

~~Les~~ mangroves : leur intérêt et leur conservation

Samuel C. Snedaker

AVANT-PROPOS

Les formations de mangroves (appelées « mangal » par certains auteurs) sont caractéristiques de nombreuses zones littorales des régions tropicales et subtropicales. Bien qu'elles ne recouvrent que des étendues relativement limitées, les mangroves jouent un rôle important dans les pays tropicaux pour de multiples raisons, notamment dans leur relation avec la pêche et comme zone d'interactions entre la terre et la mer. Etant cependant sensibles aux influences extérieures, elles sont de plus en plus affectées et même menacées de disparition par la mise en valeur des terres et la pollution.

La recherche scientifique et la formation de spécialistes en matière de mangroves font partie des programmes en cours de l'Unesco sur différents types d'écosystèmes tropicaux. Ces travaux sur les mangroves sont effectués grâce aux efforts conjoints du Programme sur les sciences de la mer et du Programme sur l'homme et la biosphère (MAB), en collaboration avec plusieurs comités de CIUS. Les activités comportent la promotion de projets de recherche pilotes sur les écosystèmes des mangroves dans différentes parties du monde, la réunion d'un séminaire régional sur les utilisations humaines des zones de mangroves et leurs conséquences au niveau de la gestion (Bangladesh, décembre 1973), ainsi que la préparation et la publication d'une bibliographie annotée sur le sujet.

Etant donné l'importance de ces écosystèmes côtiers trop peu connus, la rédaction a estimé qu'il serait utile de présenter, dans *Nature et ressources*, une vue d'ensemble de leur structure et de leurs fonctions ainsi que des problèmes concernant leur utilisation rationnelle et leur conservation. Samuel C. Snedaker, président du Groupe de travail SCOR/Unesco sur l'écologie des mangroves, a donc été invité à rédiger cet article.

INTRODUCTION

Depuis la fin des années soixante, les mangroves et les terres à mangroves ont fait l'objet d'un intérêt accru, lorsque l'on a mieux compris leur rôle concernant leur relation avec la pêche. Parallèlement, de vastes zones de forêts de mangroves ont disparu dans le monde, pour différentes raisons, notamment par la mise en valeur des terres à des fins agricoles, par la dérivation des

SAMUEL C. SNEDAKER est professeur adjoint de biologie et ressources vivantes à l'École des sciences marines et atmosphériques de l'Université de Miami.

caux doux dont elles dépendent et par leur exploitation pour la production de bois et autres produits forestiers. Au niveau international, l'intérêt a essentiellement porté sur le rôle des mangroves dans le maintien des activités de pêche côtière et en estuaire, ainsi que dans la protection des basses terres du littoral et dans la production régulière de bois et autres produits à usages domestiques et commerciaux. En dépit de cette prise de conscience et de la reconnaissance de leur importance, les mangroves demeurent un écosystème menacé et très décrié, en partie parce que les responsables des décisions relatives aux ressources n'ont pas une compréhension suffisante des facteurs écologiques fondamentaux dont dépendent les mangroves et leur fonctionnement. Bien souvent, ils n'ont pas conscience des profits économiques directs qui peuvent être tirés des pêches dépendant des mangroves. Pour le développement de la zone côtière tropicale, il est possible, dans la plupart des cas, de combiner les besoins de la société et ceux de la conservation des mangroves dans les programmes d'utilisation. Cependant, afin de réaliser cet équilibre entre l'homme et la nature, il convient d'évaluer avec précision la relation entre l'intérêt que présentent les mangroves et les caractéristiques de leur environnement.

CÉNÉRALITÉS

Le terme de « mangroves » se réfère à un groupe de plantes ligneuses* (50 environ selon la définition que l'on adopte) qui se développent le long des côtes protégées des zones tropicales et subtropicales et qui ont la particularité de pouvoir pousser dans un milieu à dépôts salins présentant diverses formes de terrain côtiers à sols anaérobies caractéristiques. Les mangroves se reconnaissent habituellement à la présence fréquente de pneumatophores, de racines-échasses et de graines vivipares. Les zones littorales à mangroves sont plus ou moins protégées de l'activité continue des vagues et reçoivent des rapports d'eau douce terrestre pendant au moins une partie de l'année. Les eaux des mangroves sont appelées polyhalines, ce qui signifie que leur teneur en sel varie au cours de l'année en fonction inverse de l'apport en eau douce. Les étendues d'eau côtières caractérisées par des eaux à salinité variable et influencées par les marées sont appelées estuaires (du mot latin *aestus*, marée). Les mangroves sont ainsi constamment associées aux estuaires et à leurs ressources halieutiques et sont soumises aux mêmes exigences environnementales. Bien que de nombreux chercheurs aient qualifié cet environnement côtier de « difficile » du fait des

problèmes physiologiques de la vie en milieu salin, il faut néanmoins se rendre à l'évidence que les mangroves, en tant que communauté d'espèces de plantes ligneuses assurant leur propre régénérescence et entretien, ne pourraient pas exister ailleurs.

