les larves zoé et la mégalope peuvent y survire quelques temps (Henning 1975). Chez *G. lateralis*, l'incubation des œufs sur les pléopodes des femelles requiert deux semaines, et les femelles pondent en août et en septembre (Bliss *et al.* 1978).
Le recrutement des jeunes *G. planatus* à terre n'a pas réellement été observé. La taille du plus petit spécimen récolté sur l'atoll est de 5,1×4,6mm, mais un spécimen juvénile encore plus petit a été récolté dans des laisses de haute mer, avec quelques individus du crabe pélagique *Planes major* (MacLeay, 1838) (st. 11, 18 janvier 2005, voir chapitre "Les crustacés de l'atoll"). Il s'agit peut être du premier stade adulte qui participe à la recolonisation du milieu terrestre après la vie pélagique. La période de recrutement à terre se situerait donc en début d'année mais avec des arrivages ponctuels difficilement observables.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier: D. Guinot, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle, pour ses encouragements et pour avoir accepté de relire notre travail; le Dr J.-L. Étienne et E. Peny pour avoir confié à J.-M. Bouchard la coordination scientifique de l'ensemble de l'expédition à Clipperton; L. Albenga et L. Dugrais, pour leur assistance sur l'atoll; Régis Cléva pour la mise en collection des spécimens au Muséum, à Paris; P. Tanguy, et J. Guthrie pour leurs corrections sur les résumés et les légendes en anglais.

Bibliographie

ADIYODI R.-G.-P. 1988. – Reproduction and development, *in* BURGGREN W. & MCMAHON B. (Eds), *Biology of the land crabs*. Cambridge University Press, New York : 139-185.

AHSANULLAH M. & NEWELL R.-C. 1977. – The effects of humidity and temperature on water loss in *Carcinus maenas* (L.) and *Portunus marmoreus* (Leach.). *Comparative Biochemistry and Physiology* 56A : 593-599.

BLISS D.-E. 1963. – The pericardial sacs of terrestrial Brachyura, *in* WHITTINGTON H.-B. & ROLFE W.-D.-I. (Eds), *Phylogeny and evolution of Crustacea*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, special publication : 59-78.

BLISS D.-E. 1968. – Transition from freshwater to land in decapod crustaceans. *American Zoologist* 8(3) : 355-392.

BLISS D.-E. 1979. – From sea to tree: Saga of a land crab. *American Zoologist* 19(2) : 385-410.

BLISS D.-E. & BOYER J.-R. 1964. – Environmental regulation of growth in the decapod crustacean *Gecarcinus lateralis*. *General Comparative Endocrinology* 4 :15-41

BLISS D.-E. & MANTEL L.-H. 1968. – Adaptations of crustaceans to land: A summary and analysis of new findings. *American Zoologist* 8 : 673-685.

BLISS D.-E., VAN MONTFRANS D., VAN MONTFRANS M. & BOYER J.-R. 1978. – Behavior and growth of the land crab *Gecarcinus lateralis* (Freminville) in Southern Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 160 : 113-151.

BOURROUILH-LE JAN F.-G., CARSIN J.-L., NIAUSSAT P.-M. & THOMMERET Y. 1985. – *Sédimentation phosphatée actuelle dans le lagon confiné de Clipperton, ENE Pacifique. Datations, sédimentologie et géochimie.* Institut de géologie de Strasbourg, Strasbourg : 109-124. (Sciences géologiques. Mémoire ; 77).

BRIGHT D.-B. 1966. – The land crabs of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 14(2) :183-203.

BRIGHT D.-B. & HOGUE C.-L. 1972. – A synopsis of the burrowing land crabs of the world and list of their arthropod symbionts and burrow associates. *Contribution in Sciences, Natural History Museum, Los Angeles County* 220 : 1-58.

CAPISTRÁN-BARRADAS A., DEFEO O. & MORENO-CASASOLA P. 2003. – Density and population structure of the red land crab *Gecarcinus lateralis* in a tropical semi-deciduous forest in Veracruz, Mexico. *Interciencia* 28(6) : 323-327.

CAMERON J.-N. 1981. – Brief introduction to the land crab of the Palau Islands: Stages in the transition to air breathing. *The Journal of Experimental Zoology* 218 : 1-5.

COSTLOW J.-D. Jr. & BOOKHOUT C.-G. 1968. – The effect of environmental factors on development of the land-crab *Cardisoma guanhumi*. *American Zoologist* 8 : 399-410.

DUNHAM D.-W. & GILCHRIST S.-L. 1988. – Behavior, *in* BURGGREN W. & MCMAHON B. (Eds), *Biology of the land crabs*. Cambridge University Press, New York : 139-185.

EDNEY E.-B. 1961. – The water and heat relationships of fiddler crabs (*Uca* spp.). *Transactions of the Royal Society of South Africa* 36 : 71-91.

EDNEY E.-B. 1977. – *Water balance in land arthropods. Zoophysiology and ecology, Volume 9*. Springer-Verlag, Berlin, New York, 282 p.

EHRHARDT J.-P. 1968a. – *Recensement en 1968 de la population de* Gecarcinus planatus *Stimpson sur l'îlot de Clipperton*. Rapport 40. Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, Division de Biologie Générale et Écologie, Paris, 9 p.

EHRHARDT J.-P. 1968b. – *Expériences de survie à l'immersion du crabe* Gecarcinus planatus *Stimpson*. Rapport 43. Centre de recherche du Service de Santé des Armées, Division de Biologie Générale et Écologie, Paris, 9 p.

Bibliographie

EHRHARDT J.-P. & NIAUSSAT P.-M. 1970. – Écologie et physiologie du brachyoure terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson (d'après les individus de l'atoll de Clipperton). *Bulletin de la Société française de Zoologie* 95(1) : 41-54.

ÉTIENNE J.-L. 2005. – *Clipperton, L'atoll du bout du monde*. Seuil, Septième Continent, Paris, 207 p.

FELICIANO C. 1962. – *Notes on the biology and economic importance of the land crab* Cardisoma guanhumi *Latreille of Puerto Rico*. Special Contributions of the Institute of Marine Biology, University of Puerto Rico : 1-29.

FIMPEL E. 1975. – Phänomene der Landadaptation bei terrestrischen und semiterrestrischen Brachyura der Brasilianischen Kuheste (Malacostraca, Decapoda). *Zoologische Jahrbücher, Abtheilung für Systematik* 102 : 173-214.

FOX L.-R. 1975. – Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6 : 87-106.

GIBSON-HILL C.-A. 1947. – Field notes on the terrestrial crabs. *Bulletin of the Raffles Museum* 18 : 43-52.

GIFFORD C.-A. 1962. – Some observations on the general biology of the land crab *Cardisoma guanhumi* (Latreille) in South Florida. *Biological Bulletin* 97 : 207-223.

GREENAWAY P. 1988. – Ion & water balance, *in* BURGGREN W. & MCMAHON B. (Eds), *Biology of the land crabs*. Cambridge University Press, New York : 221-246

GROSS W.-J., LASIEWSKI R.-C., DENNIS M. & RUDY P. Jr 1966. – Salt and water balance in selected crabs of Madagascar. *Comparative Biochemistry and Physiology* 17 : 641-660.

HARTNOLL R.-G. 1973. – Factors affecting the distribution and behaviour of the crab *Dotilla fenestrata* on East African shores. *Estuarine and Coastal Marine Science* 1 : 137-152.

HARTNOLL R.-G. 1988. – Level of terrestrial adaptation, *in* BURGGREN W. & MCMAHON B. (Eds), *Biology of the land crabs*. Cambridge University Press, New York : 6-53.

HENNING H.-G. 1975. – Kampf, Fortpflanzungs und Häutungsverhalten ; Wachstum und Geschlechtsreife von *Cardisoma guanhumi* Latreille. *Forma Functio* 8 : 463-510.

HERREID C.-F. II. 1969. – Water loss of crabs from different habitats. *Comparative Biochemistry and Physiology* 28 : 829-839.

HERREID C.-F. II. & GIFFORD C.-A. 1963. – The burrow habitat of the land crab *Cardisoma guanhumi* (Latreille). *Ecology* 44 : 773-775.

HICKS J., RUMPFF H. & YORKSTON H. 1984. – *Christmas Crabs*. Christmas Island Natural History Association, Christmas Island : 81 p.

HOLTHUIS L.-B. 1953. – Enumeration of the decapod and stomatopod Crustacea from Pacific coral islands. *Atoll Research Bulletin* 24 :1-66.

JIMÉNEZ C., ORTEGA-RUBIO A., ÁLVAREZ-CARDENAS S. & ARNAUD G. 1994. – Ecological aspects of the land crab *Gecarcinus planatus* (Decapoda: Gecarcinidae) in Socorro Island, Mexico. *Biological conservation* 69 : 9-13.

JOST C. – L'île de la Passion alias Clipperton. http://www.clipperton.fr. (consulté en mars 2007).

KLASSEN F. 1975. – Ökologische und ethologische Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Gecarcinus lateralis* (Decapoda, Brachyura). *Forma et Functio* 8 : 101-174.

LEACH W.-E., 1814. – Crustaceology, *in* BREWSTER D. (Ed.), *The Edinburgh Encyclopaedia*, volume 7, Edinburgh : 383-437, pl. 221.

LORVELEC O. & PASCAL M. 2006. – Les vertébrés de Clipperton soumis à un siècle et demi de boulversements écologiques. *Revue Ecologie (Terre & Vie)* 61 : 135-158.

MACMILLEN R.-E. & GREENAWAY P. 1978. – Adjustments of energy and water metabolism to drought in an Australian arid-zone crab. *Physiological zoology* 51 : 231-240.

MATTSON W.-J. Jr. 1980. – Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11 : 119-161.

MILNE EDWARDS H. 1836-1844. – Les Crustacés, *in* CUVIER G., *Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux, et d'introduction à l'anatomie comparée*, 278 pp. Atlas pl. 1-80, Paris.

NIAUSSAT P.-M. 1986. – *Le lagon et l'atoll de Clipperton*. Académie des Sciences d'outre mer, Institut du Pacifique 1-189.

NIAUSSAT P.-M. & EHRHARDT J.-P. 1971. – Quelques aspects de l'éthologie du crabe terrestre *Gecarcinus planatus* Stimpson de l'atoll de Clipperton. *Vie et Milieu* supplément 22 : 167-191.

PALMER J.-D. 1971. – Comparative studies of circadian locomotory rhythms in fours species of terrestrial crabs. *American Midland Naturalist* 85 : 97-107.

PÉREZ-CHI A. 2005. – Densities, diel activity, burrow shape, and habitat characteristics of *Gecarcinus* (*Johngarthia*) *planatus* Stimpson, 1860 (Decapoda, Brachyura, Gecarcinidae) at Socorro Island, Revillagigedo, Mexico. *Crustaceana* 78(3) : 255-272.

POWERS L.-W. 1975. – Fiddler crabs in a non-tidal environnement. *Contributions in Marine Science, University of Texas* 19 : 67-78.

POWERS L.-W. & BLISS D.-E. 1983. – Terrestrial Adaptations, *in* VERNBERG F.-J. & VERNBERG W.-B. (eds), *The Biology of Crustacea 6, Volume 8, Environmental Adaptations*. Academic Press, New York : 271-333.

PRAHL H.-V. 1983. – Primer registro de *Gecarcinus* (*Johngarthia*) *planatus* Stimpson, 1860 (Crustacea: Gecarcinidae) para Colombia y notas sobre su zoogeografía en el Pacífico Americano. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín* 13 : 143-148.

PRAHL H.-V. & MANJARRÈS G. 1984. – Crangrejos gecarcinidos (Crustacea: Gecarcinidae) de Colombia. *Caldasia* 14(66) : 149-168.

SACHET M.-H. 1959. – Vegetation of Clipperton Island, *in* International Botanical Congress 1959, *Proceedings of the IX International Botanical Congress, August 19-29, 1959, Montreal, Canada.* Runge Press, Ottawa, University of Toronto Press, Toronto : 337-338.

SACHET M.-H. 1962a. – Monographie physique et biologique de l'île de Clipperton. *Annales de l'Institut Océanographique* 40(1), 107 p.

SACHET M.-H. 1962b. – Geography and land ecology of Clipperton Island. *Atoll Research Bulletin* 86 : 1-115.

SAIGUSA M. 1978. – Ecological distribution of tree species of the genus *Sesarma* in winter season. *Zoological Magazine* 87 : 142-150.

SNODGRASS R.-E. & HELLER E. 1902. – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. XI. The birds of Clipperton and Cocos Islands. *Proceedings of the Washington Academy of Science* 4 : 501-520.

TAISSOUN E.-N. 1974. – El cangrejo de tierra *Cardisoma guanhumi* (Latreille) en Venezuela. *Boletin del centro de invetigaciones biológicas, Universidad del Zulia* 10 : 9-50.

TAXIT R.-G.-E. & EHRHARDT J.-P. 1981. – Précarité de l'écosystème lagonaire de Clipperton. *Revue Internationale d'Océanographie médicale* 63-64 : 49-63.

TÜRKAY M. 1970. – Die Gecarcinidae Amerikas, mit einem Anhang über *Ucides* Rathbun (Crustacea: Decapoda). *Senckenbergiana Biologica* 51 : 333-354.

TÜRKAY M. 1973a. – Bermerkungen zu einigen Landkrabben (Crustacea: Decapoda). *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle* 142 : 969-980.

TÜRKAY M. 1973b. – Die Gecarcinidae Afrikas (Crustacea: Decapoda). *Senckenbergiana Biologica* 54(1/3) : 81-103.

TÜRKAY M. 1987. – Landkrabben. *Natur und Museum* 117(5) : 143-150.

VANNINI M. 1980. – Notes on the behavior of *Ocypode ryderi* Kingsley (Crustacea, Brachyura). *Marine Behavior Physiology* 7 : 171-183.

WARBURG M.-R. & GOLDENBURG S. 1984. – Water loss and haemolymph osmolarity of *Potamon potamios*, an aquatic land crab, under stress of dehydratation and salinity. *Comparative Biochemistry and Physiology* 79A : 451-455.

WOLCOTT T.-G. 1976. – Uptake of soil capillary water by ghost crabs. *Nature* 264 : 156-757.

WOLCOTT T.-G. 1984. – Uptake of interstitial water from soil: mechanisms and ecological significance in the ghost crab *Ocypode quadrata* and two gecarcinid crabs. *Physiological Zoology* 57 : 161-184.

WOLCOTT T.-G. 1988. – Ecology, *in* BURGGREN W. & MCMAHON B. (Eds), *Biology of the land crabs*. Cambridge University Press, New York : 55-95.

WOLCOTT D.-L. & WOLCOTT T.-G. 1982. – Larval loss and spawning behavior in land crabs, *Gecarcinus lateralis* Freminville. *Journal of Crustacean Biology* 2 : 477-485.

WOLCOTT D.-L. & WOLCOTT T.-G. 1984. – Food quality and cannibalism in the red land crab, *Gecarcinus lateralis*. *Physiological Zoology* 57 : 318-324.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

terrestres ou comment survivre en devenant "vampires"

Ivan Ineich, Sandrine Berot, Romain Garrouste

Résumé

L'atoll de Clipperton héberge deux espèces de lézards, un scinque : *Emoia cyanura arundelii*, très probablement présent sur l'atoll avant l'arrivée humaine, et un gecko, *Gehyra mutilata*, sans doute d'arrivée récente depuis les Philippines via le Mexique. La couverture végétale limitée, dont le maintien a été régulièrement perturbé par les fréquents cyclones, l'extrême isolement de l'atoll et la prédominance d'une véritable chape de guano avant son exploitation par l'homme vers la fin du XIX^{e} siècle, n'ont permis qu'une production primaire limitée. Cet environnement austère n'a pas favorisé la présence régulière d'insectes dont les lézards se nourrissent normalement. La mise en place naturelle d'un peuplement herpétologique terrestre n'a donc pu se faire que par des espèces à fort potentiel colonisateur et à très large spectre écologique, capables de se contenter de conditions extrêmes et d'une alimentation non pas issue de la production primaire, mais indépendante de celle-ci. L'alimentation des lézards de Clipperton est fortement basée sur la consommation d'ectoparasites et d'autres arthropodes commensaux des oiseaux marins. Parmi les parasites d'oiseaux consommés par les lézards, nous avons noté la présence majoritaire de tiques (acariens hématophages). Cette découverte est tout à fait originale au sein des reptiles. Ces lézards peuvent être considérés comme des "vampires de seconde main", cleptohématophages. La présence d'individus franchement mélaniques dans les populations de *E. cyanura arundelii*, leur habitat indépendant de toute forme de végétation autre que les algues et les cyanobactéries microscopiques qui recouvrent les fragments coralliens du sol où ils vivent préférentiellement, leur comportement et leur alimentation tout à fait originaux au sein de leur espèce, nécessitent de leur attribuer un rang subspécifique. L'alimentation de *G. mutilata* comprend également une forte proportion d'acariens hématophages et d'insectes commensaux des oiseaux marins. L'absence d'autres espèces à fort potentiel de colonisation, comme celles rencontrées plus à l'ouest en Polynésie française, s'explique par les conditions extrêmes qui règnent encore de nos jours sur l'atoll.

Abstract

Clipperton Atoll hosts two lizard species, one skink, Emoia cyanura arundelii, *most probably present on the atoll before human arrival; and a gecko,* Gehyra mutilata, *most likely a recent arrival from the Philippines via Mexico. The vegetal cover is limited by frequent hurricanes, strong isolation of the atoll and the occurrence of a hard guano cover before its human exploitation around the end of the 20th century, and only allows a limited primary production. Such a hostile environment has not favoured a regular presence of insects, on which lizards normally feed. The main energetic inputs on Clipperton are transferred to the ecosystem by the important marine bird populations (guano, dead animals, eggs, parasites…) and to a lesser extent by floating objects (seeds, dead animals…). Hiding-places that normally permit lizards to shelter do not exist on Clipperton, or at least have only recently existed there. Natural installation of a terrestrial herpetological community was then only possible by species with a large colonization potential and a wide ecological spectrum, able to adapt themselves to rigorous conditions and an alimentation not provided by the primary production of the atoll, but independent on that. The food of the lizards of Clipperton is in fact highly based on the consumption of secondary production in the form of marine bird ectoparasites and commensal arthropods. Among the bird parasites eaten by lizards, we record the occurrence of mainly ticks (hematophagous Acari). This finding is completely original among reptiles. These lizards can be considered as "second-hand vampires" (cleptohematophagous), since the protein intake of the ingested bird blood is certainly not negligible to allow surviving of reptiles on the atoll. The occurrence of specimens that are totally melanic in the populations of* E. cyanura arundelii*—their habitat independant of any kind of vegetation other than the microscopic algae and cyanobacteria covering coral fragments on the soil where they preferentially occur—their behaviour and feeding being totally original among their species (even among lizards), necessitates giving them subspecific status. The alimentation of* G. mutilata *also comprised a high proportion of hematophagous bird ticks and marine bird commensal insects. This is the only food resource permanently available on the atoll and is independant of the frequent vegetal cover fluctuations known to have occurred during at least the last two centuries. The lack of any other species with high colonization potential, such as those present more to the west in Polynesia, can be explained by the harsh biotic and abiotic conditions still occurring nowadays on the atoll.*

INTRODUCTION

La première mention d'un reptile sur l'atoll est celle d'une tortue verte (*Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758)) faite par Benjamin Morell en 1825 qui en signale la nidification, une observation ensuite reprise par Sachet (1962a). En 1899, Samuel Garman décrit *Lygosoma arundelii* à partir de plusieurs spécimens provenant de l'atoll de Clipperton et mis à sa disposition par John Arundel après son séjour. Arundel travaillait à Clipperton pour le compte d'une compagnie britannique d'exploitation du phosphate, une ressource abondante sur l'atoll, comme le signale Dubouchet (1991 : 30) : "En 1892 un américain prend possession de l'île au nom des États-Unis afin d'organiser l'exploitation du phosphate : il agit pour le compte de l'*Oceanic Phosphate Company* de San Francisco. En 1897, celle-ci cède son droit d'exploitation à une compagnie anglaise, la *Pacific Islands Company*, dont le vice-président est le naturaliste John Arundel qui laisse son nom au seul reptile de l'île : le lézard d'Arundel." Lors de sa description, Garman (1899) s'étonnait de la présence de ce lézard dont les affinités ne sont pas néotropicales, contrairement à ce qui s'observe pour le peuplement herpétologique des autres îles et archipels proches des côtes occidentales du continent américain. Il précise : "*The specific name is given in honor of Mr. John Arundel of the Pacific Islands Company, by whom the species was secured and presented to Professor Alex. Agassiz.*" La description ne comporte aucune indication du nombre de spécimens, ni de leur lieu de collecte sur l'atoll, mais nous savons que Garman en avait plusieurs à sa disposition. D'après sa diagnose, le spécimen décrit présente 35 lamelles sous son orteil IV, un décompte qui, de toute évidence, correspond à une erreur. La présence de ce petit scinque à Clipperton est souvent mentionnée par la suite (Heller 1903 ; Van Denburgh & Slevin 1914 ; Barbour & Loveridge 1929 ; Dubouchet 1991), par exemple par Aubert & Revillon (1984 : 16) : "Il existe sur l'atoll un seul reptile, un petit lézard très spécifique, mis en évidence lors des tentatives d'exploitation du guano à la fin du XIX^{e} siècle. Il était très abondant en 1958 et semble l'être moins aujourd'hui." Ce taxon est ensuite considéré comme sous-espèce de *Emoia cyanura* par Brown (1954), Sachet (1962a : 84 ; 1963) ou encore Greer (1968 : 418), mais le plus souvent comme synonyme de *E. cyanura*, alors espèce monotypique (Brown 1991). Durant l'année géophysique internationale, dans le cadre d'une partie du programme de la *Scripps Institution of Oceanography*, un certain nombre de voyages ont été entrepris durant l'été 1958 dans la partie est du Pacifique tropical (*Doldrums Expedition*). Le but principal était de mesurer le contre-courant équatorial (Stager 1959). Ainsi, Marie-Hélène Sachet a pu séjourner une vingtaine de jours sur l'atoll, du 7 au 26 août 1958. Elle a alors réalisé un travail de terrain et une synthèse pluridisciplinaire absolument remarquables. Ses publications font toujours autorité (Sachet 1962a, 1962b, 1962c, 1963), notamment son énorme monographie en langue française (Sachet 1962a). La seconde espèce de lézard de l'atoll a été collectée lors de cette mission par Marie-Hélène Sachet (Sachet 1962a : 85) ; il s'agit du gecko *Gehyra mutilata* (Wiegmann, 1834). Elle en a rapporté quatre spécimens déterminés par Walter C. Brown en Californie. Malgré la mention de cette seconde espèce dès 1962 dans des publications majeures, la plupart du temps seule la présence du scinque d'Arundel est signalée : "Il existe sur l'atoll un seul Reptile, le petit lézard : *Emoïa cyanura Arundeli* [sic], effectivement mis en évidence par Arundel, alors agent d'une compagnie de phosphates, lors de ses séjours à Clipperton au XIX^{e} siècle" (Niaussat 1986 : 124). Plusieurs spécimens du scinque de Clipperton sont présents dans les muséums du monde :

- la série-type au *Museum of Comparative Zoology* (MCZ) à Cambridge, USA (par exemple MCZ 6463 que nous avons examiné) ;
- soixante-cinq spécimens collectés sur le "rocher" en août 1905 par J.R. Slevin et E.S. King, cités par Van Denburgh & Slevin (1914) (CAS 9025-9089, certains ayant été par la suite échangés avec d'autres muséums américains et européens ; par exemple BYU 7260 [*Brigham Young University*, Provo, Utah]) et déposés à la *California Academy of Sciences* (CAS), USA. Notons toutefois que cette grande série de 65 spécimens n'a certainement pas été détruite en avril 1906 durant le grand incendie de San Francisco occasionné par un séisme ; le site internet de la CAS ne mentionne que la présence d'un unique spécimen de cette série, CAS 9025, mais nous avons pu examiner récemment les spécimens CAS 9025-9046 ;
- trois spécimens rapportés par la mission d'août 1958 et collectés par E.C. Allison mais perdus par la suite (CAS 85677 [2 ex.] et 85678) ;
- un spécimen plus récent dans ce même muséum (CAS 195918 que nous avons examiné) dont l'ADN a été partiellement séquencé (Bruna *et al.* 1996b) ;
- un spécimen déposé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN) par Niaussat (MNHN 1981.0162) ;
- quinze spécimens mentionnés par Heller (1903) et 7 autres conservés dans les collections de l'USNM (*United States National Museum*) à Washington, USA (USNM 140715-19 mélaniques et USNM 105184 et 140720 non mélaniques) (voir Ineich 1987a). Heller (1903) a visité Clipperton le 22 novembre 1898 et y a séjourné durant deux jours seulement.

Outre ces deux lézards, plusieurs espèces marines ont été signalées sur l'atoll et dans ses parages. La

Tortue verte, *Chelonia mydas*, bien que mentionnée dans le passé, n'a pas été retrouvée durant toute la durée de notre expédition. Lors de leur séjour, au tout début de l'expédition (décembre 2004-janvier 2005), Pascal & Lorvelec (2005) dénombrent neuf tortues marines échouées qu'ils attribuent à *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829). Ils notent également l'absence d'indices de ponte et de toute autre espèce, notamment celles dont la présence aurait pu être suspectée : *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761), *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766) et *Chelonia mydas*. L'absence de sites actuels de ponte pourrait être liée à une possible modification de la physionomie des plages, peut-être plus favorable autrefois. L'origine des nombreux échouages de tortues observés par Pascal & Lorvelec (2005) doit, sans aucun doute, être attribuée à la présence de bateaux de pêche mexicains dans les parages de l'atoll au tout début de l'expédition (décembre 2004). L'installation d'un important groupe de scientifiques français sur l'atoll a ensuite été colportée parmi ces pêcheurs illégaux qui n'ont, dès janvier 2005, plus approché l'atoll pour y pêcher. La pêche illégale autour de l'atoll doit avoir des répercussions négatives considérables sur les populations de tortues marines. Cette pratique devrait impérativement être stoppée si l'on veut assurer la survie des tortues marines dans cette région du monde.

Le serpent marin *Pelamis platura* (Linnaeus, 1766) (Elapidae, Hydrophiinae) présente une vaste répartition dans le Pacifique tropical et sub-tropical et dans l'océan Indien, il se rencontre même occasionnellement en zone tempérée (Ineich 1988, 2004 ; David & Ineich 1999). C'est le seul serpent marin pélagique et sa biologie n'est pas liée à la présence du plateau continental comme celle des autres espèces de son groupe. Sachet (1962a) mentionne le journal inédit de John Arundel, qu'elle a pu consulter. Il indique que des serpents marins s'échouent quelquefois sur les plages de Clipperton. Comme *Pelamis platura* est l'unique représentant du groupe présent dans cette région (Ineich 1988), cette observation se réfère sans aucun doute à ce serpent. Niaussat (1986) en a par la suite collecté trois spécimens à Clipperton après une tempête. Ils ont été remis aux collections du Muséum national d'Histoire naturelle en 1967 (MNHN A175, A680-681). Ineich (1988) rapporte la présence de *P. platura* en Polynésie orientale et dans les parages de l'atoll de Clipperton. Durant notre traversée d'Acapulco à Clipperton sur le bateau *Rara Avis*, il nous arrivait fréquemment d'observer *P. platura* depuis le pont du navire, surtout au large des côtes mexicaines puis, plus à l'ouest, l'espèce se raréfie très nettement. Aucun autre serpent marin n'a été mentionné de Clipperton et des régions voisines.

Deux d'entre nous, un herpétologiste (II) et un entomologiste (RG), ont pu séjourner sur l'atoll. L'herpétologiste y a passé 12 jours (28 janvier au 8 février 2005) afin d'y réaliser des prospections minutieuses. Durant ce séjour, il a pu explorer l'ensemble des milieux naturels de l'atoll, permettant ainsi d'obtenir les premières informations détaillées sur la répartition et l'écologie des reptiles terrestres de l'atoll. Les informations liées aux peuplements d'arthropodes (notamment des insectes), proies des lézards, ont été complétées lors du séjour de l'entomologiste (RG) du 14 au 28 mars 2005.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le but de cette mission était d'établir un point zéro du peuplement herpétologique terrestre de Clipperton. Quatre axes de recherche ont été sélectionnés :

- déterminer les espèces présentes ;
- définir leur répartition sur l'atoll et leur abondance ;
- apporter les premiers éléments sur leur biologie et éventuellement définir les menaces qui pèsent sur ces populations ;
- clarifier le statut taxinomique des espèces présentes et tenter de préciser leur origine.

Il faut noter qu'aucun herpétologiste n'a jamais été présent sur l'atoll durant plusieurs journées et que les rares spécimens connus auparavant provenaient de missions de biologistes issus d'autres disciplines : botanistes, biologistes marins, ornithologues ou même géophysiciens.

Durant notre séjour sur l'atoll, nous avons fouillé l'ensemble des milieux afin d'y détecter la présence de reptiles. De nombreuses prospections ont été faites, de jour comme de nuit à l'aide d'éclairages puissants. Nous avons cherché sous les cailloux et les blocs de corail, sous les écorces des arbres vivants et morts, sous les palmes qui recouvraient le sol et sous les débris d'origine humaine qui jonchent les hauts de plages, dans la végétation basse, sur les troncs des cocotiers, dans la cocoteraie au niveau du sol et dans l'humus sur une profondeur d'au moins 30 cm, dans les anciennes noix de coco vides des cocoteraies, mais aussi dans celles rencontrées très loin des cocoteraies sur les hauts de plages. Le sol des cocoteraies a été exploré dans la grande cocoteraie du camp Bougainville et dans une seconde cocoteraie plus petite et éloignée, localisée au nord-est du "rocher", sur la façade orientale de l'atoll. À chaque fois, une superficie d'environ 4 m² a été totalement dénudée de sa couverture de débris issus de la cocoteraie (palmes, noix de coco, déchets d'origine humaine, corail) et les noix de coco vides cassées à l'aide d'un marteau pour en examiner l'intérieur. Afin de déterminer la répartition précise des lézards sur l'atoll, nous avons parcouru la totalité de l'atoll à de nombreuses reprises et noté les coordonnées GPS (GARMIN GPS 40 FFC ID IPH-13001) de chaque observation.

Ces coordonnées ont ensuite été replacées sur un profil de l'atoll réalisé avec le même GPS en prenant les coordonnées de l'ensemble du pourtour de l'atoll tous les 10 m dans la zone la plus haute, juste au-dessus de la plage. Pour appréhender la biologie des lézards de Clipperton, nous avons considéré leur habitat, leur période d'activité, leur coloration, leur reproduction et leur alimentation. Enfin, le statut taxinomique de chaque espèce a été vérifié en comparant les spécimens disponibles avec ceux d'autres régions du monde où l'espèce ou des espèces proches se rencontrent. Nous avons délibérément choisi de comparer *E. cyanura* de Clipperton avec *E. cyanura* et *Emoia impar* de Polynésie française, localité-type de *E. cyanura* et région source potentielle la plus proche. Nous avons comparé nos exemplaires de Clipperton avec 19 exemplaires adultes de *E. cyanura* de Polynésie française dont 11 présentaient des proies dans leur tractus digestif (1549P, 3360P, 3557P, 4507P, 4713P, 4836P, 4847P, 5116P, 5154P, 5238P et 5506P), tous de Moorea (Société), sauf 1549P de Ua Pou (Marquises) et 4507P de Takapoto (Tuamotu), et 22 exemplaires adultes de *E. impar* de Polynésie française dont 10 présentaient des proies dans leur tractus digestif (1308P, 3444P, 3482P, 3519P, 3577P, 4999P, 5063P, 5803P, 5884P et 6015P), tous de Moorea (Société), sauf 1308P de Tubuai (Australes) et 6015P de Rurutu (Australes). Les proies des contenus gastro-intestinaux ont été déterminées au niveau taxinomique le plus bas, jusqu'à l'espèce si possible, par Christophe Hervé, Marc Judson et par nous-mêmes.

En plus de la coloration, plusieurs caractères morphométriques et méristiques ont été relevés durant notre étude. Nous avons pris en compte la longueur museau-cloaque (LMC) mesurée de l'extrémité du museau jusqu'à la fente cloacale, la longueur de la queue depuis la fente cloacale à son extrémité (LQ), la longueur des membres antérieur (LPa) et postérieur (LPp) à droite, mesurée depuis leur insertion jusqu'à la partie terminale de la griffe, la longueur de la tête (HL) mesurée de l'extrémité du museau à la partie saillante postérieure de la mandibule et la largeur de la tête (HW) mesurée dorsalement dans sa partie la plus large en arrière des yeux. Ces quatre derniers caractères sont classiquement considérés comme le reflet d'adaptations locales des espèces (alimentation, locomotion…). Les mesures ont été faites à l'aide d'un pied à coulisse électronique avec une précision de 0,1 mm. Le traitement des données a été opéré en considérant le $\log_{10}$ (LOG) des mesures afin d'éviter le biais lié aux différences trop importantes de certaines valeurs par rapport au reste de la distribution. Nous avons attribué à chaque individu mesuré une taille isométrique (ISO) qui correspond à un indice équivalent à la moyenne de ses LOG. Le ratio de conformation (LSR) est une mesure de la conformation de chaque variable et a été calculé pour chaque individu en retranchant la taille isométrique (ISO) au LOG. L'étude morphométrique se base sur la relation suivante : forme (LOG) = taille (ISO) + conformation (LSR). Nous considérerons séparément taille et forme, en admettant que ces deux composantes soient indépendantes (relation isométrique). La finalité de cette étude étant de mettre en évidence des différences morphométriques entre deux groupes biogéographiques, *E. cyanura* de Clipperton et *E. cyanura* de Polynésie française. À cette fin, des analyses en composantes principales (ACP) et des analyses factorielles discriminantes (AFD) ont été réalisées avec le logiciel PAST fréquemment employé pour analyser les petits échantillons (PAST : *Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis*). L'ACP a été utilisée afin d'appréhender les différences éventuelles de forme et de taille entre nos deux groupes. Pour chaque analyse, nous présenterons : le pourcentage de variance imputé aux trois premières composantes ou axes (PC), un histogramme présentant les coefficients de corrélation entre variables et chacun de ces trois axes et les graphes permettant de mettre en évidence l'axe tendant à discriminer au mieux les deux groupes. L'AFD nous permettra aussi de vérifier le rattachement de chaque individu à un groupe géographique défini au préalable. Pour chaque AFD, nous présenterons la répartition des individus sous la forme d'un histogramme, le pourcentage d'individus correctement classés (C) et la significativité (p) des résultats obtenus.

Les fréquences d'autotomie de la queue, de doigts et d'orteils amputés et de malformation de l'écaillure céphalique semblent de bons indicateurs des pressions biotiques et abiotiques qui s'exercent sur les lézards en situation insulaire (Ineich 1987b). Nous avons donc relevé l'état de la queue de chaque individu (entière [QE], cassée lors de la capture ou plus rarement lors de leur préservation ou transport [QC], ou régénérée [QR]) et la présence de doigts et/ou d'orteils amputés, ainsi que l'existence de conformations inhabituelles des plaques céphaliques (incisions, fusions et malformations diverses).

Les prélèvements de lézards ont été considérablement limités et ont fait l'objet d'un sévère compromis entre protection et impact minimum sur les populations naturelles d'une part et taille minimale de l'échantillon pour obtenir des informations scientifiques fiables d'autre part. Nous avons opté pour des prélèvements d'environ vingt à trente exemplaires par espèce. De nombreux scinques ont été capturés, rapportés au laboratoire du camp Bougainville pour y réaliser les décomptes et les mesures à la loupe binoculaire, puis libérés le lendemain sur leur site de capture. Nous avons ainsi collecté 22 spécimens de *E. cyanura arundelii*, tous déposés dans les collections du MNHN (MNHN 2005.0389-400, 2006.0281-0290), nous en avons capturé puis libéré 18 après avoir relevé

certains caractères sur eux, et enfin nous en avons observé 35 non capturés, soit un total de 75 exemplaires ; bien entendu nous en avons observé beaucoup plus mais sans relever systématiquement leur présence. Le gecko *Gehyra mutilata*, dont l'introduction récente peu avant 1958 est classiquement admise, a fait l'objet d'un peu moins d'attention. Au total nous avons prélevé 31 exemplaires de ce gecko sur le "rocher". Tous ont été déposés dans les collections du MNHN (MNHN 2005.0358-0388). Plusieurs échantillons de tissus ont été prélevés pour ces deux espèces. Les tissus provenant de *G. mutilata* ont été envoyés à Sara Rocha (CIBIO, Université de Porto, Portugal) avec qui l'un d'entre nous (II) réalise une étude de génétique moléculaire de l'espèce pour l'ensemble des populations de l'océan Indien, du continent asiatique, d'Australasie, de l'océan Pacifique et du continent américain.

RÉSULTATS

Répartition

Nos prospections sur l'atoll et celles des équipes précédentes (Pascal & Lorvelec 2005 ; Lorvelec & Pascal 2006) n'ont permis de détecter que les deux espèces terrestres connues auparavant, le scinque d'Arundel, *Emoia cyanura arundelii* (Garman, 1899) (famille des Scincidae) et le gecko mutilé, *Gehyra mutilata* (Wiegmann, 1834) (famille des Gekkonidae).

Emoia cyanura arundelii (Garman, 1899)

De toute évidence, la répartition du scinque d'Arundel n'est pas uniforme sur l'atoll. L'espèce manifeste de très nettes préférences pour le choix de son habitat, comme le montre la carte des observations (Fig. 379) qui ne prend pas le "rocher" compte. Elle n'occupe que deux types d'habitats : le "rocher" et certains hauts de plages très caractéristiques et présentent toujours la même conformation (Fig. 380). Les zones couvertes de sable sont inoccupées. Nous n'avons jamais observé ce scinque dans la grande cocoteraie, malgré des recherches intenses, mais il semble s'y rencontrer très occasionnellement (Pascal & Lorvelec 2005 ; Lorvelec & Pascal 2006).

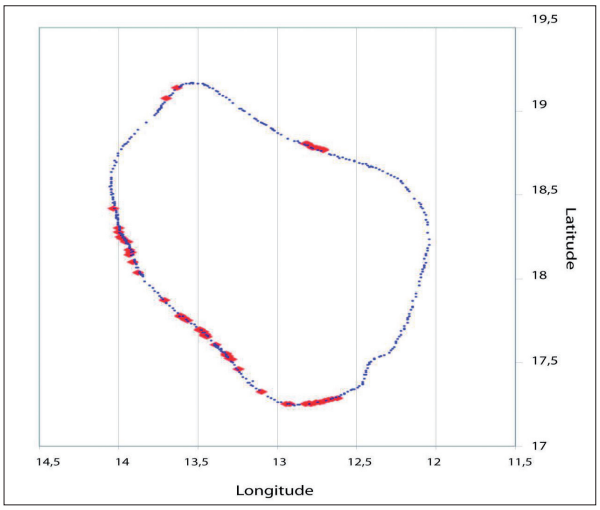


Figure 379 : répartition des observations et des collectes de *E. cyanura arundelii* sur l'atoll de Clipperton. Latitudes et longitudes sont exprimées en minutes à partir d'une origine de 10° 17′ N pour la latitude et de 109° 11,54′ W pour la longitude.
Distribution of observations and collecting locations of E. cyanura arundelii *on Clipperton atoll. Latitudes and longitudes are expressed in minutes beginning at an origin of 10° 17′ N for the latitude and 109° 11,54′ W for the longitude.*

Gehyra mutilata (Wiegmann, 1834)

Le gecko *G. mutilata* manifeste une très nette préférence pour un seul type d'habitat, le "rocher". Durant notre séjour, aucune observation de l'animal n'a été faite en dehors de ce site, malgré la présence d'habitats typiquement occupés par l'espèce ailleurs dans son aire de répartition, par exemple les cocoteraies en Polynésie française.

Biologie et écologie

Emoia cyanura arundelii

Description

Emoia cyanura arundelii ne se distingue immédiatement de ses congénères de Polynésie française (localité-type) que par la coloration mélanique de certains individus. La similitude entre *E. cyanura cyanura* et *E. c. arundelii* est remarquée par Heller dès 1903 : "*These agree minutely in squamation with the descriptions of Polynesian specimens of* L. cyanurum *(Lesson) but differ somewhat in coloration*", qui constate également que les populations de Clipperton ne présentent qu'une seule bande médio-dorsale alors que celles de Polynésie présentent cette même bande mais également une bande dorso-latérale de part et d'autre de la bande médiane. La taille maximale des individus à Clipperton est de 56 mm (*versus* 57 mm en Polynésie française ; Ineich 1987b). Parmi les 22 individus adultes prélevés ou capturés et libérés (LMC supérieure à 39 mm), la LMC varie de 40 à 56 mm (m = 49,09 +/- 4,60). Parmi nos 19 individus dont la queue n'est ni coupée, ni régénérée, le rapport LQ/LMC varie de 137,50 % à 188,89 % (m = 159,87 % +/- 15,92). Le nombre de rangées d'écailles au milieu du corps varie de 27 à 30 (n = 22 ; m = 28,68 +/- 0,95) et le nombre de lamelles sous l'orteil IV droit varie de 60 à 72 (n = 19 ; m = 66,16 +/- 3,34) parmi nos spécimens. Van Denburgh & Slevin (1914) signalent la présence constante de 28 rangées d'écailles au milieu du corps chez 38 exemplaires de Clipperton, ce qui semble douteux, et de 51 à 56 écailles le long d'une ligne s'étendant dorsalement depuis l'arrière de la tête jusqu'au niveau de la partie postérieure des cuisses (deux fois 51, six fois 52, dix fois 53, huit fois 54, huit fois 55 et quatre fois 56). Heller (1903) relève le nombre de rangées d'écailles au milieu du corps chez huit spécimens. Il varie de 26 à 32 (n = 8 ; m = 28,75 +/- 1,83). Il relève également le nombre de lamelles sous-digitales sous l'orteil IV qui



Figure 380 : les hauts de plage couverts de blocs coralliens noircis par les micro-organismes constituent l'habitat de prédilection de *E. cyanura arundelii*. Les oiseaux viennent régulièrement s'y poser en emportant avec eux leur cortège de parasites dont les lézards se nourrissent.
The area situated just above beaches and covered with coral blocs blackened by micro-organisms constitutes the preferred habitat of E. cyanura arundelii. *Birds regularly frequent this kind of habitat, bringing with them their parasites, on which lizards can feed.*

varie de 52 à 63 (n = 8 ; m = 58,38 +/- 4,24). Notons toutefois que les lamelles sont très petites et délicates à compter et nous interprétons les différences entre les décomptes de Heller (1903) et les nôtres à une erreur de comptage faite par ce dernier.

Mélanisme

Trois types de coloration sont présents dans les populations de *E. c. arundelii* :

- coloration 1 : les individus très similaires à *E. c. cyanura* présentent un ventre franchement blanc nacré uniforme, un dos brunâtre avec une bande médio-dorsale claire très nette, bordée de chaque côté par une bande dorso-latérale dorée moins clairement définie et quelquefois estompée [MNHN 2005.0393-0394] (Fig. 381) ;
- coloration 2 : les individus très sombres, presque mélaniques, dont la coloration du ventre est intermédiaire, légèrement grisée, avec un dos brun foncé à noir laissent apercevoir une bande médio-dorsale pâle et laiteuse très discrète, surtout visible en utilisant une loupe binoculaire [MNHN 2005.0281, 2005.0283], avec une gorge légèrement plus colorée que le ventre ;
- coloration 3 : les individus totalement mélaniques dont le ventre est gris métallique avec une coloration plus sombre sous la gorge qui s'étend presque jusqu'au niveau de l'insertion des membres antérieurs et une coloration dorsale très sombre ne laissent plus apercevoir aucune bande dorsale, même sous la loupe binoculaire [MNHN 2005.0382, 2005.0389-0390, 2005.0395 et 2005.0397] (Fig. 382).

Les individus les plus mélaniques présentent des écailles dorsales marron foncé dont la partie basale est couverte de noir assez intense (par exemple CAS 195918). Des juvéniles sont rencontrés avec chacun de ces patrons de coloration. La coloration 2 est

Tableau LVI : différences de fréquence des individus mélaniques chez *E. cyanura arundelii* entre les populations de la couronne récifale ("Atoll" à l'exclusion de celles du "Rocher") et celles du "Rocher" uniquement (n=65 individus collectés, observés ou capturés puis libérés). Seuls les individus observés dont la coloration a pu être déterminée avec certitude ont été pris en compte.
Frequency differences for melanistic specimens of E. cyanura arundelii *between populations from the reef crown ("Atoll"; exclusive of those from the "Rock") and those from the "Rock" only (n=65 collected, observed or caught and released specimens). Only the observed specimens on which coloration was clearly seen are concerned.*

	Mélaniques	Non mélaniques
Atoll (n = 36)	25 (69,45 %)	11 (30,55 %)
Rocher (n = 29)	5 (17,24 %)	24 (82,76 %)

parfaitement intermédiaire entre celle des types 1 et 3 et pourrait faire penser à une hybridation entre ces deux derniers types. La fréquence des individus mélaniques (types 2 et 3) est très nettement différente selon que l'on considère les populations localisées en dehors du "rocher" et celles inféodées au "rocher" (Tab. LVI).

Morphométrie

Les résultats de l'ACP réalisée sur les données morphométriques de taille (LOG ; longueur et largeur de la tête, longueur des membres antérieur et postérieur à droite) chez montrent une tendance à la séparation des populations de Clipperton de celles de Polynésie française. En effet, l'axe I (sur la figure 383) a tendance à séparer les deux groupes et explique 93 % de la variance observée, il est majoritairement corrélé à la longueur de la tête (LOGHL) ; les individus de Clipperton ont tendance à avoir une tête plus petite. Nous avons exclu les juvéniles de l'analyse (Fig. 383).
Les résultats de l'ACP réalisée sur les données de forme des deux groupes (Clipperton et Polynésie française) à partir du ratio de conformation que nous avons défini (LSR) permettent également de mettre en évidence la forte tendance à la séparation des deux groupes (Fig. 384). L'axe II (sur la figure 384) montre



Figure 381 : *Emoia cyanura arundelii*, individu à coloration classique. On distingue une raie médio-dorsale dorée et une raie dorso-latérale de chaque côté, bronze. Les trois bandes dorsales sont clairement discernables.
Emoia cyanura arundelii, *specimen with typical coloration. One can distinguish a golden medio-dorsal band and a dorso-lateral bronze band on each side. The three dorsal bands are clearly distinguished.*



Figure 382 : *Emoia cyanura arundelii*, forme mélanique. Cet individu, totalement mélanique, ne présente plus aucune bande dorsale ni dorso-latérale visibles. Notez la présence d'une blessure cicatrisée au-dessus et en arrière de l'épaule droite.
Emoia cyanura arundelii*, melanistic form. This specimen is totally melanic and no longer shows any dorso-lateral or medio-dorsal band. Note the presence of a scar wound above and behind the shoulder.*

une tendance à la séparation des deux groupes mais n'explique que 37 % de la variance observée, il est majoritairement corrélé à la largeur de la mâchoire ; les individus de Clipperton ont tendance à avoir une mâchoire plus petite.
La première AFD (Fig. 385) aboutit à la répartition des individus dans les deux groupes avec 13 % d'erreur contre seulement 9 % en ce qui concerne les LSR (Fig. 386). Les deux groupes biogéographiques présentent des conformations permettant de les distinguer de façon significative.

Plaques céphaliques

Le degré et la nature de la séparation ou du contact des plaques préfrontales est particulièrement variable au sein des populations de *E. cyanura* à Clipperton (Tab. LVII).

Heller (1903) a observé des fusions des plaques préfrontrales avec la frontale chez huit de ses spécimens, mais ses résultats sont difficiles à interpréter. Notons toutefois qu'il avait remarqué la présence d'individus présentant la fusion de l'une ou des deux préfrontales avec la frontale. Parmi les 22 exemplaires de la série ramassée en août 1905 que nous avons pu examiner (CAS 9025-9046), six présentaient une fusion des préfrontales avec la frontale, un à gauche, quatre à droite et un des deux côtés. La forte variabilité de ce caractère ne semble pas avoir diminué ou augmenté durant un siècle dans les populations de Clipperton.

Nous avons également relevé l'orientation du contact des plaques pariétales et des plaques nucales, toujours jointives. Ce contact peut se faire vers la droite ou vers la gauche de l'animal (Tab. LVIII). Un seul exemplaire provenant du "rocher" présentait des plaques nucales soudées entre-elles. En Polynésie française, 80,64 % des individus de *E. cyanura cyanura* (n = 1 286) présentaient un contact des plaques pariétales orienté vers la gauche, 3,89 % un contact orienté vers la droite, et 74,34 % des individus présentaient un contact des plaques nucales orienté vers la gauche et 22,16 % vers la droite (n = 1 286) (Ineich 1987b : tableaux 80a et 81a).

Les malformations des plaques céphaliques (incisions, fusions) ne concernent généralement que les plaques préfrontales et la frontale chez le scinque d'Arundel. Un seul individu de Clipperton ("rocher"), parmi les 38 examinés pour ces caractères, présentait une plaque frontopariétale incisée à la fois antérieurement et latéralement. En Polynésie française, les anomalies de la plaque frontopariétale comme celle que nous avons observées chez cet exemplaire sont présentes chez 0,62 % des individus (n = 1 285) (Ineich 1987b).

