

Invertébrés benthiques des Marquises

Bernard Salvat⁵

Sylvain Petek¹, Éric Folcher², Cécile Debitus¹ pour les éponges

Francesca Benzoni², Michel Pichon³ pour les coraux

Philippe Bouchet⁴, Jean Tröndlé⁴, Bernard Salvat⁵ pour les mollusques

Joseph Poupin⁶ pour les crustacés

Gustav Paulay⁷, François Michonneau⁷, John Starmer⁷, Nathaniel Evans⁷ pour les échinodermes



Photo Y. Hubert

RÉSUMÉ

Les îles Marquises ne présentent plus de formations récifales comme elles en possédaient avant l'holocène. Malgré une grande diversité des habitats littoraux et profonds dans un milieu océanique riche en plancton, la richesse en invertébrés est moindre que celles des autres archipels de la Polynésie française. Seuls quelques groupes taxonomiques ont été étudiés; ceux dont les espèces sont de taille conséquente. Le nombre d'espèces d'éponges, coraux, mollusques, crustacés et échinodermes est de près de 1200 avec une dominance à 90 % des mollusques et des crustacés. En raison d'un isolement océanographique, une très forte spéciation s'est développée dans certains groupes comme les mollusques et les crustacés alors qu'elle est nulle pour les coraux et pour l'instant impossible à évaluer pour les éponges. Histoire récifale au cours du quaternaire, habitats particuliers et importants taux d'endémisme de certains groupes font tout l'intérêt de cette faune d'invertébrés des îles Marquises qui est loin d'avoir été bien inventoriée.

ABSTRACT

The Marquesas Islands have no longer a reef formation as they possessed before the Holocene. Despite an important variety of coastal and deep habitats in a rich plankton ocean environment, invertebrate

¹ IRD-UMR 241, BP 529, 98713 Papeete, Tahiti, Polynésie française

² IRD, SEOH, BPA5, 98848 Nouméa, Nouvelle-Calédonie

³ Museum of Tropical Queensland, Townsville, Queensland 481, Australia

⁴ Muséum national d'Histoire naturelle, Département Systématique & Évolution, CP 51, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

⁵ USR 3278 CNRS EPHE UPVD, LabEx CORAIL, Université de Perpignan, 66860 Perpignan CEDEX, France

⁶ Institut de Recherche de l'École Navale, IRENav, BCRM de Brest, Écoles Navale et groupe des écoles du Poulmic, CC 600, Lanvéoc, 29240 Brest CEDEX 09, France

⁷ Florida Museum of Natural History, University of Florida, Gainesville, FL 32611-7800, USA

richness is less than in other archipelagos of French Polynesia. Only a few taxonomic groups were studied; those species which are of significant size. The number of species of sponges, corals, molluscs, crustaceans and echinoderms is nearly 1200 with a dominant 90% of shellfish. Because of an oceanographic isolation, a strong speciation has developed in certain groups such as molluscs and crustaceans while it is absent for corals and currently impossible to assess for sponges. History reef during the Quaternary, special habitats and important endemism of certain groups are the whole point of this invertebrate fauna of the Marquesas Islands, which is far from having been well inventoried.

L'archipel des îles Marquises, dont aucune des îles n'a plus de 6 millions d'années, recèle plus d'une originalité. Les îles sont bien groupées en un ensemble relativement isolé des autres archipels plus méridionaux, aussi bien géographiquement qu'en raison de conditions océanographiques particulières. Les eaux qui baignent ces îles sont riches en plancton et organismes qui s'en nourrissent tout au long de la chaîne alimentaire.

Volcaniques et sans formation récifale, les habitats littoraux sont rocheux, en dehors de quelques fonds de baies, et les substrats immergés révèlent des dépôts sédimentaires importants. Les tombants volcaniques sous marins comportent des grottes parfois profondes, originales, avant que, vers une centaine de mètres de profondeur, n'apparaissent des formations récifales datant du début de l'Holocène, environ 10 000 ans, dont les coraux ont été pris de vitesse malgré leur croissance et n'ont pu suivre une rapide remontée du niveau de la mer.

En dépit de la jeunesse des îles Marquises, ces particularités océanographiques et géomorphologiques vont déterminer une faune littorale et profonde originale avec deux caractéristiques pour les peuplements benthiques : (1) une pauvreté relative en espèces, comparativement aux îles de la Société par exemple, et (2) une grande richesse en espèces qui n'existent qu'aux Marquises, des endémiques.

Les textes qui suivent sur les éponges, les coraux, les mollusques, les crustacés et les échinodermes font la démonstration de

ce paradoxe de pauvreté et de richesse ou d'originalité. Pour certains groupes, comme les coraux, les récentes investigations ont certainement permis d'approcher la réalité de la diversité. Pour les autres, c'est loin d'être le cas. Les éponges sont un monde où la taxonomie avec un nom d'espèce est loin d'être établie sur des caractères morphologiques et requiert, plus que tout autre groupe, le recours à d'autres techniques, dont des données moléculaires (*barcoding*). Les mollusques et les crustacés comportent sans doute encore des dizaines d'espèces à découvrir parmi les familles dont les espèces sont de petite taille. C'est également le cas des espèces de plusieurs familles d'ophiures pour les échinodermes.

Si l'on devait quantifier le bilan des espèces benthiques actuellement identifiées d'éponges, de coraux, de mollusques, de crustacés et d'échinodermes des îles Marquises, on se risquerait à avancer un nombre d'espèces de près de 1 200, mais dont près de 90 % sont des mollusques et des crustacés. Encore faut-il préciser qu'il s'agit d'espèces macroscopiques et que l'inventaire des petites formes, tout particulièrement des crustacés, n'a pas encore été établi. Si l'on voulait tenter une approche quantitative de l'endémisme de cette faune marine d'invertébrés des îles Marquises, on la situerait autour de 10 %, ce qui est remarquable. Encore faudrait-il noter que ce pourcentage d'endémisme est acceptable pour les mollusques et les crustacés, plus important pour les échinodermes, nul pour les coraux et impossible à chiffrer pour les éponges.

LES ÉPONGES DES ÎLES MARQUISES

Les éponges de l'archipel des Marquises ont été inventoriées dans le cadre du projet Marquesas, durant lequel une campagne a été menée à bord du navire NO *Alis* du 28 août au 12 septembre 2009. Leur présence/absence sur les différents sites explorés a été notée, ainsi qu'une estimation de leur abondance relative sur les 39 sites explorés sur 6 des îles Marquises. La distribution des éponges y est assez homogène, et présente des arrangements caractéristiques des îles du nord ou du sud. Environ un tiers de la faune des spongiaires de l'archipel semble endémique. Ce travail a été complété lors de la campagne Pakaihi i te Moana en 2011.

Introduction

Cette étude a été entreprise suite à l'expertise collégiale « Substances naturelles de Polynésie française ». Cette expertise a mis en évidence le peu de connaissance existant sur le groupe des spongiaires en Polynésie française, ces organismes étant particulièrement prolifiques en molécules d'intérêts divers. Le projet Marquesas, financé par l'État et le territoire, a été mis en place à l'issue de cette expertise, et vise à étudier la biodiversité terrestre et marine des îles Marquises, ainsi que leurs usages et potentiel. Par ailleurs, la publication de van Soest *et al.* (2012) illustre le quasi néant des connaissances en 2009 sur ce groupe en Polynésie française. Ce vaste

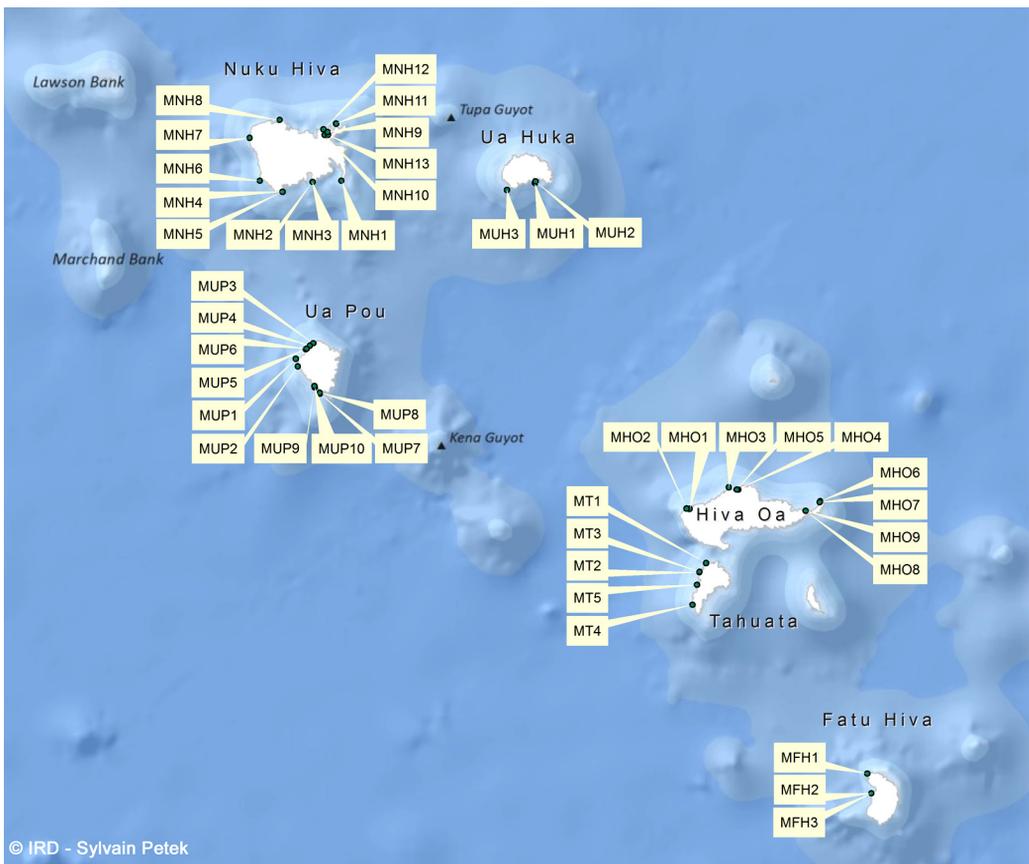


Figure 1 – Carte des sites explorés aux îles Marquises durant la mission BSMPPF-1 du 28/08/2009 au 12/09/2009 (la liste précise des sites est donnée dans le tableau I). *Map of Marquesas Islands during the field trip BSMPPF-1 (28/08/2009-12/09/2009), showing study sites explored. Sites are listed in detail in Table 1.*

territoire est constitué de 118 îles formant cinq archipels, représentant une surface émergée de seulement 1467 km² dispersés sur 2,5 million km² d'océan (7-28° Sud, 134-155° Ouest) : ce sont les archipels de la Société (îles du Vent et îles Sous-le-Vent), des Tuamotu, des Australes, des Marquises et des Gambier. Ces îles sont caractérisées par une biodiversité pauvre, mais surtout par un fort taux d'endémisme pour certains groupes, terrestres ou marins. Certains groupes marins ont été largement étudiés, comme les mollusques (391 espèces ; Tröndle, 2005), les coraux (51 genres, 168 espèces ; Richard, 1985), les algues (Payri *et al.*, 2000) ou les poissons. Les îles Marquises apparaissent dans les tous premiers rangs des taux d'endémisme pour les poissons des récifs de l'Indo-Pacifique (Allen, 2008), avec un taux d'endémisme de 8,3 % (Kulbicki, 2007).

Nous décrivons ici la diversité de la faune des spongiaires des îles Marquises, situées à 5 500 km de l'Amérique centrale, et figurant ainsi parmi les îles les plus isolées au monde. Elles sont formées de 11 îles dépourvues de barrière de corail, excepté pour Motu One qui est un îlot sableux corallien. Les sites étudiés sont répartis sur les îles suivantes : Nuku Hiva, Ua Huka, Ua Pou, Hiva Oa, Tahuata et Fatu Iva (Fig. 1).

Matériel et méthodes

Échantillonnage et identifications

Les organismes ont été récoltés en plongée autonome lors de 210 plongées sur 39 sites (Tab. I). Chaque site a été géo-référencé et décrit par un profil morphologique et des données écologiques : l'abondance de la faune et de la flore a été autant que possible quantifiée par des indices de 1 (rare) à 4 (abondant) pour chaque taxon rencontré. Une attention particulière a été portée sur la collecte des données et sur l'échantillonnage, mais la récolte d'espèces cryptiques est restée en dehors du thème de cette étude qui s'est concentrée sur

les espèces macroscopiques. D'autres données ont été saisies sur le site de récolte : photos *in situ* et *ex situ* de chaque éponge, description de la morphologie générale de chaque échantillon (habitat, caractéristiques de la surface, consistance, couleur intérieure et extérieure) suivant le protocole de Boury-Esnault & Rützler (1997). Un numéro d'enregistrement unique est attribué à chaque échantillon, numéro qui accompagnera l'échantillon dans toutes les étapes des différents travaux menés dessus. Les échantillons de référence sont conservés dans de l'éthanol à 85 % et identifiés au Queensland Museum en utilisant des critères taxonomiques traditionnels (Hooper & van Soest, 2002). Un numéro d'OTU (Unité Taxonomique Opérationnelle) est attribué à chaque échantillon, que le taxon soit identifié ou non selon la classification de Linné. Chaque OTU est décrit sommairement par une fiche de données accessible en ligne sur <http://wiki.trin.org.au/Marine/Sponges/>, ce qui permet de comparer les échantillons de toute la collection comme étant identiques ou différents. Actuellement, ces hypothèses morphologiques sont en cours de confirmation par l'analyse de données moléculaires d'un grand nombre d'échantillons en collection au Queensland Museum (voir le projet *Sponge Barcoding Project*, www.spongebarcoding.org). Le séquençage systématique des collections, ou *barcoding*, des spongiaires est un travail difficile et de longue haleine (Vargas *et al.*, 2012.) Les premiers résultats convaincants seront obtenus dans plusieurs années. En attendant, la description des OTU présentée ici reste une méthode utile pour l'estimation de la biodiversité.

Les conditions météorologiques n'ont pas permis l'exploration des côtes est situées au vent. L'exploration de chaque île était considérée comme terminée quand aucune nouvelle espèce pour cette île n'était trouvée, sauf pour Fatu Iva qui n'a été que brièvement étudiée par manque de temps.

Tableau I – Liste des sites explorés aux îles Marquises. Ces sites sont pointés sur la figure 1. *List of explored sites in Marquesas Islands (shown on figure 1).*

Site	Latitude S	Longitude W	Date	Localité	Profondeur max (m)
MNH01	08°55,977	140°01,178	28/08/2009	Nuku Hiva	55
MNH02	8°56,173	140°05,593	29/08/2009	Nuku Hiva	11
MNH03	8°56,173	140°05,593	29/08/2009	Nuku Hiva	11
MNH04	08°57'661	140°10'149	30/08/2009	Nuku Hiva	42
MNH05	08°57'660	140°10'149	30/08/2009	Nuku Hiva	24
MNH06	08°56'012	140°13'588	31/08/2009	Nuku Hiva	32
MNH07	08°49'513	140°15'118	31/08/2009	Nuku Hiva	24
MNH08	08°46'820	140°10'568	01/09/2009	Nuku Hiva	36
MNH09	08°03'295	140°48'627	01/09/2009	Nuku Hiva	32
MNH10	08°49'114	140°03'738	01/09/2009	Nuku Hiva	24
MNH11	08°47'372	140°02'003	02/09/2009	Nuku Hiva	34
MNH12	08°48'242	140°03'936	02/09/2009	Nuku Hiva	28
MNH13	08°49'115	140°03'202	02/09/2009	Nuku Hiva	22
MUH01	08°56'326	139°31'816	03/09/2009	Ua Huka	34
MUH02	08°56'067	139°31'727	03/09/2009	Ua Huka	24
MUH03	08°57'355	139°36'077	03/09/2009	Ua Huka	26
MUP01	09°22'823	140°08'144	04/09/2009	Ua Pou	42
MUP02	09°23'952	140°07'838	04/09/2009	Ua Pou	28
MUP03	09°20'466	140°05'490	05/09/2009	Ua Pou	20
MUP04	09°20'835	140°05'987	05/09/2009	Ua Pou	23
MUP05	09°21'376	140°06'611	05/09/2009	Ua Pou	20
MUP06	09°21'322	140°06'448	05/09/2009	Ua Pou	23
MUP07	09°28'082	140°04'434	06/09/2009	Ua Pou	32
MUP08	09°27'952	140°04'471	06/09/2009	Ua Pou	30
MUP09	09°26'937	140°05'281	06/09/2009	Ua Pou	25
MUP10	09°27'092	140°05'280	06/09/2009	Ua Pou	25
MHO01	09°45'421	139°08'275	07/09/2009	Hiva Oa	21
MHO02	09°45'396	139°08'776	07/09/2009	Hiva Oa	43
MHO03	09°42'196	139°02'356	08/09/2009	Hiva Oa	40
MHO04	09°42'540	139°00'878	09/09/2009	Hiva Oa	22
MHO05	09°42'553	139°01'181	08/09/2009	Hiva Oa	28
MHO06	09°44'307	139°48'480	09/09/2009	Hiva Oa	49
MHO07	09°44'445	139°48'539	09/09/2009	Hiva Oa	35
MHO08	09°45'767	139°50'699	09/09/2009	Hiva Oa	20
MHO09	09°45'767	138°50'698	09/09/2009	Hiva Oa	27
MT01	09°53'589	139°05'805	10/09/2009	Tahuata	38
MT02	09°55'029	139°06'848	10/09/2009	Tahuata	28
MT03	09°54'933	139°06'780	10/09/2009	Tahuata	23
MT04	09°59'917	139°07'879	11/09/2009	Tahuata	58
MT05	09°56'917	139°07'203	11/09/2009	Tahuata	26
MFH01	10°25'360	138°41'334	12/09/2009	Fatu Iva	31
MFH02	10°28'311	138°40'698	12/09/2009	Fatu Iva	27
MFH03	10°28'323	138°40'675	12/09/2009	Fatu Iva	27

Tableau II – Liste et abondance relative des éponges (Porifera) des îles Marquises. L'abondance relative est qualitative ordinale, codée de 1 (faible-rare) à 4 (forte). Les spécimens sont listés par ordre alphabétique en suivant la nomenclature de la systématique par ordre décroissant. *List of Sponges (Porifera) from the Marquesas Islands with their relative abundance by study site. The organisms were assessed via an abundance metric ranging from 1 (poorly abundant) to 4 (richly abundant). The specimens are listed in alphabetical order according to the nomenclature of the systematic.*