LES MANGROVES ET LA SALINITÉ

Bien que les mangroves vivent en milieu salin, elles ont un grand besoin d'eau douce pour maintenir un équilibre optimal de salinité et pour recevoir les éléments nutritifs contenus dans les écoulements terrestres. Les mangroves prédominent dans les zones littorales salines, car elles ont une tolérance au sel plus élevée que les autres espèces potentiellement concurrentes. La tolérance des mangroves provient de deux stratégies opposées qui se sont développées parmi les différentes espèces pour leur permettre de s'adapter à la salinité du sol. La première, illustrée par l'espèce *Rhizophora*, consiste en une membrane empêchant le passage du sel située au niveau du système racinaire. Les racines peuvent alors permettre le passage de l'eau et des éléments nutritifs indispensables, à l'exclusion des sels. La seconde stratégie, par contre, trouve son meilleur exemple dans les *Avicennia*: le sel peut pénétrer librement dans le xylème et passer à travers les stomates de la feuille dans le courant d'eau de la transpiration. Une fois passé le stomate, le sel se cristallise à la surface de la feuille. On suppose qu'il existe un système interne d'exclusion du sel entre le xylème et le phloème jouant, là aussi, un rôle d'isolant entre le mécanisme physiologique complexe de la plante et l'environnement salin.

Outre la stratégie spécifique d'adaptation à la salinité, chaque espèce de mangrove est liée à une salinité optimale qui varie d'une espèce à l'autre, et pour laquelle sa respiration contrôlée par salinité est minimale. Pour des salinités dépassant l'optimum propre à cette espèce, la respiration s'accroît, entraînant une baisse de la croissance nette de la plante. Pour des salinités inférieures à l'optimum, les espèces concurrentes, adaptées à maximiser leur efficacité métabolique à une salinité plus basse, sont alors avantagées et peuvent devenir l'espèce dominante de ce site particulier.

En traversant une forêt de mangroves depuis le bord de l'eau vers l'intérieur des terres, on observe habituellement une variation de la salinité des sols — qui augmente, en général, lorsque l'on progresse vers l'intérieur — et une zonation correspondante des espèces de mangroves. Chaque espèce occupe la zone de salinité à laquelle elle est le mieux adaptée, c'est-à-dire dans laquelle elle consacre plus d'énergie à sa croissance

qu'à sa survie (c'est-à-dire sa respiration) par rapport aux espèces concurrentes potentielles. Cette adaptation dynamique aux régimes de salinité est appelée « base métabolique de zonation ».

Cette adaptation permet aux mangroves de survivre pour des salinités de sol atteignant une limite supérieure d'environ 90 ppm, surtout parce que les espèces concurrentes potentielles sont nettement moins tolérantes. Les études concernant les mangroves poussant en eau douce sur des terres intérieures plus élevées semblent indiquer l'absence de concurrents potentiels ou la présence d'eau impure mais contenant certains sels, probablement à faible concentration. Par exemple, *Sonneratia Fomes*, le « sundri » du delta du Gange, n'est généralement pas considérée comme une mangrove en raison de son exigence en eau douce relativement pure. Cependant, la faible salinité ambiante se situe dans les limites de tolérance des sundri mais elle est suffisamment élevée pour exclure la concurrence de plantes moins tolérantes.

Les pratiques utilisées pour la gestion de l'eau réduisent le ruissellement vers la zone côtière et peuvent considérablement influencer sur la zonation et la distribution des espèces de mangroves par accroissement de la salinité. Les espèces moins tolérantes perdent du terrain au profit des plus tolérantes et les zones se déplacent vers l'intérieur des terres. Souvent, lorsque le processus de salinisation est important, il se produit une diminution de la zone des mangroves et une dégradation générale de la santé de la forêt. Ce processus et ses conséquences s'accroissent dans les régions arides telles que le delta de l'Indus au Pakistan, de l'Ord en Australie, mais se produisent également dans les zones plus humides, telles que le delta du Gange en Inde et au Bangladesh. Même dans les pays développés, les pratiques de gestion des eaux intérieures tiennent rarement compte des conséquences possibles sur les régimes de salinité côtière et sur la santé de l'écosystème des mangroves.

LES MANGROVES ET LE MOUVEMENT DE VA-ET-VIENT DES EAUX

Les forêts de mangroves sont considérées comme des systèmes ouverts, car sur les plans hydrologique et hydraulique elles sont reliées aux deux systèmes amont et aval. Les éléments nutritifs nécessaires pour une productivité constante sont apportés par l'eau à partir de sources terrestres en amont et de sources océaniques en aval; ces éléments, sous forme de matière organique végétale provenant de la litière des arbres, sont transportés par l'eau — plus ou moins loin en aval — vers

les systèmes d'estuaires. Cependant, au sein de la forêt de mangroves elle-même, l'eau a un rôle d'une importance équivalente comme agent de transport, car elle apporte les éléments nutritifs et l'oxygène au système racinaire, elle évacue le gaz carbonique, les déchets toxiques et les débris organiques, elle assure enfin le maintien permanent de l'équilibre en sel du sol. La force motrice est la marée et le mécanisme principal consiste en un échange de masses et en un phénomène de concentration-dilution à la fois par advection et par diffusion. Les caractéristiques actuelles de l'effet de va-et-vient des eaux pour n'importe quel site sont fonction de l'hyssographie (superficie potentiellement inondée en fonction de l'élévation relative par rapport à un plan donné, tel que le niveau moyen de la mer) et du système local des marées. La productivité des mangroves est liée à la périodicité et à la fréquence de l'effet de va-et-vient des marées et à la qualité des eaux d'inondation; un mouvement fréquent d'eaux modérément salines et relativement enrichies d'éléments nutritifs correspond aux taux permanents de productivité les plus élevés. L'auteur et ses collaborateurs ont également utilisé cette relation entre les deux phénomènes afin de montrer que les différents types de forêts de mangroves possédant des caractéristiques de structure et de fonctionnement communes peuvent être distingués sur la base de la topographie locale (hypso-graphie), des différentes fréquences d'inondation et du schéma de circulation d'eau.