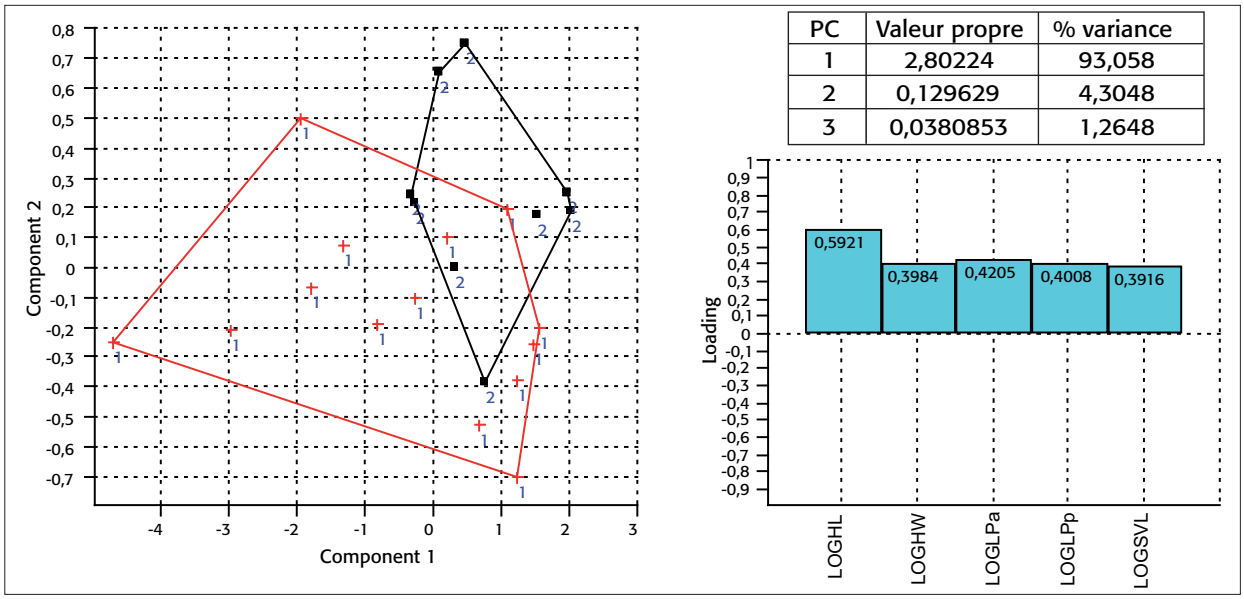
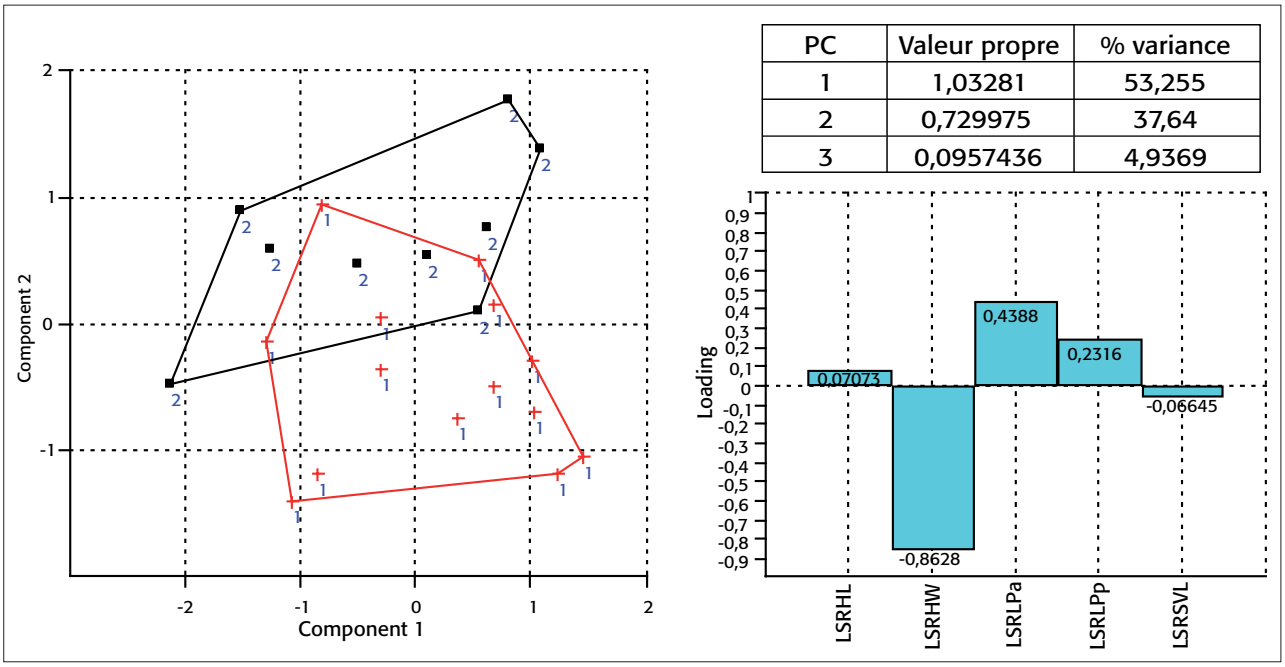


Figure 383 : résultats de l'ACP réalisée sur les données de taille (LOG) pour *E. cyanura cyanura* de Polynésie française (en noir) et *E. cyanura arundelii* de Clipperton (en rouge), en excluant les juvéniles.
Results of the PCA carried out on size data (LOG) for E. cyanura cyanura *from French Polynesia (black) and* E. cyanura arundelii *from Clipperton (red), not including the juveniles.*



PC	Valeur propre	% variance
1	1,03281	53,255
2	0,729975	37,64
3	0,0957436	4,9369

Figure 384 : résultats de l'ACP réalisée sur les données de forme (LSR) pour *E. cyanura cyanura* de Polynésie française (en noir) et *E. cyanura arundelii* de Clipperton (en rouge), en excluant les juvéniles.
Results of the PCA carried out on shape data (LSR) for E. cyanura cyanura from French Polynesia (black) and E. cyanura arundelii *from Clipperton (red), not including the juveniles.*

Abondance

Pascal & Lorvelec (2005) ont réalisé des dénombrements du scinque sur l'atoll par l'étude de la fonction de décroissance de leur détectabilité dans le milieu concerné. Nous n'avons pas réalisé d'étude de leur densité car l'espèce est craintive et se cache très rapidement sous les débris coralliens dont la coloration est comparable à celle du lézard. La distance de fuite est souvent importante, de l'ordre de plusieurs mètres, et les individus observés ne doivent représenter qu'une fraction de ceux réellement présents. Les conditions météorologiques influent énormément sur le rythme d'activité des lézards, fortement soumis à l'insolation. La technique utilisée par Pascal & Lorvelec (2005) permet néanmoins d'avoir une donnée chiffrée intéressante. Ils constatent que l'espèce atteint ses densités maximales sur la partie externe la plus élevée de l'anneau corallien composé de corail mort noirci. Dans ce type de milieu, ils dénombrent 32,7 individus à l'hectare. Ils notent également une zone de concentration des scinques vers

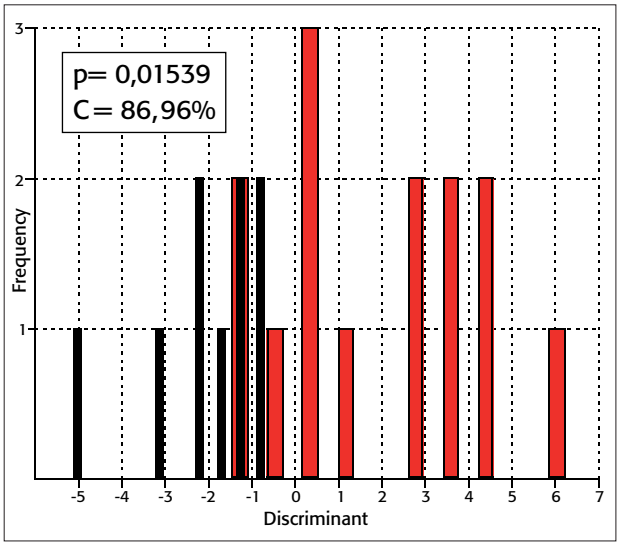


Figure 385 : résultats de l'AFD réalisée sur les données de taille (LOG) pour *E. cyanura cyanura* de Polynésie française (en noir) et *E. cyanura arundelii* de Clipperton (en rouge). **C**=classement correct des individus dans l'un des deux groupes. **p**=significativité des résultats.
Results of the DFA carried out on size data (LOG) for E. cyanura cyanura *from French Polynesia (black) and* E. cyanura arundelii *from Clipperton (red).* ***C****=correct classification of the specimens in one of our both groups.* ***p*** *= significativity of the results.*

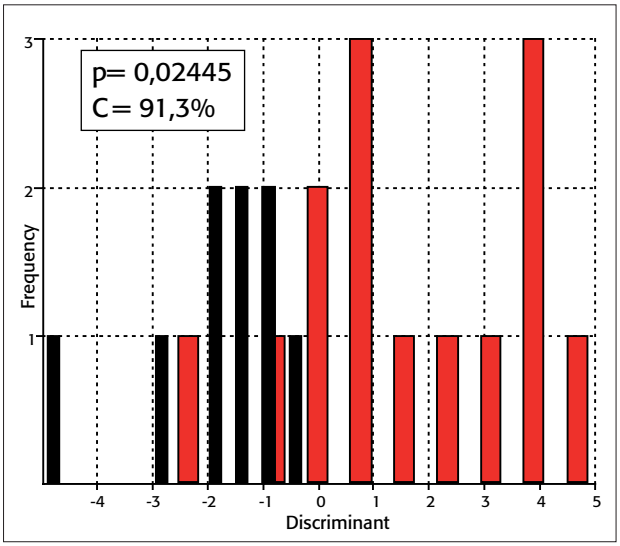


Figure 386 : résultats de l'AFD réalisée sur les données de forme (LSR) pour *E. cyanura cyanura* de Polynésie française (en noir) et *E. cyanura arundelii* de Clipperton (en rouge). **C**=classement correct des individus dans l'un des deux groupes. **p** = significativité des résultats.
Results of the DFA carried out on shape data (LSR) for E. cyanura cyanura *from French Polynesia (black) and* E. cyanura arundelii *from Clipperton (red).* ***C****=correct classification of the specimens in one of our both groups.* ***p*** *= significativity of the results.*

Tableau LVII : analyse du degré de contact entre les plaques préfrontales et de leur fusion occasionnelle avec la plaque frontale à droite, à gauche ou à droite et à gauche chez les populations de *E. cyanura arundelii* de la couronne récifale à l'exclusion du "rocher" ("ATOLL") et du "ROCHER". Ces données sont comparées avec *E. cyanura cyanura* en Polynésie française pour le degré de contact entre les plaques préfrontales et leur fusion avec la plaque frontale d'après les données de Ineich (1987b). Les plaques préfrontales peuvent être très séparées (**TSE**), séparées (**SEP**), presque jointives (**PJO**), jointives par un simple point (**POT**), en contact vers la gauche de l'animal (**COG**), en contact vers la droite de l'animal (**COD**), soudées avec la plaque frontale à droite seulement (**SOD**), soudées avec la plaque frontale à gauche seulement (**SOG**), ou alors soudées avec la plaque frontale à droite et à gauche (**SDG**).

Analysis of the contact level between prefrontal plates and occurrence of their occasional fusion with the frontal plate on the right, left or both sides in the populations of E. cyanura arundelii *from the reef crown exclusive of the "rock" ("ATOLL") and from the "ROCK". These data are compared with those obtained from* E. cyanura cyanura *in French Polynesia for the degree of contact between prefrontal plates and their fusion with the frontal plate (after Ineich 1987b). Prefrontal plates can be strongly separated (**TSE**), separated (**SEP**), nearly contacting (**PJO**), contacting by a simple point (**POT**), in contact toward the left of the animal (**COG**), in contact toward the right of the animal (**COD**), sutured with the frontal plate on the right side only (**SOD**), sutured with the frontal plate on the left side only (**SOG**), or sutured with the frontal plate on both sides (**SDG**).*

	TSE	SEP	PJO	POT	COG	COD	SOD	SOG	SDG
ATOLL (n=13)	1	5	2	1	1	1	0	2	0
%	7,69	38,47	15,39	7,69	7,69	7,69	0	15,38	0
ROCHER (n=25)	1	4	3	5	3	3	4	0	2
%	4	16	12	20	12	12	16	0	8
TOTAL (n=38)	2	9	5	6	4	4	4	2	2
%	5,26	23,68	13,16	15,79	10,53	10,53	10,53	5,26	5,26
Polynésie % (n=649)	5,39	59,48	12,33	14,79	2,31	3,7			1,23
Polynésie % (n=1 287)	aucune fusion 95,96 %						2,41	0,47	1,17

l'ancienne station météorologique. Ils constatent l'absence de mélaniques sur le "rocher" (ce qui est inexact). Ils ont collecté un individu mélanique dans la grande cocoteraie où nous n'avons jamais observé l'espèce. Il devait certainement s'agir d'un individu erratique provenant du bord de mer relativement proche. Nous confirmons que les densités du scinque peuvent être localement importantes et précisons que l'espèce ne peut être considérée comme rare sur l'atoll. Nous pensons qu'il serait intéressant d'obtenir un chiffre de densité à l'unité de longueur de bord de mer, sachant que ces animaux n'occupent finalement qu'une bande généralement étroite située au-dessus des plages ; une densité à l'hectare n'a que peu de sens au regard de la zone occupée par ces reptiles.

Habitat

En Polynésie française, *E. c. cyanura* occupe surtout le sol des zones recouvertes de végétation arborescente, arbustive et herbacée, en concentrant son activité sur les taches de soleil qui se déplacent au cours de la journée. À Clipperton, très curieusement, la cocoteraie n'est pas habitée (ou très rarement) par l'espèce qui affectionne plutôt certains hauts de plages totalement dépourvus de végétation et où ses densités peuvent être relativement importantes, mais toutefois inférieures à celles observées ailleurs dans le Pacifique sud. L'habitat le plus fréquent se localise sur les hauts de plages de la façade occidentale de l'atoll, recouverts de débris coralliens comprenant des morceaux dont la taille varie de moins d'un centimètre à des blocs de plus grande taille, voire des plaques de près d'un mètre de longueur. Ces morceaux de corail sont noircis sur leur face exposée par la présence d'algues microscopiques ou de cyanobactéries qui leur confèrent cette coloration typique sur laquelle le lézard est parfaitement homochrome. Cette couverture noirâtre devient verte lorsqu'il pleut. Aucune autre végétation n'est présente dans cet habitat. Sachet (1962b : 301) note que ce corail couvert d'algues présente souvent

Tableau LVIII : orientation du contact des plaques pariétales et nucales dans les populations de *E. cyanura arundelii* de la couronne récifale à l'exclusion du "rocher" ("ATOLL") et du "ROCHER". Le contact de ces plaques se fait vers la gauche (**G**) ou vers la droite (**D**) de l'animal ; très rarement il est médian ou alors anormal par suite de fusions de plaques ou de la présence d'une écaille surnuméraire.

Orientation of the contact between parietal and nucal plates in the populations of E. cyanura arundelii *from the reef crown exclusive of the "rock" ("ATOLL") and from the "ROCK". Contact between the plates can be made toward the left (**G**) or the right (**D**) of the animal; rarely this contact can be median or abnormal following a suture of the plates or the occurrence of a supernumary scale between them.*

	Pariétales		Nucales	
	G	D	G	D
ATOLL (n=10)	10	0	8	2
%	100	0	80	20
ROCHER (n=11)	10	1	9	2
%	90,9	9,1	81,82	18,18
TOTAL	20	1	17	4
%	95,24	4,76	80,95	19,05

une allure de matériel volcanique plutôt que corallien et qu'il constitue le type de végétation le plus commun sur l'atoll : "*This condition obtains on Clipperton Island where the films of blue-green algae staining the otherwise bare coral fragments constitute one of the most extensive vegetation types*". La disponibilité de cet habitat n'a très certainement pas beaucoup variée au cours de l'histoire de l'atoll et doit être indépendante des cyclones et des fluctuations des populations de crabes, donc constante au cours de l'histoire de l'atoll. Cet habitat est l'un des rares habitats pouvant être considérés comme stable à l'échelle de l'atoll et de son histoire.

Nous avons également exploré le contenu des noix de coco vides disséminées par le vent et les courants marins sur le pourtour de l'atoll (Fig. 387). Elles sont surtout abondantes dans la zone sud-ouest de l'atoll, au sud de la grande cocoteraie. Si le scinque d'Arundel ne fréquente ni les cocoteraies de l'atoll, ni l'intérieur vide des vieilles noix de coco qui en jonchent le sol, il occupe par contre assez souvent l'intérieur des noix de coco échouées qui se trouvent éloignées des cocoteraies et dispersées sur les débris coralliens dépourvus de toute végétation. Ces noix de coco sont occupées la nuit, mais aussi la journée durant l'absence de soleil. Cet abri n'est pas tout à fait nouveau pour l'espèce car une noix de coco creuse ramassée à Tahiti (Tautira) et conservée au *Natural History Museum de Londres* (BMNH 1903.10.16.25) contenait plusieurs centaines d'œufs et des juvéniles de *E. cyanura* (Ineich 1997). Ce qui est surprenant, c'est que ce type de micro-habitat ne soit pas occupé par l'espèce là où il est le plus présent, c'est à dire dans les cocoteraies de l'atoll.



Figure 387 : exploration du contenu des noix coco avec un endoscope.
Investigation of the contents of coconuts with an endoscope.

Alimentation

L'analyse des contenus stomacaux et intestinaux du scinque de Clipperton a révélé la présence d'une grande variété de proies, toujours des arthropodes (Tab. LIX). Parmi les 18 individus considérés dans notre étude de l'alimentation, six ne présentaient aucune proie (MNHN 2005.0397-0400, 2006.0283, 2006.0287), soit près de 67 % des individus avec un contenu gastro-intestinal.

Un type de proie tout à fait original a été détecté de très nombreuses fois dans les estomacs et les intestins des individus autopsiés. Il s'agit d'acariens hématophages ectoparasites d'oiseaux (tiques). Ces arthropodes ont été trouvés aussi bien dans le tractus digestif des individus des hauts de plages que chez ceux du "rocher". Un individu provenant de la zone du camp Bougainville contenait 10 tiques, un autre de Port Jaouen (10° 17, 507' N 109° 13, 284' W) renfermait quatre tiques dans son estomac. *Emoia cyanura arundelii* consomme aussi d'autres proies. Ainsi nous avons souvent trouvé *Coleosoma floridanum* Banks, 1900, un aranéïde Theridiidae de petite taille (2-3 mm) à répartition tropicale. Cette espèce se rencontre sous les galets et les débris coralliens de Clipperton, ainsi que dans les débris végétaux des cocoteraies et à la base des massifs de végétation (habitat typique de l'espèce). Une autre proie fréquente est *Holocneminus piritarsis* Berland, 1942, un aranéïde Pholcidae de petite taille (2 mm) qui semble localisé géographiquement au Pacifique sud (Samoa, Australes en Polynésie française, Henderson du groupe Pitcairn). On le trouve notamment dans la cocoteraie Bougainville où il occupe les débris issus de la cocoteraie.
La blatte *Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758) (dictyoptère, Blattidae), abondante dans la cocoteraie et sur le "rocher"), la cicindèle (coléoptère, Carabidae) *Cicindelidia trifasciata insulicola* Sumlin, 1977, sous-espèce endémique de Clipperton, le dermaptère cosmopolite *Euborellia annulipes* (Lucas, 1847), les fourmis *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius, 1793) et *Tetramorium* sp. font également partie du régime alimentaire d'*Emoia* à Clipperton. Parmi ces organismes, il faut noter l'importance du dermaptère *E. annulipes* (près de 30 % des individus en ont ingéré), dont nous avons retrouvé mandibules, cerques (pinces) et œufs dans les contenus stomacaux. Cette espèce est très fréquente sous les pierres ("rocher"), les gros blocs de corail et les troncs de cocotiers au sol, toujours en présence d'humidité (voie chapitre "La faune des insectes"). De nombreuses pontes étaient visibles en mars 2005, en présence d'adultes et de larves (comportement maternel). Il faut noter la présence, pour la cicindèle *Cicindelidia*, de mandibules de larves de cette dernière (qui vivent dans des terriers tubulaires jusqu'à 10 cm de profondeur). La présence des phtiraptères (*Phtiraptera* sp.) est également à mentionner. Ces organismes appartiennent, tout comme

Tableau LIX : contenus gastro-intestinaux de *E. cyanura arundelii*. **ACAR** : acariens du sol du type *Oribates* (non Ixodidae). **ARAC** : aranéides. **BLAT** : *Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758) (blattoptère). **CICA** : imagos de cicindèles (coléoptères). **CICL** : larves de cicindèles (coléoptères). **COLL** : collemboles. **DERM** : œufs, larves ou imagos de *Euborellia annulipes* (dermaptères). **FOUR** : fourmis (hyménoptères). **ISO** : isopodes du type cloportes. **POU** : poux (phtiraptères). **THYS** : *Machilis* sp. (thysanoures). **TIQ** : acariens hématophages Ixodidae du genre *Ornithodoros* sp. Toutes les proies identifiées ont été comptabilisées, qu'elles soient complètes ou en état de digestion avancée. En gras nous avons indiqué les proies appartenant à la biocénose parasitaire ou commensale des oiseaux.

Gastro-intestinal contents of E. cyanura arundelii. ***ACAR**: Oribatida type soil-dwelling mites (not Ixodidae). **ARAC**: Araneae. **BLAT**:* Periplaneta americana (Linnaeus, 1758) *(Blattoptera). **CICA**: imagos of Cicindels (Coleoptera). **CICL**:* Cicindel larvae *(Coleopterans). **COLL**: Collembola. **DERM**: eggs, larvae or imagos of* Euborellia annulipes *(Dermaptera). **FOUR**: ants (Hymenoptera). **ISO**: isopods. **POU**: lice (Phtirapterans). **THYS**:* Machilis *sp. (Thysanoura). **TIQ**: hematophagous ixodid ticks of the genus* Ornithodoros *sp. All identified prey were counted, no matter whether they were complete or in an advanced digested state. In bold we indicate prey belonging to parasitic or commensal bird biocenose.*

MNHN	ISO	ACAR	TIQ	ARAC	COLL	BLAT	CICA	CICL	DERM	FOUR	POU	THYS	Nombre total de proies par lézard
2005.389	0	0	**1**	0	0	0	1	0	0	1	**0**	0	3
2005.390	0	0	**1**	0	0	0	0	0	0	0	**0**	0	1
2005.393	0	0	**4**	0	0	1	0	0	0	0	**0**	0	5
2005.395	0	0	**0**	1	0	0	0	0	0	0	**0**	1	2
2005.396	0	0	**6**	7	4	0	0	0	2	30	**0**	0	49
2006.281	0	0	**1**	0	0	0	0	0	1	0	**1**	0	3
2006.282	1	1	**10**	2	0	0	0	0	0	2	**0**	0	16
2006.284	0	0	**3**	0	0	0	0	0	2	0	**0**	0	5
2006.286	0	0	**0**	2	0	0	0	0	0	1	**0**	0	3
2006.288	0	0	**1**	0	0	0	0	2	0	0	**0**	0	3
2006.289	0	0	**0**	0	0	0	0	0	2	0	**0**	0	2
2006.290	0	0	**0**	0	0	0	0	0	9	0	**0**	0	9
Nbre total de proies	1	1	**27**	12	4	1	1	2	16	34	**1**	1	101
Fréquence (%) du type de proie	0,99	0,99	**26,73**	11,88	3,96	0,99	0,99	1,98	15,84	33,66	**0,99**	0,99	100%
Nombre d'individus avec la proie	1	1	**8**	4	1	1	1	1	6	4	**1**	1	
Nombre d'individus avec la proie (%)	8,33	8,33	**66,67**	33,33	8,33	8,33	8,33	8,33	50,00	33,33	**8,33**	8,33	

les acariens hématophages, à la biocénose parasitaire des oiseaux. En terme de fréquence de proies, 75 % des individus parmi les lézards étudiés qui ont ingéré au moins une proie, exploitent la biocénose parasitaire des oiseaux (tiques Ixodidae et phtiraptères), totalisant ainsi près de 28 % de l'ensemble des proies consommées par les scinques.

Ces observations renforcent l'argument de la dépendance trophique des populations d'*Emoia* de Clipperton à la présence des oiseaux. La biocénose parasitaire et commensale, à laquelle on peut également rajouter les diptères qui se nourrissent de cadavres de poissons régurgités et d'oiseaux morts (Phoridae, Muscidae, etc.), remplace les biocénoses habituelles liées à la végétation littorale (prairies et brousses littorales, arrières-plages, cocoteraies, etc.) des îles du Pacifique (Mueller-Dombois & Fosberg 1998). Compte-tenu de l'histoire de la végétation de Clipperton, il semble évident que les *Emoia* se sont ainsi adaptés par leur régime alimentaire aux fluctuations des peuplements d'arthropodes liées à la végétation, fluctuations qui ont pu aller jusqu'à la disparition quasi-totale de celle-ci. Même si on assiste actuellement (en 2005) peut-être à une recolonisation de la végétation (voir chapitre "Un état des lieux de la flore ainsi que de la végétation terrestre et d'eau douce"), les *Emoia* n'ont pas encore pu exploiter cette nouvelle ressource pourtant habituelle pour l'espèce, ce qui pourrait expliquer leur absence dans les zones végétalisées. Par leur régime trophique, les *Emoia* montrent leur capacité à exploiter l'ensemble du spectre des arthropodes terrestres de l'atoll : terricoles épigés et parasites d'oiseaux, sauf toutefois la



Figure 388 : *Gehyra mutilata* sur le "rocher". Notez la queue rétrécie à sa base. Cet individu présente une coloration uniforme mais d'autres peuvent être marqués de ponctuations dorsales marron de taille variable.
Gehyra mutilata *on the "rock". Note the narrowed tail at its base. This specimen shows a uniform coloration, but others can be covered with dark brown spots of variable size.*

petite communauté des insectes liés à la végétation (lépidoptères, hémiptères, psocoptères).

Amputation de doigts et d'orteils

La présence de doigts et d'orteils amputés est fréquente chez les scinques du Pacifique (Ineich 1987b). Parmi les 40 individus de Clipperton dont nous avons disposé, six présentaient au moins une amputation de doigt ou d'orteil. Parmi les 13 exemplaires ne provenant pas du "rocher", deux présentaient au moins une amputation de doigt ou d'orteil (15,38 %), alors que parmi les individus provenant du "rocher", quatre sur 27 (14,81 %) présentaient au moins une telle amputation. Parmi les six individus avec au moins un doigt ou orteil amputé, le nombre moyen d'amputations était de 1,83 +/- 0,16 et le nombre d'extrémité amputées variait de une à cinq. En Polynésie française, en ne considérant que les individus adultes de *E. cyanura* qui présentent au moins une telle mutilation autopodiale, nous calculons un nombre moyen de 2,52 +/- 3,34 mutilations (n = 225), alors qu'en considérant l'ensemble des individus, mutilés et non mutilés (n = 1 287), ce nombre moyen est de 0,52 +/- 1,80. La fréquence de ce type de mutilation est fortement liée à l'âge des individus et augmente avec la taille. Parmi les 671 individus adultes examinés chez *E. cyanura* en Polynésie française (Ineich 1987b), 225 présentent au moins une mutilation autopodiale, soit 33,53 %. Ce dernier chiffre est plus élevé que celui observé à Clipperton car il ne prend en compte que les adultes chez qui ces mutilations sont plus fréquentes. Dans tous les cas les mutilations autopodiales sont moins importantes à Clipperton qu'en Polynésie française, ce qui semble montrer, d'une part que les crabes ne sont pas à leur origine comme on pourrait le suspecter, d'autre part que ces mutilations sont très certainement directement liées à la densité des individus, bien plus importante en Polynésie qu'à Clipperton. La fréquence des contacts entre individus est en effet directement liée à leur densité.

Reproduction

Aucune femelle gravide n'a été trouvée dans l'ensemble du matériel dont nous avons disposé (n = 5 femelles adultes, LMC supérieure à 40 mm). L'exploration des différents habitats de l'atoll n'a pas permis de trouver des pontes durant les mois de janvier, février et mars 2005. Rappelons que l'espèce réalise des pontes collectives importantes comprenant quelquefois plus d'une cinquantaine d'œufs à raison, le plus souvent, de deux œufs par femelle. Parmi les 22 spécimens collectés durant notre séjour sur l'atoll, nous trouvons huit juvéniles, sept mâles et sept femelles, soit un sexe-ratio équilibré. Rappelons qu'il n'existe pas de dimorphisme sexuel chez ce lézard et que le sexe ne peut être déterminé que par dissection.

••• *Gehyra mutilata*

Description

Les individus de Clipperton sont tout à fait typiques de l'espèce qui se rencontre depuis les îles de l'océan Indien au travers du continent asiatique et jusqu'en Polynésie orientale (Ineich & Blanc 1988) (Fig. 388). Il existe cependant de très nettes variations de taille

Tableau LX : contenus gastro-intestinaux de *G. mutilata* à Clipperton. Pour la signification des codes concernant les proies, voir le Tableau LIX sauf **DIPT** : diptères commensaux des oiseaux. **LEPI** : lépidoptère (Gracillaridae) commensal des oiseaux. **SCOL** : chilopode scolopendriforme.
Gastro-intestinal contents of G. mutilata *from Clipperton. For the signification of prey codes see Table LIX, except* ***DIPT****: bird commensal Diptera.* ***LEPI****: bird commensal Lepidoptera (Gracillaridae).* ***SCOL****: scolopendriform Chilopoda.*

MNHN	ISO	TIQ	ARAC	SCOL	BLAT	DERM	DIPT	LEPI	Nombre total de proies par lézard
2005.358	0	**3**	1	0	0	2	**0**	**0**	6
2005.359	0	**0**	0	0	0	0	**0**	**1**	1
2005.360	0	**1**	0	0	0	3	**0**	**0**	4
2005.362	0	**1**	0	0	2	0	**0**	**0**	3
2005.363	0	**1**	0	0	0	0	**0**	**0**	1
2005.364	0	**1**	0	0	1	0	**0**	**0**	2
2005.365	0	**1**	0	1	0	2	**0**	**0**	4
2005.366	0	**2**	0	0	2	5	**0**	**0**	9
2005.367	0	**0**	2	0	1	0	**0**	**0**	3
2005.368	0	**2**	0	0	1	0	**0**	**0**	3
2005.369	0	**3**	1	1	0	2	**0**	**0**	7
2005.370	0	**2**	0	0	1	1	**0**	**0**	4
2005.371	0	**0**	0	0	1	0	**0**	**0**	1
2005.372	0	**4**	0	0	0	1	**0**	**0**	5
2005.373	0	**3**	0	0	0	0	**1**	**0**	4
2005.374	0	**1**	0	0	0	1	**0**	**0**	2
2005.375	0	**2**	0	0	0	0	**1**	**1**	4
2005.376	1	**1**	0	0	1	1	**0**	**0**	4
2005.377	0	**0**	0	0	1	5	**0**	**0**	6
2005.378	0	**8**	0	0	0	1	**0**	**0**	9
2005.380	0	**0**	0	1	0	0	**0**	**0**	1
2005.381	0	**0**	0	0	1	0	**0**	**0**	1
2005.382	0	**0**	1	0	0	0	**0**	**0**	1
2005.385	0	**0**	1	0	0	0	**0**	**0**	1
2005.386	0	**0**	0	0	0	3	**0**	**0**	3
Nbre total de proies	1	**36**	6	3	12	27	**2**	**2**	89
Fréquence (%) du type de proie	1,12	**40,44**	6,74	3,37	13,48	30,41	**2,25**	**2,25**	100%
Nombre d'individus avec la proie	1	**16**	5	3	10	14	**2**	**2**	
Nombre d'individus avec la proie (%)	4,00	**64,00**	20,00	12,00	40,00	56,00	**8,00**	**8,00**	

entre toutes ses populations. L'espèce, qui présente un fort potentiel de colonisation, a été introduite tout récemment en Guyane française (Ineich & Massary 1997). Une étude de génétique moléculaire en collaboration avec Sara Rocha permettra de déterminer les affinités du peuplement de Clipperton. Parmi les 27 individus que nous avons pu sexer dans notre matériel, nous dénombrons 14 mâles et 13 femelles, soit un sexe-ratio équilibré.

Abondance

Ce gecko est localement très abondant au niveau du "rocher" où il ne devient vraiment actif que lorsque l'obscurité est totale et non pas au crépuscule, tout comme dans les populations océaniennes et contrairement à ce qui s'observe dans les populations de l'océan Indien. Durant la journée, ce lézard est totalement invisible mais il peut exceptionnellement être trouvé en détachant les fragments de

roche délités par la phosphatisation liée à l'action du guano. Il est aussi possible, rarement toutefois, d'observer un individu sur les parois du "rocher" abritées de la lumière en pleine journée. L'un d'entre nous (RG) a comptabilisé 67 individus en une heure de prospection nocturne autour de la base externe du "rocher" en mars 2005.

Habitat

On rencontre ce gecko en compagnie de nombreuses blattes juvéniles et adultes qui recouvrent les parois du "rocher" et de crabes capables de grimper dans les failles et sur les parois jusqu'au sommet de l'ancien phare, de quelques rats et de milliers d'oiseaux marins qui y dorment en hauteur en déposant des milliers de déjections chaque nuit. Ce gecko n'a pas été trouvé en dehors du site du "rocher". Ceci est très étonnant car ailleurs il occupe souvent les cocoteraies et les arbres des bords de mer où il peut être assez facilement trouvé la journée sous les écorces qui se détachent.

Alimentation

Parmi les 31 individus considérés dans notre étude de l'alimentation, six ne présentant aucune proie (MNHN 2005.0361, 2005.0379, 2005.0383-84, 2005.0387-88), plus de 80 % des individus avaient un contenu gastro-intestinal. Sur l'atoll de Clipperton, les contenus stomacaux et intestinaux des individus autopsiés ont révélé la présence de *Scytodes* sp., une petite araignée cracheuse Scytodidae de taille moyenne (6-7 mm). Elle a été observée sous les blocs coralliens et dans les crevasses du "rocher". Nous avons également détecté un myriapode géophile et de très nombreux acariens hématophages parasites d'oiseaux. Les blattes (*Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758)), abondantes sur les parois du "rocher" la nuit, sont bien représentées dans les tractus digestifs de ces geckos (Tab. LX), ce qui n'est pas étonnant.

Les proies des *Gehyra* sont plus nombreuses et en moyenne de plus grande taille que celles des *Emoia*. On retrouve l'exploitation des mêmes ressources que pour *Emoia* (arthropodes épigés) avec un peu plus d'espèces lucifuges (le dermaptère *Euborellia* : jusqu'à 30 % de la fréquence des proies), des myriapodes Scolopendridae, des blattes (*Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758)), ce qui correspond au comportement de chasse nocturne de ce lézard. Cependant c'est encore la présence de proies issues de la biocénose parasitaire et commensale qui est prépondérante : 80 % des individus de *Gehyra* analysés ont ingérés des tiques (Ixodidae) ou des insectes dépendants de la présence des oiseaux, commensaux ou hématophages, qui représentent 45 % de l'ensemble du nombre des proies consommées par ces geckos. Pour les commensaux des oiseaux, il est possible d'y inclure certains diptères (Phoridae, Muscidae), mais également un lépidoptère Gracillariidae ou Tineidae (en cours d'identification). Ce dernier est un commensal des matières organiques sèches des nids d'oiseaux : plumes, etc. Nous l'avons retrouvé dans les nids de fous au niveau du "rocher" (Barbut *et al.* 2006 et voir chapitre "La faune des insectes"). Les diptères Hippoboscidae (hématophages) sont également présents dans l'alimentation de ce lézard (MNHN 2005.0361, 2005.0379) ; ces données obtenues récemment ne figurent pas dans le tableau LX. Il est intéressant de noter la présence de nombreuses pupes d'Hippoboscidae derrière les plaques de concrétions dans les fentes du "rocher". Dans cet habitat, qui peut également héberger les *Gehyra* pendant la journée, les pupes se concentrent jusqu'à 100 individus pour 100 cm^2 (voir chapitre "La faune des insectes").

Reproduction

Parmi 11 femelles adultes (LMC supérieure à 38 mm), deux femelles étaient gravides dans nos échantillons prélevés en janvier et février 2005. L'une (LMC 45 mm) présentait deux très gros ovocytes et l'autre (LMC 48 mm) deux gros œufs presque à terme. La plus petite femelle gravide à Clipperton mesure 45 mm. En Polynésie française, la plus petite femelle gravide mesurait 43 mm, une valeur tout à fait comparable (Ineich 1987b).

DISCUSSION

Présence d'autres reptiles terrestres

De nombreux candidats potentiels pourraient se rencontrer sur l'atoll de Clipperton. Il s'agit d'espèces présentes plus à l'ouest, en Polynésie française notamment, pour lesquelles les habitats de l'atoll pourraient convenir. Nous pensons notamment à plusieurs autres lézards (Gekkonidae et Scincidae) et à un petit serpent qui a été introduit récemment dans la majorité des régions tropicales du monde, le Typhlopidae *Ramphotyphlops braminus* (Daudin, 1803).

Ineich & Blanc (1987) ont montré que les lézards de Polynésie française sont toujours des espèces qui présentent la plus vaste répartition dans leur genre respectif. Ces reptiles possèdent des adaptations positives significatives pour leur dissémination et leur colonisation des îles isolées : habitus, résistance à l'eau de mer, résistance à la dessiccation, réserves adipeuses, pontes collectives et adhésives, acyclie dans la reproduction, maturité précoce, incubation prolongée, parthénogenèse, stockage spermatique, sociabilité, vie littorale, eurytopie, arboricolie et corticolie, anthopophilie. Ils considèrent ces lézards comme des généralistes écologiques à spécialisation biogéographique.

Parmi les Gekkonidae, citons *Lepidodactylus lugubris* (Duméril & Bibron, 1836), un petit animal à très vaste répartition et facilement transporté par l'homme. On le rencontre depuis l'océan Indien à travers presque tout l'océan Pacifique tropical. Il est présent sur l'île de Pâques (Ineich & Blanc 1988), au Panama, au Costa Rica, au Nicaragua, en

Colombie, en Équateur et au Brésil (cette dernière mention doit correspondre à une localité erronée). Il a été introduit récemment aux Galapagos. Malgré ses nombreuses adaptations positives à la dissémination (œufs adhésifs, pontes communes, parthénogenèse…) et sa présence fréquente dans les cocoteraies partout où il se rencontre, il n'a pas été trouvé sur l'atoll de Clipperton. Un autre candidat est *Hemidactylus frenatus* Duméril & Bibron, 1836. L'absence de cette espèce fortement anthropophile s'explique plus facilement. C'est en effet un animal vorace d'assez grande taille qui, malgré sa dissémination récente par l'homme sur la presque totalité des archipels du Pacifique sud y compris la Polynésie française, ne pourrait que très difficilement se contenter des conditions austères qui règnent à Clipperton (proies et habitats réduits). La plupart des mentions de ce gecko sur le continent américain concernent le versant Pacifique, mais quelques-unes se rapportent cependant à des localités de l'Est du Mexique (Ballardo *et al.* 1996). Notons toutefois que ce gecko a été signalé sur l'île Socorro de l'archipel tout proche des Revillagigedo (Galina-Tessaro *et al.* 1999). Cette île inhabitée et très sèche, qui culmine à 1 040 m, est la plus grande de l'archipel et la plus couverte de végétation, ce qui la différencie nettement de Clipperton (Mueller-Dombois & Fosberg 1998). Un autre gecko de grande taille, *Gehyra oceanica* (Lesson, 1826), est largement distribué sur les archipels du Pacifique sud, y compris en Polynésie française. Il est bien trop vorace et trop gros pour se satisfaire des conditions extrêmes qui règnent à Clipperton. *Hemidactylus garnotii* Duméril & Bibron, 1836 est un gecko parthénogénétique de taille moyenne qui présente une large répartition sur les archipels du Pacifique sud, y compris en Polynésie orientale (Ineich & Blanc 1988). C'est cependant une espèce rare sur l'ensemble de son aire de répartition et son absence à Clipperton n'est pas surprenante. La situation est identique pour le petit gecko *Hemiphyllodactylus typus* Bleeker, 1860, lui aussi parthénogénétique et à vaste répartition, mais rare partout. Finalement l'absence la moins attendue est celle de *L. lugubris* car les habitats récemment créés par l'installation de petites cocoteraies sur l'atoll de Clipperton pourraient lui convenir.

Parmi les Scincidae, *Emoia impar* (Werner, 1898), une espèce très similaire à *E. cyanura* (Lesson, 1826) et longtemps confondue avec lui (Ineich & Zug 1991), n'a pas été trouvé. *Emoia impar* se rencontre en sympatrie et même en syntopie avec *E. cyanura* sur la majorité de leur aire de répartition pratiquement toujours confondue. Il présente une vaste répartition depuis la Mélanésie jusqu'en Polynésie orientale, comparable à celle de *E. cyanura* (Ineich & Blanc 1988). Notons toutefois qu'une analyse plus fine montre que cette dernière espèce préfère les conditions plus humides de l'intérieur des îles hautes où ses densités relatives par rapport à celles d'*E. cyanura* sont plus importantes, alors qu'au bord de mer cette situation est inverse (Ineich 1987b). De toute évidence les conditions extrêmes de Clipperton (absence de couvert végétal important et stable dans le temps, sécheresse) ne doivent pas convenir à ce scinque et son absence est compréhensible. *Cryptoblepharus poecilopleurus* (Wiegmann, 1835) présente, lui aussi, une très vaste répartition sur les archipels du Pacifique tropical où il occupe pratiquement toutes les îles et tous les atolls, y compris l'île de Pâques (Ineich & Blanc 1988). Ce lézard est sans doute l'un des scinques les plus originaux du Pacifique sud car il n'occupe que le bord de mer. Il ne s'aventure guère au-delà d'une cinquantaine de mètres à l'intérieur des îles. Son absence à Clipperton n'est pas surprenante. Un dernier scinque candidat potentiel est *Lipinia noctua* (Lesson, 1826). Malgré sa vaste répartition sur la majorité des îles et atolls du Pacifique sud et sa reproduction vivipare, son absence à Clipperton est expliquée par son occurrence dans la litière et la végétation basse, sur des sols profonds ou du moins sous un couvert végétal permettant la conservation d'une hygrométrie élevée, des conditions qui ne se rencontrent pas à Clipperton.

Le petit serpent vermiforme *Ramphotyphlops braminus*, introduit presque dans le monde entier, est souvent abondant là où il se rencontre. Il présente une série d'adaptations positives pour sa dissémination involontaire par l'homme, notamment sa petite taille, son mode de vie fouisseur et sa reproduction par parthénogenèse. La grande cocoteraie du Camp Bougainville, où l'humus est épais et les fourmis présentes, est le seul endroit sur l'atoll qui pourrait lui convenir. Nous l'y avons recherché mais ne l'avons pas trouvé.

Finalement, nos intenses recherches n'ont pas permis de détecter la présence d'un reptile terrestre autre que les deux espèces signalées après 1958.

Histoire nomenclaturale de *Emoia cyanura*

L'histoire nomenclaturale du scinque *Emoia cyanura* est complexe et mérite d'être développée ici afin d'établir clairement le statut des populations de Clipperton.

Depuis la description originale du *Scincus cyanurus* à partir de spécimens provenant de Tahiti (archipel de la Société, Polynésie française) par le médecin-naturaliste René Primevère Lesson en 1826 (Lesson 1826b, planche), description complétée ensuite par un texte (Lesson 1830), et jusque vers le début des années 1900, pratiquement tous les scinques à raies longitudinales dorsales dorées collectés dans le Pacifique tropical ont été attribués à cette espèce. Lesson (1830: 49) notait alors: "*La queue est en entier d'un bleu azur céleste et très pur*". Le genre *Emoia* a été créé par Gray (1845). Le *Scincus cyanurus* de Lesson y est inclus par Girard (1858).

C'est ensuite en 1892 que de Vis décrit *Mocoa caeruleocauda* du Nord de l'Australie, mais ce taxon n'est généralement pas reconnu par la suite. L'unique

spécimen type de *M. caeruleocauda* (aucun paratype n'a été désigné), conservé au *Queensland Museum* en Australie, a disparu. Sa description ne comprend que peu de données d'écaillure, aucun décompte des lamelles sous-digitales pourtant caractéristiques, mais mentionne clairement sa coloration typique qui permet de rattacher cette espèce à la même forme rencontrée ailleurs en Mélanésie (Medway & Marshall 1975 : 461).

Werner (1898) décrit *Lygosoma* (*Emoa*) *impar* à partir de 12 exemplaires de l'archipel de Bismarck (îles Ralum et Mioko), puis plus tard *Lygosoma* (*Emoa*) *cyanurum schauinslandi*, une forme mélanique des Hawaii (Werner 1901). Werner (1898) ne distingue *L. impar* de *L. cyanurum* que par la fusion des écailles médio-dorsales chez le premier, mais en aucune façon ne considère la présence ou l'absence d'une tache occipitale, contrairement à ce qu'écrivent Bruna *et al.* (1995). La nature diagnostique de ce dernier caractère ne sera établie que plus tard par Ineich (1987a).

Garman (1899) décrit *Lygosoma arundelii* de l'atoll de Clipperton (syntypes au MCZ), une forme mélanique très proche du *L. cyanurum* de Lesson. Heller (1903) considère ensuite *L. arundelii* comme une espèce valide, tout comme le font Van Denburgh & Slevin (1914). Heller (1903) précise cependant : "*The species is of doubtful validity but in the absence of series of specimens from other localities for comparison its status cannot be determined*".

Plus tard, Vogt (1912) décrit à son tour *Lygosoma* (*Emoa*) *cyanurum werneri* des îles Ladrone (= Mariannes, Micronésie), un taxon qui sera par la suite placé en synonymie de *E. caeruleocauda* par Loveridge (1948). Boulenger (1887) et de Rooij (1915) ont tort de ne pas distinguer *E. werneri* de *E. cyanura*. Des différences très claires entre ces deux espèces sont pourtant mentionnées par Sternfeld (1920), mais son travail en langue allemande n'a été consulté ni par Parker (1925), ni par Burt & Burt (1932), ni par Loveridge (1948) qui comparent écaillure et coloration entre ces deux formes sans pourtant noter les nombreuses différences à présent tellement évidentes. Ce n'est finalement qu'après les années 1950 que deux espèces distinctes, dont les affinités sont très éloignées, seront couramment reconnues dans ce groupe d'espèces : *E. cyanura* quand les lamelles sous-digitales sont fines et au nombre de 60 à 98 et *E. caeruleocauda* (souvent alors dénommé *E. werneri*, un synonyme postérieur) quand ces lamelles sont plutôt bombées et inférieures en nombre à 50.

En 1954, Walter C. Brown distingue trois espèces dans les populations des îles Salomon jusqu'alors attribuées à *E. cyanura* : *E. cyanura* et deux espèces nouvelles qu'il décrit, *Emoia maculata* et *Emoia schmidti*. Deux autres espèces de ce complexe, *Emoia rufilabialis* et *Emoia taumakoensis* seront encore décrites dans le même groupe d'espèces des îles Salomon par McCoy & Webber (1984). Après une étude plus détaillée des populations des îles Salomon, Brown (1991) reconnaît encore trois nouvelles espèces du groupe *cyanura*, toutes endémiques des Salomon : *Emoia pseudocyanura*, *Emoia isolata* et *Emoia renellensis*. Les îles Salomon constituent sans aucun doute un important centre de diversification du groupe *cyanura*, avec un endémisme important et une délimitation délicate des nombreux taxa de rang spécifique dont plusieurs restent encore à décrire. *Emoia cyanura* constitue sans aucun doute une super-espèce dans cette partie occidentale de son aire de répartition (Salomon). Brown (1991), dans sa monographie du genre *Emoia*, reconnaît 72 espèces réparties depuis le Sud-Est asiatique (Vietnam), au travers de l'archipel indo-australien et des îles du Pacifique tropical. Il distingue huit groupes morphologiques dont la monophylie n'a pas encore été vérifiée ; parmi eux se trouve le groupe *cyanura*.

Suite à tous ces travaux, *E. cyanura* semblait plus clairement défini et restreint par sa morphologie, son écaillure et sa coloration. Il est désormais unanimement considéré comme une espèce monotypique sur l'ensemble de son aire de répartition qui englobe les îles de l'Amirauté, l'archipel de Bismarck, les îles Salomon, le Vanuatu et qui s'étend à travers la Micronésie et la Polynésie jusqu'au groupe des îles Pitcairn et à l'atoll de Clipperton. Les trois taxons de rang spécifique ou subspécifique décrits ultérieurement de l'archipel de Bismarck (*Emoia impar* (Werner, 1898)), des Hawaii (*Emoia cyanura schauinslandii* (Werner, 1901)) et de l'atoll de Clipperton (*Emoia arundelii* (Garman, 1899)) seront généralement placés dans la synonymie de *E. cyanura* (voir Brown 1991).

