

UNIVERSITE PARIS VI – PIERRE ET MARIE CURIE

UFR des Sciences de la Vie

Thèse

Pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université Paris VI

Discipline : Océanographie et Environnements Marins

Présentée et soutenue publiquement par

Yves-Marie BOZEC

le 26 janvier 2006

LES POISSONS DES RECIFS CORALLIENS DE NOUVELLE-CALEDONIE :

Estimations d'abondance, relations habitat-poissons, interactions trophiques et
indicateurs écologiques

JURY :

Mireille HARMELIN-VIVIEN	Directeur de recherche, CNRS	Rapporteur
Nicholas POLUNIN	Professeur, Univ. Newcastle	Rapporteur
Patrice CAYRE	Directeur de recherche, IRD	Examineur
Jacques CLAVIER	Professeur, Univ. Bretagne Occident.	Examineur
Paul NIVAL	Professeur, Univ. Paris VI	Examineur
Michel KULBICKI	Chargé de recherche, IRD	Invité
Didier GASCUEL	Professeur, Agrocampus Rennes	Directeur de thèse

COREUS

UR 128 – Institut de Recherche pour le Développement (IRD)

- EPHE / Université de Perpignan, 52 Av. Paul Alduy - 66860 Perpignan Cedex
- IRD, 101 Promenade Roger Laroque, Anse Vata - BP A5 - 98848 Nouméa Cedex – Nouvelle-Calédonie

Laboratoire d'Ecologie Halieutique

- Pôle Halieutique, AGROCAMPUS Rennes, 65 route de Saint Briec - CS 84215 - 35042 Rennes Cedex
-

Remerciements

Mes remerciements s'adressent en premier lieu à **Michel Kulbicki** et à **Didier Gascuel** qui ont orienté et encadré mes recherches. Michel est à l'origine de cette thèse. Il m'a fait découvrir un environnement complexe et difficile à appréhender, mais dont l'étude s'est révélée passionnante et riche en perspectives. Il a su être présent tout au long de ma thèse, répondre à chacune de mes interrogations et m'encourager dans mes choix. Sans aucune réserve, il a mis à ma disposition ses connaissances sur les poissons récifaux et une quantité considérable de données. J'espère que ce travail est à la hauteur de ses espérances, et je lui exprime ici toute ma gratitude et mon amitié. Didier a pris la direction de cette thèse et, sans être spécialiste du milieu corallien, il a assumé son rôle avec beaucoup de compétence, de perspicacité et d'optimisme. Grâce à son expérience et à ses qualités humaines, j'ai beaucoup appris à ses côtés. Je le remercie sincèrement d'avoir tenu ce rôle, et j'espère au bout du compte avoir été digne de la confiance qu'il m'a accordée.

Je tiens également à remercier les membres du jury, d'abord pour l'intérêt qu'ils ont porté à ce travail, et ensuite pour toutes les critiques dont ils m'ont fait part au cours d'un débat qu'ils ont su rendre convivial et constructif. **Mireille Harmelin-Vivien** et **Nicholas Polunin** ont grandement contribué à la qualité de ce débat grâce à leur expérience approfondie des poissons coralliens. Je les remercie vivement d'avoir accepté ce rôle de rapporteur. Je remercie également **Jacques Clavier** et **Paul Nival** qui m'ont fait l'honneur de participer à ce jury en faisant preuve d'une grande ouverture d'esprit. J'exprime enfin toute ma gratitude envers **Patrice Cayré**, qui m'a fait le plus grand plaisir en présidant ma soutenance, eut égard à l'influence globale qu'il a exercée sur le déroulement de ma thèse. J'en mesure aujourd'hui toute l'importance.

Certaines personnes ont considérablement influencé l'orientation de ce travail. Parmi elles, je tiens à remercier en tout premier lieu **Francis Laloë** qui a encadré le début de ma thèse. Francis a beaucoup apporté à ma réflexion personnelle, et ses compétences sont à l'origine de nombreux résultats présentés dans ce manuscrit. Il m'a consacré beaucoup de son temps, faisant preuve d'une grande sollicitude à mon égard, et m'accordant son soutien dans de nombreuses circonstances. Je garde un excellent souvenir de ces premiers mois de thèse en sa compagnie, et je lui exprime ici toute mon amitié. Je remercie également **Jocelyne Ferraris** qui a exercé une influence considérable sur ma formation depuis mon stage de DEA. Jocelyne s'est appliquée à m'inculquer de la rigueur dans le raisonnement et dans l'analyse des données. A ses côtés, j'ai eu la chance d'assister à la conception d'un projet de recherche ambitieux, auquel elle a su me faire participer. Je lui en suis très reconnaissant, et je tiens à lui exprimer ici tout mon attachement. En m'ouvrant les portes de l'EPHE de Perpignan, **René Galzin** m'a donné accès à un vaste ensemble de ressources documentaires sur le milieu récifal. Grâce à lui, j'ai également pu bénéficier de l'expérience de nombreux spécialistes de l'environnement corallien. Je le remercie sincèrement pour l'accueil qu'il m'a réservé et pour tous les conseils qu'il m'a prodigués. **Dominique Ponton** et **Jean-Pascal Torréton** ont été particulièrement disponibles pour répondre à mes multiples interrogations, en particulier sur la conduite d'une thèse et sur la rédaction d'articles scientifiques. Je leur témoigne ici ma gratitude et mon amitié. J'exprime enfin toute ma reconnaissance envers **Philippe Cury** pour l'intérêt qu'il a porté à mes recherches, et plus généralement pour l'attention particulière qu'il accorde aux doctorants, se souciant de leur bonne insertion dans les réseaux de la Recherche. Grâce à lui, j'ai pu participer à un groupe de travail qui m'a fait sensiblement progresser dans mon approche des communautés récifales. Je le remercie vivement pour cette expérience et pour avoir contribué à élargir ma réflexion à des problématiques plus globales.

De nombreux chercheurs ont mis leurs connaissances et leurs compétences au service de ce travail. Je tiens à remercier en particulier **Pierre Labrosse** et **Maria Lourdes Palomarès** qui m'ont fait découvrir tout l'intérêt des niveaux trophiques, **Robert Le Borgne**, **Jacques Clavier** et **Guy Boucher** qui ont répondu avec rapidité, précision et pédagogie à mes nombreuses questions sur l'atoll d'Ouvéa, et **Yunne-Jai Shin** qui a contribué à valoriser certains résultats par des critiques judicieuses. Je remercie également **Serge Andréfouët**, **Pascale**

Chabanet, Yves Letourneur, Laurent Wantiez, José Garcia-Charton, Dominique Pelletier, Renaud Fichez, Coleen Moloney et Jean-Paul Roux, pour leur influx et les nombreux échanges que nous avons eus dans le cadre de collaborations diverses.

Par ailleurs, j'ai eu la chance au cours de ma thèse d'intégrer différentes structures d'accueil et de nouer des contacts avec de nombreuses personnes. Je souhaite d'abord témoigner toute ma sympathie à ceux que j'ai côtoyés au **laboratoire HEA du centre IRD de Montpellier**, en particulier Monique Simier, Jean-Jacques Albaret, Jean-Marc Ecoutin, Frédéric Ménard, Francis Marsac, Guy Vidy et Jean-Michel Stretta, pour leur accueil et leur disponibilité. Nombre d'entre eux ont consacré du temps à ma formation de jeune doctorant, et je leur en suis sincèrement reconnaissant. Je remercie tout spécialement Olivier Maury pour ses conseils avisés, ses encouragements et son amitié offerte en toute simplicité.

Je voudrais ensuite exprimer ma gratitude envers Patrice Cayré, Alain Sournia, Christian Colin et l'ensemble du service administratif du **centre IRD de Nouméa** qui ont su créer les conditions favorables à mon accueil en Nouvelle-Calédonie. J'adresse toute ma sympathie à Georges Bargibant, Philippe Borsa, Christophe Chevillon, Pascal Douillet, Fabien Dufix, Claire Garrigue, Jean-Louis Menou, Gérard Mou-Tham, Sylvain Ouillon, Christophe Peignon, Bertrand Richer de Forges et Sabrina Virly, qui ont fait partie de mon environnement quotidien et ont chacun contribué à rendre cette expérience très enrichissante. Je leur associe Isabelle Perrin et Jacqueline Thomas qui ont déployé beaucoup d'efforts pour mettre à ma disposition toute l'information scientifique dont j'avais besoin. A toutes ces personnes il faut également ajouter celles qui ont partagé ma vie à Nouméa, et ils sont nombreux, VAT, thésards, expatriés enthousiastes qui ont rendu cette expérience inoubliable. Parmi eux, je tiens à exprimer mon plus vif attachement à Nico, Violaine et Olivier qui m'ont fait cadeau de leur amitié, et à Alexis, Pascal, Alex, Nathalie et Séverine, Ludo et Gaël.

Enfin, j'ai trouvé au **Département Halieutique d'Agrocampus Rennes** une équipe très accueillante et particulièrement attachante. Je souhaite d'abord remercier Catherine Le Penven dont la complicité a rythmé mon quotidien. Ses encouragements et son soutien technique m'ont par ailleurs apporté une aide considérable. J'exprime également toute mon amitié à Stéphane Pennanguer, co-locataire de bureau, avec lequel j'ai partagé des moments de doute mais également des succès prodigieux (à notre échelle). Stéphane a été un coach très appréciable durant de longs mois. Je lui souhaite une grande réussite dans ses débuts professionnels. Je souhaite la même réussite à Audrey Colomb, confidente et autre coach indispensable, qui a su trouver les mots pour me faire avancer dans les moments difficiles. Je lui associe Emmanuel Chassot que je remercie sincèrement pour toutes les discussions stimulantes que nous avons eues. Audrey et Manu m'ont fait découvrir les joies et la dynamique du travail en équipe, et cela reste l'une des mes expériences les plus enrichissantes. Ils ont une part de responsabilité dans la réussite de ce travail. Enfin, je remercie toute l'équipe du Département, Laurent, Richard, Fanny, Didier, Jérôme, Guy, Olivier, Hervé, Meriem, Marie, Jean-Pierre, Béatrice et tous les autres pour leur accueil chaleureux.

Mes remerciements s'adressent aussi à ma famille, et en particulier à mes parents, qui m'ont toujours soutenu dans mes projets, au risque de me voir partir à l'autre bout du monde. Cet éloignement m'a d'ailleurs privé d'événements heureux dont mon frère, Zohra et le petit Erwan ont été les acteurs. Je leur exprime ici toute mon affection, en espérant rattraper rapidement le retard accumulé.

Dans ces remerciements, une personne mérite une place à part. Son rôle a été déterminant, depuis mon admission en DEA jusqu'au buffet final célébrant le jour de ma soutenance. Merci Marion pour tes conseils et tes nombreuses critiques, pour le réconfort que tu m'as apporté, et surtout pour ta patience et tous les sacrifices que tu as consentis. Ce travail t'est entièrement dédié.

LES POISSONS DES RECIFS CORALLIENS DE NOUVELLE-CALÉDONIE :

Estimations d'abondance, relations habitat-poissons, interactions trophiques et indicateurs écologiques

Résumé

Le présent travail étudie la structure de l'ichtyofaune des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie sous l'influence de différents facteurs environnementaux : structure de l'habitat récifal, ressources et espace disponibles, pressions anthropiques. Les poissons sont abordés à différents niveaux d'organisation (population, peuplement, écosystème) dans des situations environnementales contrastées. L'objectif *in fine* est de développer des indicateurs écologiques dans un cadre opérationnel.

Un travail préliminaire fait le point sur les données disponibles concernant l'abondance des poissons. En Nouvelle-Calédonie, le comptage visuel des poissons en plongée est associé au relevé des distances de détection des individus (méthode des transects en ligne), alors que les méthodes usuelles reposent sur le comptage total des poissons sur une surface délimitée (méthodes des transects en bande). Grâce à une analyse globale des observations réalisées au cours de 20 années d'échantillonnage, nous montrons que le relevé des distances est susceptible d'améliorer considérablement les estimations de densité. Cette efficacité implique de modéliser la détectabilité des poissons en fonction des distances de détection. Jusqu'à présent, l'application de cette démarche était confrontée à de nombreuses difficultés. Nous proposons ici une stratégie de modélisation adaptée aux poissons récifaux. L'ensemble des estimations réalisées en Nouvelle-Calédonie sont finalement re-considérées à la lumière de cette analyse.

L'analyse écologique débute ensuite à l'échelle des populations. Les relations entre l'abondance des poissons-papillons (famille : *Chaetodontidae*) et la structure physique et biologique de leur habitat sont étudiées dans les baies anthropisées de Nouméa. Une méthode d'analyse multi-tableaux révèle l'existence de deux gradients environnementaux indépendants : (1) un gradient de complexité architecturale du substrat générée par les coraux branchus, relié à l'abondance des chaetodons corallivores ; (2) un gradient d'hétérogénéité dans le recouvrement benthique, relié à l'abondance des chaetodons omnivores. Cette description du milieu est utilisée pour expliquer le rôle fonctionnel de la structure de l'habitat sur les poissons récifaux. L'utilisation des poissons-papillons comme indicateurs de l'environnement corallien est finalement discutée sur la base de ces résultats.

A l'échelle des peuplements, la structure trophique de l'ichtyofaune est analysée dans des contextes environnementaux contrastés. Un niveau trophique fractionnel (TL) standard est attribué à chaque espèce à partir de données locales sur leur alimentation et d'informations extraites de la littérature. Des profils d'abondance par TL sont établis pour différents habitats du lagon Sud-Ouest. La comparaison de ces « spectres trophiques » révèle une organisation de l'ichtyofaune caractéristique des habitats étudiés. Dans les baies de Nouméa, la structure trophique varie en fonction d'un gradient d'eutrophisation. Sur la réserve marine du récif Aboré, les spectres trophiques soulignent l'influence probable de la pêche sur la structure des peuplements. L'utilisation des TL standard pour décrire la structure trophique de l'ichtyofaune démontre ici tout son intérêt dans une perspective de formalisation d'indicateur écologique.

Enfin, les interactions trophiques entre les poissons et leur environnement biologique sont étudiées à l'échelle de l'écosystème. Un modèle de réseau trophique est construit sur les communautés du lagon de l'atoll d'Ouvéa afin de caractériser le fonctionnement trophique de l'écosystème. Cette analyse montre que la prédation exerce une pression majeure sur l'équilibre des communautés. Elle met également en lumière l'influence de la circulation des eaux lagonaires sur la structure du réseau trophique, et le rôle probable des zones récifales adjacentes dans l'alimentation des prédateurs lagonaires. Le modèle fournit des indices sur l'état de l'écosystème dont les perspectives d'utilisation comme indicateurs écologiques sont discutées. Cette approche permet finalement de vérifier certaines hypothèses formulées au cours de la thèse, en particulier la légitimité de l'échantillonnage des poissons avec les distances, et la pertinence d'une représentation de la structure trophique des poissons par des valeurs standard de TL.

Mots clés : Indo-Pacifique - poissons récifaux - comptages visuels en plongée - structure de l'habitat - écologie trophique - indicateurs écologiques.

FISHES ON THE CORAL REEFS OF NEW CALEDONIA

Abundance estimates, fish-habitat relationships, trophic interactions and ecological indicators

Abstract

The present work studies the structure of the coral-reef ichthyofauna of New Caledonia under the influence of various environmental factors: habitat structure, space and food availability, and anthropogenic disturbances. Coral-reef fishes are studied at different levels of biological organisation (population, community, ecosystem) in contrasted environmental conditions. The purpose of this work is to develop ecological indicators for an operational use in coral-reef monitoring.

A preliminary step focuses on the available data concerning fish abundances. In New Caledonia, underwater visual censuses are carried out along with the recording of distances of fish detections (line transect method), whereas usual methods rely on the complete count of fishes over a bounded area (belt transects). A global analysis performed on 20 years of fish observation shows that collecting detection distances is likely to improve the estimation of fish density. The effectiveness of this method requires the modelling of fish detectability using distance data. Until now, the full application of this approach was precluded for practical reasons. A modelling strategy adapted to coral-reef fish observations is developed. The previous abundance estimates calculated in New Caledonia are finally reconsidered in the light of this analysis.

The ecological analysis starts at the population level. Relationships between butterflyfishes (family: *Chaetodontidae*) abundance and the physical and biological structure of the reef habitat are studied in the urban bays of Nouméa. A multivariate analysis based on the coupling of several environmental data sets reveals the existence of two independent environmental gradients: (1) a gradient of architectural complexity created by the coverage of branching corals, correlated with the abundance of corallivorous chaetodontids; (2) a gradient of heterogeneity in benthic cover, correlated with the abundance of omnivorous chaetodontids. These two gradients are used to explain the functional role of habitat structure on coral-reef fishes. The use of butterflyfishes as indicator of the coral-reef environment is finally discussed on the basis of these results.

At the community level, the trophic structure of fish assemblages is explored according to multiple environmental conditions. A fractional trophic level (TL) is assigned for all fish species, using local gut contents analyses and selected information from the literature. Abundance profiles by TL are performed for various habitats in the South-West lagoon. The comparison of these "trophic spectra" reveals different patterns in the trophic structure of fish assemblages related to their habitat. In Nouméa bays, the trophic structure varies according to a gradient of eutrophication. In the marine protected area of Aboré reef, trophic spectra underline the probable influence of fishing on the structure of fish assemblages. The use of TL standard values for describing fish assemblages appears highly relevant from the point of view of ecological indicators.

Finally, trophic interactions between fishes and their biological environment are studied at the ecosystem level. A food-web model is developed in order to characterise the trophic functioning of the lagoon of Uvea atoll. The model suggests that predation pressure is a major controlling factor in the equilibrium of biological communities. Water circulation influences the food-web structure in the lagoon, and adjacent reef areas probably sustain the alimentation of lagoonal predators. The model also provides several indices of ecosystem state that are discussed in the framework of ecological indicators. In addition, this modelling approach allows to test key hypotheses previously stated in this work, in particular the effectiveness of the distance sampling method for estimating fish density, and the relevance of using standard TL values for the description of trophic structure of fish assemblages.

Keywords : Indo-Pacific - coral-reef fish - underwater visual census - habitat structure - trophic ecology - ecological indicators.