					Île	Nuku Hiva	Ua Huka	Ua Pou	Hiva Oa	Tahuata	Fatu Iva
					Nombre de sites	12	3	10	9	5	3
					Nombre d'espèces	19	6	19	14	17	12
Classe	Ordre	Famille	Genre	Espèce							
Calcarea	Clathrinida	Leucaltidae	<i>Leucaltis</i>	sp. undescribed						1	
		Leucascidae	<i>Leucascus</i>	sp. undescribed	4	4	4	4	4	4	4
	Leucettida	Leucettidae	<i>Leucetta</i>	<i>chagosensis</i>					1		1
Demospongiae	[Lithistida]	Scleritodermidae	<i>Microscleroderma</i>	sp. undescribed	2						
	Chondrosida	Chondrillidae	<i>Chondrosia</i>	<i>cortica</i>	4						
	Dictyoceratida	Dysideidae	<i>Dysidea</i>	sp. (OTU QM2102)	1						
		Thorectidae	<i>Dactylospongia</i>	<i>elegans</i>	4			1		1	1
			<i>Fasciospongia</i>	sp. (OTU QM4703)	2			2			
	Hadromerida	Suberitidae	<i>Suberites</i>	sp. (OTU QM3294)					1		
		Spirastrellidae	<i>Diplastrella</i>	sp. (OTU QM1362)				1			
			<i>Spirastrella</i>	sp. (OTU QM1142)	4	4	4	4	4	4	4
				sp. (OTU QM4689)			1	3	4	2	2
	Halichondrida	Axinellidae	<i>Ptilocaulis</i>	sp. (OTU QM1640)				4	3	2	4
		Desmoxiidae	<i>Hymerhabdia</i>	sp. (OTU QM4743)	4						
		Halichondriidae	<i>Ciocalypta</i>	sp. (OTU QM0857)	1						
<i>Epipolasis</i>			sp. (OTU QM0452)	4			1				
<i>Topsentia</i>			sp. (OTU QM4695)								2
Haplosclerida	Petrosiidae	<i>Neopetrosia</i>	<i>exigua</i>								2
		<i>Petrosia (Petrosia)</i>	sp. (OTU QM4710)	1							
		<i>Xestospongia</i>	sp. (OTU QM4688)	4							
	Phloeodictyidae	<i>Aka</i>	sp. (OTU QM0331)				2				
Poecilosclerida	Chondropsidae	<i>Batzella</i>	sp. (OTU QM2753)				2				
			sp. (OTU QM4713)						1		
		<i>Phoriospongia</i>	sp. (OTU QM1599)	4	4	4			2		
			sp. (OTU QM3715)			1	1	1			
			sp. (OTU QM3730)								2
			<i>Psammoclema</i>	sp. (OTU QM0736)				2			
			Coelosphaeridae	<i>Coelosphaera (Coelosphaera)</i>	sp. (OTU QM4683)	3		4		3	
			Crambeidae	<i>Monanchora</i>	sp. (OTU QM4696)			1	3	2	
			Desmacellidae	<i>Microtylostylifer</i>	sp. (OTU QM0785)	1					
			Microcionidae	<i>Antho (Antho)</i>	sp. (OTU QM4699)					2	2
			Mycalidae	<i>Mycale (Mycale)</i>	<i>grandis</i>					2	
				<i>Mycale (Zygomycale)</i>	sp. (OTU QM2365)	1					
Spirophorida	Tetillidae	<i>Cinachyrella</i>	sp. (OTU QM4680)	4	2	2	2	2	1	1	
		<i>Craniella</i>	<i>abracadabra</i>				1		1		
Verongida	Aplysinellidae	<i>Aplysinella</i>	<i>rhax</i>					4	2	2	
		<i>Suberea</i>	<i>ianthelliformis</i>	4	4	4	4	3	2	2	
			sp. (OTU QM2093)	3			1	1	1		

Résultats et discussion

Au total 38 espèces d'éponges (macro-éponges) ont été identifiées aux îles Marquises (*Tabs II, III*) lors de la mission BSM-

PF-1. Un indice d'abondance a été attribué à chaque espèce pour être utilisé par la suite pour des analyses qualitatives ou quantitatives (Hall *et al.*, 2013). La faune des îles Marquises montre une répartition qui re-

Tableau III – Nombre total d'espèces observées sur les pentes des différentes îles entre 0 et 60 m, campagnes BSMPP-1 (2009) et Pakaihi i te Moana (2011). *Total number of observed species on the slopes of the different islands between 0 and 60 m during the field trips BSMPP-1 (2009) and Pakaihi i te Moana (2011).*

Localisation	Nombres d'espèces observées
Eiao	13
Hatu Tu	7
Nuku Hiva	20
Ua Huka	11
Ua Pou	23
Fatu Uku	4
Hiva Oa	19
Tahuata	20
Fatu Iva	19

joint la subdivision géophysique des Marquises du nord (Nuku Hiva, Ua Huka, Ua Pou) et des Marquises du sud. (Hiva Oa, Tahuata and Fatu Iva) (Fig. 1). Quinze espèces ont été trouvées uniquement dans les îles du nord, et dix seulement dans les îles du sud ; treize espèces sont fréquentes et réparties sur tout l'archipel. Les îles du nord sont plus riches à la fois quantitativement et qualitativement que les îles du sud.

L'abondance relative est qualitative ordinaire, codée de 1 (faible-rare) à 4 (forte). Les spécimens sont listés par ordre alphabétique en suivant la nomenclature de la systématique par ordre décroissant.

La répartition de la faune des spongiaires est assez homogène aux îles Marquises, les éponges de l'ordre des Poecilosclerida y étant majoritaires, à la fois en abondance et en diversité spécifique, reflétant bien les caractéristiques géomorphologiques des pentes de ces îles (pentes rocheuses). Elles présentent un arrangement de diversité taxonomique comparable à la faune des îles Hawaii, elles aussi très isolées (de Laubenfelds, 1950, 1954, 1957).

Les éponges de l'ordre des Verongida sont aussi des composantes importantes de cette faune avec quatre espèces aux îles Marquises, où l'abondance de *Suberea*

ianthelliformis est remarquable et comparable à ce qui a été observé aux îles Salomon (Mani *et al.*, 2012), qui se trouvent à la même latitude. Les pentes rocheuses des îles Marquises offrent des failles profondes et des surplombs couverts par une espèce non décrite à ce jour d'éponge calcaire du genre *Leucaltis*. Ces îles volcaniques présentent aussi des lavatubes sous-marins comme la grotte d'Ekamako, située sur la côte sud de Nuku Hiva, dont la couverture en éponges Lithistides (*Microscleroderma* n. sp.) est remarquable (Debitus *et al.*, 2013). Cette grotte a été proposée comme site à protéger au titre du patrimoine mondial de l'Unesco.

Au total, 11 des 38 espèces récoltées aux îles Marquises sont nouvelles pour la région Pacifique Sud-Ouest. Seulement 20 espèces de cet inventaire sont partagées entre la Polynésie française et d'autres sites du Pacifique Sud-Ouest. Une comparaison de cet inventaire avec les travaux de Laubenfelds des années 1950 aux îles Hawaii montre un arrangement similaire caractéristique des fonds rocheux (de Laubenfelds 1950, 1951, 1957 ; Hall *et al.*, 2013).

LES CORAUX PEU PROFONDS (CNIDARIA, ANTHOZOA, SCLERACTINIA) DES ÎLES MARQUISES

Diversité

Une faune peu étudiée

La première signalisation se rapportant aux coraux durs peu profonds des îles Marquises est due à Crossland (1927), publication dans laquelle il signale une espèce du genre *Millepora* (hydrocoralliaire*) et 12 espèces de scléactiniaires*. Ce nombre a été porté à 13, suite à l'examen par Boschma (1929) de la collection de Crossland. Cependant, c'est Chevalier (1978) qui publia l'inventaire de référence, utilisé jusqu'à maintenant, des scléactiniaires de l'archipel. Cet inventaire renferme 24 espèces de coraux durs, dont 20 sont symbiotiques et 4 non-symbiotiques. Les références ultérieures, principalement fondées

Tableau IV (à droite) – Liste des espèces de scléactiniaires avec zooxanthelles (Z) et sans zooxanthelles (A) observées dans les stations étudiées dans les différentes îles des Marquises pendant l'expédition Pakaihi i te Moana en 2011 et/ou par Chevalier (1978). « % freq » indique le pourcentage de stations étudiées en 2011 dans lesquelles l'espèce a été observée (32 stations au total). Les espèces en caractères gras sont des nouvelles signalisations pour les Marquises. Parmi les 19 taxa non signalés jusqu'à présent, 5 sont des espèces morphologiquement distinctes mais leur identification est en cours de validation par utilisation d'une approche morpho-moléculaire. * : espèce signalée uniquement par Chevalier (1978) ; ** : espèce récoltée uniquement au cours de la campagne Musorstom 9 (1997) ; ¹ : une seule espèce a été trouvée en 2011, et l'examen des échantillons de Chevalier dans les collections du MNHN indique que les trois espèces identifiées par cet auteur sont en fait toutes *M. aequituberculata* ; ² : il est possible que *P. varians*, plutôt rare, et *P. chiriquiensis*, très commune, aient été considérées par Chevalier comme appartenant à la même espèce, morphologiquement variable ; ³ : précédemment signalée sous le nom de *Cyathoceras* (?) n. sp. ; ⁴ : précédemment signalée sous le nom de *Dendrophyllia* n. sp. ; ⁵ : précédemment signalée sous le nom de *Balanophyllia* n. sp. ; ⁶ : identification d'après la littérature, à confirmer par analyses morpho-moléculaires ; ⁷ : il est possible que cette espèce ait été identifiée des Galápagos sous le nom de *Madracis* sp. cf. *M. pharensis* par Cairns (1991) ; ⁸ : espèce signalée par Chevalier sous le nom de *P. obtusangula*. Pour l'identification et la synonymie des espèces du genre *Pocillopora*, les conclusions de l'étude récente de Schmidt-Roach *et al.* ont été adoptées. Les identifications des Fungiidae, faites d'après Hoeksema (1996), ont été validées par ce dernier. Pour les taxons d'espèces sans zooxanthelles, Cairns (1984, 1991) et Hickman (2008) ont été suivis. *Species of zooxanthellate (Z) and azooxanthellate (A) scleractinian corals recorded in the different islands of the Marquesas where surveys were conducted during the Pakaihi i te Moana expedition in 2011 and/or by Chevalier (1978). “% freq” indicates the percentage of sites sampled in 2011 at which the species was recorded (32 sites sampled in total). Species in bold are new records for the archipelago. Of the 19 previously unrecorded taxa, 5 are distinct morphologic species but their identifications of are being validated in ongoing studies through a morpho-molecular approach. *: species recorded only by Chevalier (1978); **: species recorded only during the Musorstom 9 expedition (1997); ¹: only one species was found in 2011, and the examination of specimens by J.-P. Chevalier at the MNHN collections revealed that the three species identified by the author are in fact *M. aequituberculata*; ² it is likely that J.-P. Chevalier considered the rarer *P. varians* and the very common *P. chiriquiensis* the same variable species; ³: previously recorded as *Cyathoceras* (?) n. sp.; ⁴: previously recorded as *Dendrophyllia* n. sp.; ⁵: previously recorded as *Balanophyllia* n. sp.; ⁶: identification based on the literature to be confirmed after morpho-molecular analyses; ⁷: the same species was likely identified as *Madracis* sp. cf. *M. pharensis* by Cairns (1991) in the Galápagos. For the identification and synonymy of species in the genus *Pocillopora* the recent study by Schmidt-Roach *et al.* (2014) was followed. Fungiidae identifications following Hoeksema (1996) were kindly validated by the author. For the azooxanthellate taxa Cairns (1984, 1991) and Hickman (2008) were used.*

sur une réinterprétation taxonomique de la liste de Chevalier, indiquent des nombres d'espèces différents et donnent une image confuse de la situation. Glynn *et al.* (2007) mentionnent 10 espèces symbiotiques, tandis que 19 espèces sont listées dans la récente analyse éco-régionale marine de Polynésie française (Crisp, 2010). Des coraux profonds (au-delà de 40 m) ont été récoltés en 1997 pendant la campagne Musorstom 9 (Richer de Forges *et al.*, 1999), mais les résultats n'ont pas encore été publiés. En 2011, l'expédition Pakaihi i te Moana a fourni l'occasion de récolter et d'étudier les scléactiniaires profonds et peu profonds des Marquises. La présente mise au

point est le résultat de l'analyse des données concernant les coraux peu profonds récoltés par plongée en scaphandre autonome, de l'étude de la collection de Chevalier au Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) et de la prise en compte de données supplémentaires non publiées.

Nouvelles signalisations et diversité spécifique totale : toujours modeste, mais pas si faible

Un petit nombre d'espèces et l'absence notable de plusieurs taxons couramment observés dans les autres archipels polynésiens caractérisent la faune corallienne des Marquises. En particulier, le genre *Acro-*

		% freq.	Motu One	Eiao	Nuku Hiva	Ua Huka	Ua Pou	Hiva Oa	Tahuata	Fatu Iva	
Acroporidae	<i>Montipora aequituberculata</i> ¹	Z	16	x*	x	x*		x*	x	x	x*
Agariciidae	<i>Gardineroseris planulata</i>	Z	16			x			x	x	x
	<i>Leptoseris cf incrustans</i>	Z	50		x	x			x	x	x
	<i>Leptoseris hawaiiensis</i>	Z	53		x	x		x*	x	x	x
	<i>Pavona cactus</i>	Z	3		x						
	<i>Pavona chiriquiensis</i>	Z	94	x*	x	x	x		x	x	x
	<i>Pavona duerdeni</i>	Z	6							x	
	<i>Pavona explanulata</i>	Z	25		x	x			x	x	
	<i>Pavona maldivensis</i>	Z	22			x			x	x	x
	<i>Pavona varians</i> ²	Z	6						x		
Caryophylliidae	<i>Rhizosmilia cf robusta</i> ³	A	16		x	x					x*
Dendrophylliidae	<i>Cladopsammia eguchii</i> ⁴	A	63		x	x	x		x	x	x
	<i>Rhizopsammia verrilli</i> ⁵	A	16			x			x		
	<i>Tabastraea coccinea</i>	A	13			x			x		
	<i>Tabastraea micranthus</i>	A	3			x					
	<i>Tabastraea sp.</i>	A	3						x		
Fungiidae	<i>Cycloseris costulata</i>	Z	13		x				x	x*	x*
	<i>Cycloseris tenuis</i>	Z	6						x		
	<i>Cycloseris wellsi</i>	Z	3		x						
	<i>Lithophyllon concinna</i>	Z	-						x*	x*	x*
Pocilloporidae	<i>Pocillopora cf molokensis</i> ⁶	Z	63		x	x	x		x	x	x
	<i>Pocillopora damicornis</i>	Z	3	x*		x*		x*			
	<i>Pocillopora meandrina</i>	Z	50		x	x	x	x*	x	x	x
	<i>Pocillopora ligulata</i>	Z	47	x*						x*	
	<i>Pocillopora verrucosa</i>	Z	34	x*	x	x	x	x*	x	x	x
	<i>Pocillopora eydouxi</i>	Z	13		x	x	x			x	x
	<i>Madracis sp.</i> ⁷	A	59						x	x	
Poritidae	<i>Porites arnaudi</i>	Z	9		x	x	x		x	x	x
	<i>Porites convexa</i>	Z	72	x*				x*			
	<i>Porites vaughani</i> ⁶	Z	19						x	x	
	<i>Porites lobata</i>	Z	25		x	x	x	x*	x	x	x
Psammocoridae	<i>Psammocora profundacella</i>	Z	28			x			x	x	x
	<i>Psammocora stellata</i> ⁸	Z	6		x	x		x*	x*	x	x
Rhizangiidae	<i>Astrangia cf equatorialis</i>	A	63		x	x	x		x	x	
	<i>Culicia rubeola</i>	A	3						x	x*	

pora, genre le plus riche en espèces, n'est connu qu'à l'état fossile avec au moins deux espèces, *Acropora valida* et *A. cerealis* (Cabioch *et al.*, 2011). Outre la disparition du genre *Acropora*, l'absence totale de

familles entières, par ailleurs largement répandues, telles que les Merulinidae et les Lobophylliidae, fait des Marquises le groupe d'îles présentant le plus faible nombre d'espèces de toute la Polynésie française.

On remarque également qu'on ne connaît pas d'espèces de coraux endémiques de cet archipel.

Cependant, après réexamen de la collection de Chevalier et suite à l'étude des échantillons de l'expédition Pakaihi i te Moana, le nombre total d'espèces nominales connues des Marquises est porté à 35, incluant 26 espèces symbiotiques et 9 non-symbiotiques (Tab. IV). Au total 11 espèces symbiotiques (Fig. 2) et 8 espèces non-symbiotiques (Fig. 3) de scléactiniaires sont signalées pour la première fois en 2011.

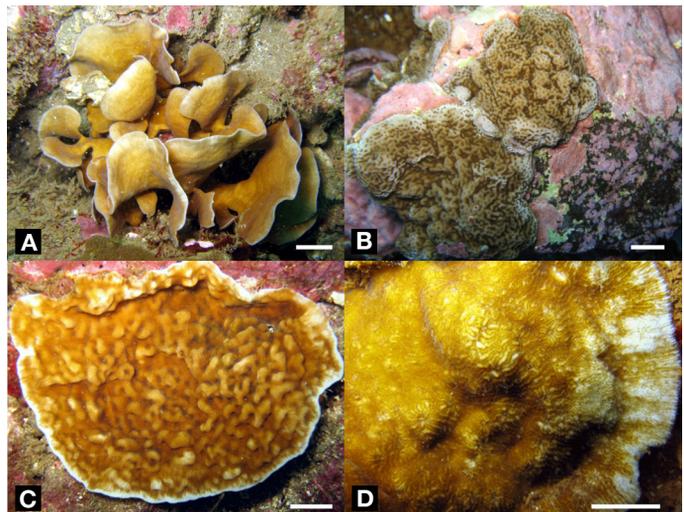
Une telle augmentation de la diversité observée peut s'expliquer par la découverte d'espèces rares telles que *Cycloseris wellsii* (Fig. 2D), résultant d'un effort d'échantillonnage accru. Cependant, plusieurs parmi les signalisations nouvelles, sont des espèces non-symbiotiques relativement communes dans les biotopes superficiels, telles que *Madracis* sp. (Fig. 3A), espèce typiquement cryptique ou *Rhizopsammia* cf. *robusta* (Fig. 3B) vivant dans les zones à faible taux de couverture corallienne. On peut donc affirmer que, non seulement un effort de collecte accru, mais également une stratégie d'échantillonnage plus large, ont joué un rôle dans la réévaluation à la hausse de la diversité corallienne des Marquises.

Au sein de l'archipel, il est à noter que, en 2011, un total de 30 espèces a été obtenu

dans les îles de la partie méridionale (Hiva Oa, Tahuata, et Fatu Iva) et de 26 dans les îles de la partie nord (Hata Tu, Motu One et Eiao) alors que le total n'est que de 23 seulement pour les îles de la partie centrale (Nuku Hiva, Ua Huka et Ua Pou), en dépit d'un effort de collecte légèrement plus important dans ces dernières.

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer la faible diversité de la faune corallienne et le développement limité des formations récifales des Marquises (Ranson, 1952 ; Sournia, 1976, 1977). Parmi celles-ci retenons l'éloignement et l'isolement de l'archipel, l'âge géologique relativement récent de ces îles, la faible diversité des habitats, ainsi que les conditions écologiques extrêmes limitant la fixation des larves et la croissance des coraux (Chevalier, 1978 ; Pichon, 1985 ; Glynn *et al.*, 2007). Parmi les facteurs défavorables à l'installation des coraux pouvant jouer un rôle dans les Marquises, on relève le manque de substrat approprié, les conditions hydrodynamiques rigoureuses, les pics périodiques de concentrations en sels nutritifs dissous conduisant à différents épisodes d'efflorescences phytoplanctoniques* (sporadiques, saisonnières, ou reliées aux conditions *La Niña*), les arrivées récurrentes de sédiments terrigènes*, ainsi que la compétition avec divers organismes benthiques, en parti-

Figure 2 – Espèces de scléactiniaires symbiotiques signalées pour la première fois des Marquises pendant l'expédition Pakaihi i te Moana en 2011. A : *Pavona cactus* ; B : *Porites vaughani* ; C : *Leptoseris* cf. *incrustans* ; D : *Cycloseris wellsii*. (Échelles = 1 cm). Photos F. Benzoni. *Zooxanthellate scleractinian species recorded for the first time from the Marquesas during the 2011 Pakaihi i te Moana expedition*. A: *Pavona cactus*; B: *Porites vaughani*; C: *Leptoseris* cf. *incrustans*; D: *Cycloseris wellsii*. (Scale bars = 1 cm).



culier les macroalgues (Chevalier, 1978 ; Martinez & Maamaatuaiahutapu, 2004 ; Glynn *et al.*, 2007 ; Crisp, 2010). Ainsi que l'a souligné Sournia (1976), aucun des facteurs évoqués ci-dessus ne saurait à lui seul expliquer la faiblesse de la diversité corallienne et le peu de développement des récifs coralliens. Arguant d'une forte production phytoplanctonique, l'hypothèse, fort hardie, suggérée par cet auteur d'une possible compétition entre algues unicellulaires libres et algues unicellulaires symbiotiques ne saurait, elle non plus, expliquer « l'anomalie marquisienne ».