La variété du mode d'inondation a plusieurs conséquences importantes, chacune contribuant à modifier la qualité de l'eau au fur et à mesure qu'elle avance vers l'intérieur. Lorsque l'eau pénètre dans un substrat où prédominent les mangroves, elle perd progressivement son oxygène (le substrat de surface est essentiellement réduit par une importante demande en oxygène) et ses éléments nutritifs primaires, l'azote et le phosphore en particulier, qui se présentent sous forme instable et réactive. Sur de longues distances (de 0,5 à 1 km par exemple), la diminution de la concentration tend asymptotiquement vers zéro. Les éléments nutritifs, bien évidemment, sont absorbés par les organismes vivants, y compris les micro-organismes associés aux sédiments. Parallèlement, tandis que l'eau progresse, elle se charge de gaz carbonique (provenant de la respiration des organismes) et d'autres déchets métaboliques, tels que les sulfures. Leur concentration augmente au fur et à mesure que l'eau pénètre vers l'intérieur des terres. En outre, la concentration de chlorure (sel) tend à se modifier, car celui-ci se conserve dans l'environnement et évolue selon un gradient de concentration. Même

de l'eau de mer pure entraînera la dilution d'eau à concentration de chlorure plus élevée résultant d'une simple diffusion. Alors que la teneur en chlorure (salinité) de l'eau du sol interstitiel a tendance à augmenter à la suite d'une humidification suivie d'une période d'assèchement par évaporation, l'inondation périodique empêche une formation nocive de salinité. Dans de nombreuses zones de mangroves du monde, l'évacuation la plus complète des sels en excès se produit au cours de la saison humide ou pluvieuse, lorsque l'eau de surface provoque le gradient maximal. Dans les régions arides, la salinité du sol est contrôlée par l'eau salée proche de la côte, qui assure le pouvoir de dilution: la salinité interstitielle est rarement inférieure à la salinité de cette eau. Pour cette raison, la diversion de l'eau douce dans les régions arides du littoral diminue la capacité de l'eau côtière à réduire de façon appréciable la salinité des zones de mangroves. On observe fréquemment que, dans les abondants dépôts d'argile/limon des alluvions de ces régions, le sel a tendance à être concentré de façon irréversible dans les sédiments, ce qui produit une détérioration chronique de la productivité.

La topographie de surface des terres à mangroves est rarement uniforme et en pente douce vers la mer, mais présente au contraire des dépressions de différentes catégories, dimensions et profondeurs. Ces dépressions retiennent fréquemment les eaux qui s'y déposent; celles-ci, en s'évaporant, créent les conditions d'hyper-salinité et d'hyper-salinité extrême. Ces eaux stagnantes sont généralement: a) dépourvues d'éléments nutritifs utiles; b) anaérobies; c) enrichies de composés réfractaires et toxiques; d) de pH variable par perte de l'effet « tampon » de l'eau dû à la précipitation des carbonates. Les environnements arides présentent des conditions identiques mais moins graves dans la zone intérieure au-delà des mangroves. Les études menées à Puerto Rico, sur la côte méridionale aride, ont montré que la mortalité des espèces et la réduction de la hauteur des plantes sont en relation directe avec l'éloignement du littoral et la forte salinité des sédiments qui lui correspond.

LES MANGROVES ET LES ÉLÉMENTS NUTRITIFS

Le schéma général du cycle des éléments nutritifs des écosystèmes forestiers est désormais bien connu et l'on dispose d'une abondante documentation concernant de nombreuses forêts des régions tempérées et tropicales. Le cycle général a pour point de départ l'absorption et l'incorporation d'environ 17 éléments chimiques (élé-

ments nutritifs primaires) qui constituent les matériaux constitutifs de la matière organique. Il est essentiel de noter que ces éléments nutritifs sont incorporés au tissu végétal dans une proportion stœchiométrique assez précise. Si la proportion d'un des éléments est faible par rapport aux autres éléments, la productivité primaire s'en trouve limitée comme si tous les éléments étaient eux-mêmes limitatifs.

Généralement, en forêt — ainsi que dans les systèmes agricoles — les éléments nutritifs caractéristiques sont l'azote et le phosphore. La rapport stœchiométrique général est le suivant : carbone 45 %, oxygène 45 %, hydrogène 6 %, azote 1,5 %, potassium 1 %, calcium 0,5 %, magnésium 0,2 %, le 1,4 % restant est composé de soufre, de fer, de cuivre, de manganèse, de cobalt, de chlore, de zinc, de molybdène et de vanadium. Une fois ces éléments incorporés au tissu végétal, une proportion notable est emmagasinée dans la structure de la forêt et une proportion plus faible disparaît par consommation des herbivores et par les feuilles, les graines et la litière. Dans un système forestier proche du climat et par conséquent proche d'un fonctionnement à régime stable, la plus grande partie de la production primaire nette annuelle des arbres est perdue dans la litière. Ces débris organiques s'accumulent sur le sol de la forêt en une couche composée de feuilles, de brindilles, de branches, de fruits, de fleurs, etc., se décomposant en permanence sous l'action de micro-organismes. Le processus de décomposition produit une reminéralisation des éléments constitutifs primaires sous une forme permettant leur absorption par le système racinaire. Ainsi la source primaire d'éléments nutritifs pour chaque cycle annuel de la productivité provient de la décomposition de la litière sur le sol forestier. Les cycles minéraux des forêts sont considérés comme fermés du fait que le stock de base d'éléments nutritifs est entièrement contenu et recyclé à l'intérieur du système forestier.