Sommaire

Introduction générale

3

Chapitre I :

Contexte écologique, cadre géographique et objectifs de la thèse

7

Introduction.....	9
1 Le contexte écologique : les écosystèmes des récifs coralliens.....	9
1.1 Présentation générale de l'environnement corallien.....	9
1.2 Les perturbations en milieu corallien	13
2 Les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie	16
2.1 Présentation générale de la Nouvelle-Calédonie	16
2.2 Le milieu récifo-lagonaire	18
2.3 Perturbations naturelles et pressions anthropiques.....	20
3 Synthèse des connaissances sur l'ichtyofaune récifo-lagonaire de Nouvelle-Calédonie	23
3.1 Historique des travaux	23
3.2 Les techniques d'échantillonnage.....	24
3.3 Les données récoltées	25
3.4 Synthèse des résultats.....	27
3.5 Bilan : avancée des connaissances et limites actuelles	31
4 Objectifs de la thèse et démarche générale	32

Chapitre II :

Le comptage des poissons récifaux sur transect en ligne

35

Introduction.....	37
1 Problématique de l'estimation par comptage visuel.....	38
1.1 Le comptage visuel des poissons en plongée : principe et limites	38
1.2 L'échantillonnage selon la méthode du transect en ligne	43
1.3 Les transects en ligne appliqués au comptage des poissons récifaux.....	48
1.4 Synthèse, formulation du problème et énoncé des objectifs	52
2 Description du processus de détection des poissons	57
2.1 Hypothèses et démarche de l'analyse.....	58
2.2 Matériel et méthodes	60
2.3 Résultats.....	65
2.4 Discussion.....	71
2.5 Conclusion	76

3	L'estimation de la densité par la distance moyenne pondérée (DMP)	77
3.1	Positionnement du problème : la DMP comme approximation de μ	78
3.2	Formalisation mathématique de la DMP.....	79
3.3	Comparaison des valeurs de μ et DMP pour différents modèles de $g(x)$	80
3.4	Conclusion sur l'estimation de la densité avec la DMP	83
4	Application des modèles de détection aux observations de poissons récifaux	85
4.1	Matériel et méthodes	85
4.2	Résultats.....	92
4.3	Discussion.....	100
4.4	Conclusion	103
5	Conclusion sur l'estimation de la densité avec les distances de détection.....	104

Chapitre III :

Rôle fonctionnel de la structure de l'habitat sur la répartition des poissons **107**

Introduction.....	109
1 Problématique, objectifs et démarche de l'étude	109
1.1 Les <i>Chaetodontidae</i> : un modèle d'étude des relations habitat-poissons.....	109
1.2 Les enjeux d'une meilleure compréhension des relations entre les chaetodons et leur habitat ..	112
1.3 Objectifs de l'étude.....	114
1.4 Démarche générale	115
2 Analyse des relations habitat-poissons dans les baies de Nouméa.....	118
<i>(article)</i>	
3 Compléments et perspectives.....	136
3.1 Les baies de Nouméa : un environnement perturbé à surveiller	136
3.2 Influence de la structure de l'habitat sur l'ichtyofaune des baies de Nouméa	138
3.3 Les poissons-papillons comme indicateurs écologiques.....	142

Chapitre IV :

Influence de l'environnement sur la structure trophique des poissons **147**

Introduction.....	149
1 Contexte, problématique et objectifs de l'étude.....	149
1.1 Aspects généraux de l'écologie trophique des poissons récifaux.....	149
1.2 L'intérêt d'une approche trophique pour la description de l'ichtyofaune récifale.....	157
1.3 Vers une description standard de la structure trophique des peuplements	160
1.4 Objectifs et démarche générale	161
2 Estimation de niveaux trophiques standard par espèce.....	163
2.1 Matériel et méthodes	163
2.2 Résultats	167
2.3 Discussion.....	175
2.4 Conclusion	178

3	Structure trophique de l'ichtyofaune des baies de Nouméa	178
	<i>(article)</i>	
4	Structure trophique de l'ichtyofaune récifale du lagon Sud-Ouest	187
4.1	Matériel et méthodes	187
4.2	Résultats	190
4.3	Discussion.....	192
5	Application aux peuplements de la réserve Aboré	193
5.1	Matériel et méthodes	193
5.2	Résultats	196
5.3	Discussion.....	198
6	Conclusions sur les niveaux trophiques et perspectives d'utilisation	200
6.1	Les niveaux trophiques comme indicateurs de la structure trophique	200
6.2	La structure trophique comme indicateur des peuplements.....	204

Chapitre V :

Fonctionnement trophique d'un écosystème lagunaire d'atoll **209**

	Introduction.....	211
1	Contexte, problématique et objectifs de l'étude.....	211
1.1	L'intérêt d'une approche intégrée des écosystèmes récifaux	211
1.2	L'approche Ecopath	212
1.3	Les modèles trophiques d'écosystèmes coralliens.....	215
1.4	Problématique et objectifs	217
2	Modèle trophique du lagon d'Ouvéa	219
	<i>(article)</i>	
3	Compléments d'analyse et discussion	232
3.1	Influence de la méthode d'estimation de la densité des poissons	232
3.2	Analyse systémique	236
3.3	Niveaux trophiques standard et niveaux trophiques du modèle	242
4	Conclusion sur l'approche écosystémique.....	245

Conclusion générale **247**

	Synthèse des résultats et perspectives	249
	Rôle fonctionnel de l'architecture de l'habitat récifal sur l'ichtyofaune	249
	Interactions entre les poissons et leur environnement biologique.....	250
	Influence des activités humaines	251
	Bilan méthodologique.....	253
	Le comptage visuel des poissons en plongée et le relevé des distances de détection	253
	L'analyse multi-tableaux pour l'étude des relations habitat-poissons.....	254
	Les niveaux trophiques pour décrire la structure des peuplements	254
	L'outil Ecopath pour représenter le réseau trophique	255

Indicateurs ecologiques : perspectives et bilan	256
Vers la formalisation d'indicateurs écologiques	256
Mise en perspective des indicateurs étudiés	257
Bilan sur les indicateurs écologiques.....	259

Références bibliographiques	261
------------------------------------	------------

Liste des publications liées à la thèse	281
--	------------

Annexes	283
----------------	------------

INTRODUCTION GENERALE

Les récifs coralliens fascinent le grand public par la beauté des paysages qu'ils développent et la densité spectaculaire des organismes qui les peuplent. Confinés à la région intertropicale, ces écosystèmes suscitent un attrait touristique certain. Si certains pays ont su en tirer profit, l'importance des récifs coralliens ne se limite pas à l'esthétisme de leurs paysages. Les écosystèmes récifaux créent les conditions favorables au développement de nombreux biotopes marins et terrestres. En ceinturant les îles océaniques et les plateaux continentaux, ils protègent le littoral contre l'érosion. A l'abri de la houle océanique, mangroves, herbiers et autres biocénoses lagonaires se développent progressivement pour constituer un écosystème complexe. L'homme installé à proximité tire bénéfice des multiples ressources produites par cet écosystème, en particulier les ressources vivantes, ces dernières constituant la principale source d'alimentation des populations insulaires du Pacifique.

Les écosystèmes récifaux ont la particularité de construire leur propre environnement physique. L'architecture de cet environnement repose sur la croissance et le développement d'organismes vivants, les coraux. La nature biologique de cette architecture confère aux écosystèmes coralliens une grande sensibilité à toute variation brutale de leur contexte climatique, océanique et humain. Les perturbations physiques et biologiques font partie intégrante du développement et de l'organisation des écosystèmes coralliens. Elles contrôlent l'équilibre biologique des communautés en libérant l'espace vital pour de nouvelles colonisations (Connell 1978, Hughes 1989). L'histoire de vie des récifs coralliens est jalonnée de perturbations multiples dont la fréquence et l'amplitude ont déterminé la structuration des peuplements, leur capacité d'adaptation et leur potentiel de réorganisation (Hughes 1989, Connell 1997, Connell *et al.* 1997, Nyström et Folke 2001). Ces peuplements n'en restent pas moins vulnérables à des modifications de ce régime naturel de perturbations (Nyström *et al.* 2000). Or la plupart des récifs coralliens vivent aujourd'hui dans un environnement dominé par l'homme. Sous l'influence des activités humaines, la fréquence des régimes naturels des perturbations s'accélère (Hoegh-Guldberg 1999, Nyström *et al.* 2000, Nyström et Folke 2001). En modifiant la dynamique et la résilience¹ des écosystèmes récifaux, l'homme compromet leur capacité de réorganisation après une perturbation (Nyström *et al.* 2000). Cette évolution se traduit par un déclin mondial de la santé des récifs coralliens (Gardner *et al.* 2003, Hughes *et al.* 2003, Pandolfi *et al.* 2003), qui favorise l'irruption de bouleversements profonds de la structure des écosystèmes récifaux (Done 1992, Hughes 1994, McClanahan *et al.* 2002, Hughes *et al.* 2003).

¹ Le terme de résilience définit ici la capacité d'un écosystème à « absorber » une perturbation, c'est-à-dire à résister aux changements induits et à recouvrer son état initial (Nyström *et al.* 2000).

Cette situation préoccupante a entraîné l'adoption de mesures de gestion et de protection pour assurer la conservation des écosystèmes récifaux. Si certaines de ces mesures semblent avoir localement un impact positif, elles sont néanmoins insuffisantes pour enrayer le déclin observé à l'échelle mondiale (Hughes *et al.* 2003). La mise en place de mesures efficaces nécessite une meilleure compréhension de l'impact des activités humaines sur les ressources vivantes et leurs habitats naturels. Le développement de réseaux de surveillance pour le suivi écologique des communautés récifales (Wilkinson 1998, 2000, 2002, 2004, Hodgson 1999) contribue en partie à améliorer les connaissances sur la réponse des écosystèmes récifaux aux perturbations naturelles et anthropiques. Mais ces connaissances ne permettent pas d'appréhender le fonctionnement global des écosystèmes récifaux, et d'anticiper leur comportement face à des perturbations ponctuelles ou chroniques. La complexité des écosystèmes récifaux et la variabilité naturelle des peuplements rend difficile l'identification des interactions entre les organismes à l'origine de leur équilibre. De nouvelles approches doivent donc être considérées pour comprendre la dynamique des écosystèmes et les processus écologiques qui déterminent leur résilience (Hughes *et al.* 2003). En particulier, l'étude des différents groupes fonctionnels représentés dans les écosystèmes (*i.e.*, des groupes d'espèces assurant la même fonction dans la dynamique de l'écosystème) offre des perspectives plus intéressantes qu'une description des peuplements sur un critère taxonomique (Nyström *et al.* 2000, Nyström et Folke 2001, Hughes *et al.* 2003). Une telle approche fonctionnelle offre la possibilité de comparer la structure des écosystèmes récifaux à l'échelle mondiale, en s'affranchissant des différences dans la composition spécifique des peuplements et leur diversité biologique, très variables en milieu corallien (Hughes *et al.* 2003). L'absence de certains groupes fonctionnels peut ainsi donner des indications importantes sur la résilience de l'écosystème.

L'approche fonctionnelle pour la description des communautés biologiques et des écosystèmes est particulièrement bien adaptée à la recherche d'indicateurs de changements dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Costanza 1992, Hulot *et al.* 2000, Piet et Jennings 2005). De tels indicateurs doivent permettre de caractériser les réponses fonctionnelles des écosystèmes récifaux aux changements environnementaux (Jennings et Blanchard 2004, Livingston *et al.* 2005). En définissant des états de référence, ils peuvent faciliter le diagnostic sur la condition générale d'un écosystème. L'identification de signaux d'alarme fournit également de nombreuses perspectives pour le suivi écologique des communautés, en offrant la possibilité d'orienter les mesures de gestion ou de conservation (Gislason *et al.* 2000, Jennings et Dulvy 2005). Parmi l'ensemble des organismes récifaux, les poissons offrent un support de choix pour la définition d'indicateurs écologiques. Les poissons occupent en effet une position centrale dans les réseaux trophiques des récifs coralliens. Ils interviennent dans la plupart des interactions trophiques qui influencent significativement la dynamique des écosystèmes. Toute modification notable du fonctionnement trophique d'un écosystème est donc supposée se répercuter sur l'ichtyofaune récifale. En outre, les poissons sont directement affectés par la pêche qui est l'une des perturbations majeures des écosystèmes récifaux (McManus *et al.* 2000, Jackson *et al.* 2001, Pandolfi *et al.* 2003).

La présente thèse prône une approche fonctionnelle pour la description de l'ichtyofaune récifale, afin de favoriser la définition d'états de référence caractérisant la structure des peuplements dans un contexte environnemental perturbé. A l'interface entre écologie des peuplements et écologie des écosystèmes, ce travail vise à comprendre comment sont structurés les peuplements à différentes échelles spatiales et à différents niveaux d'organisation biologique. L'objectif est d'identifier les facteurs de contrôle de l'organisation trophique de ces peuplements afin d'anticiper les réponses écologiques des ressources face aux perturbations naturelles et anthropiques. L'effort est porté en particulier sur la définition d'indicateurs écologiques, avec la volonté de fournir des outils opérationnels pour la surveillance et la gestion des milieux récifo-lagonaires et de leur ressources. Cette thèse s'inscrit dans la problématique de l'unité de recherche *CoRéUs*² de l'IRD qui vise à dégager les règles générales de l'organisation des communautés récifo-lagonaires, en particulier sous l'influence des activités humaines. Plus précisément, notre approche s'attache à l'étude des peuplements de poissons dans leur contexte environnemental, sur la base des données recueillies dans les espaces récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. La finalité de cette étude est double : il s'agit dans un premier temps d'enrichir les connaissances écologiques sur la structure et l'organisation de ces peuplements de poissons, et d'identifier ensuite des indicateurs écologiques témoignant de l'état des peuplements en réponse à des agressions naturelles ou anthropiques.

La présentation des travaux réalisés s'articule autour de cinq chapitres.

Le **premier chapitre** dresse le cadre scientifique et géographique de la thèse. Une présentation générale de la structure des écosystèmes récifaux conduit à replacer les peuplements de poissons dans leur contexte environnemental. Le contexte géographique dans lequel s'inscrit la réalisation de la thèse est ensuite présenté. L'accent est porté sur les données écologiques disponibles, dont la nature a déterminé les choix méthodologiques mis en œuvre par la suite. Les objectifs et la démarche générale de la thèse sont définis dans une dernière partie.

Le **second chapitre** pose le problème de l'estimation de l'abondance des poissons récifaux. Les données d'abondance acquises en Nouvelle-Calédonie reposent sur l'application d'une technique d'échantillonnage et d'une méthode de calcul s'inspirant des techniques d'estimation pratiquées en milieu terrestre. Cette méthodologie originale offre l'opportunité de décrire le processus de comptage des poissons en plongée sous-marine, et de quantifier les nombreux biais liés à l'estimation de leur abondance. Dans une seconde étape, les calculs d'estimations utilisés en Nouvelle-Calédonie font l'objet d'un examen théorique approfondi, qui conduit à proposer une nouvelle méthode d'estimation de la densité des poissons. Cette formalisation mathématique permet d'orienter le choix de la méthode à appliquer pour obtenir des données d'abondance satisfaisantes pour la suite de la thèse.

Le **troisième chapitre** aborde le rôle fonctionnel de la structure de l'habitat sur la répartition des poissons à l'échelle des populations. L'étude concerne la famille des poissons-papillons

² « Approche écosystémique des communautés récifales et de leurs usages dans le Pacifique insulaire », UR128 de l'IRD.

(*Chaetodontidae*) dont les relations complexes avec la couverture corallienne ont déjà fait l'objet de nombreux travaux. Appliquée à l'environnement perturbé des baies de la ville de Nouméa, cette étude cherche par l'emploi d'analyses multivariées à identifier des gradients parallèles entre la répartition de ces espèces et la structure de leur habitat. La finalité d'une telle approche est double. Elle est destinée dans un premier temps à comprendre le rôle structurant de la couverture corallienne sur la répartition de ces poissons en tenant compte de leurs exigences alimentaires. Elle permet ensuite d'alimenter le débat actuel sur l'utilisation potentielle de ces poissons comme indicateurs de leur environnement physique et biologique.

Le **quatrième chapitre** s'attache à décrire l'organisation des poissons à l'échelle des peuplements. Il propose de décrire l'ichtyofaune récifale par l'intermédiaire de sa structure trophique, supposée refléter les caractéristiques de son environnement biologique. Une approche fondée sur l'utilisation de niveaux trophiques fractionnels offre une alternative aux représentations classiques de la structure trophique. Elle nécessite en premier lieu l'établissement d'une liste des niveaux trophiques par espèce, dont le calcul met à profit les données stomacales acquises en Nouvelle-Calédonie. Dans un deuxième temps, la description des peuplements fait l'objet d'une approche comparative à l'échelle du lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie. Elle est destinée à identifier une organisation caractéristique de l'ichtyofaune en relation avec son contexte environnemental. L'accent est mis sur les qualités d'une telle description dans la perspective de formalisation d'indicateurs du réseau trophique de l'écosystème.

Le **cinquième chapitre** explore les potentialités de cette description trophique de l'ichtyofaune comme outil de représentation du réseau trophique de l'écosystème. Cette dernière application repose sur l'utilisation d'un modèle de fonctionnement trophique en cours de développement. Un premier modèle a été construit sur l'écosystème lagunaire de l'atoll d'Ouvéa. Ce modèle décrit les relations trophiques entre différents groupes fonctionnels de l'ichtyofaune lagunaire et les autres compartiments biologiques de l'écosystème. Cette approche globale tente d'identifier et de mesurer les principales voies de transfert d'énergie au sein du réseau trophique. Elle permet également de caractériser de manière approfondie la structure trophique de l'ichtyofaune, en tenant compte des différentes interactions établies entre les poissons et leur environnement biologique. Cette représentation aboutie de la structure trophique des poissons peut alors être confrontée à l'approche précédente, fondée sur une description des peuplements découplée de leur contexte environnemental.

Finalement, une conclusion place en perspective l'utilisation des poissons récifaux pour la formalisation d'indicateurs écologiques. L'accent est porté sur les fonctions d'indicateur qu'ils sont susceptibles de présenter aux différents niveaux de l'organisation biologique. Les résultats des analyses destinées à mieux comprendre comment évaluer l'abondance des poissons, leurs liens avec leur habitat, leur organisation trophique et leur place dans l'écosystème, sont mis à contribution pour mettre en relief les qualités potentielles d'une utilisation des poissons comme indicateurs de la structure biologique et physique de leur environnement.

CHAPITRE I

Contexte écologique, cadre géographique et objectifs de la thèse

INTRODUCTION

Ce premier chapitre présente le contexte général, la problématique scientifique et les objectifs de ce travail de thèse. La première partie présente l'environnement physique et biologique des écosystèmes récifaux, en insistant sur leur organisation fonctionnelle et sur l'impact des différentes sources de perturbations. La deuxième partie introduit la Nouvelle-Calédonie comme cadre géographique de la thèse. Le milieu récifo-lagonaire y est d'abord décrit, en insistant sur les menaces qui pèsent sur lui. Une synthèse des connaissances scientifiques sur les poissons récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie est ensuite proposée. Elle fait le point sur les travaux réalisés et sur les données mises à notre disposition pour répondre à la problématique de la thèse. Elle conduit finalement à la formulation d'objectifs précis que nous nous proposons d'atteindre dans les chapitres suivants.

1 LE CONTEXTE ECOLOGIQUE : LES ECOSYSTEMES DES RECIFS CORALLIENS

1.1 Présentation générale de l'environnement corallien

1.1.1 Les coraux, base structurale de l'écosystème récifal

Les récifs coralliens sont des bio-constructions marines édifiées par les coraux hermatypiques³. Le plus souvent coloniaux, ces animaux se présentent sous la forme de petits polypes tentaculaires vivant dans un calice calcaire qu'ils sécrètent eux-mêmes. Chaque polype héberge dans ses tissus des algues unicellulaires symbiotiques, les zooxanthelles, dont l'activité photosynthétique permet d'apporter l'énergie nécessaire à la calcification du squelette corallien. Celui-ci participe par accrétion calcaire à l'édification d'une charpente solide qui persiste après la mort des coraux. Progressivement consolidée par d'autres organismes calcifiés (algues corallinacées, mollusques, ...), cette accumulation de calcaire conduit à la formation de récifs qui peuvent s'étendre sur des centaines de kilomètres. A cette croissance s'oppose une érosion de la matrice calcaire, contrôlée par des facteurs physiques (cyclones, hydrodynamisme local) et biologiques (organismes perforants ou racleurs). *In fine*, les édifices coralliens apparaissent comme le résultat de ces deux processus antagonistes. En offrant une multitude de refuges à des centaines d'espèces, ils forment la base structurale de l'écosystème récifal.

³ On qualifie d' »hermatypiques » les coraux abritant des algues unicellulaires symbiotiques (les zooxanthelles).

1.1.2 Distribution géographique des récifs coralliens

Les récifs coralliens se répartissent en fonction des exigences écologiques des coraux hermatypiques (figure I.1). Ne tolérant pas les eaux froides, la présence des coraux se limite à la bande intertropicale (entre 35°N et 32°S), à l'exception des bordures Est du Pacifique et de l'Atlantique influencées par des upwellings côtiers. Le bon fonctionnement de la symbiose avec les zooxanthelles nécessite un taux d'irradiance suffisant, ce qui contraint les coraux à se développer à de faibles profondeurs (entre 0 et 40 m). Les embouchures des grands fleuves ne sont pas colonisées car les coraux supportent mal les dessalures et les eaux turbides.

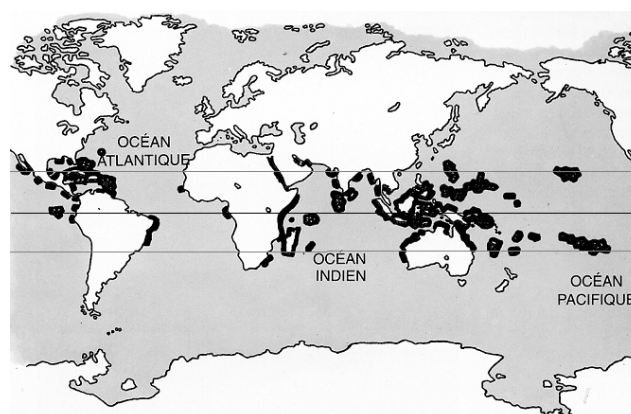


Figure I.1. Répartition mondiale des récifs coralliens.

Les récifs coralliens se répartissent dans 2 grandes provinces biogéographiques : la province Atlantique Ouest et la province Indo-Pacifique. Les récifs de l'Atlantique Ouest se développent dans la mer des Caraïbes jusqu'en Floride et le long de la côte Est du Brésil. La province Indo-Pacifique, beaucoup plus vaste, regroupe 3 grandes régions : l'océan Indien et la mer Rouge, le Pacifique Ouest qui s'étend de Sumatra jusqu'à la limite de la plaque centrale du Pacifique, et le Pacifique Central. Au total, les récifs coralliens recouvrent une surface estimée récemment à 284 300 km² (Spalding *et al.* 2001) et distribuée dans plus d'une centaine de pays. L'Indonésie et l'Australie regroupent plus du tiers de la couverture mondiale (tableau I.1). La France, grâce à ses collectivités de l'Outre-mer, figure au 4^{ème} rang mondial (Wilkinson 2002).