Ineich & Blanc (1987) émettent l'hypothèse de l'existence de deux espèces confondues sous le binôme *E. cyanura* dans le Pacifique oriental ; ils attribuent, sous réserve, ces deux formes à *E. cyanura sensu stricto* et *E. arundelii*. À partir de l'examen détaillé de nombreux caractères de coloration et morpho-méristiques relevés sur près de 3 000 spécimens collectés sur plusieurs îles et atolls des cinq archipels de Polynésie française, Ineich démontre (1987b), l'existence syntopique de deux espèces distinctes jusqu'alors confondues sous le binôme *E. cyanura* : une espèce dont la queue bleue s'accorde parfaitement avec le dessin de la planche de Lesson (1826b) et l'épithète spécifique donné par cet auteur (*cyanurus* = queue bleue), et une seconde espèce qui présente une queue marron verdâtre. Après examen du matériel constituant la série-type dont devait disposer Lesson durant sa description originale, Ineich décide de rejeter la validité de cette série de spécimens car elle renferme, outre certains *E. cyanura* à queue marron verdâtre (MNHN 7068A, 7068B, 7069A), plusieurs *E. caeruleocauda*. Cette dernière espèce n'est présente qu'à partir de l'archipel des Fidji et plus à l'ouest et par conséquent il en déduit que ces exemplaires ne peuvent provenir de Tahiti, localité-type du *Scincus cyanurus* de Lesson. En plus, tous

les autres exemplaires de cette série-type appartiennent à la seconde espèce, non décrite, qui ne présente pas la queue bleue évidente sur la planche et dans la description de Lesson. De toute évidence cette série-type ne correspond pas au matériel provenant de Tahiti et dont Lesson (1826b, 1830) a disposé pour décrire son *Scincus cyanurus*. L'espèce de Polynésie française à queue marron verdâtre est alors décrite par Ineich (1987a) sous le binôme *Emoia pheonura*, par opposition à la queue bleue de *E. cyanura* nettement visible sur la planche de Lesson (1826b). Ineich (1987a) considère alors cette planche comme représentant l'un des syntypes de l'espèce, en rejetant la validité de la série-type du MNHN ne renfermant aucun individu de la forme à queue bleue. La description subséquente de Lesson (1830) confirme la planche car elle mentionne clairement l'existence d'une queue bleu azur chez *Scincus cyanurus*. En ce qui concerne les populations de Clipperton, Ineich (1987a) reconnaît l'existence sympatrique d'une forme à queue marron verdâtre et d'une forme mélanique décrite par Garman (1899) sous le binôme *E. arundelii*. Ineich (1987a) considère *E. impar* comme une espèce endémique de Mélanésie (archipel de Bismarck), et compare ensuite la forme à queue marron verdâtre de Polynésie française avec d'une part *E. schauinslandi* et *E. arundelii*. Il rattache *E. schauinslandi* à son *E. cyanura* (forme à queue bleue) et considère *E. arundelii* comme une espèce valide endémique de l'atoll de Clipperton où elle se rencontre en sympatrie avec la forme à queue marron verdâtre. Plus tard, après avoir discuté avec George Zug (USNM, Washington), Ineich revient sur sa position (Ineich & Zug 1991). La série-type attribuée à tort à Lesson est alors considérée comme valide car elle est reportée comme telle depuis très longtemps dans la littérature, même si un doute subsiste sur le fait que ce soit cette série qui ait été examinée par Lesson (1826a, 1826b, 1830). Par conséquent et contre toute logique, le binôme *E. cyanura* a été attribué aux populations à queue marron verdâtre (en opposition avec la signification de l'épithète spécifique) et *E. pheonura*, tout comme *E. arundelii*, en deviennent des synonymes plus récents, tandis que *E. cyanura sensu* Ineich (1987a) est désigné par le plus ancien binôme disponible pour la forme à queue bleue, *E. impar* (Werner, 1898), dont la localité-type se situe en Mélanésie.

Par la suite, la forme à queue bleue de Polynésie française sera désignée par *E. impar* alors que celle à queue marron verdâtre sera désignée par *E. cyanura*. Cette nomenclature est toujours celle appliquée de nos jours. L'examen de la coloration et de l'écaillure suffisent à démontrer la validité des deux espèces autrefois confondues dans les populations alors attribuées uniquement à *E. cyanura*, *E. cyanura sensu stricto* et *E. impar*. Malgré cela, Brown (1991), dans sa monographie du genre *Emoia*, ne reconnaît pas ces deux taxons comme valides et attribue un statut d'espèce monotypique à *E. cyanura* en y incluant *E. impar* et *E. pheonura* comme synonymes.

Suivent ensuite une série d'études destinées à prouver la validité de ces deux espèces par des techniques modernes basées sur le polymorphisme enzymatique ou le séquençage des acides nucléiques. Une première étude du polymorphisme enzymatique (Guillaume *et al.* 1994) démontre leur validité. Bruna *et al.* (1995) réalisent ensuite l'analyse de certaines séquences d'acides aminés du cytochrome *b* sur des spécimens sympatriques de *E. cyanura* et *E. impar* de Rarotonga (Cook) et d'Ovalau (Fidji). Ils montrent ainsi, à leur tour, la validité du rang spécifique des deux taxons. Ces deux études ont également démontré que les individus mélaniques (à la fois chez *E. cyanura* et chez *E. impar*) ne constituent pas des taxons distincts mais qu'ils appartiennent chacun aux populations de l'espèce à laquelle leurs caractères morphologiques et méristiques les rattachent.

Les critères qui permettent de différencier sans équivoque *E. cyanura* de *E. impar* concernent aussi bien la coloration que l'écaillure et doivent être considérés de façon combinée, car aucun n'est totalement exclusif. Notons toutefois que les exceptions sont très rares et représentent moins de 1 % des spécimens dans chaque espèce. Ces critères sont énoncés ci-dessous, avec le caractère pour *E. cyanura* en premier et celui pour *E. impar* ensuite :

- queue brune à brun-vert *versus* queue bleu vif à marron chez les mélaniques ;
- présence d'une tache épiphysaire occipitale plus ou moins visible, bleue ou noire, simple, double ou triple *versus* pas de taches ;
- absence d'individus mélaniques ou alors présence très exceptionnelle et localisée géographiquement *versus* présence fréquente de mélaniques dont la fréquence augmente avec la couverture végétale et l'hygrométrie ;
- couleur du ventre et des cuisses d'un blanc ivoire pur *versus* ventre et cuisses à reflets grisés ;
- taille du museau au cloaque jusqu'à 57 mm *versus* inférieure à 53 mm ;
- absence d'incision à la partie antérieure de la post-mentale *versus* présence occasionnelle de cette incision plus ou moins étendue ;
- absence de fusion des écailles situées sur la raie dorée médio-dorsale *versus* présence fréquente de cette fusion plus ou moins étendue (jusqu'à près de 40 écailles).

Cette situation taxinomique, consistant à reconnaître *E. cyanura* et *E. impar*, qui semble actuellement faire l'unanimité parmi les herpétologistes, n'est pas durable et sera, de toute évidence, modifiée par d'autres travaux. Le binôme *E. impar* devra être restreint aux population mélanésiennes de l'archipel de Bismarck (localité-type) et autour, qui appartiennent à une espèce différente des populations actuellement attribuées à *E. impar* en Polynésie orientale. S'il faut alors renommer ces dernières en dehors de l'archipel Bismarck, il nous semble plus juste de leur attribuer le binôme *E. cyanura*

en rejetant la validité de la série-type du *Scincus cyanurus* de Lesson, mais en considérant le syntype représenté sur sa planche, plutôt que de valider *E. schauinslandi* (localité-type aux Hawaii), actuellement reconnu comme synonyme de *E. impar*. De plus, le binôme *E. cyanura* n'est pas adapté pour désigner une espèce chez qui, de toute évidence, la queue n'est jamais bleue ! Le statut des populations à queue marron verdâtre dépendra alors uniquement de la validité de *Lygosoma arundelii* comme espèce, sous-espèce ou alors comme forme conspécifique de la forme à queue marron verdâtre présente en Polynésie. Si *E. arundelii* est un taxon valide (espèce ou sous-espèce), alors les populations à queue marron verdâtre devraient être reconnues sous le binôme *E. pheonura* ou *E. arundelii pheonura* selon leur rang taxinomique et celles à queue bleue sous le binôme *E. cyanura*. Si *Lygosoma arundelii* n'est pas reconnu comme taxon distinct des populations à queue marron verdâtre de Polynésie, alors seul le binôme *E. arundelii* devra être conservé pour toutes ces populations à queue marron verdâtre et nous recommandons, cette fois encore, d'utiliser *E. cyanura* pour désigner les populations à queue bleue de Polynésie.

Morphométrie et écaillure

La taille maximale du museau au cloaque (LMC) de *E. cyanura arundelii* est comparable à celle des populations de *E. cyanura cyanura* en Polynésie française (respectivement 56 et 57 mm). Notons toutefois que Bruna *et al.* (1996a) mentionnent une LMC maximale de 65 mm pour cette espèce, ce qui de toute évidence est une erreur (Brown 1991). Ces auteurs signalent 55-71 lamelles sous l'orteil IV chez *E. cyanura*, et 48-60 rangées d'écailles comptées médio-dorsalement juste au dessus du cloaque et jusqu'aux plaques pariétales exclues. Ils mentionnent également 24-38 rangées d'écailles au milieu du corps, ce qui est également impossible et doit correspondre à une seconde erreur.
Aucun caractère morphométrique et méristique de la systématique classique du genre *Emoia* (Brown 1991) ne permet de distinguer clairement les populations de Clipperton de celles de Polynésie française, localité-type de *E. c. cyanura*. Par contre, la relative séparation des populations de Clipperton de celles de Polynésie française chez *E. cyanura* par nos analyses multivariées de plusieurs caractères morphométriques est intéressante. Ces deux populations présentent une nette tendance à diverger par la forme de leur tête et la longueur de leurs membres. La première de ces caractéristiques doit très certainement être reliée à l'alimentation particulière du scinque d'Arundel, basée majoritairement sur la consommation d'arthropodes ectoparasites et commensaux des oiseaux marins. Une petite bouche semble en effet plus adaptée à la capture et à la préhension de ces petites proies plutôt sphériques. De la même manière, la réduction relative de la longueur des membres des scinques à Clipperton doit être liée à leur habitat préférentiel, les amoncellements de débris coralliens sur les bords des plages. Ce lézard se déplace avec beaucoup d'agilité dans ce substrat et il est fréquent de le voir littéralement plonger sous les débris et ressortir quelquefois à plus d'un mètre de distance. La taille du corps ne semble pas être une gêne pour les déplacements dans les débris coralliens et de nombreux scinques pourtant fouisseurs présentent une taille importante dans la famille (Greer 2001), ce qui pourrait expliquer les tailles similaires des deux populations. Par contre, la présence de membres allongés doit, sans aucun doute, constituer une gêne aux déplacements dans le corail mort et nous interprétons la réduction significative de la longueur des membres dans les populations de *E. cyanura arundelii* comme une adaptation locale à la locomotion dans ce type de substrat. Nos résultats montrent par conséquent une tendance à l'adaptation locale des populations de Clipperton aux conditions les plus stables dans le temps, à la fois pour leur alimentation et pour leur locomotion.

La région source potentielle classiquement admise pour les populations de *G. mutilata* de Clipperton est les Philippines, où la LMC des individus varie de 38 à 55 mm (Alcala 1986 : 58). À Clipperton, la LMC varie de 30 à 50 mm (n = 27). À Bandung Java, Church (1962) mesure une LMC qui varie de 36 à 64 mm. La LMC maximale de *G. mutilata* est de 52 mm en Polynésie française, valeur très inférieure au maximum mesuré par Church (1962) en Indonésie. La LMC sur l'archipel des Hawaii (Hunsaker & Breese 1967) varie de 39,5 à 55,5 mm. Parmi les spécimens de l'océan Indien présents dans les collections du MNHN, nous avons mesuré une LMC maximale de 69,5 mm, alors qu'elle n'est que de 54,60 mm pour les individus asiatiques examinés. Ainsi des populations de grande taille, correspondant très certainement à une espèce distincte de celle présente en Polynésie, se rencontrent dans l'océan Indien, en Malaisie et à Java. La taille moyenne du museau au cloaque au sein des populations des Philippines, comparable à celle d'Océanie et de Clipperton, ne permet pas de déterminer leurs affinités. Nos données (Tab. LXI) mettent en évidence une forte homogénéité pour la taille dans toutes les populations océaniennes, ce qui implique très certainement une appartenance spécifique commune.

Mélanisme chez *E. cyanura arundelii*

Le mélanisme est généralement considéré soit comme une caractéristique permettant d'assurer une meilleure thermorégulation chez les reptiles qui vivent dans des milieux fermés comme les forêts, soit comme une protection des radiations solaires dans les populations d'altitude. L'inconvénient du mélanisme serait plutôt lié au mauvais camouflage qu'il engendre, ce qui pourrait augmenter le risque de prédation ; dans le cas de *E. cyanura* à

Tableau LXI : comparaison de la longueur museau-cloaque (LMC) dans différentes populations de *Gehyra mutilata*. D'après Ineich (1987b) pour la Polynésie française, Hunsaker & Breese (1967) pour les Hawaii et Church (1962) pour l'Indonésie.
Comparison of snout-vent length (LMC) in different populations of Gehyra mutilata*. After: Ineich (1987b) for French Polynesia, Hunsaker & Breese (1967) for Hawaii and Church (1962) for Indonesia.*

LMC	Mâles	Femelles
Clipperton	45,69 +/- 3,52 (13)	44,82 +/- 3,40 (11)
Polynésie française	46,59 +/- 2,27 (17)	46,41 +/- 2,09 (22)
Hawaï	43,65 (34)	45,60 (17)
Océan Pacifique	45,42 +/- 2,80 (31)	45,98 +/- 2,55 (34)
Indonésie	53,13 +/- 0,44 (141)	52,53 +/- 0,36 (185)
Asie	51,75 +/- 3,30 (4)	48,10 +/- 4,80 (9)
Océan Indien	54,19 +/- 3,92 (8)	53,27 +/- 4,79 (15)

Clipperton, le mélanisme pourrait être un avantage sur les roches volcaniques sombres du "rocher" ou les débris coralliens couverts d'algues noirâtres qu'il affectionne tout particulièrement. La présence d'individus mélaniques dans toutes les populations de *E. impar* en Polynésie française (inter- et intra-île) semble montrer une sélection peu sévère ou alors une possible dilution des adaptations locales par un flux génique constant inter-îles. Si maintenant on analyse la fréquence du mélanisme à l'échelle locale d'une île, il apparaît clairement une très nette variation avec l'altitude et l'éloignement du bord de mer, sans aucun doute engendrée par la variation du couvert végétal. En fait, nos observations à Clipperton montrent que ce n'est ni l'altitude ni la variation du couvert végétal qui est à l'origine du mélanisme, mais directement l'humidité ou plus exactement l'hygrométrie. Une telle relation entre mélanisme et hygrométrie avait été faite dès 1872 par Leydig (*in* Mertens 1934). Nos observations montrent également que le mélanisme est indépendant de la pression de prédation et du camouflage.
Le mélanisme ne se présente pas de la même manière chez les deux espèces en Polynésie française. Chez *E. impar*, on trouve des individus d'un brun doré et cuivré, uniformes de la tête à la queue, sans aucune bande visible et avec un ventre sombre grisé, alors que chez *E. cyanura* le mélanisme ne semble concerner que la région antérieure du corps, de la tête à la nuque, et sa coloration n'est pas cuivrée mais plutôt brun très foncé. La région antérieure semble d'ailleurs la plus variable dans le groupe *cyanura* : chez l'espèce *Emoia pseudocyanura* endémique des Salomon, les trois bandes dorsales sont encore visibles comme chez *E. cyanura*, sauf sur la tête et la nuque où elles sont estompées. La répartition géographique du mélanisme à grande échelle est également différente entre les deux espèces. Chez *E. impar*, elle semble localisée à toute la partie orientale de son aire de répartition (Niue, Hawaii, Cook, Polynésie française…) et pourrait correspondre à la délimitation d'un taxon de rang spécifique distinct, tandis que chez *E. cyanura* elle se limite surtout à trois zones restreintes, Niue et les îles Cook, une seule zone très limitée sur l'île de Moorea (archipel de la Société) en Polynésie française et Clipperton. Les populations de Clipperton présentent, elles aussi, une forte fréquence d'individus mélaniques. Une cause similaire à l'origine du mélanisme chez *E. cyanura* et *E. impar* n'est pas démontrée mais semble probable. L'hygrométrie nous paraît être le facteur explicatif le plus probable. Outre les îles Cook, l'île de Moorea en Polynésie française et Clipperton, nous avons noté la présence de mélaniques chez *E. cyanura* à Niue (19° 03' S, 169° 52' W). Cette île abrite également des spécimens de *E. cyanura* non mélaniques mais aussi des *E. impar* mélaniques. Les deux mélaniques de *E. cyanura* (Australian Museum Sydney, Autralie, AMS 110026 et 110074) sont très semblables par leur coloration aux mélaniques de Clipperton. Bien entendu, cette observation ne signifie pas que les populations de Clipperton dérivent de celles de Niue, mais montre que le mélanisme peut s'exprimer de façon sporadique dans des populations très disjointes de *E. cyanura*, bien qu'il ne semble pas toujours exister une forte relation entre l'expression du mélanisme chez *E. cyanura* et la présence de *E. impar* mélaniques. Un autre cas, géographiquement plus proche de Clipperton, concerne un exemplaire de *E. cyanura* provenant de l'île Henderson du groupe Pitcairn (BMNH 1913.1.17.7). *Emoia impar* n'existe pas sur ce groupe d'îles. Ce spécimen de Henderson présente un patron de coloration assez semblable à celui qui s'observe chez certains *Emoia* de Clipperton.
Bruna *et al.* (1995) se demandent également si la présence du mélanisme chez *E. cyanura* et chez *E. impar* est une convergence ou si elle a été héritée d'un ancêtre commun. Son occurrence chez *E. caeruleocauda*, une forme plus basale attribuée au groupe *cyanura* par Brown (1991), et la présence d'espèces totalement mélaniques dans d'autres lignées du genre (*Emoia nigra* par exemple), nous feraient plutôt pencher pour la dernière hypothèse. Les études de Guillaume *et al.* (1994) et de Bruna *et al.* (1995) ont permis de vérifier le statut taxinomique des individus mélaniques chez *E. impar* et chez *E. cyanura*. Ces travaux montrent que les individus mélaniques des deux espèces ne correspondent pas à des taxons différents. La présence d'individus mélaniques a été observée depuis longtemps dans ce groupe d'espèces, par Werner (1901) puis par Oliver & Shaw (1953) pour *E. impar* et Crombie & Steadman (1986) puis Guillaume *et al.* (1994) pour *E. cyanura*. La présence d'individus mélaniques est à l'origine de deux descriptions de taxons placés en synonymie par la suite : *Lygosoma arundelii* Garman, 1899 et *Lygosoma cyanurum schauinslandi* Werner, 1901. Bruna *et al.* (1995) ont pu analyser les séquences d'acides nucléiques d'un unique individu mélanique de Clipperton et ont montré qu'il ne se différenciait pas des individus de la même espèce des Fidji ou de Polynésie française par l'haplotype de son ADNmt.

À Clipperton, *E. cyanura* semble présenter un mélanisme qui s'exprime chez certains individus et pas chez d'autres. Lorsqu'il s'exprime, il peut le faire à différents degrés, soit totalement, soit partiellement. Ce mélanisme ne varie pas avec l'âge et toutes les formes (mélanisme complet, intermédiaire ou absence complète de mélanisme) se rencontrent aussi bien chez les juvéniles que chez les adultes et dans tous les habitats ("rocher" et hauts de plages).

Le scinque d'Arundel occupe les hauts de plages où le corail est recouvert d'une fine pellicule noire d'algues microscopiques. La coloration mélanique des lézards pourrait leur assurer un camouflage efficace vis-à-vis des prédateurs, une situation identique devant s'observer sur le "rocher", lui aussi constitué de trachyte de couleur variable mais souvent sombre. En fait, nous avons constaté que la fréquence des individus mélaniques est bien inférieure sur le "rocher" que sur les hauts de plages, ce qui semble montrer que la fonction de cette coloration n'est de toute évidence pas d'assurer un camouflage, d'autant plus que les prédateurs de lézards doivent être peu fréquents sur l'atoll. De plus aucun des prédateurs potentiels n'est inféodé qu'au "rocher" ou qu'à la couronne récifale. Les rats sont d'arrivée récente, nocturnes et aucun reste de lézard n'a été trouvé dans leurs contenus stomacaux (Pascal & Lorvelec 2005). La majorité des oiseaux marins ne se nourrissent que de poissons. Les nombreux crabes n'ont généralement pas accès aux cachettes des lézards bien plus plats que ces derniers et capables de s'insinuer dans de toutes petites brèches inaccessibles aux crustacés. Il nous est arrivé d'observer un scinque en compagnie d'un crabe sous un même bloc de corail posé au sol. En fait, nous pensons que le mélanisme est sélectionné sur l'atoll car il permet une adaptation locale à l'hygrométrie. Tout comme en Polynésie française où le mélanisme est plus fréquent dans les forêts où l'hygrométrie est plus élevée, le mélanisme est également plus fréquent sur les hauts de plages de Clipperton où l'humidité relative est plus élevée que sur le "rocher", non seulement du fait des embruns, mais aussi par les vents d'est chargés d'humidité. Ceci expliquerait que les populations du "rocher" présentent une fréquence d'individus mélaniques inférieure car l'hygrométrie y est moindre. Les flux géniques occasionnés par les individus mélaniques et non mélaniques dans les deux sens, couronne récifale/"rocher", permettraient cette balance du polymorphisme et la sélection favoriserait alors un type par rapport à un autre selon le milieu, tout comme chez *E. impar* en Polynésie française. Il serait intéressant de savoir si la fréquence des mélaniques augmente selon un gradient au fur et à mesure que l'on s'éloigne du "rocher", ce que prédit notre hypothèse basée sur un flux génique, ou alors si elle est constante sur tous les sites en dehors du "rocher". Nos observations et le matériel collecté ne permettent pas de répondre à cette question.

Une autre hypothèse ne peut, à notre avis, être rejetée pour le moment. La prédominance des individus mélaniques sur la couronne récifale, zone la plus austère de l'atoll mais aussi la plus à même de fournir un habitat et une alimentation constants au cours du temps et des nombreuses périodes austères de l'histoire de l'atoll, pourrait être liée à une évolution *in situ* relativement longue de ces lézards mélaniques issus d'un ancêtre polynésien. Ainsi l'évolution locale aurait sélectionné des populations totalement mélaniques pendant quelques siècles. Ces individus sont, de toute évidence, les mieux adaptés à la survie sur l'atoll. L'arrivée plus récente d'une seconde vague de colonisation de *E. cyanura cyanura* (forme normale non mélanique) depuis la Polynésie aurait ensuite perturbé l'adaptation locale des populations mélaniques. Ces nouveaux arrivants auraient colonisés le "rocher" dans un premier temps (habitat le moins hostile pour ce lézard) en s'hybridant avec les populations locales mélaniques déjà partiellement différenciées, puis se seraient dispersés plus lentement sur la couronne récifale hostile. Cette hypothèse expliquerait la plus forte fréquence des non mélaniques sur le "rocher". Notons toutefois que, en 1903, Heller notait la présence d'un seul individu mélanique parmi les 15 dont il disposait (moins de 7%), tous collectés sur le "rocher" : "*One adult specimen is uniform dark bronze-brown above, lacking the median light stripe but with the darker bordering stripes fairly indicated*", ce qui semblerait en fait montrer que la fréquence des mélaniques augmente actuellement sur le "rocher". Nous avons vérifié cela en examinant 22 exemplaires (CAS 9025-9046) ramassés en août 1905 sur l'atoll, aucun n'était totalement mélanique, tous présentaient une bande médio-dorsale encore clairement visible. L'hybridation de la forme ancienne mélanique avec ces nouveaux colonisateurs serait en accord avec les patrons de coloration actuellement présents sur l'atoll et relativement bien distingués : la forme mélanique ancienne, une forme intermédiaire issue de l'hybridation récente entre la première et une forme de coloration normale récemment arrivée par une seconde vague de colonisation, identique aux populations actuelles de Polynésie. L'hypothèse d'une hybridation pourrait être vérifiée par une analyse génétique fine, mais également en estimant les variations de la fréquence des mélaniques avec l'augmentation de la distance depuis le "rocher" (gradient), ce dernier point entrant cependant en conflit avec notre première hypothèse d'une adaptation locale de la coloration à l'hygrométrie. Notons toutefois que la présence naturelle d'individus mélaniques dans toutes les populations polynésiennes de *E. impar*, n'est pas en accord avec cette hypothèse. En effet, chez cette espèce, la très vaste répartition syntopique des mélaniques et des non mélaniques, qui de toute évidence appartiennent à la même espèce,

n'est que difficilement conciliable avec l'hypothèse d'une hybridation entre deux populations séparées et localement adaptées, l'une mélanique, l'autre non mélanique. Cependant, on peut l'interpréter en faisant intervenir les flux d'individus, car on sait que toutes ces espèces sont de puissants colonisateurs et que l'isolement d'une population n'est pas possible sur la majorité des îles et archipels du Pacifique. En isolement complet, on peut supposer que les populations de *E. impar* seraient totalement mélaniques en milieu forestier. Ceci ne s'observe jamais, tout simplement car il doit exister un flux génique important dans les deux sens entre le bord de mer (à populations majoritairement non mélaniques) et l'intérieur des îles (à populations majoritairement mélaniques). Seule une situation d'extrême isolement pourrait permettre à des propagules mélaniques d'exprimer pleinement leur mélanisme, ce qui pourrait s'être produit à Clipperton. L'élevage en captivité d'individus mélaniques de *E. impar* et des croisements avec des individus non mélaniques permettrait une meilleure connaissance du déterminisme génétique du mélanisme dans ce groupe de lézards.

Alimentation de *E. cyanura arundelii*

Emoia cyanura consomme toute une gamme d'arthropodes, mais les résultats de nos analyses montrent la prépondérance du genre *Ornithodoros*. Plus précisément, *Ornithodoros* est un acarien parasite ectodermique (ordre des Ixodida) se nourrissant du sang de ses hôtes, la nuit le plus souvent. Leur cuticule molle et leur mode de vie (ils quittent leur hôte après le repas en tombant au sol) reflètent leur appartenance à la famille des Argasidae ou "tiques molles". Le genre *Ornithodoros* comprend une centaine d'espèces pouvant parasiter reptiles, oiseaux et mammifères.

L'étude de l'alimentation des lézards par examen de leur tractus digestif a fait l'objet de nombreuses critiques. Schoener (1967, 1968) insiste sur les différences de taille des proies et l'accumulation dans l'estomac des proies les plus grosses et les plus difficiles à digérer, donc plus lentes à transiter vers l'intestin. Cette observation pourrait impliquer une sur-représentation de certaines proies dans l'estomac, par exemple les parties dures comme les mandibules ou les cerques des dermaptères. Il suggère alors de prendre également en compte le contenu intestinal, en plus du contenu stomacal, ce que nous avons fait. En effet, la digestion doit éliminer en premier les arthropodes à corps mou et de petite taille de l'estomac (Floyd & Jenssen 1984 ; Schoener 1989).

La présence d'animaux parasites ou faisant partie de la micro-faune du sol dans les estomacs et les intestins d'un prédateur doit être considérée avec beaucoup de précautions. En effet, ces "proies" peuvent être des proies primaires, mais également des proies secondaires ou même tertiaires consommées involontairement lors de l'ingestion de leur hôte qui, lui, peut constituer la proie naturelle de l'espèce étudiée. Douglas (1992) détecte la présence d'acariens du sol (Oribatidae) dans le tractus digestif d'un serpent sud-africain, *Psammophylax rhombeatus* Linnaeus, 1758. Il démontre ensuite que ces acariens sont des proies tertiaires qui correspondent à des restes de la chaîne alimentaire provenant de leur ingestion par des vers de terre. Il fait alors remarquer, à juste titre, qu'il faut faire preuve d'une extrême prudence dans la détermination des proies primaires d'un prédateur. Dans son cas, la musaraigne *Suncus varilla* consomme secondairement des acariens car 43 % des musaraignes en renferment dans leur contenu stomacal. Ces acariens sont toujours associés à des vers de terre. Par conséquent le serpent ne consomme pas d'acariens, mais des musaraignes, qui elles-mêmes consomment des vers de terre qui ont ingéré des acariens du sol. L'exosquelette très coriace des acariens empêche leur digestion rapide et ces arthropodes s'accumulent dans la partie postérieure du tractus digestif du serpent où ils peuvent être surreprésentés. De la même manière, il est fréquent de trouver de nombreuses dents dans la partie postérieure du tractus digestif des serpents. Ces dents s'accumulent durant le processus normal de remplacement continu des dents chez les serpents. Il faut par conséquent être particulièrement prudent quand on mentionne l'acariphagie chez un animal, d'autant plus quand ces acariens sont des parasites comme c'est le cas chez *E. cyanura* à Clipperton. L'acariphagie a été signalée chez plusieurs amphibiens, mais dans ces cas son origine doit très certainement être liée à l'ingestion de proies secondaires. Finalement, Douglas (1992 : 451) concluait par ces quelques remarques : "*From the above evidence and because the majority of dietary studies are based on stomach contents alone, and not on actual feeding observations, it is difficult to apply the terms diet, food and acariphagy, when referring to mites in reptile and amphibian dietary studies*".

L'acariphagie n'est pas commune chez les reptiles où elle concerne toujours des espèces dont l'alimentation est opportuniste. La première mention de la consommation de tiques par un lézard Teiidae est faite par McAllister (1987). Un individu de *Cnemidophorus gularis gularis* (à présent inclus dans le genre *Aspidocelis*) présentait huit tiques (une femelle et sept nymphes gorgées) et de nombreuses autres proies arthropodes dans son tractus digestif. La tique en question, *Otobius megnini*, infeste le conduit auditif externe des chevaux, chèvres, chats et chiens et d'autres mammifères, plus rarement de l'homme. La zone de capture du lézard se situait près d'un ranch abritant beaucoup de bétail. L'auteur explique cette consommation opportuniste par la proximité entre le lézard et le bétail infesté, ou alors par la présence, sur le site de collecte du lézard, d'une carcasse ou encore d'un terrier de Mouffette rayée (*Mephitis mephitis*). Deux observations similaires sont réalisées en Afrique, chez

un lézard Gerrhosauridae, *Gerrhosaurus flavigularis*, chez qui Norval (1976) note la présence dans l'estomac de tiques Ixodidae à corps dur et chez le scinque *Trachylepis quinquetaeniata margaritifer* (actuellement considéré comme espèce valide), pour qui Norval & McCosker (1983) signalent la présence de tiques de bétail dans le tractus digestif. Aux États-Unis, Degenhardt & Jones (1972) constatent la présence de tiques dans l'estomac de l'iguanien *Sceloporus graciosus arenicolous*. McAllister & Keirans (1987) ainsi que McAllister (1987) signalent des tiques molles Argasidae dans l'estomac de *Cnemidophorus gularis gularis*. Ils signalent également leur présence chez *Cnemidophorus tesselatus* (actuellement dans le genre *Aspidocelis*), chez qui la seule tique observée l'est en présence de poils très probablement prélevés sur un cadavre. Nemes (2001) étudie l'alimentation opportuniste du Lacertidae *Lacerta agilis*. Sur une prairie ou paissaient des moutons, il a pu observer un lézard qui capturait activement des tiques de moutons durant sa recherche alimentaire au sol. Lors d'observations antérieures de contenus du tractus digestif, cet auteur avait noté la présence de seulement deux acariens parmi 224 proies chez 32 lézards. Il en conclut que l'importance des tiques est négligeable dans l'alimentation de cette espèce. Bauer (1992:154) note que *Diploglossus millepunctatus* (Diploglossidae), un lézard endémique de Malpelo, une île située au large de la Colombie, mange les aliments régurgités par les oiseaux. Il pourrait également représenter un candidat potentiel pour la consommation de tiques parasites des oiseaux auprès de qui il vit, mais sa grande taille ne semble pas en accord avec cette hypothèse. Un autre acarophage pourrait être le scinque *Trachylepis wrightii* des Seychelles. Nous avons pu observer ce lézard parmi des communautés très denses d'oiseaux sur l'île Frégate où il se déplaçait au sol sur une épaisse couche molle d'excréments d'oiseaux. Aucune étude sérieuse n'est disponible concernant l'alimentation de cette espèce, mais les rares données accessibles mentionnent la présence d'insectes et notamment de blattes (Gerlach comm. pers. 09/2006). Finalement, la fréquence de la consommation de tiques par tous ces lézards est estimée à moins de 1% et se fait de façon tout à fait opportuniste, si ce n'est accidentelle, toujours dans des proportions insignifiantes. La situation est totalement différente chez les scinques de Clipperton.

La zone intertidale est riche en petits crustacés marins dont les scinques de Clipperton pourraient se nourrir. Une situation intéressante à ce propos est observée sur certaines îles mexicaines situées dans la Baja California (Grismer 1994). On y trouve plusieurs espèces endémiques de lézards iguaniens (Phrynosomatidae) du genre *Uta* qui vivent presque exclusivement dans la zone intertidale et se nourrissent surtout d'un crustacé marin isopode, *Ligia occidentalis*. Cette alimentation représente plus de 90% des proies ingérées. Ces lézards endémiques présentent des glandes à sel nasales hypertrophiées, très probablement pour éliminer l'excès de sel provenant de l'ingestion de leurs proies habituelles (puces de mer) et ainsi assurer la balance des électrolytes, fortement déséquilibrée par cette alimentation riche en sel. Notons toutefois que l'espèce continentale dont ils dérivent ne possède pas une telle glande. Cette espèce, *Uta stansburiana*, ne pourrait survivre avec les quantités de sel rencontrées chez *Uta tumidarostra* par exemple (Grismer 2003). *Uta stansburiana* est une espèce à vaste répartition continentale et insulaire qui se rencontre du bord de mer jusqu'à près de 2400m d'altitude. Elle occupe le bord de mer, les dunes, les déserts et les forêts de conifères et certaines de ses populations sont insulaires. L'espèce manifeste de toute évidence une énorme plasticité écologique et morphologique et cette situation est comparable à celle observée chez *E. cyanura*. Le mode de vie particulier des deux espèces endémiques décrites par Grismer (1994), restreintes principalement à la zone intertidale, chacune à une seule île, doit être relié à d'importantes limites imposées par les habitats disponibles dans les îles occupées, mais aussi aux altérations végétales engendrées par la couverture de guano provenant des colonies d'oiseaux très denses. La coloration de ces lézards endémiques est intéressante. Quand il fréquente l'intérieur de son île, *U. tumidarostra* est alors plus clair, probablement en relation avec la coloration du guano. Notons que d'autres individus sont presque blancs uniformes, mais en fait cette coloration, superficielle cette fois, provient de l'accumulation du sel excrété sur leur peau. Grismer (1994) admet que l'évolution et la spéciation de ces formes endémiques soient liées à leur habitat très altéré par l'importante couverture en guano. L'une des formes endémiques consomme quelquefois des acariens supposés associés avec un mammifère, le lion de mer (*Zalophus californicus*). Grismer (2003) met en évidence que ces acariens peuvent représenter jusqu'à 16% du volume des proies et que leur consommation par les lézards est associée à la présence d'une grande colonie de lions de mer sur l'île Isla Coloradito de l'archipel Las Encantados. Aucune étude détaillée de ces acariens n'a été faite et il n'est pas exclu que des tiques d'oiseaux soient également présentes dans l'alimentation des lézards. Ces reptiles insulaires sont également attirés par les carcasses de dauphins et se nourrissent alors des diptères et de leurs larves qui vivent sur ces carcasses. Ces carcasses sont fréquentes et Grismer (2003) en dénombre 33 sur une plage de 100m de long; notons toutefois que les lézards n'utilisent ces cadavres qu'une partie de l'année. Une autre espèce, *Urosaurus nigricaudus*, vit sur une île du golfe de Californie (Isla Gallina) à proximité des nids de pélicans. Elle pourrait être un autre candidat consommateur occasionnel de tiques hématophages d'oiseaux (Grismer comm. pers.).

En Polynésie française, l'alimentation de *E. cyanura*

et *E. impar* est bien entendu plus variée qu'à Clipperton (Tab. LXII). Ces deux espèces consomment aussi bien des coléoptères, des diptères, des araignées, des crustacés terrestres amphipodes et isopodes forestiers, des fourmis ailées, des orthoptères, des chenilles de lépidoptères et des Gryllidae. Nous avons même noté la présence d'un pseudoscorpion en Polynésie française dans l'un des estomacs autopsiés, probalement *Haplochernes funafutensis* (With, 1907) de la famille des Chernetidae. La présence d'acariens n'est jamais décelée dans leur tractus digestif. L'évolution de glandes à sel permettant la consommation d'animaux d'origine marine et donc riches en sel comme les isopodes marins (puces de mer) ou même les algues marines, semble limitée, chez les lézards, au seul groupe

Tableau LXII : études des contenus gastro-intestinaux de *E. cyanura cyanura* et de *E. impar* en Polynésie française. **FOUR** : fourmis (hyménoptères). **COLL** : collemboles. **ARAC** : aranéides. **ISO** : isopodes du type cloportes. **LEPI** : papillons (lépidoptères). **DIPT** : diptères. **COLE** : coléoptères. **AMPH** : crustacés amphipodes. **ORTH** : orthoptères. **HYM** : hyménoptères.
Study of gastro-intestinal contents of E. cyanura cyanura and of E. impar *in French Polynesia.* ***FOUR****: ants (Hymenoptera).* ***COLL****: Collembola.* ***ARAC****: Araneae.* ***ISO****: woodlice.* ***LEPI****: butterflies (Lepidoptera).* ***DIPT****: Diptera.****COLE****: Coleoptera.* ***AMPH****: amphipod Crustacea.* ***ORTH****: Orthoptera.* ***HYM****: Hymenoptera.*

MNHN	FOUR	COLL	ARAC	ISO	LEPI	DIPT	COLE	AMPH	ORTH	HYM	Total de proies
Contenus gastro-intestinaux de *E. cyanura cyanura* (n=10)											
3577P	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2
5803P	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2
6015P	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	3
3519P	3	0	1	1	0	0	0	14	0	0	19
4999P	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	3
3444P	7	0	0	1	0	0	0	0	0	0	8
3482P	0	0	1	0	0	0	0	8	0	0	9
1308P	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
5063P	0	0	0	1	0	0	0	4	1	0	6
5884P	0	0	0	3	0	0	0	6	1	0	10
Nbre total de proies	10	0	4	8	1	3	2	32	3	0	63
Fréquence (%) du type de proie	15,87	0	6,34	12,69	1,58	4,76	3,17	50,79	4,76	0	100%
Nombre d'individus avec la proie	2	0	4	5	1	3	2	4	3	0	
Nombre d'individus avec la proie (%)	20	0	40	50	10	30	20	40	30	0	
Contenus gastro-intestinaux de *E. impar* (n=11)											
5154P	0	3	2	0	0	2	2	0	0	0	9
4836P	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	3
5506P	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	4
5238P	2	9	0	0	0	1	7	0	0	0	19
5116P	2	6	0	0	0	0	0	8	0	0	16
3360P	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	5
3557P	1	0	0	0	0	4	0	0	0	0	5
1549P	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
4713P	2	4	0	0	0	1	1	6	1	0	15
4507P	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
4847P	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Nbre total de proies	11	22	4	0	5	12	11	14	2	1	82
Fréquence (%) du type de proie	13,41	26,82	4,87	0	6,09	14,63	13,41	17,07	2,43	1,21	100%
Nombre d'individus avec la proie	6	4	2	0	1	6	4	2	2	1	
Nombre d'individus avec la proie (%)	54,54	36,36	18,18	0	9,09	54,54	36,36	18,18	18,18	9,09	

des Iguania (iguanes au sens large et Agamidae : *Uta* dans la Baja California, iguanes marins des Galapagos et fouette-queue du genre *Uromastyx*). Si cette potentialité était phylogénétiquement réalisable chez les Scincidae, on peut supposer que l'alimentation de *E. cyanura* à Clipperton aurait très certainement évolué vers la consommation des crustacés marins du bord de mer, une ressource abondante à Clipperton et indépendante de la production primaire terrestre trop fluctuante sur l'atoll. Malheureusement, ces proies sont trop riches en sel et, sans la présence d'une glande à sel, leur consommation régulière serait fatale pour les lézards. Notons que la consommation des crustacés terrestres est très fréquente et même prépondérante chez *E. cyanura* et *E. impar* dans de nombreux habitats en Polynésie française, y compris forestiers. Ils pourraient donc également, par leur comportement alimentaire originel, consommer les crustacés marins, mais ceci ne leur est pas possible physiologiquement.

La consommation d'acariens hématophages parasites des oiseaux marins par *E. cyanura arundelii* et *G. mutilata* à Clipperton correspond de toute évidence à des proies primaires : ils ne peuvent bien entendu consommer ces acariens par l'ingestion des oiseaux parasités. L'ingestion de ces acariens par la consommation d'un hôte des parasites est également à exclure pour la même question de différence de taille. Ce sont des acariens à corps mou et leur digestion ne doit pas être plus lente que celle des autres arthropodes ingérés. Par conséquent il est peu probable que leur importante représentation dans les contenus stomacaux et intestinaux des animaux que nous avons disséqués soit un artéfact lié à une sur-représentation engendrée par une digestibilité inférieure. Cependant l'hématophagie (ici cleptohématophagie) doit également demander des adaptations physiologiques.

Heatwole (1971) a étudié le fonctionnement de certains écosystèmes insulaires de la Grande Barrière et du sud-ouest de la mer de Corail. Plusieurs îles ne possédaient, pour seule végétation, que les algues bleues microscopiques qui recouvrent les amoncellements de corail déposés au sol, une situation comparable à celle rencontrée dans l'habitat de *E. cyanura arundelii* sur Clipperton. Il a montré que dans ces milieux les seuls apports énergétiques dans l'écosystème provenaient de la mer, dans une moindre mesure par les graines et les cadavres exogènes, mais surtout par ce qu'il qualifie d'organismes de transfert d'énergie, les oiseaux marins. L'apport énergétique des oiseaux consiste en guano mais aussi en cadavres. Il note aussi l'importance des acariens dans ces écosystèmes (Heatwole 1971 : 363) : "*Several cays had an abundance of ticks living under coral fragments and they thus directly utilized the island for the free-living parts of their life history*". Il ne signale pas les lézards comme consommateurs de ces arthropodes mais précise (Heatwole 1971 : 366) : "*Energetically the insular faunas depend largely on the marine environment, primarily through the indirect agency of sea birds*". De la même manière, dans un écosystème côtier au Pérou, c'est l'algue *Ulva* qui permet indirectement le transfert d'énergie de la mer vers la terre via les crustacés amphipodes (Catenazzi & Donnelly 2007). Ces observations sont tout à fait en accord avec nos observations car l'alimentation des lézards de Clipperton est très largement soumise aux fluctuations des densités des populations d'oiseaux marins dont ils dépendent énergétiquement. Ainsi, durant la période de présence des porcs sur l'atoll (avant 1958), la rareté des oiseaux pouvait être à l'origine de la baisse notable des densités de lézards rapportée par certains observateurs. C'est peut-être durant ces périodes de rareté des oiseaux du fait de la prédation par les porcs que *E. cyanura* se réfugiait dans la végétation basse (*Ipomoea*) où quelques insectes pouvaient se rencontrer. Ceci pourrait expliquer que nous n'ayons jamais rencontré le scinque dans cet habitat en janvier 2005 car les oiseaux étaient à nouveau abondants après l'élimination des porcs.

Alimentation de *Gehyra mutilata*

L'étude de l'alimentation du gecko *G. mutilata* nous permet de relativiser nos observations concernant l'acariphagie chez *E. cyanura*. En effet, si le scinque semble s'être spécialisé dans la consommation des tiques ectoparasites d'oiseaux marins, cette même consommation n'est pas négligeable chez le gecko dont on admet généralement l'arrivée très récente à Clipperton. Les tiques représentent 26,73 % des proies ingérées et sont présentes chez 44,44 % des individus chez *E. cyanura*, alors qu'elles représentent 40,44 % du nombre des proies ingérées et sont présentes chez 51,61 % des geckos étudiés. Notons également ici que les fourmis sont très abondantes, en terme de nombre d'individus consommés par *E. cyanura* à Clipperton (33,66 % des proies de ce lézard). En fait elles n'ont été consommées que par quatre lézards (alors que huit lézards ont mangé des tiques) et leur grande représentation provient du fait que ce sont des insectes sociaux qui vivent en colonies ; quand le lézard en rencontre, il peut en consommer beaucoup (30 sur 34 fourmis ont été mangé par un seul lézard !), et assez facilement, ce qui ne doit pas être le cas des tiques. L'acariphagie est donc encore plus développée chez le gecko supposé récemment introduit que chez le scinque probablement présent depuis bien plus longtemps sur l'atoll. Notons toutefois que le gecko n'est rencontré que dans la zone du "rocher" qui constitue une site de repos très important pour les oiseaux marins. Dès la tombée de la nuit et durant la nuit, on peut observer des centaines d'oiseaux venant regagner le "rocher" pour y dormir. De toute évidence, la densité des tiques d'oiseaux doit être bien plus importante sur le "rocher" que sur les hauts de plages où les oiseaux viennent également se poser, mais en nombre bien moins important. Par conséquent

les rencontres tique-lézard doivent être bien plus fréquentes sur le "rocher" et l'apport protéique du sang d'oiseau ingéré par les tiques une ressource alimentaire constante. Nous avons constaté la forte densité des blattes sur les parois du "rocher" la nuit, mais ces dernières doivent être bien plus délicates à capturer par les geckos que les tiques, bien que les blattes seules semblent largement pouvoir assurer l'alimentation des reptiles. Seules les blattes juvéniles et subadultes peuvent être consommées car les adultes sont bien trop gros pour les geckos. Nous pensons par conséquent que les acariens constituent une proie facile pour les geckos et que leur forte densité sur le "rocher" expliquerait leur présence fréquente dans le tractus digestif des lézards. Chez les scinques, par contre, qui vivent surtout sur les hauts de plages, la recherche des acariens parasites d'oiseaux doit constituer une véritable spécialisation alimentaire et comportementale car ces arthropodes doivent représenter l'une des proies les plus abondantes et les plus constantes, mais pas forcément facile à trouver dans les amas de corail mort.

La tendance d'une différence dans la longueur des membres que nous avons mises en évidence entre *E. cyanura* à Clipperton et en Polynésie française semble directement en relation avec leurs capacités de déplacement dans le corail mort à Clipperton, tout comme les différences dans la morphologie de la tête doivent être liées à la préhension et l'ingestion des acariens. Nous n'avons pas réalisé le même type de comparaison entre *G. mutilata* de Polynésie française et de Clipperton, mais ce travail aurait été intéressant.

À Clipperton, *E. cyanura* semble se nourrir d'araignées de petite taille et d'autres petits arthropodes alors que *G. mutilata* consomme des proies plus grandes, de taille moyenne. Ceci s'explique car, malgré sa taille inférieure, le gecko présente une bouche plus grande. Une araignée sauteuse, *Menemerus bivittatus* (Dufour, 1831), d'assez grande taille (8-9 mm), est commune à Clipperton mais n'a pas été retrouvée dans les contenus stomacaux et intestinaux du gecko. Ceci doit très certainement être lié à la différence de rythme d'activité entre *Gehyra* (nocturne) et l'araignée (diurne), trop grosse pour *Emoia*.

Origine et répartition des lézards sur l'atoll

Contre toute attente, les affinités du peuplement herpétologique de Clipperton sont totalement océaniennes et non pas néotropicales, au contraire de ce qui s'observe sur les îles et archipels qui lui sont le plus proche, Revillagigedo, Malpelo et les Galapagos par exemple, où l'herpétofaune est franchement néotropicale. Ceci montre que la distance à la terre émergée la plus proche n'est pas toujours un facteur permettant d'expliquer l'origine d'un peuplement. Plusieurs espèces néotropicales rencontrées sur les îles et archipels les plus proches de Clipperton pourraient se contenter des conditions austères de l'atoll et par conséquent ce ne sont pas les conditions de vie sur l'atoll qui permettent d'expliquer leur absence. La présence de reptiles d'affinités océaniennes à Clipperton doit être liée à sa position géographique, et donc aux courants marins et aux vents anormaux issus des puissantes perturbations climatiques comme les cyclones tropicaux. Lors de ces phénomènes, les circulations marines et aériennes peuvent être totalement inversées sur une grande partie du Pacifique oriental.