Par contre, nous avons tendance à considérer les mangroves comme un écosystème forestier, mais cela ne concerne nullement le processus de recyclage des éléments nutritifs. Les mangroves se comportent de façon très différente car la litière s'y accumule rarement sur le sol forestier. En effet, elle est évacuée par la pénétration des marées et les inondations saisonnières en saison humide. Ainsi, en l'absence d'approvisionnement illimité d'éléments nutritifs du sol et d'un important processus de décomposition-reminéralisation sur place, la productivité des mangroves dépend presque exclusivement du réapprovisionnement en éléments nutritifs contenus dans l'eau des marées et des inondations saisonnières. Contrairement au mécanisme de recyclage des

éléments nutritifs d'une forêt terrestre, le cycle des mangroves doit être considéré comme « ouvert » : en effet, la source primaire des éléments nutritifs est extérieure au système et les éléments nutritifs entraînés avec la litière sont évacués du système sous forme de débris. Ainsi, pour fonctionner en système ouvert, les mangroves doivent bénéficier de l'accès libre des eaux en circulation pour les raisons mentionnées précédemment et afin que s'effectue le renouvellement annuel des éléments nutritifs. Il se produit, évidemment, un certain recyclage interne mais la relation entre l'apport d'éléments nutritifs d'origine interne et d'origine externe est mal connue.

LES MANGROVES ET LES SÉDIMENTS INORGANIQUES

L'une des légendes les plus courantes au sujet des mangroves prétendrait qu'en vertu de leur croissance et de leur fonctionnement, celles-ci provoquent la formation de terres nouvelles en direction de la mer dans le plan horizontal et en hauteur dans le plan vertical. L'explication viendrait apparemment du phénomène suivant : les racines-échasses et les pneumatophores arrêteraient les débris et les sédiments et les maintiendraient en place de façon permanente. En fait, ce phénomène n'est que très limité et ne se produit que dans des conditions très particulières. En général, les mangroves ont tendance à s'implanter selon les formes dessinées par l'érosion et l'accrétion alluvionnaire, bien qu'elles aient un rôle de stabilisation des bancs et des rives nouvellement créés sur lesquels elles se développent. L'expansion des superficies de mangroves est caractéristique des deltas actifs des tropiques et, à plus petite échelle, de toutes les accumulations de sédiments dans des environnements côtiers peu profonds et protégés. Cependant, dans un delta actif, les terrains de mangroves ont tendance à disparaître vers l'intérieur des terres par transition, conduisant à la domination de plantes non tolérantes aux sels dans les environnements humides et d'halophytes et de succulents désertiques dans les environnements arides. Les mangroves disparaissent également dans les parties d'un delta actif soumises à une érosion locale. Les formes d'érosion et d'accrétion ont un rôle considérable dans l'écologie des mangroves, bien au-delà de leur effet connu sur la répartition et la configuration des abrupts, des rives et des zones dénudées. Ce rôle concerne principalement, d'une part, le contrôle qu'elles exercent sur le niveau moyen des eaux locales en fonction de la hauteur des forêts de mangroves, et, d'autre part, leur influence sur la productivité des mangroves par l'apport

annuel de limons. Fondamentalement, dans la géomorphologie d'un delta, il se produit un transport net des matériaux (sable, limon, argile) vers l'aval dû à l'érosion qui se produit en amont, provoquant un dépôt et une accrétion sur le littoral en aval. Dans les régions non deltaïques soumises à des modifications géomorphologiques actives, un équilibre tend à s'instaurer, à l'intérieur d'une vaste superficie et à long terme, entre l'érosion et l'accrétion locales.

A une échelle très réduite, l'érosion et la formation de rives peuvent soit accélérer soit réduire le drainage et l'inondation des terres. En ce qui concerne les mangroves, cela modifie les influences du renouvellement en oxygène et en éléments nutritifs et du maintien de l'équilibre salin sur leur productivité. Dans de nombreuses zones de mangroves, il est fréquent de remarquer qu'une région antérieurement peuplée de mangroves a été détruite à la suite d'une modification de la rive ayant empêché le va-et-vient des eaux dans la forêt. Si les eaux sont bloquées par la formation de mares, elles deviennent anaérobies et les racines dépérissent rapidement dans un tel environnement. Si la zone des mares n'est pas submergée, la forêt se dégrade lentement du fait que les éléments nutritifs tendent à diminuer tandis que s'accumulent les sel. A l'inverse, lorsque les modifications géomorphologiques produisent une augmentation du va-et-vient des eaux (soit en fréquence, soit en amplitude), la croissance de la forêt de mangroves est stimulée. Les mécanismes stimulant cette croissance semblent fonctionner à l'opposé de ceux qui produisent la dégradation.