Bien que la diversité des scléactiniaires dans l'archipel des Marquises soit la plus faible de toute la Polynésie française (Pichon, 1985 ; Glynn *et al.*, 2007 ; Crisp, 2010), le nombre d'espèces recensées est passé de 24, dans le premier inventaire (Chevalier, 1978) et de 19, valeur plus récente figurant dans l'analyse éco-régionale marine de Polynésie française (Crisp, 2010), à 35 dans la présente mise au point. À titre de comparaison, l'inventaire le plus récent des scléactiniaires récifaux des Galápagos, un site classé au patrimoine mondial de l'Unesco depuis 1978, fait état de 38 espèces (Hickman, 2008), valeur tout à fait semblable à celle obtenue pour les Marquises. Remarquons aussi qu'en ce qui concerne les espèces symbiotiques, on ne

connaît actuellement pas non plus d'espèces endémiques dans les Galápagos (et seulement deux, ou peut-être trois, dans les îles Hawaii).

Fréquence et abondance des diverses espèces

Le scléactiniaire observé le plus fréquemment dans les Marquises pendant l'expédition Pakaihi i te Moana est le très discret *Pavona chiriquiensis* (Fig. 4A), espèce ubiquiste encroûtante, bien adaptée à la vie dans les baies protégées ainsi que sur les tombants verticaux à l'extérieur des baies (Tab. IV). Les autres espèces symbiotiques fréquemment observées (dans des habitats variés) et écologiquement dominantes dans les baies abritées sont *Porites lobata* (Fig. 4B), *Porites arnaudi* (Fig. 4E) et *Pocillopora* cf. *molokensis* (Fig. 4C). Cette dernière espèce forme, en eau peu profonde, des colonies de grande taille (plus de 40 cm de diamètre) et structurellement complexes. Elles sont souvent groupées pour former des zones à fort taux de couverture corallienne et créent un habitat pour d'autres espèces, invertébrés et vertébrés. La présence de nombreux fragments de *Porites lobata* et de *Pocillopora* cf. *molokensis* dans plusieurs sites archéologiques fouillés sur Eiao (Charleux,

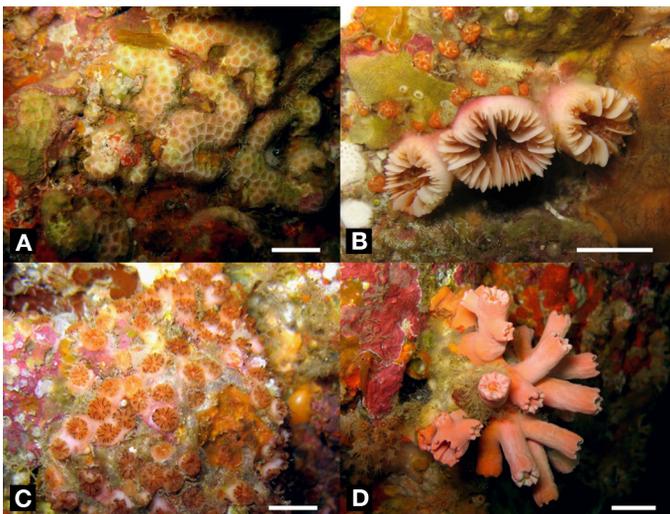


Figure 3 – Espèces de scléactiniaires non-symbiotiques signalées pour la première fois des Marquises pendant l'expédition Pakaihi i te Moana en 2011. A : *Madracis* sp. ; B : *Rhizosmilia* cf. *robusta* ; C : *Astrangia* cf. *equatorialis* ; D : *Rhizopsammia* *verrilli*. (Échelles = 1 cm). Photos F. Benzoni. Azooxanthellate scleractinian species recorded for the first time from the Marquesas during the 2011 Pakaihi i te Moana expedition. A: *Madracis* sp.; B: *Rhizosmilia* cf. *robusta*; C: *Astrangia* cf. *equatorialis*; D: *Rhizopsammia* *verrilli*. (Scale bars = 1 cm)

2013) atteste indirectement de leur relative abondance. Toutefois, deux des espèces les plus communes dans les Marquises, *Cladopsammia eguchii* (fréquence 63 %, Fig. 4D) et *Leptoseris hawaiiensis* (fréquence 53 %, Fig. 4F) forment le plus souvent des petites colonies et se rencontrent principalement en dessous de 15 m, directement exposées à la lumière ambiante, ou dans les zones plus superficielles, cachées dans des crevasses ou sous les surplombs. Cette dernière espèce, cependant, a été récoltée avec une relative abondance pendant la campagne Musorstom 9, entre 50 et 60 m de profondeur sur les pentes de Ua Pou et Hiva Oa, où elle peut former des colonies de grande taille. Toutes ces espèces sont également communes (c'est-à-dire plus de 10 colonies recensées par heure d'observation) dans la plupart des sites étudiés. De façon générale, 24 des 35 espèces recensées sont de petite taille et sont présentes dans moins de 50 % des sites étudiés. Dix d'entre elles

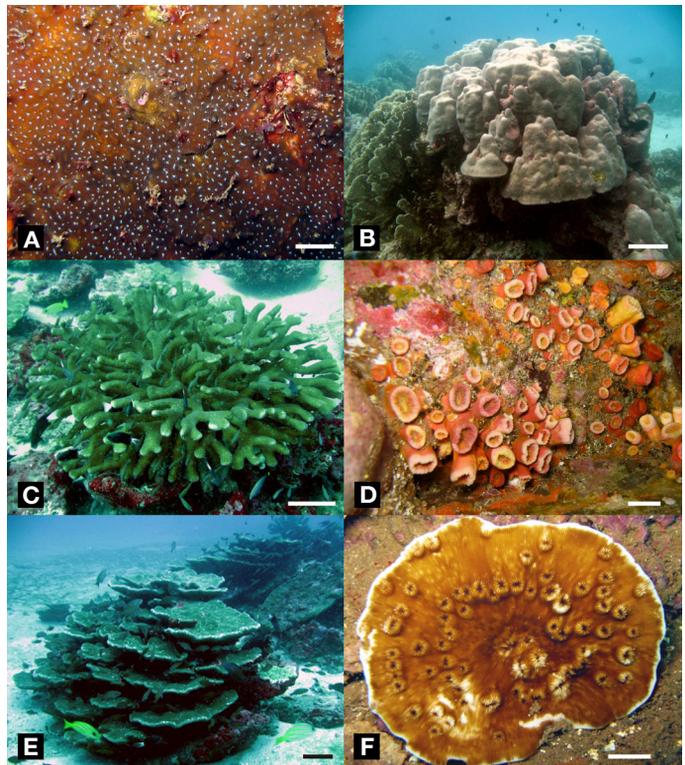
ne sont observées que dans moins de 10 % des sites.

Biogéographie

Réexamen des affinités de la faune de coraux symbiotiques des Marquises

Par une analyse d'un jeu de données incluant les espèces de coraux symbiotiques de Polynésie française, de Hawaii et du Pacifique oriental, Glynn *et al.* (2007) ont montré que, bien qu'elle représente un groupe marginal dans leur classification, la faune des Marquises était plus proche de celle du Pacifique oriental (dans le présent chapitre, « Pacifique oriental » désigne la partie de l'océan Pacifique située à l'est du méridien 120° Ouest) que du groupe faunistique Polynésie française-Hawaii. La prise en compte d'espèces jusqu'à maintenant non signalées, non seulement augmente le niveau de la diversité corallienne dans les Marquises, mais jette également

Figure 4 – Espèces de scléactiniaires les plus fréquemment observées aux Marquises pendant l'expédition Pakaïhi i te Moana en 2011. A : *Pavona chiriquiensis* (rencontré dans 94 % des sites étudiés) ; B : *Porites lobata* (72 %) ; C : *Pocillopora cf. molokensis* (63 %) ; D : *Cladopsammia eguchii* (63 %) ; E : *Porites arnaudi* (59 %) ; F : *Leptoseris hawaiiensis* (53 %). (Échelles : A, D, F = 1 cm ; B, C, E = 20 cm). Photos F. Benzoni. *The most frequently encountered scleractinian corals in the Marqueses during the Pakaïhi i te Moana expedition in 2011. A: Pavona chiriquiensis (found at 94% of the surveyed sites); B: Porites lobata (72%); C: Pocillopora cf. molokensis (63%); D: Cladopsammia eguchii (63%); E: Porites arnaudi (59%); F: Leptoseris hawaiiensis (53%). Scale bars: A, D, F = 1 cm; B, C, E = 20 cm.*



un jour nouveau sur les affinités biogéographiques de la faune corallienne de ces îles. Plus précisément, un nouveau traitement par analyses multivariées du même jeu de données, auquel ont été rajoutées les espèces citées dans le tableau IV, ainsi que la liste mise à jour des espèces des Galápagos (Hickman, 2008), confirme que la faune corallienne des Marquises a davantage d'affinités avec celle du Pacifique oriental qu'avec celle du reste de la Polynésie française. Cependant, ces analyses mettent aussi en évidence le fait que la faune corallienne marquisienne est nettement plus proche de celle de Hawaii que ce qui avait été admis précédemment (Fig. 5A, B). En fait, la faune de coraux symbiotiques des Marquises se révèle être un mélange unique d'espèces hawaïennes et du Pacifique oriental, avec apport d'éléments polynésiens (par ex. *Pavona cactus*, *Tubastræa micranthus*).

L'éclairage apporté par les coraux non symbiotiques

Étant donné que presque la moitié des nouvelles signalisations et un quart du nombre total d'espèces sont des taxons non-symbiotiques (Tab. IV), il est logique d'espérer que ces espèces, sous-échantillonnées et échappant souvent à l'attention, puissent fournir des informations supplémentaires sur la biogéographie de la faune marquisienne. Malheureusement, les informations sur la faune de coraux non-symbiotiques de Polynésie française sont largement absentes des publications. En conséquence, une comparaison directe de la diversité corallienne dans les Marquises avec celle des îles Australes, Tuamotu, Société et Gambiers, n'est possible que pour les espèces symbiotiques. Malgré tout, l'analyse des données publiées sur les coraux de Hawaii (Cairns, 1984 ; Fenner, 2009) et des Galápagos (Cairns, 1991 ; Hickman, 2008) et incluant à la fois les espèces symbiotiques et non-symbiotiques, autorise des comparaisons plus pertinentes au niveau régional. Les Marquises ont en commun avec Hawaii deux espèces de plus qu'avec les Galápagos

(Fig. 5C). Cependant, ces taxons communs représentent 32 % de la diversité spécifique totale à Hawaii et 71 % de celle des Galápagos. En ce qui concerne plus particulièrement les scléractiniaires non-symbiotiques, 4 des 6 espèces recensées à Hawaii et 7 des 17 espèces connues des Galápagos sont présentes aux Marquises. En d'autres termes, 66 % de la faune corallienne non-symbiotique de Hawaii et 41 % de celle des Galápagos se retrouvent aux Marquises.

Les résidents du nord-est et les visiteurs venus de l'Ouest ?

Un certain nombre d'espèces telles que *Pavona cactus*, *Cycloseris wellsi*, et *Tubastræa micranthus*, toutes représentant de nouvelles signalisations pour les Marquises, n'ont été rencontrées qu'une seule fois lors de l'expédition Pakaihi i te Moana. Curieusement, elles font toutes partie de la faune corallienne polynésienne (Pichon, 1985 ; Glynn *et al.*, 2007) mais sont absentes de la région Est-Pacifique, tandis que *C. wellsi* est également connu de Hawaii. Cependant, parmi les six espèces les plus fréquemment rencontrées citées précédemment, *Porites arnaudi*, *Pocillopora cf. molokensis* et *Cladopsammia eguchii* sont aussi présentes dans le Pacifique oriental et/ou à Hawaii, mais n'ont pas, jusqu'à maintenant, été signalées dans les autres archipels de Polynésie française. Cette constatation suggère que la faune corallienne des Marquises est constituée d'un mélange d'espèces du Pacifique oriental et/ou de Hawaii, d'une part (lesquels taxons sont des contributeurs importants de la charpente des peuplements benthiques et forment des populations autonomes permanentes de grande taille) et, d'autre part, de taxons rares ou très rares. Les larves de ces derniers, normalement présents en Polynésie française et dans le Pacifique central, seraient capables d'arriver occasionnellement, malgré les courants régionaux dominants, jusqu'aux Marquises, où elles seraient en mesure de constituer des populations éphémères de faible effectif. Cette

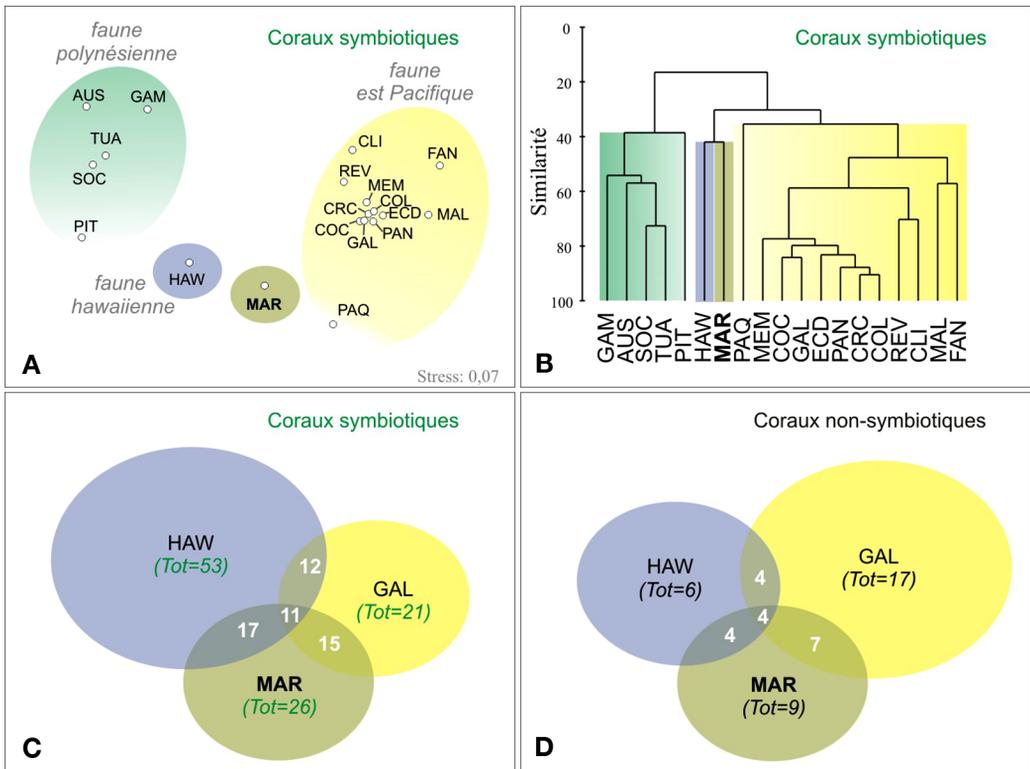


Figure 5 – Affinités biogéographiques de la faune corallienne des Marquises. A : Ordination non-métrique de type multidimensional scaling (MDS) sur la présence des espèces de scléactiniaires symbiotiques signalées par Glynn *et al.* (2007), avec addition des nouvelles signalisations indiquées dans le tableau IV pour les Marquises, et les données de Hickman (2008) pour les Galápagos. Le dégradé des couleurs indique un appauvrissement de la faune ; B : Analyse agglomérative hiérarchique (indice de similitude de Bray-Curtis et *group average* stratégie de fusion) sur le même jeu de données que pour A ; C : Représentation schématique des affinités des faunes de coraux symbiotiques de Hawaï, des Marquises et des îles Galápagos. Pour chaque groupe d'îles le nombre total d'espèces (Tot) est indiqué entre parenthèses, et le nombre d'espèces communes entre les groupes d'îles est placé dans les aires de recouvrement ; D : Même présentation que pour C pour la faune de coraux non-symbiotiques des trois archipels. AUS, îles Australes ; MXM, côte continentale du Mexique ; COC, île Cocos, Costa Rica ; GAL, îles Galápagos ; GAM, îles Gambiers ; ECD, côte équatorienne ; PAN, Panama ; PAQ, île de Pâques ; CRC, Costa Rica ; COL, Colombie ; REV, îles Revillagigedo, Mexique ; CLI, atoll de Clipperton ; MAL, île Malpelo, Colombie ; MAR, îles Marquises ; FAN, atoll de Fanning ; HAW, îles Hawaï ; PIT, îles Pitcairn ; TUA, îles Tuamotu. *Biogeographic affinities of the coral fauna of the Marquesas.* A : Non-metric multidimensional scaling (MDS) ordination of the zooxanthellate scleractinian species presence data set by Glynn *et al.* (2007) including the new records in Table IV for the Marquesas and the records in Hickman (2008) for the Galápagos. Fading colour indicates an impoverishment of the fauna ; B : Hierarchical cluster analysis (Bray-Curtis similarity and group-average method) of the same data set as in A ; C : Schematic representation of the affinity of the zooxanthellate coral fauna of the Hawaii, Marquesas, and Galápagos Islands, for each island group the total number of species (Tot) is given in parenthesis, the number of shared species between islands are placed in the ellipses intersections ; D : Same representation as in C for the azooxanthellate coral fauna of the three archipelagos. AUS, Austral Islands ; MXM, Mexican mainland ; COC, Cocos Island, Costa Rica ; GAL, Galapagos Islands ; GAM, Gambiers ; ECD, Ecuadorean coast ; PAN, Panama ; PAQ, Easter Island (île de Pâques) ; CRC, Costa Rica ; COL, Colombia ; REV, Revillagigedo Islands, Mexico ; CLI, Clipperton Atoll ; MAL, Malpelo Island ; MAR, Marquesas ; FAN, Fanning Atoll ; HAW, Hawaiian Islands ; PIT, Pitcairn Island ; TUA, Tuamotus.

situation pourrait expliquer, par exemple, la présence épisodique d'espèces telles que *Porites lichen*, connue de Polynésie française et de Hawaïi, mais absente du Pacifique oriental, et qui n'a jamais été retrouvée aux Marquises depuis Crossland (1927).

En conclusion, il apparaît que, en dépit d'une diversité spécifique relativement faible, la faune de scléactiniaires des Marquises possède une originalité et une unicité très forte, représentées par la combinaison d'éléments appartenant (par ordre d'affinité décroissante) aux trois stocks faunistiques différents, Pacifique oriental, hawaïien et polynésien. La faune corallienne des îles Marquises n'est donc pas simplement une faune appauvrie et de faible diversité, mais une faune présentant des originalités remarquables, avec sa propre composition spécifique, ce qui justifie l'intérêt local et régional indéniable qui doit être maintenu quant à sa conservation.