Tableau I.1. Classement des pays selon leur couverture en récifs coralliens (d'après Wilkinson 2002).

Pays	km ²	%*	Pays	km ²	%*
1 Indonésie	51 020	17,9	9 Iles Marshall	6 110	2,1
2 Australie	48 960	17,2	10 Inde	5 790	2,0
3 Philippines	25 060	8,8	11 Iles Salomon	5 750	2,0
4 France	14 280	5,0	12 Royaume-Uni	5 510	1,9
5 Papouasie-N ^{lle} -Guinée	13 840	4,9	13 Etats féd. de Micronésie	4 340	1,5
6 Fidji	10 020	3,5	14 Vanuatu	4 110	1,4
7 Maldives	8 920	3,1	15 Egypte	3 800	1,3
8 Arabie Saoudite	6 660	2,3	16 Etats-Unis	3 770	1,3

*sur la base d'une couverture mondiale de 284 300 km² (Spalding *et al.* 2001).

1.1.3 Géomorphologie récifale et biotopes récifaux

On distingue habituellement 3 grands types morphologiques de récifs :

- le **récif frangeant**, formation étroite directement accolée à la côte. En bordure des îles hautes, ce récif disparaît à l'embouchure des rivières. C'est une zone exposée aux apports terrigènes.
- le **récif barrière**, séparé de la côte par un *lagon*⁴ plus ou moins large et profond. Ce récif forme une barrière physique contre la houle de l'océan. Il peut être interrompu par des passes.
- l'**atoll**, formation annulaire entourant un lagon central. L'anneau est formé par une barrière récifale, interrompue par des passes et des chenaux favorisant la communication entre les eaux du lagon et de l'océan. La barrière émerge par endroits pour former des îlots.

Certains récifs ne rentrent pas dans cette classification : les **bancs récifaux**, édifices coralliens de forme quelconque, isolés en haute mer et ne délimitant pas de lagon ; les **massifs coralliens**, formations plus réduites que l'on trouve généralement à l'intérieur des lagons ; les **récifs à caye**, formations émergées à l'origine des îlots de certains lagons et des plates-formes récifales en bordure de continent.

Les récifs coralliens abritent une grande variété de biotopes. En première approximation, ces biotopes peuvent coïncider avec les entités géomorphologiques définies précédemment (récifs frangeants, barrières, fonds lagonaires, etc.). A fine échelle, il est donc possible de distinguer des zones physiographiques particulières que l'on peut considérer comme des biotopes. Par exemple, les récifs frangeants se caractérisent généralement par une succession de biotopes parallèles au rivage (platier, crête et tombant récifaux). A cette zonation caractéristique s'ajoute des particularités locales liées aux conditions hydrodynamiques. Battistini *et al.* (1975) donnent un inventaire très détaillé des différents paysages associés à l'environnement récifal. Enfin, d'autres biotopes sont parfois associés aux formations récifales, tels que les mangroves, les fonds meubles lagonaires, les estuaires, et les herbiers de phanérogames marines. Ces biotopes ont souvent un rôle fonctionnel important sur les communautés récifales. Par exemple, les mangroves et les herbiers sont des zones de nourricerie pour de nombreuses espèces de poissons récifaux, en particulier dans les Caraïbes (*e.g.*, Parrish 1989, Nagelkerken *et al.* 2000, Mumby *et al.* 2004).

1.1.4 Les communautés biologiques

Les organismes associés aux récifs coralliens peuvent se classer en 3 catégories (Reaka-Kudla 1997) :

- la faune et la flore sessiles qui déterminent l'architecture de l'écosystème
- les poissons supra-benthiques (démersaux)
- la cryptofaune, vaste ensemble d'organismes regroupant l'endofaune (animaux perforants) et les animaux vivant dans les cavités creusées par bio-érosion.

⁴ Le lagon correspond à une zone d'accumulation sédimentaire qui peut être colonisée par des formations coralliennes éparses (pinacles et pâtés coralliens).

Les organismes fixés (coraux, algues et autres organismes sessiles) ont un rôle prépondérant dans la formation et le maintien des communautés récifales. Ces espèces structurales⁵ confèrent au paysage récifal une architecture complexe qui offre une multitude d'abris contre la prédation (Huston 1994, Connell *et al.* 1997). La fragmentation du milieu et la multiplication des refuges sont à l'origine d'une grande variété de niches écologiques, occupées par une faune riche et nombreuse. Cette diversité élevée et cette forte abondance font partie des caractéristiques les plus remarquables des communautés récifales. Sur un total de 274 000 espèces marines décrites à ce jour, 93 000 sont associées aux récifs coralliens, soit environ 5 % de toutes les espèces connues (Reaka-Kudla 1997). Sur 34 phylums animaux, 32 sont représentés dans les récifs coralliens (Wilkinson 2002). Près de 800 espèces de coraux et 4 000 espèces de poissons ont été identifiées à ce jour (Paulay 1997), soit le quart des poissons marins. Mais c'est la cryptofaune qui contribue le plus à la biodiversité des récifs coralliens. La plupart de ces espèces sont petites, difficiles à observer et à collecter, ce qui laisse supposer une richesse spécifique bien plus importante en réalité et qui pourrait avoisiner le million d'espèces (Reaka-Kudla 1997). La richesse spécifique des communautés varie fortement à l'échelle régionale. Les régions formées par l'Indonésie et les Philippines d'une part, et les Caraïbes d'autre part, concentrent le maximum de la diversité biologique des deux provinces biogéographiques (Done *et al.* 1996, Roberts *et al.* 2002). C'est dans la province Indo-Pacifique que la biodiversité atteint son maximum, avec en particulier 2 500 espèces de poissons côtiers dans la région Philippines-Indonésie (Lieske et Myers 1994). La diversité décroît ensuite progressivement à mesure que l'on s'écarte de cette région, selon un gradient longitudinal et latitudinal bien établi (*e.g.*, Bellwood et Hughes 2001, Mora *et al.* 2003).

1.1.5 Production biologique et cycle de la matière

La production primaire est assurée par de nombreux organismes (Lewis 1977, 1981) : algues molles ou à articles calcaires, algues calcaires encroûtantes, turf⁶, microphytes associées aux sédiments, phanérogames marines, et zooxanthelles. Ce sont les turfs et les algues calcaires qui contribuent le plus à la production primaire des récifs (McCook 1999). A l'inverse, le phytoplancton contribue à une faible part de la production primaire des récifs coralliens (Lewis 1977, Kinsey 1985), à l'exception des zones lagonaires de fonds meubles (Charpy-Roubaud *et al.* 1988). La production primaire apparaît donc comme un processus principalement benthique (Lewis 1977, 1981). Dans des conditions normales, l'abondance des algues est maintenue à des niveaux assez bas (Ogden et Lobel 1978, Sammarco 1982, McCook 1999) en raison d'un broutage intense par les herbivores. Ces derniers ont donc un rôle très important sur l'équilibre des écosystèmes récifaux, en contrôlant la compétition entre les algues et les coraux (Carpenter 1986, Hughes 1994, McClanahan *et al.* 2002).

Les écosystèmes des récifs coralliens sont caractérisés par une forte concentration de vie et une forte production biologique (Odum et Odum 1955, Sorokin 1990). Les processus

⁵ Pour Huston (1994) les « espèces structurales » sont des organismes sessiles qui créent la structure physique de leur environnement. Elles fournissent un habitat aux espèces mobiles, appelées par opposition « espèces interstitielles ».

⁶ Les turfs sont des assemblages multispécifiques d'algues filamenteuses épilithiques dont la longueur ne dépasse pas 1 cm. Ces gazons algaux se développent sur les coraux morts et autres substrats durs (Steneck 1988). On appelle également turf les mattes algales recouvrant les sédiments meubles et qui sont formées d'algues unicellulaires.

permettant de maintenir une telle productivité dans un environnement aussi pauvre en éléments nutritifs ont soulevé de multiples interrogations (Odum et Odum 1955, Lewis 1977, 1981). De nombreux organismes prélèvent efficacement les éléments dissous et particulaires présents dans la colonne d'eau (Hatcher 1990, Thomas et Atkinson 1997, Hearn *et al.* 2001). De plus, les cyanobactéries sont capables de fixer une quantité importante d'azote atmosphérique (Gattuso *et al.* 1998). Enfin, d'autres sources d'éléments nutritifs ont été évoquées, tels que les apports par les rivières ou par des upwellings côtiers (Hatcher 1990). Mais c'est surtout le recyclage très efficace des éléments nutritifs qui limite la dépendance de l'écosystème à des apports nutritifs provenant de l'océan (Lewis 1981, Erez 1990, Sorokin 1990). Les flux détritiques jouent un rôle très important dans le fonctionnement des écosystèmes récifaux (Alongi 1988, Ducklow 1990, Sorokin 1990). La matière organique détritique, produite localement par de nombreux organismes (débris d'algues, mucus sécrété par les coraux) est une ressource cruciale pour de nombreux organismes, tels que les coraux et le zooplancton (Sorokin 1990). Cette voie d'entrée dans le réseau trophique implique une activité bactérienne intense, elle-même source de nourriture pour le plancton. Au final, productions primaire native et régénérée sont utilisées efficacement par les consommateurs (Grigg *et al.* 1984, Sorokin 1990), de telle manière que la production nette du système est quasi nulle (Kinsey 1985, Hatcher 1990).

1.2 Les perturbations en milieu corallien

1.2.1 Les perturbations naturelles

Les récifs coralliens sont exposés à un large éventail de perturbations d'origine naturelle dont l'impact dépend de l'intensité, de la durée et de l'emprise spatiale du phénomène perturbateur (Grigg et Dollar 1990, Wilkinson et Buddemeier 1994, McClanahan *et al.* 2002, Chabanet *et al.* 2005). Les coulées de lave provoquées par les éruptions volcaniques, les exondations prolongées lors de marées basses extrêmes ou encore les tempêtes tropicales sont à l'origine de dégradations locales de la couverture corallienne. Les cyclones restent les phénomènes les plus dévastateurs (Van Woesik 1994). Les vagues qu'ils génèrent fragmentent les colonies coralliennes et réduisent la complexité topographique associée aux coraux. Les dégâts varient considérablement selon l'intensité du phénomène, mais également suivant l'orientation du récif, sa topographie, et la composition des peuplements qui l'ont colonisés (Harmelin-Vivien 1994). D'autre part, les pluies diluviennes associées aux cyclones peuvent provoquer la crue des rivières, qui, en déversant leurs eaux boueuses dans le milieu lagunaire entraînent une dessalure brutale des eaux et un enrichissement important de particules en suspension (Russ et McCook 1999).

Parallèlement à ces perturbations physiques, l'équilibre biologique des communautés récifales peut être affecté par la prolifération de certains organismes. L'étoile de mer *Acanthaster planci*, espèce prédatrice des coraux peut subitement pulluler par endroits et détruire de larges portions de récif (*e.g.*, McClanahan *et al.* 2002). Les coraux sont également sujets à des épidémies provoquant des mortalités massives. Enfin, l'effondrement des populations de

l'oursin *Diadema antillarum* s'est accompagné de profonds bouleversements de l'équilibre écologique dans les Caraïbes (Lessios *et al.* 1983, 1984, Hughes 1994).

A plus grande échelle, le blanchissement des coraux est à l'origine de dégradations catastrophiques. Ce phénomène se caractérise par la perte des zooxanthelles contenues dans les tissus des polypes coralliens, sous l'influence d'un stress. Les colonies coralliennes blanchissent et finissent par mourir lorsque le stress est intense et prolongé (Hoegh-Guldberg 1999). Les sources de stress sont diverses (voir Brown 1997, Hoegh-Guldberg 1999), mais à l'échelle régionale, le blanchissement corallien est fortement associé aux températures anormalement élevées de certains épisodes climatiques, en particulier lors des phénomènes ENSO⁷ (Wilkinson 1998, 2002, Hughes *et al.* 2003). Le blanchissement de 1998 fut le plus intense et le plus étendu, touchant l'ensemble des récifs coralliens, en particulier ceux de l'océan Indien (Wilkinson 2002). Les changements climatiques liés au réchauffement global laissent présager des épisodes de blanchissement de plus en plus sévères et rapprochés dans le temps (Hoegh-Guldberg 1999, Westmacott *et al.* 2000). Ils peuvent être considérés à ce titre comme la plus grande menace pesant actuellement sur les récifs coralliens (Hughes *et al.* 2003).

1.2.2 Les perturbations anthropiques

Les zones à forte population sont logiquement les plus exposées (Wilkinson et Buddemeier 1994). Le développement de l'urbanisation est à l'origine d'importantes dégradations des récifs coralliens. La construction d'ouvrages portuaires, routiers et urbains empiète sur les récifs côtiers. Les matériaux de construction sont souvent prélevés sur les récifs (Wilkinson et Buddemeier 1994, Öhman et Cesar 2000). Dans les zones urbaines, industrielles et agricoles, les coraux souffrent de diverses modifications des conditions physico-chimiques de leur milieu : pollutions chimiques par les métaux lourds ou les pesticides, eutrophisation générée par les effluents domestiques et les engrais de l'agriculture, apports terrigènes liés à l'activité minière et à la déforestation (Grigg et Dollar 1990, Van Woesik 1994, Wilkinson et Buddemeier 1994, Cesar 2000). Ces modifications concourent à une réduction de la couverture corallienne par mortalité directe des coraux, ralentissement de leur croissance ou limitation du recrutement des larves sur le substrat, ou encore en favorisant la prolifération d'algues benthiques au détriment des coraux (Rogers 1990, Grigg et Dollar 1990, Wittenberg et Hunte 1992, Done 1992). Au développement démographique s'ajoute parfois une fréquentation touristique soutenue. Le piétinement des coraux sur les platiers, l'arrachage des coraux par les ancres des bateaux, et les coups de palmes des plongeurs insoucients détruisent les formes coralliennes les plus fragiles dans des zones souvent très florissantes (Hawkins *et al.* 1999, Jameson *et al.* 1999, Zakai *et al.* 2002).

Enfin, la surexploitation des ressources vivantes est considérée comme une perturbation majeure des écosystèmes coralliens (Pandolfi *et al.* 2003). Une pression de pêche intense entraîne une réduction des tailles et de l'abondance des espèces ciblées par l'exploitation (*e.g.*, Bohnsack 1982, Russ 1991, Jennings *et al.* 1995, Jennings et Lock 1996). Cet effet direct de la

⁷ *El Niño-Southern Oscillation.*

pêche peut se répercuter sur l'ensemble de l'écosystème, en modifiant l'équilibre des interactions trophiques (Roberts 1995, Polunin et Roberts 1996, Jennings et Kaiser 1998). C'est le cas en particulier de l'exploitation d'espèces ayant un rôle fonctionnel clé dans la dynamique de l'écosystème (Hughes 1994). L'exploitation combinée des poissons herbivores et prédateurs d'oursins favorise le développement des populations de certains oursins, modifiant l'équilibre entre algues et coraux (Hughes 1994, McManus *et al.* 2000, Jackson *et al.* 2001, McClanahan *et al.* 2002). La pêche modifie donc la structure et le fonctionnement des écosystèmes récifaux (Hughes 1994, Jennings et Lock 1996, Knowlton 2001, McClanahan *et al.* 2002). Enfin, l'utilisation de certaines techniques de pêche (dynamite, empoisonnements, pièges, filets) entraîne une destruction de l'habitat récifal (*e.g.*, Jennings et Polunin 1996a).

1.2.3 Régimes de perturbations, successions écologiques et résilience

L'impact des perturbations sur le milieu corallien varie selon leur intensité, leur mode d'action, et leur emprise spatiale et temporelle (Connell 1978, Grigg et Dollar 1990, Connell *et al.* 1997, Chabanet *et al.* 2005). Les effets peuvent être immédiats ou différés, avec des répercussions plus ou moins profondes sur l'ensemble de l'écosystème. La plupart des perturbations se caractérisent par une réduction de la couverture corallienne et de l'architecture du milieu à plus ou moins long terme (Jones et Syms 1998, Hughes *et al.* 2003, Pandolfi *et al.* 2003). Ces modifications peuvent conduire à des dérèglements profonds du milieu favorisant le basculement de l'écosystème vers un état radicalement différent de l'état initial (Done 1992, Hughes 1994, Knowlton 2001, McClanahan *et al.* 2002, Hughes *et al.* 2003). La disparition d'espèces au rôle fonctionnel clé, tels que certains prédateurs ou les herbivores, est généralement impliquée dans ces modifications.

Les récifs coralliens ont toujours été soumis à des perturbations dans leur passé (*e.g.*, Grigg et Dollar 1990). Ces perturbations ont un rôle fondamental sur l'agencement des espèces structurales et la formation des paysages récifaux (Connell 1978, Hughes 1989). Elles favorisent la libération de l'espace vital pour de nouvelles colonisations (Hughes 1989, Connell *et al.* 1997, Nyström et Folke 2001). Les organismes récifaux se sont progressivement adaptés à ces événements ponctuels qui facilitent la réorganisation des communautés (Connell 1978, Nyström *et al.* 2000, Nyström et Folke 2001). Les capacités de recouvrement des écosystèmes récifaux se sont ainsi développées sous l'influence d'un régime naturel des perturbations (Nyström *et al.* 2000).

Aujourd'hui, la fréquence normale des régimes de perturbation s'accélère sous l'influence des activités humaines, à tel point que ces événements autrefois ponctuels s'installent dans le temps (Nyström *et al.* 2000, Nyström et Folke 2001). De surcroît, les activités humaines ont modifié la dynamique et la résilience des écosystèmes récifaux (Nyström *et al.* 2000). La capacité d'un récif à se réorganiser après une perturbation peut ainsi être sévèrement compromise (Nyström *et al.* 2000). Les conséquences de ces changements dans l'amplitude, la fréquence et la durée des perturbations, associés à une modification de la résilience des écosystèmes, se traduit par un déclin mondial de la santé des récifs coralliens (Wilkinson 1998, 2002, Hoegh-Guldberg 1999, Gardner *et al.* 2003, Hughes *et al.* 2003, Pandolfi *et al.* 2003).

2 LES RECIFS CORALLIENS DE NOUVELLE-CALEDONIE

2.1 Présentation générale de la Nouvelle-Calédonie

2.1.1 Situation géographique et géomorphologie

Le « Territoire de Nouvelle-Calédonie et Dépendances » forme un vaste ensemble d'îles, de lagons et de récifs coralliens dans la région Sud-Ouest de l'océan Pacifique, au Nord du Tropique du Capricorne. Situé à 1 500 km de l'Australie et à 1 700 km de la Nouvelle-Zélande, cet archipel se compose de trois groupes géographiques distincts (figure I.2) : (1) l'île principale (Grande-Terre) et son système récifo-lagonaire, (2) les Iles Loyauté, et (3) les complexes récifo-lagonaires de Chesterfield-Bellona et de Lansdowne-Fairway. La zone économique exclusive des 200 milles (ZEE) qui entoure cet archipel s'étend sur 1 450 000 km² (Labrosse *et al.* 2000).

La Grande-Terre, entourée d'un vaste lagon, s'étire sur 400 km selon un axe Sud-Est/Nord-Ouest. Sa largeur n'excède pas 50 km. L'île est traversée dans sa longueur par une chaîne montagneuse dont certains sommets culminent à plus de 1 600 m. Elle se prolonge au Sud par l'île des Pins, et au Nord par l'archipel des Bélep, puis par les atolls ouverts de Huon et de Surprise (récifs d'Entrecasteaux). A une centaine de kilomètres en direction de l'Est, les Iles Loyauté s'alignent sur un axe parallèle à celui de la Grande-Terre. Il s'agit de formations récifales surélevées, installées au sommet de la ride sous-marine des Loyauté (Bitoun et Récy 1982). Vers l'Ouest s'étendent les récifs de Chesterfield-Bellona et de Lansdowne-Fairway, isolés au large de l'Australie et de la Grande-Terre.

2.1.2 Caractéristiques climatiques

Située dans la zone intertropicale, la Nouvelle-Calédonie est soumise à un climat « tropical océanique ». Ce climat relativement tempéré est marqué par l'alternance de deux saisons : une saison chaude (été austral, 25-27 °C) qui s'étend de mi-novembre à mi-avril, une saison fraîche (hiver austral, 20-23 °C) entre mi-mai et mi-septembre. Le régime des vents est dominé par des alizés de secteur Sud-Est (250 jours par an à Nouméa, Labrosse *et al.* 2000) qui forcent en été. En saison fraîche, des dépressions amènent des vents d'Ouest qui peuvent souffler en tempête. Des cyclones se produisent au cœur de l'été austral. Les périodes de calme interviennent aux intersaisons. Le régime des précipitations est marqué par de forts contrastes géographiques : la chaîne centrale de la Grande-Terre joue le rôle de barrière climatique, entre la côte Est particulièrement arrosée, et la côte Ouest, plus sèche.