L'abondance de *E. cyanura* sur le "rocher" de Clipperton est signalée par Heller dès 1903. Il note alors : "*Occurs abundantly on Clipperton Rock, which forms a small projection near the center of the coral atoll*". Van Denburgh & Slevin (1914) considèrent également l'espèce comme bien plus fréquente sur le "rocher" que partout ailleurs sur l'atoll : "*These lizards appear to be more abundant on Clipperton Rock than elsewhere on the island*". Sachet (1962a : 85) nous dit qu'en 1958 une situation inverse était observée, et que les lézards étaient surtout abondants dans la végétation basse de l'atoll, constituée de tiges d'*Ipomoea*. Nous n'avons jamais observé le scinque d'Arundel dans la végétation basse située à proximité du camp Bougainville, et ce malgré d'intenses recherches. Une explication de ces différences d'observation a été proposée ci-dessus. Une autre interprétation possible des variations temporelles de densité selon le site serait la possible accumulation des scinques sur le "rocher" durant les périodes où la végétation était réduite ou quasi-inexistante et donc durant les périodes de pénurie d'insectes et d'abondance des crabes sur l'anneau corallien devenu alors très inhospitalier. Ces importantes variations du couvert végétal au cours du temps sont classiquement mentionnées (Niaussat 1986 : 120) : "*Puisque nous évoquons ces changements, soulignons le point de vue de M.-H. Sachet qui assure que, tant pour la flore que pour la faune, un équilibre écologique semblait exister entre la masse végétale de la couronne atolienne, la population de Gécarcinidés et celle des lézards* (Lygosoma arundeli=Emoïa cyanura Arundeli [sic]). *Et que cet équilibre a surtout été rompu par les présences successives, intermittentes, d'occupants humains sur l'atoll*". Un seul scinque a été observé en 1997 et un seul autre en 2001 (Jost *in* Pascal & Lorvelec 2005), tout comme en 2003, durant deux journées passées sur l'atoll par Jean-Louis Étienne (Pascal & Lorvelec 2005). Plutôt qu'à des fluctuations de densité au cours du temps, nous attribuons ces différences à des artéfacts liés à la difficulté d'observer ces lézards homochromes pour un œil non averti. Il est impossible de se déplacer dans le "rocher" durant une journée ensoleillée sans voir au moins un scinque, alors que nous pensons que ceci est tout à fait envisageable sur les hauts de plages où l'espèce est au moins aussi abondante, mais sa distance de fuite plus importante et la visibilité des lézards bien plus réduite que dans le "rocher". Il est également

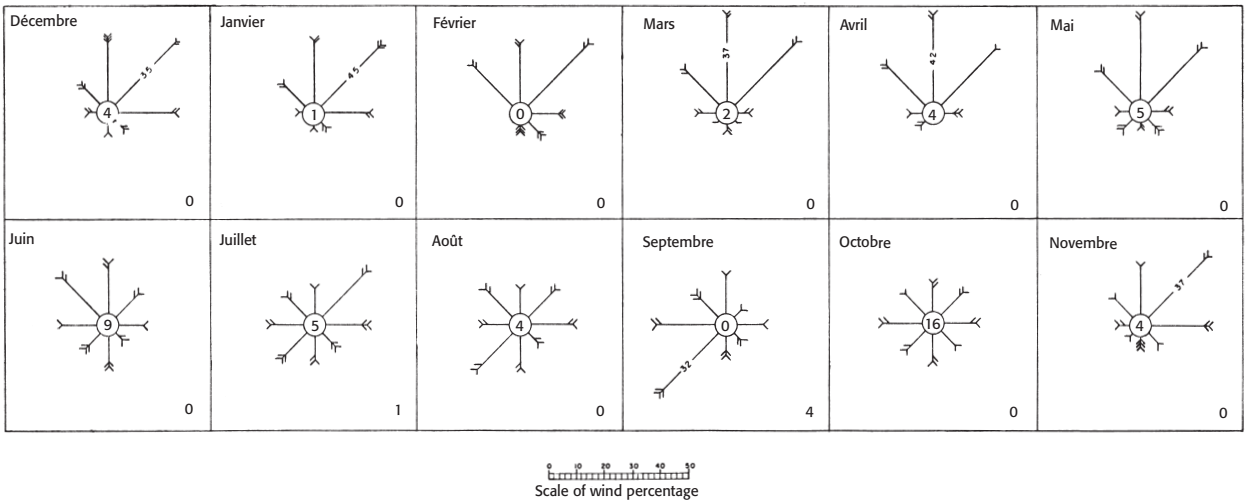


Figure 389: roses des fréquences des vents pour le carré des 5 degrés de Clipperton (10-15°N, 105-110°W), d'après les Pilot Charts. Extrait de Sachet (1962a: fig.3). Les flèches sont dans le sens où souffle le vent. La longueur des flèches est proportionnelle au vent. Les lignes interrompues correspondent à des mesures qui n'ont pu être indiquées faute de place; dans ce cas on a inscrit dans l'espace ainsi réservé le pourcentage total, en chiffres. Le nombre de barbules des flèches indique la force du vent selon l'échelle de Beaufort. Le chiffre dans le petit cercle central donne le pourcentage des calmes, et des vents légers et variables. Le chiffre dans l'angle inférieur droit donne, pour le mois, le pourcentage des observations de navires signalant des coups de vent.

Frequency compasses for the winds in the 5° square for Clipperton atoll (10-15°N, 105-110°W), after the Pilot Charts (from Sachet 1962a: fig.3). Arrows show the direction from which the wind is blowing. The length of the arrows is proportional to strength wind. The broken lines correspond to measures too high to be indicated on the drawing at the selected scale; in such cases we have written the total percentage in the line. The number of barbules of the arrows indicates the wind power according to the Beaufort scale. The number in the small central circle gives the percentage of calm periods, slow and variable winds. The number in the lower right inferior angle gives, for the month, the percentage of observations made by boats of strong winds.

possible, durant une journée à forte couverture nuageuse, de n'observer aucun scinque en activité. Arundel semble avoir ramassé ses spécimens sur le "rocher", ainsi qu'un poisson récolté dans le lagon tout proche. De retour sur le continent, il expédie lézards et poisson au célèbre naturaliste Alexander Agassiz, conservateur du *Harvard Museum of Comparative Zoology*. L'un des étudiants d'Agassiz, Samuel Garman, considère alors ces deux espèces comme nouvelles pour la science et les décrit comme *Lygosoma arundelii* et *Bathygobius arundelii* (Rossfelder 1976: 64). La disponibilité des acariens parasites d'oiseaux n'a pas dû varier géographiquement au cours de l'évolution de l'atoll et très probablement la localisation préférentielle des lézards et leur disponibilité en abris sur les hauts de plages non plus. La localisation préférentielle de *E. cyanura* sur la façade occidentale de l'atoll (Fig. 379) est liée à la conformation des habitats fortement perturbés par les vents dominants sur la côte est. Ces vents puissants occasionnent souvent d'énormes vagues qui déferlent sur les hauts de plages en emportant avec violence toute forme de vie et en y déposant également de nombreux débris flottants comme par exemple des graines issues de plantes néotropicales et d'importantes quantités de sable, un milieu impropre à la survie de *E. cyanura*. D'ailleurs la majorité des cadavres de tortues marines échoués sur les plages de Clipperton a été trouvée sur la façade orientale de l'atoll (Lorvelec & Pascal 2006). La seule station importante de *E. cyanura* sur cette façade se situe vers 10° 18, 729'N et 109°12, 569'W. On y trouve des tables surélevées composées de corail aggloméré, érodées et saillantes, séparées entre elles par des étendues de sable avec très peu de blocs coralliens au sol. Ces structures tabulaires assurent un abri convenable aux lézards et leur permettent de s'abriter dans les nombreuses anfractuosités. Ce ne sont donc pas directement les conditions climatiques qui expliquent la rareté des lézards sur la façade orientale de l'atoll, mais plutôt l'action du climat sur les paysages qui constituent l'habitat naturel de l'espèce (Fig. 389).

Gehyra mutilata a été découvert en 1958 parmi les racines aériennes d'une souche pourrie de cocotier, en plein jour et non loin du "rocher" (Sachet 1962a). Lorvelec & Pascal (2006) considèrent que ce lézard a été introduit sur l'atoll après 1893 et avant 1958. L'arrivée de ce lézard doit être plus ancienne que la première observation de Sachet en 1958, et dater au moins de l'installation du camp mexicain au tout début du XX^{e} siècle, mais probablement encore bien plus ancienne. La première mention de l'espèce au Mexique est faite par Dugès (1883). Son introduction au Mexique semble très probable dès le XVI^{e} ou XVII^{e} siècle (Taylor 1922). Par conséquent, s'il provient du Mexique comme on l'admet classiquement, sa présence à Clipperton pourrait être bien antérieure aux années 1950. Dès 1942 (Daugherty *in* Burt & Myers 1942), Daugherty présente une hypothèse intéressante concernant l'arrivée de *Hemidactylus frenatus* au Mexique (Crombie & Dixon comm. pers. 1984). Ce gecko aurait pu être transporté accidentellement depuis les Philippines sur les galions espagnols (*Manila Galleon*) qui parcouraient fréquemment le trajet de Manille à Acapulco de 1565 à 1818. Taylor (1940: 444) reprend cette

hypothèse pour expliquer la présence du petit serpent *Ramphotyphlops braminus* au Mexique : "*The extent that it has spread suggests that the importation is not particularly recent but probably dates to the time when the Spanish galleons carried trade between Acapulco and the Philippines*.".
Il est en effet tout à fait envisageable qu'une personne se promène plusieurs heures durant la journée dans le "rocher" sans apercevoir un seul individu du gecko. Durant la journée, ces lézards s'abritent dans les failles du "rocher", très en profondeur. Il est quelquefois possible d'en déloger un en délitant certaines plaques de trachyte détachée par la phosphatisation due au guano, mais c'est très rare. La seule façon certaine d'apercevoir les geckos est de se rendre dans le "rocher" de nuit et il faut bien le reconnaître, botanistes, biologistes marins, géologues et océanographes ne circulent guère la nuit sur le terrain. De plus, les camps des biologistes qui séjournent sur l'île sont toujours installés sur la couronne récifale, loin du "rocher", là où le gecko est absent. Nous pensons que la présence du gecko a pu passer inaperçue pendant très longtemps, y compris pour John Arundel. Une autre hypothèse pour expliquer l'origine de ce gecko serait qu'il soit arrivé naturellement depuis la Polynésie. La taille moyenne et maximale du museau au cloaque des populations de Clipperton ne les rattache pas aux populations de l'océan Indien, bien plus grandes, ni à celles d'Australasie ou d'Asie, mais plutôt à celles d'Océanie (Polynésie). L'arrivée de *G. mutilata* sur Clipperton pourrait correspondre à une colonisation naturelle ancienne depuis la Polynésie. Les populations mexicaines de l'espèce, dont la présence pourrait dater d'au moins quatre siècles, pourraient provenir directement des Philippines. Nous ne pouvons exclure, pour le moment, l'introduction de *G. mutilata* depuis le Mexique sur Clipperton, mais si cela était le cas, cette introduction serait ancienne et impliquerait que les populations mexicaines soient aussi d'origine océanienne et non pas philippine. Nous pensons par conséquent que ce gecko est présent sur l'atoll depuis bien plus d'un siècle et il sera intéressant d'estimer son évolution morphologique une fois sa population d'origine connue plus précisément ; ainsi son acariphagie aurait pu évoluer et se préciser au cours d'un temps équivalent à plusieurs siècles. La grande cocoteraie du camp Bougainville pourrait sans conteste constituer un habitat idéal pour l'espèce, mais elle ne s'y rencontre pas, tout comme *E. cyanura arundelii*. Pascal & Lorvelec (2005) ont recherché ce gecko dans la cocoteraie dès leur arrivée sur l'atoll en décembre 2004, au tout début de la mission, donc avant toute perturbation humaine, mais ils ne l'y ont pas trouvé. Par contre, ils ont noté la présence d'un individu dans la barque qui a servi au débarquement (8 décembre 2005, 18h). Ils supposent que cet individu provenait directement du Mexique. Leurs deux comptages ont révélé des densités importantes sur le "rocher", 36 puis 66 individus. À notre avis, ce lézard n'a pas pu occuper la grande cocoteraie car la distance entre les deux sites est importante et dépourvue de végétation. Bien moins agile au sol que les scinques, et donc très vulnérables, ces geckos ne peuvent parcourir naturellement cette distance sans tomber entre les dents d'un rat ou les pinces d'un crabe, dans tous les cas pas sans traverser un milieu trop hostile pour eux.

Habitat

La chose la plus surprenante sur l'atoll de Clipperton est la proximité de la mer et de l'habitat de *Emoia cyanura*. Ce lézard occupe ici un habitat qui se rapproche plus de celui de *Cryptoblepharus poecilopleurus* plutôt que de celui de la même espèce en Polynésie française. Il serait intéressant de voir si *E. cyanura arundelii* a perdu son potentiel de généraliste au cours de son évolution sur l'atoll comme son extrême rareté dans la cocoteraie semble le suggérer.

Reproduction

Sachet (1962a) trouva des œufs de *E. cyanura arundelii* dans de vieilles noix de coco vides qui se trouvaient sous les palmiers et une autre fois sous un gros bloc corallien. La ponte collective sous le bloc corallien est présentée dans la planche 12, figure 50, de sa monographie et plus de 50 œufs peuvent y être comptés. Sachant que chaque femelle ne pond que deux œufs, cette ponte collective devait regrouper environ 25 femelles, bien que d'anciens œufs éclos devaient également s'y trouver. Ces observations ont été faites en août. Nous n'avons pas observé de pontes de janvier à mars 2005, malgré nos recherches actives. La reproduction du scinque semble donc saisonnière à Clipperton, contrairement à ce qui s'observe ailleurs ou la reproduction est continue, avec un pic vers février (Ineich 1987b). Le mois d'août est l'un des mois les plus humides sur l'atoll. Notons à ce propos que parmi les spécimens collectés sur l'atoll en août 1905 et déposés dans les collections de la CAS, plusieurs femelles gravides sont présentes (au moins trois citées dans les catalogues). En Polynésie française, les plus petits *E. cyanura* observés avaient une taille d'environ 22 mm et devaient correspondre à des jeunes fraîchement éclos. À Clipperton un des plus petits spécimens mesurés atteignait 27 mm et deux autres 29 mm, ce qui semble conforter une reproduction saisonnière centrée sur l'été.
Ces observations sont très intéressantes car la présence constante des crabes terrestres sur l'ensemble de l'atoll posait la question de choix des sites de ponte pour le scinque d'Arundel. Les noix de coco vides constituent un excellent site de ponte car le lézard peut facilement y pénétrer, comme nous l'avons observé de nombreuses fois, mais également car les crabes ne peuvent pas y accéder. La présence de pontes sous des blocs de corail nous indique également qu'avant la présence des

cocotiers et donc des noix de coco, le lézard pouvait quand même se reproduire sur l'atoll, malgré la présence des crabes voraces. En effet, l'agencement de certaines plaques de corail au sol permet le passage des lézards, mais pas celui des crabes. Leurs pontes seront ainsi préservées de l'appétit des crustacés.

Chez le gecko *G. mutilata*, la présence d'une femelle avec deux gros ovocytes matures et d'une autre avec deux gros œufs presque à terme dans notre échantillon de Clipperton montre que ce gecko est capable de se reproduire en janvier-février. Notons toutefois que le taux de femelles gravides à Clipperton (2 sur 11 = 18,18 %) est bien inférieur à celui observé en Polynésie française (50 % ; n = 22). Nous pensons par conséquent que la reproduction de ce gecko à Clipperton est également saisonnière et qu'un très net pic saisonnier de reproduction doit être visible, probablement vers juillet à septembre comme chez *E. cyanura arundelii*.

Prédateurs

Les rats n'étaient pas présents sur l'atoll en 1958 (Sachet 1962b), ni lors de l'expédition Bougainville de la Marine nationale entre 1966 et 1969 (Niaussat 1986), ni lors des deux expéditions Cousteau de 1976 à 1980 (Dodson & Fitzgerald 1980). Contrairement aux geckos du "rocher", nous pensons que la présence des rats ne peut passer inaperçue en séjournant sur l'atoll. Leur introduction pourrait être liée à un naufrage récent (1999 ou 2001). Pascal & Lorvelec (2005) pensent que *Rattus rattus* n'est arrivé sur l'atoll qu'après 1980, soit depuis moins de 30 ans. Les rats introduits exercent un impact certain sur les populations de lézards dans la majorité des cas, impact curieusement plus important dans les îles du Pacifique que dans celles de l'océan Indien. Nous avons observé de nuit des rats dans le "rocher", mais la fréquentation des parois verticales par le gecko semble limiter l'impact des rongeurs sur ces reptiles. De la même manière, l'activité diurne des scinques et leur retraite nocturne dans des anfractuosités inaccessibles au rat limite la prédation. La situation est identique pour la prédation des œufs des lézards par les rats. D'ailleurs aucune trace de reptiles n'a été trouvée dans les contenus stomacaux des rats (Pascal & Lorvelec 2005).
Nous avons placé deux scinques dans un terrarium avec un crabe et l'un des lézards avait disparu le lendemain. Ce type de prédation, bien que possible, doit cependant rester rare car la taille des lézards leur permet d'occuper des abris et des cachettes inaccessibles aux crustacés.
Nous pensons que la pression de prédation sur les lézards de l'atoll reste très faible et qu'elle n'a certainement pas influencé beaucoup leur évolution *in situ*, en tout cas pas dans les mêmes proportions que la disponibilité alimentaire. L'arrivée des rats ne semble pas trop avoir fait évoluer les densités de lézards, mais il est cependant possible qu'ils puissent exercer une influence non négligeable sur la dissémination de *G. mutilata* depuis le "rocher" vers les cocoteraies. Dans tous les cas l'impact doit être faible car la répartition des lézards sur l'atoll de Clipperton ne semble pas avoir varié depuis l'arrivée des rats, d'autre part leur présence constante en Polynésie française ne semble pas perturber la répartition et les densités des lézards.

Statut nomenclatural des populations d'*Emoia* de Clipperton

La répartition de nombreux lézards sur les îles du Pacifique tropical (y compris *E. cyanura* et *E. impar*) est très souvent attribuée à une colonisation récente par l'intermédiaire de l'homme (Kluge 1969 ; Dye & Steadman 1990 ; Brown 1991 ; Case *et al.* 1994), une position que nous ne partageons pas ou alors seulement dans certains rares cas. La similarité morphologique entre *E. cyanura* et *E. impar* a été interprétée comme conséquence d'une spéciation récente suivie par une rapide dispersion au travers des îles du Pacifique. Quelques doutes ont récemment vu le jour, notamment après la découverte d'espèces cryptiques chez des taxons à vaste répartition (Baverstock *et al.* 1984). Bruna *et al.* (1996b) se demandent finalement si *E. cyanura* et *E. impar* sont effectivement les plus proches descendants dans leur lignée, ce qui n'est de toute évidence pas le cas et nous l'avions mentionné clairement auparavant (Ineich 1987b). Un examen rapide des patrons de coloration dans le genre *Emoia* semble montrer que les bandes longitudinales s'observent surtout chez les formes inféodées aux milieux plutôt ouverts, alors que la présence de barres transversales ou d'une coloration uniforme seraient caractéristiques des espèces de milieux fermés comme les forêts denses. La présence de patrons de coloration similaires chez *E. cyanura*/*E. impar* et *E. caeruleocauda* serait de toute évidence héritée d'un ancêtre commun récent. Chez cette dernière espèce, les individus brunâtres uniformes semblent également se rencontrer préférentiellement dans les forêts, alors que le patron à bandes doit être plus fréquent dans les milieux ouverts, tout comme chez *E. impar*. Les différences dans la fréquence d'occurrence des individus mélaniques entre milieux ouverts plus secs et milieux plus ou moins fermés et plus humides doit certainement provenir, chez ces deux espèces de lignées différentes, d'une sélection liée à des facteurs abiotiques similaires.
L'isolement extrême de la population de *E. cyanura* sur Clipperton ne fait aucun doute. Il est d'autant plus spectaculaire que l'espèce est absente sur l'île de Pâques où deux autres lézards de Polynésie orientale sont présents, *L. lugubris* et *C. poecilopleurus*. Notons toutefois que le Muséum de Bruxelles héberge des fichiers qui mentionnent la présence de *E. cyanura* sur l'île de Pâques, présence qui n'a pas été confirmée par la collecte récente de spécimens

(Ineich & Blanc 1988). Les différences de peuplement entre ces deux îles finalement assez proches à l'échelle du Pacifique oriental, pourraient refléter les aléas de la colonisation engendrés par un isolement extrême dans cette région. Une capacité de colonisation différente entre *E. cyanura* et *E. impar* ne peut être exclue. Il est tout à fait envisageable que le premier soit arrivé en Polynésie plus récemment que le second, qu'il déplace à présent vers l'intérieur des îles. Cependant, il semblerait que la valence écologique soit très différente entre ces deux lézards sur l'ensemble de leur aire de répartition. *Emoia cyanura* est nettement dominant sur les atolls et semble bien plus résistant aux conditions de sécheresse. Ainsi la différence de répartition intra-île pourrait être liée à un partage des habitats engendré non par une compétition inter-spécifique, mais par des caractéristiques intrinsèques à chaque espèce. D'autant plus que ces espèces manifestent une importante tolérance intra- et inter-spécifique qui leur permet d'atteindre des densités exceptionnellement élevées. La compétition semble peu importante dans la structuration et l'évolution *in situ* des peuplements herpétologiques des îles océaniennes, contrairement à ce qui s'observe chez les lézards Polychrotidae sur les îles des Caraïbes, des espèces bien plus agressives entre congénères. La différence de répartition intra-île ne peut donc s'interpréter en termes de colonisation antérieure de l'une par rapport à l'autre (Ineich 1987a). De la même manière, les exigences thermiques de *E. cyanura* sont moins étroites que celles de *E. impar*. La première est active quand le ciel est couvert alors que la seconde ne l'est pas. De plus, *E. cyanura* est moins arboricole et occupe souvent la strate herbacée ou la litière pour se camoufler en cas de fuite. *Emoia cyanura* n'hésite d'ailleurs pas à se jeter à l'eau pour fuir (Ineich 1987a). Il n'est donc pas totalement surprenant de ne rencontrer que *E. cyanura* et pas *E. impar* à Clipperton, car la survie de cette dernière semble largement compromise par les conditions extrêmes de l'atoll.

Le statut des populations de *E. cyanura* à Clipperton est difficile à déterminer et la morphologie ne nous aide pas. Les populations de Clipperton ne se distinguent pas des populations situées plus à l'ouest par les caractères classiques de la systématique du genre (Brown 1991). Notons toutefois qu'il existe une conservation morphologique dans cette lignée de lézards chez qui de nombreuses espèces cryptiques ont été reconnues (voir Bruna *et al.* 1995 ; Bruna *et al.* 1996b). Bruna *et al.* (1996b), d'après une analyse de séquences de l'ADNmt, ont montré que chez certaines espèces du genre *Emoia*, notamment celles des groupes *cyanura* et *impar*, évolution morphologique et génétique étaient découplées. Cette situation semble aboutir à une uniformité morphologique, malgré des divergences génétiques qui peuvent être importantes ; en fait cette observation ne s'applique que pour les caractères classiques de leur systématique. Souvent d'autres caractères permettent de différencier facilement des espèces auparavant qualifiées de cryptiques (Ineich obs. pers.). Ces auteurs considèrent alors le sous-groupe *cyanura* définit par Brown (1991) comme un complexe d'espèces cryptiques composé de différentes lignées génétiques indiscernables d'après les critères classiques de la systématique des scincidés. La présence de telles espèces cryptiques à morphologie similaire est classiquement attribuée à une spéciation récente. Ceci n'est de toute évidence pas le cas chez *E. cyanura* et *E. impar*. La première espèce présente de nombreuses affinités avec un grand nombre d'autres espèces centrées dans la région des îles Salomon, alors que la seconde présente des affinités avec des espèces, non décrites pour la plupart, dont le centre d'origine est localisé dans la région de l'archipel de Bismarck. Plusieurs mentions récentes de complexes d'espèces cryptiques chez les scinques ont été signalées, avec à chaque fois une divergence génétique plus rapide que morphologique (Donnellan & Aplin 1989 ; Donnellan & Hutchinson 1990 ; Hutchinson *et al.* 1990 ; Hickson *et al.* 1992 ; Austin 1995). Il s'agissait dans tous ces cas d'espèces à vaste répartition qui représentaient en fait un complexe d'espèces cryptiques distinctes génétiquement. S'il apparaît à présent comme certain que l'atoll de Clipperton abrite des individus totalement mélaniques et d'autres totalement conformes au morphe à trois bandes dorées clairement individualisées, il faut aussi noter l'existence d'individus intermédiaires. La position de Ineich (1987a), consistant à reconnaître la présence simultanée de deux espèces sur l'atoll de Clipperton, l'une mélanique (*E. arundelii*) et l'autre à trois bandes (*E. cyanura*), n'est pas totalement irréaliste et pourrait correspondre à deux colonisations successives de l'atoll, suivies d'une hybridation. Cependant, l'étude de génétique moléculaire récente (Bruna *et al.* 1996b) n'a permis de détecter que de très faibles différences entre les haplotypes des ADNmt d'un individu totalement mélanique de Clipperton et ceux d'individus provenant de nombreuses autres îles océaniennes (Vanuatu, Fidji, Cook, Hawaii, Polynésie française). Ce résultat ne semble pas compatible avec l'hypothèse d'une hybridation récente.

Ineich (1987b) et Ineich & Blanc (1987) considèrent les reptiles terrestres de Polynésie française comme présentant d'importantes aptitudes à la dispersion et à l'indigénisation, directement liées à une série de préadaptations favorables. Ces auteurs regardent les reptiles terrestres de Polynésie française comme des généralistes écologiques à spécialisation biogéographique, leur spécialisation étant la colonisation des îles océaniques les plus isolées au monde. *Emoia cyanura* se rencontre depuis la Nouvelle-Guinée jusqu'en Polynésie orientale et à Clipperton (Ineich & Blanc 1987). *Emoia impar*, pourtant moins largement réparti que *E. cyanura* en périphérie, fut même signalée du Pérou, sous le binôme *Mabuya deserticola* Dunn, 1936, sans

jamais avoir été retrouvée depuis sur le continent américain (Crombie & Dixon comm. pers. 1984). Williams (1969) constate que les espèces du genre *Anolis* les plus mobiles et les plus colonisatrices aux Antilles tolèrent une amplitude plus grande de stress physiologique. Elles manifestent souvent de fortes capacités à déplacer les espèces locales dans des habitats marginaux plus centraux. Une telle situation ne semble pas exister entre *E. cyanura* et *E. impar* en Polynésie française, pour qui ni l'alimentation, ni la disponibilité des habitats ne constituent des facteurs limitants et pour qui la pression de prédation est limitée ; ces espèces manifestent également une très forte tolérance inter- et intra-spécifique qui leur permet d'atteindre des densités considérables (Ineich 1987b).

Notre séjour sur l'atoll de Clipperton a permis de montrer que les populations de *E. cyanura* y occupent un habitat tout à fait original qui n'est pas occupé ailleurs sur la vaste aire de répartition de l'espèce. Le mélanisme des populations de Clipperton est tout à fait différent de celui qui s'observe ailleurs dans les populations de l'espèce. Certains individus sont totalement brun foncé et noirs et la présence de bandes dorsales longitudinales n'est plus discernable. Les individus les plus mélaniques présentent également une gorge plus sombre que le reste du ventre et il n'est pas exclu que cette caractéristique soit liée à des différences comportementales non négligeables. Notons toutefois que cette coloration de la gorge est rencontrée chez les femelles tout comme chez les mâles. Cette différence de coloration a été remarquée par Van Denburgh & Slevin (1914) : "*gular region a little darker than belly*" ; le spécimen CAS 9040 présente une telle gorge assombrie (obs. pers.). Cette coloration de la gorge n'a jamais été observée ailleurs chez *E. cyanura* et n'existe pas chez les mélaniques de *E. impar*. Certains habitats classiquement occupé par *E. cyanura* et qui pourraient être considérés comme typiques de l'espèce, comme par exemple les cocoteraies, ne sont pas ou très peu occupés à Clipperton. L'alimentation de ce scinque à Clipperton est majoritairement basée sur la consommation de tiques ectoparasites d'oiseaux marins, ce qui n'avait jamais été mentionné auparavant pour aucun autre lézard. Plusieurs caractéristiques morphométriques mises en évidence au cours de notre étude montrent des tendances significatives concernant la forme de la tête (alimentation) et la longueur des membres (locomotion). Elles doivent être reliées à une adaptation locale non négligeable de ces lézards aux conditions particulières d'habitat et de disponibilité des ressources alimentaires sur l'atoll. Ces conditions ont manifestement varié au cours du temps mais les lézards occupent les habitats les plus affranchis de ces fluctuations. Toutes ces différences mettent en évidence, à notre avis, l'évolution locale significative des populations de Clipperton et leur différentiation des populations occidentales dont elles dérivent. Elles reflètent sans aucun doute une installation ancienne, datant très certainement d'une époque où l'atoll n'avait que peu de végétation et était recouvert d'une énorme couche de guano empêchant la couverture végétale et ainsi la production primaire permettant l'alimentation des lézards à partir des insectes. Les fluctuations de la couverture végétale de l'atoll ont été l'un des moteurs de l'évolution locale des populations de lézards, cela ne fait aucun doute. En revanche, nous ne savons si cette évolution locale à été dynamisée par les variations récentes de la couverture végétale liées majoritairement aux modifications humaines ou alors si elle est plus ancienne et liée aux variations naturelles de la végétation occasionnée par les puissants cyclones et les fluctuations des colonisations/extinctions des nouveaux arrivants (plantes et insectes). Ces perturbations climatiques devaient, périodiquement, réduire la végétation voire l'éliminer presque totalement de l'atoll. Ces animaux auraient donc évolué vers une alimentation basée sur les arthropodes les plus abondants, les tiques hématophages ectoparasites d'oiseaux et les autres arthropodes de la biocénose parasitaire des oiseaux, seule ressource constante sur l'atoll et indépendante des fluctuations du couvert végétal. En mettant toutes ces particularités bout à bout, il nous semble à présent logique d'attribuer aux populations de *E. cyanura* de Clipperton un statut taxinomique différent de celui des populations de Polynésie française que nous connaissons bien (Ineich 1987a ; Ineich 1987b ; Ineich 1989 ; Ineich & Blanc 1987 ; Ineich & Blanc 1988). Nous aurions aisément attribué un statut spécifique aux scinques d'Arundel, mais une analyse récente de certaines séquences d'acides nucléiques semble montrer que ces populations ne se différentient pas, génétiquement, de celles d'autres régions (Bruna *et al.* 1996b). Cette seule étude moléculaire est encore très superficielle et peu solide, car un unique spécimen de Clipperton a été séquencé, mais nous préférons en tenir compte. Les nombreux échantillons de tissus que nous avons rapportés de notre séjour sur l'atoll permettront peut-être d'analyser de façon plus sérieuse les relations phylogéographiques entre les différentes populations de Polynésie et celles de Clipperton. Pour le moment, nous attribuerons un statut subspécifique aux populations de Clipperton, *Emoia cyanura arundelii*. Le nom subspécifique est écrit avec deux "i", comme il figure dans la description originale, même si *Le Code* (ICNZ 1999) permet de n'utiliser qu'un seul "i".

CONCLUSION

L'ensemble des résultats que nous avons accumulés durant notre séjour sur l'atoll de Clipperton met en évidence les nombreuses particularités des populations de *E. cyanura arundelii*. Ces populations

divergent des "populations source" potentielles dont ils proviennent (Polynésie) à la fois par leur habitus, leur coloration (sauf la forme non mélanique), leur comportement et leur écologie. Considérant la grande plasticité phénotypique et écologique que manifeste cette espèce, tout comme les autres espèces de son groupe, on pourrait admettre que cette adaptation locale se soit produite relativement rapidement (moins de deux siècles), une hypothèse qui ne peut être totalement exclue. Cependant, nous pensons que l'absence de l'espèce dans son habitat originel (cocoteraie), actuellement représenté sur l'atoll, son attachement à un habitat inoccupé ailleurs par l'espèce et indépendant de la couverture végétale, son alimentation qui l'affranchit de la production primaire et sa coloration particulière (mélanisme), permettent d'envisager une présence plus ancienne sur l'atoll. Bien qu'un unique spécimen de Clipperton, totalement mélanique, ait été soumis à une analyse moléculaire (CAS 195918, Bruna *et al.* 1996b) et que son haplotype ne se distinguait génétiquement que par moins de 0,25% de différences de celui de ses congénères de plusieurs îles mélanésiennes et polynésiennes, nous pensons que les populations de Clipperton doivent être distinguées taxinomiquement des autres populations. L'ensemble de leurs caractéristiques originales et leur comparaison avec les populations de Polynésie française permettent d'attribuer un rang subspécifique aux populations de Clipperton, *E. cyanura arundelii*. Cette forme est ici considérée comme endémique de l'atoll, tout comme la cicindèle: *Cicindelidia trifasciata insulicola*. L'évolution locale de ce lézard s'est très probablement faite majoritairement sous la contrainte d'une absence prédominante mais fluctuante de production primaire (surtout avant l'exploitation du guano) et par la présence d'une importante couverture de guano. Seuls les hauts de plages devaient être régulièrement lavés par les vagues, ce qui devait maintenir l'habitat des scinques constamment accessible et propre. Cet habitat doit très certainement être le plus stable sur l'atoll au cours du temps pour permettre "gîte et couvert" aux lézards. Il doit également être peu soumis aux importantes perturbations périodiques engendrées par les fréquents cyclones. L'impact négatif de l'introduction des porcs au XX^{e} siècle sur les oiseaux marins reproducteurs devait très certainement avoir un effet indirect sur les lézards. Il n'est cependant pas impossible que l'installation des porcs ait permis l'établissement d'une biocénose parasitaire et commensale dont les lézards auraient pu tirer partir pour compenser la diminution des oiseaux. Ceci pourrait expliquer les densités de lézards toujours constatées en 1958, malgré la présence de nombreux porcs. La présence de deux patrons de coloration chez *E. cyanura arundelii* et l'existence d'individus intermédiaires, tout comme la localisation géographique de ces trois formes sur l'atoll, pourrait permettre d'envisager deux colonisations successives séparées dans le temps. La seconde colonisation aurait été suivie d'une hybridation avec les populations anciennes localement adaptées aux conditions austères de l'atoll. Nous pensons toutefois que cette hypothèse n'est que peu plausible car elle impliquerait des différences génétiques détectables entre la forme mélanique de Clipperton et les autres populations océaniennes étudiées, ce qui n'est pas le cas. La sélection du mélanisme à Clipperton et sa répartition différentielle sur l'atoll doivent, à notre avis, plutôt être liées à l'hygrométrie.

Le gecko *G. mutilata* n'a été découvert qu'en 1958 et de ce fait, il est classiquement considéré comme d'introduction récente. Son alimentation est également fortement basée sur la consommation de la biocénose parasitaire des oiseaux marins, ce qui lui permet de s'affranchir de la production primaire fluctuante sur l'atoll. L'absence du gecko dans les cocoteraies de l'atoll est curieuse, car cet habitat est occupé ailleurs sur son aire de répartition. Cet animal est strictement nocturne et n'est vraiment actif qu'une fois la nuit totalement tombée. Durant la journée, il se cache très en profondeur dans les fissures du "rocher" d'où il est exceptionnel de l'en déloger. Mais, de nuit, l'espèce est relativement abondante et facile à détecter. Nous pensons que ce lézard, tout comme *E. cyanura arundelii*, est présent sur l'atoll depuis longtemps, mais qu'il n'a pas été signalé car les scientifiques présents lors des missions précédentes sur l'atoll n'ont pas exploré le "rocher" de nuit, ou alors n'ont pas collecté l'animal ou n'ont pas noté sa présence. Sa seule localisation sur le "rocher" provient du fait qu'il s'agit d'un animal arboricole et/ou anthropophile, mais surtout pas terrestre, et que les parois du "rocher", avant l'installation des cocotiers, constituaient le seul habitat de l'atoll convenant à l'espèce. Ce gecko aurait également évolué *in situ*, spécialisant son alimentation sur la seule ressource constante, les arthropodes parasites et commensaux des oiseaux marins qui viennent se reposer par milliers sur le "rocher" durant la nuit. Une analyse moléculaire de son ADN est en cours de réalisation. Elle devrait permettre de vérifier cette hypothèse en comparant les populations de Clipperton avec celles de l'océan Indien, d'Australasie et d'Océanie. La consommation de tiques parasites par les lézards qui vivent dans les colonies d'oiseaux marins sur les îles d'autres régions du monde est presque anecdotique (en aucun cas dans les mêmes proportions qu'à Clipperton). Ceci s'explique soit parce qu'une production primaire significative est souvent possible sur ces autres îles et donc les insectes y sont bien plus abondants, soit parce que les lézards ont trouvé d'autres solutions, comme par exemple l'évolution d'une glande à sel permettant la consommation des crustacés marins des bords de plages.

Les deux lézards de Clippeton exploitent les mêmes ressources, les communautés d'arthropodes terrestres de petite et moyenne taille. Les deux espèces exploitent particulièrement la biocénose parasitaire et commensale des populations

d'oiseaux marins, cas unique au sein des reptiles. De 75 à 80 % des individus consomment ces proies qui représentent également les proies les plus nombreuses numériquement dans les tractus digestifs des lézards (environ 40 % des proies en nombre d'individus). Cette ressource alimentaire est certainement l'une des plus stable et constante, à la différence du peuplement d'arthropodes lié à la végétation, qui subit des fluctuations drastiques à très court terme (évènements stochastiques tels que cyclones ou invasions biologiques, peut-être réchauffement de la planète ?). La différence de rythme d'activité des deux espèces (l'une diurne et l'autre nocturne) leur permet de coexister sur l'un des sites les plus singuliers de l'atoll, le "rocher". Le peuplement herpétologique terrestre de Clipperton est unique et exceptionnel. Sa diversité est ridiculement faible mais non sans intérêt. Tout comme les célèbres iguanes marins des Galapagos ayant évolué vers la consommation d'algues marines et les iguanes de certaines îles de la Baja California qui mangent des puces de mer et sont pourvus d'une glande à sel, les lézards de Clipperton n'avaient, pour seul moyen de survie, que la découverte d'une ressource alimentaire constante et un affranchissement total de leurs habitats habituels soumis à la présence de végétation mais absents sur l'atoll. Le "rocher" et les bordures océaniques de la couronne récifale sont les seuls endroits historiquement non recouverts d'une épaisse couche de guano stérilisante et compacte, capables de fournir aux lézards des abris et une alimentation. Ces habitats sont également moins perturbés par les transformations fréquentes de l'atoll occasionnées par les nombreux cyclones. Ces lézards auraient ainsi, au cours de leur évolution sur l'atoll, tout comme les nombreux oiseaux devenus aptères, perdu "la mémoire" de leur habitat ancestral, ce qui expliquerait leur extrême rareté actuelle dans les cocoteraies.

REMERCIEMENTS

Nous exprimons nos remerciements à Jean-Louis et Elsa Étienne pour avoir permis la réalisation de cette expédition scientifique et son déroulement dans des conditions agréables, à Luc Marescot et Laurent Albenga pour leur soutien et à tout l'équipage du *Rara Avis* pour les moments d'intense bonheur passés en leur compagnie. Les contenus stomacaux des lézards ont été déterminés grâce à l'aide de Marc Judson, Christophe Hervé et Louis Deharveng (MNHN). Nous remercions également Joël Minet, Jérôme Barbut, Patrice Leraut, André Nel, Alain Waller, Thierry Deuve, Jean Legrand, Christophe Daugeron, Olivier Montreuil (MNHN), Jacques Delabie (CEPLAC, Brésil) et Thomas Henry (*Smithsonian Institution*, Washington) pour leur participation à l'étude des insectes de Clipperton et Raphaël Cornette (Plateforme Morphométrique, MNHN) pour son aide apportée dans le traitement des données. RG remercie le WWF-France pour la participation au financement de sa mission. Enfin nous remercions les muséums suivants pour le prêt de spécimens : *The Natural History Museum*, Londres (BMNH ; Colin McCarthy), la *California Academy of Sciences* (CAS ; Jens Vindum) et l'*United States National Museum*, *Department of Vetebrate Zoology*, *Division of Amphibians and Reptiles* (USNM ; George Zug).

RÉFÉRENCES

Bibliographie

ALCALA A.-C. 1986. – *Guide to Philippine flora and fauna. Volume X. Amphibians and Reptiles*. Natural Resources Management Center, Ministry of Natural Resources and University of the Philippines, Manilla, xiv + 195 p.

AUBERT M. & REVILLON P. 1984. – *Projet d'installation permanente (Base de pêche hauturière) à Clipperton. Impact sur l'environnement.* Centre d'Études et de Recherches de Biologie et d'Océanographie médicale (CERBOM), Nice, 32 p. (Mission n° 360 1983-1984).

AUSTIN C.-C. 1995. – Molecular and morphological evolution in south Pacific scincid lizards: morphological conservatism and phylogenetic relationships of Papuan *Lipinia* (Scincidae). *Herpetologica* 51(3): 291-300.

BALLARDO W.-S., QUIJANO F.-M. & SOLIS E.-M. 1996. – Range extensions for *Hemidactylus frenatus* in México. *Herpetological Review* 27(1): 40.

BARBOUR T. & LOVERIDGE A. 1929. – Typical reptiles and amphibians in the Museum of Comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, Harvard 69 : 203-360.

BARBUT J., LERAUT P., GARROUSTE R. & HERVÉ C. 2006. – Inventaire et diversité des Lépidoptères de l'atoll de Clipperton. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 111(1) : 71-72.

BAUER A.-M. 1992. – Lézards, *in* COGGER H.-G. (Ed), *Reptiles and Amphibians*. Bordas, Paris : 126-173.

BAVERSTOCK P.-R., ADAMS M. & ARCHER M. 1984. – Electrophoretic resolution of species boundaries in the *Sminthopsis murina* complex. *Australian Journal of Zoology* 32 : 823-832.

BOULENGER G.-A. 1887. – *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History). Vol. III. Lacertidae, Gerrhosauridae, Scincidae, Anelytropidae, Dibamidae, Chameleontidae*. 2e édition. British Museum of London, Londres : 575 p.

BROWN W.-C. 1954. – Notes on several species of the genus *Emoia* with descriptions of new species from the Solomon Islands. *Fieldiana Zoology* 34 : 263-276.

BROWN W.-C. 1991. – Lizards of the genus *Emoia* (Scincidae) with observations on their evolution and biogeography. *Memoirs of the California Academy of Sciences* 15 : i-vi + 1-94.

BRUNA E.-M., FISHER R.-N.& CASE T.-J. 1995. – Cryptic species of pacific skinks (*Emoia*): further support from mitochondrial DNA sequences. *Copeia* 1995(4) : 981-983.

BRUNA E.-M., FISHER R.-N. & CASE T.-J. 1996a. – New evidence of habitat segregation between two cryptic species of Pacific skinks (*Emoia cyanura* and *E. impar*). *Copeia* 1996(4) : 998-1005.

BRUNA E.-M., FISHER R.-N. & CASE T.-J. 1996b. – Morphological and genetic evolution appear decoupled in Pacific skinks (Squamata: Scincidae: *Emoia*). *Proceedings of the Royal Society of London* B 263 : 681-688.

BURT C.-E. & BURT M.-D. 1932. – Herpetological results of the Whitney South Sea Expedition VI. Pacific Islands Amphibians and Reptiles in the collection of the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 63(5) : 461-597.

BURT C.-E. & MYERS G.-S. 1942. – Neotropical lizards in the collection of the Natural History Museum of Stanford University. *Stanford University Publications in Biological Sciences* 8(2) : 1-52.

CASE T.-J., BOLGER D.-T. & PETREN K. 1994. – Invasions and competitive displacement among house geckos in the tropical Pacific. *Ecology* 75(2) : 464-477.

CATENAZZI A. & DONNELY M.-A. 2007. – The *Ulva* connection : marine algae subsidize terrestrial predators in coastal Peru. *Oikos* 116 : 75-86.

CHURCH G. 1962. – The reproductive cycles of the Javanese house geckos, *Cosymbotus platyurus*, *Hemidactylus frenatus*, and *Peropus mutilatus*. *Copeia* 1962(2) : 262-269.

CROMBIE R.-I. & STEADMAN D.-W. 1986. – The lizards of Rarotonga and Mangaia, Cook Island Group, Oceania. *Pacific Science* 40(1-4) : 44-57.

DAVID P. & INEICH I. 1999. – Les serpents venimeux du monde : systématique et répartition. Dumerilia 1999(3) : 3-499.

DEGENHARDT W.-G. & JONES K.-L. 1972. – A new sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*, from New Mexico and Texas. *Herpetologica* 28 : 212-217.

DODSON J.-J. & FITZGERALD G.-J. 1980. – Observations on the breeding biology of the Boobies (Sulidae) at Clipperton Island, Eastern Pacific. *Le Naturaliste canadien* 107 : 259-267.

DONNELLAN S.-C. & APLIN K.-P. 1989. – Resolution of cryptic species in the New Guinean lizard, *Sphenomorphus jobiensis* (Scincidae) by electrophoresis. *Copeia* 1989(1) : 81-88.

DONNELLAN S.-C. & HUTCHINSON M. 1990. – Biochemical and morphological variation in the geographically widespread lizard *Leiolopisma entrecasteauxii* (Lacertilia: Scincidae). *Herpetologica* 46 : 149-159.

DOUGLAS R.-M. 1992. – Acari as tertiary prey in the gut of the rhombic or spotted skaapsteker, *Psammophylax rhombeatus rhombeatus*. *South African Journal of Science* 88 : 450-451.

DUBOUCHET P. 1991. – L'Utopie Clipperton, *in Recueil de travaux de la Première Table ronde sur le droit territorial*. Université Française du Pacifique, Tahiti, Polynésie française : 27-36.

DUGES A. 1883. – Una nueva especie de salamanquesa (*Hemidactylus navarri*, Alfr. Dugès). *La Naturaleza* 6 : 309-312.

DYE T. & STEADMAN D.-W. 1990. – Polynesian ancestors and their animal world. *American Scientific* 78 : 207-215.

FLOYD H.-B. & JENSSEN T.-A. 1984. – Prey diversity comparisons between stomach and hindgut of the lizard, *Anolis opalinus*. *Journal of Herpetology* 18(2) : 204-205.

GALINA-TESSARO P., ORTEGA-RUBIO A., ALVAREZ-CARDENAS S. & ARNAUD G. 1999. – Colonization of Socorro Island (Mexico), by the tropical gecko *Hemidactylus frenatus* (Squamata : Gekkonidae). *Revista de Biologia Tropical* 47(1-2) : 237-238.

GARMAN S. 1899. – Concerning a species of lizard from Clipperton island. *Procedeings of the New England Zoological Club* 1 : 59-62.

GIRARD C. 1858. – *Herpetology of the U.S. Exploring Expedition (1838-1842) under the command of Capt. Charles Wilkes, U.S.N. 20*. Lippencott and Co., Philadelphie, 496 p.

GRAY J.-E. 1845. – *Catalogue of the specimens of lizards in the collection of the British Museum*. Trustees of die British Museum/Edward Newman, London, xxvii + 289 p.

GREER A.-E. 1968. – Clutch size in the scincid genus *Emoia*. *Copeia* 1968(2) : 417-418.

GREER A.-E. 2001. – Distribution of maximum snout-vent length among species of scincid lizards. *Journal of Herpetology* 35(3) : 383-395.

GRISMER L.-L. 1994. – Three new species of intertidal side-blotched lizards (genus *Uta*) from the Gulf of California, México. *Herpetologica* 50(4) : 451-474.

GRISMER L.-L. 2003. – *Amphibians and Reptiles of Baja California, including its Pacific Islands and the islands in the Sea of Cortès*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, 413 p.

GUILLAUME C.-P., INEICH I. & BOISSINOT S. 1994. – Allozyme evidence for specific status of the two French Polynesian skink species in the genus *Emoia* (Reptilia: Lacertilia). *Copeia* 1994(4) : 1042-1047.

HEATWOLE H. 1971. – Marine-dependant terrestrial biotic communities on some cays in the Coral Sea. *Ecology* 52(2) : 363-366.1

HELLER E. 1903. – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. XIV. Reptiles. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 5 : 39-98.

HICKSON R.-E., PENNY D. & SCOTT D.-B. 1992. – Molecular systematics and evolution in New Zealand: applications to cryptic skink species. *New Zealand Journal of Zoology* 19 : 33-44.

HUNSAKER D. II & BREESE P. 1967. – Herpetofauna of the Hawaiian Islands. *Pacific Science* 21(3) : 423-428.

HUTCHINSON M.-N., DONNELLAN S.-C., BAVERSTOCK P.-R., KREIG M., SIMMS S. & BURGIN S. 1990. – Immunological relationships and generic revision of the Australian lizards assigned to the genus *Leiolopisma* (Scincidae: Lygosominae). *Australian Journal of Zoology* 38 : 535-554.

ICZN 1999. – International Code of Zoological Nomenclature. Fourth Edition. The International Trust for Zoological Nomenclature c/o The Natural History Museum, London, 306 p.