LES MOLLUSQUES MARINS DES ÎLES MARQUISES

Les îles Marquises, décrites par ailleurs dans ce volume, sont des îles volcaniques issues d'un même point chaud sous la planche océanique en activité depuis moins de 7 millions d'années (Brousse *et al.*, 1978). Les reliefs sont jeunes et abrupts avec quelques baies. Les îles sont dépourvues de formations coralliennes importantes et ne comportent ni lagon ni récif-barrière. Des récifs submergés entre 138 et 58 mètres de profondeur ont été construits entre 26 000 ans BP à 9 000 ans BP (Cabioch *et al.*, 2008). Les sédiments sont d'origine volcanique. La croissance des coraux en hauteur n'a pas été suffisante pour suivre des élévations parfois brusques du niveau de l'océan depuis la fin du dernier interglaciaire d'où il est remonté d'environ 140 m de profondeur à l'actuel. Ces récifs submergés et des grottes sous-marines (Perez *et al.*, 2012) offrent des habitats particuliers pour la faune marine.

Bilan de l'inventaire de la faune malacologique des Marquises

À la différence des autres compartiments de la faune et de la flore marine des Marquises, les mollusques ont attiré l'attention des explorateurs, des fonctionnaires coloniaux et des amateurs depuis au moins 200 ans. Il est probable ou possible que des coquillages aient été récoltés aux Marquises dès 1774, lors de l'escale à Tahuata des navires *Resolution* et *Adventure* commandés par le capitaine Cook ; ou peut-être en 1804, lors de la visite à Nuku Hiva de l'amiral russe von Krusenstern. C'est cependant à la deuxième expédition de Dumont d'Urville, qui fit escale à Nuku Hiva du 26 août au 3 septembre 1838 avec les corvettes *Astrolabe* et *Zélée*, que nous devons la première mention marquisienne incontestable d'un coquillage : *Purpura madreporarum* G.B. Sowerby I, 1834 [aujourd'hui *Coraliohyla monodonta* (Blainville, 1832)]. À peine deux ans plus tard, le navire anglais *Sulphur*, sous le commandement d'Edward Belcher, arrive à Nuku Hiva le 20 janvier 1840 pour effectuer des dragages dans la baie de Port Anna Maria [aujourd'hui Taiohae]. Le médecin du bord, Richard Brinsley Hinds, est le naturaliste de l'expédition ; il découvre les premières espèces endémiques que, de retour à Londres, il décrit en 1844 sous les noms *Cyrtulus serotinus* et *Conus marchionatus*. Avec Désiré Jardin, aide-commissaire de marine, et Henri Jouan, officier de marine et commandant aux îles Marquises, on passe des grands voyages de circumnavigation à la malacologie locale, voire même à l'ethnomalacologie. Jardin, après un séjour de quinze mois (1853-1854) à Nuku Hiva, publia en 1858 un *Essai sur l'histoire naturelle de l'Archipel de Mendaña ou des Marquises*, dans lequel il dresse une liste des mollusques terrestres et marins récoltés pendant son séjour. Les espèces ne sont pas figurées et nombre d'entre elles ne sont citées que sous un nom vernaculaire ou indigène, ce qui diminue malheureusement l'intérêt de son inventaire. Henri Jouan fit lui aussi deux longs séjours

à Nuku Hiva entre 1853 et 1856, et publia en 1858 une note sur les îles Marquises qui traite des mœurs marquisiennes, de la flore et de la faune. On y trouve une liste de mollusques récoltés dans ces îles, dans laquelle ceux-ci sont mentionnés en langue marquisienne. Parmi une cinquantaine d'espèces citées, on reconnaît toujours, 150 ans plus tard, *Chiton marquesanus* (*mama*), *Turbo setosus* (*potea*), *Cyrtulus serotinus* (*pukava kekeo*), *Cypraeacassis rufa* (*pu tupe*), *Tutufa bubo* (*pu teuteu henua*), ou encore *Cypraea tigris* (*putoto eheke*). Cependant, et malgré tout l'hommage que l'on souhaite rendre aux pionniers de l'exploration scientifique des Marquises, il faut souligner – et regretter – le caractère fantaisiste de certaines signalisations d'espèces, tel le nautilus (*Nautilus pompilius*) qui aurait été récolté aux Marquises par Dupetit-Thouars, lors du voyage de la *Vénus* en 1838 : invraisemblable, bien sûr.

Le prochain bon en avant de la malacologie marquisienne dût attendre Louis-Joseph Bouge, Chef de Cabinet à Tahiti de 1915 à 1919 et Gouverneur de la Polynésie française de 1928 à 1931. Bouge était un amateur de coquillages averti. Avec Philippe Dautzenberg, propriétaire de filatures et malacologiste francophone de référence dans ces années-là, ils publièrent en 1933, dans le *Journal de Conchyliologie*, le premier inventaire scientifique des « Mollusques testacés marins des Établissements français de l'Océanie », incluant Nouvelle-Calédonie et Polynésie française, qui contient de nombreuses signalisations nouvelles pour les Marquises.

La première expédition moderne à travailler dans l'archipel des Marquises a été la « National Geographic Society – Smithsonian – Bishop Museum Marquesas Expedition », à bord du *Pele*, le bateau de Mariel King, une riche américaine férue de coquillages. Sous la conduite de Harald Rehder, l'expédition travailla à Pitcairn et aux Marquises où, du 5 septembre au 2 novembre 1967, la faune fut échantillonnée par dragages jusqu'à 130 m, par plon-

gées en scaphandre autonome (une première pour l'époque !), et récoltes à pied. Dans le même temps, Lavondes *et al.* (1973) s'intéressèrent aux usages traditionnels des coquillages par les marquisiens et à leurs noms vernaculaires. L'effort le plus important à ce jour pour l'inventaire des mollusques des Marquises eut lieu 30 ans plus tard, en 1997, avec la campagne océanographique Musorstom 9 (Richer de Forges *et al.*, 1999) à bord du NO *Alis* (168 stations de dragages et chalutages jusqu'à 1 000 mètres de profondeur), et un atelier à terre à Ua Huka (40 stations échantillonnées à pied, en plongée libre et à la drague). Dernier effort en date, la campagne de 2011-2012 Pakaihi i te Moana de l'Agence des aires marines protégées à bord du RV *Braveheart*, pendant laquelle une attention particulière a été portée aux associations et – pour la première fois s'agissant des Marquises – aux prélèvements de tissus pour le séquençage. Enfin, parallèlement à ces grandes expéditions institutionnelles, les collectionneurs de coquillages ont depuis toujours contribué à l'exploration de la faune malacologique des îles Marquises : c'est ainsi qu'ont été découverts *Conus gauguini*, *Orania simonetae*, *Terebra troendlei*, ou *Hydatina exquisita*.

Le premier catalogue, celui de Jardin en 1858, citait (après élimination des données douteuses) 45 espèces de mollusques marins des Marquises ; Dautzenberg et Bouge (1933) n'en citaient eux aussi que 45, mais Richard (1985) porta ce nombre à 222, et Tröndlé & Cosel (2005) à 365. Dans la toute dernière checklist de la Polynésie française (Tröndlé & Boutet, 2009), ce chiffre est passé à 601, soit une augmentation de 236 espèces résultant principalement de l'exploitation des résultats de l'expédition Musorstom 9 et de l'atelier à terre de Ua Huka en 1997. Depuis cette date, d'autres identifications ont été poursuivies, et d'autres collectes ont été effectuées, de sorte que le chiffre des mollusques marins des Marquises positivement identifiés atteint aujourd'hui 629. La figure 6 donne

l'essentiel de la répartition de ces 629 espèces : 139 (22 %) sont partagées avec chacun des autres archipels polynésiens (Société, Tuamotu, Gambier et Australes) ; 318 (50 %) sont partagées avec au moins un autre archipel polynésien (mais pas avec tous) ; 111 (18 %) sont, en Polynésie française, présentes uniquement dans l'archipel des Marquises mais elles n'y sont pas endémiques (elles existent ailleurs dans l'Indo-Pacifique) ; enfin, 61 espèces (10 %) sont strictement endémiques des Marquises.

Caractéristiques de la faune

À quoi faut-il faire face, quand on est un mollusque benthique vivant sur le rivage ou la pente externe d'une île ? Les îles océaniques et monts sous-marins sont séparés les uns des autres, et des autres terres émergées, par des profondeurs atteignant 2000 à 4000 mètres. Ces profondeurs étant inhospitalières pour les espèces côtières, cela implique que tous les mollusques ont atteint les îles océaniques par leurs larves planctoniques ou par un radeau quelconque. Ceci est vrai aussi, par exemple, pour Madère, Maurice, ou Sainte Hélène, qui sont également des îles océaniques. Mais Madère, Maurice, Sainte Hélène, ou même Tahiti, sont bien moins isolées : leur distance à la terre ou au mont sous-marin le plus proche se mesure en centaines – et non en mil-

liers – de kilomètres. Ce qui rend les Marquises (ou Rapa Nui, ou Hawaï) si spéciales, est le degré de leur isolement : il faut être bon nageur ou disposer d'un bon radeau pour surmonter les milliers de kilomètres qui les séparent des autres terres émergées ou bancs sous-marins. La distance constitue sans aucun doute le principal forçage dans la composition de la faune malacologique des Marquises, qui résulte des interactions entre écologie larvaire, distance et courants. Elle explique pourquoi la faune marquisienne est appauvrie, disharmonique, et en même temps exceptionnelle.

Appauvrie

Un Européen fraîchement débarqué ne percevra sans doute pas la faune des Marquises comme une faune « pauvre ». Les Marquises ont en fait la réputation d'être un archipel riche en coquillages, et même d'être le pays des cônes. Certes, mais tout reste relatif.

En plus de l'isolement, deux autres facteurs expliquent pourquoi la faune marquisienne peut être qualifiée d'appauvrie. Le premier est **biotique***, le deuxième est **abiotique***. Le facteur biotique prend en compte le fait que de nombreuses familles de gastéropodes – et, chez les bivalves, les Galeommatoidea – sont des **commensaux***, des associés ou des parasites d'autres invertébrés. Les Triphoridae et les Cerithiopsidae vivent en association avec des éponges, les Eulimidae sont des parasites d'échinodermes, les Oculididae se nourrissent d'**oc-tocoralliaires***, etc. L'effet de barrière dû à l'isolement océanique impacte aussi les larves de spongiaires, d'échinodermes et d'oc-tocoralliaires : dans ces groupes, la richesse spécifique aux Marquises est bien inférieure à ce qu'elle est ailleurs dans l'ouest du Pacifique, ou même aux îles de la Société. Il en résulte qu'il y a moins de niches spongiaires, échinodermes ou octocoralliaires, et celles-ci sont occupées par moins d'espèces de Triphoridae, Cerithiopsidae, Eulimidae ou Oculididae. La diversité appelle la diversité.

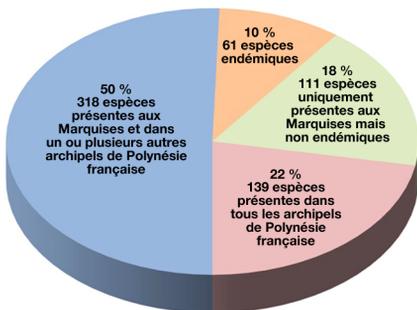


Figure 6 – Distribution des espèces de mollusques marins des îles Marquises en référence aux espèces présentes dans les autres archipels de Polynésie française. *Distribution of marine molluscs species of the Marquesas islands compared to species inhabiting other French Polynesian archipelagos.*

Le facteur abiotique est le reflet de la moins grande hétérogénéité environnementale des îles par rapport aux continents. Ainsi, les pentes raides et la petite taille des îles font que les bassins versants des petits fleuves sont minuscules, avec de surcroît un régime hydrologique de type torrentiel : dans les îles, les rivières charrient à la mer des blocs, des galets, ou à la limite des sables grossiers, mais pas de vase. Ceci explique sans aucun doute l'extrême pauvreté de la faune marquisienne en bivalves **nuculoïdes*** : 73 espèces au Japon, 2 dans toute la Polynésie française, aucune aux Marquises ! Les nuculoïdes ont des larves peu dispersives et préfèrent les habitats vaseux, et les Marquises représentent donc globalement un environnement qui leur est très défavorable. De même, sur les îles, la transition eaux douces/mer est extrêmement abrupte, sans les vastes estuaires paisibles et les eaux calmes caractéristiques des zones continentales. Il n'y a ainsi que quatre espèces d'Ellobiidae – et aucun Amphibolidae – dans toutes les Marquises, contre 16 espèces d'Ellobiidae et un Amphibolidae dans l'estuaire d'un seul petit fleuve côtier – l'Abatan River – de l'île de Bohol aux Philippines.

Disharmonique

Les faunes et flores insulaires sont remarquables pour leur caractère disharmonique, et la faune malacologique marine des Marquises ne fait pas exception. On compte en effet seulement 70 espèces de bivalves pour 523 espèces de gastéropodes, soit un ratio de 1 : 7 entre ces deux groupes, alors qu'il est de 1 : 4 en Nouvelle-Calédonie par exemple (Bouchet *et al.*, 2002 ; Heros *et al.*, 2007). Par ailleurs, les Neogastropoda sont fortement dominants, représentant 59 % des gastéropodes (contre 33 % en Nouvelle-Calédonie) et 52 % de tous les mollusques (contre 26 % en Nouvelle-Calédonie).

Toutes les espèces de mollusques ne sont pas égales quand il s'agit de coloniser les Marquises : non seulement les Marquises

ont globalement moins d'espèces, mais elles en ont moins dans des proportions variables. À une extrémité du spectre de dispersion, les Tonnoidea ont des larves qui peuvent passer plusieurs mois dans le plancton (jusqu'à 4 ans et demi pour l'espèce d'eaux tempérées *Fusitriton oregonensis* !). Il va sans dire que les capacités de dispersion de ces espèces sont formidables et, de fait, la faune des Marquises (ou des îles Hawaii) reste relativement encore riche en Tonnoidea : 121 espèces aux Philippines, 98 en Nouvelle-Calédonie, 59 à Hawaii, 54 pour toute la Polynésie française, et 33 aux Marquises (soit 20 % du nombre d'espèces présentes dans l'ouest Pacifique). Au contraire, les Patellogastropoda et les Vetigastropoda (qui comprennent les (super)familles de trochiformes, les ormeaux et les Scissurelloidea) ont des larves qui ne passent que quelques heures – ou tout au plus quelques jours – dans le plancton. Pour ces larves, même de courtes distances de l'ordre de quelques centaines de kilomètres s'avèrent difficilement franchissables. Il n'est donc pas étonnant que la part occupée par ces espèces faiblement dispersives dans la faune marquisienne soit considérablement atténuée (Fig. 7). Certaines familles (par exemple les Haliotidae ou les Solariellidae) manquent même totalement. Entre ces deux extrêmes, on observe de nombreuses familles (Cerithioidea, Rissosoidea, Naticidae, Epitoniidae, Triphoridae, la plupart des Neogastropoda), dont les larves moyennement dispersives passent quelques semaines dans le plancton. Ces familles sont « normalement » représentées aux Marquises. En d'autres termes, l'immensité océanique qui entoure les Marquises agit comme un filtre différentiel en fonction des capacités de dispersion des différents groupes de la malacofaune.

Exceptionnel

L'endémisme est ce qui rend les îles océaniques uniques aux yeux des biologistes. Une espèce endémique est une espèce dont l'aire de répartition est limitée, mais cette

notion varie suivant les composants de la biodiversité. Chez les escargots terrestres, les endémiques sont souvent limités à une seule île, voire même à une seule crête ou une seule vallée, tandis que chez les espèces marines, on parle encore d'endémisme lorsque la distribution d'une espèce couvre tout l'archipel.

La pertinence d'une discussion sur l'endémisme repose sur la qualité des hypothèses taxonomiques et des données de distribution. Sur ce plan là, on en sait sans aucun doute beaucoup plus sur les mollusques que sur les polychètes ou les turbellariés, mais moins que sur les poissons. Endémisme et richesse véhiculent des messages différents. Les Marquesises ne sont peut-être pas un point chaud de la diversité des mollusques, mais 10 % de ses espèces sont strictement endémiques de l'archipel avec 61 espèces, et 18 autres sont des endémiques polyné-

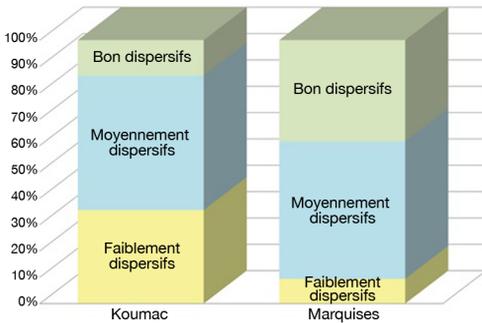


Figure 7 – Proportions relatives de différents groupes de gastéropodes marins dans la faune des Marquesises et de Nouvelle-Calédonie (Koumac), sur la base de leur écologie larvaire. Faiblement dispersifs : Patellogastropoda + Vetigastropoda ; Moyennement dispersifs : diverses familles de Caenogastropoda (Cerithioidea, Epitoniidae, Columbellidae, Nassariidae) ; Bons dispersifs : Tonnoidea + Architectonicidae et Mathildidae. *Relative abundances of different groups of marine gastropods in the fauna of the Marquesas Islands compared to that of New-Caledonia (Koumac). Data based on larval ecology of the species. Low scattering: Patellogastropoda + Vetigastropoda; Medium scattering: various families of Caenogastropoda (Cerithioidea, Epitoniidae, Columbellidae, Nassariidae); High scattering: Tonnoidea + Architectonicidae and Mathildidae.*

siennes partagées avec d'autres archipels (Tab. V). Il faut souligner que ces chiffres ne sont pas gravés dans le marbre et évolueront sans aucun doute avec l'amélioration des connaissances. Ainsi, il est déconcertant de constater que des espèces comme *Semicassis salmonea* ou *Morum clatratum*, classées comme endémiques puisqu'on ne les a pas trouvées ailleurs, ont des protoconques indiquant un bon potentiel de dispersion larvaire, et il faut s'attendre à ce qu'elles soient un jour découvertes ailleurs – aux îles de Ligne peut-être, si ce n'est ailleurs en Polynésie française. Ce jour-là, les Marquesises perdront deux endémiques. Inversement, les résultats des analyses moléculaires sont en train de révéler des complexes d'espèces cryptiques, jusqu'ici confondues au sein d'une même espèce « à large répartition ». Exemple, *Plesiotrochus uncinatus*, répandue dans tous les archipels de Polynésie française et – au-delà – dans une grande partie du Pacifique. Les analyses moléculaires en cours (Ellen Strong, pers. com.) montrent en fait que les populations de *Plesiotrochus uncinatus* des Tuamotu, des Marquesises et de Hawaii (les seules qui aient été analysées pour le moment) représentent chacune une espèce différente, et qu'elles sont également toutes différentes des *Plesiotrochus uncinatus* du Vanuatu, d'Australie et de Madagascar. Le jour où ces résultats seront publiés et où les espèces concernées seront nommées, les Marquesises gagneront donc une espèce endémique de *Plesiotrochus*. C'est d'ailleurs ce qui s'est passé avec l'espèce longtemps recensée aux Marquesises sous le nom *Nodilittorina pyramidalis* (Quoy & Gaimard, 1833), pour laquelle les populations marquisiennes ont été séparées sous le nom *Echinolittorina marquesensis* Reid, 2007.