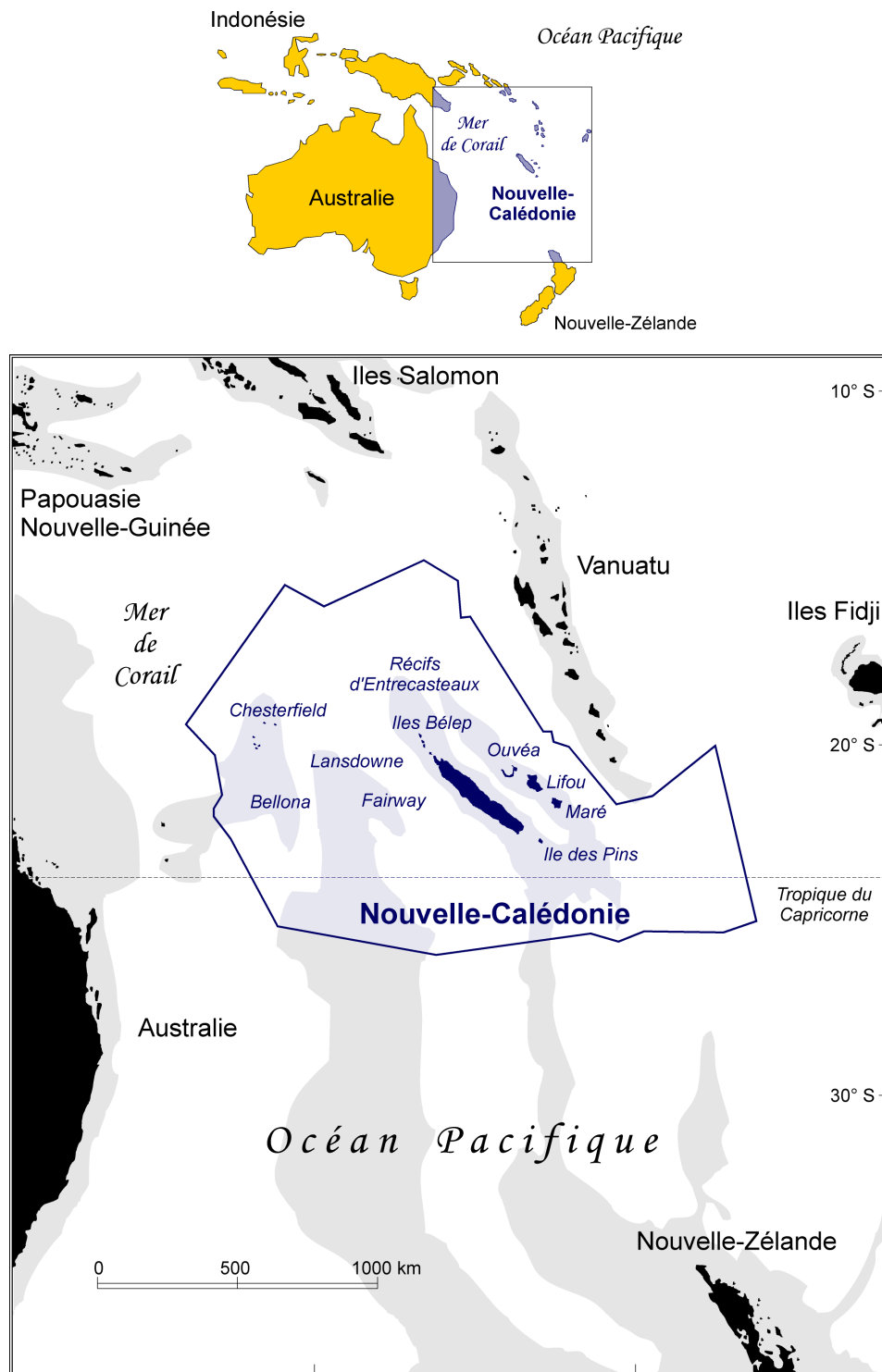


Figure 1.2. Le Territoire de Nouvelle-Calédonie et sa ZEE dans le Pacifique Sud-Ouest.

2.1.3 Le Territoire : aperçu démographique, administratif et économique

Au recensement de 1996, la Nouvelle-Calédonie comptait 196 836 habitants (Ahmed-Michaux et Roos 1997). Avec 11 habitants par km², la densité de la population calédonienne est la plus faible de la région du Pacifique Sud (Labrosse *et al.* 2000). La ville de Nouméa et son agglomération (« le Grand Nouméa ») représentent le principal centre urbain du Territoire, en concentrant les deux tiers de la population calédonienne.

Administrativement, la Nouvelle-Calédonie est organisée en « Provinces », au nombre de trois (figure I.3). Le pouvoir est partagé entre l'Etat français, le Territoire calédonien et les trois Provinces. L'essentiel des exportations est assuré par l'exploitation minière, en particulier celle du nickel. En 1999, les produits miniers et métallurgiques représentaient 94 % de la valeur totale des exportations (Boncoeur 2002). Les produits de la mer, principalement la crevette (aquaculture) et les thonidés (pêche industrielle), et dans une moindre mesure les holothuries et les coquilles de trocas⁸, occupent une lointaine 2^{ème} place (moins de 5 % en 1999). Enfin, malgré un potentiel touristique très favorable, le nombre de visiteurs reste faible (environ 100 000 par an).

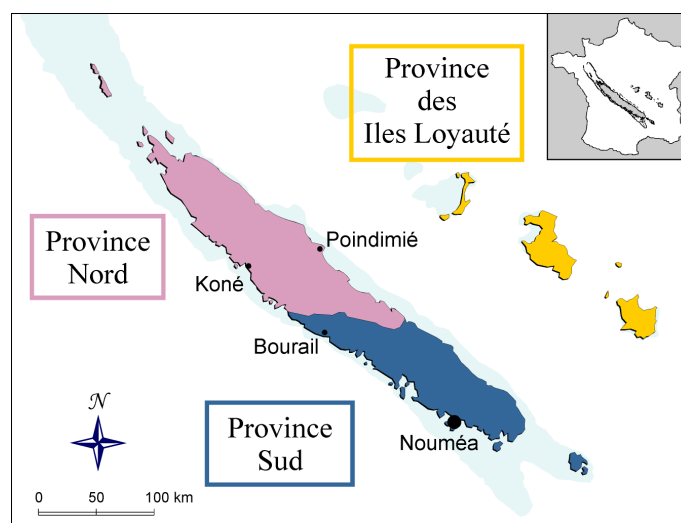


Figure I.3. Découpage administratif du Territoire de Nouvelle-Calédonie.

2.2 Le milieu récifo-lagonaire

L'ensemble des lagons de Nouvelle-Calédonie couvre environ 40 000 km² (Clavier *et al.* 1995). La Grande-Terre est entourée d'un récif barrière long de 1 600 km, considéré comme le plus grand récif continu du monde (Clavier *et al.* 1995). Il délimite un vaste lagon de 23 400 km² (Testau et Conand 1983) et d'une profondeur moyenne de 25 m. Ce complexe récifo-lagonaire est de type continental (Andréfouët et Torres-Pulliza 2004). Sa caractéristique principale est d'être soumis à d'importants apports terrigènes (Richer de Forges 1991). Il peut être découpé en 4 sous-ensembles (figure I.4) :

- Le **lagon Sud-Ouest** s'étend de Bourail jusqu'à l'Ile des Pins. Il est délimité par un récif barrière ponctué de quelques passes. Le récif s'éloigne progressivement de la côte en direction du Sud (2 km à Bourail, 65 km à l'extrémité Sud) et le lagon gagne en profondeur (10-20 m au Nord, jusqu'à 80 m dans la corne Sud). Les îlots coralliens sont nombreux.

⁸ Mollusques exploités pour leur nacre.

- Le **lagon Ouest** s'étend de Bourail jusqu'au Nord de Koumac. C'est une zone lagonaire assez étroite qui va en s'élargissant vers le Nord. La barrière récifale est pratiquement continue. Peu profond (moins de 15 m), le lagon renferme de nombreux îlots coralliens.
- Le **lagon Nord** s'étend de Koumac jusqu'au « Grand Passage⁹ » au Nord et l'Île Balabio à l'Est. Cet immense lagon représente plus du tiers de la superficie des lagons calédoniens. La zone est dominée par des fonds meubles. Les récifs intermédiaires sont peu développés et on note une absence presque totale d'îlots coralliens.
- Le **lagon Est** s'étend de l'Île Balabio jusqu'au Canal de la Havannah. Le récif barrière, qui se dédouble par endroit, est très proche de la côte. Les passes sont nombreuses et parfois très larges. Le lagon est généralement plus profond qu'à l'Ouest (40 m en moyenne) et borde un littoral abrupt. Il reçoit des apports terrigènes importants du fait de précipitations abondantes et de l'érosion des bassins versants miniers.

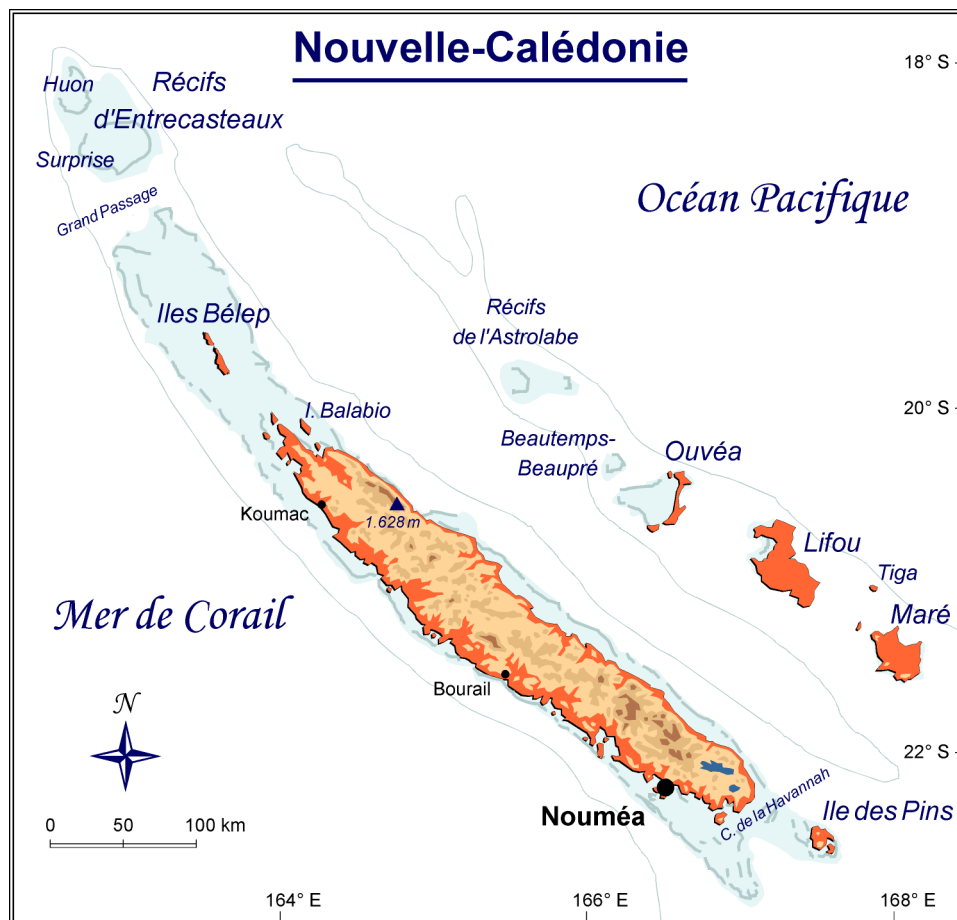


Figure I.4. La Grande-Terre et les Îles Loyauté.

Les autres systèmes récifaux de l'archipel sont de type océanique et sans influence terrigène (Richer de Forges 1991). Les Chesterfield se présentent sous la forme d'un chapelet d'îlots bordant un immense plateau d'origine corallienne qui se scinde en deux grandes zones : les

⁹ Seuil profond (500-600 m) qui sépare le lagon de la Grande-Terre des récifs d'Entrecasteaux.

atolls de Chesterfield et de Bellona. A mi-chemin entre les Chesterfield et la Grande-Terre, les bancs récifaux de Lansdowne et Fairway sont de grandes formations coralliennes tabulaires en partie submergée. Tout au Nord, au-delà du « Grand Passage », se situent les récifs d'Entrecasteaux dont les plus vastes sont les atolls de Huon et de Surprise. Ces formations récifales peu profondes constituent les seuls véritables atolls dans cette zone du Pacifique Sud-Ouest (Richer de Forges 1991). Enfin, les îles Loyauté sont de grands plateaux coralliens surélevés formant des îles hautes dépourvues de récif barrière (Maré, Tiga, Lifou) ou présentant une structure d'atoll (Ouvéa, Beautemps-Beaupré, récifs de l'Astrolabe).

Une cartographie des formations récifales de Nouvelle-Calédonie a récemment été effectuée à partir d'images satellitaires (Andréfouët et Torres-Pulliza 2004). Dans le lagon entourant la Grande-Terre, la surface récifale a été estimée à 4 843 km². Les 2/3 de cette couverture récifale sont représentés par des récifs barrières, les massifs coralliens intra-lagonaires et les récifs frangeants se partageant le tiers restant. Chaque type récifal est lui-même constitué de nombreuses unités géomorphologiques distinctes, qui traduisent la complexité et la richesse des biotopes récifaux. Dans les lagons Sud-Ouest et Ouest, le littoral alterne entre récifs frangeants, baies et estuaires envasés. Les mangroves, essentiellement représentées sur le littoral de la Grande-Terre, couvrent une surface de 200 km² (Thollot 1996). Elles sont plus développées sur la côte Ouest et dans le Nord, en particulier à l'embouchure des rivières. Enfin, les fonds meubles lagonaires couvrent des surfaces très importantes, en particulier dans le lagon Sud-Ouest et dans le lagon Nord (Richer de Forges 1991, Clavier *et al.* 1995, Labrosse *et al.* 2000).

2.3 Perturbations naturelles et pressions anthropiques

2.3.1 Les perturbations naturelles

En comparaison avec d'autres régions du Pacifique Sud-Ouest, les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie ont été peu affectés par les épisodes récents de blanchissement corallien (Labrosse *et al.* 2000, South et Skelton 2000). De même, les densités de l'étoile de mer *Acanthaster planci* sont généralement faibles, même si autour de Nouméa des proliférations ont déjà été signalées (South et Skelton 2000). Avec une fréquence moyenne de 1,5 par an (Labrosse *et al.* 2000), les cyclones sont la première source naturelle de dégradation des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie (Maragos 1998, Lovell *et al.* 2004). Cependant, les dégâts causés par de tels phénomènes restent très localisés. L'environnement récifal de Nouvelle-Calédonie apparaît globalement peu affecté par les perturbations naturelles. Ce constat général doit être cependant relativisé au regard de l'étendue du complexe récifo-lagonaire, certaines perturbations pouvant passer inaperçues dans les zones les plus reculées du Territoire.

2.3.2 Développement urbain et activité minière

Les dégradations liées aux activités humaines représentent la principale menace pour les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. Les atteintes au milieu récifal sont évidentes dans la zone

urbaine du Grand Nouméa. L'aménagement de cette bande littorale (logements, hôtels, zones portuaires, routes côtières) a conduit à la destruction de 380 ha d'habitats côtiers, principalement des mangroves et des récifs frangeants (Thollot 1996, Labrosse *et al.* 2000). Les eaux des baies de Nouméa subissent une pollution domestique (rejets d'eaux usées) et industrielle (activités métallurgiques liées à l'extraction du nickel). Cette pollution reste confinée aux abords de Nouméa (Labrosse *et al.* 2000), l'ensemble du lagon Sud-Ouest n'étant pas affecté du fait d'un renouvellement important des eaux lagonaires (Douillet *et al.* 2001). Par ailleurs, l'activité minière est à l'origine d'une érosion des sols dont le lessivage alimente les rivières en particules terrigènes. Ces particules sont charriées jusqu'aux récifs frangeants situés au pied des bassins versants miniers. Ce phénomène est visible tout autour du Territoire, et de façon plus marquée sur la côte Est (Labrosse *et al.* 2000), mais l'extension et l'importance des dégâts restent non évaluées.

2.3.3 L'exploitation des ressources vivantes

La pêche en Nouvelle-Calédonie se décline en 3 secteurs (Virly 2001) :

- la **pêche hauturière**, activité industrielle qui se pratique dans l'ensemble de la ZEE calédonienne ; elle emploie des palangriers qui ciblent principalement des thonidés,
- la **pêche côtière**, activité artisanale qui se pratique à l'extérieur du lagon ; elle se concentre d'une part sur les espèces démersales des monts sous-marins et de la pente externe du récif barrière, et d'autre part sur les poissons pélagiques pêchés à la traîne dans la limite des eaux territoriales,
- la **pêche lagonaire**, activité artisanale qui se pratique à l'intérieur du lagon sur de petites embarcations (inférieures à 10 m), depuis la côte jusqu'aux abords internes du récif barrière ; elle cible les espèces récifo-lagonaires destinées au marché local (poissons frais, crustacés), ou des produits de haute valeur commerciale destinés à l'exportation (holothuries, trocas, poissons d'aquarium).

La flotte lagonaire représente l'essentiel des embarcations de la pêche professionnelle. En 1999, la flotte artisanale comptait 271 unités (dont 253 pour la pêche lagonaire et 18 pour la pêche côtière) sur un total de 288 navires titulaires d'une autorisation de pêche professionnelle (Virly 2001, Boncoeur 2002). En ce qui concerne la pêche vivrière et plaisancière, le nombre de navires est élevé : en 2000, la flotte plaisancière comptait 15 300 immatriculations (Virly 2001). En l'absence d'encadrement administratif, la production de la pêche vivrière et plaisancière est très difficile à évaluer, mais les captures sont probablement importantes en raison du grand nombre d'unités. Alors que les débarquements de la pêche professionnelle lagonaire s'élevaient à 1 332 tonnes en 1999, la production non-commerciale était estimée par le Service territorial de la marine marchande et des pêches maritimes à 3 500 tonnes, soit plus de la moitié de la production halieutique totale de Nouvelle-Calédonie (tableau I.2).

Ces données offrent une image peu précise de l'effort de pêche et des captures, en raison de l'incertitude totale entourant la pêche vivrière et plaisancière. Les limites entre la pêche professionnelle et la pêche vivrière et plaisancière sont très floues, certains pêcheurs non professionnels commercialisant directement leurs captures (Virly 2001). Dans ce cadre, il est

difficile de donner un diagnostic fiable sur l'effort et les captures de la pêche lagonaire en Nouvelle-Calédonie. L'évolution des statistiques de pêche sur la période 1990-1999 fournit néanmoins quelques indices (Boncoeur 2002) : une diminution des débarquements de la pêche lagonaire et côtière professionnelles (-45 %) parallèlement à une augmentation de l'effort de pêche (nombre de navires, puissance motrice) pourrait suggérer une tendance à la surexploitation. Mais cette baisse des quantités débarquées pourrait avoir été compensée par une hausse des captures de la pêche non-commerciale (Boncoeur 2002).

Tableau I.2. Production (en tonnes) de la pêche calédonienne en 1999 (statistiques du Service de la marine marchande et des pêches maritimes, d'après Boncoeur 2002).

Activité	Production
Pêche professionnelle	
Pêche au large	
<i>Thonidés et espèces associées</i>	1 744
Pêche côtière	
<i>Thonidés et espèces associées</i>	50
<i>Poissons profonds</i>	25
Pêche lagonaire	
<i>Poissons</i>	634
<i>Crustacés</i>	75
<i>Mollusques</i>	32
<i>Holothuries *</i>	493
<i>Coquilles de trocas</i>	98
Pêche de plaisance et vivrière **	3 500
Total	6 652

* poids frais ; ** estimation.

L'impact sur les ressources serait globalement faible, à l'exception des zones les plus peuplées (Kulbicki 1988a, Labrosse *et al.* 1997, 2000). L'effort de pêche se concentre dans le lagon Sud-Ouest, en particulier autour de Nouméa (Labrosse *et al.* 2000). Mais à ce jour, il n'existe aucun signe tangible de surexploitation (Boncoeur 2002). Les stocks apparaissent bien supérieurs à ceux d'autres régions du Pacifique (Kulbicki 1988a, Kulbicki *et al.* 1994, 2000, Labrosse *et al.* 2000, Letourneur *et al.* 2000). Pourtant, une plus grande densité des espèces d'intérêt commercial dans les zones protégées (Wantiez *et al.* 1997, Lovell *et al.* 2004) montre que l'impact de l'exploitation est certes localisé, mais significatif. L'augmentation de la pêche en parallèle au développement économique et social est donc logiquement un sujet de préoccupation pour la gestion des ressources récifo-lagonaires. C'est notamment le cas en Province Nord, où le développement industriel et minier devrait s'accompagner d'un accroissement de la population et donc d'une augmentation de la pression halieutique conditionnée par la pêche d'autoconsommation et l'ouverture de marchés locaux.