Cette formation annuelle de limons au cours des périodes de hautes eaux résulte du dépôt saisonnier de matériaux sur la plaine d'inondation. Les limons charrient des éléments nutritifs minéraux liés au colloïdes et aux minéraux fixés à la surface des particules. Une fois déposés sur le sol de la forêt, les éléments nutritifs peuvent être absorbés par les plantes. La formation de limons ou de vase s'effectue selon deux schémas généraux. Dans les zones où la hausse saisonnière du niveau de l'eau n'est pas importante et l'amplitude des marées relativement faible, les sédiments ont tendance à se déposer le long des voies d'eau et du pourtour des îles, formant une banquette surélevée. Il apparaît alors une structure forestière caractéristique dans laquelle les arbres de la banquette poussent mieux et avec plus de vigueur que ceux de l'intérieur, qui sont moins élevés et moins luxuriants. Dans les régions où la hausse du niveau des eaux d'inondation est élevée et l'amplitude des marées importante, il ne peut se former de banquette — du fait de la grande vitesse

de l'arrivée de l'eau — et la charge des limons a tendance à se répartir de façon plus uniforme sur la surface des sols de l'intérieur : il n'y a pas de bordure d'arbres élevés, mais la taille des arbres tend à être uniforme de la rive à l'intérieur. Dans ce dernier cas, cependant, les vagues de tempêtes provoquent un transport net des matériaux superficiels des sols à l'intérieur des terres, où ils s'accumulent progressivement. Au cours de l'ontogénèse d'une masse de terre, ces accumulations créent une zone intérieure dans laquelle la productivité des mangroves et la hauteur de la forêt sont relativement plus élevées. Par des accumulations successives, l'élévation du sol peut atteindre un niveau où les sels sont lessivés par les pluies, et les espèces non tolérantes aux sels, caractéristiques des environnements à eaux douces, deviennent dominantes. Dans les régions caractérisées par un dépôt côtier, les zones internes se transforment en une dépression qui, si elle est insuffisamment soumise au va-et-vient des eaux, provoque la dégradation de la forêt de mangroves et se transforme en étang hypersalin ou en étendue salée.

MANGROVES ET SOLS

Les substrats des sols des forêts de mangroves se classent principalement en deux catégories bien distinctes : organiques et inorganiques. Les processus généraux provoquant le dépôt des sédiments inorganiques et la genèse d'un sol ont déjà été étudiés. A l'inverse des sols élastiques, les sols organiques ne contiennent pas de quantités importantes de sables, de limons et d'argiles (au total, moins de 10 % du poids à sec) ; ils sont communément qualifiés de « tourbes » ou de « boues » organiques. Comme on peut s'y attendre, ces sols organiques se forment dans les environnements côtiers de mangroves dont les eaux charrient peu de sédiments inorganiques ou même pas du tout.

Il convient de remarquer que les tourbes et les boues organiques abondantes ne se forment et ne se conservent qu'en milieu anaérobie ou réducteur, c'est-à-dire dépourvu d'oxygène. Il est évident que dans un environnement riche en oxygène (oxydant), les matériaux organiques sont rapidement décomposés par des micro-organismes et par oxydation physique. Le matériau organique provient, en général, de la production nette et de la mortalité du système racinaire sous la surface du substrat. Dans la portion aérobie supérieure des sols, les vieilles racines, les radicelles et les débris ligneux se décomposent et les processus de reminéralisation assurent une partie du recyclage interne des éléments nutritifs. Dans les portions anaérobies plus profondes,

les matériaux constituant les racines ont tendance à rester intacts, seuls les tissus plus fragiles du cortex étant soumis à une rupture partielle de leur structure; des processus de reminéralisation et de recyclage s'y produisent, mais ne jouent qu'un rôle insignifiant comme source d'éléments nutritifs susceptibles d'alimenter la productivité forestière. La distinction fondamentale entre une tourbe et une boue organique est que, dans le second cas, les racines ont été soumises à une décomposition plus importante, à tel point que l'origine du sol (débris de racines par exemple) n'apparaît pas à première vue. Dans ce contexte, les sols organiques ne peuvent s'accumuler et s'élever que jusqu'au niveau venant en contact avec le milieu oxydant, déterminé par le niveau moyen de l'eau. Ainsi le phénomène ne peut-il se produire que dans les zones où le niveau d'eau s'élève en fonction du niveau du sol, comme au cours des périodes géologiques d'élévation du niveau de la mer ou d'affaissement de la plateforme littorale. L'accumulation de tourbe, pendant de plus courtes périodes, provient de modifications locales — dues à l'érosion et à l'accrétion — qui provoquent une élévation du niveau moyen de l'eau. Dans le cas du phénomène inverse, c'est-à-dire une baisse du niveau de l'eau, il se produit l'oxydation et la perte du substrat organique de surface.

La disparition de celui-ci se produit également au cours de périodes de stabilité du niveau de l'eau, à la suite de l'incorporation continue de nouveaux matériaux produits par les racines. L'addition continue de matériaux nouveaux à l'intérieur d'un volume restreint ne produit pas un accroissement de la densité du sol, mais plutôt la montée de la masse de tourbe vers le milieu oxydant. Elle y est alors décomposée et oxydée et disparaît du substrat. Ces mécanismes de décomposition du substrat organique aboutissent à créer divers composés organiques solubles qui vont des lignines, des acides polyhumiques, des tanins, des composés phénolés complexes et des résorcines aux simples sucres, amidons, acides gras, acides aminés et protéines. Etant solubles, ils sont charriés en aval à l'intérieur des estuaires par les écoulements des marées et des pluies. Il est intéressant de remarquer que les matières organiques solubles du premier groupe (voir plus haut) sont appelées composés réfractaires : ceux-ci sont chimiquement non réactifs et stables en eaux naturelles; ils provoquent la coloration brun foncé ou noire de l'eau. Dans le deuxième groupe, les composés sont réactifs et chimiquement instables et ne se maintiennent que peu de temps dans l'environnement des estuaires.