INEICH I. 1987a. – Description d'une nouvelle espèce du genre *Emoia* (Sauria, Scincidae) en Polynésie française. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris 4e sér., 9, section A(2) : 491-494.

INEICH I. 1987b. – *Recherches sur le peuplement et l'évolution des Reptiles terrestres de Polynésie française*. Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France, 515 p.

INEICH I. 1988. – Le serpent marin *Pelamis platurus* (Elapidae, Hydrophiinae) : bilan des connaissances sur sa biologie et sa distribution ; situation en Polynésie orientale. *L'Année Biologique*,4e série 27(2) : 93-117.

INEICH I. 1989. – Comparaison des herpétofaunes de Polynésie française et des Hawaii : l'homme en tant que facteur biogéographique. *Comptes-Rendus de la Société de Biogéographie*, Paris 65(1) : 21-38.

INEICH I. 1997. – Natural History Notes. Sauria. *Emoia impar* (Blue-tailed Pacific Copper-striped Skink). *Herpetological Review* 28(1) : 43.

INEICH I. 1999. – Spatio-temporal analysis of the unisexual-bisexual *Lepidodactylus lugubris* complex (Reptilia, Gekkonidae), *in* OTA H. (Ed.), *Tropical island herpetofauna: origin, current diversity, and conservation*. Elsevier Science, Amsterdam : 199-228. (Developments in Animal and Veterinary Sciences ; 29).

INEICH I. 2004. – *Les serpents marins*. Institut océanographique, Paris, Monaco, 320 p. (Collection Synthèses).

INEICH I. & BLANC C.-P. 1987. – Le peuplement herpétologique de Polynésie française. Adaptations et aléas. *Bulletin de la Société zoologique de France* 112(3-4) : 381-400.

INEICH I. & BLANC C.-P. 1988. – Distribution des Reptiles terrestres en Polynésie orientale. *Atoll Research Bulletin* 318 : 1-75.

INEICH I. & MASSARY J.-C. de 1997. – Geographic distribution. Sauria. *Gehyra mutilata*. *Herpetological Review* 28(2) : 95.

INEICH I. & ZUG G.-R. 1991. – Nomenclatural status of *Emoia cyanura* (Lacertilia, Scincidae) populations in the Central Pacific. *Copeia* 1991(4) : 1132-1136.

KLUGE A.-G. 1969. – The Evolution and Geographical Origin of the New World *Hemidactylus mabouia-brookii* Complex (Gekkonidae, Sauria). *Miscellaneous publications, University of Michigan Museum of Zoology* 138 : 1-78.

LESSON R.-P. 1826a. – *Voyage autour du monde exécuté par ordre du roi sur la Corvette de sa Majesté La Coquille pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825. Sous le ministère de SEM le Marquis de Clermont-Tonnerre, et publié sous les Auspices de Son Excellence M. le Cte de Chabrol, Ministre de la marine et des colonies ; par L.I. Duperrey, chevalier de St. Louis et de la légion d'Honneur, capitaine de Frégate, Commandant de l'Expédition. Zoologie par mm. Lesson et Garnot*. Tome premier, 1re partie. Arthus Bertrand, libraire-éditeur, Paris, 743 p.

LESSON R.-P. 1826b. – *Voyage autour du monde exécuté par ordre du roi sur la Corvette de sa Majesté La Coquille pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825. Sous le ministère de SEM le Marquis de Clermont-Tonnerre, et publié sous les Auspices de Son Excellence M. le Cte de Chabrol, Ministre de la marine et des colonies ; par L.I. Duperrey, chevalier de St. Louis et de la légion d'Honneur, capitaine de Frégate, Commandant de l'Expédition. Zoologie par mm. Lesson et Garnot*. Atlas. Arthus-Bertrand, libraire-éditeur, Paris.

LESSON R.-P. 1830. – *Voyage autour du monde exécuté par ordre du roi sur la Corvette de sa Majesté La Coquille pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825. Sous le ministère de SEM le Marquis de Clermont-Tonnerre, et publié sous les Auspices de Son Excellence M. le Cte de Chabrol, Ministre de la marine et des colonies ; par L.I. Duperrey, chevalier de St. Louis et de la légion d'Honneur, capitaine de Frégate, Commandant de l'Expédition. Zoologie par mm. Lesson et Garnot*. Tome second, 1re partie ; Reptiles : chap. IX. Arthus-Bertrand, libraire-éditeur, Paris, 65 p.

LORVELEC O. & PASCAL M. 2006. – Les vertébrés de Clipperton soumis à un siècle et demi de bouleversements écologiques. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 61(2) : 135-158.

LOVERIDGE A. 1948. – New Guinean Reptiles and Amphibians in the Museum of Comparative Zoology and United States national Museum. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 101(2) : 305-430.

McALLISTER C.-T. 1987. – Ingestion of spinose ear ticks, *Otobius megnini* (Acari: Argasidae) by a Texas spotted whiptail, *Cnemidophorus gularis gularis* (Sauria: Teiidae). *The Southwestern Naturalist* 32 : 511-512.

McALLISTER C.-T. & KEIRANS J.-E. 1987. – Additional records of tick (Acari: Ixodidiae, Argasidae) ingestion by whiptail lizards, genus *Cnemidophorus*. *The Texas Journal of Science* 39(3) : 287-288.

McCOY M. & WEBBER P. 1984. – Two new species of scincid lizards of the genus *Emoia* from Santa Cruz and Duff islands, Solomon Islands. *Copeia* 1984 : 571-578.

MEDWAY L. & MARSHALL A.-G. 1975. – Terrestrial vertebrates of the New Hebrides : origin and distribution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, ser. B(272) : 423-465.

MERTENS R. 1934. – Die Insel-Reptilien, ihre Ausbreitung, Variation und Artbildung. *Zoologica* 32 : 1-209.

MUELLER-DOMBOIS D. & FOSBERG R.-F. 1998. – *Vegetation of the Tropical Pacific Islands.* Springer-Verlag, New York, xxviii + 733 p. (Ecological Studies ;132).

Bibliographie

NEMES S. 2001. – *Lacerta agilis* as predator and host of *Ixodes ricinus*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 12(2) : 82.

NIAUSSAT P.-M. 1986. – *Le lagon et l'atoll de Clipperton*. Travaux et Mémoires de l'Académie des Sciences d'Outre-Mer, Paris, x + 189 p.

NORVAL R.-A.-I. 1976. – Lizards as opportunist tick predators. *Rhodesian Veterinary Journal* 7 : 63.

NORVAL R.-A.-I. & McCOSKER P.-J. 1983. – Tick predation by a rainbow skink. *Zimbabwe Veterinary Journal* 13 : 53.

OLIVER J.-A. & SHAW C.-E. 1953. – The amphibians and reptiles of the Hawaiian Islands. *Zoologica* 38(2) : 65-95.

PARKER H.-W. 1925. – Notes on lizards from the South Pacific islands. *Annals and Magazine of Natural History* 9(15) : 298-300.

PASCAL M. & LORVELEC O. 2005. – *Compte rendu de mission à Clipperton (du 31 novembre 2004 au 10 janvier 2005). Biologie de la conservation et écosystèmes terrestres de Clipperton : gestion des populations de mammifères allochtones*. INRA, expédition Clipperton et WWF, 34 p.

ROOIJ N. de 1915. – *The reptiles of the Indo-Australian archipelago. I. Lacertilia, Chelonia, Emydosauria*. E.J. Brill, Ltd, Leiden, 384 p.

ROSSFELDER A. 1976. – *Clipperton, l'île tragique*. Albin Michel, Paris, 286 p.

SACHET M.-H. 1962a. – Monographie physique et biologique de l'île de Clipperton. *Annales de l'Institut Océanographique*, nouv. Ser. XL 1 : 1-107.

SACHET M.-H. 1962b. – Flora and vegetation of Clipperton Island. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, Fourth Series, 31(10) : 249-307, 1 carte, 12 figs.

SACHET M.-H. 1962c. – Geography and land ecology of Clipperton Island. *Atoll Research Bulletin* 86 : 1-115.

SACHET M.-H. 1963. – History of change in the biota of Clipperton Island, *in* GRESSITT J.-L. (Ed.), *Pacific Basin biogeography*. Bishop Museum Press, Honolulu : 525-534.

SCHOENER T.-W. 1967. – The ecological significance of the sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science* 155 : 474-477.

SCHOENER T.-W. 1968. – The anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49 : 704-726.

SCHOENER T.-W. 1989. – Should hindgut contents be included in lizard dietary compilations. *Journal of Herpetology* 23 : 455-458.

STAGER K.-E. 1959. – Expedition to Clipperton Island. *Los Angeles County Museum Quarterly* 15(1) : 13-14.

STERNFELD R. 1920. – Zur Tiergeographie Papuasiens und der pazifischen Inselwelt. *Abhandlung der Senckenbergischen Naturfreunde Gesellschaft* 36 : 375-436.

TAYLOR E.-H. 1922. – *The lizards of the Philippine Islands*. Department of Agriculture and Natural resources, Bureau of Science, Manila, Publication 17, 269 p.

TAYLOR E.-H. 1940. – Mexican snakes of the genus *Typhlops*. *University of Kansas Scientific Bulletin* 26(13) : 441-444.

VAN DENBURGH J. & SLEVIN J.-R. 1914. – Reptiles and Amphibians of the Islands of the West Coast of North America. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 4th ser. 4 : 129-152.

VIS de C.-W. 1892. – Zoology of British New Guinea. Part 1. Vertebrata. *Annals of Queensland Museum* 2 : 3-12.

VOGT T. 1912. – Beitrag zur Reptilien und Amphibien Fauna der Südsee-Inseln. *Sitzungsbericht der Gesellschaft der Naturfreunde von Berlin* 1 : 1-13.

WERNER F. 1898. – Vorläufige Mittheilung über die von Herrn Prof. F. Dahl im Bismarck-archipel gesammelten Reptilien und Batrachier. *Zoologischer Anzeiger*, Jena 31(571) : 552-556.

WERNER F. 1901. – Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (Schauinsland 1896-1897). Reptilien. *Zoologische Jahrbücher, Systematik* 14(5) : 380-387.

WILLIAMS E.-E. 1969. – The ecology of colonization as seen in the zoogeography of Anoline lizards on small islands. *Quarterly Review of Biology* 44 : 345-389.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

L'avifaune

et l'écologie des oiseaux marins

Henri Weimerskirch, Matthieu Le Corre, Charles-André Bost, Lisa T. Ballance, Robert L. Pitman

Résumé

En janvier et en mars 2005 nous avons réalisé l'inventaire ornithologique de l'atoll de Clipperton qui apparaît comme un site d'importance mondiale pour les oiseaux marins. Treize espèces d'oiseaux y nichent. L'atoll abrite en particulier la plus grande colonie au monde de fous masqués avec plus de 100 000 individus, ainsi qu'une importante population de fous bruns. Nous avons mis en évidence pour la première fois la reproduction de la frégate du Pacifique sur ce site, ainsi que la présence d'une petite population de puffins du Pacifique. Les fous à pieds rouges, quatre espèces de sternes et le paille en queue à brin rouge s'y reproduisent en plus petits nombres, ainsi que la foulque américaine et la poule d'eau sur des îlots du lagon saumâtre. Malgré l'isolement de l'île, nous avons observé 24 espèces d'oiseaux terrestres visiteurs pendant notre séjour, notamment trois espèces de hérons, deux d'oies, six de canards et sept de limicoles. Nous avons étudié plus particulièrement l'écologie alimentaire des fous, en utilisant notamment des émetteurs satellites et des récepteurs GPS miniaturisés. Les fous masqués effectuent des trajets journaliers en moyenne à une centaine kilomètres de l'île, le rayon maximal atteint étant de 280 km. Le prélèvement de la population de fous est de 80 tonnes de poissons par jour, soit près de 30 000 tonnes chaque année, essentiellement des poissons volants. La pêcherie à la senne très active autour de Clipperton (22 000 tonnes de thons capturés chaque année) constitue une menace pour la population de fous si elle amène la réduction des stocks de thons auxquels les fous s'associent obligatoirement pour se nourrir. De plus l'introduction récente de rats menace directement toutes les petites espèces d'oiseaux de mer nichant à terre. Il est important que des mesures de conservation à terre et en mer soient prises pour protéger l'avifaune dans l'avenir.

Abstract

Clipperton Island is a major breeding ground for Pacific seabirds. In January and March 2005 the avifauna of this small, remote atoll was investigated, especially with respect to the foraging ecology of the seabird community. Thirteen species of birds are breeding on this island. The world's largest colony of masked boobies (20 000 pairs) and a large population of brown boobies are found there, together with red-footed boobies and four species of terns. We found the first evidence of breeding by great frigatebirds, and the presence of wedge-tailed shearwaters. In addition, two species of land birds, American coots and Common Moorhens, breed in the vegetation of the brackish waters of the permanent lake. Despite its isolation from the American continent, as many as 24 species of visitors have been observed during our stay. In particular, three species of heron, two of geese, six of ducks and seven of waders were observed permanently. The four other species of land birds (two raptors, a gallinule and a swallow) are probably straggling visitors. Clipperton appears as a unique place, as a site of international importance for seabirds, and as the only site of stopover for migrating or stray land birds because of the internal brakish-water lagoon. The large booby population forages at a range up to 280 km from the island while breeding, and overlaps extensively with large purse-net tuna fishery that operates mainly in January-March. Clipperton has no conservation status and we have identified three main threats that may reduce at short-term the high biological interest of this island: Black rats introduced a few years ago; and fishermen, who regularly land to collect coconuts, and possibly seabirds, and may introduce other invasive species. Finally the marine resources around the atoll and in the EEZ are heavily exploited, with illegal and unregulated fishing (tunas, sharks).

INTRODUCTION

Les îles océaniques jouent un rôle crucial pour les oiseaux. Elles abritent d'une part des colonies de reproduction d'oiseaux de mer, parfois considérables, mais constituent aussi des sites d'arrêt souvent essentiels pour les migrateurs trans-océaniques ou les individus égarés. Ces derniers sont fréquemment à l'origine de la colonisation de ces milieux souvent récents, car d'origine volcanique ou corallienne. L'arrivée de l'homme et de ses commensaux, comme les rats ou les chats, a modifié profondément les habitats de ces îles ainsi que les communautés végétales et animales, en particulier les communautés d'oiseaux (King 1985). Très peu d'îles existent dans la région orientale de l'océan Pacifique tropical, alors que la partie centrale et occidentale est constellée d'îles et d'îlots. L'île de Clipperton est la plus isolée dans le secteur est. Découvert en 1711, l'atoll de Clipperton n'a été que très rarement visité par des ornithologues et ces visites ont été le plus souvent fort brèves. Tous ceux qui ont pu y aborder ont noté son intérêt comme site de reproduction pour les oiseaux marins ainsi que comme halte pour les migrateurs et égarés provenant

du continent américain. La première visite faisant état de l'avifaune date d'août 1825 et indique que l'île est littéralement couverte d'oiseaux marins tels les mouettes, les fous et pétrels (Morrell 1832). Des visites ultérieures confirment cette grande abondance d'oiseaux de mer et précisent notamment que les fous dominent largement (Snodgrass & Heller 1902 ; Beck 1907 ; Gifford 1913). Entre 1897 et 1917 l'île est occupée par des travailleurs mexicains qui exploitent le précieux phosphate extrait du guano déposé depuis des milliers d'années par cette forte concentration d'oiseaux marins. Ces travailleurs ont introduit des cochons qui retournèrent rapidement à l'état sauvage. Cette introduction malencontreuse décima les colonies d'oiseaux marins. En 1958 l'ornithologue Ken Stager visita l'île et n'y compta plus que quelques centaines de fous sur les dizaines de milliers qui s'y reproduisaient au début du siècle (Stager 1964). Il décida alors d'éradiquer les 58 cochons encore présents sur l'île en espérant que les fous survivants pourraient reconstituer leurs populations. Les effets de cette action de réhabilitation portèrent leurs fruits bien au-delà des résultats espérés par Stager puisqu'en moins de 50 ans la population de fous masqués passa de 150 individus à plus de 100000 (Pitman *et al.* sous presse). Clipperton apparaît ainsi comme un site très important pour les oiseaux marins tropicaux et notamment les fous.

Les oiseaux marins exploitent de vastes étendues océaniques où les ressources sont généralement rares, dispersées et imprévisibles. Dans la zone intertropicale, cette contrainte environnementale est encore plus forte car les océans tropicaux et équatoriaux sont caractérisés par une productivité océanique généralement très faible. Ces contraintes environnementales ont conduit à la mise en place de stratégies permettant de minimiser les dépenses énergétiques de la recherche alimentaire et à maximiser son efficacité (Ashmole 1971 ; Ballance & Pitman 1999 ; Weimerskirch *et al.* 2004, 2005). Les oiseaux marins tropicaux sont notamment connus pour s'associer aux bancs de thons et autres prédateurs de surface tels que les dauphins (Au & Pitman 1986). En poursuivant leurs proies sous l'eau, ces grands prédateurs, thons et dauphins, provoquent leur fuite vers la surface et les rendent ainsi accessibles à ces oiseaux marins dont les capacités de plongées sont limitées. Cette interaction est particulièrement importante dans l'océan Pacifique oriental, où de grands bancs mixtes de thons et de dauphins sont très souvent accompagnés de groupes multispécifiques d'oiseaux marins (sternes, puffins, pétrels, fous) (Au & Pitman 1986 ; Ballance *et al.* 1997). Pour la plupart des espèces d'oiseaux tropicaux, s'associer aux bancs de thons ou dauphins est quasi obligatoire pour pouvoir capturer des proies.

La pêche thonière a depuis longtemps mis à profit cette interaction. Ainsi la plupart des grands senneurs ont à leur bord un observateur dont la fonction essentielle est de repérer les bancs d'oiseaux, indicateurs de thons accessibles. Plus récemment ces observateurs ont été remplacés par des "radars à oiseaux" ou des hélicoptères. Face à la pression grandissante de la pêche thonière industrielle dans les zones tropicales des océans Pacifique, Atlantique et Indien, il devient urgent de mesurer l'impact de ces prélèvements sur les populations exploitées, sur les espèces associées et sur le fonctionnement des écosystèmes pélagiques tropicaux. Cette question est particulièrement cruciale autour de Clipperton où opère la plus grande pêcherie au thon à la senne (IATTC 2007), en particulier dans la Zone économique exclusive française (ZEE).

Dans ce contexte l'expédition sur Clipperton de décembre 2004 à avril 2005 organisée par J.-L. Étienne constituait une opportunité exceptionnelle pour un programme d'ornithologie. Elle permit de répondre à un certain nombre de questions en suspens au sujet de ce territoire français mal connu. Les objectifs du programme "Oiseaux" sur Clipperton étaient donc :

- d'actualiser les données sur les populations d'oiseaux marins nicheurs et sur les visiteurs ;
- d'étudier par télémétrie les stratégies de recherche adoptées par les oiseaux marins (en particulier les fous) et leur régime alimentaire ;
- d'estimer si la pêche thonière industrielle, en réduisant la quantité de thons à grande échelle, était susceptible de réduire les possibilités de recherche alimentaire des oiseaux marins associés aux thons et, à long terme, affecter la dynamique des populations des oiseaux concernés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Notre étude a été réalisée lors de deux séjours du 3 au 28 janvier 2005 (M. Le Corre et H. Weimerskirch) et du 3 au 28 mars 2005 (C.-A. Bost, R. Pitman, L. Ballance). L'île a d'abord été cartographiée par H. Weimerskirch qui a dressé les contours des côtes et de l'intérieur du lagon en les longeant à pied avec un GPS (Fig. 393). Les dénombrements de population ont été ensuite reportés sur cette carte. Ils ont été réalisés de manière exhaustive en parcourant l'ensemble des sites favorables et en divisant l'île selon les mêmes secteurs que ceux mis en place par Ehrhard (1971) et suivis lors des comptages suivants (Pitman *et al.* sous presse).

La phénologie de la reproduction a été déterminée pour chaque espèce en évaluant le stade de développement des nids occupés sur une surface tirée au hasard dans la colonie. Des poussins également tirés au hasard ont été mesurés et leur âge a été estimé grâce aux courbes de croissance propres à chaque espèce (Nelson 1978).

Les trajets en mer ont été étudiés par télémétrie en déployant diverses balises et systèmes d'acquisition de données miniaturisés. Les trajets ont été déterminés d'une part avec des balises ARGOS (PTT 100, poids total : 20 g) et d'autre part avec des GPS miniaturisés (Newbehaviour, 32 g avec la protection étanche).

Les comportements en mer (type de vol, fréquence et profondeur des plongeons) ont également été étudiés à l'aide d'accéléromètres (M190-D2GT, Little Leonardo, Tokyo, Japan). Pour plus de détails méthodologiques sur ces suivis télémétriques, on pourra se reporter aux publications de Weimerskirch *et al.* (2004, 2005). Le régime alimentaire a été étudié en récoltant les contenus stomacaux d'oiseaux rentrant de leurs trajets en mer. Ces contenus, obtenus en récupérant les régurgitats spontanés des oiseaux lors de leur capture, n'ont pas de conséquence néfaste sur la survie de l'oiseau. Les contenus ont par la suite été analysés en laboratoire (voir Le Corre *et al.* 2003 pour les détails méthodologiques).

RÉSULTATS

L'avifaune de Clipperton

Au cours de notre séjour nous avons observé 13 espèces d'oiseaux se reproduisant à Clipperton, dont 11 d'oiseaux marins (Tab. LXIII) auxquelles il convient d'ajouter 26 espèces d'oiseaux visiteurs. Ces derniers étaient essentiellement des oiseaux terrestres migrateurs (Tab. LXIV).

Deux espèces d'oiseaux d'eau se reproduisent à Clipperton, la foulque américaine (*Fulica americana* Gmelin, 1789) et la poule d'eau (*Gallinula chloropus* Linné, 1758). Ces deux espèces se reproduisent sur les îlots du lagon saumâtre et au "rocher" de Clipperton.
Les foulques sont présentes sur Clipperton depuis au moins 1901. Jusqu'en 1968 les oiseaux se reproduisaient tout le long de l'île, avec au moins 200 individus présents (Stager 1964). En 1958 la population souffrait d'une maladie ou de malnutrition (Stager 1964) et de 1987 jusque 1995 les foulques n'étaient plus présentes sur l'île (Pitman 1996). Un maximum de 60 individus a été observé en 2005. La taille de ponte était de cinq œufs (deux nids). Les foulques se nourrissent d'algues dans le lagon saumâtre. Elles sont en grand nombre près du "rocher" où se trouvent des grands bancs d'algues. À l'inverse la poule d'eau, citée pour la première fois en 1968, n'a pas été observée reproductrice avant 1987 (Pitman 1996). En 2005 les poules d'eau étaient localisées seulement sur l'île Egg et près du "rocher". Des œufs ont été trouvés en janvier et en mars de cette même année (trois nids contenant respectivement un, deux et quatre œufs).
Les oiseaux marins constituent l'essentiel de l'avifaune, totalisant plus de 110 000 individus (Tab. LXIII). La

Tableau LXIII : taille des populations d'oiseaux marins de Clipperton (janvier-mars 2005).
Population sizes of seabirds from Clipperton (January-March 2005).

	Nombre d'individus	Nombre de couples reproducteurs en janvier-mars 2005
Puffin du Pacifque (*Puffinus pacificus*)	< 100	2
Paille en queue à brins rouges (*Phaethon rubricauda*)	8	3
Fou masqué (*Sula dactylatra*)	100 000	20 000
Fou de Grant (*Sula grantii*)	< 50	10-15
Fou brun (*Sula leucogaster*)	7 000	0*
Fou à pieds rouges (*Sula sula*)	< 500	171
Frégate du Pacifique (*Fregata minor*)	1 350-1 675	3
Sterne fuligineuse (*Sterna fuscata*)	2 000	0*
Noddi brun (*Anous stolidus*)	< 1 000	0*
Noddi noir (*Anous minutus*)	< 1 000	0*
Sterne gygis (*Gygis alba*)	6	2*

* ces espèces étaient en période internuptiale au moment de nos deux missions



Figure 390 : frégate du Pacifique femelle sur un reposoir le long du lagon.
Female great frigatebird resting along the inner lagoon.



Figure 391 : frégate du Pacifique mâle.
Male great frigatbird.

Tableau LXIV : liste des oiseaux visiteurs de l'île de Clipperton entre janvier et mars 2005.
List of the birds visiting Clipperton Island between January and March 2005.

Famille	Espèce		Effectifs
Fregatidae	Frégate magnifique	*Fregata magnificens*	<5
Ardeidae	Héron garde-bœuf	*Bubulcus ibis*	>20
	Aigrette neigeuse	*Egretta thula*	>10
	Grande aigrette	*Casmerodius alba*	1 le 15 mars
	Grand héron	*Ardea herodias*	>5
Rallidae	Talève violacée	*Porphyrio martinica*	1
Anseridae	Oie rieuse	*Anser albifrons*	7
	Bernache du Canada	*Branta canadensis*	1 en janvier ; présente jusqu'au 13 mars
Anatidae	Canard pilet	*Anas acuta*	20
	Canard souchet	*Anas clypeata*	20 en janvier ; 34 en mars
	Canard siffleur américain	*Anas americana*	10
	Sarcelle à ailes bleues	*Anas discors*	40 en janvier ; 60 en mars
	Sarcelle d'hiver américaine	*Anas crecca*	5
	Fuligule à tête noire	*Aythya affinis*	10 en janvier ; 6 en mars
Accipitridae	Balbuzard pêcheur	*Pandion haliaetus*	1
Falconidae	Faucon des prairies	*Falco mexicanus*	1
Charadriidae	Pluvier argenté	*Pluvialis squatorala*	4 en janvier ; 1 en mars
	Pluvier fauve	*Pluvialis fulva*	1 en janvier ; 1 en mars
Scolopacidae	Bécassine sp.	*Gallinago* sp.	1
	Chevalier solitaire	*Tringa solitaria*	1
	Tournepierre à collier	*Arenaria interpres*	5
	Chevalier errant	*Heteroscelus incanus*	20
	Bécassin à bec court	*Limnodromus griseus*	3
Laridae	Mouette atricille	*Larus atricilla*	>50 ; 120 le 23 mars
Passeridae	Hirondelle des cheminées	*Hirundo rustica*	2 en janvier ; 1 du 21 au 25 mars

plupart des espèces ont été mesurées dans la mesure du possible (Tab. LXV). La communauté est dominée par une espèce, le fou masqué (qui représente plus de 95 % des oiseaux marins de l'atoll) dont la colonie de Clipperton est la plus importante au monde.

La frégate du Pacifique (*Fregata minor* Gmelin, 1789) est présente en très grand nombre sur l'atoll, le long de la bordure sud du lagon où se situe le reposoir principal à même le sol (Fig. 390 et Fig. 391). Une centaine d'individus se reposaient aussi dans la cocoteraie. En janvier 2005 1 350 individus ont été dénombrés, mâles et femelles adultes ainsi qu'immatures. En mars, l'effectif s'élevait à 1 675, et trois nids dont deux avec œuf ont été découverts sur la pointe à côté du "rocher". C'est la première observation de reproduction sur Clipperton pour cette espèce. La durée de notre séjour ne nous a pas permis de suivre les nids jusqu'à l'éclosion.

Les fous masqués (*Sula dactylatra* Lesson, 1831) (Fig. 392, espèce dominante sur l'île) nichent partout sur les zones plates avec les plus grosses concentrations notées sur les parties est et sud de l'atoll (Fig. 393). En janvier 36 % des nids échantillonnés avaient des oiseaux sur œuf, 64 % des poussins de taille variable (n = 391 nids). Les fous masqués (et les fous de Grant) étaient également majoritairement en

Tableau LXV : mensurations (en mm, ± un écart-type) et masse (en g, ± un écart-type) des oiseaux marins de Clipperton.
Measurements (in mm, ± one standard deviation) and mass (in g, ± one standard deviation) of seabirds from Clipperton.

Espèce	Sexe	Nb. de spécimens examinés	Longueur du culmen	Longueur du tarse	Longueur de l'aile pliée	Masse
Fou masqué	Mâle	25	100,0 ± 2,8		423,3 ± 9,9	1 516,0 ± 240,0
	Femelle	26	99,8 ± 5,4		429,5 ± 11,2	1 755,8 ± 236,5
	Immature	4 (b)				1 462,5 ± 102,1
Fou brun	Mâle	10 (a)	94,2 ± 2,2		391,8 ± 6,7	986,0 ± 63,8
		9 (b)				1 118 ± 62
	Femelle	10 (a)	100,6 ± 2,7		416,2 ± 9,4	1 285,0 ± 82,1
		3 (b)				1 548 ± 38
	Immature	6 (b)				1 070,0 ± 107,7
Fou à pieds rouges	Mâle	9	83,1 ± 2,0		399,4 ± 7,4	924,1 ± 38,4
	Femelle	11	85,3 ± 2,7		409,4 ± 16,0	1 108,9 ± 51,8
Frégate du Pacifique	Mâle	5	95,6 ± 5,6		590,4 ± 16,9	1 213,3 ± 65,3
	Femelle	4	104,6 ± 2,1		573,5 ± 34,3	1 050,0 ± 205,7
Sterne fuligineuse		19	42,7 ± 1,7	23,5 ± 0,7	289,4 ± 6,7	212,9 ± 22,2
Noddi brun		6	39,4 ± 1,6	26,2 ± 0,7	273,7 ± 8,3	194,2 ± 15,3
Paille en queue à brin rouge		2	60,2-63,0		319-320	680-725
Puffin du Pacifique		2	37,8-40,0		290-312	440-490
(a) : données de janvier						
(b) : données de mars						



Figure 392 : couple de fous masqués sur œuf dans la colonie du Sud de l'atoll de Clipperton.
Pair of masked boobies incubating eggs in the south part of Clipperton atoll.

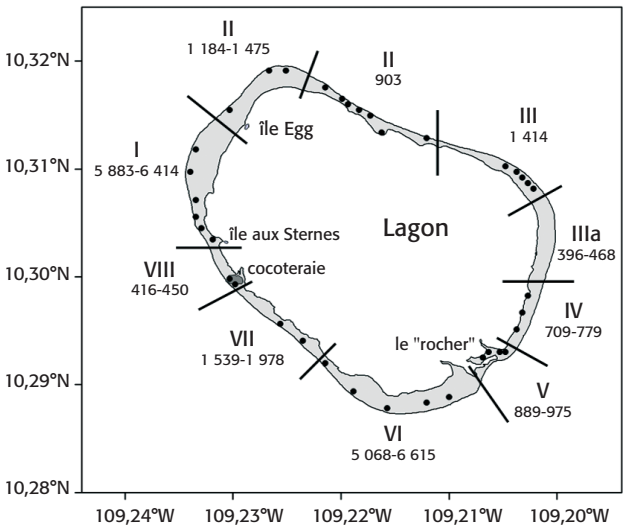


Figure 393 : carte de Clipperton avec les noms des sites. Les points noirs indiquent les colonies de fous bruns. L'île a été divisée en secteurs numérotés de I à VIII suivant Ehrhard (1971), les chiffres indiquent pour chaque secteur les nombres de nids actifs de fous masqués en janvier 2005 (un ou deux dénombrements).
Map of Clipperton Islands with localities. Black dots indicate brown boobies colonies. The atoll has been separated into sectors numbered I to VIII following Erhard (1971), the numbers indicate the numbers of masked boobies active nests within each sector (one or two counts per sector).

élevage au mois de janvier avec 35 % des couples en incubation et 65 % en élevage (sur 391 nids visités). Les premiers envols ayant eu lieu vers la fin du mois de janvier, on peut estimer, considérant une incubation de 55 jours et une période d'élevage de 95 jours (Nelson 1978), que les premières pontes ont dû avoir lieu vers la fin du mois d'août 2004, avec un pic de ponte vraisemblablement en octobre. En mars 2005, la population était beaucoup moins dense, avec moins de poussins et surtout moins d'adultes en incubation. Ainsi 6,8 % des nids avaient des petits poussins (n = 200), et seulement deux nids avec œufs ont été trouvés sur toute l'île. La plupart des poussins étaient en mue du premier plumage, avec un total de 10 375 poussins. Ceci suggère donc une fin de saison de reproduction entre mars et mai 2005.
Le dénombrement complet donne un total de 18 391 à 21 461 nids avec reproducteurs, avec une densité de 0,035 ± 0,010 nids/m² (n = 11 échantillons circulaires de 1 000 m² choisis dans plusieurs colonies). Ce dénombrement de près de 20 000 nids actifs est un minimum car il n'inclut pas les couples qui ont échoué. On peut donc estimer le nombre de couples reproducteurs de Clipperton à au moins 40 000. Les fous étant des espèces longévives, nous pouvons estimer la fraction non reproductrice de la population à 40 000 individus (selon le ratio habituel immatures/adultes). Le comptage réalisé par Pitman en novembre 2003 donnait environ 120 000 individus pour la population totale.

Le fou de Grant ou fou de Nazca (*Sula granti* Rothschild, 1902) est une forme du fou masqué décrite récemment comme une espèce à part entière (Pitman & Jehl 1998). Elle est présente en petit nombre à Clipperton (10-15 couples reproducteurs, aux mêmes stades que les fous masqués)



Figure 394 : fou de Grant sur son nid au bord de la cocoteraie.
Nazca booby on its nest near the Grove.

principalement près de la cocoteraie (Fig. 394). Deux couples mixtes (fou masqué avec fou de Grant) ont été observés.

Le fou brun (*Sula leucogaster* Boddaert, 1783), qui appartient à la sous-espèce *S. l. websteri*, constitue la seconde espèce la plus abondante sur Clipperton (Fig. 395). En janvier et en mars aucun nid avec œuf ou poussin n'a été trouvé. Pour l'essentiel, les oiseaux étaient des individus non reproducteurs, des couples en parade, ainsi que des juvéniles, certains d'entre eux étant encore nourris par leurs parents. Cette observation indique que la reproduction des fous bruns n'est pas continue sur l'île comme cela était supposé, du moins pour l'année 2005. La présence de juvéniles encore nourris prouve que la ponte avait eu lieu entre avril et août 2004. Les colonies (indiquées par la présence des juvéniles encore nourris et de nids en construction) sont de petite taille, quelques centaines de nids sont dispersés tout autour de l'île, principalement dans des blocs de rochers, aux abords de la cocoteraie où l'espèce niche au sol, et également sur le "rocher".



Figure 395 : couple de fous bruns, le mâle au premier plan avec sa tête blanche est caractéristique de la sous-espèce *leucogaster websteri* présente à Clipperton.
Pair of brown boobies, the male in the forground showing the characteristic white head of the subspecies leucogaster websteri *present on Clipperton.*



Figure 396 : forme blanche du fou à pieds rouges sur son nid au sol dans la cocoteraie.
White form of Red-footed booby on its nest on the ground in the Grove.

Au final, 6 736 individus adultes ont été dénombrés en janvier, ainsi que 969 juvéniles. Fin mars l'activité pré-reproductrice apparaissait en augmentation. L'essentiel des oiseaux vus sur les colonies étaient des mâles célibataires (84 %). Seulement 15 % des mâles vus étaient en couples. (n = 100 nids). Cependant les mâles et les femelles montraient une augmentation de masse sensible (13 et 20 % supérieure par rapport à janvier) en rapport probablement avec la préparation de la reproduction

Fous à pieds rouges (*Sula sula* Linné, 1766) : sur Clippeton ces fous appartiennent plutôt au morphe sombre. En janvier, sur 60 individus (30 couples) 82 % étaient de morphe sombre, 18 % de morphe blanc. En mars, un comptage de 171 oiseaux montrait que 9 % de la population reproductrice appartenait au morphe blanc. Ces fous nichent essentiellement dans la cocoteraie (Fig. 396), avec deux nids observés près de cocotiers isolés. Les nids sont installés à des hauteurs très variables, proches du sol ou à la cime des cocotiers. En janvier 172 couples (86 nids) étaient en reproduction, dont 33 % des nids avec un œuf et 67 % avec un poussin. En mars 124 nids étaient actifs. En janvier un individu de morphe blanc bagué comme poussin à Johnston Atoll, au sud de Hawaii, à 3 000 km de Clipperton a été capturé comme non reproducteur dans la colonie.

Le paille en queue à brin rouge (*Phaethon rubricauda* Boddaert, 1783) est rare sur Clipperton où il niche uniquement sur le "rocher". En janvier, seulement trois nids actifs ont été trouvés, un avec œufs, deux avec poussins. En mars aucun nid actif n'a été trouvé, mais des individus étaient présents en vol tout autour du "rocher".

Puffin du Pacifique (*Puffinus pacificus* Gmelin, 1783) : une petite colonie avec cinq terriers a été découverte en mars sur la côte ouest, sur un banc de sable. Deux couples ont été observés de jour. Pour un couple qui a été capturé, un individu appartenait au morphe blanc, un au morphe sombre de l'espèce. Il n'y a pour le moment aucune



Figure 398 : tête du Noddi brun.
Brown Noddi's head.



Figure 397 : sternes fuligineuses s'installant sur l'île aux Sternes.
Sooty terns settling on Sternes Island.

preuve de reproduction sur Clipperton, mais cette observation suggère que celle-ci est vraisemblable, probablement en été. La rareté des substrats meubles permettant l'installation de terriers favorable est un facteur limitant pour cette espèce.

Les sternes fuligineuses (*Sterna fuscata* Linné, 1766) ne se reproduisaient pas pendant notre séjour, mais elles étaient présentes chaque soir, revenant et réalisant des parades nuptiales aériennes, à la tombée de la nuit et quittant l'île avant le lever du soleil. Fin janvier un groupe de 2 000 individus s'est installé pour quelques jours sur l'île aux Sternes (Fig. 397). En mars 1 000 oiseaux étaient présents sur l'île. La reproduction a lieu en été (Stager 1964), mais deux pontes ont été observées fin mars sur l'île aux Sternes, dont une a été détruite rapidement par les rats.

Le noddi noir (*Anous minutus* Boie, 1844) et le noddi brun (*A. stolidus* Linné, 1758) (Fig. 398) étaient présents sur Clipperton. Si cette dernière espèce n'a pas été trouvée reproductrice, quelques noddis noirs nourrissaient encore des grands poussins en janvier. Les noddis partent en mer au matin et reviennent à terre de nuit, en particulier dans la cocoteraie et sur le "rocher". En mars les noddis bruns étaient plus nombreux, en particulier sur l'île aux Sternes avec un maximum de 400 individus le 24 mars. Ils se reproduisent en été (Stager 1964).

La sterne gygis (*Gygis alba* Wagler, 1832) est rare sur Clipperton : un seul oiseau a été observé en janvier, six en mars, dont deux couples formés, paradant en hauteur sur les cocotiers. Stager (1964) avait trouvé 25 couples reproducteurs en été 1958.

Au total, 25 espèces visiteuses ont été observées pendant notre séjour (Tab. LXIV). Les plus visibles et abondantes avaient formé un groupe multi-spécifique de canards et d'oies qui fréquentaient l'île

Egg. Les oiseaux se nourrissaient activement dans le lagon autour de l'îlot. Leurs survols fréquents du lagon témoignaient de leur bonne condition physique. Aucun cadavre d'anatidé ne fut trouvé durant notre séjour. Trois espèces de hérons (Fig. 399) étaient observées régulièrement tout autour de l'atoll, pêchant sur les bords du lagon. La très faible biomasse en poissons présente n'offre pas des conditions favorables aux ardéidés qui visitent Clipperton. Plusieurs espèces de limicoles ont été observées également, ainsi que deux espèces de rapaces, dont un balbuzard pêchant un gros poisson dans le lagon. Les mouettes atricilles étaient régulièrement présentes sur l'île.



Figure 399 : grand héron.
Great blue heron.

Écologie alimentaire des fous de Clipperton

Régime alimentaire

Nous avons pu étudier le régime alimentaire des fous masqués et des fous bruns en janvier (Tab. LXVI). Bien que les deux espèces s'alimentent du même type de proies (faune épipélagique du large), leur régime n'est pas le même. Ainsi le fou masqué consomme quasi exclusivement des poissons dont une grande majorité de poissons volants (Fig. 400) ainsi que des Hémiramphidae (une famille très proche des poissons volants), respectivement plus de 60 % et 27 % du régime en biomasse reconstituée. Notons que des daurades coryphènes juvéniles étaient aussi capturées (6 % en biomasse). Les calmars étaient très rarement présents dans le régime de cette espèce en janvier. Le fou brun en revanche consomme 36 % de calmars et 64 % de poissons (surtout des poissons volants). Les fous bruns consomment par ailleurs des proies plus petites et rapportent un bol alimentaire toujours plus léger que les fous masqués.

Zones d'alimentation

Comme le montre la figure 401, les fous masqués ne semblent pas privilégier une zone océanique particulière lorsqu'ils partent s'alimenter en mer. Au contraire, leurs trajets alimentaires rayonnent autour de Clipperton jusqu'à une distance maximale moyenne de 100 km. Ces trajets en mer sont de durée très variable, de 2 à 12 heures en général chez les fous masqués (moyenne 8,9 heures), plus longs chez les fous à pieds rouges (moyenne des absences du nid : 33,5 heures), avec typiquement un départ en mer à l'aube et un retour au coucher du soleil. Cependant, chez ces deux espèces, il peut y avoir des trajets beaucoup plus longs incluant une partie de nuit pour une distance maximale de 280 km.

Tableau LXVI : régime alimentaire des fous bruns et des fous masqués de Clipperton en janvier 2005.
Diet of brown and masked boobies in January 2005.

	Fous bruns	Fous masqués
Masse moyenne des contenus stomacaux (g)	139 ± 66	213 ± 92
Nb moyen de proies par contenu	7,5 ± 6,2	6.9 ± 3.9
% poissons (% du poids frais)	95,5 %	99,8 %
% calmars (% du poids frais)	4,5 %	0,2 %
Familles de proies (% du nombre de proie)		
Ommastrephidae	35,9 %	2,7 %
Coryphaenidae	1,4 %	5,9 %
Exocetidae	49,3 %	60,6 %
Hemiramphidae	9,9 %	26,7 %
Autres	3,5 %	4,1 %



Figure 400 : poussin de fou masqué tentant d'avaler un grand poisson volant que son parent vient de rapporter de la mer.
A large masked booby chick try to swallow a large flying fish delivered by its parent returning from the sea.

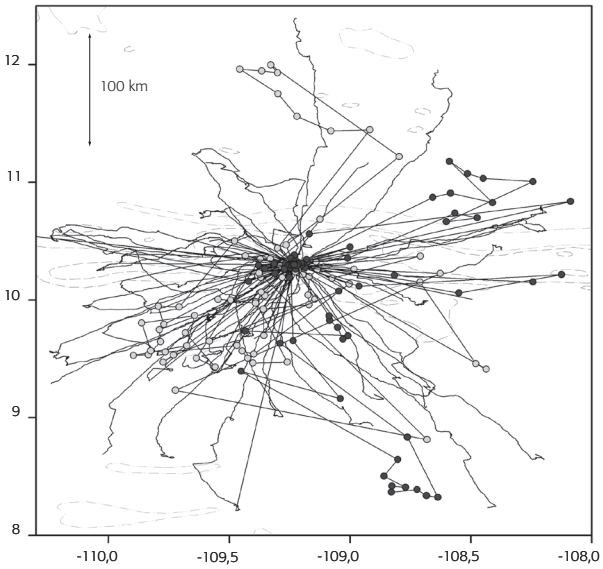


Figure 401 : trajets des fous masqués élevant un poussin suivis par GPS (traits pleins continus) et de ceux incubant un œuf suivis par balise Argos (traits avec points noirs et gris) en janvier 2005.
Foraging trips of masked boobies rearing chicks tracked with GPS (continuous lines) and incubating eggs, tracked with Argos transmitters (lines with black or grey dots).

Ainsi, si on considère pour le fou masqué un rayon de prospection maximal de 280 km tout autour de Clipperton, la surface potentielle de recherche alimentaire est de $\P \times 280^2 = 246\,000\ km^2$. Nous n'avons pas pu réaliser de suivi télémétrique de fous bruns car ils n'étaient pas en reproduction et les oiseaux équipés n'étant pas attaché à un nid, risquaient de déserter l'île. Les durées d'absence notées en mars pour ces oiseaux qui construisaient leur nid étaient en moyenne de 12 heures pour les mâles et de 24 heures pour les femelles. La durée d'absence plus longue de ces dernières pourrait correspondre au début de l'acquisition de réserves pour la ponte. Les données bibliographiques existantes (Gilardi 1992) suggèrent que le rayon de prospection de cette espèce durant l'élevage est probablement égal ou inférieur aux deux précédentes.

••• Changements saisonniers

En fin de saison d'élevage (mars), les fous masqués ont considérablement augmenté leur effort alimentaire. Ainsi la durée des trajets atteignait en moyenne 2,5 jours. Seulement 30 % revenaient nourrir leur jeune le soir suivant leur équipement à l'aurore et certains oiseaux sont restés jusqu'à neuf jours avant de revenir nourrir leur poussin. Les trajets complets de ces oiseaux n'ont pu être déterminés pour des raisons techniques (mémoire des GPS saturée). Il est douteux que ces oiseaux soient revenus à la colonie ou à ses abords pendant ces longues absences en raison de l'effort de contrôle. Des difficultés marquées à trouver les proies (aussi bien pour les oiseaux élevant un petit ou un gros poussin) sont certainement la cause de cet effort alimentaire accru. Les oiseaux suivis avec succès pendant deux jours et demi sont allés au maximum à 170 km mais nous ignorons si les autres oiseaux partis une semaine ont été beaucoup plus loin. À cette période, les fous semblaient réussir à maintenir leur masse corporelle (même poids pour les mâles et les femelles qu'en janvier) mais en partant plus longtemps en mer et en rapportant généralement moins (30 % en moyenne). Les femelles nourrissaient plus fréquemment que les mâles (55 % des nourrissages). Les ressources alimentaires présentaient une bien plus grande imprévisibilité. Ainsi la fréquence des retours des reproducteurs sur les colonies fluctuait considérablement. Des retours massifs étaient observés certains soirs suivis de longues périodes de désertion.
En fin de reproduction, les fous masqués de Clipperton apparaissent devoir faire face à un stress alimentaire parfois très important pour certains poussins. En effet, nous avons pu estimer que 4 %



Figure 402 : immature de fou masqué avec une malformation de l'aile.
Immature masked booby with a malformation of the wings.

des poussins en fin d'élevage présentaient des malformations irréversibles au niveau des os des ailes, les condamnant à terme malgré les soins alimentaires prolongés de certains parents (Fig. 402). De telles malformations pourraient être issues de carences en certains nutriments (calcium ?) à un stade critique du développement.

Importance trophique des fous de Clipperton

Nous pouvons estimer que la communauté des fous de Clipperton (125 500 individus toutes espèces confondues) exploite une surface totale de 246 000 km² soit 0,5 fou/km². Clipperton est probablement l'endroit de la planète où la densité de fous en mer est la plus importante, suggérant une très forte disponibilité en proies pour ces prédateurs.

La zone d'alimentation des fous de Clipperton chevauche très nettement la pêcherie au thon en activité (Fig. 403). Le prélèvement total estimé pour les fous masqués est de 69 tonnes de poissons capturés chaque jour (Weimerskirch *et al.* 2008). Si l'on ajoute les fous bruns et les autres espèces d'oiseaux marins reproducteurs, le prélèvement journalier atteint environ 80 tonnes par jour, soit 29 200 tonnes par an. Le prélèvement total de la pêcherie dans la zone de prospection des fous de Clipperton est de 21 600 tonnes de thons, principalement du thon albacore (IATTC 2007) L'impact actuel des pêcheries sur les prédateurs des proies de ces oiseaux marins est donc considérable.

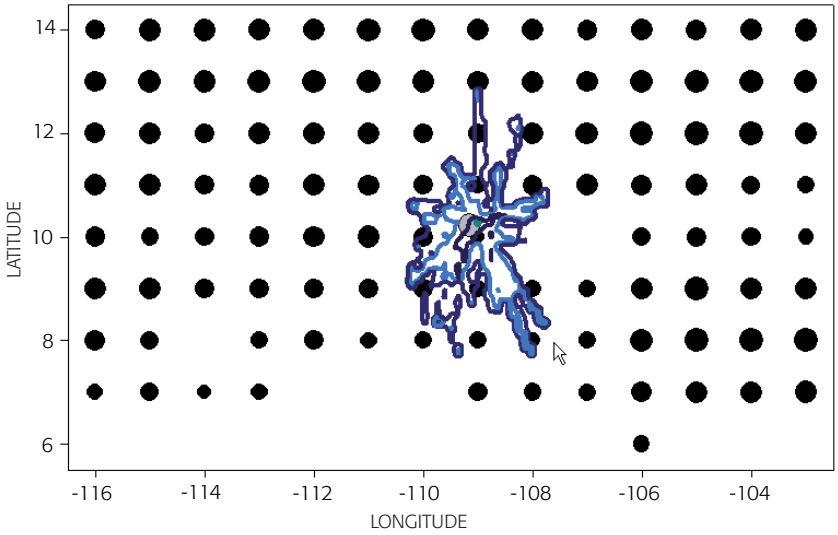


Figure 403 : carte du secteur de Clipperton (position de l'île en gris) avec les efforts de pêche à la senne en 2005 par 1° latitude × 1° longitude (ronds noirs, la taille du rond est proportionnelle à l'effort de pêche) superposés sur la carte des densités des localisations de fous masqués.