2.3.4 La gestion du milieu récifo-lagonaire en Nouvelle-Calédonie

Le Territoire s'est doté d'un ensemble de réglementations et de mesures destinées à protéger les espaces récifo-lagonaires et leurs ressources vivantes. La pêche professionnelle a été interdite dans une zone de 1 000 m autour de la Grande-Terre et des Îles Loyauté. Certaines espèces (crabes de palétuvier, trocas, holothuries, ...) sont protégées par des règles de gestion spécifiques (tailles limites, quotas, périodes et zones de pêche). Le prélèvement des coraux pour le commerce de l'aquariophilie n'est autorisé qu'en très faible quantité. En ce qui concerne les espèces rares ou menacées (dugong, tortues, langoustes, ...), une réglementation particulière assure leur protection. Par ailleurs, la pêche traditionnelle est régulée localement par des règles coutumières. Enfin, des aires marines protégées ont été aménagées, principalement en Province Sud. Elles couvrent une surface totale de 37 746 ha (Labrosse *et al.* 2000). Concernant l'exploitation minière, de nouvelles techniques d'extraction sont progressivement appliquées et des projets de reboisement ont été entrepris afin de limiter l'érosion des sols et les risques d'hyper-sédimentation. L'extraction de sable corallien pour la construction est soumise à une réglementation stricte. La dégradation et la destruction des récifs au profit de l'urbanisation est aujourd'hui réglementée (Labrosse *et al.* 2000). Enfin, des mesures d'assainissement ont été prises pour lutter contre la pollution des eaux de Nouméa.

En comparaison à d'autres régions du Pacifique Sud-Ouest, les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie font l'objet de mesures de gestion et de protection importantes (Lovell *et al.* 2004). La Province Sud applique des mesures plus soutenues que les autres provinces, mais ces dernières affichent une réelle attention de préservation des milieux naturels face au développement de la pêche et de l'exploitation minière. Si l'état des récifs coralliens reste assez mal connu, on estime cependant que la grande majorité des biotopes entourant la Grande-Terre sont « en bonne santé », à l'exception des zones frangeantes en aval des bassins versants miniers et aux abords du Grand Nouméa (Labrosse *et al.* 2000, Lovell *et al.* 2004).

3 SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES SUR L'ICHTYOFAUNE RÉCIFO-LAGONAIRE DE NOUVELLE-CALÉDONIE

3.1 Historique des travaux

Les recherches sur l'ichtyofaune récifo-lagonaire de Nouvelle-Calédonie sont relativement récentes. Après les premiers inventaires taxonomiques (Catala 1950, Fourmanoir et Laboute 1976) et l'étude de la biologie de quelques espèces (Loubens 1978, 1980a,b), c'est dans le cadre du programme *Lagon*¹⁰ de l'IRD [1984-1994] qu'ont été entreprises les premières études sur la structure des peuplements. D'abord limités aux récifs du lagon Sud-Ouest, les

¹⁰ « Connaissance et mise en valeur du lagon de Nouvelle-Calédonie ».

échantillonnages se sont rapidement étendus aux estuaires, aux mangroves et aux fonds meubles lagunaires du lagon, puis à d'autres secteurs de la Nouvelle-Calédonie : Iles Chesterfield, atoll d'Ouvéa, lagons Ouest, Nord et Est de la Grande-Terre. Avec le programme *Ecotrope*¹¹ [1997-2000], les études de l'IRD se sont recentrées sur le lagon Sud-Ouest (récifs côtiers et baies), avec l'objectif d'évaluer l'impact des apports terrigènes et anthropiques sur la structure des communautés. Au final, les données acquises par l'IRD¹² couvrent une grande partie de l'espace récifo-lagonaire de Nouvelle-Calédonie (figure I.5).

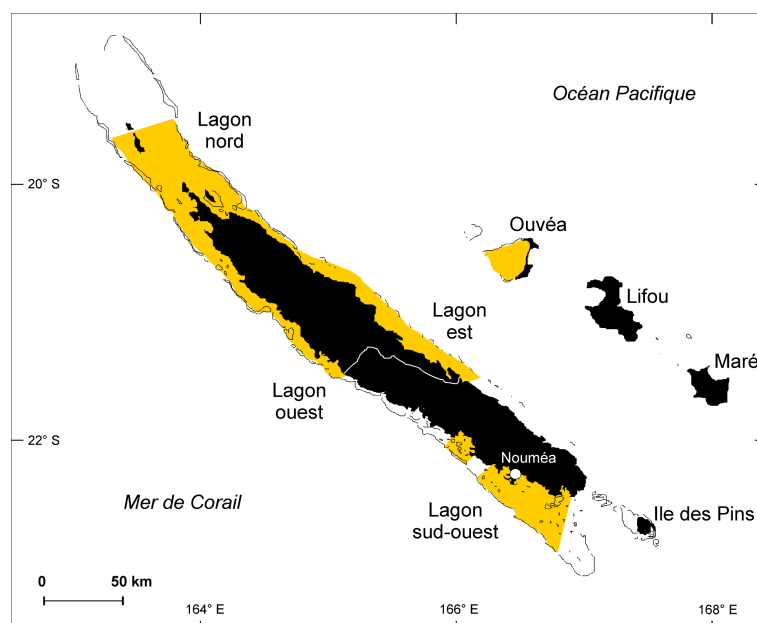


Figure I.5. Espaces récifo-lagonaires échantillonnés en Nouvelle-Calédonie pour l'étude de l'ichtyofaune.

3.2 Les techniques d'échantillonnage

3.2.1 Des techniques variées et adaptées aux différents biotopes

Si la pêche au casier a rapidement été abandonnée faute de rendements suffisants (Kulbicki et Mou-Tham 1988), des techniques plus performantes ont permis d'échantillonner les poissons dans de nombreux biotopes. Dans les biotopes récifaux *sensu stricto*, c'est essentiellement la technique du comptage des poissons en plongée qui a été utilisée. Sur les fonds meubles lagunaires, comptages visuels et pêches expérimentales (à la palangre de fond ou à la ligne à la main) ont été appliqués (Kulbicki 1988a, Kulbicki *et al.* 1994, Letourneur *et al.* 1997). Les fonds meubles du lagon Nord et de la baie de Saint-Vincent ont été échantillonnés à l'aide de chaluts à poisson et à crevette (Thollot *et al.* 1990, Wantiez 1993). Par ailleurs, des techniques variées utilisant des filets maillants, des trémails, ou des capéchades ont permis l'étude des peuplements de certaines mangroves et zones estuariennes du lagon Sud-Ouest (Thollot 1992,

¹¹ « Ecosystèmes côtiers tropicaux du Pacifique sous influences terrigènes et anthropiques ».

¹² en collaboration avec l'Université de Nouvelle-Calédonie (UNC), l'Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE), le Centre Océanologique de Marseille (COM) et le Secrétariat général de la Communauté du Pacifique (CPS).

1996) et de la Province Nord (Letourneur *et al.* 1997). Enfin, des empoisonnements à la roténone ont été effectués dans différents milieux (Kulbicki 1990, Kulbicki *et al.* 1994).

3.2.2 Les comptages visuels sur transect en ligne : une spécialité calédonienne

Alors que le comptage visuel des poissons en plongée s'effectue généralement selon la méthode du **transect en bande** (dénombrement sur une surface limitée), la méthode utilisée en Nouvelle-Calédonie repose sur le principe du **transect en ligne** (dénombrement non limité avec relevé des distances de détection des poissons). Cette dernière méthode relève de la théorie du « *Distance sampling* » (Burnham 1980, Buckland *et al.* 1993), fréquemment appliquée en milieu terrestre et pour le recensement des mammifères marins. Le principe fondamental de cette théorie est que la densité des organismes peut être estimée grâce à l'application de modèles statistiques sur les distances de détection. La méthode d'échantillonnage ainsi que le calcul de la densité ont été adaptés par l'IRD au cadre particulier de l'observation des poissons récifaux.

3.3 Les données récoltées

3.3.1 Données biologiques

Les prélèvements des poissons dans leur milieu ont permis de préciser les caractéristiques biologiques de nombreuses espèces. Des relations allométriques liant la taille et le poids ont pu être déterminées pour plus de 300 espèces (Kulbicki *et al.* 1993, Letourneur *et al.* 1998). Par ailleurs, les contenus stomacaux de plus de 200 espèces ont pu être analysés, avec une relative précision dans l'identification des proies (environ une centaine de proies identifiées).

D'autre part, les espèces ont été classées en fonction de leur comportement et de leur traits de vie, sur la base de connaissances « expertes » (voir Kulbicki *et al.* 1994, 1996). Les « **classes de mobilité** » traduisent l'occupation de l'espace des espèces récifales et leur capacité de déplacement (espèces territoriales, sédentaires, mobiles et très mobiles). Les « **classes de grégarité** » indiquent leur comportement grégaire (espèces généralement isolées, évoluant en paire, en petit groupe ou en banc). Des « **classes démographiques** » ont également été définies sur des critères de taille, d'âge à la première reproduction, de croissance et de mortalité. Ces systèmes de classement sont utilisés pour décrire la structure des peuplements, au travers de l'abondance ou du nombre d'espèces.

Enfin, les informations apportées par l'analyse des contenus stomacaux ont été complétées par une vaste synthèse bibliographique sur l'alimentation des poissons récifaux. Pour faciliter cette synthèse, le régime alimentaire des poissons a été standardisé en définissant 9 classes d'aliments (tableau I.3). Toutes les informations disponibles (données stomacales locales et données issues de la littérature) ont été converties de façon à estimer pour chaque espèce la contribution approximative (%) de ces 9 aliments standard à sa ration alimentaire. Cette estimation a nécessité la conversion de données très variées (qualitatives, semi-quantitatives et numériques) dont un exemple est donné en annexe I.1. De cette façon, un régime alimentaire a pu être attribué à plus de 1 300 espèces.

Tableau I.3. Classes d'aliments choisies pour décrire la structure trophique des communautés (Kulbicki comm. pers.).

Classe	Sigle	Description
Necton	N	Poissons (larves et œufs exceptés), parties de poisson (écailles, mucus), calmars
Macro-invertébrés	C1	Tout invertébré benthique de plus de 8 mm de longueur, y compris les organismes sessiles tels que les éponges, les ascidies et les tuniciers à l'exception des Cnidaires
Micro-invertébrés	C2	Tout invertébré dont les dimensions n'excèdent pas 8 mm. Inclut également les polychètes et les fragments d'invertébré qui n'excèdent pas 8 mm. Les ectoparasites de poisson sont aussi inclus dans ce groupe
Zooplancton	Z	Tout organisme animal de pleine eau (larves et œufs inclus) à l'exception du necton
Autre plancton	Pk	Tout organisme dérivant dans la colonne d'eau qui n'entre pas dans la classe zooplancton
Macro-algues	Ma	Phanérogames marines et algues de grande taille. Les algues dérivantes figurent dans cette catégorie à l'exception des fragments très petits, classés comme détritits
Micro-algues	Mi	Cyanophycées, algues encroûtantes et calcaires, diatomées benthiques. Les micro-algues dérivantes ne formant pas d'agrégats sont classées comme détritits
Corail	Cn	Tout organisme appartenant à l'embranchement des Cnidaires (madréporaires, actiniaires, alcyonaires, gorgones, ...)
Détritits	Det	Matière organique en suspension dans la colonne d'eau ou présente sur le fond

3.3.2 Données écologiques

L'IRD dispose d'une base de données considérable sur l'abondance des poissons récifolagones de Nouvelle-Calédonie, grâce en particulier aux comptages visuels réalisés en plongée. Plus de 2 300 transects en ligne ont ainsi été effectués sur les récifs et les fonds meubles lagunaires (Tableau I.4). Sur l'ensemble des transects, la densité de chaque espèce observée a pu être estimée à partir des distances de détection des poissons. La biomasse des poissons peut être estimée par transect grâce aux relations longueur-poids, la taille de chaque poisson ayant été évaluée *in situ*.

La **structure des peuplements** est étudiée au travers de la richesse spécifique, de la densité et de la biomasse totales estimées par transect. Ces paramètres sont analysés par espèce, par famille ou par groupe fonctionnel (classes biologiques définies précédemment). En ce qui concerne la **structure trophique**, un mode de représentation particulier a été privilégié. Sur la base des 9 classes décrivant le régime alimentaire des poissons, 9 groupes trophiques sont créés (Kulbicki *et al.* 1994) :

- piscivores
- macro-carnivores
- micro-carnivores
- zooplanctonophages
- autres planctonophages
- macro-herbivores
- micro-herbivores
- corallivores
- détritivores

L'abondance (densité ou biomasse) de chaque espèce est répartie dans ces groupes selon la contribution (%) des aliments correspondants qui constituent son régime alimentaire. Par exemple, l'abondance d'une espèce se nourrissant à 50 % de poissons et à 50 % de macro-invertébrés contribue à 50 % à l'abondance du groupe des « piscivores » et à 50 % à l'abondance du groupe des « macro-carnivores ». L'abondance totale, mais aussi la richesse

spécifique, se retrouvent finalement réparties dans ces 9 groupes trophiques. De cette manière, la structure trophique est censée tenir compte de la diversité des régimes alimentaires des poissons récifaux (Kulbicki comm. pers.).

Tableau I.4. Bilan des observations en plongée réalisées par l'IRD en Nouvelle-Calédonie (jusqu'en 1999).

Campagne	Période	Nb de transects	Nb de plongeurs par transect	Longueur des transects (m)	Nb de poissons observés
Lagon Sud-Ouest					
Distribution spatiale « tous poissons »	1984-91	372	2	100	757 000
« commerciaux » *	1984-91	189	2	100	156 000
Etude temporelle	1989	72	2	50	52 000
Récif Tenia	1993	20	2	50	15 000
Récif Aboré « tous poissons »	1993/199	68	2	50	209 000
« commerciaux » *	1993/199	321	1	50	94 000
Algueraies (distr. spatiale)	1996	32	1	50	16 000
Algueraies (étude temporelle)	1996-97	192	2	50	95 000
Baies (distr. spatiale)	1997-98	123	2	50	172 000
Baies (étude temporelle)	1997-99	108	2	50	191 000
Chesterfield	1988	21	2	100	29 000
Ouvéa					
Récifs	1991-92	118	1	50	251 000
Lagon	1991-92	48	2	100	51 000
Province Nord *					
Lagon Ouest, Nord et Est	1995-97	921	2	50	178 000
Total		2 381			2 266 000

* comptage des espèces commerciales uniquement

3.4 Synthèse des résultats

3.4.1 Inventaire faunistique

L'inventaire faunistique des poissons de Nouvelle-Calédonie a été progressivement enrichi durant les 20 dernières années (Rivaton *et al.* 1989, Kulbicki *et al.* 1994, Kulbicki et Rivaton 1997, Kulbicki et Williams 1997). La liste la plus récente fait état de 1 659 taxons recensés dans la tranche 0-80 m, dont 90 % autour de la Grande-Terre (Kulbicki et Rivaton 1997). La Nouvelle-Calédonie figure ainsi au 3^{ème} rang des régions les plus diversifiées de l'Indo-Pacifique, derrière la Papouasie Nouvelle-Guinée et la Grande Barrière de Corail. Cette forte biodiversité s'explique par la proximité du centre de diversité maximale de l'Indo-

Pacifique, par la grande surface de l'archipel calédonien, et par la diversité des habitats récifolagoneaux¹³ (Kulbicki et Rivaton 1997).

Les taxons se répartissent en 112 familles, dont 40 ne sont représentées que par une seule espèce. Les principales familles représentées en Nouvelle-Calédonie le sont également en Papouasie Nouvelle-Guinée et dans la partie Nord de la Grande Barrière de Corail (tableau I.5).

Tableau I.5. Familles de poissons les plus diversifiées en Nouvelle-Calédonie. Elles sont classées par ordre décroissant de leur contribution à l'inventaire faunistique actuel (n=1 659). Par comparaison, la contribution de ces mêmes familles aux inventaires de Papouasie Nouvelle-Guinée (n= 1 911) et du Nord de la Grande Barrière de Corail (n=1 729) sont indiquées (d'après Kulbicki et Rivaton 1997).

Familles		Nouvelle-Calédonie	Papouasie Nouvelle-Guinée	Australie (GBR Nord)
<i>Gobiidae</i>		12,1 %	8,3 %	9,3 %
<i>Labridae</i>		6,9 %	5,1 %	6,2 %
<i>Pomacentridae</i>		5,8 %	6,2 %	6,2 %
<i>Serranidae</i>		5,0 %	4,1 %	4,6 %
<i>Apogonidae</i>		5,0 %	4,7 %	4,4 %
<i>Muraenidae</i>		4,4 %	2,3 %	2,5 %
<i>Scorpaenidae</i>		3,6 %	2,3 %	2,3 %
<i>Blenniidae</i>		3,4 %	4,2 %	3,4 %
<i>Syngnathidae</i>		3,0 %	3,0 %	3,4 %
<i>Carangidae</i>		2,6 %	3,2 %	3,6 %
<i>Acanthuridae</i>		2,2 %	1,7 %	2,2 %
<i>Chaetodontidae</i>		2,2 %	2,5 %	2,5 %
Total		56,0 %	47,6 %	50,7 %

D'après Kulbicki et Rivaton (1997), la Nouvelle-Calédonie constitue la limite orientale de nombreux genres, en particulier ceux des espèces à affinité terrigène que l'on peut observer sur les fonds meubles envasés, dans les zones d'estuaires ou dans les baies. Il reste cependant de nombreuses zones à explorer en Nouvelle-Calédonie, de telle sorte que certaines espèces n'ont probablement pas été répertoriées, en particulier des espèces cryptiques ou de petite taille. D'autre part, de nombreux taxons ne sont déterminés que jusqu'au genre (*Gobiidae*, *Apogonidae* et *Labridae* principalement), ce qui souligne le caractère provisoire de cet inventaire.

¹³ en particulier les zones d'estuaires et les mangroves, habituellement peu représentées dans les îles du Pacifique tropical (Kulbicki et Rivaton 1997, Letourneur *et al.* 1997).

3.4.2 Les grandes divisions de l'ichtyofaune récifo-lagonaire de Nouvelle-Calédonie

Dans sa synthèse sur les poissons récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie, Kulbicki (1997) distingue 4 grands ensembles : les poissons pélagiques, les poissons des fonds meubles, les poissons du littoral et ceux des zones récifales. Les connaissances sur les **poissons pélagiques** sont très limitées. Peu étudiés, ces derniers sont généralement mal échantillonnés par les techniques utilisées en Nouvelle-Calédonie, plutôt adaptées aux poissons démersaux. Pourtant, certains ont un rôle économique important, tels que les mullets, les carangues, maquereaux et thazards, qui comptent parmi les espèces les plus pêchées (Kulbicki 1998). Les **poissons des fonds meubles** regroupent les espèces associées aux zones sédimentaires des plaines lagonaires (Kulbicki 1997). Cette définition est relativement large car les plaines lagonaires font parfois apparaître des massifs coralliens isolés colonisant le fond induré qui affleure par endroit. La composition et la structure de l'ichtyofaune des plaines lagonaires est donc susceptible de varier considérablement en fonction de la couverture en substrat dur. Les **poissons du littoral** sont les espèces associées aux différents biotopes côtiers des lagons de la Grande-Terre (herbiers, mangroves, baies et estuaires) à l'exception des récifs frangeants. La composition de ces peuplements est donc très hétérogène car elle dépend du biotope considéré. Enfin, les **poissons de récifs** regroupent les espèces que l'on trouve sur les zones coralliennes des récifs, qu'ils soient frangeants, intermédiaires ou barrières.