Les Marquesises sont, nous l'avons dit, l'archipel des Conidae, avec en particulier une extraordinaire radiation de 12 espèces endémiques, tandis que tous les autres archipels de Polynésie française n'en ont, ensemble que trois. Cette capacité de spéciation des cônes reste inexplicée, peut-être

Tableau V – Liste des mollusques marins endémiques des îles Marquises. *List of endemic marine molluscs, Marquesas Islands.*

GASTROPODA	<i>Vexillum pantherinum</i> Herrmann & Salisbury, 2012
CERITHIIDAE	<i>Vexillum troendlei</i> Herrmann & Salisbury, 2012
<i>Cerithium rehderi</i> Houbrick, 1992	TEREBRIDAE
LITTORINIDAE	<i>Oxymeris trochlea</i> (Deshayes, 1857)
<i>Echinolittorina marquesensis</i> Reid, 2007	<i>Oxymeris troendlei</i> (Bratcher, 1981)
PICKWORTHIIDAE	<i>Terebra ligata</i> Hinds, 1844
<i>Microliotia alvanioides</i> Le Renard & Bouchet, 2003	TURRIDAE
STROMBIDAE	<i>Iotyrris marquesensis</i> Sysoev, 2002
<i>Lambis pilsbryi</i> Abbott, 1961	CONIDAE
CYPRAEIDAE	<i>Conasprella tiki</i> (Moolenbeek, Zandbergen & Bouchet, 2008)
<i>Erosaria bellatrix</i> Lorenz, 2009	<i>Conasprella dieteri</i> (Moolenbeek, Zandbergen & Bouchet, 2008)
<i>Erosaria thomasi</i> (Crosse, 1865)	<i>Conasprella pepeiu</i> (Moolenbeek, Zandbergen & Bouchet, 2008)
CERITHIOPSIDAE	<i>Conus conco</i> Puillandre <i>et al.</i> , 2015
<i>Marshallopsis bazzocchii</i> Cecalupo & Perugia, 2014	<i>Conus encaustus</i> Kiener, 1845
<i>Marshallopsis letourneuxi</i> Cecalupo & Perugia, 2014	<i>Conus gauquini</i> Richard & Salvat, 1973
<i>Prolixodens proxima</i> Cecalupo & Perugia, 2014	<i>Conus hivanus</i> Moolenbeek, Zandbergen & Bouchet, 2008
EPITONIIDAE	<i>Conus marchionatus</i> Hinds, 1843
<i>Amaea boucheti</i> Garcia, 2003	<i>Conus marielae</i> Rehder & Wilson, 1975
CASSIDAE	<i>Conus pseudimperialis</i> Moolenbeek, Zandbergen & Bouchet, 2008
<i>Semicassis salmonea</i> Beu, Bouchet & Tröndlé, 2012	<i>Conus troendlei</i> Moolenbeek, Zandbergen & Bouchet, 2008
MURICIDAE	<i>Conus vautieri</i> Kiener, 1845
<i>Orania atea</i> Houart & Tröndlé, 2008	RAPHITOMINDAE
<i>Chicoreus lorenzi</i> Houart, 2009	<i>Gymnobela virgulata</i> Sysoev & Bouchet, 2001
<i>Chicoreus thomasi</i> (Crosse, 1872)	PYRAMIDELLIDAE
<i>Poirieria tanaoa</i> Houart & Tröndlé, 2008	<i>Turbonilla dakoi</i> Peñas & Rolán, 2010
<i>Pagodula atanua</i> Houart & Tröndlé, 2008	<i>Turbonilla laurae</i> Peñas & Rolán, 2010
BUCCINIDAE	<i>Turbonilla hansii</i> Peñas & Rolán, 2010
<i>Engina mirabilis</i> Fraussen & Stahlschmidt, 2015	APLUSTRIDAE
<i>Phos dumalis</i> (Philippi, 1851)	<i>Hydatina exquisita</i> Voskuil, 1995
<i>Pollia krauseri</i> Tröndlé, 2013	POLYPLACOPHORA
NASSARIIDAE	MOPALIIDAE
<i>Nassarius cernohorskyi</i> Kool, 2005	<i>Plaxiphora gwenae</i> Ferreira, 1987
<i>Nassarius tangaroai</i> Kool, 2006	CHITONIDAE
FASCIOLARIIDAE	<i>Chiton marquesanus</i> Pilsbry, 1893
<i>Cyrtulus serotinus</i> Hinds, 1843	BIVALVIA
<i>Latirus fallax</i> (Kobelt, 1876)	PINNIDAE
<i>Peristernia marquesana</i> (A. Adams, 1855)	<i>Atrina marquesana</i> Schultz & Huber, 2013
HARPIDAE	PROPEAMUSSIIDAE
<i>Harpa kolaceki</i> Cossignani, 2011	<i>Parvamussium marquesanum</i> Dijkstra & Maestrati, 2008
<i>Morum clatratum</i> Bouchet, 2002	<i>Parvamussium polynesianum</i> Dijkstra & Maestrati, 2008
CYSTISCIDAE	CARDIIDAE
<i>Gibberula audreyae</i> Cossignani, 2006	<i>Vasticardium mendanaense</i> G.B. Sowerby III, 1897
<i>Gibberula tahaukuensis</i> Cossignani, 2001	
MITRIDAE	
<i>Neocancilla arenacea</i> (Dunker, 1852)	
<i>Neocancilla latistriata</i> Herrmann & Salisbury, 2012	
<i>Subcancilla lichtlei</i> Herrmann & Salisbury, 2012	
COSTELLARIIDAE	
<i>Vexillum germaineae</i> Herrmann & Salisbury, 2014	

tient-elle à la rapidité d'évolution des venins qu'ils utilisent pour chasser des proies (**polychètes***, notamment) qui pourraient elles aussi être endémiques.

Au final, l'archipel des Marquises est le plus riche archipel de Polynésie française en terme d'endémisme : sur un total de 193 espèces de mollusques endémiques de Polynésie française, 61 espèces sont strictement

endémiques des Marquises, tandis que les îles Australes, de la Société, des Tuamotu, et des Gambier n'en comptent respectivement que 28, 26, 19 et 1. Les 59 espèces restantes se répartissent en trois groupes : 9 espèces endémiques distribuées aux Marquises et dans un seul autre archipel de la Polynésie française (2 endémiques partagés avec la Société, 4 avec les Tuamo-

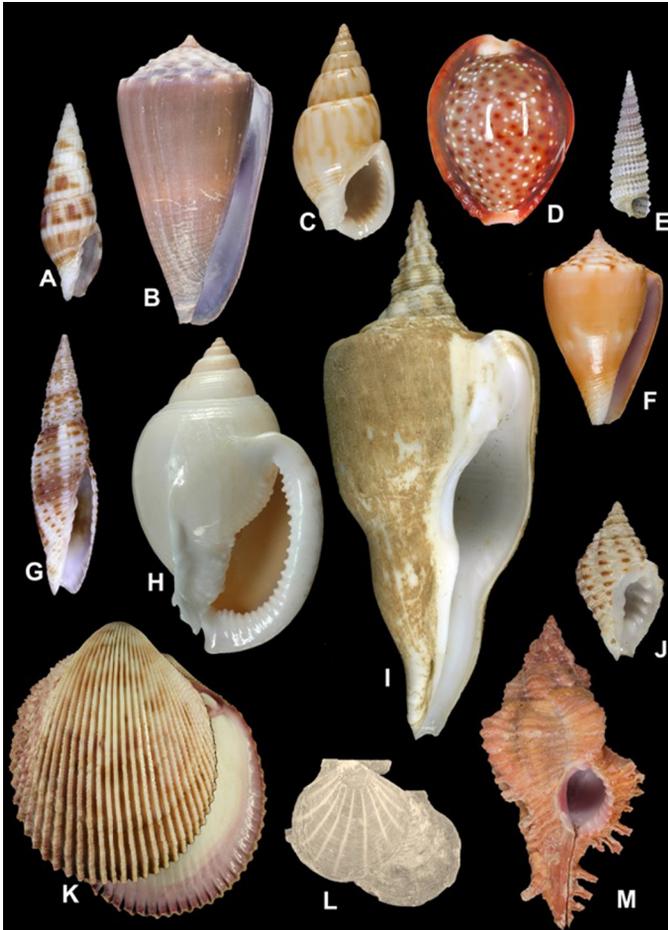


Figure 8 – Sélection de mollusques endémiques des Marquises. Photos P. Maestrati. *Selection of endemic molluscs from the Marquesas Islands.* A : *Vexillum pantherinum* Herrmann & Salisbury, 2012, Eiao, 42 m, h 13,7 mm. B : *Conus conco* Puillandre *et al.*, 2015, Nuku Hiva, h 51,9 mm. C : *Nassaricus tangaroai* Kool, 2006, Hiva Oa, 115-120 m, h 15,7 mm. D : *Erosaria bellatrix* Lorenz, 2009, Nuku Hiva, 45 m, h 23,2 mm. E : *Proxilodens proxima* Cecalupo & Perugia, 2014, Hiva Oa, 96-100 m, h 5,3 mm. F : *Conus troendlei* Moolenbeek, Zandbergen & Bouchet, 2008, Nuku Hiva, 104-109 m, h 17,2 mm. G : *Subcancilla lichtlei* Herrmann & Salisbury, 2012, Eiao, 80 m, h 26,9 mm. H : *Semiscassis salmonea* Beu, Bouchet & Tröndlé, 2012, Tahuata, 190 m, h 61,7 mm. I : *Cyrtulus serotinus* Hinds, 1843, Nuku Hiva, 80-90 m, h 83 mm. J : *Engina mirabilis* Fraussen & Stahlschmidt, 2015, Nuku Hiva, 90-155 m, h 9,6 mm. K : *Vasticardium mendanaense* (G.B. Sowerby III, 1897), Marquises, h 64,5 mm. L : *Parvamussium marquesanum* Dijkstra & Maestrati, 2008, 660-680 m, h 12,9 mm. M : *Chicoreus lorenzi* Houart, 2009, Nuku Hiva, 30-35 m, h 47,4 mm.

tu et 3 avec les Australes), 9 espèces présentes aux Marquises ainsi que dans deux autres archipels ou plus, et enfin 41 endémiques d'archipels de Polynésie française autres que celui des Marquises. S'agissant d'espèces marines, l'archipel des Marquises affiche une « performance » tout à fait re-

marquable pour un archipel dont les plus anciennes îles ont à peine 6 millions d'années ! Les figures 8 et 9 représentent, respectivement, deux sélections de quelques tests de mollusques endémiques des Marquises et quelques espèces photographiées vivantes de cet archipel.



Figure 9 – Mollusques vivants photographiés pendant la campagne Pakaihi i te Moana. A : *Hydatina amplustre* (Linnaeus, 1758) ; B : *Phenacovolva lahainaensis* (Cate, 1969) ; C : Un *Nassarius* du groupe *papillosus* (Linnaeus, 1758), dont l'analyse moléculaire montre qu'il s'agit d'une espèce distincte, probablement endémique des Marquises ; D : La sous-espèce endémique *callista* (Shaw, 1909) de la porcelaine *Erosaria helvola* ; E : *Quasisimnia robertsoni* (Cate, 1973) ; F : *Chromodoris* sp. ; G : *Berthellina* sp. ; H : *Cerberilla affinis* Bergh, 1888 ; I : Bivalve Limidae ; J : Pleurobranche photographié *in situ* entre 110 et 400 m. Photos B. Buge (A, G), J. Poupin (B, E), J. Starmer (C, D, F, H, I), G. Pachoud-COMEX (J). *Alive molluscs photographed during the Pakaihi i te Moana expedition.* A: *Hydatina amplustre* (Linnaeus, 1758); B: *Phenacovolva lahainaensis* (Cate, 1969); C: A *Nassarius* of the *papillosus* (Linnaeus, 1758) group, which molecular analysis shows that it is a distinct species probably endemic of the Marquesas; D: a sub-species *callista* (Shaw, 1909) of the crowry *Erosaria helvola*; E: *Quasisimnia robertsoni* (Cate, 1973); F: *Chromodoris* sp.; G: *Berthellina* sp.; H: *Cerberilla affinis* Bergh, 1888; I: Bivalve Limidae; J: Pleurobranch photographed *in situ* between 110 and 400 m.

Que reste-t-il à découvrir ?

La *checklist* de Tröndlé & Cosel (2005) recensait 365 espèces aux Marquises, contre 627 aujourd'hui, soit une progression de 72 %. Du côté des endémiques, 34 espèces sur 61 (progression de 56 %) étaient encore inconnues il y a seulement 10 ans ! Il est donc clair que l'inventaire est encore loin d'être saturé et que nous sommes loin d'avoir correctement documenté l'endémisme de l'archipel. Certaines familles (« Turridae », Triphoridae, Eulimidae, Pyramidellidae, Galeommatoidae) réputées particulièrement difficiles, restent orphelines, et la présente synthèse ne prend pas en compte les « cf. », « aff. » et « sp. ». Dans ces familles, des espèces additionnelles ont déjà été échantillonnées aux Marquises, mais nous ne connaissons pas encore leur identité. Elles se révéleront peut-être **conspécifiques*** avec des espèces déjà connues ailleurs dans le Pacifique ; elles peuvent aussi se révéler être des espèces nouvelles pour la science.

Deuxième source à venir d'additions à l'inventaire : la zone mésophotique, entre 60 et 140 mètres, trop profonde pour être accessible aux plongeurs à l'air, et trop escarpée pour être échantillonnée à la drague. Chaque heure passée en plongée au trimix en dessous de 100 mètres donne à l'ichtyologiste Richard Pyle une espèce nouvelle de poisson, et il est clair que, aux Marquises comme ailleurs, la zone mésophotique sera une importante source d'espèces nouvelles de mollusques.

Troisième source de changements : les caractères moléculaires. Nous avons évoqué ci-dessus le complexe de *Plesiotrochus uncinatus*, et il est clair que le séquençage des populations marquisiennes et non-marquisiennes d'espèces pauvres en caractères morphologiques (Hipponicidae ou Dialidae, par exemple) révélera d'autres complexes d'espèces au sein de ce qui est actuellement considéré comme des espèces à vaste répartition. Les données moléculaires seront également susceptibles d'élever au rang d'espèce des populations marquisiennes

aujourd'hui traitées comme des sous-espèces endémiques (*Purpuradusta fimbriata marquesana* Lorenz, 2002, *Mauritia maculifera martybealsi* Lorenz, 2002).

Au total, il n'est pas déraisonnable de spéculer que, à terme, le nombre d'espèces côtières de mollusques des Marquises atteindra 700, et dépassera largement 1 000 avec le profond.

LES CRUSTACÉS DES ÎLES MARQUISES (DECAPODA, STOMATOPODA)

Intérêt, richesse et habitats

Plusieurs espèces sont comestibles et pêchées

Parmi les très nombreux crustacés présents aux îles Marquises (amphipodes, copépodes, isopodes,...), les décapodes (crabes, crevettes, langoustes,...) et stomatopodes (squilles) sont pour l'instant les mieux étudiés. Ces deux groupes comprennent plusieurs espèces de grande taille, parfois appréciées pour leur chair. Celles qui font l'objet de pêches artisanales sont les crevettes d'eau douce (« chevrettes » du genre *Macrobrachium*), la squille ou *Varo* (*Lysiosquilla maculata*), les langoustes, avec au moins trois espèces côtières aux Marquises (*Panulirus femoristriga*, *P. homarus* et *P. penicillatus*), les cigales (*Parribacus scarlatinus*, *Scyllarides haanii*) et certains crabes consommés localement, par exemple *Grapsus tenuicrustatus* ou, de façon plus anecdotique, le gros crabe rouge endémique *Chaceon poupini* qui a fait l'objet de pêches expérimentales en profondeur, entre 300 et 1000 m (Fig. 10).

Plus de 400 espèces reconnues mais sans doute autant à découvrir

Le dernier bilan numérique des crustacés décapodes et stomatopodes marquisiens (Crosnier, 2002 ; Legall & Poupin, 2014) comprend 19 stomatopodes et 392 décapodes (Tab. VI). Parmi les décapodes, les crabes (198 espèces) représentent un peu plus de la moitié des espèces (50,5 %), suivis

par les crevettes (121 espèces, 31 %), les anomoures (58 espèces, 14,5 %) et les langoustes (15 espèces, 4 %).

Ce bilan est provisoire car, malgré les efforts de prospection et d'inventaire passés, certains groupes sont visiblement mal étudiés. Par exemple, si l'on considère que les îles Marquises et Hawaii, deux entités géomorphologiques comparables, toutes les deux très isolées dans le Pacifique central, ont une biodiversité similaire pour les crustacés, alors il apparaît clairement que les crevettes, qui comptent plus de deux fois plus d'espèces dans l'archipel hawaïen, sont encore mal connues aux Marquises. Par exemple, les crevettes Alpheidae ont été bien étudiées à Hawaii par Dora M. et Albert H. Banner, avec actuellement 60 espèces hawaïennes contre seulement 14 aux îles Marquises. De la même façon, pour les crabes, les nombreuses révisions de systématique à Hawaii par Charles H. Edmonson permettent d'afficher 284 espèces hawaïennes contre seulement 198 aux Marquises.

À combien peut-on alors estimer le nombre des espèces de crustacés décapodes et stomatopodes présents aux îles Marquises ? Une évaluation est possible en se basant sur les résultats d'Appeltans *et al.* (2012, tab. 2) qui mentionne 468 espèces

de stomatopodes décrites, pour un maximum d'espèces estimé à 720, et 12 029 espèces de décapodes décrits, pour un maximum estimé à 24 204. Si l'on applique les mêmes proportions pour les crustacés marquisiens, il y a potentiellement 29 stomatopodes et 789 décapodes dans l'archipel, soit 817 espèces au total. Cette estimation ne semble pas exagérée si on la compare aux 661 espèces déjà décrites des îles Hawaii ou aux 924 espèces déjà connues du reste de la Polynésie française, aux Tuamotu, Société, Gambier et Australes (Tab. VI).

Quelques espèces terrestres et de rivières, mais une faune essentiellement marine

La grande majorité des décapodes et stomatopodes marquisiens sont marins (395 espèces, 96 %). Sept espèces sont terrestres : 1 anomoure Coenobitidae (*Coenobita perlatus*), 2 crabes Gecarcinidae (*Cardisoma carnifex*, *Discoplax rotunda*), 4 crabes Grapsoidea (*Geograpsus crinipes*, *Geograpsus grayi*, *Geograpsus stormi*, *Metasesarma obesum*). Neuf espèces colonisent les rivières et leurs embouchures : 2 crevettes Atyoidea (*Atyoida pilipes*, *Caridina weberi*), 4 crevettes Palaemonidae, les 'chevrettes', qui sont pêchées (*Macrobrachium australe*, *M. feunteuni*, *M. lar*, *M. latimanus*) et 3 crabes Varunidae (*Ptychognathus crassimanus*, *P. easteranus*, *P. hachijoensis*).

Sur les 395 espèces marines, 35 peuvent être récoltées à basse mer dans la zone in-

Figure 10 – Quelques espèces communes des îles Marquises faisant l'objet de pêches artisanales. A : *Panulirus femoristriga*, Tahuata, grotte côtière, 27-35 m ; B : *Chaceon poupinii*, haut-fond Dumont Durville, 526-535 m ; C : *Parribacus scarlatinus*, Nuku Hiva, grotte côtière, 8-10 m ; D : *Grapsus tenuicrustatus*, Nuku Hiva, zone intertidale. Photos T. Perez (A, C), COMEX (B) et J. Poupin (D). A few common species of the Marquesas Islands targeted by artisanal fisheries. A: *Panulirus femoristriga*, Tahuata, coastal submarine cave, 27-35 m; B: *Chaceon poupinii*, Dumont Durville seamount, 526-535 m; C: *Parribacus scarlatinus*, Nuku Hiva, coastal submarine cave, 8-10 m; D: *Grapsus tenuicrustatus*, Nuku Hiva, intertidal area.