Map of the Clipperton area (location of island represented with grey dot) showing the fishing effort of the tuna purseine fishery in 2005 by squares of 1° latitude × 1° longitude (the size of circles is proportional to the fishing effort) overlaid with density plot of masked boobies locations.

DISCUSSION

Visiteurs

Étant située à 1 280 km du continent américain, il peut paraître surprenant qu'autant de visiteurs soient observés sur Clipperton, durant une période aussi courte (voir aussi Howell *et al.* 1993). Mis à part les chevaliers solitaires qui migrent régulièrement au-dessus de la mer de l'Amérique du Nord jusqu'à Hawaï et le Sud de l'Océanie (Gill *et al.* 2002), la plupart des espèces observées sont des oiseaux déplacés de leur route migratoire le long de la côte d'Amérique centrale. En tant qu'atoll, Clipperton est exceptionnel par la présence d'un lagon fermé avec de l'eau saumâtre où se développent des algues et autres sources de nourritures pour plusieurs espèces comme les foulques ou les anatidés. La disparition des foulques dans les années 1980, et leur réapparition ces dernières années (Pitman 1996), montre que les conditions du lagon sont probablement limitantes certaines années pour ces oiseaux. De plus le passage de cyclones sur Clipperton peut se traduire par le recouvrement des terres émergées qui dans ce cas entraine probablement la disparition des espèces terrestres. Toutefois le nombre de visites montre que cet afflux régulier de visiteurs permettrait une colonisation si les conditions étaient favorables pour certaines espèces.

Oiseaux marins

En raison de son isolement dans le Pacifique oriental, Clipperton est un important site de reproduction pour les oiseaux marins. Les eaux environnantes ont une production relativement élevée par rapport au reste du Pacifique oriental et il n'est pas surprenant que la population de fous soit considérable (Ballance *et al.* 1997). Celle de fous masqués est en effet la plus importante au monde (Pitman *et al.* sous presse) et le prélèvement en biomasse sur les ressources est conséquent. Les fous, comme les autres espèces (sternes fuligineuses), sont associés aux prédateurs de sub-surface comme les thons et les dauphins qui poussent à la surface leurs proies, notamment les poissons volants (Au & Pitman 1986 ; Ballance & Pitman 1999). Les eaux environnantes sont exploitées par la pêche à la senne au thon jaune (*Thunnus albacares*) qui s'effectue principalement entre janvier et mars (IATTC 2007), quand les fous élèvent leurs poussins. La saisonnalité de la reproduction chez le fou masqué de Clipperton est probablement liée à l'augmentation de productivité marine dans le secteur en janvier-mars (Weimerskirch *et al.* 2008). Les fous masqués et les fous à pieds rouges sont les seuls à se reproduire en hiver pendant ce pic de production et quand les thons sont abondants autour

de l'île. Cette phénologie de la reproduction s'est vraisemblablement mise en place en raison de la dépendance de ces espèces à la présence des thons pour se nourrir.
La taille de la population de fous masqués a considérablement changé depuis la découverte de l'île. Ainsi, des milliers d'oiseaux étaient présents pendant l'exploitation du phosphate (Beck 1907). La population a failli disparaître après l'introduction des cochons pour atteindre un minimum de 150 individus en 1958 (Stager 1964). L'éradication des cochons a permis une reconstitution spectaculaire des effectifs pour atteindre 11 2000 individus en 2006 (Pitman *et al*. sous presse). Nous manquons d'informations sur l'évolution démographique des autres espèces d'oiseaux marins. Curieusement Taxit & Erhardt (1981) estiment la population de fous bruns à 25 500 individus en 1980, chiffre très supérieur a notre dénombrement. Il est cependant clair que les fous bruns ont également reconstitué leurs effectifs après l'éradication des cochons. Le nombre de frégates du Pacifique présentes a également augmenté très notablement, passant de 250 individus en 1958 à 1 350 en 2005. Les observations de reproduction en 2005 pourraient être les prémices d'une colonisation par l'espèce.

Conservation

Par son isolement, Clipperton semble au premier abord à l'abri des activités humaines. Malheureusement il n'en est rien et deux menaces majeures mettent en danger les populations d'oiseaux de l'atoll.

Les rats

L'introduction de mammifères est bien connue pour être extrêmement négative pour les populations d'oiseaux sur les îles (voir chapitre "Les vertébrés de Clipperton soumis à un siècle et demi de bouleversements écologiques"). Dans les îles, les oiseaux marins ont souvent pu évoluer comme les autres espèces en l'absence de prédateurs terrestres. L'introduction puis l'éradication des cochons constitue un cas d'école pour la conservation des écosystèmes insulaires. Réalisée par une seule personne (K. Stager), l'éradication a évité la disparition pure et simple des fous masqués de l'île ce qui a permis la reconstitution spectaculaire des effectifs. Cet exemple montre que les programmes d'éradication doivent être mis en place le plus rapidement possible quand l'introduction d'espèces invasives nuisibles est constatée.
Les rats (*Rattus rattus*) ont été introduits récemment sur Clipperton, probablement à la fin des années 1990. Encore absents en 1987 et probablement en 1998-1999, un individu a été observé en 2000 et ils étaient présents partout sur l'île en 2003 (Pitman comm. pers.) et 2005. Les rats constituent une menace majeure pour les petites espèces d'oiseaux de mer, ou celles laissant leurs jeunes seuls au nid très tôt comme les pétrels (puffins), les noddis, les pailles en queue ou les sternes fuligineuses. La présence de rats devrait entrainer la disparition rapide de toutes ces espèces sur Clipperton et appauvrir considérablement l'avifaune. Nous n'avons pas observé d'impact direct des rats sur les fous pendant notre présence, mais la situation pourrait évoluer. Il est donc regrettable que ceux-ci n'aient pu être éradiqués pendant la mission. Leur élimination sur Clipperton doit être une priorité dans l'avenir, c'est d'une urgence majeure si l'on ne veut pas voir disparaître de l'île certaines espèces.

Impact de la pêcherie aux thons

La présence d'une grosse pêcherie aux thons autour de l'île est une seconde menace pour l'avifaune de Clipperton. L'impact de cette pêcherie se manifeste d'abord en termes de risques accrus d'autres espèces invasives (souris) mais aussi au niveau d'un fort dérangement. En effet, les senneurs viennent se mettre à l'abri de l'île par mauvais temps (jusqu'à sept grands senneurs sous le vent de l'île en janvier 2007) et l'équipage en profite pour pêcher autour de l'île et débarquer à terre (en bateau ou en hélicoptère). Des atterrissages ont été constatés au milieu de colonies de fous. Une seconde menace concerne les risques de surexploitation des ressources autour de Clipperton et surtout de réduction des bancs de thons. La pêcherie a atteint récemment des captures record dans ce secteur du Pacifique (IATTC 2007) et les risques de surexploitation sont sérieux. La disparition ou la raréfaction des thons autour de l'île aurait un impact catastrophique sur les fous, puisqu'ils dépendent obligatoirement de leur association avec ces grands prédateurs pour se nourrir (Au & Pitman 1986). De plus une mortalité directe a été observée lors de visites de bateaux de pêche sportive, les fous bruns et les fous à pieds rouges étant capturés aux hameçons en tentant de prendre les appâts.
L'île de Clipperton n'a malheureusement pas de statut juridique malgré la présence d'une communauté avienne si originale et dont les effectifs ont une importance très significative au niveau mondial. L'isolement de cette île française et son éloignement de la Polynésie française dont elle dépend juridiquement, ne permettent pas un contrôle des eaux territoriales et de la zone économique exclusive (ZEE, 425 000 km^2) par la Marine nationale.
Il est ainsi devenu urgent que des mesures efficaces soient prises pour d'une part éradiquer les rats de l'île, et d'autre part mieux protéger l'île des débarquements non autorisés. Il est également indispensable de réduire l'impact de la pêche dans la ZEE avant l'effondrement des stocks de thons. L'éradication des rats est un objectif réalisable à peu de frais et doit être une priorité absolue. Le contrôle de la ZEE est beaucoup plus complexe et risque de rester un vœu pieux.
Éden perdu du Pacifique, Clipperton est un site ornithologique unique et il serait très regrettable qu'il perde ses richesses à brève échéance. La France a le devoir d'en assurer la pérennité et de faire de cet atoll un modèle exemplaire de gestion des ressources et de la protection de la biodiversité.

Bibliographie

ASHMOLE N.-P. 1971. – Seabird ecology and the marine environment. *Avian Biology* 1 : 223-286

AU D.-W.-K. & PITMAN R.-L. 1986. – Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. *Condor* 88: 304-317.

BALLANCE L.-T. & PITMAN R.-L. 1999. – Foraging ecology of tropical seabirds, *in* ADAMS N.-J. & SLOTOW R.-H. (Eds), *Proccedings of the 22th International ornithological Congress, Durban, Johanesburg, Birdlige South Africa* : 2057-2071.

BALLANCE L.-T., PITMAN R.-L. & REILLY S.-B. 1997. – Seabird community structure along a productivity gradient: Importance of competition and energetic constraint. *Ecology* 78 : 1502-1518.

BECK R.-H. 1907. – Notes from Clipperton and Cocos Islands. *Condor* 9 : 109-110.

EHRHARDT J.-P. 1971. – Census of the birds of Clipperton Island. *Condor* 73 : 476-480.

GIFFORD E.-W. 1913. – Expedition of the California Academy of Sciences to the Galápagos Islands, 1905-1906. VIII. The birds of the Galápagos Islands, with observations on the birds of Cocos and Clipperton islands (Columbiformes to Pelecaniformes). *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 4th Series 2 : 1-132.

GILARDI J.-D. 1992. – Sex-specific foraging distributions of brown boobies in the eastern tropical Pacific. *Colonial Waterbirds* 15 : 148-151.

GILL R.-E., MCCAFFERY B.-J. & TOMKOVICH P.-S. 2002. – Wandering Tattler (*Heteroscelus incanus*), *in* POOLE A. & GILL F. (Eds), *The Birds of North America*, Nº 201-202. Academy of Natural Sciences, Philadelphia ; American Ornithologists' Union, Washington D. C. : 642-648.

HOWELL S.-N.-G., PYLE P., SPEAR L.-B. & PITMAN R.-L. 1993. – North American migrant birds on Clipperton Atoll. *Western Birds* 24 : 73-80.

IATTC 2007. – *Annual Report of the Inter- American Tropical Tuna Commission 2005*. IATTC La Jolla, California, 152 p.

KING W.-B. 1985. – Island birds: will the future repeat the past?, *in* MOORS P.-J. (Ed.), *Conservation of Island Birds.* International Council for Bird Preservation, Cambridge : 3-15. (Technical Publication ; 3).

LE CORRE M., CHEREL Y., LAGARDE F., LORMÉE H. & JOUVENTIN P. 2003. – Seasonal and inter-annual variation in the feeding ecology of a tropical oceanic seabird, the red-tailed tropicbird *Phaethon rubricauda*. *Marine Ecology Progress Series* 255 : 289-301.

MORRELL B. 1832. – *A Narrative of four voyages to the South sea, North and South, Pacific ocean, Chinese sea, Ethiopic and Southern Atlantic ocean, Indian and Antarctic ocean from the year 1822 to 1831*. J. & J. Harper, New York, 492 p.

NELSON J.-B. 1978. – *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford University Press, Oxford, 1012 p.

PITMAN R.-L. 1996. – Almost atoll. *Natural History Magazine* 105 : 60-64.

PITMAN R.-L. & JEHL JR J.-R. 1998. – Geographic variation and reassessment of species limits in "masked" boobies of the eastern Pacific. *Wilson Journal of Ornithology* 110 : 155-170.

PITMAN R.-L., BALLANCE L.-T. & FLUTY J. sous presse. – The masked boobies (Sula dactylatra) of Clipperton Island: recovery and status of the world's largest population. *The Auk*.

SNODGRASS R.-E. & HELLER E. 1902. – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. XI. The Birds of Clipperton and Cocos Islands. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 4 : 501-520.

STAGER K.-E. 1964. – The birds of Clipperton Island, eastern Pacific. *Condor* 66 : 357-371.

TAXIT R. & EHRHARDT J.-P. 1981. – Précarité de l'écosystème lagunaire de Clipperton. *Revue internationale d'Océanographie médicale* 63-64 : 49-63.

WEIMERSKIRCH H., LE CORRE M., JACQUEMET S., POTIER M. & MARSAC F. 2004. – Foraging strategy of a top predator in tropical waters: great frigatebirds in the Mozambique Channel. *Marine Ecology Progress Series* 275 : 297-308.

WEIMERSKIRCH H., LE CORRE M., ROPERT-COUDERT Y., KATO A. & MARSAC F. 2005. – *The three dimensional flight of red-footed boobies: adaptations to foraging in a tropical environment. Proceedings of the Royal Society London* B, 272 : 53-60.

WEIMERSKIRCH H., LE CORRE M. & BOST C.-A. 2008. – Foraging strategy of masked boobies from the largest colony in the world: relation with environmental conditions and fisheries ? *Marine Ecology Progress Serie* 362 : 291-302.

in Charpy L. (coord.) 2009. – *Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille. (Patrimoines naturels ; 68).

Les vertébrés

de Clipperton soumis à un siècle et demi de boulversements écologiques*

Olivier Lorvelec & Michel Pascal

Résumé

Ce travail est une synthèse des connaissances relatives aux vertébrés qui se sont reproduits sur la partie terrestre de Clipperton (10°17'N, 109°12'W). Aucune information ne permet d'affirmer que des poissons se seraient reproduits et maintenus durablement dans le lagon, depuis son isolement de l'océan entre 1839 et 1858. En revanche, 20 espèces de vertébrés susceptibles de se reproduire à terre (trois reptiles, 12 oiseaux et cinq mammifères) ont été signalées entre 1825, date du premier débarquement humain documenté, et 2004. L'effectif de certaines populations a fortement évolué au cours du XX^{e} siècle, notamment du fait de l'anthropisation du site qui a débuté dès la fin du XIX^{e} siècle. Pour trois espèces autochtones, une tortue marine et deux pinnipèdes, l'unique signalement remonte à 1825. Les 10 autres espèces autochtones sont un scinque, *Emoia cyanura*, et neuf oiseaux marins dont *Sula dactylatra* et *S. leucogaster* qui constituent une gigantesque colonie mixte de reproduction. Sept espèces ont réalisé une invasion biologique sur Clipperton. Deux d'entre elles sont des oiseaux d'eau douce, *Fulica americana* et *Gallinula chloropus*, qui ont colonisé le lagon après son isolement. La troisième est un oiseau marin, *Sula sula*, dont la reproduction n'a été possible qu'après l'introduction puis le développement des cocotiers au XX^{e} siècle. Les quatre dernières espèces ont été introduites non intentionnellement par l'homme. Il s'agit d'un gecko, *Gehyra mutilata*, probablement transporté du Mexique avant 1958 ; d'une souris, *Mus musculus*, dont l'unique signalement date de 1958 ; d'un ongulé, *Sus scrofa*, introduit en 1897 et éradiqué en 1958 ; et d'un rat, *Rattus rattus*, dont l'introduction semble remonter à 1998 ou 1999. Les impacts de l'introduction puis de l'éradication du porc sur le fonctionnement de l'écosystème terrestre sont discutés. Les impacts avérés et potentiels du rat noir et les mesures de gestion à prendre à son égard le sont également. Il ressort de cette discussion que l'éradication rapide du rongeur constituerait la mesure environnementale la plus utile pour préserver l'intégrité de cet écosystème insulaire.

Abstract

Vertebrates of Clipperton Island after one and a half centuries of ecological disruptions.– Clipperton Island (10°17'N, 109°12'W), a French possession some 1 000 km off the Mexico coast, between the tip of Baja California and the Equator, is the only atoll of the North-East Pacific. Sometime between 1839 and 1858, a hurricane isolated its lagoon from the ocean, and the lagoon became a brackish ecosystem. In spite of its geographic isolation, human activities have greatly altered this insular ecosystem since the 1890s. Among disruptions induced by humans were introductions of alien species. This work aims to synthesize knowledge of the terrestrial and freshwater vertebrate communities collected between 1825, the year of the first documented human landing, and 2004. This synthesis helps to understand the evolution of the populations of these communities and allows an estimate of how many introduced species are present. This survey is restricted to species that reproduce locally. Though no fish was recorded as spawning in the lagoon, breeding by 20 vertebrates (three reptiles, 12 birds and five mammals) is assumed or recorded from the terrestrial part of Clipperton. A single record from 1825 mentioned the presence of three autochthonous species, a marine turtle and two pinnipeds, but these have not been reported since then. The 10 other autochthonous species are a skink, *Emoia cyanura*, and nine seabirds. Among these seabirds are *Sula dactylatra* and *S. leucogaster*, which currently constitute a gigantic mixed breeding colony. Seven species have invaded Clipperton. *Fulica americana* and *Gallinula chloropus* are freshwater birds that colonized the lagoon after its isolation. The first year of record was 1901 for the former species and 1986 for the latter. The first observation of a seabird, *Sula sula*, was recorded in 1958. This species now breeds on the island, owing to the introduction of coconut palms during the 1890s. Humans introduced the remaining four species inadvertently. These are a gecko, *Gehyra mutilata*, which was probably transported

*Cet article, soumis en mai 2005 à la Revue d'Écologie (*La Terre et la Vie*), a été publié en avril 2006 (61 : 135-158). Il est reproduit ici avec l'aimable autorisation des éditeurs de la revue. Les modifications apportées concernent : (1) des précisions issues de Boulenger (1887), Cope (1887) et Dugés (1884) sur la répartition mexicaine du gecko *Gehyra mutilata*, (2) l'utilisation de la troisième édition (2005) de Wilson & Reeder en remplacement de la deuxième édition (1993) pour la systématique des pinnipèdes, (3) l'ajout de Pascal *et al.* (2006) au sujet de la définition et de la gestion des invasions biologiques, (4) l'ajout de Cucchi *et al.* (2006) concernant les mammifères endémiques de Méditerranée, et (5) l'ajout de Pitman *et al.* (2006) à propos de la colonie mixte de fous et de l'impact des rats sur l'écosystème.

from Mexico before 1958; a mouse, *Mus musculus*, which was recorded just once in 1958 and is now absent; an ungulate, *Sus scrofa*, which was introduced in 1897 and eradicated in 1958; and a rat, *Rattus rattus*, which was probably introduced in 1998 or 1999. Shipwrecks are the probable cause of the arrival of at least the latter two species. Impacts on ecosystem function caused by the introduction and eradication of *S. scrofa* are discussed. Potential or demonstrated impacts of *R. rattus* are also discussed. The eradication of the rat appears to be the most important step that must be taken to prevent irreversible consequences to this unique ecosystem. Two strategies are proposed for this eradication.

INTRODUCTION

En 1992, la Conférence de Rio sur la biodiversité a attiré l'attention sur l'accélération alarmante des extinctions d'espèces dans le monde. Elle a mis en lumière le rôle majeur de l'activité humaine dans ce processus et tout particulièrement celui joué par les introductions. Ces dernières sont désormais considérées comme la deuxième cause de perte de biodiversité, après la destruction et la fragmentation des habitats (Diamond 1989 ; Vitousek et *al.* 1997 ; Alonso *et al.* 2001). Leur impact global a été situé au même niveau que celui du changement climatique (Mooney & Cleland 2001).

De nombreux auteurs dont Moors & Atkinson (1984) ou Lever (1994) ont montré que les espèces insulaires se révèlent particulièrement sensibles aux introductions. De 1600 à nos jours, les extinctions en milieu insulaire ont représenté 93 % des 30 espèces ou sous-espèces éteintes d'amphibiens et de reptiles documentées par Honegger (1981). Elles ont également constitué 93 % des 176 espèces ou sous-espèces d'oiseaux éteintes (King 1985) et 81 % des 80 espèces éteintes de mammifères (depuis 1500 et hors espèces marines : Ceballos & Brown 1995). Or, à titre d'exemple, la moitié des extinctions d'oiseaux intervenues en milieu insulaire depuis 1600 ont été causées par des espèces introduites (Diamond 1989). Parmi les vertébrés dont les effets ont été les plus manifestes lors de leur introduction sur les îles, figurent les rongeurs muridés commensaux de l'homme. Outre la souris grise, *Mus musculus*, dont l'impact est réputé moins important, deux espèces de rat ont été transportées par l'homme, de façon non intentionnelle, sur de nombreuses îles du globe. Il s'agit du rat surmulot, *Rattus norvegicus*, et du rat noir, *R. rattus*. D'autres espèces de *Rattus* ont probablement été transportées délibérément, pour des raisons alimentaires, en Micronésie ou en Polynésie (White *et al.* 2000 ; Matisoo-Smith & Robins 2004). Il s'agit du rat du Pacifique, *R. exulans*, et dans une moindre mesure du grand rat épineux, *R. praetor*, et du rat asiatique des maisons, *R. tanezumi*. Selon Atkinson (1985), 82 % des îles du monde ont été colonisées par un ou plusieurs éléments du trio "*exulans – norvegicus – rattus*".

Si les conséquences catastrophiques de certaines introductions récentes sur les îles sont reconnues, les synthèses critiques des informations archéologiques et historiques demeurent peu nombreuses. La contingence historique constitue pourtant un élément indispensable à l'élaboration de stratégies de gestion pour qu'elles s'inscrivent dans la durée (Pascal & Chapuis 2000 ; Courchamp *et al.* 2003 ; Pascal *et al.* 2003, 2005, 2006). Des travaux récents montrent en effet que l'homme a manipulé et introduit des espèces de longue date sur les îles. C'est ainsi que, à l'exception des chiroptères, de deux crocidures endémiques (Vogel *et al.* 2003) et d'une souris endémique (Bonhomme *et al.* 2004 ; Cucchi *et al.* 2006), tous les mammifères terrestres présents aujourd'hui sur les grandes îles méditerranéennes ont été introduits entre le début du Néolithique et nos jours (Vigne 1999). Pendant cette période, les espèces endémiques se sont éteintes, dans une large mesure en raison de ces introductions. De même, en quelques millénaires, les Antilles françaises ont probablement vu le remplacement de leurs mammifères terrestres endémiques (hors chiroptères) par des espèces introduites (Lorvelec *et al.* 2001 ; Pascal *et al.* 2004). Par ailleurs, pendant les cinq derniers siècles, l'homme a été à l'origine du peuplement mammalien d'îles comme la Nouvelle-Zélande (King 1995), la Nouvelle-Calédonie (Gargominy *et al.* 1996), Kerguelen (Pascal 1982, 1983), Crozet et la Nouvelle-Amsterdam (Chapuis 1995) ou encore Cocos (Costa Rica : Montoya & Pascal 2005), îles qui n'hébergeaient pas de mammifères terrestres en dehors de chiroptères pour les deux premières.

L'île Clipperton appartient au domaine public maritime de la France et relève administrativement du haut commissariat de la Polynésie française. Une récente expédition, organisée par J.-L. Étienne, s'y est déroulée entre décembre 2004 et avril 2005. L'un de ses objectifs a été la mise à jour de l'inventaire floristique et faunistique de l'île. Cet inventaire sera utile à un projet, la création d'un observatoire de l'évolution pour l'île et la zone océanique environnante. L'objet de cet article est la synthèse critique des connaissances concernant l'évolution des populations de vertébrés susceptibles de s'être reproduits à terre ou dans le lagon de Clipperton. Il est également d'exposer comment certains événements, d'origine anthropique ou non, ont modifié le fonctionnement écologique de l'île. Nous avons intégré à cette partie historique les observations réalisées lors de notre séjour sur le site entre le 8 décembre 2004 et le 4 janvier 2005. Une attention particulière a été portée aux espèces introduites et à leur impact sur la faune et la flore. Cette synthèse nourrit une réflexion sur la stratégie de gestion à adopter à leur égard.

LE SITE ET UN BREF HISTORIQUE DE SA FRÉQUENTATION PAR L'HOMME

L'île Clipperton est isolée dans le Nord-Est de l'océan Pacifique, à mi-chemin entre la pointe sud de la Basse Californie et l'équateur, par 10° 17' N et 109° 12' W. Les îles Revillagigedo, à environ 950 km au nord, et la côte mexicaine, à un peu plus de 1 000 km au nord-est (Manzanillo), en sont les terres les plus proches. Cet atoll présente un diamètre d'environ 4 km dans l'axe nord-ouest - sud-est et 3 km dans l'axe sud-ouest - nord-est. L'altitude de la couronne récifale ne dépasse pas 4 m mais le "rocher", affleurement de roche volcanique isolé au sud-est, culmine à 29 m. C'est cette particularité qui vaut à l'île d'être souvent qualifiée de "presqu'atoll". La couronne, d'une largeur de 40 à 360 m, couvre une superficie d'environ 170 ha, celle du lagon représentant 720 ha (Jost 2003). Actuellement fermée, elle isole les eaux du lagon de l'océan (Fig. 404).

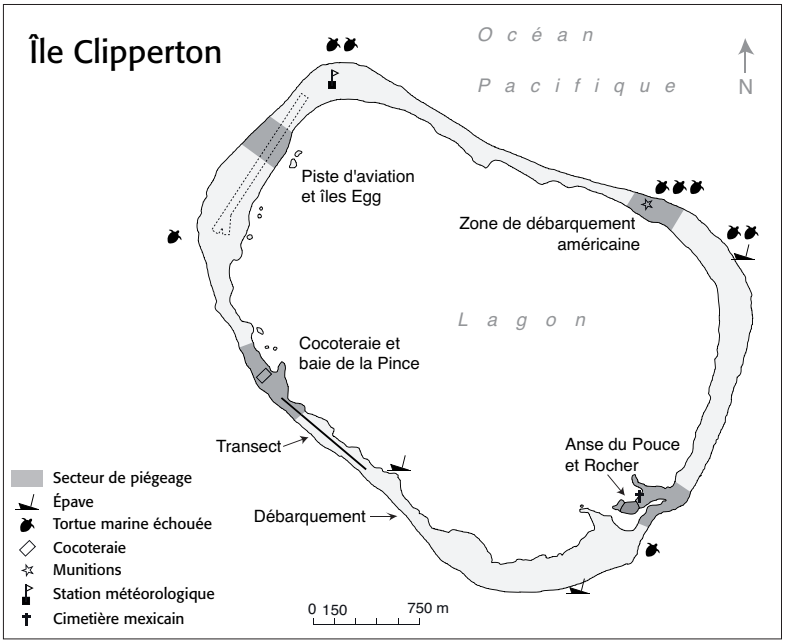


Figure 404 : emplacements du débarquement, des secteurs de piégeage des rongeurs, du transect destiné au dénombrement des scinques et des tortues marines échouées (Clipperton, décembre 2004 et janvier 2005). *Locations of landing, rodent traps, skink line transect, and sea turtle strandings (Clipperton Island, December 2004 and January 2005).*

Une confusion entre les noms "île de la Passion" et "île Clipperton" a régné dans les atlas français et anglais du XIX[e] siècle, avant que le second ne soit largement adopté. Pourtant, le 3 avril 1711, un Vendredi saint, deux vaisseaux français, *la Découverte* et *la Princesse*, ont réalisé l'approche de l'île qui fut, pour cette raison, nommée île de la Passion. Le capitaine du premier, Michel Dubocage, et un passager du second, Prudhomme, ont laissé des relations écrites de leur découverte (Sachet 1960). Il a été avancé que le "rocher" avait été aperçu auparavant par Magellan en 1521 (Nunn 1934), puis par des Espagnols et enfin par le pirate anglais John Clippington, autrement dit Clipperton, en 1705. Quoi qu'il en soit, le premier témoignage d'un débarquement est celui de l'Américain Benjamin Morrell en 1825 et ce n'est qu'à la fin du XIX[e] siècle que l'atoll a été soumis à des épisodes de forte anthropisation. Celle-ci a débuté avec l'extraction de phosphates par une compagnie américaine entre 1893 et 1914. Elle s'est poursuivie avec la présence d'une garnison mexicaine entre 1906 environ et 1917, et celles de militaires américains en 1945 puis français entre 1966 et 1969. Actuellement inhabitée, l'île semble cependant fréquentée de façon intermittente, comme en témoignent des vestiges de campements temporaires. Depuis les observations et collections de John Arundel en 1897 (Sachet 1960), diverses expéditions ont étudié sa flore et sa faune à l'occasion ou en dehors des implantations de longue durée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les informations antérieures à 2004 et relatives aux vertébrés susceptibles de s'être reproduits dans le lagon ou sur la couronne récifale de Clipperton, ont été rassemblées. L'évolution temporelle des effectifs au sein des différentes populations, depuis le premier débarquement humain en 1825, a été retracée dans la limite des données existantes. Les modalités relatives aux disparitions et aux introductions ont été recherchées. Ces données ont été mises en relation avec la fermeture naturelle de la couronne avant 1858 et les modifications induites par l'anthropisation du site après 1893. Nous avons, dans la mesure du possible, tenté de retrouver les documents dont les auteurs ont été les observateurs des faits rapportés. Certains ne nous ont pas été accessibles et nous avons alors privilégié les informations consignées dans les synthèses critiques de M.-H. Sachet. En outre, nous nous sommes efforcés d'élucider des discordances en mettant en cohérence les faits et les dates. Notre récente mission avait pour objectif d'établir un inventaire des populations introduites de vertébrés et des populations autochtones potentiellement sensibles à leur présence. Elle avait également pour objectif d'établir la répartition spatiale et l'abondance de ces dernières, afin de percevoir l'impact de l'éventuelle éradication des espèces introduites. Les méthodes présentées ci-dessous ont été mises en œuvre pour réaliser ces objectifs.

Un maillage de postes de piégeage, de 25 à 30 m de côté, a été disposé afin d'inventorier les rongeurs et

d'en apprécier la répartition et l'abondance. Chaque poste a été équipé d'un piège Manufrance© destiné à la capture des rats et d'un piège INRA© pour la capture des souris, tous deux non vulnérants. Quatre secteurs ont été échantillonnés entre l'estran marin et les rives du lagon (Fig. 404) :

- "Cocoteraie" qui équivaut à la cocoteraie où se trouvait l'ancien camp militaire français et à ses alentours,
- "Piste" qui correspond à la partie centrale de l'ancienne piste d'aviation militaire américaine,
- "Rocher" qui englobe le "rocher" et ses alentours,
- "US" pour l'ancienne zone de débarquement des militaires américains, qui héberge encore un stock important de munitions.

Le premier secteur a été équipé de 100 puis 105 postes de piégeage, les trois autres de 50 postes. Les pièges, pourvus d'un appât constitué de pâte d'arachide, de flocon d'avoine et d'huile de sardine, ont été relevés chaque matin pendant quatre ou cinq jours. L'effort de piégeage a représenté 1 160 relevés de pièges Manufrance et 1 000 relevés de pièges INRA. Quatre milieux ont été distingués :

- "Cocoteraie" qui équivaut à la cocoteraie sur sol pourvu d'humus,
- "Corail" qui englobe les surfaces coralliennes sans végétation, sauf parfois quelques cocotiers isolés ou une végétation basse très réduite,
- "Végétation basse" qui correspond à la zone de végétation basse et dense située près de la cocoteraie en bordure de lagon, notamment au sud de la baie de la Pince (Fig. 404),
- "Rocher" pour le "rocher" proprement dit.

Les pièges situés en bordure de l'estran marin (Mer), en bordure du lagon (Lagon) et entre ces deux lignes de pièges (Intérieur), ont été distingués. L'indice d'abondance retenu a été le pourcentage du nombre de captures de rats, rapporté à la somme constituée par ce nombre et le nombre de pièges déclarés opérationnels. Seuls ont été déclarés opérationnels les pièges armés et toujours pourvus d'appât lors des contrôles. Cet indice a également été appliqué aux crabes terrestres, seule espèce capturée en dehors des rats. Si tous les crabes ont été libérés à leur point de capture, tous les rats ont été sacrifiés par dislocation des vertèbres cervicales, puis autopsiés dans les heures suivantes. Les informations relatives à la morphologie, la reproduction, l'état de certains organes et au parasitisme, ont été collectées. Les mâles de plus de 100 g (appareil digestif enlevé) ont été considérés comme adultes et sexuellement matures, les vésicules séminales de tous les mâles plus légers étant réduites. La taille des vésicules séminales a ensuite permis d'identifier les mâles sexuellement actifs. Les femelles de plus de 75 g ont été considérées comme matures, aucune femelle plus légère ne présentant un signe de reproduction actuelle ou passée (cicatrices placentaires). La présence de corps jaunes, d'embryons ou de lait, a ensuite permis d'identifier les femelles sexuellement actives. La détermination spécifique des rats a été réalisée sur la base des critères morphométriques cités par Cunningham & Moors (1996).

La recherche de geckos a été menée de jour dans les différents milieux de l'île. Elle s'est poursuivie de nuit dans la cocoteraie et ses alentours le 18 décembre (deux personnes entre 22 h et 23 h, heure de Manzanillo) ainsi qu'au "rocher" les 27 (deux personnes entre 23 h et 24 h) et 28 décembre (trois personnes entre 22 h et 23 h). Cette dernière prospection a consisté à recenser tous les individus observés sur les quatre faces externes du "rocher" et sur toute la longueur de la faille principale. La détermination spécifique des geckos a été fondée sur la morphologie des lamelles sous digitales (McCoy 1980 ; Zug 1991 ; Bauer & Sadlier 2000). Les observations de scinques ont été consignées lors des déplacements de jour. Un dénombrement a été réalisé dans la faille principale du "rocher" (sur 25 m² par trois personnes le 16 décembre vers 17 h 30) et deux à l'ancienne station météorologique (Fig. 404, sur 25 m² par deux personnes) le 15 décembre (vers 17 h) et le 2 janvier (vers 10 h 30). Par ailleurs, la densité a été estimée dans le milieu ouvert le plus fréquenté par l'espèce, grâce à des dénombrements réalisés sur un transect d'environ 800 m (Fig. 404). La méthode employée, initialement conçue pour estimer des densités d'oiseaux (Bibby *et al.* 1992), a déjà été appliquée avec succès à des populations de lézards (Hayes & Carter 1999 ; Harlow & Biciloa 2001 ; Lorvelec *et al.* 2004). Elle repose sur la détermination de la fonction de décroissance de la détectabilité selon la distance, pour une espèce dans un milieu donné. Elle nécessite que soient respectées, ce qui semble avoir été le cas ici, les conditions suivantes :

- les animaux situés sur l'axe de progression sont tous détectés et le dénombrement est réalisé jusqu'à l'infini,
- les distances perpendiculaires à l'axe de progression sont estimées avec exactitude,
- les animaux ne sont pas perturbés avant leur détection,
- chaque animal n'est compté qu'une seule fois,
- chaque animal est détecté indépendamment des autres.

Entre le 18 décembre et le 1er janvier, le transect a été parcouru six fois, par temps ensoleillé, à la vitesse moyenne de 1,2 km/h (deux observateurs entre 11 h 15 et 17 h 30). Le parcours total a représenté 4 720 m. La distance perpendiculaire de chaque observation à l'axe de progression a été déterminée à 10 cm près. La densité a été estimée en partant des hypothèses suivantes :

- la probabilité de détecter un individu a été de 100 % sur l'axe de progression et nulle à l'infini,
- la fonction de décroissance de la détectabilité a suivi raisonnablement une loi exponentielle négative.

Selon Bibby *et al.* (1992) la densité à l'hectare peut, dans ce cas, être établie par la relation :
$D = 5((-\log_e(1-(N1/N)))/W)N/L$ (où, tous transects

cumulés, N1 est le nombre d'individus observés en deçà de la bande interne, N le nombre total d'individus observés, W la distance en mètres entre l'axe de progression et le bord de la bande interne, L la longueur parcourue en kilomètres et D la densité à l'hectare). La détermination spécifique des scinques a été fondée sur les caractères méristiques et de coloration cités par Ineich & Zug (1991), permettant de distinguer *Emoia cyanura*, espèce connue de Clipperton, de *E. impar*, espèce potentiellement présente.

Les autres observations ont concerné l'analyse des contenus de nids de rats, les crabes, les oiseaux et les reptiles marins. La recherche de tortues et de serpents marins a été menée à chaque visite des plages et un tour complet de l'estran marin a été consacré à cette activité le 2 janvier (Fig. 404). La détermination spécifique des tortues marines a été fondée sur la morphologie de la tête et de la carapace (Fretey 1986, 1987). À l'intérieur du lagon, les îles Egg ou îles aux œufs, situées à une centaine de mètres du rivage (Fig. 404), ont été visitées le 17 décembre.

INVENTAIRE DES VERTÉBRÉS DU LAGON ET DE LA COURONNE RÉCIFALE

Poissons du lagon

D'après Bourrouilh-Le Jan *et al.* (1985), le lagon aurait cessé de fonctionner comme un écosystème marin il y a 3 000 ans. Cependant, des navigateurs ont rapporté qu'il était encore en contact avec l'océan en 1839 mais clos en 1858. La fermeture de la couronne récifale par un ouragan aurait donc eu lieu entre ces deux dates (Sachet 1960). L'apport de guano est à l'origine de l'eutrophisation du lagon qui a été comparé à "une gigantesque cuve à fermentation avec une population microbienne différente des populations océaniques habituelles…" (Taxit & Ehrhardt 1981). Ses eaux, salées en profondeur, sont presque douces en surface du fait des précipitations (3,6 à 5,3 g/l dans les six premiers mètres pendant l'été 1968 contre 31,1 g/l pour l'eau de mer du platier : Ehrhardt 1976).

Allen & Robertson (1997) ont recensé 115 espèces de poissons entre la surface et soixante mètres de profondeur dans les eaux entourant Clipperton, dont neuf espèces ou sous-espèces endémiques. En comparaison, le peuplement de poissons du lagon apparaît très pauvre. Ehrhardt & Plessis (1972), Ehrhardt (1976) et Niaussat (1978) ont répertorié seulement six espèces observées ponctuellement dans ce milieu et qui sont logiquement des poissons marins également rencontrés dans les eaux environnant l'atoll. Par la suite, Taxit (1981a) a constaté la présence de deux espèces apparemment déjà signalées. Toutes sont des perciformes et l'une d'elles, *Bathygobius arundelii*, de la famille des gobiidés, semble endémique du platier de Clipperton. Décrite par Garman (1899b), elle constitue la première espèce signalée de l'île (Allen & Robertson 1997). Sachet (1962a), citant Ginsburg (1947), la range parmi celles trouvées dans le lagon. Les articles de Garman et de Ginsburg ne renferment cependant pas cette information et l'espèce n'est pas citée de ce milieu en 1967-68 (Ehrhardt 1976) et en 1980 (Taxit 1981a). C'est pourquoi elle est absente du tableau LXVII qui liste les espèces observées dans le lagon avant 2004. Si Allen & Robertson (1997) n'ont observé aucun poisson dans le lagon en avril 1994, nous en avons vu dans l'anse du Pouce (Fig. 404) en décembre 2004, sans pouvoir en réaliser la détermination. En outre, nous avons constaté un apport d'eau de mer par percolation lors des marées hautes, à l'emplacement de l'ancienne ouverture de la couronne récifale située près du "rocher". Ce phénomène pourrait expliquer une eau plus salée au goût et l'apparente localisation des poissons dans cette zone.

Comment expliquer la présence de poissons marins dans ce lagon clos, presque d'eau douce en surface et au fonctionnement écologique différent de celui de l'océan ? Peut-on envisager la pérennisation de populations isolées depuis le milieu du XIX^{e} siècle ?

Tableau LXVII : inventaire des poissons signalés dans le lagon de Clipperton avant 2004.
Inventory of fish species recorded in the Clipperton lagoon before 2004.

Espèces : 5 Perciformes	Signalement (absence probable de population pérenne)
CARANGIDAE	
Caranx lugubris Poey, 1860	Espèce capturée en 1967 : Ehrhardt (1976) Revue en 1980 : Taxit (1981a)
KUHLIIDAE	
Kuhlia mugil (Foster, 1801)	Espèce capturée en 1967 et 1968 : Ehrhardt (1976)
Kuhlia petiti Schultz, 1943	Espèce capturée en 1968 : Ehrhardt (1976)
POMACENTRIDAE	
Une espèce non déterminée	Une espèce vue en 1958 : Sachet (1962a)
ACANTHURIDAE	
Acanthurus triostegus (Linné, 1758)	Une espèce non déterminée vue en 1958 : Sachet (1962a) Une espèce (la même ?) identifiée en 1980 : Taxit (1981a)

Il faudrait admettre qu'elles sont capables d'y accomplir leur cycle de vie et notamment de s'y reproduire, scénario improbable. Il semble logique d'envisager la possibilité d'un renouvellement du stock. Selon Ehrhardt (1976), les caractéristiques des eaux profondes du lagon sont trop différentes de celles du milieu marin pour accepter l'hypothèse d'apports d'eau et de poissons par des passages souterrains. L'ouverture de brèches provisoires dans la couronne récifale, lors d'ouragans, a été évoquée mais n'a jamais été observée. En revanche, il a été suggéré que la salinité des eaux évolue au gré des précipitations et des apports marins par vagues déferlantes lors de dépressions (Sachet 1963). Les traces de l'impact de telles vagues sur la couronne et jusque dans le lagon ont été constatées en 1958 par Sachet (1962c, 1963). Selon Ehrhardt & Plessis (1972) et Taxit (1981a) notamment, ce phénomène pourrait expliquer l'arrivée de poissons dans le lagon. Le fait que les expéditions qui se sont succédées sur l'île n'ont pas toutes observé des poissons plaide en faveur d'un renouvellement occasionnel.

Reptiles

Des pontes de tortues marines attribuées à la tortue verte, *Chelonia mydas*, ont été mentionnées sur Clipperton en 1825 par Morrell (1832 : citation dans le chapitre concernant les mammifères). Bien qu'aucune ponte n'ait été constatée depuis, ce signalement est repris par Sachet (1962a, 1962b) qui estime que rien ne permet de le mettre en doute. Neuf tortues marines de différentes classes d'âge ont été découvertes sur l'estran marin pendant notre séjour. Deux d'entre elles étaient réduites à des restes osseux qui avaient résisté aux attaques des crabes. Les sept autres, six mortes et la dernière mourante, ont été découvertes récemment échouées entre le 27 décembre et le 2 janvier. Il est probable que toutes relevaient de l'espèce *Lepidochelys olivacea* (Fig. 405), la tortue olivâtre, même si leur état de conservation n'a permis d'identifier sans conteste que quatre d'entre elles (notamment par la présence, sur chaque côté du plastron, de quatre plaques inframarginales pourvues de pores). L'une d'entre elles, dépourvue de tête et de pattes, avait subit un choc violent qui avait brisé la carapace. Une autre avait une patte emmaillotée dans un engin de pêche. Ces observations suggèrent une mortalité induite par l'importante activité de pêche qui se développe au large, les tortues échouées sur l'atoll ne constituant probablement qu'une part réduite de cette mortalité. Par ailleurs, aucun indice de ponte n'a été constaté. Les plages de Clipperton, constituées de sable mélangé à des débris coralliens, sont en grande partie recouvertes par les hautes eaux et d'un accès difficile en raison des récifs et des rouleaux. Elles ne sont pas plus favorables à la nidification des tortues marines actuellement qu'elles ne l'étaient en 1958 (Sachet 1962a). Nous ignorons si la physionomie des plages était différente ou si le lagon, ouvert sur l'océan, abritait des plages à l'époque où Morrell a signalé des pontes de tortues. À quelle espèce attribuer ces pontes ? S'agissait-il de *C. mydas* au sens restreint, pan-tropicale (David 1994 ; Pritchard 1997), ou de la tortue noire, *C. agassizi*, forme décrite après le voyage de Morrell mais au statut taxonomique incertain et dont la répartition semble réduite à la frange pacifique du continent américain ainsi qu'aux îles Galápagos (Devaux & de Wetter 2000) ? S'agissait-il d'une autre espèce ? Outre la tortue luth, *Dermochelys coriacea*, cinq espèces à carapace étaient potentiellement présentes à l'époque dans la zone océanique entourant Clipperton. Il s'agissait des tortues noire, verte et olivâtre, ainsi que de la tortue imbriquée, *Eretmochelys imbricata*, et avec une faible probabilité de la tortue caouanne, *Caretta caretta*. Il est probable que Morrell savait distinguer une *Chelonia* d'une autre tortue. Cependant, son identification spécifique ne peut être validée car son texte ne précise pas s'il a lui-même été le témoin des pontes. Il n'est donc pas possible de déterminer l'espèce qui venait pondre sur Clipperton au début du XIX^{e} siècle. Par ailleurs, aucune donnée ne permet d'envisager la persistance d'une nidification au-delà de cette période. Cependant, dans le cas inverse, la prédation d'œufs ou d'adultes par l'homme entre 1893 et 1917 ou la destruction de nids par les porcs pendant la première moitié du XX^{e} siècle pourraient avoir causé la disparition de la population de tortues.



Figure 405 : *Lepidochelys olivacea.*

Arundel, dans son journal de 1897 cité par Sachet (1962a), a constaté l'échouage de serpents marins (élapidés) sur Clipperton. Sachet a indiqué que l'espèce concernée était probablement *Pelamis platurus*, la pélamide bicolore, serpent pélagique dont la vaste répartition indo-pacifique se prolonge à l'est jusqu'au continent américain (Hecht *et al.* 1974 ; Kropach 1975 ; Ineich 1988 ; David & Ineich 1999). Niaussat (1978) a confirmé la présence de cette espèce qui ne se reproduit pas à terre, en collectant trois spécimens sur le platier de Clipperton. Aucun serpent marin n'a été observé aux abords de Clipperton pendant notre séjour.