MANGROVES ET DÉTRITUS

On admet généralement que l'intérêt des mangroves réside dans la production de matières organiques telles que la litière de feuilles, qui pénètre dans le système d'estuaire, où elle compose la base d'un système nutritif complexe. Les premiers travaux entrepris à ce sujet ont fait apparaître une grande variété d'animaux d'estuaire se nourrissant directement des détritits. Beaucoup de ces petits organismes sont la proie de prédateurs d'un niveau trophique supérieur, qui constituent le lien direct entre les mangroves et la pêche en estuaire. Depuis que ce lien a été établi, les mécanismes associés aux processus de production de déchets-décomposition-transfert ont fait l'objet d'études plus approfondies mettant en évidence deux conceptions opposées, qui sont examinées ci-dessous.

Particules organiques.

Dans une forêt de mangroves, la formation de litière de feuilles se produit tout au long de l'année et ne varie que très peu d'une saison à l'autre. Un grand nombre de mesures ont été effectuées, par l'auteur et ses collaborateurs, dans des forêts de mangroves situées dans l'hémisphère occidental; elles ont révélé que la production de litière avoisine 8 tonnes métriques (poids à sec) par hectare et par an; ce taux de production ne varie pas sensiblement d'un milieu de mangroves à l'autre. La séquence de formation des particules de feuilles commence lorsque les feuilles tombées sont inoculées et colonisées par des champignons, principalement les phycomycètes, et d'autres organismes tels que des bactéries et des nématodes. La décomposition des tissus plus fragiles, rapide au départ, se poursuit par la rupture des tissus plus résistants. Parfois, lors de cette rupture, la feuille en décomposition peut être évacuée vers l'estuaire, où le processus se poursuit; la décomposition est accélérée par les eaux dont la salinité est inférieure à celle de la mer. La feuille est progressivement réduite en petites particules, chacune étant recouverte d'un revêtement de micro-organismes assurant la décomposition; la particule-unité possède ainsi un rapport protéines/hydrates de carbone élevé et constitue donc un élément nutritif de haute qualité pour les organismes de l'estuaire. De telles particules forment la base d'un système de déchets nutritifs intéressant, à divers niveaux trophiques, la plus grande partie des poissons et des invertébrés d'un estuaire. On pense cependant que les particules consommées ne sont pas digérées par les poissons, mais qu'au contraire ce sont les micro-organismes — riches en protéines — qui sont

digérés et utilisés et que la particule retourne à l'eau avec les excréments. Elle est alors recolonisée par les micro-organismes et redevient un élément hautement nutritif. Cette formation de débris de particules, constituant le système nutritif à base de déchets, a lieu tout au long de l'année, puisque l'accumulation de feuilles mortes se produit en permanence au cours de l'année. Cette production de feuilles s'effectue par les arbres situés au bord de l'eau et/ou soumis quotidiennement à l'inondation par les marées, qui emportent ces matériaux végétaux vers l'estuaire. La quantité de détritus dont disposent les prédateurs doit sans doute varier de façon saisonnière, mais on ne dispose d'aucune information à ce sujet.

Matières organiques solubles.

La litière de mangroves, apparaissant à des élévations ou à des distances à l'intérieur des terres telles que les inondations ne se produisent qu'au cours des marées de printemps, des hautes marées et des tempêtes, ne peut donner lieu à la formation de particules. Par contre, la décomposition s'opère sur place, principalement grâce aux invertébrés que l'on trouve en général dans le sol des forêts. La vitesse de la décomposition et de la rupture dépend d'une humidité appropriée, d'une température et d'une salinité modérées et bien entendu de l'oxygène. Ce mécanisme de décomposition produit presque exclusivement des composés organiques solubles qui s'accumulent dans les espaces interstitiels des couches supérieures du sol semblables au « mor » et au « mull ». Progressivement et en fonction de la formation continue de litière, cette nappe de composés organiques solubles s'accroît. Enfin, lorsque la zone est submergée par l'eau des marées ou celle des inondations saisonnières, les matières organiques dissoutes sont entraînées par le flux et finalement déversées dans l'estuaire. Il s'agit d'un mélange organique riche constitué de nombreux composés différents semblables à ceux qui ont déjà été mentionnés.

MANGROVES ET PÊCHE

Dans le domaine des pêches maritimes, il est bien connu que la plupart des prises proviennent des eaux côtières du plateau continental: le rendement en haute mer est comparativement très faible. Les travaux entrepris récemment ont fait apparaître, dans les régions tropicales, un lien étroit entre la taille et la diversité des prises et la présence et la taille de marais côtiers. On peut, par exemple, établir une corrélation positive et

significative entre le rendement local de la pêche des crevettes et la superficie des forêts de mangroves locales. L'auteur et ses collaborateurs ont procédé à de nombreuses évaluations des pêches en estuaire montrant que la majeure partie (plus de 90 %) des espèces marines d'une région se rencontrent à coup sûr dans les estuaires de mangroves au cours d'une ou de plusieurs périodes de leur cycle vital. Pour de nombreuses espèces, le lien semble obligatoire.