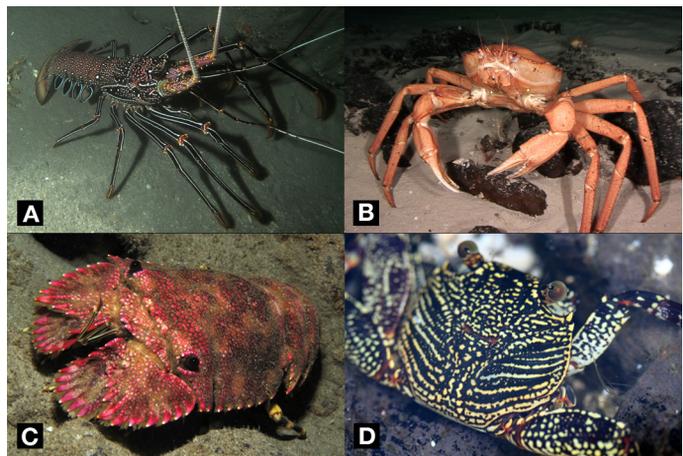


Tableau VI – Diversité spécifique des crustacés décapodes et stomatopodes marquisiens, comparée avec celle de régions environnantes du Pacifique. Données de Nouvelle-Calédonie, Marquises, Polynésie, Clipperton et île de Pâques, incluant les rides sous-marines Nazca et Sala y Gómez, compilées par Legall & Poupin (2014). Données pour Hawaii d'après Ah Yong (2002) (stomatopodes), McLaughlin *et al.* (2005) (crevettes et langoustes) et Castro (2011) (anomoures et crabes). (* Sous-échantillonné, car pas de prospection à la drague, casier ou chalut ; probablement au moins 190 espèces). *Species diversity of the crustacean Decapoda and Stomatopoda in the Marquesas Islands with comparison to other places in the Pacific. Data for New Caledonia, Marquesas, French Polynesia, Clipperton and Easter Island, including Nazca and Sala y Gómez ridges, from Legall & Poupin (2014). Data for Hawaii from Ah Yong (2002) (stomatopods), McLaughlin et al. (2005) (shrimps and lobsters) and Castro (2011) (anomurans and crabs) (* under estimated because no deep prospection with dredge, trap or trawl; probably at least 190 species).*

Groupe	Taxon supérieur	Nouvelle Calédonie	Polynésie hors Marquises	Marquises	Hawaii	Clipperton	Îles Pâques
Squilles	Stomatopoda	93	39	19	20	4	3
Langoustes		60	25	15	19	1	7
	Achelata	37	18	10	12	1	5
	Astacidea	10	3	2	3		
	Polychelida	13	4	3	4		1
Crevettes		514	275	121	270	30	91
	Caridea	371	213	83	205	28	57
	Dendrobranchiata	105	35	24	47	1	31
	Axiidea-Gebiidea	34	23	10	13	1	1
	Stenopodidea	4	4	4	5		2
Anomoures	Anomura	399	188	58	68	9	20
Crabes	Brachyura	640	397	198	284	55	48
Total		1708	924	411	661	99*	169

tertidale*, dont le crabe *Grapsus tenuicrus-tatus*, pêché localement. Ce sont essentiellement des anomoures Diogenidae (*Calcinus*, *Clibanarius*) ou Porcellanidae (*Petrolisthes*) et des crabes Ocypodidae (*Ocypode*, *Uca*), Grapsoidea (*Cyclograpsus*, *Metopograpsus*, *Grapsus*, *Pachygrapsus*, *Pseudograpsus*) et Xanthoidea (*Carpilius*, *Daira*, *Eriphia*, *Leptodius*, *Ozius*, *Pseudozsius*). La plupart des autres espèces marines, 238 espèces (60 %) colonisent les petits fonds marins, entre quelques mètres et une centaine de mètres. Ces fonds, facilement accessibles à la pêche, hébergent notamment les langoustes (Palinuridae, Scyllaridae), de nombreuses petites crevettes Alpheidae et Palaemonidae, des anomoures Diogenidae et Paguridae et des crabes Xanthidae et Portunidae. Plus en profondeur, à partir de 100 m et jusqu'à un millier de mètres, la profondeur maximale prospectée dans l'archipel pour la faune benthique, 96 es-

pèces (24 %) ont été reconnues, comprenant des langoustes Polychelidae (*Pentacheles*, *Stereomastis*), des crevettes Pandalidae (*Plesionika*, *Heterocarpus*), des anomoures Munididae (*Babamunida*, *Munida*, *Paramunida*) et Parapaguridae (*Parapagurus*) et des crabes Homolidae (*Homola*, *Homologenus*, *Lamoha*, *Moloha*). Dans la colonne d'eau, souvent à proximité du fond, 26 espèces pélagiques ou bathypélagiques sont recensées, pour la plupart des crevettes des familles Aristeidae, Bathypalaemonellidae, Benthescymidae, Nematocarcinidae, Oplophoridae ou Sergestidae.

Biogéographie et endémisme

La faune marquisienne est essentiellement Indo-Ouest et centre Pacifique (IOCP)

Le classement des 411 espèces marquisiennes par grandes régions géographiques (Tab. VII) montre que 240, soit plus de

la moitié d'entre elles (58 %), sont Indo-Ouest et centre Pacifique (IOCP). Quelques espèces très communes de ce groupe sont, par exemple, les crevettes *Alpheus lottini* et *Saron marmoratus*, les anomoures *Coenobita perlatus* et *Calcinus laevimanus*, les crabes *Cardisoma carnifex* et *Grapsus tenuicrustatus* et les langoustes *Panulirus femoristriga* et *P. homarus*.

Une quarantaine d'espèces marquisiennes ont une distribution géographique encore plus large. Treize espèces sont distribuées dans l'Indo-Pacifique (incluant les côtes américaines). Ce sont, par exemple, la crevette *Periclimenes soror*, la langouste *Panulirus penicillatus* et le crabe *Domecia hispida*. Vingt-neuf espèces ont une distribution mondiale. Dans ce cas, mis à part le petit crabe pélagique *Planes major*, ce sont essentiellement des crevettes, de petits fonds pour quelques-unes (*Brachycarpus biunguiculatus*, *Gnathophyllum americanum*, *Stenopus hispidus*, *Thor amboinensis*), mais surtout des crevettes bathypélagiques traditionnellement largement distribuées dans les océans mondiaux, par exemple des Aristeidae (*Aristaeopsis edwardsiana*) des Oplophoridae (*Acanthephyra* spp.), des Pandalidae (*Plesionika* spp., *Heterocarpus* spp.) et des Sergestidae (*Sergia* spp.).

Des liens évidents avec le reste de la Polynésie française, quelques liens remarquables avec Hawaïi

Les affinités des espèces marquisiennes avec quelques archipels du Pacifique sont indiquées sur la figure 11 où sont reportés les pourcentages d'espèces marquisiennes retrouvées dans ces régions. Logiquement, près des deux tiers des espèces marquisiennes (64 %) sont aussi présentes dans les archipels les plus proches de Polynésie française (Société, Tuamotu, Gambier, Australes). Ces archipels sont distants de seulement 1 000 à 2 000 km alors que les autres entités géographiques de la figure 11 sont beaucoup plus éloignées des Marquises, entre 4 000 et 6 000 km. Les liens as-

Tableau VII – Distribution des 411 espèces marquisiennes par grandes régions géographiques. Pacifique central (Hawaïi, îles de la Ligne, îles Cook, Polynésie française, île de Pâques et rides sous-marines Sala y Gómez, Nazca) ; Pacifique occidental (Japon, Taiwan, Philippines, Nouvelle Calédonie, Vanuatu, Fidji, Wallis & Futuna à Australie orientale) ; Indo-ouest et centre Pacifique ou IOCP : Afrique orientale à Clipperton/île de Pâques ; Indo-Pacifique : Afrique orientale à Amérique occidentale (incluant la côte américaine) ; Mondial : Pacifique, souvent avec océan Indien, et Atlantique. *Geographic distribution of the 411 Marquesas species. Central Pacific (Hawaii, Line Islands, Cook Islands, French Polynesia, Easter Island and submarine ridges of Sala y Gómez, Nazca); Western Pacific (Japan, Taiwan, Philippines, New Caledonia, Vanuatu, Fidji, Wallis & Futuna to Eastern Australia); Indo-West and Central Pacific or IOCP: Eastern Africa to Clipperton and Easter Island); Indo-Pacific: Eastern Africa to Western America (including the American coastline); Worldwide: Pacific, often with Indian Ocean, and Atlantic.*

Région	n	%
Marquises seulement	37	9%
Pacifique central	44	11%
Pacifique occidentale et central	48	12%
Indo-Ouest et centre Pacifique (IOCP)	240	58%
Indo-Pacifique	13	3%
Mondial	29	7%
Total	411	100%

sez forts avec la Nouvelle-Calédonie et/ou Wallis et Futuna et les îles Hawaïi, respectivement 41 % et 40 % d'espèces marquisiennes dans ces deux entités, illustrent la nature IOCP de la faune marquisienne.

Quelques espèces communes de l'intertidal ou des petits fonds qui ne sont pour l'instant connues que des Hawaïi et Marquises, indiquent un lien faunistique particulier entre ces deux régions. Ce sont par exemple les espèces de la figure 12, les bernard l'ermite *Clibanarius zebra*, *Dardanus sanguinocarpus* et le crabe *Daldorfia dimorpha*, auxquels on peut rajouter le bernard l'ermite *Aniculus hopperae*, longtemps signalé seulement des Hawaïi et

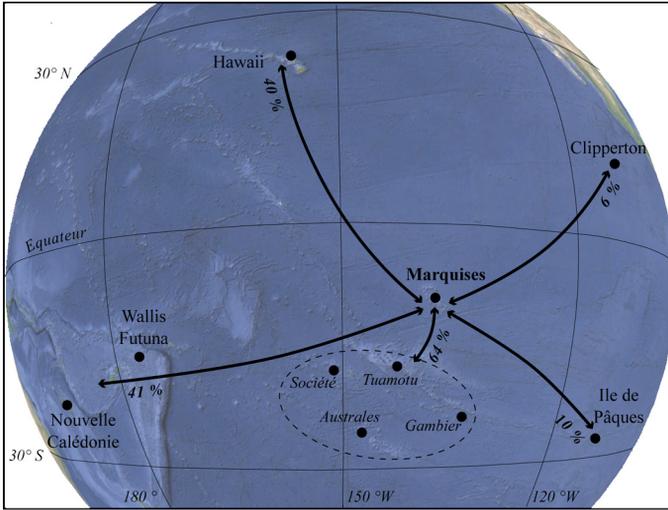


Figure 11 – Affinités géographiques des îles Marquises avec quelques archipels environnants du Pacifique, exprimées en pourcentage d'espèces marquisiennes qui atteignent ces archipels. Source des données Legall & Poupin (2014). *Geographical affinity of the Marquesas Islands with a few neighbouring archipelagos in the Pacific, expressed in percentage of Marquesan species that have settled in these archipelagos.*

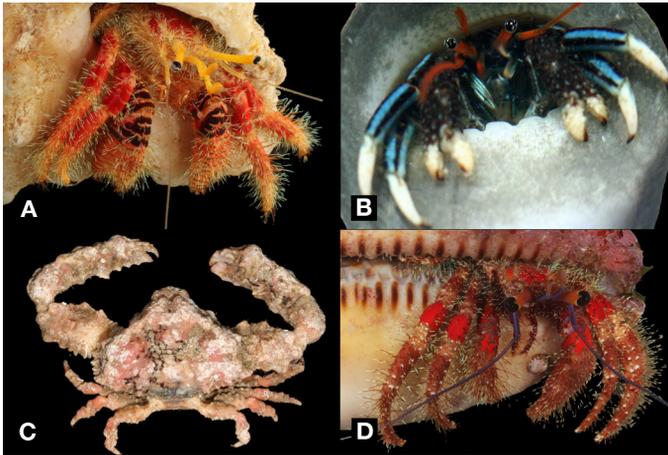


Figure 12 – Espèces de petits fonds indiquant un lien entre les îles Hawaii et les Marquises. A : *Aniculus hopperae*, île de Nuku Hiva, 20-23 m ; B : *Clibanarius zebra*, Nuku Hiva, intertidal ; C : *Daldorfia dimorpha*, Eiao, 25 m ; D : *Dardanus sanguinocarpus*, Fatu Iva, intertidal. Photos J. Poupin. *Shallow-waters species indicating a faunistic link between Hawaii and the Marquesas.* A: *Aniculus hopperae*, Nuku Hiva Island, 20-23 m ; B: *Clibanarius zebra*, Nuku Hiva, intertidal ; C: *Daldorfia dimorpha*, Eiao, 25 m ; D: *Dardanus sanguinocarpus*, Fatu Iva, intertidal.

Marquises, même s'il a récemment été reconnu aux îles de la Ligne et, de façon plus surprenante, à Clipperton !

Les espèces endémiques du littoral et petits fonds sont souvent remarquablement colorées

Les dernières espèces endémiques marquisiennes décrites de la zone intertidale et des petits fonds ont souvent été reconnues d'après leurs patrons de couleur, différents de ceux des espèces IOCP affiliées. À titre d'illustration, quatre de ces espèces sont présentées sur la figure 13 : *Calcinus orchidae*, jumelle de *C. elegans* dans l'IOCP et de *C. pictus* à Hawaii ; *Calcinus bakahau*, affiliée à *Calcinus laurentae* de Hawaii ; *Ci-*

liopagurus vakovako affilié à *C. strigatus* dans l'IOCP, et *Neoliomera moana* affiliée à *N. richtersi* de Guam, Société et Tuamotu. L'examen de spécimens vivants et bien colorés apparaît donc primordial à l'avenir pour découvrir de nouvelles espèces endémiques dans l'archipel.

La plupart des espèces endémiques sont reconnues en profondeur

La liste provisoire des 37 espèces endémiques des Marquises (Tab. VIII) comprend essentiellement des espèces de profondeur. Celles-ci ont été décrites à l'issue de campagnes contemporaines : en 1986-1996, avec le navire *Marara* (Poupin, 1996) ; en 1998, avec le navire *Alis*, pendant la cam-

pagne Musorstom 8 (Richer de Forges *et al.*, 1999) ; et en 2011-2012, avec le navire *Braveheart* lors de la campagne d'inventaire Pakaihi i te Moana (Poupin *et al.*, 2012). Comme l'exploration des grands fonds océaniques (>100 m à +1000 m) est encore très discontinue à l'échelle du Pa-

cifique, il est probable que plusieurs des 20 espèces « endémiques » de profondeur du tableau VIII seront retrouvées à l'avenir dans d'autres régions du Pacifique. À titre d'exemple, le petit crabe *Alainodaeus nuku* Davie, 1997, décrit des îles Marquises, longtemps considéré comme endémique de la région, vient d'être reconnu du Japon (Komai, 2014).

Figure 13 – Exemples d'espèce endémiques marquisiennes du littoral et petits fonds qui sont distinctes des espèces IOCP affiliées essentiellement par leurs couleurs. A : *Calcinus orchidae*, Ua Pou, intertidal ; B : *Calcinus hakahau*, Tahuata, intertidal ; C : *Ciliopagurus vakovako*, Nuku Hiva, 20-23 m ; D : *Neoliomera moana*, Ua Pou, 6-12 m (J. Poupin, J. Starmer). Photos J. Poupin (A, B), J. Poupin et J. Stamer (C, D). *Examples of endemic Marquesan species of the intertidal and shallow-waters that are distinct from related IOCP species mostly by their live color pattern. A: Calcinus orchidae, Ua Pou, intertidal; B: Calcinus hakahau, Tahuata, intertidal; C: Ciliopagurus vakovako, Nuku Hiva, 20-23 m; D: Neoliomera moana, Ua Pou, 6-12 m.*

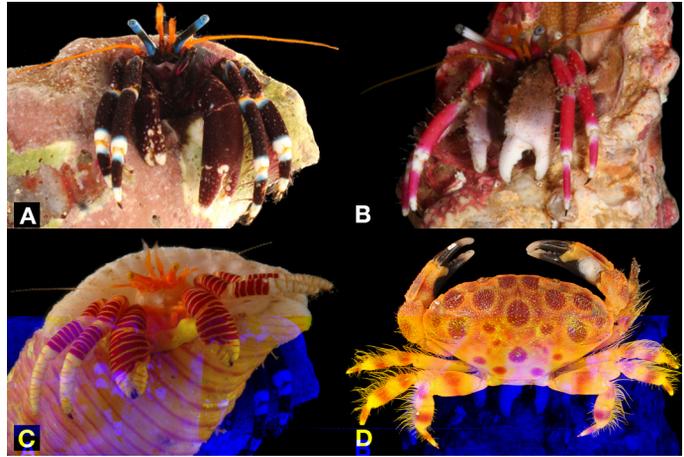


Tableau VIII – Liste provisoire des 37 espèces endémiques des îles Marquises, classées en fonction de leur répartition verticale. Source des données Legall & Poupin (2014). *Tentative list of 37 endemic species to the Marquesas Islands, listed according to deep range.*

Eau douce

Macrobrachium feunteuni Keith & Vigneux, 2002
Ptychognathus crassimanus Finnegan, 1931

Intertidal

Calcinus orchidae Poupin, 1997

Petits fonds (1-100 m)

Acanthophrys cristimanus A. Milne Edwards, 1865
Acanthosquilla crosnieri Ah Yong, 2002
Albunea marquisiana Boyko, 2000
Brusinia piriformis Crosnier & Moosa, 2002
Calcinus hakahau Poupin & McLaughlin, 1998
Ciliopagurus vakovako Poupin, 2001
Cryptodromia marquesas McLay, 2001
Dromidiopsis richeri McLay, 2001
Gonodactyloideus tricarinatus Ah Yong, 2002
Neoliomera moana Poupin & Starmer, 2013
Portunus cf. longispinosus Dana, 1852 (Crosnier, 2002)
Portunus paralatibrachium Crosnier, 2002
Raymunida cagnetei Macpherson & Machordom, 2000
Thalamita similima Crosnier, 2002

Profondeur (+100 m)

Banareia fatuhiva Davie, 1993
Calappa sebastieni Galil, 1997
Chaceon poupini Manning, 1992
Crosniera dayrati Ngoc-Ho, 2005
Cryptodromia erioxylon McLay, 2001
Izucaris crosnieri Li, 2008
Munida glabella Macpherson, 2000
Mursia poupini Galil, 2001
Nanocassiope oblonga Davie, 1995
Naxioides vaitahu Poupin, 1995
Nematocarcinus machaerophorus Burukovsky, 2003
Oreotlos encymus Tan & Ng, 1992
Oreotlos potanus Tan & Ng, 1993
Paramunida echinata Macpherson, 2000
Parathranites tuberosus Crosnier, 2002
Periclimenes alexandri Li, 2008
Periclimenes platydactylus Li, 2008
Periclimenes polynesiensis Li, 2008
Plesionika protati Chan & Crosnier, 1997
Sicyonia rocroi Crosnier, 2003

Un taux d'endémisme toujours difficile à évaluer

Provisoirement, avec 37 espèces qui ne sont toujours signalées que des îles Marquises, le taux d'endémisme régional s'établit à 9 % (Tab. VII). C'est nettement inférieur à l'endémisme calculé aux îles Hawaii par Castro (2011) : 37 % pour les anomoures et 14 % pour les brachyours. À l'avenir, la reconnaissance d'espèces cryptiques aux Marquises devrait augmenter ce taux d'endémisme. Les observations de terrain réalisées au cours de la campagne Pakaihi i te Moana de 2011-2012 ont en effet montré que plusieurs espèces IOCP communes ont, dans l'archipel marquisien, un patron de couleur particulier. Ce sont, par exemple, les crabes *Geograpsus crinipes*, *Lydia annulipes* et *Percnon abbreviatum* dont les colorations aux Marquises sont sensiblement différentes de celles observées dans l'océan Indien ou dans d'autres parties de l'océan Pacifique. Des études complémentaires en biologie moléculaire pourraient permettre de les décrire comme espèces distinctes, endémiques de l'archipel. En complément, l'examen des collections régionales mal étudiées, par exemple les crevettes Alpheidae récoltées pendant la campagne Pakaihi i te Moana, devrait apporter un lot d'espèces endémiques nouvelles.