En 1958, Sachet (1962a) a été la première à signaler la présence d'un gecko sur Clipperton : "Je cherchais des insectes avec M. Harbison quand il doubla le nombre de reptiles connus de Clipperton en attrapant un gecko (*Gehyra mutilata* det. W. C. Brown). Cette petite bête se cachait parmi les racines aériennes



Figure 406 : *Gehyra mutilata.*

d'une souche pourrie de cocotier, et son camouflage était remarquable. Il fallait un œil exercé pour discerner son existence. Au total, nous en avons attrapé chacun deux, tous en plein jour et non loin du "rocher", et nous n'en avons pas vu d'autres."
Gehyra mutilata (Fig. 406), le gecko mutilé, est une espèce anthropophile qui présente une vaste répartition indo-pacifique. Il atteint à l'est les îles Pitcairn, de Pâques, Hawaii et Clipperton (Ineich 1987a ; Bauer & Henle 1994 ; McKeown 1996 ; Uetz *et al.* 2003). Sur le continent américain, il a été introduit au Mexique, dans le Sud de la Californie et en Guyane française (Ineich & de Massary 1997). À propos de sa répartition mexicaine, Dugés (1884) a décrit *Hemidactylus Navarri* [sic] d'après deux spécimens provenant de San Blas, et Cope (1887 : 27) a repris cette information. Boulenger (1885 : 150) a indiqué la collecte d'une femelle de *G. mutilata* à Presidio et d'un mâle à San Blas. Le même auteur (1887 : 485) a ensuite mis *H. Navarri* en synonymie avec *G. mutilata*. Smith & Taylor l'ont signalé en 1950 dans des ports de la côte pacifique : San Blas et Tepic pour l'État de Nayarit, Presidio et Mazatlán pour l'État de Sinaloa. Selon ces derniers, l'espèce y avait probablement été introduite depuis les Philippines. Par la suite, sa présence a été mentionnée par plusieurs auteurs dont Lever (2003). En 1993, Flores-Villela a fait état d'une répartition plus étendue : côte pacifique, bassin du fleuve Balsas et dépression centrale de Chiapas. Ces informations permettent de penser qu'il était déjà bien établi au Mexique dans les années 1950, au moins dans le Nord-Ouest du pays. Deux scénarios peuvent expliquer sa présence sur Clipperton. Le premier est une arrivée spontanée ou une introduction non intentionnelle par l'homme, depuis le Mexique. Le second est une arrivée, par l'un ou l'autre mode, par l'ouest, ce gecko faisant partie de la dizaine de lézards ayant colonisé des îles polynésiennes. La présence sur l'île Socorro (îles Revillagigedo, archipel le plus proche de Clipperton : Gallino-Tessaro *et al.* 1999) d'un autre gecko anthropophile, *Hemidactylus frenatus*, l'hémidactyle des maisons, relève de la même alternative. Il a en effet colonisé des îles polynésiennes mais a aussi été introduit au Mexique, depuis les Philippines (Smith & Taylor 1950) ou Java (Ballardo *et al.* 1996).
En décembre 2004, nous avons constaté la présence de geckos dans le seul "rocher" à l'exception notable d'un individu trouvé le 8 décembre, jour du premier débarquement, dans la barque servant aux navettes entre l'île et le navire de liaison avec le continent. L'absence d'observation dans la cocoteraie et sur la couronne récifale suggère une absence ou, plus probablement, une faible abondance des geckos dans ces milieux. Dans le "rocher", en revanche, ils se sont révélés abondants, 66 individus (adultes et juvéniles) ayant été observés lors du dénombrement nocturne du 28 décembre. Tous les geckos examinés sous la loupe, y compris celui de la barque, ont été rangés dans l'espèce *G. mutilata*. Cette identification confirme celle de 1958 rapportée par Sachet, apparemment seule mention de l'espèce antérieure à la nôtre. Quelle peut être l'origine de l'individu découvert dans la barque ? La probable rareté de l'espèce sur la couronne récifale, d'une part, et sa présence sur les côtes pacifiques mexicaines, d'autre part, suggèrent un transport par le navire. Cet individu était donc probablement originaire de Manzanillo où les opérations de chargement ont eu lieu. Il s'agit là d'une introduction non intentionnelle et avortée. Cet événement, à la probabilité d'observation rare, conforte l'hypothèse d'une introduction antérieure depuis le Mexique. Celle-ci serait intervenue probablement entre 1893, date du début de l'anthropisation du site, et 1958.
Garman (1899a) a décrit le scinque *Lygosoma arundelii*, endémique de Clipperton, à partir d'un spécimen mélanique collecté en 1897 par Arundel, en le considérant comme très proche de *Emoia cyanura*. En 1987, Ineich (1987b) a décrit *E. pheonura*, espèce non mélanique également proche de *E. cyanura* et répartie de la Nouvelle-Guinée à Clipperton. Cependant, pour cet auteur, la présence de deux formes morphologiques sur Clipperton soulevait la question du statut taxonomique et donc de l'endémisme de la première. Par la suite, ces trois noms ont été mis en synonymie par Ineich & Zug (1991) et tous les scinques de Clipperton sont donc actuellement rangés dans l'espèce *E. cyanura* (Fig. 407) (voir aussi Brown 1991). C'est pourquoi nous utilisons



Figure 407 : *Emoia cyanura.*

ce nom, sans préjuger d'une éventuelle révision future du statut taxonomique des deux formes présentes sur l'île. Depuis Garman, des scinques ont été mentionnés de Clipperton par Heller (1903), Van Denburgh & Slevin (1914), puis par d'autres auteurs. *Emoia cyanura* présente une vaste répartition pacifique atteignant à l'est les îles Pitcairn, de Pâques, Kauai (Hawaii) et Clipperton (Ineich 1987a ; Ineich & Blanc 1988 ; Ineich & Zug 1991 ; McKeown 1996 ; Bauer & Sadlier 2000 ; Uetz *et al.* 2003). Cette espèce se trouve souvent en situation de sympatrie avec *E. impar* qui a aussi colonisé des îles polynésiennes (Ineich 1987a ; Guillaume *et al.* 1994 ; Schwaner & Ineich 1998). Non signalé du Mexique, sa présence sur Clipperton résulte probablement d'une ou plusieurs arrivées spontanées depuis l'ouest. Outre qu'elle ne pourrait expliquer un éventuel endémisme demandant un long isolement, une introduction non intentionnelle par l'homme est improbable car l'île a été peu fréquentée avant 1897. Heller (1903) mentionnait les scinques abondants dans le "rocher" et Van Denburgh & Slevin (1914) écrivaient qu'ils étaient, en 1905, plus abondants sur le "rocher" que partout ailleurs. À ce sujet, Sachet (1962a) a indiqué : "… Ceci est curieux, car l'inverse était vrai en 1958 : les lézards étaient très abondants dans la végétation basse de l'atoll, particulièrement parmi les tiges d'*Ipomœa*. Leur coloration varie, de presque noir à brun avec des rayures bronze-doré. Aucun n'avait la queue bleue d'où l'espèce tient son nom, et qui s'observe couramment dans d'autres atolls. M. Harbison et moi avons découvert leurs petits œufs ovales dans de vieilles noix de coco vides, sous les palmiers, et, une fois, sous un gros bloc erratique. Il est très possible que ces lézards aient vécu sur le "rocher" à l'époque où l'absence de végétation et par conséquent la pénurie d'insectes et l'abondance des crabes rendaient l'anneau corallien inhospitalier." Actuellement, il s'avère que les scinques sont présents sur la couronne récifale en dépit de l'absence de végétation. En effet, en décembre 2004, outre le "rocher" et la cocoteraie, le milieu le plus fréquenté par l'espèce était la partie externe et élevée de la couronne, au substrat noirci. C'est dans ce milieu que le dénombrement sur transect a été réalisé. En revanche, les scinques semblaient absents des parties de la couronne au substrat blanchâtre, souvent colonisées par les fous masqués. Dans la faille principale du "rocher", 11 individus dont quatre juvéniles ont été dénombrés sur environ 25 m². Les 4 720 m parcourus sur transect ont permis de dénombrer 47 scinques dont 39 adultes. Le nombre de juvéniles étant insuffisant, la répartition dans neuf bandes virtuelles de part et d'autre de l'axe de progression (0,25 m ; 0,5 m ; 1 m ; 1,5 m ; 2 m ; 3 m ; 4 m ; 5 m ; plus de 5 m), n'a été établie que pour les adultes. La figure 408 montre l'évolution de la détectabilité en fonction de la distance perpendiculaire à l'axe du transect. La fonction de décroissance s'apparente à une exponentielle négative et le niveau de détection chute fortement dès 0,25 m. L'estimation de la densité avec ce modèle donne la valeur moyenne de 33 individus adultes à l'hectare pour ce milieu. La distribution des scinques n'était cependant pas homogène. C'est ainsi qu'une concentration a été observée à l'ancienne station météorologique de la piste d'aviation. Neuf individus dont trois juvéniles y ont été dénombrés sur environ 25 m² le 2 janvier. Les individus examinés dans la faille du "rocher" (juvéniles et adultes) présentaient une coloration brun cuivré dorsalement et brun verdâtre sur les flancs, une raie vertébrale cuivre ou crème-doré suivant l'exposition, entourée de deux raies noires, une tache occipitale noire, deux grandes taches pariétales noires avec un point cuivré au milieu. Les yeux étaient bruns, le ventre blanc, la queue et les doigts verts. En revanche, les individus observés ailleurs, dans la cocoteraie ou sur le corail noir, étaient mélaniques et se confondaient avec le substrat. Un individu mélanique et un autre à queue verte ont été examinés sous la loupe. Ils ont été rangés dans l'espèce *E. cyanura* et non dans l'espèce *E. impar*.

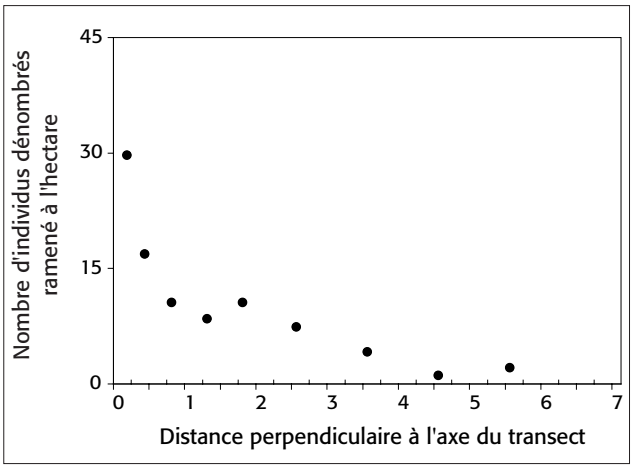


Figure 408 : décroissance de la détectabilité des scinques adultes de la couronne récifale (n=39 ; Clipperton, décembre 2004 et janvier 2005), en fonction de la distance en mètres.
Decline of the detection of adult skinks according to the increase of sighting distance (in meter, Clipperton Island, December 2004 and January 2005, n = 39).

Oiseaux

Le premier document évoquant l'avifaune de Clipperton est dû à Morrell (1832 : citation dans le chapitre concernant les mammifères) qui a décrit en 1825 une île recouverte par des oiseaux marins dont deux Sulidés (*gannet* et *booby*). À partir de 1898, des inventaires ont été réalisés. Une centaine d'espèces visite régulièrement ou accidentellement l'île, parfois avec des effectifs importants, mais sans s'y reproduire. Il s'agit notamment d'ardéidés, d'anatidés et d'oiseaux limicoles (scolopacidés et charadriidés). La frégate du Pacifique, *Fregata minor*, seule espèce considérée, jusqu'à notre passage, comme non reproductrice tout en étant présente en permanence sur l'île (Stager 1964 ; Taxit 1981c), a été signalée dès 1898 par Snodgrass & Heller (1902). L'effectif, limité à environ 250 individus en 1958 (Stager 1964), en comptait plus de 600



Figure 409 : *Sula sula.*

en 1968 (Ehrhardt 1968b, 1971a, 1971b, 1972) et entre 1 000 et 1 300 en 1980 (Taxit 1981c ; Taxit & Ehrhardt 1981). En décembre 2004, les frégates étaient abondantes dans la cocoteraie où un vol de 200 à 300 individus a été observé, ainsi que sur le Pouce, avancée de terre dans le lagon située au nord du "rocher" (Fig. 404).

Deux espèces d'oiseaux d'eau douce se reproduisent sur Clipperton. Beck (1907) a le premier signalé la présence de la foulque d'Amérique, *Fulica americana* en 1901. Cependant, Howell *et al.* (1993) ont confirmé en août 1986 et mai 1987 la disparition de cette espèce, déjà absente en 1980 (Taxit 1981b ; Taxit 1981c ; Taxit & Ehrhardt 1981). En outre, ils ont constaté dès août 1986 son remplacement dans le même habitat par la gallinule poule d'eau, *Gallinula chloropus*, et Pitman (1996) a souligné à cette occasion la précarité des micro-populations insulaires de rallidés. Cette disparition s'est avérée temporaire puisque les mêmes auteurs ont signalé la présence de trois individus dès novembre 1987. Les deux espèces étaient abondantes en décembre 2004. Nous les avons observées sur la périphérie du lagon, principalement près des îles Egg, dans la baie de la Pince et près du "rocher". Quatre nids ont été observés sur les îles Egg, contenant respectivement zéro, trois, quatre et cinq œufs. Ces oiseaux, inféodés à des écosystèmes dulcicoles, n'ont pu établir des populations reproductrices qu'une fois le lagon isolé de l'océan, au milieu du XIX^{e} siècle. Ils appartiennent probablement à des méta-populations présentant localement des phases d'extinction et de colonisation à partir de sources continentales.

Dix espèces d'oiseaux marins se reproduisent sur Clipperton, dont quatre sulidés si l'on suit Pitman & Jehl (1998) qui recommandent de reconnaître *Sula granti*, le fou de Grant, comme une espèce distincte de *S. dactylatra*, le fou masqué (Fig. 411). Alors que la coloration du bec est orange ou rose chez le premier, celle du second est jaune. Selon ces auteurs, les trois fous variés, *S. variegata*, observés sur Clipperton en 1901 par Beck (1907) étaient en réalité des fous de Grant et leur population comptait 150 individus à la fin des années 1980. En décembre 2004, nous avons constaté la nidification de plusieurs dizaines de couples de fous de Grant, notamment sur la pointe sud de la baie de la Pince. En outre,



Figure 410 : *Sula leucogaster.*



Figure 411 : *Sula dactylatra.*

aucun couple mixte n'a été observé, ce qui va dans le sens des observations et de la recommandation de Pitman & Jehl. L'intérêt ornithologique essentiel de Clipperton repose sur sa colonie mixte de fous masqués et de fous bruns, *S. leucogaster* (Fig. 410), dont la dynamique a été retracée par Taxit (1981c) et Thibault (1988). Ces deux fous sont probablement ceux vus en 1825 par Morrell (1832) puis par d'autres navigateurs, mais ils n'ont été déterminés précisément qu'en 1898 par Snodgrass & Heller (1902). À propos du fou masqué, ces auteurs indiquent : "*On Clipperton this bird was found breeding in immense numbers in November*", et Beck (1907) mentionne la présence de milliers d'individus en novembre 1901. Cependant, en 1958 (année de l'éradication des porcs), l'espèce n'était représentée que par moins de 150 individus (Stager 1964). Par la suite, la population s'est accrue pour atteindre plus de 4 200 individus en 1968 (Ehrhardt 1968b, 1971a) et 8 000 en 1980 (Taxit 1981c ; Taxit & Ehrhardt 1981). Selon les mêmes auteurs, l'effectif de la population de fous bruns est passé de moins de 500 individus en 1958, à 15 300 en 1968 puis à 25 500 en 1980. La population de fous masqués a ensuite largement dépassé celle de fous bruns. En effet, selon Pitman (1996), l'effectif total atteignait 100 000 individus (adultes et jeunes confondus) en 1987 dont plus de 60 000 fous masqués (Pitman & Jehl 1998). Enfin, selon Pitman *et al.* (2006), environ 112 000 fous masqués et 25 000 fous bruns étaient présents sur Clipperton en 2003, faisant de cet atoll le site hébergeant la plus grande colonie de reproduction de fous masqués au monde et la seconde de fous bruns. En décembre 2004, les fous masqués étaient toujours nettement plus abondants que les fous bruns. L'explosion démographique de la population de fous masqués est peut-être à l'origine de la constitution d'une colonie sur l'île Cocos (Costa Rica) à partir de 1994 (Montoya 2003), colonie qui comptait 20 couples en avril 2005 (Michel Montoya comm. pers., juin 2005). La quatrième espèce, le fou à pieds rouges, *S. sula* (Fig. 409), n'est signalée que depuis 1958 (Stager 1964). Très rare à cette date, sa population comptait, selon les mêmes auteurs que précédemment, près de 300 individus en 1968 et 450 en 1980. En décembre 2004, l'espèce était inféodée à la cocoteraie proprement dite et aux petits îlots de cocotiers. Il est probable que sa reproduction, qui nécessite la présence d'arbres ou au moins de buissons, n'a débuté qu'après un développement suffisant des cocotiers au XX^{e} siècle (Stager 1964).

Quatre espèces de laridés, signalés dès 1898 par Snodgrass & Heller (1902), se reproduisent sur Clipperton. Il est possible que leurs effectifs aient diminué parallèlement à l'augmentation de ceux des sulidés (Ehrhardt 1971a ; Taxit 1981b ; Taxit & Ehrhardt 1981). C'est ainsi que, toujours selon les mêmes auteurs, le nombre de noddis bruns, *Anous stolidus*, est passé de près de 3 400 individus en juillet 1968 à 150 ou 200 en mars 1980. Cependant ces deux recensements ont été réalisés à des mois différents, ce qui n'est pas sans conséquence sur les résultats. Une diminution comparable des effectifs a été enregistrée pour le noddi noir, *A. minutus*, et la sterne fuligineuse, *Sterna fuscata*. Quant à la gygis blanche, *Gygis alba*, elle a toujours présenté un effectif réduit, au maximum 50 individus en 1958 (Stager 1964). En décembre 2004, nous avons vu un grand nombre de noddis non identifiés volant à proximité des îles du lagon le jour et utilisant le "rocher" comme dortoir nocturne, comme l'avait déjà signalé Snodgrass & Heller (1902). En revanche, nous n'avons observé qu'une seule sterne indéterminée et qu'une seule gygis blanche.

Les deux dernières espèces d'oiseaux marins se reproduisant sur Clipperton sont le phaéton à brins rouges, *Phaethon rubricauda*, dont un premier individu a été signalé en 1958 (Stager 1964), et le puffin fouquet, *Puffinus pacificus*, cité comme un reproducteur rare, mais sans autre précision, uniquement en 1968 (Ehrhardt 1971a). En décembre 2004, nous avons observé quatre phaétons à brins rouges adultes et un poussin dans le "rocher". Par ailleurs, si des puffins non identifiés ont été observés pendant les traversées, aucun n'a été vu sur l'île. La réalité de la reproduction de cette dernière espèce sur Clipperton demande une confirmation.

Des oiseaux domestiques ont également vécu temporairement à Clipperton. Selon Sachet (1960), la colonie mexicaine qui occupa l'île pendant une dizaine d'années, jusqu'en 1917, y avait introduit le coq domestique. Par ailleurs, Ehrhardt (1976) a mentionné la présence sur le lagon, en 1966 et 1968, de canards musqués, *Cairina moschata*, importés. Cependant, cette information n'est confirmée ni par le même auteur en 1971, ni par Niaussat en 1978. Nous ne connaissons pas les modalités de ces introductions d'oiseaux domestiques et nous ne savons pas s'ils se sont reproduits avant de disparaître.

Mammifères

En dehors de cétacés, aucun mammifère marin n'a été signalé de Clipperton depuis le texte de Benjamin Morrell (1832) : "*… The whole island is literally covered with sea-birds, such as gulls, whale-birds, gannets, and the booby. There are also a few small land-birds, which were probably blown from the American coast during the hurricane months. Fur-seal and sea-elephant resort here in small numbers in the proper seasons, and green turtle come hither to deposite their eggs… After taking what few fur-seal could be found about the island, we got underway and sailed for the Gallapagos Islands…*" Si ce texte semble indiquer que l'auteur a lui-même vu des otaries à fourrure (*fur-seal*) et des éléphants de mer (*sea-elephant*) en août 1825, il ne renseigne pas sur les espèces concernées et ne permet pas de conclure à leur reproduction.

La consultation des données passées et actuelles de répartition des pinnipèdes (Marion & Sylvestre 1993 ; Wilson & Reeder 2005) permet d'en retenir

plusieurs susceptibles d'avoir fréquenté Clipperton à cette époque, certains pouvant correspondre au signalement de Morrell. Trois espèces d'otariidés sont candidates. L'otarie à fourrure était probablement celle de Guadalupe, *Arctocephalus townsendi*, éventuellement celle des Galápagos, *A. galapagoensis*. La première ne se reproduit aujourd'hui que sur l'île Guadalupe et sur l'île Benito del Este en Basse Californie. Des individus sont aussi observés plus au sud, aux îles Revillagigedo peut-être incluses autrefois dans l'aire de reproduction. La seconde est endémique des îles Galápagos. En outre, trois espèces proches sont réparties dans les zones tempérées ou sub-tropicales situées dans l'est de l'océan Pacifique. Leur présence passée à Clipperton semble peu probable et nous les citons pour mémoire. Il s'agit des otaries à fourrure septentrionale, d'Amérique du Sud et de Juan Fernández, respectivement *Callorhinus ursinus*, *A. australis* et *A. philippii*. Par ailleurs, les lions de mer sont également représentés dans cette partie du monde, par les espèces de Steller, d'Amérique du Sud, des Galápagos et de Californie, respectivement *Eumetopias jubatus*, *Otaria flavescens* (souvent nommée *O. byronia*), *Zalophus wollebaeki* et *Z. californianus*. Si la présence passée à Clipperton des deux premiers semble peu probable, elle n'est pas totalement exclue pour le troisième qui visite accidentellement l'île Cocos (Michel Montoya comm. pers., juin 2005) et encore moins pour le quatrième, même s'il n'est pas signalé par Morrell. Actuellement, *Z. californianus* se reproduit en effet en Californie, en Basse Californie et à l'île Guadalupe, et il visite aussi les rochers Alijos situés au sud de l'île Guadalupe (Pitman 1985). Deux espèces de phocidés sont également candidates pour une présence passée à Clipperton. L'éléphant de mer évoqué par Morrell ne pouvait être que l'espèce septentrionale, *Mirounga angustirostris*, dont l'aire de reproduction atteint aujourd'hui, au sud, la Basse Californie et l'île Guadalupe. En outre, si l'auteur n'a pas fait mention pour Clipperton du phoque veau marin, *Phoca vitulina*, il l'a signalé de l'île Socorro (Revillagigedo). Actuellement, l'une des sous-espèces de ce phoque se reproduit, au sud, jusqu'à la Basse Californie, ce qui en fait un autre candidat. Pour mémoire, ce n'est pas le cas du phoque moine d'Hawaii, *Monachus schauinslandi*, endémique de ces îles, du fait d'une aire de répartition trop distante de Clipperton.

Tous ces mammifères ont été exploités et ont vu leur effectif et leur aire de répartition régresser. Dès la fin du XIX^{e} siècle, ce processus a conduit plusieurs espèces au bord de l'extinction (otaries à fourrure de Guadalupe, des Galápagos et de Juan Fernández, lion de mer de Californie, éléphant de mer septentrional). Cependant, tout comme Sachet (1962a), nous pensons qu'il n'y a aucune raison de remettre en cause le signalement de Morrell et que des pinnipèdes fréquentaient probablement Clipperton au début du XIX^{e} siècle, avant l'accroissement de la chasse commerciale. En revanche, la réalité d'une reproduction locale à cette époque ne peut pas être prouvée.

Aucun mammifère terrestre autochtone (y compris chiroptères) n'a été signalé de Clipperton. Les seules espèces ayant vécu sur l'île sont des animaux domestiques ou des rongeurs commensaux introduits par l'homme.

Des porcs, *Sus scrofa*, probablement rescapés du naufrage du *Kinkora*, un bâtiment anglais qui s'était réfugié à Clipperton pour échapper à une dépression, ont été introduits en 1897 avec les premiers cocotiers (Sachet 1960). En 1917, lors du rapatriement des survivants du camp mexicain, une douzaine de porcs furent abandonnés sur l'atoll et, en août 1958, leur nombre s'élevait à 58. L'Américain Kenneth Stager, ayant constaté un déclin des effectifs de fous, de sternes et de frégates, les élimina cette même année (Stager 1959 ; Stager 1964). Niaussat (1978) et Jost (2003) ont indiqué qu'en 1966 et 1967, le troupeau de porcs s'était reconstitué avant d'être de nouveau éradiqué. En fait, ce sont probablement de nouveaux porcs, introduits en 1966, qui ont été éliminés avec leur descendance par la mission française de 1968 (Ehrhardt 1972 ; Taxit & Ehrhardt 1981), après que Ehrhardt (1972) eut observé la prédation d'œufs et de jeunes oiseaux cette année-là. La population devait donc présenter un effectif relativement limité en 1968. Quoi qu'il en soit, il s'agit d'une des plus anciennes opérations d'éradication conduite sur le territoire français dans un but environnemental affiché. Outre les porcs, les colons mexicains élevaient probablement d'autres espèces domestiques et des introductions avaient peut-être eu lieu pendant la période antérieure qui a vu se développer l'exploitation des phosphates. Plus récemment, Niaussat (1978) a indiqué qu'un chat haret avait été aperçu en 1978. Signalons qu'après leur disparition, les formes domestiques de mammifères (et aussi d'oiseaux) ont pu laisser sur place une partie de leurs cortèges de pathogènes.

La souris grise, *Mus musculus*, a fait l'objet d'une observation en août 1958 (Sachet 1962a). Cette observation n'a jamais été clairement confirmée en dépit du texte de Niaussat (1978) qui mentionne que l'espèce aurait été aperçue en 1967 et 1968. Aucune souris n'a été capturée en décembre 2004 malgré l'importance du dispositif de piégeage et sa répartition dans les différents milieux de l'île. De plus, aucun indice de sa présence n'a été relevé. Si l'introduction passée de cette espèce anthropophile sur Clipperton est vraisemblable, le manque d'observation incite à la prudence quant à la réalité de sa reproduction. Quoi qu'il en soit, elle est probablement absente actuellement.

Aucune présence de rats n'est mentionnée lors de l'expédition américaine de 1958 (Sachet 1962a ; Stager 1964), ni lors des cinq expéditions Bougainville de la marine française entre 1966 et 1969 (Niaussat 1978) et des deux expéditions Cousteau de 1976 et 1980 (Dodson & Fitzgerald 1980 ; Taxit & Ehrhardt

1981). Pitman (1996) ne fait pas plus mention de rats en 1987. En septembre 2003, Bernie Tershy (university of California) nous a signalé que, selon lui, le rat noir, *Rattus rattus* (Fig. 413), avait probablement été introduit sur Clipperton à la suite d'un naufrage en 1999 ou 2001. Son correspondant indiquait que des rats vivaient sur toute l'île alors qu'il n'avait pas noté leur présence lors d'une nuit passée sur place en 1994. Une photo montrait deux individus présentant la morphologie du rat noir. Selon Robert Pitman et Lisa Ballance du *Southwest Fisheries Science Center* (comm. pers., juin 2005 ; Pitman *et al.* 2006), les rats seraient arrivés sur l'île entre septembre 1998 et novembre 1999. Ces auteurs précisent en effet que deux navires se sont échoués (Fig. 412) entre ces deux dates et que, si aucun rat n'a été vu en 1998 et en 1999, lors d'une journée passée sur le site dans les deux cas, ils en ont observé un pour la première fois, dans la cocoteraie, en novembre 2000. Selon Pitman *et al.* (2006), les rats étaient déjà communs en 2003. Par ailleurs, Jost (2003) a indiqué : "Hormis quelques souris, sorte de petits surmulots, introduits avec les cargaisons des navires et encore observés en 2001, il n'y a pas de mammifères." Ce signalement correspond plutôt aux rats présents en 2001, et moins aux souris signalées précédemment.

En décembre 2004, nous avons vérifié la présence du rat noir sur l'ensemble de la couronne récifale ainsi qu'au "rocher". Par ailleurs, la découverte de nids de rallidés pourvus d'œufs sur les îles Egg laissait penser que ces îles constituaient le seul milieu indemne de rats et de crabes à Clipperton. Cependant Pitman *et al.* (2006) ont indiqué avoir vu des rats sur les îles du lagon en mars 2005. Un total de 162 rats a été piégé dans les quatre secteurs échantillonnés dont trois juvéniles avec des pièges INRA, et 12 individus ont été capturés à la main lors d'analyses de nids.

L'abondance des rats dans les différents milieux a été établie à partir de l'indice obtenu au terme de la première nuit de piégeage (Tab. LXVIII). Élevé pour les milieux "Cocoteraie" (75) et "Végétation basse" (67), l'indice est faible pour le milieu "Corail" (29, 6, 15 et 13 respectivement pour les secteurs "Cocoteraie", "Piste", "Roche" et "US") et pour le milieu "rocher" (22). Il ne présente pas de différence appréciable entre les zones "Mer", "Intérieur" et "Lagon".

Les 174 rats autopsiés présentaient une livrée d'un gris sombre et uniforme, parfois ponctué d'une tache blanche sur le front, d'un collier blanc et de zones blanches sous les pattes. Les doigts étaient blancs chez certains individus. Tous se sont révélés indemnes de puces et de tiques adultes, mais la présence de larves ou de nymphes de tiques n'a pas été recherchée. Aucun ne présentait de pelade ou de plaies, fait surprenant sur une île où les oiseaux marins sont parasités par plusieurs groupes d'arthropodes (Sachet 1962a). Sur l'île Surprise (Nouvelle-Calédonie), par exemple, les rats noirs sont dans un mauvais état sanitaire, probablement en raison des nombreuses tiques d'oiseaux qu'ils hébergent (Benoît Pisanu comm. pers., février 2003). Au sein de cet échantillon, les femelles (97, soit 56 %) étaient en léger excès par rapport aux mâles (77, soit 44 %), déséquilibre accentué pour les individus sexuellement matures (femelles : 73, soit 59 % ; mâles : 50, soit 41 %). Parmi les 73 femelles matures, 14 (19 %) ne montraient aucun signe de reproduction actuelle ou passée. Six (8 %) ne présentaient que des cicatrices placentaires témoignant d'une reproduction antérieure. Les 53 autres (73 %) étaient en phase de reproduction. Parmi les 28 femelles gestantes, sept (25 %) portaient un ou plusieurs embryons morts. L'origine de ce phénomène reste inexpliqué mais pourrait être lié à un mauvais état physiologique des femelles. Le nombre moyen d'embryons viables s'est élevé à 4,4 par femelle. Par ailleurs, 40 (80 %) des 50 mâles matures étaient sexuellement actifs. Plus de 75 % des individus aptes à se reproduire étaient donc en reproduction en décembre 2004, ce qui suggère une forte synchronisation de celle-ci sur Clipperton. Aucun endoparasite n'a été détecté à l'œil nu au niveau du tractus digestif et des cavités thoracique et abdominale, au moment des autopsies.



Figure 412 : bateau échoué / *shipwreck.*



Figure 413 : *Rattus rattus.*

Tableau LXVIII : nombre de captures réalisées avec les ratières et indice d'abondance des rats et des crabes en fonction des secteurs et des milieux échantillonnés (Clipperton, décembre 2004).
Number of captures with rat traps and abundance index of rats and crabs in the different sectors and habitats sampled (Clipperton Island, December 2004).

Secteur	**Cocoteraie**			**Piste**	**Rocher**		**US**
Milieu	Coc	Cor	Veg	Cor	Cor	Roc	Cor
Pièges tendus	J1-3=27 J4-5=32	58	15	50	26	24	50
Jour 1							
P	2	24	3	32	17	18	33
C rat	6	10	6	2	3	5+2	5
C crabe	9	8	2	13+2	0	0	1
A rat	**75**	**29**	**67**	**6**	**15**	**22**	**13**
Jour 2							
P	11	26	3	21	22	15	33
C rat	4+2	12	5	5	2	4	6
C crabe	4	5	3	18	2	2	1
Jour 3							
P	3	23	3	31	19	14	41
C rat	3	13	4	7+1	0	4	0
C crabe	8	9	4	10+1	3	3	4
Jour 4							
P	10	26	7	32	15	16	43
C rat	9+2	10	3	4	0	3	2
C crabe	6	10	3+1	7+1	5	2	2
Jour 5							
P	12	39	7	-	18	17	-
C rat	5+1	7	2	-	0	0	-
C crabe	8	4	2	-	2	4	-
Total							
NP	38	138	23	116	91	80	150
C rat	27+5	52	20	18+1	5	16+2	13
C crabe	35	36	14+1	48+4	12	11	8
A crabe	**48**	**21**	**38**	**29**	**12**	**12**	**5**

US : ancienne zone américaine de débarquement / *old U.S. landing site*. **Coc** : cocoteraie / *coconut grove*. **Cor** : corail / *coral*. **Veg** : végétation basse / *low vegetation*. **Roc** : Rocher / *volcanic rock*. **J1-3** : jours 1 à 3 / *first, second and third days*. **J4-5** : jours 4 et 5 / *fourth and fifth days*. **P** : nombre de pièges contrôlés, tendus, toujours pourvus d'appât et n'ayant capturé ni crabe, ni rat / *number of empty traps*. **C** : nombre de pièges ayant capturé + nombre de captures doubles / *number of captures + double captures*. **NP** : nombre de nuits-pièges concernant les seuls pièges contrôlés, tendus, toujours pourvus d'appât et n'ayant capturé ni crabe, ni rat / *number of empty trap-nights*. **A** : indice d'abondance / *abundance index* ; **A rat** = 100×(C rat/(C rat+P)) ; **A crabe** = 100×(C crabe/(C crabe+NP)).

Le tableau LXIX liste les espèces de reptiles, oiseaux et mammifères qui sont susceptibles de s'être reproduites sur la couronne récifale de Clipperton entre 1825 et 2004. Dans la colonne de droite, le premier signalement avec identification de l'espèce ne correspond pas toujours à la première observation concernant la reproduction. Pour les oiseaux, l'arrangement systématique suit Sibley & Monroe (Peterson 2004) et les noms français se réfèrent à ceux préconisés par la Commission internationale des noms français des oiseaux (CINFO 1993). Une forte part d'incertitude persiste quant à la reproduction d'un oiseau, le puffin fouquet, et de trois mammifères, une otarie, l'éléphant de mer septentrional et la souris grise.

Tableau LXIX : reptiles, oiseaux et mammifères dont la reproduction sur la partie terrestre de Clipperton a été attestée ou suspectée entre 1825 et 2004.
Reptiles, birds and mammals, which reproduction was evidenced or suggested on Clipperton land ring between 1825 and 2004.

ESPÈCES : 20	**Premier signalement avec identification Chronologie de la disparition, de l'invasion**
REPTILES : 3	
Chelonii : Cheloniidae Incertitude sur l'espèce	**Autochtone, disparue** Août 1825 : Morrell (1832) Observation indirecte ? Reproduction non signalée depuis
Squamata : Gekkonidae *Gehyra mutilata* (Wiegmann, 1834) : Gecko mutilé	**Introduit** Août 1958 : Sachet (1962a) Probablement introduit du Mexique après 1893 Revu décembre 2004 : ce document
Squamata : Scincidae *Emoia cyanura* (Lesson, 1830) : Emoia à queue verte du Pacifique	**Autochtone** 1897 : collecte par Arundel in Garman (1899a)
OISEAUX : 12	
Gruiformes : Rallidae *Fulica americana* J.F. Gmelin, 1789 : Foulque d'Amérique *Gallinula chloropus* (Linné, 1758) : Gallinule poule d'eau	**Établissements après l'isolement du lagon** Novembre 1901 : Beck (1907) Août 1986 : Howell *et al.* (1993)
Ciconiiformes : Laridae *Anous minutus* Boie, 1844 : Noddi noir *Anous stolidus* (Linné, 1758) : Noddi brun *Gygis alba* (Sparrman, 1786) : Gygis blanche *Sterna fuscata* Linné, 1766 : Sterne fuligineuse	**Autochtones** Novembre 1898 : Snodgrass & Heller (1902) Novembre 1898 : Snodgrass & Heller (1902) Novembre 1898 : Snodgrass & Heller (1902) Novembre 1898 : Snodgrass & Heller (1902)
Ciconiiformes : Phaethontidae *Phaethon rubricauda* Boddaert, 1783 : Phaéton à brins rouges	**Autochtone** Août 1958 : Stager (1964)
Ciconiiformes : Sulidae *Sula dactylatra* Lesson, 1831 : Fou masqué *Sula granti* Rothschild, 1902 : Fou de Grant *Sula leucogaster* (Boddaert, 1783) : Fou Brun	**Autochtones** Novembre 1898 : Snodgrass & Heller (1902) Novembre 1901 : Beck (1907) Novembre 1898 : Snodgrass & Heller (1902)
Ciconiiformes : Sulidae *Sula sula* (Linné, 1766) : Fou à pieds rouges	**Établissement après celui des cocotiers** Août 1958 : Stager (1964)
Ciconiiformes : Procellariidae *Puffinus pacificus* (J. F. Gmelin, 1789) : Puffin fouquet	**Autochtone** Juillet 1968 : Ehrhardt (1971a) Reproduction ?
MAMMIFÈRES : 5	
Carnivora : Otariidae Incertitude sur l'espèce	**Autochtone, disparue** Août 1825 : Morrell (1832) Non signalée depuis. Reproduction ?
Carnivora : Phocidae *Mirounga angustirostris* (Gill, 1866) : Éléphant de mer septentrional	**Autochtone, disparu** Août 1825 : Morrell (1832) Non signalé depuis. Reproduction ?
Artiodactyla : Suidae *Sus scrofa* Linné, 1758 : Porc marron	**Introduit, éradiqué** Introduction 1897 : Sachet (1960) Éradication août 1958 : Stager (1959)
Rodentia : Muridae *Mus musculus* Linné, 1758 : Souris grise	**Introduite, disparue** Août 1958 : Sachet (1962a) Reproduction ? Non revue décembre 2004 : ce document
Rodentia : Muridae *Rattus rattus* (Linné, 1758) : Rat noir	**Introduit** Novembre 2000 : Pitman & Ballance (comm. pers.) Probablement introduit en 1998 ou 1999

IMPACTS DU PORC ET DU RAT NOIR

Soixante ans de présence du porc : impacts de l'introduction et de l'éradication

L'éradication du troupeau de porcs marrons réalisée en 1958, après une soixantaine d'années de présence, a fait couler beaucoup d'encre. Cette opération avait pour objectif la restauration des effectifs d'oiseaux marins (Stager 1959). Les effets de l'éradication ont été très nets sur les sulidés, comme en témoignent les valeurs mentionnées dans le chapitre consacré aux oiseaux. Cependant, dès 1960, Sachet faisait valoir que l'élimination des porcs pouvait induire des changements imprévus. Dans ses publications suivantes (1962a ; 1962b), elle évoquait la potentielle conséquence néfaste pour la végétation de la rupture des relations trophiques "porc – crabe – végétation" provoquée par la disparition du porc. Par la suite, Taxit (1981b) et Taxit & Ehrhardt (1981) ont attribué la raréfaction de la végétation à l'augmentation du dépôt de fientes, conséquence de l'évolution démographique des sulidés. Pour Jost (2003) enfin, une forte augmentation numérique des crabes terrestres, considérée également comme une conséquence de l'élimination des porcs, a eu un rôle majeur dans la disparition de la végétation. L'auteur a proposé d'introduire sur Clipperton un prédateur de crabes comme le porc, les excréments de ce dernier permettant, selon lui, la constitution d'un sol favorable à la végétation.

Que sait-on de l'évolution de la végétation terrestre de l'île entre 1711 et nos jours ? Dans ses synthèses fondées sur l'analyse des textes, Sachet (1962c ; 1963) a indiqué qu'une couverture végétale constituée d'espèces grasses ou suffrutescentes aurait été présente entre 1711 et 1839 au moins. Par la suite, entre 1858 et 1917, aucune végétation n'est mentionnée, à l'exception des cocotiers, *Cocos nucifera* (Fig. 414), à partir de 1897. Sachet a attribué cette disparition de la végétation à une catastrophe naturelle plutôt qu'à sa consommation par les crabes. Un rétablissement de la végétation, peut-être retardé selon elle par les oiseaux et l'exploitation des phosphates, est constaté en 1935. En 1958, Sachet a séjourné sur un atoll en majeure partie végétalisé. Cependant, elle a noté sur plusieurs centaines de mètres, au nord-est de l'île, une disparition de la végétation et un dépôt de débris corallien jusque dans le lagon, provoqués quelques mois auparavant par des vagues déferlantes. Par la suite, en 1976, soit 18 ans après l'éradication des porcs, Niaussat (1978) a constaté la présence d'une importante couverture végétale sur certaines parties de l'atoll et sa totale absence ailleurs. La situation n'a cependant pas été rigoureusement comparée à celle décrite par Sachet en 1958. En 1980, seuls trois secteurs résiduels de végétation ont été observés (Taxit 1981b ; Taxit 1981d ; Taxit & Ehrhardt 1981) et, en 1997, Jost (2003) a décrit une île totalement dépourvue de végétation, à l'exception des cocotiers, et a signalé la disparition notable de *Ipomœa pes-capreæ*. Pitman *et al.* (2006) ont signalé, en 2003 et 2005, une reprise de la végétation, pour la première fois depuis vingt ans. Ces auteurs ont estimé que les crabes empêchaient auparavant le développement de la végétation et que la présence récente des rats avait conduit à une diminution importante de l'abondance des crabes, permettant la reprise de la végétation. En 2004, nous avons constaté la présence d'une zone à *Ipomœa* au sud de la baie de la Pince, associée à des herbacées et des plantes suffrutescentes, ainsi que la présence de plantes suffrutescentes aux alentours du "rocher". Que conclure de cet ensemble d'informations consignées par des personnes aux compétences botaniques hétérogènes ? Au cours du XX^{e} siècle, la couverture végétale de l'île a connu de profondes modifications et l'homme y a certainement contribué largement. Cependant, avant que son activité ne se développe, un épisode de disparition du couvert végétal est déjà mentionné. En effet, venu prendre officiellement possession de l'île pour la France en novembre 1858 (Sachet 1960), Le Coat de Kervéguen, outre la présence d'une lagune fermée, salée et dépourvue de poissons, a relaté ceci : "… on n'a pas vu la moindre trace de végétation ni d'occupation antérieure à notre arrivée… Ce terrain est aussi couvert de tourlouroux (désignant en créole certains crabes gécarcinidés), la quantité d'oiseaux est innombrable : frégates, boubies, fous (surtout), pies de mer, etc.". Detaille, qui l'accompagnait, a confirmé cette description : "… une immense quantité d'oiseaux, fous et frégates, des petits et des œufs étaient par terre, dans les cailloux, pêle-mêle avec de gros crabes rouges… Le sol est pierreux, blanc, de madrépore, sans un brin de végétation et très humide…" Quarante ans plus tard, la situation était comparable puisque Snodgrass & Heller (1902) ont rapporté qu'en 1898 : "*No land plant is native to the island, and the birds and crabs are everywhere so abundant that no plant could possibly*



Figure 414 : Clipperton est situé dans une zone d'activité cyclonique (ici l'effet d'une dépression atmosphérique sur les cocotiers).
Clipperton Island is located in a basin of tropical cyclone activity (here impact of an atmospheric depression on coconut palms).

grow there unless artificially protected". Sans nier le fort impact qu'a eu l'homme sur la végétation, force est de constater que des événements naturels aux conséquences majeures se produisent sur cette île située dans un bassin cyclonique tropical. Dans l'état actuel des connaissances, il n'est donc pas possible d'affirmer de façon fondée que la disparition du porc soit à l'origine du dernier épisode de disparition de la végétation.

Qu'en est-il des connaissances relatives à l'écologie et à l'abondance du second membre de la trilogie "porc – crabe – végétation" ? Si des grapsidés peuvent être observés sur les blocs coralliens de l'estran et des ocypodidés sur les plages sableuses, seul *Gecarcinus planatus* (Fig. 415) est véritablement terrestre et se rencontre sur tout l'atoll. Il s'agit d'un crabe de couleur orangée appartenant à la famille des gécarcinidés. Son aire de répartition couvre la côte américaine, de la partie mexicaine du golfe de Californie à l'île Gorgona (Colombie), ainsi que les îles Revillagigedo (Mexique), Malpelo (Colombie) et Clipperton (Niaussat 1978 ; García-Madrigal 2000). Ce crabe est très probablement autochtone sur Clipperton puisqu'il est déjà signalé par Le Coat de Kervéguen & Detaille en 1858. Omnivore, il sort de ses abris au crépuscule et la nuit, mais aussi dans la journée par temps pluvieux. Nous l'avons vu consommer des régurgitats et des poussins morts de fous comme l'avaient mentionné Dodson & Fitzgerald (1980), des éléments de litière dans la cocoteraie et les importantes laisses végétales du lagon ainsi que l'avait constaté Ehrhardt (1968a). Selon Dodson & Fitzgerald (1980) qui n'ont jamais observé la réussite de prédation d'œuf ou de poussin, son impact sur les fous bruns serait faible. Par ailleurs, selon Niaussat (1978), les crabes ne consommeraient pas *I. pes-capreæ*. Sachet (1962b) estimait que *G. planatus* était commun en 1958, mais nettement moins abondant que par le passé. L'absence de données quantifiées ne permet cependant pas de valider cette appréciation. En 1968, dix ans après l'éradication des porcs, Ehrhardt (1968a) a estimé l'effectif de la population de crabes. Il a utilisé pour cela un échantillonnage sur placettes de 10 m^2 réparties dans les différents milieux de l'atoll. L'auteur a conclu que cet effectif devait dépasser les 11 millions d'individus et que la densité de l'espèce était plus élevée près du lagon que près de l'océan. Lors de la campagne de piégeage de décembre 2004, l'indice d'abondance a été établi sur la base des captures réalisées pendant toute la durée du piégeage avec les pièges Manufrance (Tab. LXVIII). L'indice s'est avéré plus élevé dans les milieux "Cocoteraie" (48) et "Végétation basse" (38) que dans les milieux "Corail" (21, 29, 12 et 5 respectivement pour les secteurs "Cocoteraie", "Piste", "Rocher" et "US") et "Rocher" (12). Il n'a pas présenté de différence appréciable entre les zones "Mer", "Intérieur" et "Lagon". Il s'agit là des seules estimations de l'abondance de *G. planatus* à Clipperton. Elles sont fondées sur des méthodes différentes et leurs résultats ne sont pas comparables. Par ailleurs, aucune estimation antérieure à l'éradication des porcs n'est disponible. En conséquence, il n'est pas possible d'affirmer de façon fondée que la disparition des porcs soit à l'origine d'une augmentation d'effectif des crabes.


Photo M. Pascal & O. Lorvelec

Figure 415 : *Gecarcinus planatus*.

Les récits de Le Coat de Kervéguen et de Detaille témoignent que, en 1858, avant toute installation humaine, Clipperton était dépourvue de végétation et accueillait une colonie de sulidés et une population de crabes très importantes. Pitman *et al.* (2006) arrivent à cette même conclusion. Cette situation aurait perduré si l'on en croit la description de Snodgrass & Heller (1902) et c'est celle qui prévaut actuellement. L'opération d'éradication des porcs marrons réalisée par Stager en 1958 a donc parfaitement rempli son objectif en permettant la restauration des colonies de sulidés. Rien ne permet d'affirmer, une cinquantaine d'années après, qu'elle a eu des conséquences perverses sur le fonctionnement de l'écosystème insulaire.

Moins de dix ans de présence du rat noir : impacts avérés et potentiels

L'impact du rat noir sur les communautés végétales et animales de Clipperton ne peut être quantifié en raison du manque de données antérieures à son arrivée. Cependant, l'examen de contenus stomacaux et l'analyse de nids réalisés en décembre 2004, ont apporté des informations qualitatives sur son régime alimentaire. L'estomac de 66 individus matures (54 %) n'était pas vide. Seize d'entre eux (13 %) contenaient des restes de crabes et 24 (19 %) du matériel chlorophyllien provenant probablement des laisses du lagon. D'autres contenus rappelaient les fibres de cocotiers et l'humus de la cocoteraie. Des nids de rats ont été trouvés dans la plupart des troncs de cocotiers morts (Fig. 416), qu'ils soient couchés ou debout. Dans certains troncs, une longueur de plus d'un mètre était aménagée pour constituer un nid fait de fibres de cocotiers, de plumes d'oiseaux et de morceaux de plastique provenant d'épaves. Des nids ont également été découverts dans des structures métalliques tels de vieux moteurs, des objets volumineux en épave et dans les nombreuses anfractuosités du "rocher". Des restes de poissons, le cadavre d'un passereau à l'aspect de paruline et de nombreuses carapaces de crabes terrestres de taille petite à moyenne, ont été

découverts dans ces nids. Ils constituent plus probablement des vestiges alimentaires que des matériaux destinés à leur confection. Ces observations suggèrent que les rats utilisent l'ensemble des ressources alimentaires que leur offre l'écosystème terrestre de l'île, mais également l'estran marin et les rives du lagon.
Bien que les observations fassent défaut, le rat noir exerce probablement une prédation sur les œufs et les poussins de certaines espèces d'oiseaux. Une telle prédation a en effet été constatée sur d'autres îles hébergeant des oiseaux marins (Towns & Broome 2003 ; Lorvelec & Pascal 2005). Sur Clipperton, les espèces concernées pourraient être les rallidés, les laridés (Pitman *et al.* 2006) et le puffin fouquet. Une forte présomption de la réalité de cette prédation repose sur l'observation qui suit. Alors que trois des quatre nids de rallidés des îles Egg, apparemment dépourvues de rats à cette époque, contenaient des œufs en décembre 2004, deux nids découverts sur les rives du lagon en étaient dépourvus. Les autres espèces nicheuses, le phaéton à brins rouges et les sulidés, sont probablement moins vulnérables à l'attaque des rats mais aussi à celle des crabes. Cependant, selon Pitman *et al.* (2006), l'augmentation de la végétation, en liaison avec la prédation des rats sur les crabes, pourrait avoir pour conséquence rapide, une diminution des effectifs de fous masqués et une augmentation des effectifs de fous à pieds rouges. Pour la conservation des populations d'oiseaux marins, ces auteurs préconisent une éradication immédiate des rats. De plus, comme les différents hérons et aigrettes (ardéidés) de passage sur l'île, le rat noir constitue un prédateur potentiel des scinques et des geckos. En effet, si son impact sur les lézards de Clipperton n'est pas documenté, il a été établi pour des reptiles de plusieurs îles néo-zélandaises (Towns & Ferreira 2001 ; Towns *et al.* 2001, 2003 ; Towns & Broome 2003).



Figure 416 : nid de rat dans un tronc de cocotier mort.
Rat nest in dead trunk of coconut palm.

CONCLUSIONS

La définition de l'invasion biologique utilisée par Pascal *et al.* (2003, 2005, 2006), largement inspirée de Williamson (1996) et que nous reprenons ici, est la suivante : "extension durable de l'aire de répartition d'un taxon". Cette extension peut être indépendante de l'activité humaine (modification d'un milieu lors d'un ouragan permettant une invasion…). Elle peut au contraire en résulter indirectement (modification de la physionomie végétale par l'homme favorisant une invasion…) ou directement (introduction non intentionnelle…). Par ailleurs, le qualificatif "durable" fait référence à l'établissement d'une population reproductrice. C'est pourquoi analyser l'importance relative des invasions, au sein de l'ensemble des espèces présentes sur une île, impose de ne retenir que celles qui s'y reproduisent. À Clipperton, aucune espèce de poissons ne semble s'être reproduite de façon pérenne dans le lagon après son isolement de l'océan entre 1839 et 1858. En revanche, la reproduction de 20 espèces de reptiles, oiseaux ou mammifères est certaine ou suspectée sur la couronne récifale, entre 1825 et 2004. Au sein de cet ensemble, 13 espèces sont autochtones car potentiellement présentes en 1825 et 7 répondent à la définition de l'invasion biologique car absentes en 1825. Ces dernières se répartissent dans les trois catégories évoquées. La foulque d'Amérique et la gallinule poule d'eau, d'une part, ont colonisé le lagon après son isolement de l'océan, indépendamment de l'activité humaine. Le fou à pieds rouges, d'autre part, n'a commencé à se reproduire qu'après l'introduction puis le développement des cocotiers. Enfin, le gecko mutilé, la souris grise, le porc et le rat noir ont été introduits non intentionnellement par l'homme. Au moins pour les deux derniers, le naufrage d'un navire semble avoir été la cause de l'introduction.
Il a souvent été proposé de restreindre l'ensemble des invasions biologiques à celles générant des perturbations majeures. C'est ainsi que l'*Invasive Species Specialist Group* de l'Union mondiale pour la nature (Anonyme 1999) qualifie d'"invasive" une espèce qui, s'étant établie dans un nouvel écosystème ou habitat, y est un agent de perturbation et nuit à la diversité biologique. Par ailleurs, l'UICN restreint l'emploi du qualificatif "invasif" aux invasions biologiques d'origine anthropique (Shine *et al.* 2000). Seuls le porc et le rat noir répondent à cette définition pour Clipperton.
Trois espèces autochtones, une tortue marine et deux pinnipèdes, et deux espèces introduites, le porc et la souris grise, ont disparu. Sur les 15 espèces actuellement présentes, une est inféodée aux cocotiers introduits et deux sont introduites, ce qui représente 20 % de l'ensemble. Cette proportion est inférieure, par exemple, à celle établie pour l'île Cocos (Costa Rica). En effet, sept (33 %) des 21 espèces de vertébrés (hormis cinq poissons d'eaux douces) qui se reproduisent actuellement sur cette île ont été introduites par l'homme (Montoya & Pascal 2005). Elle montre néanmoins que Clipperton, malgré son isolement, n'est pas à l'abri de bouleversements écologiques liés à l'activité humaine.