3.4.3 Structure des peuplements

- *Composition spécifique*

La composition spécifique des peuplements récifaux est très variable (Kulbicki 1988b, 1997, Grimaud et Kulbicki 1998, Rossier et Kulbicki 2000). Sur les récifs frangeants du lagon Sud-Ouest, *Pomacentridae* (poissons-demoiselles) et *Apogonidae* (poissons-cardinaux) représentent plus de 70 % de la densité totale (Kulbicki 1988b). Leur abondance diminue progressivement sur les récifs intermédiaires, puis sur les récifs barrières, au profit des *Labridae*, *Scaridae* (poissons-perroquets) et *Acanthuridae* (poissons-chirurgiens). En biomasse, ce schéma est légèrement différent : les *Scaridae* dominent les peuplements des récifs frangeants avec les *Pomacentridae*. Ce gradient côte-océan dans la composition des peuplements du lagon Sud-Ouest serait lié à une influence terrigène décroissante depuis les récifs frangeants jusqu'aux récifs barrières (Kulbicki 1988b, 1997). En biomasse, la contribution des *Scaridae* augmente à mesure que les récifs sont éloignés de la côte, jusqu'à dominer largement la biomasse totale sur les récifs barrières. *Acanthuridae*, *Labridae*, *Lethrinidae*, et *Serranidae* contribuent également à la biomasse des récifs barrières.

- *Richesse spécifique*

Dans le lagon Sud-Ouest, la richesse spécifique des peuplements récifaux s'établit en moyenne à 75 espèces pour 500 m² de récif (Kulbicki 1997). Elle est minimale sur les récifs frangeants (50 espèces en moyenne) et croît à mesure que les récifs sont éloignés de la côte (80 à 100 espèces sur les récifs barrières). Le long de la couronne récifale de l'atoll d'Ouvéa, la richesse spécifique est de 85 espèces / 500 m² en moyenne. Sur les fonds de lagon, elle est beaucoup plus faible (11 espèces / 500 m² en moyenne dans le lagon Sud-Ouest, 13 espèces en moyenne

dans le lagon d'Ouvéa). Enfin, la richesse spécifique des peuplements du littoral est intermédiaire et dépend du biotope considéré. Faible dans les zones envasées (estuaires et fonds de baies), elle augmente dans les herbiers et les mangroves (Kulbicki 1997). Les quelques études saisonnières semblent indiquer que c'est un paramètre relativement stable sur une année, à l'exception des biotopes du littoral (Kulbicki 1997).

- *Densité et biomasse*

Densité et biomasse totales sont également maximales sur les récifs (Kulbicki, 1997). Dans le lagon Sud-Ouest, la densité est plus élevée sur les récifs frangeants que sur les autres récifs, alors que la biomasse est plutôt équilibrée (Kulbicki 1988b). Des variations considérables peuvent être observées selon la couverture corallienne, la composition du substrat et les conditions hydrodynamiques (Kulbicki *et al.* 1994, Kulbicki 1997). Les variations saisonnières de la densité et de la biomasse sont en général faibles, en particulier sur les récifs frangeants ; sur le long terme, elles semblent plus importantes (Kulbicki 1997).

Sur les plaines lagonaires dominées par les fonds meubles, l'abondance des poissons est beaucoup plus faible (Kulbicki 1997), mais elle augmente significativement en fonction des formations coralliennes qui parsèment le fond (Kulbicki 1988a, Kulbicki *et al.* 1994). Dans le lagon Sud-Ouest, elle augmente avec la distance à la côte et en direction du Sud, une répartition qui est corrélée avec la composition du substrat et la bathymétrie (Kulbicki 1988a). Dans les mangroves et les herbiers du littoral, la densité des peuplements approche celle des récifs frangeants, mais la biomasse y est généralement plus faible, du fait de la présence de juvéniles et d'espèces de petite taille (Kulbicki 1997).

- *Structure trophique*

Les groupes trophiques les plus diversifiés sur les récifs sont les macro-carnivores et les micro-herbivores (Kulbicki 1988a, 1997, Kulbicki *et al.* 1994). Ce schéma s'applique sur l'ensemble des récifs du lagon Sud-Ouest, malgré des variations dans la composition spécifique des peuplements. En densité, les peuplements récifaux sont généralement dominés par les zooplanctonophages et les micro-herbivores (Kulbicki *et al.* 1994, Kulbicki 1997, Grimaud et Kulbicki 1998). Sur les récifs frangeants du lagon Sud-Ouest, ces zooplanctonophages sont représentés par les *Pomacentridae*, alors que sur les récifs barrières, il s'agit essentiellement d'espèces plus pélagiques (*Caesionidae*) (Kulbicki 1988b, Grimaud et Kulbicki 1998). Ces variations dans la composition spécifique s'observent également pour les micro-herbivores, dominés sur les récifs côtiers par les *Siganidae* et certains *Pomacentridae*, alors que sur les barrières récifales, il s'agit surtout de *Scaridae* et d'*Acanthuridae* (Kulbicki 1988b). Exprimée en biomasse, la structure trophique des récifs est dominée par les micro-herbivores (*Scaridae* et *Acanthuridae*), les macro-carnivores et les piscivores.

Sur les fonds meubles lagonaires, la structure trophique des peuplements exprimée en richesse spécifique diffère peu de celle des récifs (Kulbicki 1997). En densité, les zooplanctonophages dominent largement, alors qu'en biomasse les groupes trophiques les plus représentés sont les macro-carnivores, les piscivores, les zooplanctonophages et les micro-herbivores.

3.5 Bilan : avancée des connaissances et limites actuelles

Les travaux effectués sur l'ichtyofaune récifo-lagonaire de Nouvelle-Calédonie s'articulent autour de 3 thèmes majeurs : (1) le développement de méthodes pour échantillonner les populations, (2) la description des peuplements dans un vaste milieu méconnu, et (3) l'étude des caractéristiques biologiques des espèces les plus représentées.

3.5.1 L'échantillonnage des poissons récifaux

De nombreuses méthodes d'échantillonnage ont été appliquées avec différents objectifs : estimation de l'abondance et de la composition des peuplements dans des habitats variés, estimation de certains stocks exploités, récolte de spécimens pour analyse biologique, inventaire faunistique. Ces méthodes ont été optimisées au fur et à mesure de leur application, et des analyses comparatives ont permis d'en mesurer les avantages et les inconvénients selon l'habitat échantillonné et l'objectif recherché. L'ensemble de ces travaux ont contribué à faire progresser les techniques d'échantillonnage des poissons en milieu récifal. C'est le cas en particulier des comptages visuels en plongée, pour lesquels les principes du « *Distance sampling* » ont été appliqués pour la première fois sur des peuplements de poissons récifaux.

La méthode du transect en ligne avec relevé des distances de détection a déjà démontré tout son intérêt pour l'échantillonnage de nombreux organismes (Buckland *et al.* 1993, 2001, Thomas *et al.* 2002). Adaptée au comptage des poissons récifaux, cette méthode est censée améliorer les estimations d'abondance obtenues habituellement sur des transects en bande. L'IRD a développé un algorithme pour estimer la densité des poissons grâce aux distances de détection en évitant d'appliquer l'approche numérique préconisée par la théorie du « *Distance sampling* ». Les fondements théoriques de cet algorithme doivent être approfondis, car aucune démonstration n'a été faite pour justifier son utilisation. De fait, rien ne permet actuellement de juger de la qualité des estimations d'abondance réalisées en Nouvelle-Calédonie.

3.5.2 Caractéristiques biologiques des espèces récifo-lagonaires

Les récoltes effectuées ont permis de préciser certaines caractéristiques biologiques (bol alimentaire, caractéristiques sexuelles, ratio taille-poids, taille moyenne) des principales espèces récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie. Les relations taille-poids qui ont été établies sont régulièrement utilisées pour convertir en biomasse la densité des poissons estimée par comptage visuel (voir par exemple Jennings et Polunin 1996b, Arias-Gonzales *et al.* 1997, Froese et Pauly 2000). Par ailleurs, les contenus stomacaux analysés en Nouvelle-Calédonie ont permis de préciser le régime alimentaire de nombreuses espèces. Ces connaissances peuvent être utilisées pour rassembler les espèces en groupes fonctionnels homogènes dans le but de décrire l'organisation trophique des peuplements.

Cependant, l'approche choisie pour décrire la structure trophique des peuplements ne nous paraît pas satisfaisante. Il est en effet justifié de s'interroger sur la procédure d'estimation du régime alimentaire des espèces récifales. L'estimation du pourcentage volumétrique des 9 aliments standards dans le bol alimentaire des espèces repose sur un ensemble de données très hétérogènes (données qualitatives, quantitatives et semi-quantitatives issues de la

littérature, données stomacales de Nouvelle-Calédonie). D'autre part, la construction des groupes trophiques au travers de la contribution de l'abondance de chaque espèce est difficile à interpréter d'un point de vue écologique. La question se pose également lorsque ces groupes trophiques sont exprimés en richesse spécifique. Même si cette façon de procéder permet d'éviter le classement d'une espèce dans une seule catégorie trophique, elle ne règle pas le problème de l'imprécision sur le régime alimentaire des espèces récifales au regard des approximations faites lors de la conversion des données de la littérature.

3.5.3 Description des peuplements

L'exploration de l'ichtyofaune récifo-lagonaire de Nouvelle-Calédonie a nécessité des efforts d'échantillonnage importants. Les inventaires taxonomiques des différents biotopes, même s'ils sont incomplets, ont grandement contribué à la connaissance de la biodiversité dans une région où la couverture scientifique reste partielle. La composition spécifique des différents peuplements est bien renseignée. Leur structure a été décrite à travers la représentation de différents groupes fonctionnels (groupes trophiques, classes démographiques, de taille, de mobilité, ...). De nombreuses corrélations ont par ailleurs été obtenues entre la répartition des poissons et les paramètres de leur environnement relevés *in situ*.

L'analyse des peuplements, abordée par des descripteurs globaux (richesse spécifique, densité et biomasse totales), par espèce ou groupe fonctionnel, n'offre qu'une vision descriptive de leur structure. L'explication écologique des patterns observés fait souvent défaut ; dans le meilleur des cas, elle est l'objet d'hypothèses sur l'influence de certains processus qu'il est difficile de confirmer. L'interprétation des corrélations entre ces descripteurs et les paramètres du milieu ne permet pas d'aboutir à une explication fonctionnelle de l'influence de l'environnement sur la structure des peuplements. De fait, le lien fonctionnel entre organisation écologique des peuplements et leur contexte environnemental reste mal compris.

4 OBJECTIFS DE LA THESE ET DEMARCHE GENERALE

Dans le contexte des connaissances actuelles sur les poissons coralliens de Nouvelle-Calédonie, le présent travail a pour objectif d'identifier les facteurs de contrôle de l'organisation de l'ichtyofaune récifo-lagonaire en tirant profit des données récoltées par l'IRD. Une **approche fonctionnelle** sera privilégiée pour rechercher l'influence de l'environnement (structure de l'habitat, pressions anthropiques et ressources disponibles) à différents niveaux d'organisation écologique (population, peuplement et écosystème). Par cette approche, on cherche à identifier les **processus écologiques responsables des patterns observés** pour dépasser le simple cadre descriptif des peuplements dans leur milieu. L'objectif est également de déterminer la réponse de l'ichtyofaune aux **perturbations anthropiques**. La Nouvelle-Calédonie représente à ce titre un vaste laboratoire pour l'étude de l'impact des activités humaines sur les poissons récifaux, avec la possibilité de comparer des peuplements dans des situations environnementales très contrastées. Sur le **plan méthodologique**, des outils et des méthodes

d'analyse peu appliqués en ichtyologie récifale seront utilisés. Les questions liées à la fiabilité des **estimations d'abondance** obtenues par comptage visuel seront examinées avec attention. Enfin, pour répondre aux besoins actuels, nous chercherons à identifier des **indicateurs écologiques** de l'état de l'ichtyofaune pour l'appui à la surveillance et à la gestion des écosystèmes récifaux.

Ces différents objectifs sont poursuivis à travers les **4 thèmes de recherche** qui structurent ce manuscrit :

- examen des données disponibles avant leur analyse,
- analyse du rôle de la structure de l'habitat récifal sur la répartition des poissons,
- analyse du rôle de l'environnement sur l'organisation trophique des peuplements,
- analyse globale du fonctionnement trophique d'un écosystème.

Contrôler la qualité des estimations d'abondance

Les estimations d'abondance mises à disposition ont été obtenues par comptage en plongée sur des transects en ligne. L'IRD a développé un algorithme de calcul permettant d'estimer la densité grâce aux distances de détection. Les conditions d'utilisation de cette méthode ne nous paraissent pas claires. Il est donc nécessaire de s'interroger sur la qualité de ces estimations avant leur traitement. Dans un premier temps, on cherchera à déterminer les avantages de la technique du transect en ligne par rapport aux méthodes usuelles. Les distances de détection qui ont été récoltées par l'IRD seront utilisées pour étudier la détectabilité des poissons et mettre en évidence les biais liés à leur dénombrement. Dans un second temps, on cherchera à dresser un cadre théorique justifiant l'algorithme de calcul de la densité utilisé en Nouvelle-Calédonie. Enfin, pour approfondir le problème général de l'estimation par les distances, une démarche sera proposée pour appliquer les modèles de détection conformément à la théorie du « *Distance sampling* ». Cette étape préliminaire doit nous conduire à choisir une méthode d'estimation adaptée aux objectifs de cette thèse. Dans une perspective plus large, elle peut permettre de mieux comprendre le processus de détection des poissons récifaux en plongée, d'améliorer les estimations d'abondance, et de contribuer finalement au développement méthodologique de l'échantillonnage des poissons en milieu corallien.

Comprendre le rôle fonctionnel de la structure de l'habitat récifal

La structure de l'habitat récifal est un facteur de contrôle important de l'environnement sur la répartition des poissons coralliens. En dépit des nombreuses études effectuées sur la question, il n'existe pas d'explication satisfaisante des liens observés entre la structure des peuplements de poissons et celle de leur habitat. Surtout, les processus écologiques par lesquels l'habitat influence la répartition des poissons sont rarement mis en évidence. On propose donc une analyse fonctionnelle du rôle de la structure de l'habitat sur l'ichtyofaune récifale. Cette

analyse sera d'abord effectuée sur les poissons-papillons (*Chaetodontidae*) reconnus pour leur forte association avec le substrat récifal. L'objectif d'une telle analyse, réalisée **à l'échelle des populations**, est de définir un modèle conceptuel du rôle de l'habitat sur la répartition de ces espèces. Ce modèle sera ensuite confronté au peuplement total. L'étude sera menée dans les baies de Nouméa où les récifs montrent des signes évidents de dégradation par les activités humaines. Ce contexte particulier permettra d'aborder les questions liées à la réponse des peuplements face aux perturbations anthropiques de la structure de leur habitat.

Comprendre l'organisation trophique de l'ichtyofaune récifale

Dans la plupart des écosystèmes, les processus trophiques jouent un rôle majeur sur la structuration des peuplements. Décrire la structure trophique de l'ichtyofaune récifale semble donc une approche appropriée pour comprendre son organisation fonctionnelle en relation avec son environnement physique, biologique et humain. Les modes de représentations utilisés en milieu corallien sont fondés sur la classification des espèces en groupes trophiques. Nous proposerons d'utiliser les niveaux trophiques qui permettent de positionner chaque espèce dans le réseau trophique de l'écosystème. Dans un premier temps, un niveau trophique fractionnel sera attribué à chaque espèce de poisson en fonction de son régime alimentaire. La structure trophique des peuplements sera ensuite explorée sur les récifs du lagon Sud-Ouest, dans des contextes environnementaux contrastés. L'enjeu de cette approche comparative **à l'échelle des peuplements** est de définir les schémas d'organisation des poissons en fonction de leur biotope et du niveau de perturbation anthropique. L'objectif est de parvenir à des représentations simples et reproductibles dans la perspective de proposer des indicateurs opérationnels de l'organisation trophique de l'ichtyofaune récifale.

Intégrer la structure des peuplements dans un cadre écosystémique

Certaines perturbations sont à l'origine de dérèglements profonds dans l'organisation et le fonctionnement des écosystèmes coralliens. Ces dérèglements sont souvent le résultat d'effets en cascade qui se propagent par le jeu des interactions trophiques. Leur compréhension nécessite la représentation de l'ensemble du réseau trophique et l'identification des processus qui en assurent le fonctionnement. Pour répondre à cette nécessité, nous proposons de construire un modèle de réseau trophique d'un écosystème corallien. Appliqué aux communautés du lagon de l'atoll d'Ouvéa, ce modèle de type Ecopath est destiné à comprendre la structure et le fonctionnement du réseau trophique de l'atoll. En intégrant les peuplements de poissons dans leur contexte écosystémique, ce modèle permettra d'identifier et de mesurer leurs rôles sur la dynamique trophique de l'écosystème. L'objectif est également d'identifier les processus écologiques impliqués dans l'organisation trophique de l'ichtyofaune. La finalité de cette approche, effectuée **à l'échelle de l'écosystème**, est de contribuer à la recherche et à la formalisation d'indicateurs du fonctionnement trophique des écosystèmes coralliens.

CHAPITRE II

Le comptage des poissons récifaux sur transect en ligne

Une estimation la densité des poissons grâce aux distances
de détection

INTRODUCTION

L'abondance des poissons récifaux est généralement évaluée par comptage direct des individus en plongée, le long de transects rectilignes disposés sur le fond. Ces transects délimitent un couloir à l'intérieur duquel tous les poissons visibles sont recensés. Cette méthode dite des « *transects en bande* » n'est cependant pas utilisée en Nouvelle-Calédonie. Les comptages sont effectués le long d'un transect rectiligne mais sans délimitation de surface. A l'inverse, les distances perpendiculaires séparant les poissons de la ligne du transect sont relevées. Cette méthode dite des « *transects en ligne* » suit les principes d'une théorie de l'échantillonnage qui s'appuie sur les distances d'observation pour estimer la densité des populations (théorie du « *Distance sampling* »). Largement utilisée en écologie terrestre et pour l'échantillonnage des mammifères marins, elle permet d'estimer la densité des organismes en modélisant leur probabilité de détection. La communauté scientifique concernée semble réservée sur son application aux poissons récifaux, en raison du non respect de certaines hypothèses nécessaires à la modélisation, de l'effort que demande le relevé des distances, et probablement de la complexité des calculs d'estimation. Pour faciliter ces procédures, l'IRD a développé un algorithme qui repose sur une formulation simplifiée de l'estimation de la densité à partir des distances. Cette approche s'affranchit des hypothèses liées à la modélisation, et offre la possibilité de calculer facilement la densité de chaque espèce d'un peuplement.

Contrôler la qualité des données est un préalable indispensable à leur analyse pour l'étude écologique des peuplements et des écosystèmes. Il est donc nécessaire de s'intéresser en premier lieu à la qualité des estimations d'abondance effectuées en Nouvelle-Calédonie. Plus précisément, il s'agit (1) de s'interroger sur le bien-fondé d'une estimation d'abondance par les distances d'observation, (2) de comprendre comment la démarche appliquée en Nouvelle-Calédonie s'inscrit dans la théorie générale de l'échantillonnage par les distances, et (3) d'en cerner les implications par rapport aux méthodes classiques d'estimation de l'abondance des poissons récifaux. Le présent chapitre tente de répondre à ces objectifs. Après une présentation des principales méthodes de comptage utilisées en milieu récifal et des sources de biais associées aux estimations, les données de distance relevées par l'IRD depuis 20 ans sont utilisées pour décrire le processus de détection des poissons en plongée. Cette étape doit permettre de préciser les avantages et les inconvénients d'une estimation fondée sur les distances. Une troisième partie étudie les propriétés de l'algorithme de calcul utilisé en Nouvelle-Calédonie afin d'évaluer la qualité des estimations d'abondance qui ont été réalisées. Enfin, une solution alternative est proposée, qui tente d'appliquer la méthodologie développée par la théorie du « *Distance sampling* ». Les résultats obtenus détermineront le choix de la technique d'estimation à appliquer pour la suite de notre travail.

1 PROBLEMATIQUE DE L'ESTIMATION PAR COMPTAGE VISUEL

1.1 Le comptage visuel des poissons en plongée : principe et limites

1.1.1 Aperçu historique

L'avènement de la plongée subaquatique en scaphandre autonome a considérablement facilité l'échantillonnage des poissons en milieu corallien. Brock (1954) fut le premier à réaliser des comptages visuels en plongée sous-marine. Le protocole employait deux plongeurs évoluant de part et d'autre d'un filin posé sur le fond. Sur une longueur de 450 m, chaque plongeur relevait le nombre et la taille des poissons observés depuis la ligne du transect jusqu'à une distance de 6 m. Dans les années 70, l'utilisation de ces transects en bande s'est généralisée pour la description de l'ichtyofaune récifale, avec de nombreuses modifications du protocole initial. Les problèmes posés par la multiplicité des techniques ont été soulignés dans les premières synthèses sur l'échantillonnage des poissons récifaux (Russel *et al.* 1978, Sale 1980). Les biais susceptibles d'affecter les estimations d'abondance ont également été rappelés. Suite à ces mises en garde, de nombreuses études se sont penchées sur la fiabilité des estimations (voir les revues de Bouchon-Navaro 1997 et de Cappo et Brown 1996), tandis que de nouvelles méthodes étaient développées pour minimiser les sources d'erreur (Thompson et Schmidt 1977, Jones et Thompson 1978, Kimmel 1985, Bohnsack et Bannerot 1986, Thresher et Gunn 1986, Kulbicki 1988b, Lincoln Smith 1989). Rapidement, les comptages visuels ont été proposés pour l'étude des populations de poissons dans un contexte halieutique (Bell *et al.* 1985, Bellwood 1988, Bellwood et Alcala 1988, Samoilys et Carlos 1992), si bien que leur utilisation s'est rapidement généralisée pour étudier l'impact de la pêche et des mesures de protection. Malgré de nouveaux appels à la prudence (Jennings et Polunin 1995, Watson *et al.* 1995, Kulbicki 1998, Ackerman et Bellwood 2000, Samoilys et Carlos 2000, Willis *et al.* 2000, Willis 2001), le comptage visuel reste la méthode la plus largement employée.