En conclusion, si quelques espèces endémiques emblématiques, comme *Macrobrachium feunteuni*, *Calcinus orchidae* ou *Ciliopagurus vakovako*, attestent de la particularité indéniable des îles Marquises, le taux d'endémisme local est toujours difficile à apprécier. Les grands fonds marins doivent d'abord être mieux étudiés à l'échelle du Pacifique et les espèces cryptiques doivent être recherchées localement en s'appuyant sur l'examen des patrons de couleur et/ou le séquençage de l'ADN.

LES ÉCHINODERMES DES MARQUISES

Introduction

Bien que les échinodermes fassent partie des organismes marins les plus étudiés et

les plus remarquables, leur taxonomie est étonnamment mal comprise. Ceci résulte en partie de leur comportement cryptique, du manque de différenciation morphologique entre les espèces et du peu de révisions taxonomiques les concernant. Les échinodermes d'Océanie illustrent parfaitement cette situation.

Clark & Rowe (1971) ont assemblé la liste (et une clé de détermination) de tous les échinodermes des eaux littorales (< 20 m) reconnus de la région Indo-Ouest Pacifique. Cet ouvrage demeure la référence pour l'identification des échinodermes du Pacifique. Ils recensent 327 espèces pour les îles du Pacifique. Pawson (1995) a mis à jour cette liste pour l'Océanie en ajoutant 23 nouvelles espèces, et les 102 nouvelles observations publiées entre ces deux ouvrages. Dix-sept de ces nouvelles espèces et 60 de ces nouvelles observations proviennent d'un seul effort d'échantillonnage limité à la Nouvelle-Calédonie, résumé par Guille *et al.* (1986). Seulement trois autres publications ont ajouté de nouvelles observations à la Polynésie française (Devaney 1974 ; Marsh 1974 ; Cherbonnier 1986). Outre ces publications, seulement deux nouvelles espèces ont été décrites d'Océanie, mais absentes de la Polynésie française, pendant cette période de 25 ans.

Une série de publications sur les échinodermes de Guam (îles Mariannes, Micronésie) illustre d'avantage les limites de nos connaissances sur les échinodermes. Les échinodermes de Guam ont été l'objet d'études par des chercheurs locaux ou qui ont visité l'île entre les années 1960 et 1990. Néanmoins, en 2003, 41 % des espèces incluses dans la liste recensant les échinodermes de cette île étaient listées pour la première fois (Paulay, 2003). Pour les concombres de mer, cette liste était de loin la plus complète d'Océanie avec 47 espèces recensées pour cette petite île. Cependant, la réévaluation de cette faune, basée sur de nouvelles collections et une taxonomie plus approfondie, a accru le nombre d'espèces à

65, dont 11 connues d'un unique spécimen (Michonneau *et al.*, 2013).

Les échinodermes de Polynésie française restent mal connus. Seules, deux des classes ont été l'objet d'études approfondies : Devaney (1974) a revu les ophiures (Ophiuroidea), et Marsh (1974) les étoiles de mer (Asteroidea), en particulier sur la base de matériel collecté par les expéditions Pele et Westward en 1967 et 1971, respectivement. Ces études recensent 40 espèces d'ophiures et 24 d'étoiles de mer dans le sud-est de la Polynésie (îles Cook, Polynésie française, île Pitcairn), et listent 13 ophiures et 8 étoiles de mer dans les Marquises. Deux des espèces des Marquises sont décrites comme nouvelles : *Ctenophoraster marquesensis* Marsh, 1974 et *Ophiothrix westwardii* Devaney, 1974. La première n'est toujours connue que des Marquises, alors que la seconde a été mise en synonymie avec *Macrophiothrix propinqua*, une espèce à plus large distribution (Stöhr, 2014).

Les autres classes d'échinodermes n'ont pas été revues systématiquement pour le sud-est de la Polynésie française. Cherbonnier a publié une série d'articles sur les holothuries polynésiennes, mais aucune n'inclut de spécimens des Marquises. Plusieurs oursins des Marquises ont été mentionnés accessoirement par Mortensen (1943) et Devaney (1974). Les crinoïdes des eaux peu profondes sont rares dans le sud-est de la Polynésie française, et deux espèces trouvées par 980-1135 m de fond au large de Tahiti ont été mentionnées par Roux (1980). Nous n'avons connaissance d'aucune étude sur cette classe dans les Marquises. Des études écologiques incluent d'autres espèces, mais ces identifications sont difficile à vérifier et souvent erronées (voir Pearse, 1998), et ne sont donc pas considérées ici.

Au cours de ces 30 dernières années, nous avons collecté des échinodermes à travers la Polynésie française du sud-est, un effort de prospection qui a pris de l'ampleur grâce au projet Moorea Biocode. À ce jour, nous avons identifié 198 espèces d'échinodermes en Polynésie française sur la base

de ces collections, 161 d'entre elles ont été collectées à des profondeurs accessibles en plongée (moins de 60 m). La plupart sont de nouvelles observations pour la région, et certaines sont de nouvelles espèces. Avec les études précédentes, nous reconnaissons 178 espèces littorales et 220 espèces au total (*Tab. IX*).

La faune des Marquises

L'expédition Pakihi i te Moana a collecté 55 espèces d'échinodermes dans les Marquises (*Tab. IX*). Ajoutées aux espèces précédemment recensées, 70 sont désormais reconnues dans l'archipel (*Tab. X*). Trois de ces espèces sont basées sur des collections en eaux profondes, les autres provenant des eaux littorales. Les ophiures sont les plus diverses, comme elles le sont à l'échelle mondiale (Stöhr *et al.*, 2012), avec 23 espèces maintenant reconnues dont 10 nouvelles observations, c'est à dire mentionnées pour la première fois aux Marquises. Les holothuries comptent désormais 19 espèces, et les 18 collectées pendant l'expédition constituent toutes de nouvelles observations. Sur les 17 oursins maintenant recensés des Marquises, nous en avons collecté 11, six étant de nouvelles observations. Des 11 espèces d'étoiles de mer que comptent les Marquises, deux sont de nouvelles observations. À notre connaissance, aucune espèce de crinoïde n'est connue de l'archipel. Ainsi, au total, l'expédition a récolté 36 espèces qui n'étaient pas recensées dans la littérature taxonomique des Marquises. D'autres collections faites dans l'archipel par d'autres expéditions ajouteront sans doute de nombreuses autres espèces, mais ces collections n'ont pas encore été étudiées.

Il est intéressant de noter que la faune n'inclut que peu d'espèces endémiques reconnaissables. Bien que sept espèces collectées n'aient pas encore été identifiées au niveau de l'espèce, seuls quatre échinodermes connus des Marquises, sont endémiques soit de l'archipel, soit de la région (sud-est

de la Polynésie française). Ces espèces sont brièvement mentionnées ici.

Un remarquable *Toxopneustes* avec une bande ambitale et une tâche aborale violettes (Fig. 14) est commun dans les îles. Nous l'identifions ici provisoirement *Toxopneustes maculatus* (Lamarck, 1816) d'après Mortensen (1943), qui a également mentionné cette espèce dans les îles de la Ligne. Aucune autre observation récente de cette espèce n'est connue, et il semble qu'elle soit endémique des Marquises et des îles de la Ligne. Des spécimens collectés dans les îles de la Ligne permettront de vérifier son identité avec la population des Marquises.

L'échinoderme le plus intéressant collecté par l'expédition est l'étoile de mer *Devania naviculiformia* Marsh, 1974, précédemment connue seulement de l'holotype collecté à Raivavae (Fig. 15). Jusqu'à présent, cette espèce est endémique à la Polynésie française. *Ctenophoraster marquesensis* Marsh, 1974 est une autre étoile de mer endémique, uniquement connue des Marquises pour le moment. Enfin, l'ophiure euryale *Asteroschema monobactrum* Clark, 1917, décrite sur la base d'un spécimen collecté par l'*Albatross* à une profondeur de 830 fathoms, n'a pas été récoltée depuis.

Il y a d'autres espèces morphologiquement distinctes, mais elles nécessitent une

tude plus approfondie pour évaluer leur statut. Ainsi, les spécimens de l'holothurie *Holothuria atra* sont-ils remarquables en raison de l'absence de rosettes dans leurs téguments. Cependant, leurs codes-barres génétiques (Cytochrome oxydase subunit I, Hoareau & Boissin, 2010) ne montrent pas de différenciation génétique significative avec les populations d'autres archipels de Polynésie française. En revanche, d'autres études portant sur des espèces marines des Marquises ont démontré la présence de lignées génétiques très divergentes sans être accompagnées de différenciation morphologique. L'évaluation du niveau de divergence génétique parmi les échinodermes échantillonnés lors de cette campagne aux Marquises est en cours d'étude.

Au-delà de son endémisme, la faune des échinodermes des Marquises est caractérisée par l'apparente absence d'espèces pourtant typiques de la région, et par la présence d'espèces qui ne sont pas connues des îles avoisinantes. De tels exemples sont bien connus dans la littérature, et incluent des absences aussi notables que le corail *Acropora* (Chevalier, 1978). Parmi les échinodermes, la taramea *Acanthaster planci*, les oursins perforants du genre *Echinometra*, et les abondantes et communes ophiures *Ophiocoma pica*, *Ophiocoma dentata*, and *Ophiocoma scolopendrina* sont

Tableau IX – Nombre d'espèces par classe et pour l'ensemble des échinodermes pour l'Océanie et ses différentes régions. Ces nombres sont basés sur Pawson (1995) pour l'Océanie ; Paulay (2003) et Michonneau *et al.* (2013) pour les îles Mariannes ; Guille *et al.* (1986) pour la Nouvelle Calédonie ; et sur une compilation de la littérature et de spécimens que nous avons étudiés. *Number of species per class and for all classes of echinoderms in Oceania and in different areas. Data based on Pawson (1995) for Oceania, on Paulay (2003) and Michonneau et al. (2013) for Mariannas islands, on Guille et al (1986) for New-Caledonia and on a literature and collection informations.*

	Océania (littoral)	Îles Mariannes	Nouvelle Calédonie (littoral)	Polynésie française (littoral)	Polynésie française (toutes profondeurs)	Marquises (total)	Marquises (cette étude)
Crinoidea	40	21	31	2	6	0	0
Asteroidea	105	35	54	21	26	11	8
Ophiuroidea	103	47	57	68	89	23	18
Echinoidea	90	53	43	35	38	17	11
Holothuroidea	114	65	55	52	61	19	18
Total	452	221	240	178	220	70	55

Tableau X – Les échinodermes des Marquises. Caractères gras : endémique. Remarques : (1) connu des Marquises et des Australes, (2) pas examiné, (3) connu des Marquises et îles de la Ligne, (4) morphotype endémique, dans le besoin d'études. Réf. : 1: Clark, 1917 ; 2: Devaney, 1974 ; 3: Fell in Devaney 1974: 136 ; 4: Mah, 2006 ; 5: Marsh, 1974 ; 6: Mortensen, 1928-1951. *Echinoderms of the Marquesas Islands*. Bold: endemic. Notes: (1) misted Marquesas and Australes, (2) no status, (3) listed Marquesas and Line Islands, (4) endemic morphotype to be studied. Ref.: 1: Clark, 1917; 2: Devaney, 1974; 3: Fell in Devaney 1974: 136; 4: Mah, 2006; 5: Marsh, 1974; 6: Mortensen, 1928-1951.

Espèce	Spécimen	Références
ASTEROIDEA: ASTEROPSEIDAE		
<i>Asteropsis carinifera</i> (Lamarck, 1816)	UF 11241	5
ASTEROIDEA: ASTROPECTINIDAE		
<i>Astropecten polyacanthus</i> Müller & Troschel, 1842	UF 14067	5
<i>Ctenophoraster marquesensis</i> Marsh, 1974		5
ASTEROIDEA: GONIASTERIDAE		
<i>Circeaster sandrae</i> Mah, 2006		4
ASTEROIDEA: LUIDIIDAE		
<i>Luidia maculata</i> Müller & Troschel, 1842		5
ASTEROIDEA: OPHIDIASTERIDAE		
<i>Devania naviculiforma</i> Marsh, 1974¹	UF 14056	
<i>Leiaster leachii</i> (Gray, 1840)	UF 14046	5
<i>Linckia guildingi</i> Gray, 1840	UF 14062	5
<i>Linckia multifora</i> (Lamarck, 1816)	UF 14072	5
ASTEROIDEA: OREASTERIDAE		
<i>Culcita novaeguineae</i> Müller & Troschel, 1842	UF 14042	5
ASTEROIDEA: SOLASTERIDAE		
<i>Crossaster</i> sp.	UF 14060	
ECHINOIDEA: BRISSIDAE		
<i>Brissopsis</i> sp. ²	USNM E48242	
<i>Brissus latecarinatus</i> (Leske, 1778) ²	USNM E8702	
<i>Metalia spatagus</i> (Linnaeus, 1758)	UF 14082	
ECHINOIDEA: CIDARIDAE		
<i>Chondrocidaris gigantea</i> A. Agassiz, 1863	UF 14057	
<i>Eucidaris metularia</i> (Lamarck, 1816)	UF 13947	
<i>Stylocidaris</i> sp.	UF 14031	
ECHINOIDEA: CLYPEASTERIDAE		
<i>Clypeaster humilis</i> (Leske, 1778)		3
<i>Clypeaster leptostracon</i> Agassiz & Clark, 1907		3
<i>Clypeaster reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)		3
ECHINOIDEA: DIADEMATIDAE		
<i>Centrostephanus asteriscus</i> Agassiz & Clark, 1907		6
<i>Diadema savignyi</i> Michelin, 1845	UF 14070	
<i>Echinothrix calamaris</i> (Pallas, 1774)	photo	2
<i>Echinothrix diadema</i> (Linnaeus, 1758)	UF 14029	2
ECHINOIDEA: ECHINOMETRIDAE		
<i>Heterocentrotus trigonarius</i> (Lamarck, 1816)	UF 14079	6
ECHINOIDEA: SCHIZASTERIDAE		
Schizasteridae sp.	photo	
ECHINOIDEA: TOXOPNEUSTIDAE		
<i>Toxopneustes maculatus</i> (Lamarck, 1816)³	UF 13944	
<i>Tripneustes gratilla</i> (Linnaeus, 1758)	UF 14016	6
HOLOTHUROIDEA: CHIRIDOTIDAE		
<i>Chiridota</i> sp. ²	USNM E53167	

Tableau X – Suite.

Espèce	Spécimen	Références
HOLOTHUROIDEA: HOLOTHURIIDAE		
<i>Actinopyga varians</i> (Selenka, 1867)	UF 11220	
<i>Bohadschia ocellata</i> Jaeger, 1833	UF 13171	
<i>Holothuria arenicola</i> Semper, 1868	UF 11250	
<i>Holothuria cf. atra</i> Jaeger, 1833⁴	UF 11188	
<i>Holothuria cinerascens</i> (Brandt, 1835)	UF 11235	
<i>Holothuria difficilis</i> Semper, 1868	UF 11237	
<i>Holothuria flavomaculata</i> Semper, 1868	UF 11223	
<i>Holothuria fuscocinerea</i> Jaeger, 1833	UF 15736	
<i>Holothuria hawaiiensis</i> Fisher, 1907	UF 11218	
<i>Holothuria hilla</i> Lesson, 1830	UF 11212	
<i>Holothuria imitans?</i> Ludwig, 1875	UF 14051	
<i>Holothuria impatiens?</i> (Forsskål, 1775)	UF 14044	
<i>Holothuria inhabilis</i> Selenka, 1867	UF 11267	
<i>Holothuria lineata</i> Ludwig, 1875	UF 14073	
<i>Holothuria pervicax</i> Selenka, 1867	UF 11224	
<i>Holothuria whitmaei</i> Bell, 1887	UF 11280	
<i>Labidodemas</i> sp.	UF 11189	
HOLOTHUROIDEA: STICHOPODIDAE		
<i>Thelenota ananas</i> (Jaeger, 1833)	UF 11278	
OPHIUROIDEA: AMPHIURIDAE		
<i>Amphiodia</i> sp.		2
<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1829)	UF 14106	2
<i>Amphiura velox</i> Koehler, 1910		2
<i>Amphiuridae</i> sp.	UF 14084	
<i>Ophiosphaera insignis</i> Brock, 1888	UF 14015	2
OPHIUROIDEA: EURYALIDAE		
<i>Asteroschema monobactrum</i> HL Clark, 1917	USNM E698	1
OPHIUROIDEA: OPHIACTIDAE		
<i>Ophiactis picteti</i> (de Loriol, 1893)	UF 14043	
<i>Ophiactis savignyi</i> (Müller & Troschel, 1842)	UF 14030	2
<i>Ophiactis</i> sp.	UF 14096	
<i>Ophiodaphne formata</i> (Koehler, 1905)		2
OPHIUROIDEA: OPHIOCOMIDAE		
<i>Ophiarthrum elegans</i> Peters, 1851	UF 11285	
<i>Ophiocoma brevipes</i> Peters, 1851	UF 14076	
<i>Ophiocoma doederleini</i> de Loriol, 1899	UF 11282	2
<i>Ophiocoma erinaceus</i> Müller & Troschel, 1842	UF 14052	2
<i>Ophiocomella sexradia</i> (Duncan, 1887)	UF 14372	
OPHIUROIDEA: OPHIODERMATIDAE		
<i>Ophiochaeta hirsuta</i> Lütken, 1869	UF 14038	
<i>Ophiopeza spinosa</i> (Ljungman, 1867)	UF 11228	2
OPHIUROIDEA: OPHIOLEPIDIDAE		
<i>Ophiolepis irregularis</i> Brock, 1888	UF 15158	
OPHIUROIDEA: OPHIONEREIDIDAE		
<i>Ophionereis degeneri</i> A.H. Clark, 1949	UF 11284	
<i>Ophionereis porrecta</i> Lyman, 1860	UF 14085	2
OPHIUROIDEA: OPHIOTRICHIDAE		
<i>Macrophiothrix propinqua</i> Koehler, 1895	UF 14039	2
<i>Macrophiothrix</i> sp.	UF 14022	
<i>Ophiothrix purpurea</i> von Martens, 1867		2



Figure 14 – *Toxopneustes maculatus*. Photo J.-L. Menou.

apparemment absentes de l'archipel. Devaney & Randall (1973) recensent les résultats d'études sur *Acanthaster* à travers le sud-est de la Polynésie française, et rapportent qu'ils n'ont vu aucune preuve de la présence de cette étoile de mer, même après un mois de plongées intensives. Ils rapportent cependant que deux personnes de Tahiti auraient vu la *taramea* aux Marquises. Nous n'avons pas rencontré l'espèce pendant l'expédition. La distribution géographique d'*Acanthaster* s'étend à l'ensemble de la région Indo-Pacifique jusqu'au continent américain, et leur rareté/absence dans les Marquises est notable. On peut faire l'hypothèse que son absence est liée à la rareté de véritables récifs et à l'absence d'espèces qu'elle consomme de préférence tel que le corail *Acropora*. L'absence d'*Echinometra* est aussi notable. Ces « ingénieurs de l'écosystème » créent de la complexité spatiale en creusant de petites cavités dans le substrat que de nombreuses espèces colonisent. *Echinometra* est relativement commun sur les côtes basaltiques de Rapa et de Hawaïi, où il creuse dans les roches volcaniques. Devaney (1974) note que l'absence d'*Ophiocoma pica* « pourrait être liée à l'absence de *Pocillopora meandrina* » dans les Marquises. L'absence de crinoïdes, bien que notable, reflète l'isolation du Pacifique central où la diversité de ces organismes diminue rapidement vers l'est dans ce bassin océanique (*Tab. IX*).