L'influence des estuaires où prédominent les mangroves sur le rendement de la pêche trouve son explication dans la gamme des ressources énergétiques qui y sont disponibles et qui caractérisent ces milieux. Tandis que la pêche en haute mer est tributaire de la productivité de base du phytoplancton dans la zone de pénétration de la lumière, l'estuaire bénéficie en outre de la production de macrophytes benthiques et des particules et matières organiques solubles produites par les mangroves. Dans un système d'estuaire où le rapport entre la surface des terres à mangroves et la surface de l'eau est élevé, les apports en matières organiques des mangroves sont élevés en comparaison de la production de l'estuaire lui-même. En outre, les composés organiques solubles représentent la plus grande partie des matériaux organiques transportés par les écoulements et les marées en provenance des mangroves. Ces matériaux organiques sont utilisés par les espèces intéressantes pour la pêche de différentes manières, qui seront examinées à la lumière des mécanismes mis en jeu et de leurs conséquences sur la pêche.

Dans les estuaires présentant une salinité relativement uniforme, les particules et leurs colonies de micro-organismes ont tendance à rester en suspension dans la colonne d'eau. Ces particules sont indispensables à l'alimentation d'organismes larvaires et juvéniles, principalement parce que leur taille permet une ingestion facile. On sait, par exemple, que ces organismes sélectionnent leurs aliments uniquement en fonction de leur dimension: s'ils sont suffisamment petits, ils seront absorbés. On pourrait prétendre qu'en l'absence de particules de petite taille à la période appropriée de l'année, une génération complète d'une année d'une espèce donnée pourrait manquer de nourriture et disparaître. Les petites particules et les matières organiques solubles constituent également une part importante de l'alimentation d'espèces à siphons se nourrissant par filtrage de l'eau, telles que les palourdes et les huîtres. Pour ces espèces, la concentration doit être relativement élevée, sinon l'énergie métabolique dépensée à pomper et à filtrer les particules serait trop importante en comparaison de la quantité de particules filtrées.

Dans les estuaires à mauvais brassage des eaux, où se produisent de forts gradients de salinité, la matière organique en suspension ou en dissolution est évacuée de la colonne d'eau par un processus physique appelé floculation, et par coagulation si la matière en suspension a une forte teneur en colloïdes organiques et inorganiques. Les deux phénomènes se produisent principalement quand il y a turbulence et changement brusque de la salinité, par exemple à l'interface de marée entre l'eau de rivière et l'eau de mer. La floculation et/ou la coagulation provoquent un agrégat des particules et des composés organiques formant une matière molle légèrement plus lourde que l'eau. Ce « floc » tend à se fixer et, dans les zones calmes, il s'accumule au fond de l'eau. Il a également tendance à coagréger au fond et à y demeurer aussi longtemps que la vitesse du courant reste faible. Les matériaux organiques floculés et immergés constituent une ressource nutritive énergétique fondamentale pour tous les crustacés décapodes (crabes, crevettes, houquets, écrevisses et homards) et les nécrophages benthiques, tels que les *mugil*. On a constaté que lors de l'augmentation importante de l'écoulement d'eau douce dans un estuaire (à la suite, par exemple, du drainage de terres pour l'agriculture), les matériaux floculés augmentent, et il se produit une modification considérable et évidente des espèces marines favorisant les nécrophages, tels que les raies, les poissons plats, les *mugil*, les poissons-chats et les crabes, à l'exclusion des crevettes, qui requièrent une salinité plus élevée. Cela tendrait à prouver que dans le cas contraire — celui d'une réduction de l'écoulement d'eau douce — le « floc » organique disponible diminuerait et la composition des espèces varierait de façon différente. On ne dispose d'aucune observation empirique sur ce qui se produirait dans un tel cas. Ces processus de concentration et d'agrégat de matières organiques au sein d'un estuaire semblent indiquer que seule une faible partie de la charge organique peut être transportée loin dans l'océan, ce qui corrobore l'explication selon laquelle les espèces marines sont tributaires des estuaires au cours de certaines phases de leur cycle de vie. Non seulement la salinité variable dans un estuaire favorise son utilisation par une vaste gamme d'espèces aquatiques, mais elle est à la base de la concentration de matières organiques dérivées des mangroves sous la forme d'un substrat très nutritif.

RÉSUMÉ

Bien que les mangroves prédominent sur le littoral des tropiques et paraissent dépendre de la présence d'eau