1.1.2 Les différentes méthodes de comptage visuel

Le comptage visuel des poissons en plongée est utilisé pour estimer la composition spécifique d'un peuplement, l'abondance des différentes espèces, et éventuellement la taille des individus. A l'inverse des méthodes de prélèvements, les comptages offrent l'avantage d'une perturbation minimale des peuplements, ce qui autorise la répétition des mesures dans le cadre d'un suivi écologique, ou encore l'échantillonnage de zones protégées. Sa rapidité d'exécution et le faible coût des opérations favorisent son application dans les régions peu développées. Hormis le comptage sur transect en ligne, on reconnaît trois méthodologies générales : (1) les transects en bande, (2) les comptages chronométrés sur parcours aléatoire, et (3) le comptage stationnaire.

- *Le comptage sur transect en bande*

Introduite par Brock (1954), la méthode du comptage sur transect en bande (*belt transect*, *strip transect*, *fixed width transect*) consiste à dénombrer les poissons dans un couloir rectiligne dont les dimensions sont fixées *a priori*. Le protocole implique un ou deux plongeurs évoluant de part et d'autre d'un ruban gradué déployé sur le fond (figure II.1). Les plongeurs comptabilisent chacun de leur côté tous les poissons observés jusqu'à une distance déterminée qui définit la largeur du couloir (ou demi-largeur). Le plongeur se déplace parfois sur toute cette largeur afin d'augmenter les chances de détection. Lorsque un banc de poissons chevauche la limite du couloir, seuls les poissons effectivement présents dans le couloir sont comptabilisés. La densité est estimée en ramenant le nombre d'individus recensés à la surface échantillonnée.

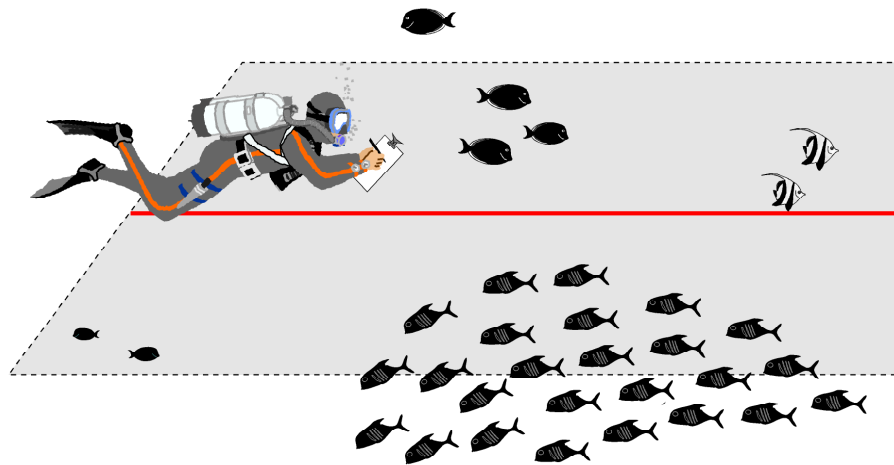


Figure II.1. Le comptage en plongée des poissons récifaux sur transect en bande.

Un transect doit être suffisamment court afin de rester dans un milieu homogène (Brock 1982, Harmelin-Vivien *et al.* 1985). Les longueurs utilisées se situent généralement entre 30 et 200 m (Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Bouchon-Navaro 1997, Sale 1997). La longueur est également fonction des contraintes liées à l'autonomie du plongeur et à l'effort d'échantillonnage qui a été fixé. De même, la largeur du couloir varie fortement, de 1 à 10 m (Bouchon-Navaro 1997, Sale 1997). Elle est souvent estimée visuellement bien qu'il soit recommandé de baliser le couloir afin d'éviter d'éventuelles erreurs occasionnées par une largeur approximative (Sale et Sharp 1983, Sale 1997).

- *Les comptages chronométrés sur parcours aléatoire*

Les comptages chronométrés (Thompson et Schmidt 1977, Jones et Thompson 1978, Kimmel 1985) regroupent des techniques variées qui permettent d'estimer l'abondance des espèces grâce à la fréquence et à l'ordre de leur apparition durant le comptage. Les observations sont effectuées par un plongeur évoluant au hasard pendant une durée déterminée. Une note est attribuée à chaque observation d'une espèce selon l'intervalle de temps où elle est réalisée. Le comptage est réitéré plusieurs fois, et la somme des notes obtenues pour chaque espèce fournit

une estimation de son abondance. Le résultat est une liste d'espèce par unité de temps, et une estimation de l'abondance relative de chaque espèce, les techniques variant dans l'attribution de la note (Bouchon-Navaro 1997, Bortone *et al.* 2000). Parce qu'elles reposent sur l'hypothèse que les espèces les plus abondantes sont rencontrées plus rapidement et à plusieurs reprises (Jones et Thompson 1978), ces techniques se sont heurtées à de nombreuses critiques (voir Bouchon-Navaro 1997). Les estimations ne fournissent qu'un aperçu qualitatif de la composition des peuplements (DeMartini et Roberts 1982, Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Bortone *et al.* 1989, 2000). De fait, les comptages chronométrés ont été assez peu utilisés pour les estimations d'abondance (Bouchon-Navaro 1997, Sale 1997). Toutefois, ils sont bien indiqués pour les inventaires faunistiques, car l'observateur peut se concentrer sur la recherche d'espèces plutôt que sur le dénombrement (Bortone *et al.* 2000). Pour cette raison, ils ont parfois été utilisés en complément de techniques mieux adaptées à l'estimation quantitative de l'abondance des poissons.

- *Le comptage stationnaire (méthode des points fixes)*

Le comptage stationnaire est pratiqué par un plongeur qui dénombre sans se déplacer tous les poissons observés autour de lui. Le comptage s'effectue sur une surface circulaire centrée sur l'observateur et dont le rayon est déterminé à l'avance (généralement entre 5 et 10 mètres, Bohnsack et Bannerot 1986, Jennings *et al.* 1995, Jennings et Polunin 1995, Bouchon-Navaro 1997, Samoilys et Carlos 2000). La durée du comptage est souvent fixée (entre 5 et 20 minutes). Cette méthode permet d'échantillonner de petites surfaces, ce qui la rend bien adaptée à l'hétérogénéité du milieu corallien (Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Bortone *et al.* 1989). De plus, sa mise en oeuvre est rapide (Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Bohnsack et Bannerot 1986). Toutefois, le comptage stationnaire présente quelques inconvénients, telles que la difficulté de prendre en compte des individus pénétrant dans l'aire échantillonnée hors du champ visuel, et la difficulté de détecter les poissons éloignés lorsque le rayon d'observation est grand (Bortone *et al.* 2000, Samoilys et Carlos 2000). Les estimations semblent montrer peu de différences avec celles obtenues sur des transects en bande (Samoilys et Carlos 2000) mais, manifestement, le comptage stationnaire demeure peu utilisé en milieu récifal (Bouchon-Navaro 1997).

1.1.3 Les biais associés aux comptages visuels

Les poissons sont des objets mobiles évoluant dans un milieu dont l'architecture est un obstacle à l'observation visuelle. La fiabilité de l'appareil de mesure, incarné par l'observateur, dépend de ses connaissances, de son expérience et de son acuité visuelle. L'estimation de la densité des poissons par comptage visuel est donc susceptible d'être faussée par de nombreux biais. Les sources d'erreur peuvent se rapporter (1) au poisson observé, (2) à l'observateur et (3) aux conditions d'observation (Harmelin-Vivien *et al.* 1985, McCormick et Choat 1987, Sale 1997).

- *Les biais liés aux poissons*

De nombreuses espèces ne sont pas ou sont peu exposées à l'observation. C'est le cas des espèces cryptiques ou nocturnes qui vivent dans les cavités du substrat corallien, et des

poissons dont la livrée se confond avec le milieu environnant (Russell *et al.* 1978, Brock 1982, Sale et Douglas 1981, Harmelin-Vivien *et al.* 1985). Des comparaisons entre méthodes visuelles et empoisonnements à la roténone ont montré que les comptages sous-estiment largement l'abondance de ces espèces (Brock 1982, Kulbicki 1990, Ackerman et Bellwood 2000, Willis 2001). Le comptage en plongée ne permet donc d'échantillonner que la partie visible du peuplement (Brock 1982, Harmelin-Vivien *et al.* 1985). Par ailleurs, de nombreuses espèces réagissent à la présence de l'observateur. Certains poissons craintifs sont effrayés par le bruit émis par la respiration du plongeur, par sa vitesse ou par sa façon de nager (Chapman *et al.* 1974, Stanley et Wilson 1995, Kulbicki 1998, Willis *et al.* 2000). Les poissons fuyant à l'approche de l'observateur peuvent sortir des limites de la surface échantillonnée avant d'être comptabilisés. Leur abondance est alors sous-estimée. A l'inverse, certaines espèces ont tendance à s'approcher du plongeur par curiosité (Chapman *et al.* 1974, Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Kulbicki 1998), entraînant une sur-estimation de leur abondance. Enfin, l'œil du plongeur est plus facilement attiré par des poissons de grande taille, très colorés ou regroupés en bancs, au détriment des individus petits, moins remarquables et isolés (Lincoln Smith 1989, Cheal et Thompson 1997, Sale 1997, Kulbicki 1998).

- *Les biais liés à l'observateur*

Identifier correctement les espèces dans leur milieu, savoir repérer les poissons qui se camouflent ou se cachent, dénombrer efficacement les individus et évaluer correctement leur taille sont autant de compétences que doit posséder l'observateur (Russell *et al.* 1978, Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Bell *et al.* 1985, Sale 1997, Thompson et Mapstone 1997). Des peuplements très abondants favorisent la confusion chez l'observateur. Généralement, les espèces très abondantes sont sous-estimées (Jones et Thompson 1978, Russell *et al.* 1978, Brock 1982, DeMartini et Roberts 1982, Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Lincoln Smith 1989). D'autre part, la réaction des poissons à la présence du plongeur est susceptible de varier en intensité suivant la discrétion de ce dernier. Enfin, les règles d'inclusion et d'exclusion d'individus observés à la limite du couloir, ou d'individus ayant fui à l'approche du plongeur dépendent de sa capacité de décision (Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Fowler 1987, Thompson et Mapstone 1997). Lorsque des transects sont réalisés par des plongeurs différents, leur niveau de compétences peut donc introduire des biais importants dans les estimations (Sale et Sharp 1983, Bell *et al.* 1985, Sanderson et Solonsky 1986, St. John *et al.* 1990, Mapstone et Ayling 1998, Thompson et Mapstone 1997). Un entraînement régulier permet cependant d'en atténuer les effets (Bell *et al.* 1985, St. John *et al.* 1990, Mapstone et Ayling 1998, Thompson et Mapstone 1997).

- *Les biais liés aux conditions d'observation*

Les conditions environnementales sont susceptibles d'influencer l'efficacité d'un comptage. Le relief du substrat corallien influence la proportion du peuplement exposé à l'observation, en particulier celle des poissons cryptiques dans des milieux à la topologie complexe (Brock 1982, Harmelin-Vivien *et al.* 1985, McCormick et Choat 1987, Lincoln Smith 1989). La turbidité et la luminosité déterminent le niveau de visibilité sous-marine, et donc nécessairement l'acuité visuelle du plongeur et le comportement des poissons. Enfin, la présence d'un fort courant peut

gêner considérablement le plongeur lors de son exercice. La comparaison de sites dont les conditions environnementales varient substantiellement est donc susceptible d'être fortement biaisée (Sale et Douglas 1981).

1.1.4 Influence de la technique utilisée

Pour une même méthode, différents protocoles peuvent être appliqués selon les objectifs de l'étude. Ce choix est réservé à l'utilisateur, et il n'existe pas de protocole standard adapté à une question écologique précise. La multiplicité des protocoles introduit donc une source d'erreur supplémentaire qu'il convient de considérer lorsque des comparaisons régionales sont effectuées.

- *Influence de la dimension de la surface échantillonnée*

De nombreux travaux se sont intéressés à l'influence de la largeur du transect (ou du rayon d'observation) sur les estimations de densité. En comparant les densités calculées sur des transects de largeur croissante, Sale et Sharp (1983) ont observé que les estimations étaient inversement corrélées à la largeur du transect. Ce phénomène a été rapporté à plusieurs reprises (Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Mapstone et Ayling 1998, Cheal et Thompson 1997, Kulbicki et Sarramégna 1999, Samoilys et Carlos 2000). Cette relation entre densité et largeur du transect est dépendante de l'espèce, de sa taille, de sa morphologie et de son comportement (Sale et Sharp 1983, McCormick et Choat 1987, Mapstone et Ayling 1998, Samoilys et Carlos 2000). La largeur d'un transect doit donc être adaptée aux espèces ciblées et aux conditions de visibilité (Harmelin-Vivien *et al.* 1985). S'il est préférable de compter les espèces cryptiques et de petite taille sur une faible largeur (1 m), le dénombrement d'espèces plus grandes et plus mobiles nécessite à l'inverse une largeur supérieure. Un compromis doit donc être recherché pour l'échantillonnage d'un peuplement entier (McCormick et Choat 1987).

- *Vitesse de nage et intensité de la recherche visuelle*

La vitesse de nage est un paramètre qui doit être standardisé car elle détermine la durée du comptage. Le temps consacré à la recherche visuelle est lié à la complexité de l'exercice (identification de l'espèce, énumération des individus, estimation des tailles) mais également au nombre d'espèces échantillonnées (Russell *et al.* 1978, Fowler 1987, Greene et Alevizon 1989, Lincoln Smith 1988, 1989, Sale 1997, Samoilys et Carlos 2000). Certaines études ont ainsi montré que la vitesse de nage a une influence importante sur les estimations (Thresher et Gunn 1986, Lincoln Smith 1988, Bortone *et al.* 1989, St. John *et al.* 1990). En particulier, une nage lente augmente le risque de surestimation des espèces très mobiles, comptées plusieurs fois (Lincoln Smith 1988). A l'inverse, une nage trop rapide ne permet pas d'estimer correctement l'abondance des poissons cryptiques. Une solution est d'effectuer des comptages successifs, en se consacrant à chaque fois à un groupe d'espèces particulier, selon leur degré d'association avec le substrat, leur comportement et leur mobilité (Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Lincoln Smith 1988, Samoilys et Carlos 2000). Un premier transect peut par exemple être effectué lentement pour rechercher les petits poissons et les espèces cryptiques. Un second passage plus rapide peut ensuite être consacré aux autres espèces (Lincoln Smith 1988). Cette solution permet également d'adapter la largeur du transect en fonction des espèces ciblées.

1.2 L'échantillonnage selon la méthode du transect en ligne

Le comptage visuel sur transect en ligne (« *line-transect sampling* ») s'inscrit dans le cadre plus large de la théorie de l'estimation de la densité à partir des distances d'observation (théorie du « *Distance sampling* »). La méthode est utilisée depuis plusieurs décennies en écologie, pour l'échantillonnage des populations d'oiseaux, de mammifères (marins et terrestres), de reptiles ou d'amphibiens. Son application pour le dénombrement des poissons reste très limitée. Les principes de l'échantillonnage et de l'estimation sont développés par Burnham *et al.* (1980) et Buckland *et al.* (1993, 2001).

1.2.1 Principe de l'échantillonnage sur transect en ligne

L'échantillonnage d'une population à partir d'un transect de largeur fixe repose sur l'hypothèse que tous les individus présents dans le couloir sont effectivement détectés. En pratique, cette hypothèse est rarement vérifiée (Buckland *et al.* 1993, Thomas *et al.* 2002). Intuitivement, on s'attend à ce qu'un observateur ait de plus en plus de difficultés à détecter des individus à mesure que ceux-ci sont éloignés. En d'autres termes, la probabilité de détection des individus diminue avec leur distance à l'observateur. Ce phénomène se traduit par une décroissance du nombre d'individus détectés à mesure que leur distance augmente (figure II.2a). Ceci suggère qu'un facteur de correction fondé sur les distances d'observation est nécessaire pour estimer la densité. L'échantillonnage sur transect en ligne consiste donc à enregistrer tous les individus visibles sur une surface qui n'est pas délimitée. Quand un individu est détecté, sa distance perpendiculaire par rapport à l'axe de déplacement de l'observateur est mesurée (figure II.2b). Sous certaines hypothèses, la densité des individus peut être estimée en modélisant la probabilité de détection des individus. Cette probabilité est une fonction de leur distance par rapport à l'observateur. Un modèle de cette fonction peut être déterminé par ajustement à la distribution de fréquence des distances observées.

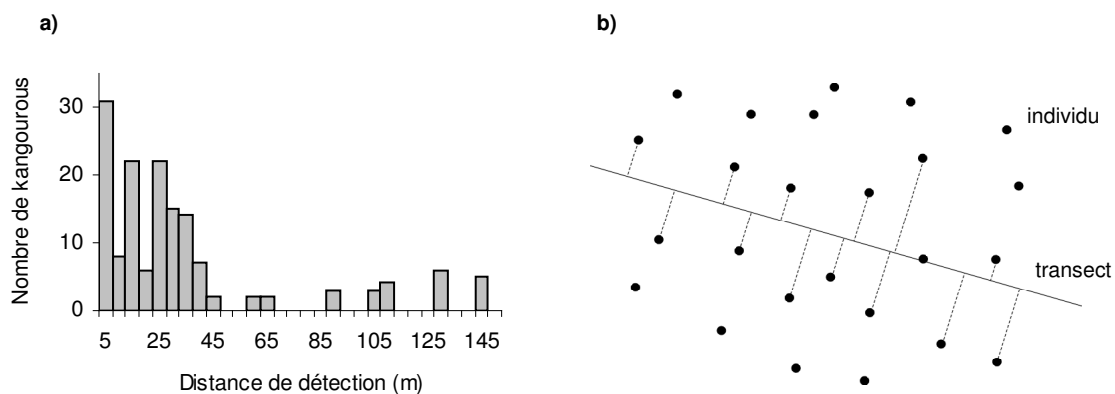


Figure II.2. Principe de l'échantillonnage avec les distances d'observation. a) Distribution d'individus (kangourous gris) détectés en fonction de leur distance par rapport à l'observateur ; b) Echantillonnage sur transect en ligne : la distance perpendiculaire entre chaque individu et le transect est relevée (d'après Buckland *et al.* 1993).

1.2.2 Fondements théoriques

Le problème posé est le suivant : à partir de n individus détectés dans la zone échantillonnée, quel est le nombre total d'individus réellement présents dans cette zone ? Les distances permettent de répondre à ce problème d'estimation, sachant que tous les individus ne peuvent être détectés avec certitude. L'exposé qui suit est adapté de Buckland *et al.* (1993) et se limite au cas particulier des transects en ligne¹⁴.