Figure 15 – *Devania naviculiformia*. Photo J. Starmer.

À ce jour, 20 espèces d'échinodermes connues de Polynésie française, ne sont connues que des Marquises. Plusieurs de ces espèces ont une répartition mal établie, et incluent quatre espèces d'eaux profondes ; leur absence des autres îles peut simplement refléter un biais d'échantillonnage. Les espèces associées aux sédiments meubles sont cependant sur-représentées, ce qui reflète probablement l'abondance des habitats sédimentaires terrigènes dans l'archipel, qui sont rares dans la région. Ces espèces incluent deux oursins irréguliers (*Clypeaster* ; Devaney, 1974), trois espèces d'étoile de mer de l'ordre des Paxillostida (*Luidia*, *Astropecten*, *Ctenophoraster* ; Marsh, 1974), et l'ophiure *Macrophiothrix propinqua*. D'autres espèces notables sont l'ophiure *Ophiosphaera insignis* qui est commensale sur les oursins de la famille Diadematidae, et l'oursin *Toxopneustes maculatus* mentionné ci-dessus.

BIBLIOGRAPHIE

- Ahyong S.T., 2002. A new species and new records of Stomatopoda from Hawaii. *Crustaceana*, 75(6): 827-840.
- Allen G.R., 2008. Conservation hotspots of biodiversity and endemism for Indo-Pacific coral reef fishes. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.*, 18: 541-556.
- Appeltans W. *et al.* (plus de cent co-auteurs), 2012. The magnitude of global marine species diversity. *Curr. Biol.*, 22: 2189-2202. dx.doi.org/10.1016/j.cub.2012.09.036.

GLOSSAIRE

Abiotique : les facteurs abiotiques représentent l'ensemble des facteurs physico-chimiques d'un écosystème influant sur une biocénose donnée. C'est l'action du non-vivant sur le vivant.

Biotique : les facteurs biotiques représentent l'ensemble des interactions du vivant sur le vivant dans un écosystème.

Commensaux : le commensalisme (du latin *cum*-, « avec » et *mensa*, « table ») est un type d'interaction biologique naturelle et fréquente ou systématique entre deux êtres vivants dans laquelle l'hôte fournit une partie de sa propre nourriture au commensal. C'est une exploitation non-parasitaire d'une espèce vivante par une autre espèce.

Conspécifique : deux ou plusieurs organismes, populations ou taxons sont dits conspécifiques s'ils appartiennent à la même espèce.

Efflorescence phytoplanctonique : augmentation relativement rapide de la concentration d'une (ou de quelques) espèce(s) de phytoplancton dans un système aquatique.

Hydrocoralliaire : cnidaire hydrozoaire colonial, imprégné de calcaire, participant à la constitution des récifs coralliens. On y trouve trois types de polypes ou hydranthes : des gastrozoïdes nourriciers, des dactylozoïdes défensifs et des gonophores libérant de petites méduses sexuées. Les hydrocoralliaires forment une classe.

Nuculoïdes : ordre de bivalves Protobranches qui sont proches des Gastropodes. Les espèces de *Nuculoida* possèdent une charnière taxodonte (nombreuses dents de la même taille) et sont dymyaires (deux muscles adducteur des valves)

Octocoralliaire : anthozoaires possédant un pharynx ectodermique et une cavité gastrique séparée par huit cloisons. Comme tous les anthozoaires, on ne les trouve que sous la forme polype (benthiques sédentaires). Ces cnidaires ont une symétrie d'ordre huit (les organes et tentacules sont représentés huit fois). De plus ils sont facilement reconnaissables car leurs tentacules possèdent des ramifications en forme de plumes (pinnules). Les coraux durs (corail rouge) et les gorgones en font partie.

Polychètes : groupe de vers annélides comportant le plus grand nombre d'espèces, soit plus de 13 000. Ils sont caractérisés par leurs « parapodes » munis de « soies » (semblables à de longs poils). Ce sont des animaux essentiellement marins ou estuariens.

Scléractiniaire : constituent le principal ordre des coraux durs, de la classe des Anthozoa. Les scléractiniaires se divisent en deux groupes : i) les taxons avec zooxanthelles, coloniaux rencontrés dans des eaux tropicales claires, peu profondes. Ce groupe est responsable pour une grande partie de la construction des récifs de corail, et se nourrit partiellement de plancton capturé dans l'eau et partiellement des sucres synthétisés par leurs algues symbiotiques (les zooxanthelles) ; ii) les taxons sans zooxanthelles, solitaires, représentés dans tous les océans, même en région polaire ou abyssale jusqu'à 6 000 m de profondeur. Ce groupe ne forme jamais de récif proprement dit (mais peuvent constituer des « récifs d'eau froide » en profondeur), et n'a pas besoin de lumière, vivant sur un régime exclusivement suspensivore.

Terrigène : se dit des éléments d'origine continentale intervenant dans la sédimentation marine, quelle que soit leur granulométrie.

Zone intertidale : l'estran ou « zone de marnage » ou « zone intertidale » est la partie du littoral située entre les limites extrêmes des plus hautes et des plus basses marées. Il constitue un biotope spécifique.

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. *Biol. J. Linn. Soc.*, 75: 421-436.

Boschma H., 1929. The Fungiidae collected by Mr. Cyril Crossland at Tahiti and neighbour-

ing islands. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 99: 43-47.

Boury-Esnault N., Rützler K., 1997. Thesaurus of sponge morphology. *Smithson. Contrib. Zool.*, 596: 1-55.

Brousse R., Chevalier J.P., Denizot M., Salvat B., 1978. Étude géomorphologique des îles Marquises. *Cah. Pac.*, 21: 9-74.

- Cabioch G., Montaggioni L., Frank N., Serad C., Salle E., Payri C., Pelletier B., Paternite M., 2008. Successive reef depositional events along the Marquesas foreslopes (French Polynesia) since 26 ka. *Mar. Geol.*, 254: 18-24.
- Cabioch G., Wallace C., Mcculloch M., Zibrowius H., Laboute P., Richer De Forges B., 2011. Disappearance of *Acropora* from the Marqueses (French Polynesia) during the last deglacial period. *Coral Reefs*, 30: 1101-1105.
- Cairns S.D., 1984. New records of ahermatypic corals (Scleractinia) from the Hawaiian and Line Islands. *Occas. Pap. Bernice P. Bishop Mus.*, 25: 1-30.
- Cairns S.D., 1991. A revision of the ahermatypic Scleractinia of the Galapagos and Cocos Islands. *Smithson. Contr. Zool.*, 504: 1-32.
- Castro P., 2011. Catalog of the anomuran and brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura, Brachyura) of the Hawaiian Islands. *Zootaxa*, 2947: 1-154.
- Charleux M., 2013. Mission archéologique « Eiao 2013 », 24 février-4 juin 2013. Rapport préliminaire: 111 p.
- Cherbonnier, G., 1986. *Chiridota exuga*, nouvelle espèce d'holothurie apode de Polynésie française. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, section A Zool. Ecol. Anim., 8(1): 39-41.
- Chevalier J.-P., 1978. Les coraux des îles Marqueses. *Cah. Pac.*, 21: 243-283.
- Clark A.M., Rowe F.M., 1971. *Monograph of shallow-water Indo-West Pacific echinoderms*. London: British Museum (Natural History) Publication.
- Crisp, 2010. *Analyse éco-régionale marine de Polynésie française*. 135 p.
- Crosnier A., 2002. Portunidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura) de Polynésie française, principalement des îles Marqueses. *Zoosystema*, 24(2): 401-449.
- Crossland C., 1927. Marine ecology and coral formations in the Panama region, Galapagos and Marqueses Islands and the atoll of Napuka. *Trans. R. Soc. Edinb.*, 55: 531-554.
- Dautzenberg P., Bouge J.L., 1933. Mollusques testacés marins des Établissements français de l'Océanie. *J. Conchyliol.*, 77: 41-108, 145-326, 351-469.
- Debitus, C., Piser A., M. Ekins, Schuster A., Curvat, X., Hertrich, L., Al Mourabit A., 2013. *First record of lithistid sponge from the submarine caves from the Nuku Hiva (Marquesas Islands) and Tahiti Iti (Tahiti)*, French Polynesia. 9th World Sponge Conference, Fremantle (Australia), 4-9 November 2013
- Devaney, D.M., 1974. Shallow-water asterozoans of southeastern Polynesia 2. Ophiuroidea. *Micronesica*, 10: 105-204.
- Devaney D.M., Randall J.E., 1973. Investigations of *Acanthaster planci* in southeastern Polynesia during 1970-1971. *Atoll Res. Bull.*, 169: 1-21.
- Fenner D., 2005. *Corals of Hawai'i*. Honolulu, Mutual Publishing: 143 p.
- Glynn P.W., Wellington G.M., Riegl B., Olson D.B., Borneman E., Wieters E.A., 2007. Diversity and Biogeography of the Scleractinian Coral Fauna of Easter Island (Rapa Nui). *Pac. Sci.*, 61(1): 67-90.
- Guille A., Laboute P., Menou J.-L., 1986. *Guide des étioles de mer, oursins et autres échinodermes du lagon de Nouvelle-Calédonie*. Paris, Éditions de l'Orstom.
- Hall K.A., Sutcliff P.R., Hooper J.N.A., Alencar A., Vacelet J., Piser A., Petek S., Folcher E., Butscher J., Orempuller J., Debitus C., 2013. Affinities of sponges (Porifera) of the Marqueses and Society Islands, French Polynesia. *Pac. Sci.*, 67: 493-511.
- Heros V., Lozouet P., Maestrati P., Von Cosel R., Brabant D., Bouchet P., 2007. Mollusca of New Caledonia. In Payri C., Richer De Forges B. (eds), *Compendium of marine species from New Caledonia*, edit. 2. Doc. Sci. Tech., IRD Nouméa II7: 199-254.
- Hickman C.P. Jr., 2008. *Field guide to corals and other radiates of Galapagos*. 162 p. Lexington, Sugar Spring Press.
- Hoareau T., Boissin E., 2010. Design of phylum-specific hybrid primers for DNA barcoding: addressing the need for efficient COI amplification in the Echinodermata. *Mol. Ecol.*, 10: 960-967.
- Hoeksema B.W., 1996. Taxonomy, phylogeny and biogeography of mushroom corals (Scleractinia: Fungiidae). *Zool. Verh. Leiden*, 254: 1-295.
- Hooper J.N.A., van Soest R.M.W., 2002. *Systema Porifera: a guide to the classification of sponges*. New-York, Kluwer Academic/Plenum Publishers: 1708 p.
- Jardin E., 1858. Essai sur l'histoire naturelle de l'Archipel de Mendana ou des Marqueses. 3^e partie : Zoologie. *Mém. Soc. Imp. Sci. Nat. Cherbourg*, 6: 161-200.
- Komai T., 2014. New record of a xanthid crab *Alainodaeus nuku* Davie, 1997 (Crustacea:

- Decapoda: Brachyura) from Japanese waters. *Nat. Hist. Res.*, 13: 19-24.
- Kulbicki M., 2007. Biogeography of reef fishes of the French territories in the South Pacific. *Cybium*, 31: 275-288.
- de Laubenfels M.W., 1950. The sponges of Kaneohe Bay, Oahu. *Pac. Sci.*, 4: 3-36.
- de Laubenfels M.W., 1954. Occurrence of sponges in an aquarium. *Pac. Sci.*, 8: 337-340.
- de Laubenfels M.W., 1957. New species and records of Hawaiian sponges. *Pac. Sci.*, 11: 236-251.
- Lavondes H., Richard G., Salvat B., 1973. Noms vernaculaires et usages traditionnels de quelques coquillages des Marquises. *J. Soc. Océanistes*, 39: 121-137.
- Legall N. & Poupin J., 2014 - CRUSTA: Database of Crustacea (Decapoda and Stomatopoda), with special interest for those collected in French overseas territories. At <http://crustiesfroverseas.free.fr/> (consulté en février 2014).
- Mani L., Jullian V., Mourkazel B., Valentin A., Dubois J., Cresteil T., Folcher E., Hooper J.N.A., Erpenbeck D., Aalbersberg W., Debitus C., 2012. New antiplasmodial bromotyrosine derivatives from *Suberea ianthelliformis* Lendenfeld, 1888. *Chem. Biodivers.*, 9: 1436:1451.
- Marsh L.M., 1974. Shallow water asterozoans of Southeastern Polynesia I. Asteroidea. *Micronesica*, 10: 65-104.
- Martinez E., Maamaatuaiahutapu K., 2004. Island mass effect in the Marquises Islands: time variation. *Geophys. Res. Lett.*, 31: L18307.
- McLaughlin P.A., Camp D.K., Eldredge L.G., Felder D.L., Goy J.W., Hobbs H.H.I., Kensley, B., Lemaitre R., Martin J.W., 2005. Order Decapoda. In Turgeon D (ed.), Common and Scientific Names of Aquatic Invertebrates of the United States and Canada. *Am. Fish. Soc. Spec. Publ.*, 31: 209-326.
- Michonneau, F., Borrero-Perez, G.H., Honey, M., Kamarudin, K.R., Kerr, A.M., Kim, S., Menez, M.A., Miller, A., Ochoa, J.A., Olivares, R.D., Paulay, G., Samyn, Y., Setyastuti, A., Solis-Marin, F., Starmer, J., Vanden Spiegel, D., 2013. The littoral sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea) of Guam reassessed – a diversity curve that still does not asymptote. *Cah. Biol. Mar.*, 54: 531-540.
- Mortensen T., 1943. *A Monograph of the Echinoidea. Vol. III 2 Camarodonta. I. Orthoporidae, Glyphocyphidae, Temnopleuridae and Toxopneustidae.* CA Reitzel, Copenhagen.
- Paulay G., 2003. The Asteroidea, Echinoidea, and Holothuroidea (Echinodermata) of the Mariana Islands. *Micronesica*, 35-36: 563-583.
- Payri C., N'Yeurt A.D.R., Orempuller J., 2000. *Algae of French Polynesia. Algues de Polynésie française.* Tahiti, Au Vent des Îles Éditions: 320 p.
- Pawson D., 1995. Echinoderms of the tropical island Pacific: status of their systematics and notes on their ecology and biogeography. In Maragos J.E., Peterson M.N.A., Eldredge L.G., Bardach J.E., Takeuchi H.F. (eds), *Marine and coastal biodiversity in the tropical island Pacific region. Vol. 1. Species systematics and information management priorities.* Honolulu, East-West Center, University of Hawaii: 171-192.
- Pearse J.S., 1998. - Distribution of *Diadema savignyi* and *D. setosum* in the tropical Pacific. In Mooi R., Telford M. (eds), *Echinoderms.* Proceedings of the ninth International Echinoderm Conference, San Francisco, California, USA, 5-9 August 1996. Rotterdam, A. A. Balkema: 777-782.
- Perez T., Chevaldonne P., Corbari L., Poupin J., Heros V., Starmer J., Buge B., Albenga L., Pachoud G., Morvan J., Bouchet P., 2012. *Endémisme et hotspots de biodiversité des milieux marins de l'archipel des Marquises – un enjeu de conservation pour la Polynésie dans le Pacifique.* Leg 3, CNRS UMR 7263, rapport de campagne: 80 p.
- Pichon M., 1985. Scleractinia. In Richard G. (ed.), *Fauna and flora, a first compendium of French-Polynesian seadwellers.* Proc. 5th Int. Coral Reef Congr. Moorea, Antenne Muséum-EPHE: 399-403.
- Poupin J., 1996. *Atlas des crustacés marins profonds de Polynésie française. Récoltes du navire Marara, 1986-1996, Service mixte de Surveillance radiologique et biologique.* 59 p. Gap, Louis Jean.
- Poupin J., Starmer J., 2013. *Neoliomera monana*, a new cavernicolous species of xanthid crab from the Marquesas Islands (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Zootaxa*, 3737(5): 585-592.
- Poupin J., Corbari L., Pérez T., Chevaldonné P., 2012. Deep-water decapod crustaceans studied with a remotely operated vehicle (ROV) in the Marquesas Islands, French Polynesia

- (Crustacea: Decapoda). *Zootaxa*, 3550: 43-60.
- Ranson G., 1952. Note sur la cause probable de l'absence de récifs coralliens aux îles Marquises et de l'activité réduite des coraux récifaux à Tahiti, aux Tuamotu, aux Hawaii, etc. C. R. *Somm. Séances Soc. Biogeogr.*, Paris, 248-249: 3.
- Richard T.G., 1985. Fauna and flora: a first compendium of French Polynesian sea-dwellers. *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr.*, Tahiti, 1: 379-518.
- Richer De Forges B., Poupin J., Laboute P., 1999. La campagne Musorstom 9 dans l'archipel des îles Marquises (Polynésie française). Compte rendu et liste des stations. In Crosnier A (ed.), Résultats des campagnes Musorstom, Vol. 20. *Mem. Mus. Natl. Hist. Nat.*, Paris, 180: 9-29.
- Roux M., 1980. Découverte de sites à Crinoïdes pédonculés (genres *Diplocrinus* et *Proisocrinus*) au large de Tahiti. C. R. *Acad. Sci.*, Paris, Sér. D, 290: 119-122.
- Schmidt-Roach S., Miller K.J., Lundgren P., Andreakis N., 2014. With eyes wide open: a revision of species within and closely related to the *Pocillopora damicornis* species complex (Scleractinia; Pocilloporidae) using morphology and genetics. *Zool. J. Linn. Soc.*, 170: 1-33.
- Sournia A., 1976. Abondance du phytoplancton et absence de récifs coralliens sur les côtes des îles Marquises. C. R. *Hebd. Séances Acad. Sci. Paris*. Sér. D, 282(6): 553-555.
- Sournia A., 1977. Analyse et bilan de la production primaire dans les récifs coralliens. *Ann. Inst. Océanogr.* Paris, Nouv. Sér., 53(1): 47-74.
- Stöhr S., 2014. *Ophiothrix (Placophiothrix) westwardi* Devaney, 1974. In Stöhr S., O'Hara T., Thuy B. (eds), *World Ophiuroidea database*. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&cid=245437> on 2014-04-23.
- Stöhr S., O'Hara T.D., Thuy B., 2012. Global diversity of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *PLoS ONE*, 7: e31940.
- Trondle J., Boutet M., 2009. Inventory of marine molluscs of French Polynesia. *Atoll Res. Bull.*, 570: 1-87.
- Tröndle J., von Cosel R., 2005. Inventaire bibliographique des mollusques marins des Marquises (Polynésie française). *Atoll Res. Bull.*, 242: 265-340.
- Vargas S., Schuster A., Sacher K., Büttner G., Schätzle S., Lauchli B., Hall K., Hooper J.N.A., Erpenbeck D., Worheide G., 2012. Barcoding sponges: an overview based on comprehensive sampling. *PLoS ONE*, 7(7): e39345. doi: 10.1371/journal.pone.0039345
- Van Soest R.W.M., Boury-Esnault N., Vacelet J., Dohrmann M., Erpenbeck D., De Voogd N.J., Santodomingo N., Vanhoorne B., Kelly M., Hooper J.N.A., 2012. Global diversity of sponges (Porifera). *Plos ONE*, 7(4): e35105. Doi: 10.1371/journal.pone.0035105.



Photo C. Rives