salée, elles ont également autant besoin d'eau douce que n'importe quelle autre plante ligneuse, mais pour de nombreuses raisons différentes. L'étude du rôle de la salinité semble indiquer qu'elle permet d'éliminer les espèces concurrentes ne présentant pas de tolérance au sel. En l'absence de la concurrence biologique habituellement caractéristique des milieux tropicaux, les mangroves prédominent et prospèrent en tant que communauté forestière. L'eau douce leur est nécessaire afin de modifier la salinité du milieu et d'empêcher l'accumulation de sels à un niveau que les espèces de mangroves ne pourraient tolérer physiologiquement. Une variation se produit dans la salinité des sols parce que l'eau douce disponible localement dépend de facteurs tels que la topographie, la fréquence des inondations par les marées et la distance de la source d'eau douce. La variation dans l'espace de la salinité du sol est étroitement liée à la distribution des différentes espèces et détermine des types caractéristiques de zonation des espèces et, dans certaines conditions, des types prévisibles de structure des communautés. La plus grande partie de l'eau douce dont disposent les mangroves provient du bassin versant supérieur; elle arrive à la côte par les rivières et les ruisseaux et, en période de crue, par ruissellement superficiel. Cette eau d'origine terrestre qui charrie des matériaux inorganiques et de nombreux éléments nutritifs fondamentaux pour les plantes constitue ainsi une source permanente. La configuration locale de la circulation des eaux superficielles et le va-et-vient des marées répartissent les éléments sur l'ensemble de la superficie où dominent les mangroves. Les productivités relatives des zones de mangroves sont intimement liées à l'eau douce disponible et souvent à la quantité de matériaux nutritifs qu'elle charrie. Des études au niveau mondial montrent que les mangroves produisent tout au long de l'année d'importantes quantités de litière, qui représentent la plus grande partie de leur production primaire nette. Au cours des périodes d'inondations par les marées et les hautes eaux saisonnières, ce matériau, composé de déchets végétaux, est transporté de la zone de mangroves vers l'estuaire. Les mêmes flux d'eau renouvellent l'approvisionnement en éléments nutritifs, assurent leur transport et fournissent le milieu permettant la décomposition et la formation de matériaux nutritifs à partir des déchets. Dans une zone de mangroves importante où variée, de nombreux éléments nutritifs sont produits, allant des particules colonisées par les micro-organismes aux composés organiques dissous de différents types. Les ressources en eau douce dont dépendent les mangroves déterminent également la salinité modérée ou importante des estuaires,

Dix ans après la Conférence sur la biosphère : du concept à l'action

François Bourlière et Michel Batisse

favorisant apparemment la pêche de nombreuses espèces côtières.

La genèse de l'environnement des mangroves et les modifications se produisant dans le temps, qui permettent de constituer et d'entretenir la forêt, dépendent étroitement de l'hydrologie des eaux superficielles. Les grands deltas des tropiques où dominent les mangroves reflètent et retracent les processus de formation des régions deltaïques, qui sont modifiés localement par la circulation des eaux proches de la côte. A long terme, certaines zones de mangroves disparaissent, alors que d'autres se forment.

La conservation des mangroves au XX^e siècle dépend presque uniquement des décisions prises par les responsables de la gestion des ressources en eau. Les gouvernements sont alors placés devant un difficile dilemme : d'une part, satisfaire la demande en eau à usage domestique, agricole et industriel, tout en préservant, d'autre part, une communauté biologique ayant une influence économique importante sur la pêche dépendant d'elle.

Une fois compris l'intérêt que présentent les mangroves, on peut s'attendre que soient prises les mesures permettant à ces milieux de perpétuer et de maintenir leur productivité.

En septembre 1968, l'Unesco organisait à Paris, avec la participation des Nations Unies, de la FAO et de l'OMS, et en coopération avec le Programme biologique international et l'UICN, une conférence intergouvernementale sur « les bases scientifiques de l'utilisation rationnelle et de la conservation des ressources de la biosphère », plus simplement connue sous le nom de « Conférence sur la biosphère ».

L'idée d'une telle conférence remonte à septembre 1965, quand le Comité consultatif de l'Unesco pour les recherches sur les ressources naturelles avait souligné la nécessité d'intensifier l'étude scientifique des ressources de la biosphère à l'échelon international. Seule une conférence représentative assurant un certain engagement de la part des pays participants pouvait permettre de lancer un programme répondant à l'appel du comité. En novembre 1966, la Conférence générale de l'Unesco demandait donc au Directeur général de convoquer en 1968 « une conférence intergouvernementale d'experts dans le domaine des études écologiques et de la conservation des ressources naturelles ». Le terme d'« écologie » faisait ainsi son apparition dans le langage diplomatique, et en même temps était mentionné ce terme un peu savant de « biosphère » qui allait bientôt faire partie, à la suite de la conférence, du vocabulaire courant. On peut dire que la convocation de cette conférence constituait une réponse, au niveau politique de l'Organisation, à la préoccupation de plus en plus sérieuse de nombreux milieux scientifiques — biologistes, écologistes, pédologues, etc. — devant l'accélération de l'utilisation — et souvent de la dégradation — des ressources terrestres, notamment des ressources dites renouvelables. En même temps, certains s'inquiétaient avec raison de donner sans tarder une suite pratique aux méthodologies et aux résultats scientifiques qui étaient alors élaborés dans le cadre du Programme biologique international.

Les travaux et les conclusions de la Conférence sur la biosphère ont été amplement relatés en leur temps¹.

FRANÇOIS BOURLIÈRE, professeur à la Faculté de médecine de Paris, ancien président de l'UICN et du Programme biologique international, était le président de la Conférence sur la biosphère et fut ensuite président du Conseil de coordination du MAB de 1971 à 1974.

MICHEL BATISSE, ancien directeur du Département des sciences de l'environnement et des recherches relatives aux ressources naturelles, actuellement sous-directeur général adjoint pour les sciences à l'Unesco, était le secrétaire général de la Conférence sur la biosphère.

1. Voir *Nature et ressources*, vol. IV, n° 4, décembre 1968, ainsi que les comptes rendus officiels de la conférence, publiés sous le titre « Utilisation et conservation de la biosphère. Recherches sur les ressources naturelles », n° X, Paris, Unesco, 1970.