L'une des deux espèces introduites encore présentes, le gecko mutilé, est abondante au "rocher" où elle se nourrit probablement de blattes, elles-mêmes introduites et très abondantes sur ce site comme dans la cocoteraie. Son impact sur les arthropodes autochtones n'est pas documenté et n'est pas perceptible dans l'état actuel des connaissances. Il n'en est pas de même pour la seconde espèce, le rat noir, connu pour générer des perturbations majeures et parfois irréversibles dans les écosystèmes insulaires (Towns & Broome 2003). Dans une telle situation, diverses instances internationales ont émis des recommandations convergentes. À cet égard, la toute récente Stratégie européenne relative aux espèces exotiques envahissantes (Genovesi & Shine 2003) préconise de tenter l'éradication de l'espèce en cause chaque fois que cela est possible. Elle souligne l'intérêt de procéder à cette opération dès le diagnostic de l'invasion afin d'en optimiser les chances de succès et d'en réduire le coût. Divers auteurs insistent également pour que ces opérations soient des expérimentations à part entière afin d'en tirer les enseignements en cas de succès ou d'échec (Pascal & Chapuis 2000 ; Simberloff 2001 ; Courchamps *et al.* 2003). En raison de leur isolement et de leur faible superficie, nombre d'îles sont des sites de choix pour réaliser avec quelques chances de succès ce type d'expériences (Chapuis *et al.* 1995) et en apprécier les conséquences environnementales (Atkinson 2001 ; Pascal & Chapuis 2000 ; Simberloff 2003 ; Lorvelec & Pascal 2005).

L'éradication du Rat noir est donc hautement souhaitable sur Clipperton et devrait être réalisée dans les plus brefs délais. Deux stratégies adaptées à la situation particulière de l'île (superficie, relief et couvert végétal réduits) peuvent être suggérées. La première, appliquée avec succès sur des îles bretonnes, corses et antillaises (Lorvelec & Pascal 2005), utilise successivement le piégeage et la lutte chimique. Elle présente l'intérêt de disposer ensuite de plus de 90% des individus de la population. De tels échantillons permettent le développement de travaux sur le régime alimentaire, le syndrome d'insularité, la génétique et la parasitologie des populations introduites. Elle présente également l'intérêt de pouvoir tester des hypothèses explicatives en cas d'échec de l'éradication (Abdelkrim *et al.* 2005a, 2005b). En revanche, elle présente l'inconvénient de nécessiter la présence sur le site d'une équipe spécialisée constituée d'une dizaine de personnes pendant un mois au minimum. Cette obligation serait très contraignante dans le cas de Clipperton. La seconde stratégie est fondée sur l'emploi de la seule lutte chimique et consiste à répandre, par voie aérienne, des appâts toxiques sur l'ensemble de l'île. Cette méthode a été appliquée avec succès par les Néo-Zélandais sur un grand nombre d'îles (Towns & Broome 2003). Les espèces autochtones de Clipperton sensibles aux toxiques employés ne sont pas susceptibles de consommer ces appâts. Par ailleurs, aucune n'est réputée se nourrir de cadavres de rats. Les risques d'intoxication directe et indirecte semblent donc négligeables. En revanche, le survol de l'île pendant la période de reproduction des oiseaux marins perturberait fortement ces derniers et présenterait un danger réel pour l'appareil et son équipage. Il s'agirait donc d'identifier la période du cycle annuel présentant le risque minimum à ces deux égards, pour mettre en œuvre cette stratégie. Si elle était retenue, elle nécessiterait la présence sur zone d'un hélicoptère équipé des moyens de distribution d'appâts pendant une durée qui n'excèderait pas une semaine. Une distribution manuelle des appâts constituerait une bonne alternative à la distribution aérienne.

L'isolement géographique, l'absence d'autre atoll dans le Nord-Est de l'océan Pacifique ainsi que le lagon clos, font de Clipperton un écosystème unique. Actuellement, l'île ne semble pas faire l'objet de menaces anthropiques significatives pour la flore et la faune terrestres. Les déchets incorporés aux laisses de haute mer et soufflés par le vent jusque dans le lagon, représentent la seule nuisance anthropique perceptible à l'examen direct. En revanche, le milieu marin subit une activité de pêche intense dont l'impact sur la Tortue olivâtre a été mis en évidence. Les impacts sur les cétacés et les stocks de poissons et de céphalopodes, dont certaines espèces constituent le régime alimentaire des oiseaux marins, ne sont pas connus. C'est pourquoi, partageant l'avis de Thibault (1988), nous insistons sur l'intérêt de la mise en protection de Clipperton et suggérons de considérer avec une extrême prudence les projets de valorisation économique du site, tels ceux préconisés par Auger en 1991 (aménagement d'un aérodrome, ouverture de la couronne récifale et dragage du lagon, création d'un mouillage, d'une base d'avitaillement et d'une escale aérienne). Appuyant les propos de J.-L. Étienne, nous soulignons l'intérêt de créer un observatoire de l'évolution des milieux marins et terrestres sur les plans faunistique, floristique, climatique et environnemental.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements s'adressent à J.-L. Étienne qui nous a permis de participer à son expédition et à la branche française de l'Organisation mondiale de protection de la nature (WWF-France) qui a financé notre mission. Ils s'adressent également à l'équipage du *Rara Avis*, voilier de l'association du Père Jaouen qui nous a transportés sur Clipperton, ainsi qu'aux personnes présentes au début de l'expédition et qui nous ont accompagnés dans les prospections à travers l'île. Nous avons également particulièrement apprécié l'aide de T. Frétey (association RACINE) pour sa participation aux recherches bibliographiques et celle de D. Fourcy (équipe Écologie des invasions biologiques, INRA) pour la réalisation des figures de l'article. Enfin, nous remercions M. Montoya (*Fundación Amigos de la isla del Coco*) pour sa lecture critique du manuscrit.

Bibliographie

ABDELKRIM J., PASCAL M., CALMET C. & SAMADI S. 2005a. – Importance of assessing population genetic structure before eradication of invasive species: examples from insular Norway rat populations. *Conservation Biology* 19 : 1509-1518.

ABDELKRIM J., PASCAL M. & SAMADI S. 2005b. – Island colonization and founder effects: the invasion of the Guadeloupe Islands by ship rats (*Rattus rattus*). *Molecular Ecology* 14: 2923-2931.

ALLEN G.-R. & ROBERTSON D.-R. 1997. – An annotated checklist of the fishes of Clipperton Atoll, tropical Eastern Pacific. *Revista de Biología Tropical* 45 : 813-843.

ALONSO A., DALLMEIER F., GRANEK E. & RAVEN P. (Eds) 2001. – *Biodiversity: Connecting with the Tapestry of Life*. Smithsonian Institution, Monitoring and Assessment of Biodiversity Program and President's Committee of Advisors on Science and Technology, Washington, 31 p.

ANONYME 1999. – IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. *Species* 31-32 : 28-42.

ATKINSON I.-A.-E. 1985. – The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effect on island avifaunas, *in* MOORS P.-J. (Ed.), *Conservation of Island Birds*. International Council for Bird Preservation, Cambridge : 35-81. (Technical Publication ; 3).

ATKINSON I.-A.-E. 2001. – Introduced mammals and models for restoration. *Biological Conservation* 99 : 81-96.

AUGER A. 1991. – La pêche dans la zone économique de l'île Clipperton. *La Revue Maritime* 421 : 63-75.

BALLARDO W.-S., QUIJANO F.-M. & SOLÍS E.-M. 1996. – Range extensions for *Hemidactylus frenatus* in México. *Herpetological Review* 27 : 40.

BAUER A.-M. & HENLE K. 1994. – *Familia Gekkonidae (Reptilia, Sauria). Part 1. Australia and Oceania, in Das Tierreich. The Animal Kingdom*. Walter de Gruyter, Berlin and New-York : i-xii + 1-306.

BAUER A.-M. & SADLIER R.-A. 2000. – *The Herpetofauna of New Caledonia*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Saint Louis, Missouri ; IRD, Paris, xii + 310 p.

BECK R.-H. 1907. – Notes from Clipperton and Cocos Islands. *The Condor* 9 : 109-110.

BIBBY C.-J., BURGESS N.-D. & HILL D.-A. 1992. – *Bird Census Techniques*. Academic Press, London, 239 p.

BONHOMME F., ORTH A., CUCCHI T., HADJIITERKOTIS E., VIGNE J.-D. & AUFFRAY J.-C. 2004. – Découverte d'une nouvelle espèce de souris sur l'île de Chypre. *Comptes-rendus de l'académie des Sciences, série Biologies* 327 : 501-507.

BOULENGER G. A. 1885. – *Catalogue of the Lizards of the British Museum. Vol. 1*. Taylor & Francis, London, xii + 436 p., 32 pl.

BOULENGER G.-A. 1887. – *Catalogue of the Lizards of the British Museum. Vol. 3*. Taylor & Francis, London, xii + 575 p., 40 pl.

BOURROUILH-LE JAN F. G., CARSIN J.-L., NIAUSSAT P.-M. & THOMMERET Y. 1985. – *Sédimentation phosphatée actuelle dans le lagon confiné de l'atoll de Clipperton (océan Pacifique). Datations, sédimentologie et géochimie*. Institut de géologie de Strasbourg, Strasbourg : 109-124. (Sciences géologiques. Mémoire ; 77).

BROWN W.-C. 1991. – Lizards of the genus *Emoia* (Scincidae) with observations on their evolution and biogeography. *Memoirs of the California Academy of Sciences* 15 : i-vi + 1-94.

CEBALLOS G. & BROWN J.-H. 1995. – Global patterns of mammalian diversity, endemism and endangerment. *Conservation Biology* 9 : 559-568.

CHAPUIS J.-L. 1995. – Alien mammals in the French Subantarctic Islands, *in* DINGWAL P. (Ed.), *Progress in Conservation of the Subantarctic Islands*. IUCN, Gland : 157-159.

CHAPUIS J.-L., BARNAUD G., BIORET F. LEBOUVIER M. & PASCAL M. 1995. – L'éradication des espèces introduites, un préalable à la restauration des milieux insulaires. Cas des îles françaises. *Nature, Sciences et Sociétés,* hors série 3: 51-65.

CINFO 1993. – Noms français des oiseaux du monde. Commission internationale des noms français des oiseaux. http:// membres.lycos.fr/ listoiseauxmonde/ cinfo.htm. (consulté en mai 2005).

COPE E.-D. 1887. – Catalogue of batrachians and reptiles of Central America and Mexico. *Bulletin of the United States National Museum* 32 : 5-98.

COURCHAMP F., CHAPUIS J.-L. & PASCAL M. 2003. – Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Review* 78 : 347-383.

CUCCHI T., ORTH A., AUFFRAY J.-C., RENAUD S., FABRE L., CATALAN J., HADJISTERKOTIS E., BONHOMME F. & VIGNE J.-D. 2006. – A new endemic species of the subgenus *Mus* (Rodentia, Mammalia) on the Island of Cyprus. *Zootaxa* 1241 : 1-36.

CUNNINGHAM D.-M. & MOORS P.-J. 1996. – *Guide to the Identification and Collection of New Zealand Rodents*. Department of Conservation, Wellington, Third Edition, 24 p.

DAVID P. 1994. – Liste des reptiles actuels du monde. I. Chelonii. *Dumerilia* 1 : 7-127.

DAVID P. & INEICH I. 1999. – Les serpents venimeux du monde : systématique et répartition. *Dumerilia* 3 : 3-499.

DEVAUX B. & DE WETTER B. 2000. – *Cap sur les Tortues Marines*. Nathan, Paris, 128 p.

DIAMOND J. 1989. – Overview of recent extinctions, *in* WESTERN D. & PEARL M.C. (Eds), *Conservation for the Twenty-First Century*. Oxford University Press, Oxford : 37-41.

DODSON J.-J. & FITZGERALD G.-J. 1980. – Observations on the breeding biology of the boobies (Sulidae) at Clipperton Island, Eastern Pacific. *Le Naturaliste canadien* 107 : 259-267.

DUGÉS A. 1884. – Una nueva especie de salamanquesa (*Hemidactylus navarri*, Alfr. Dugés.). *La Naturaleza* 6 (1883) : 309-312, 1 pl.

EHRHARDT J.-P. 1968a. – *Recensement en 1968 de la population de* Gecarcinus planatus *Stimpson sur l'îlot de Clipperton*. Rapport 40. Centre de Recherches du Service de Santé des Armées, Division de Biologie Générale et Écologie, Paris, 9 p.

EHRHARDT J.-P. 1968b. – *Recensement et répartition des oiseaux de Clipperton*. Rapport 42. Centre de recherche du Service de Santé des Armées, Division de Biologie Générale et Écologie, Paris, 13 p.

EHRHARDT J.-P. 1971a. – Census of the birds of Clipperton Island, 1968. *The Condor* 73 : 476-480.

EHRHARDT J.-P. 1971b. – La faune ornithologique de Clipperton en juillet 1968. *Cahiers du Pacifique* 15 : 169-179.

EHRHARDT J.-P. 1972. – Remarque sur les 26 000 oiseaux de Clipperton. *97e Congrès national des sociétés savantes, Nantes, section des sciences* 3: 771-780.

EHRHARDT J.-P. 1976. – Hydrobiology of the Clipperton lagoon. *Cahiers du Pacifique* 19 : 89-112.

EHRHARDT J.-P. & PLESSIS Y. 1972. – Aperçu de la faune ichtyologique de Clipperton. *97e Congrès national des sociétés savantes, Nantes, section des sciences* 3: 757-769.

FLORES-VILLELA O. 1993. – Herpetofauna Mexicana. Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos, y nuevas especies. [= Annotated list of the species of amphibians and reptiles of Mexico, recent taxonomic changes, and new species]. *Carnegie Museum of Natural History. Special Publication* 17 : i-iv + 1-73.

FRETEY J. 1986. – *Les Reptiles de France : Tortues et Lézards*. Hatier, Paris, 128 p.

FRETEY J. 1987. – *Les Tortues de Guyane Française*. Nature guyanaise, Cayenne, 141 p.

GALINA-TESSARO P., ORTEGA-RUBIO A., ALVAREZ-CARDENAS S. & ARNAUD G. 1999. – Colonization of Socorro Island (Mexico), by the tropical house gecko *Hemidactylus frenatus* (Squamata: Gekkonidae). *Revista de Biología Tropical* 47 : 237-238.

GARCÍA-MADRIGAL M.-S. 2000. – Cangrejos braquiuros (Brachyura) de la Bahía de Maruata, Michoacán, México. *Revista de Biología Tropical* 48 : 181-192.

GARGOMINY O., BOUCHET P., PASCAL M., JAFFRE T & TOURNEUR J.-C. 1996. – Conséquences des introductions d'espèces animales et végétales sur la biodiversité en Nouvelle-Calédonie. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)* 51 : 375-402.

GARMAN S. 1899a. – Concerning a species of lizard from Clipperton Island. *Proceedings of the New England Zoölogical Club* 1 : 59-62.

GARMAN S. 1899b. – A species of goby from the shores of Clipperton Island. *Proceedings of the New England Zoölogical Club* 1 : 63-64.

GENOVESI P. & SHINE C. 2003. – *European Strategy on Invasive Alien Species*. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, Conseil de l'Europe, Strasbourg, 49 p.

GINSBURG I. 1947. – American species and subspecies of *Bathygobius*, with a demonstration of a suggested modified system of nomenclature. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 37 : 275-284.

GUILLAUME C.-P., INEICH I. & BOISSINOT S. 1994. – Allozyme evidence for specific status of the two French Polynesian skink species in the genus *Emoia* (Reptilia: Lacertilia). *Copeia* 1994 : 1042-1047.

HARLOW P.-S. & BICILOA P.-N. 2001. – Abundance of the Fijian crested iguana (*Brachylophus vitiensis*) on two islands. *Biological Conservation* 98 : 223-231.

HAYES W. & CARTER R. 1999. – Population monitoring, *in* ALBERTS A. (Ed.), *West Indian Iguanas: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland & Cambridge: 79-85 + 97-106.

HECHT M.-K., KROPACH C. & HECHT B.-M. 1974. – Distribution of the yellow-bellied sea snake, *Pelamis platurus*, and its significance in relation to the fossil record. *Herpetologica* 30 : 387-396.

HELLER E. 1903. – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos expedition, 1898-1899. XIV. Reptiles. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 5 : 39-98.

HONEGGER R.-E. 1981. – List of amphibians and reptiles either known or thought to have become extinct since 1600. *Biological Conservation* 19 : 141-158.

HOWELL S.-N.-G., PYLE P., SPEAR L.-B. & PITMAN R.-L. 1993. – North American migrant birds on Clipperton Atoll. *Western Birds* 24: 73-80.

INEICH I. 1987a. – *Recherches sur le peuplement et l'évolution des reptiles terrestres de Polynésie française*. Doctorat de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France, xii + 511 p., 7 pl.

INEICH I. 1987b. – Description d'une nouvelle espèce du genre *Emoia* (Sauria, Scincidae) en Polynésie française. *Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e série, 9, section A(2) : 491-494.

INEICH I. 1988. – Le serpent marin *Pelamis platurus* (Elapidae, Hydrophiinae) : bilan des connaissances sur sa biologie et sa distribution ; situation en Polynésie orientale. *L'Année biologique*, 4e série 27(2) : 93-117.

INEICH I. & BLANC C.-P. 1988. – Distribution des reptiles terrestres en Polynésie orientale. *Atoll Research Bulletin* 318 : 1-75.

INEICH I. & DE MASSARY J.-C. 1997. – Geographic distribution. *Gehyra mutilata* (stump-toed gecko). French Guyana: town of Kourou. *Herpetological Review* 28 : 95.

INEICH I. & ZUG G.-R. 1991. – Nomenclatural status of the *Emoia cyanura* (Lacertilia, Scincidae) populations in the Central Pacific. *Copeia* 1991 : 1132-1136.

JOST C.-H. 2003. – Clipperton. Île de La Passion : une aire française du Pacifique à protéger !, *in* LEBIGUE J.-M. & DECOUDRAS P.-M. (Eds), *Les aires protégées insulaires et littorales tropicales. Actes du Colloque Dymset, Transcultures, Sepanrit, octobre 2001. Nouméa, Nouvelle-Calédonie*. Presses universitaires de Bordeaux, Bordeaux : 223-243. (Collection Îles et Archipels ; 32).

KING W.-B. 1985. – Island birds: will the future repeat the past?, *in* MOORS P.-J. (Ed.), *Conservation of Island Birds*. International Council for Bird Preservation (ICBP), Cambridge : 3-15. (Technical Publication ; 3).

Bibliographie

KING C.-M. (Ed.) 1995. – *The Handbook of New Zealand Mammals*. Oxford University Press, Auckland, 600 p.

KROPACH C. 1975. – The yellow-bellied sea snake, Pelamis, in the Eastern Pacific, in DUNSON W.A. (Ed.), The Biology of Sea Snake. University Park Press, Baltimore, Maryland: 185-213.

LEVER C. (Sir) 1994. – *Naturalized Animals: the Ecology of Successfully Introduced Species*. Poyser Natural History, London, xiii + 354 p.

LEVER C. (Sir) 2003. *Naturalized Reptiles and Amphibiens of the World*. Oxford University Press, Oxford, xx + 318 p.

LORVELEC O. & PASCAL M. 2005. – French attempts to eradicate non-indigenous mammals and their consequences for native biota. *Biological Invasions* 7 : 135-140.

LORVELEC O., PASCAL M. & PAVIS C. 2001. – *Inventaire et statut des mammifères des Petites Antilles françaises (hors chiroptères et cétacés).* AEVA, Rapport 27, Petit-Bourg, Guadeloupe, 15 p.

LORVELEC O., LEVESQUE A., BARRÉ N., FELDMANN P., LEBLOND G., JAFFARD M.-È., PASCAL M. & PAVIS C. 2004. – Évolution de la densité de population de l'iguane des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*) dans la Réserve Naturelle des îles de la Petite Terre (Guadeloupe) entre 1995 et 2002. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)* 59 : 331-344.

MARION R. & SYLVESTRE J.-P. 1993. – *Guide des Otaries, Phoques et Siréniens*. Éditions Delachaux et Niestlé, Lausanne, 159 p.

MATISOO-SMITH E. & ROBINS J.-H. 2004. – Origins and dispersals of Pacific peoples: Evidence from mtDNA phylogenies of the Pacific rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101 : 9167-9172.

MCCOY M. 1980. – *Reptiles of the Solomon Islands*. Wau Ecology Institute, Papua New Guinea, Handbook 7, 80 p.

MCKEOWN S. 1996. – *A Field Guide to Reptiles and Amphibians in the Hawaiian Islands*. Diamond Head Publishing Inc., Los Osos, California, iv + 172 p.

MONTOYA M. 2003. – Sobre la formación de una colonia de *Sula dactylatra* (Pelacaniformes : Sulidae) en la isla del Coco, Costa Rica. *Zeledonia, Boletín de la Asociación Ornitológica de Costa Rica* 7 : 24-28.

MONTOYA M. & PASCAL M. 2005. – Un demi millénaire d'évolution de la faune de vertébrés de l'île Cocos (Costa Rica, Patrimoine Mondial). *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)* 60 : 211-222.

MOONEY H.-A. & CLELAND E.-E. 2001. – The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98 : 5446-5451.

MOORS P. J. & ATKINSON I. A. E. 1984. – Predation on seabirds by introduced animals, and factors affecting its severity, *in* CROXALL J.P., EVAN P.G.H. & SCHREIBER R.W. (Eds). *Status and Conservation of the World's Seabirds*. International Council for Bird Preservation, Cambridge : 667-690. (Technical Publication ; 2).

MORRELL B. 1832. – *A Narrative of Four Voyages to the South Sea, North and South, Pacific Ocean, Chinese Sea, Ethiopic and Southern Atlantic Ocean, Indian and Antarctic Ocean from the Year 1822 to 1831*. J. & J. Harper, New York, 492 p.

NIAUSSAT P.-M. 1978. – *Le Lagon et l'Atoll de Clipperton.* Académie des sciences d'Outre-mer, Paris, 189 p. (Travaux et Mémoires de l'académie des sciences d'Outre-Mer : 8).

NUNN G.-E. 1934. – Magellan's route in the Pacific. *The Geographical Review* 24 : 615-633.

PASCAL M. 1982. – Les espèces mammaliennes introduites dans l'archipel des Kerguelen (territoire des T.A.A.F.). *Comité National Français pour les Recherches Antarctiques* 51 : 269-280.

PASCAL M. 1983. – L'introduction des espèces mammaliennes dans l'archipel des Kerguelen (océan Indien Sud). Impact de ces espèces exogènes sur le milieu insulaire. *Comptes Rendus de la Société de Biogéographie* 59 : 257-267.

PASCAL M. & CHAPUIS J.-L. 2000. – Éradication de mammifères introduits en milieux insulaires : questions préalables et mise en applications. *Revue d'Écologie (la Terre et la Vie)*, Supplément 7 : 85-104.

PASCAL M., LORVELEC O., VIGNE J.-D., KEITH P. & CLERGEAU P. (Eds) 2003. – *Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et disparitions*. INRA, CNRS, MNHN, Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable, Direction de la Nature et des Paysages, Paris, 381 p. (http:// www.rennes.inra.fr/ scribe/ recherche/ inventaire.htm.)

PASCAL M., BEAUCOURNU J.-C. & LORVELEC O. 2004. – An enigma: the lack of Siphonaptera on wild rats and mice on densely populated tropical islands. *Acta Parasitologica* 49: 168-172.

PASCAL M., LORVELEC O. & VIGNE J.-D. 2005. – Holocene turnover of the French vertebrate fauna. *Biological Invasions* 7 : 99-106.

PASCAL M., LORVELEC O. & VIGNE J.-D. 2006. – *Invasions biologiques et extinctions : 11 000 ans d'histoire des Vertébrés en France*. Paris, Belin et Quæ : 350 p.

PETERSON A.-P. 2004. – *Zoonomen Nomenclatural Data*. http:// www.zoonomen.net/ avtax/ frame.html. (consulté en mai 2005).

PITMAN R.-L. 1985. – The marine birds of Alijos Rocks, Mexico. *Western Birds* 16 : 81-92.

PITMAN R.-L. 1996. – Almost atoll. *Natural History* 105 : 60-64.

PITMAN R.-L. & JEHL J.-R. Jr 1998. – Geographic variation and reassessment of species limits in the "masked" boobies of the Eastern Pacific Ocean. *The Wilson Journal of Ornithology* 110: 155-170.

PITMAN R.-L., BALLANCE L.-T. & BOST C. 2006. – Clipperton Island: pig sty, rat hole and booby prize. *Marine Ornithology* 33 (2005) : 193-194.

PRITCHARD P.-C.-H. 1997. – Evolution, phylogeny, and current status, *in* LUTZ P.-L. & MUSICK J.-A. (Eds), *The Biology of Sea Turtles*. C.R.C. Press Inc, Boca Raton, First Edition : 1-28.

SACHET M.-H. 1960. – Histoire de l'île Clipperton. *Cahiers du pacifique* 2 : 3-32.

SACHET M.-H. 1962a. – Monographie physique et biologique de l'île Clipperton. *Annales de l'Institut Océanographique de Monaco* 40(1), 107 p., 12 pl.

SACHET M.-H. 1962b. – Geography and land ecology of Clipperton Island. *Atoll Research Bulletin* 86 : 115 p.

SACHET M.-H. 1962c. – Flora and vegetation of Clipperton Island. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 31(10) : 249-307.

SACHET M.-H. 1963. – History of change in the biota of Clipperton Island, *in* GRESSITT J.-L. (Ed.), *Pacific Basin Biogeography. Biotic balance. A symposium*. Bishop Museum Press, Honolulu : 525-534.

SCHWANER T.-D. & INEICH I. 1998. – *Emoia cyanura* and *E. impar* (Lacertilia, Scincidae) are partially syntopic in American Samoa. *Copeia* 1998 : 247-249.

SHINE C., WILLIAMS N. & GÜNDLING L. 2000. – *Guide pour l'élaboration d'un cadre juridique et institutionnel relatif aux espèces exotiques envahissantes*. IUCN, Gland, Cambridge et Bonn, xv + 164 p.

SIMBERLOFF D. 2001. – Eradication of island invasives: practical actions and results achieved. *Trends in Ecology & Evolution* 16 : 273-274.

SIMBERLOFF D. 2003. – How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conservation Biology* 17 : 83-92.

SMITH H.-M. & TAYLOR E.-H. 1950. – An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. *United States National Museum Bulletin* 199 : i-v + 1-253.

SNODGRASS R.-E. & HELLER E. 1902. – Papers from the Hopkins Stanford Galapagos expedition, 1898-1899. XI. The birds of Clipperton and Cocos Islands. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 4 : 501-520.

STAGER K.-E. 1959. – Expedition to Clipperton Island. *Los Angeles County Museum Quarterly* 15: 13-14.

STAGER K.-E. 1964. – The birds of Clipperton Island, Eastern Pacific. *The Condor* 66 : 357-371.

TAXIT R.-G.-E. 1981a. – *Mission Clipperton 1980. Le milieu marin : rapport préliminaire*. Rapport 1. Institut de Médecine Tropicale du Service de Santé des Armées, OCEAN, Marseille, 30 p.

TAXIT R.-G.-E. 1981b. – *Mission Clipperton 1980. Le milieu terrestre*. Rapport 2. Institut de Médecine Tropicale du Service de Santé des Armées, OCEAN, Marseille, 12 p.

TAXIT R.-G.-E. 1981c. – *Mission Clipperton 1980. Les oiseaux*. Rapport 3. Institut de Médecine Tropicale du Service de Santé des Armées, OCEAN, Marseille, 7 p.

TAXIT R. G. E. 1981d. – La biologie de Clipperton ou les conséquences du déséquilibre d'un écosystème sur les problèmes de survie. *Médecine tropicale* 41 : 671-674.

TAXIT R. G. E. & EHRHARDT J.-P. 1981. – Précarité de l'écosystème lagunaire de Clipperton. *Revue Internationale d'Océanographie médicale* 63-64: 49-63.

THIBAULT J.-C. 1988. – Les oiseaux de l'île de Clipperton, *in* THIBAULT J.-C. & GUYOT I. (Eds), *Livre Rouge des Oiseaux Menacés des Régions Françaises d'Outre-Mer*. Éditions CIPO : 81-85. (Monographie n°5)

TOWNS D.-R. & BROOME K.-G. 2003. – From small Maria to massive Campbell: forty years of rat eradications from New Zealand Islands. *New Zealand Journal of Zoology* 30 : 377-398.

TOWNS D.-R. & FERREIRA S.-M. 2001. – Conservation of New Zealand lizards (Lacertilia: Scincidae) by translocation of small populations. *Biological Conservation* 98 : 211-222.

TOWNS D.-R., DAUGHERTY C.-H. & CREE A. 2001. – Raising the prospects for a forgotten fauna: a review of 10 years of conservation effort for New Zealand reptiles. *Biological Conservation* 99 : 3-16.

TOWNS D.-R., PARRISH G.-R. & WESTBROOKE I. 2003. – Inferring vulnerability to introduced predators without experimental demonstration: case study of Suter's skink in New Zealand. *Conservation Biology* 17 : 1361-1371.

UETZ P., ETZOLD T. & CHENNA R. (Eds) 2003. – *The European Molecular Biology Laboratory (E.M.L.B.) Reptile Database*. Systematics Working Group of the German Herpetological Society (DGHT). http:// www.embl-heidelberg.de/ ~uetz/ LivingReptiles.html. (Version du 20 juin 2003).

VAN DENBURGH J. & SLEVIN J.-R. 1914. – Reptiles and amphibians of the islands of the West Coast of North America. *Proceedings of the California Academy of Sciences, Fourth Series* 4 : 129-152.

VIGNE J.-D. 1999. – The large "true" Mediterranean Islands as a model for the Holocene human impact on the European vertebrate fauna? Recent data and new reflections, *in* BENECKE N. (Ed.), *The Holocene History of the European Vertebrate Fauna. Modern Aspects of Research. Workshop, 6-9th April 1998, Berlin*. Deutsches Archäologisches Institut, Eurasien-Abteilung, Berlin : 295-322. (Archäologie in Eurasien 6).

VITOUSEK P.-M., MOONEY H.-A., LUBCHENCO J. & MELILLO J.-M. 1997. – Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277 : 494-499.

VOGEL P., COSSON J.-F. & LOPEZ JURANDO F. 2003. – Taxonomic status and origin of the shrews (Soricidae) from the Canary Islands inferred from a mtDNA comparison with European Crocidura species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27 : 271-282.

WHITE J.-P., CLARK G. & BEDFORD S. 2000. – Distribution, present and past, of *Rattus praetor* in the Pacific and its implications. *Pacific Science* 54 : 105-117.

WILLIAMSON M. 1996. – *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London, xii + 244 p.

WILSON D.-E. & REEDER D.-A.-M. (Eds) 2005. – *Mammals Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Smithsonian Institution Press, Washington & London, third edition, vol. 1 & 2 : 2 142 p.

ZUG G.-R. 1991. – The lizards of Fiji: natural history and systematics. *Bishop Museum Bulletin in Zoology* 2 : i-xii + 1-136.

ADJEROUD Mehdi
UMR 5244 CNRS-EPHE-UPVD
Centre de Biologie et Écologie tropicale et méditerranéenne
Université de Perpignan
via Domitia
66860 Perpignan Cedex
France
adjeroud@univ-perp.fr

ALBENGA Laurent
Muséum national d'Histoire Naturelle
Département Milieux et Peuplements aquatiques
CP 53 - 61, rue Buffon
75231 Paris Cedex 05
France
albenga@mnhn.fr

ALCANTARA Pablo Hernandez
Laboratorio de Ecologia y Biodiversidad
de Invertebrados Marinos
Instituto de Ciencias del Mar y Limnologia
Universidad Nacional Autonoma de Mexico
Apdo Postal 70-305
Mexico D.F., 04510
Mexique
pabloh@icmyl.unam.mx

BALLANCE Lisa
Southwest Fisheries Science Center
NOAA Fisheries
8604 La Jolla Shores Drive
La Jolla, California 92037
USA
lisa.ballance@noaa.gov

BÉAREZ Philippe
Muséum national d'Histoire naturelle
Département Écologie et Gestion de la Biodiversité
USM 303/UMR 5197
CP 56 - 55 rue Buffon
75231 Paris Cedex 05
France
bearez@mnhn.fr

BERGEOT Nicolas
Royal Observatory of Belgium
1180-Brussels
Belgique
nicolas.bergeot@oma.be

BETTAREL Yvan
IRD, UMR 5119 ECOLAG
Université de Montpellier 2 - CC 093
Place Eugène Bataillon
34095 Montpellier Cedex 5
France
yvan.bettarel@ird.fr

BOST Charles-André
Centre d'Études biologiques de Chizé
CNRS
79360 Villiers-en-Bois
France
bost@cebc.cnrs.fr

BOUCHARD Jean-Marie
40, rue Babou Salama
97600 Mamoudzou
Mayotte
bouchard@mnhn.fr

BOUIN Marie-Noelle
Centre de Météorologie marine (CNRM/CMM)
13, rue du Chatellier
BP 90411
29604 Brest Cedex
France
mnb@shom.fr

BOURROUILH-LE JAN Françoise
Centre de Sédimentologie comparée et appliquée
132, rue Lamartine
33400 Talence
France
f.bourrouilh-lejan@orange.fr

Chercheur associé à :
Antenne Muséum d'Histoire Naturelle de Paris - EPHE
Centre d'Opunohu, Tahiti, Polynésie française

CALMANT Stéphane
IRD
CP 7091, Lago Sul
71619 - 970 Brasilia (DF)
Brésil
stephane.calmant@ird.fr

CHARPY Loïc
IRD, UR 167
Centre d'Océanologie de Marseille
rue de la Batterie des Lions
13007 Marseille
France
loïc.charpy@univmed.fr

Liste des auteurs

CHENG Lanna
Scripps Institution of Oceanography
University of California
San Diego
La Jolla, CA 92093-0202
USA
lcheng@ucsd.edu

CLEVA Régis
Muséum national d'Histoire naturelle
Département Milieux et Peuplements aquatiques
CP 53 - 61, rue Buffon
75231 Paris Cedex 05
France
cleva@mnhn.fr

COUTÉ Alain
Muséum national d'Histoire naturelle
Département Régulations, Développement,
Diversité moléculaire
USM 505
CP 39 - 57, rue Cuvier
75231 Paris Cedex 05
France
acoute@mnhn.fr

DUZER Danielle
Institut des Sciences de l'Évolution
UMR CNRS-UMII 5554
Université Montpellier II - Case 61
Place E. Bataillon
34095 Montpellier Cedex 05
France

ÉTIENNE Jean-Louis
7e Continent
11, rue Caulaincourt
75018 Paris
France
info@jeanlouisetienne.com

FERRIER Jackie
Institut des Sciences de l'Évolution
UMR CNRS-UMII 5554
Université Montpellier II - Case 61
Place E. Bataillon
34095 Montpellier Cedex 05
France
jacqueline.ferrier@univ-montp2.fr

FLOT Jean-François
Muséum national d'Histoire naturelle
Département Systématique & Évolution
UMR7138UPMC-CNRS-MNHN-IRD "Systématique,
Adaptation, Evolution"
CP 26 - 57 rue Cuvier
75231 Paris Cedex 05
France
jfflot@mnhn.fr

Georg-August-Universität Göttingen
Geowissenschaftliches Zentrum
Courant Research Centre Geobiology
Goldschmidtstr. 3
37077 Göttingen
Allemagne

GARROUSTE Romain
Muséum national d'Histoire naturelle
Département Histoire de la Terre
USM 203
Laboratoire d'Entomologie
CP 50 - 45, rue Buffon
75231 Paris Cedex 05
France
garroust@mnhn.fr

Université du Sud-Toulon-Var
Laboratoire PROTEE EA 3819
Équipe d'Écologie et Biologie des Milieux aquatiques
83957 La Garde
France
romain.garrouste@univ-tln.fr

GREGORI Gérald
LMGEM
Centre d'Océanologie de Marseille
Campus de Luminy - Case 901
13007 Marseille
France
gerald.gregori@univmed.fr

GUILLOT Antoine
INSU/CNRS
Division technique, Batiment IFRTP
BP 74
Technopôle Brest-Iroise
29280 Plouzané
France
antoine.guillot@ifremer.fr

HERVÉ Christophe
Muséum national d'Histoire naturelle
Département Systématique et Évolution, USM 601
CP 53 - Section arthropodes terrestres
61, rue Buffon
75231 Paris Cedex 05
France
phil@mnhn.fr

d'HONDT Jean-Loup
Muséum national d'Histoire naturelle
Département Milieux et Peuplements aquatiques
USM 403
55, rue de Buffon
75231 Paris Cedex 05
France
dhondt@mnhn.fr

HERMOSO-SALAZAR Margarita
Laboratorio de Ecología y Biodiversidad de Invertebrados Marinos
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Aptdo. Postal 70-305
México, D. F., 04510.
Mexique
hermoso@icmyl.unam.mx

INEICH Ivan
Muséum national d'Histoire naturelle
Département Systématique et Évolution
USM 602 - Section Reptiles
CP 30 - 25 rue Cuvier
75231 Paris Cedex 05
France
ineich@mnhn.fr

JAN Gwénaële
NOVELTIS
Parc technologique du Canal
2, avenue de l'Europe
31520 Ramonville-Saint-Agne
France
gwenaele.jan@noveltis.fr

KAISER Kirstie L.
Santa Barbara Museum of Natural History
Invertebrate Zoology
2559 Puesta del Sol Road
Santa Barbara, CA 93105
USA
kirstie.kaiser@gmail.com

LAGUARDA FIGUERAS Alfredo
Laboratorio de Sistematica y Ecologia de Equinodermos
Instituto de Ciencias del Mar y Limnologia
Universidad Nacional Autonoma de Mexico
Apdo Postal 70-305
Mexico D.F., 04510
Mexique
laguarda@icmyl.unam.mx.

LANGLADE Marie-Josée
IRD, UR 167 (CYROCO)
Centre d'Oocéanologie de Marseille
Traverse de la Batterie des Lions
13007 Marseille
France
marie-jose.langlade@univmed.fr

LE CORRE Matthieu
Laboratoire Ecomar - Université de la Réunion
15, avenue René Cassin
BP 7151, 97715 Saint-Denis
Ile de la Réunion
France
lecorre@univ-reunion.fr

LEDRU Marie-Pierre
IRD-UR 32 - MSE - Université Montpellier II
Place E. Bataillon
34095 Montpellier Cedex 05
France
marie-pierre.ledru@ird.fr

LOEZ-BLEY Caroline
Muséum national d'Histoire naturelle
Département Régulations, Développement,
Diversité moléculaire
USM 505
CP 39 - 57, rue Cuvier
75231 Paris Cedex 05
France
bley.loez@gmail.com

LORVELEC Olivier
Institut national de la Recherche agronomique (INRA)
Équipe Écologie des Invasions biologiques (EIB)
UMR 0985 INRA/Agrocampus ouest
Écologie et Santé des Écosystèmes (ESE)
SCRIBE, IFR 140,
Avenue du Général Leclerc
Campus de Beaulieu
35042 Rennes Cedex
France
olivier.lorvelec@rennes.inra.fr

Liste des auteurs

MENOU Jean-Louis
IRD
BP A5
Nouméa Cedex
Nouvelle Calédonie
menou@noumea.ird.nc

N'YEURT Antoine
IRD
UMR 7138 "Systématique, Adaptation, Évolution"
BP A5
Nouméa Cedex
Nouvelle Calédonie
nyeurt@gmail.com

PAGANO Marc
IRD, UR 167
Centre d'Océanologie de Marseille
rue de la Batterie des Lions
13007 Marseille
France
marc.pagano@univmed.fr

PASCAL Michel
Institut national de la Recherche agronomique (INRA)
Équipe Écologie des Invasions biologiques (EIB)
UMR 0985 INRA/Agrocampus ouest
Écologie et Santé des Écosystèmes (ESE)
SCRIBE, IFR 140,
Avenue du Général Leclerc
Campus de Beaulieu
35042 Rennes Cedex
France
michel.pascal@rennes.inra.fr

PAYRI Claude
IRD
UMR 7138 "Systématique, Adaptation, Évolution"
BP A5
Nouméa Cedex
Nouvelle Calédonie
claude.payri@noumea.ird.nc

Université de Polynésie française
BP 6570
Faa
Tahiti
Polynésie française

PERRETTE-GALLET Catherine
Muséum national d'Histoire naturelle
Département Régulations, Développement,
Diversité moléculaire
USM 505
CP 39 - 57, rue Cuvier
75231 Paris Cedex 05
France
cathy.perrettegallet@free.fr

PITMAN Robert
Southwest Fisheries Science Center
NOAA Fisheries
8604 La Jolla Shores Drive
La Jolla, California 92037
USA
robert.pitman@noaa.gov

POUPIN Joseph
Institut de Recherche de l'École navale
IRENav, BP 600
29240 Brest Armées
France
joseph.poupin@ecole-navale.fr

RODIER Martine
IRD, UR 167
Centre d'Océanologie de Marseille
Campus de Luminy, Case 901
13007 Marseille
France
martine.rodier@univmed.fr

ROUSSEAU Denis-Didier
École normale supérieure
Laboratoire de Météorologie dynamique
& CERES-ERTI
24 rue Lhomond
75231 Paris Cedex 05
France
rousseau@lmd.ens.fr

SARAZIN Gérard
Laboratoire de Géochimie des Eaux
Université Paris 7, CP 7052
2, place Jussieu
75251 Paris Cedex 05
France

SCHEVIN Patrick
Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive
(UMR 5175)
1919, route de Mende
34293 Montpellier Cedex 5
France
patrick.schevin@cefe.cnrs.fr

SÉRET Bernard
Muséum national d'Histoire naturelle
Déptartement Systématique et Évolution
USM 602 Taxonomie et Collections
CP 51 - 55 rue Buffon
75231 Paris Cedex 05
France
seret@mnhn.fr

SOLíS MARíN Francisco Alonso
Laboratorio de Sistematica y Ecologia de Equinodermos
Instituto de Ciencias del Mar y Limnologia
Universidad Nacional Autonoma de Mexico
Apdo Postal 70-305
Mexico D.F., 04510
Mexique
fasolis@icmyl.unam.mx

SOLíS-WEISS Vivianne
Laboratorio de Ecologia y Biodiversidad
de Invertebrados Marinos
Instituto de Ciencias del Mar y Limnologia
Universidad Nacional Autonoma de Mexico
Apdo Postal 70-305
Mexico D.F., 04510
Mexique
solisw@mar.icmyl.unam.mx

TESTUT Laurent
Laboratoire d'Études en Geophysique
et Oceanographie spatiales (LEGOS)
UMR5566
14, avenue Edouard Belin
31400 Toulouse
France
laurent.testut@legos.obs-mip.fr

TRICHET Jean
Professeur émérite
391, rue de Lorette
45160 Olivet
France
jgtrichet@tele2.fr

VAN WORMHOUDT Alain
Station de Biologie marine
UMR 5178 - Équipe écogénétique
Muséum national d'Histoire naturelle
BP 225
29900 Concarneau
France
avw@mnhn.fr

WEIMERSKIRCH Henri
Centre d'Études biologiques de Chizé
CNRS UPR 1934
79360 Villiers-en-Bois
France
henriw@cebc.cnrs.fr

Muséum national d'Histoire naturelle
Publications Scientifiques
Diffusion :
57 rue Cuvier - CP 39 - F 75231 Paris Cedex 05
Tel. : [33] 01 40 79 48 05
Fax : [33] 01 40 79 38 40
e-mail : diff.pub@mnhn.fr
http://www.mnhn.fr/pubsci

IRD
Diffusion :
32 avenue Henri-Varagnat - F 93143 Bondy Cedex
Tél. : [33] 01 48 02 56 49
e-mail : diffusion@bondy.ird.fr

Crédit photo des pages intérieures

Laurent Albenga, G.-R. Allen, An Image-Based Key to the Zooplankton of the Northeast (USA), Philippe Béarez, Yvan Bettarel, C.-A. Bost, Jean-Marie Bouchard, Françoise Bourrouillh-Le Jan, Loïc Charpy, CNES, Alain Couté, J.-F. Dejouannet, Xavier Desmier, C. de Eguilior, Équipe Gédéon, Jackie Ferrier, Jean-François Flot, M. Foulquié, Camille Fresser, S. Frontana, B. Garibald, Romain Garrouste, A. Guillot, Christophe Hervé, C.-P. Hickman, Olivier Lorvelec, Jean-Louis Menou, Michel Pascal, Catherine Perrette-Gallet, Joseph Poupin, Septième Continent, Patrick Schevin, Bernard Séret, 7e Continent, Francisco Solís Marín, Vivianne Solís-Weiss, Henry Weimerskirch.

Date de distribution : le 7 mai 2009
Achevé d'imprimer en mai 2009
par Bialec à Nancy
Dépôt légal : mai 2009

PHOTOCOPIES

Les publications scientifiques du Muséum adhèrent au Centre français d'Exploitation du Droit de Copie (CFC), 20, rue des Grands Augustins, 75006 Paris. Le CFC est membre de l'*International Federation of Reproduction Rights Organisations (IFRRO)*. Aux États-Unis d'Amérique, contacter le *Copyright Clearance Center, 27 Congress street, Salem, Massachusetts, 01970.*

PHOTOCOPIES

The scientific publications of the Museum adhere to the Centre français d'Exploitation du Droit de Copie (CFC), 20, rue des Grands Augustins, 75006 Paris. *The CFC is a member of International Federation of Reproduction Rights Organizations (IFRRO). In USA, contact the Copyright Clearance Center, 27 Congress street, Salem, Massachusetts, 01970.*

Clipperton

environnement et biodiversité d'un microcosme océanique

L' île de Clipperton appartient à une chaîne volcanique sous-marine jeune portée par la plus grande plaque tectonique du globe. Située à l'intersection des régions biogéographiques Indo-ouest Pacifique et Pacifique est, elle est très éloignée de l'épicentre de la biodiversité situé dans l'arc Indo-malais, d'où l'intérêt de son étude. Unique atoll corallien du Pacifique est, aujourd'hui complètement fermé, son lagon est le siège de processus biogéochimiques originaux. Désormais inhabitée, Clipperton a connu plusieurs périodes d'occupations humaines pendant la fin du XIX^{e} siècle et le début du XX^{e} siècle, puis ultérieurement des occupations de quelques jours à quelques mois. Dans cette synthèse des résultats de l'expédition organisée par Jean-Louis Étienne entre décembre 2004 et avril 2005, les chercheurs livrent le bilan des connaissances géophysiques, géomorphologiques, géochimiques et environnementales, et dressent l'état actuel de la biodiversité terrestre, marine et lagunaire de l'île.

The island of Clipperton belongs to a young underwater chain of the largest tectonic plate of the globe. Located at the intersection of the western Indo-Pacific and the eastern Pacific regions, Clipperton is of interest because it lies far from the epicenter of biodiversity in the Indo-Malayan arc. The sole coral atoll of the East Pacific and now completely closed, its lagoon is the seat of unusual biogeochemical processes. Although no longer inhabited, Clipperton saw several periods of human occupation during the end of the nineteenth and the beginning of the twentieth century, followed by later occupations lasting from a few days to a few months. In this synthesis of the results of the expedition, which took place between December 2004 and April 2005 and was organized by Jean-Louis Étienne, researchers present the results concerning the geophysical, geomorphological, geochemical and environmental aspects, and update the inventories of the marine, lagoonal and terrestrial biodiversity of the island.






MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
IRD Éditions
expédition CLIPPERTON
FONDATION TOTAL

ISSN 1281-6213

ISBN MNHN : 978-2-85653-612-4
ISBN IRD : 978-2-7099-1660-8

9 782856 536124

Prix : 59 € TTC