- *Probabilité d'observation et fonction de détection*

Soit le comptage d'individus le long d'un transect matérialisé par une ligne de longueur L . Ce comptage est effectué de part et d'autre de la ligne du transect jusqu'à une distance w . La distance perpendiculaire x qui sépare chaque individu de la ligne du transect est enregistrée ($0 \leq x \leq w$). Si n est le nombre total d'individus détectés dans l'aire délimitée, la densité de la population est estimée par :

$$\hat{D} = \frac{n}{2wL} \quad (1)$$

On peut cependant supposer que ces n individus ne représentent qu'une partie seulement de l'ensemble des individus réellement présents sur cette surface. Soit P_{obs} la proportion des individus qui ont été observés, l'estimateur de la densité s'écrit alors :

$$\hat{D} = \frac{n}{2wL\hat{P}_{\text{obs}}}$$

Pour estimer correctement la densité, il convient donc de calculer la proportion des individus détectés. P_{obs} peut être considérée comme la probabilité de détecter un individu entre 0 et w . Cette probabilité est supposée être une fonction de la distance de détection x de l'individu. En définissant la fonction $g(x)$ comme la probabilité qu'un individu situé à la distance x soit détecté, il vient :

$$\hat{P}_{\text{obs}} = \frac{\int_0^w g(x) dx}{w}$$

La fonction $g(x)$ est appelée **fonction de détection**. L'estimateur de la densité devient alors :

$$\hat{D} = \frac{n}{2L \int_0^w g(x) dx} \quad (2)$$

La fonction de détection $g(x)$ est au centre du concept de l'estimation de la densité par les distances d'observation. Elle n'est pas connue, mais un modèle de cette fonction peut être déterminé par ajustement à la distribution des fréquences des distances observées (généralement représentée sous la forme d'un histogramme). Le problème se réduit à trouver

¹⁴ Le relevé des distances peut également s'appliquer aux comptages sur points fixes.

le bon modèle d'ajustement pour cette fonction de détection (figure II.3). Cette dernière doit cependant répondre aux contraintes suivantes :

- $g(0) = 1$: un individu situé sur la ligne est détecté avec certitude
- $g(x)$ est monotone décroissante : la détectabilité décroît avec la distance.

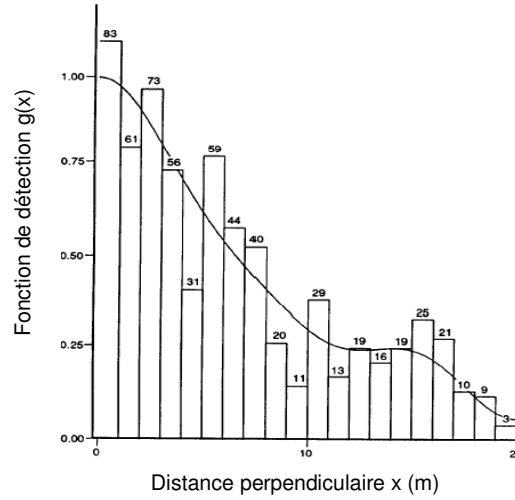


Figure II.3. Histogramme de fréquence des observations de piquets en fonction de leur distance au transect. La courbe ajustée à cette distribution est un modèle de la fonction de détection (extrait de Laake 1978 dans Buckland *et al.* 1993).

• *Fonction de densité de probabilité et largeur effective*

L'estimateur de la densité donné par l'équation (2) peut se simplifier en faisant intervenir la *fonction de densité de probabilité* $f(x)$ de la variable aléatoire x . Cette fonction est liée à $g(x)$ par la relation suivante :

$$f(x) = \frac{g(x)}{\int_0^w g(x) dx}$$

Il s'agit simplement de la fonction de détection $g(x)$ redimensionnée de telle manière que l'intégrale de $f(x)$ soit égale à l'unité. Puisque $g(0) = 1$, l'expression de $f(x)$ en 0 est :

$$f(0) = \frac{1}{\int_0^w g(x) dx}$$

On peut donc simplifier l'estimateur de la densité de la façon suivante :

$$\hat{D} = \frac{n \hat{f}(0)}{2L} \quad (3)$$

Si l'étape cruciale du processus d'estimation est la modélisation de la fonction de détection, modéliser $g(x)$ ou $f(x)$ est un problème équivalent d'un point de vue mathématique. L'expression (3) permet cependant d'introduire la **largeur effective** μ définie par :

$$\mu = \int_0^w g(x) dx = \frac{1}{f(0)}$$

Elle correspond à la distance au-delà de laquelle le nombre d'objets détectés est égal au nombre d'objets qui n'ont pas été détectés en-deçà. La figure II.4 illustre cette propriété. L'estimateur de la densité peut donc également s'exprimer en fonction de μ :

$$\hat{D} = \frac{n}{2L\hat{\mu}} \quad (4)$$

C'est cette dernière formulation que nous retiendrons par analogie à l'équation (1) de l'estimateur de la densité sur transect en bande. Elle montre que l'estimation de la densité par les distances revient à estimer la surface à laquelle se rapporte l'ensemble des individus dénombrés. A l'inverse d'une surface fixée *a priori*, la méthode cherche la surface adaptée à la détectabilité des individus, en s'appuyant sur la fonction de détection $g(x)$ et sur la largeur effective qui en est déduite.

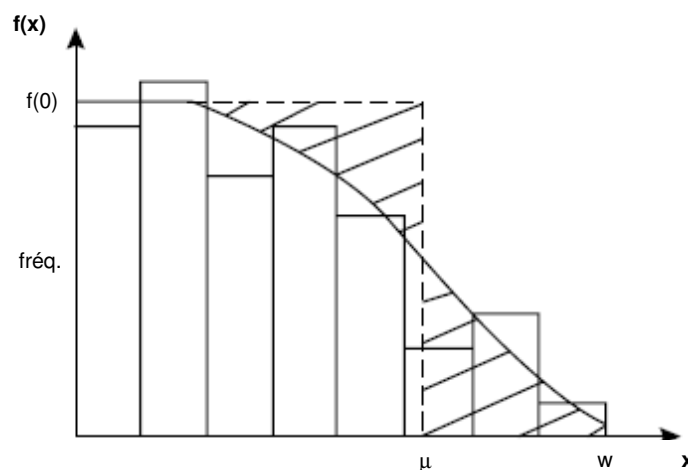


Figure II.4. Illustration graphique de la relation entre la largeur effective μ et $f(x)$ (d'après Thomas *et al.* 2002). La surface totale des barres de l'historgramme des fréquences d'observation est égale à 1. L'aire sous la courbe de $f(x)$ s'ajustant à cette distribution est donc égale à 1. Par définition, les deux zones hachurées de part et d'autre de μ ont une surface égale. L'aire du rectangle $\mu \times f(0)$ est donc égale à 1, soit $\mu = 1 / f(0)$.

1.2.3 Conditions d'application et mise en œuvre du traitement numérique

Le problème de l'estimation de la densité par les distances se résume à ajuster la fonction de détection $g(x)$ à la distribution de fréquence des distances observées pour évaluer la largeur effective μ . Le programme DISTANCE 4.1 (Thomas *et al.* 2004) permet la réalisation de ces différentes étapes dans un cadre statistique rigoureux, depuis la saisie des données jusqu'à l'estimation finale. La démarche exposée ici n'est qu'un résumé de celle qui est détaillée dans Buckland *et al.* (1993).

- *Hypothèses et contraintes*

Trois hypothèses cruciales doivent être satisfaites pour la modélisation de la fonction de détection :

- H1 : tous les individus présents sur la ligne sont détectés avec certitude, soit $g(0) = 1$
- H2 : les individus sont détectés à leur position initiale
- H3 : les mesures de distance sont exactes

Si des individus présents au voisinage de la ligne du transect ne sont pas tous détectés, alors l'estimateur est biaisé : la densité est sous-estimée. C'est le cas également lorsque les individus fuient l'observateur avant qu'ils ne soient détectés. A l'inverse, la densité est surestimée quand les individus s'en rapprochent. Enfin, des erreurs de mesure sur les distances (surtout à proximité du transect) compromettent la qualité des estimations. Ces biais peuvent cependant être réduits lors de la phase de préparation des données.

- *Stratification des observations et représentation des données*

En réalité, la probabilité de détection n'est pas qu'une simple fonction des distances. Elle dépend de nombreux facteurs, tels que l'efficacité de l'observateur, les conditions environnementales et les caractéristiques propres aux espèces recherchées. Il convient donc de traiter séparément les observations dont la probabilité de détection est susceptible d'être différente. En stratifiant les observations en fonction de critères de détection, on s'assure ainsi d'une détectabilité plus homogène. Chaque strate doit cependant disposer d'un nombre minimum d'observations. Burnham *et al.* (1980) suggère qu'un minimum de 40 observations permet d'obtenir un ajustement suffisamment robuste pour la fonction de détection. Les observations sont ensuite regroupées en classes de distance et représentées sous la forme d'un histogramme. Cet histogramme donne la distribution de fréquence des distances observées que l'on nommera ici « **profil de détection** » des individus. Il est recommandé de supprimer les observations les plus éloignées (5 à 10 % des observations), ces valeurs extrêmes étant susceptibles de compliquer la modélisation de la fonction de détection.

- *Contrôle de la forme des profils de détection*

Le profil de détection peut révéler l'existence de certains biais qu'il est nécessaire de corriger. Certains observateurs ont par exemple tendance à arrondir les valeurs de distance qu'ils enregistrent (lorsque celles-ci sont estimées visuellement). Un regroupement adéquat des classes de distances permet de corriger de telles erreurs. Elles peuvent toutefois être évitées en enregistrant directement les distances par intervalles. Par ailleurs, un mouvement de fuite de la part des individus au voisinage de l'observateur peut se produire. Ce phénomène indique une violation de l'hypothèse selon laquelle les individus doivent être détectés à leur position initiale. Il se traduit par une concentration des observations autour d'une classe de distance plus ou moins éloignée de l'observateur (figure II.5). Une telle distribution est problématique car la fonction de détection est supposée strictement décroissante. Un regroupement des observations situées entre 0 et la distance où le pic est observé peut permettre de modifier le profil de détection afin qu'il satisfasse l'hypothèse d'une décroissance monotone. L'exploration

des profils de détection est donc une phase essentielle qui permet d'optimiser l'étape ultérieure de modélisation.

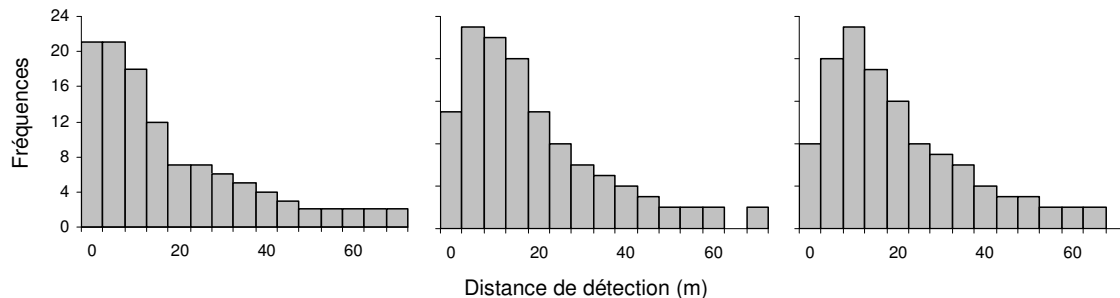


Figure II.5. Effet d'un comportement de fuite sur la forme des histogrammes de distances. De la gauche vers la droite, le phénomène de fuite est de plus en plus prononcé. Il se traduit par une nette diminution des individus détectés aux alentours de l'observateur (d'après Buckland *et al.* 1993).

- *La définition des modèles d'ajustement et le choix du modèle approprié*

Une fois les profils de détection correctement préparés, un modèle d'ajustement doit être choisi pour la fonction de détection $g(x)$. De nombreux modèles sont proposés par le programme DISTANCE 4.1, dont la formulation générale est la suivante :

$$g(x) = k(x) \cdot [1 + s(x)]$$

où $k(x)$ est une *fonction clé* (modèle linéaire généralisé) assorti d'une *fonction de lissage* $s(x)$. L'utilisateur doit choisir parmi différentes combinaisons de fonctions clés (fonction uniforme, semi-normale, ...) et de fonctions de lissage (fonctions sinusoïdales, polynomiales, ...). Certaines fonctions clés ont des paramètres indéterminés ce qui offre de nombreuses possibilités d'ajustement à des profils de formes très variées. Les différents modèles candidats sont ensuite ajustés à la distribution des observations, et le modèle final est déterminé sur la base de différents critères statistiques (tests du maximum de vraisemblance pour la sélection du nombre de paramètres appropriés, test du Chi2 pour évaluer la qualité de l'ajustement, et critère d'information d'Akaike (voir Buckland *et al.* 1993, 2001) pour comparer les ajustements entre les différents modèles). Le programme donne ensuite une estimation de la densité assortie d'une variance d'estimation et d'un intervalle de confiance.

1.3 Les transects en ligne appliqués au comptage des poissons récifaux

Bien que largement utilisée en écologie terrestre et pour l'échantillonnage des mammifères marins, la méthode des transects en ligne a été très peu appliquée pour estimer l'abondance des poissons dans leur milieu (voir pourtant Tresher et Gunn 1986, Kulbicki 1988b, Ensign *et al.* 1995, Kulbicki et Sarra mé gna 1999, MacRae et Jackson 2006). En milieu corallien, cette méthode n'a été appliquée qu'en Nouvelle-Calédonie.

1.3.1 Le comptage des poissons récifaux avec relevé des distances

Le protocole d'échantillonnage que nous présentons ici est celui qui est employé en Nouvelle-Calédonie pour l'échantillonnage simultané de l'ensemble des espèces d'un peuplement¹⁵ (voir Kulbicki *et al.* 1994, 1995, 1996, 2000, Kulbicki 1998, Wantiez *et al.* 1997). Un ruban gradué de 50 m ou de 100 m de long est déployé sur le fond. Selon les campagnes, un ou deux plongeurs évoluent le long de cette ligne en comptant les poissons des deux côtés de la ligne (figure II.6). La détection d'une espèce correspond à *une* observation. Une observation peut donc être attachée à la détection d'un individu isolé ou d'un groupe d'individus. Pour chaque observation, il est spécifié : (1) le nom de l'espèce ; (2) le nombre d'individus et leur taille ; (3) la distance perpendiculaire séparant l'observation de la ligne du transect.

La taille est une estimation visuelle de la longueur totale du poisson, ou la longueur totale moyenne des individus d'un groupe (les individus évoluant en groupe ont en général une taille similaire, Kulbicki comm. pers.). Ces estimations sont relevées par intervalles de 1 cm pour des longueurs comprises entre 1 et 10 cm, de 2 cm pour des longueurs entre 10 cm et 20 cm, de 5 cm pour des longueurs entre 30 cm et 60 cm, et de 10 cm pour des poissons supérieurs à 60 cm (Kulbicki 1998, Wantiez *et al.* 1997, Letourneur *et al.* 1998). Les distances sont estimées visuellement par intervalles de 1 mètre pour des distances de 0 à 5 m, de 2 mètres pour des distances de 5 à 10 mètres, et de 5 mètres pour des distances de 10 à 20 mètres. La distance maximale de comptage est de 10 ou 20 mètres selon les études (Wantiez *et al.* 1997, Kulbicki 1998). Lorsqu'un groupe est détecté, le plongeur estime deux distances, celle qui sépare le poisson le plus proche du transect, et celle qui sépare le poisson qui en est le plus éloigné (voir figure II.6). Ces paramètres sont reportés sur une feuille de plongée dont un exemple est donné en annexe II.1.

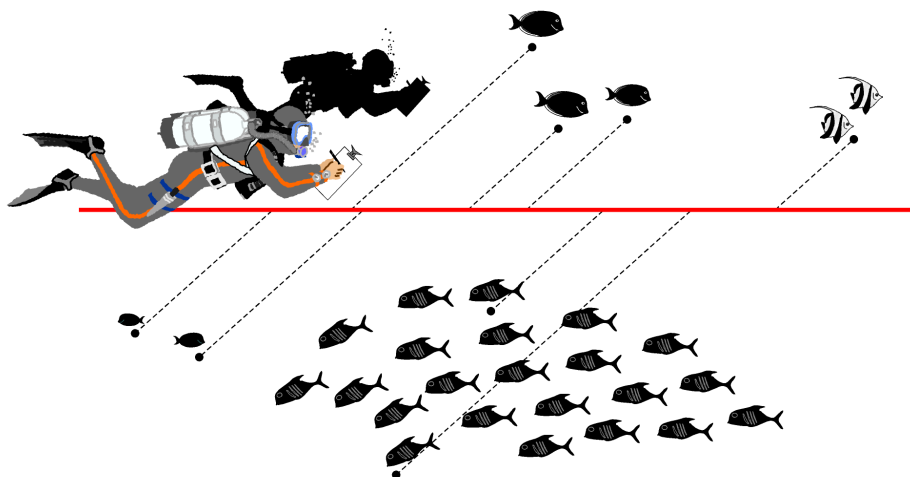


Figure II.6. Méthode du transect en ligne appliquée en Nouvelle-Calédonie pour le comptage des poissons récifaux. Le plongeur évalue la distance perpendiculaire séparant chaque observation de la ligne du transect.

¹⁵ Ce protocole est présenté en détail dans un manuel (Labrosse *et al.* 2001) édité par la CPS et disponible à l'adresse suivante : http://www.spc.org.nc/coastfish/Sections/reef/react/downloads/uvc_fr_revise.pdf.

1.3.2 Les problèmes rencontrés pour estimer la densité à partir des distances

La modélisation des fonctions de détection repose sur certaines hypothèses que les observations de poissons récifaux ne semblent pas respecter. De plus, cette méthodologie se heurte à la grande diversité des espèces rencontrées lors d'un comptage.

- *Le mouvement des poissons en réaction à la présence du plongeur*

L'une des hypothèses centrales pour la modélisation de $g(x)$ est que les individus doivent être détectés à leur position initiale. Or, de nombreuses espèces de poissons réagissent à la présence d'un plongeur, soit par un mouvement de fuite, soit par un mouvement d'approche. Kulbicki (1988a, 1998) a ainsi observé sur de nombreux profils de détection une diminution plus ou moins forte du nombre d'observations au voisinage de la ligne du transect (figure II.7). Ce phénomène de fuite est proportionnel au caractère craintif des espèces, lui-même fonction de leur taille ou de l'intensité de la pression de pêche qui affecte leur milieu (Kulbicki 1998). Par conséquent, la condition d'une décroissance monotone de la fonction de détection et d'une probabilité de détection certaine en 0 ne sont pas assurées.

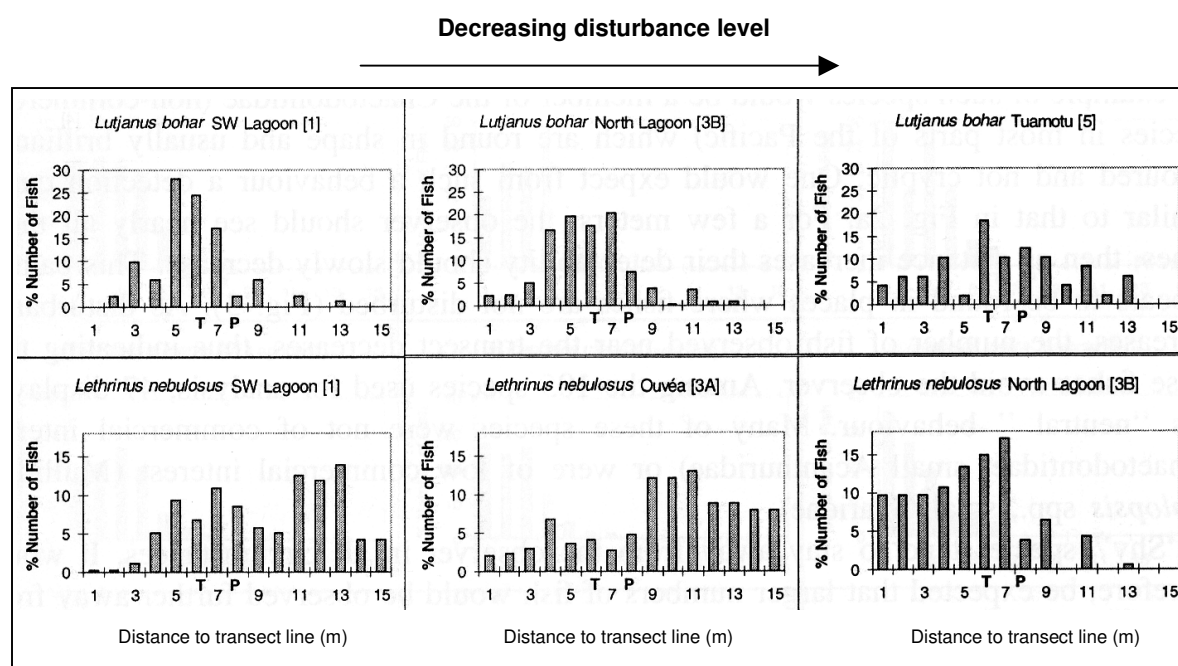


Figure II.7. Profils de détection de 2 espèces en fonction de la pression de pêche (extrait de Kulbicki 1998). Ces espèces craintives s'écartent du plongeur, une réaction qui serait amplifiée par la pression de pêche. T et P indiquent les limites du comptage si celui-ci avait été réalisé sur des transects en bande (largeur 5 m) et sur des points fixes (rayon 7,5 m) respectivement.

A l'inverse, un mouvement d'approche est difficilement détectable sur les histogrammes. Afin de minimiser ces risques d'erreur, les espèces craintives et curieuses sont recherchées en premier afin d'estimer correctement leur position avant leur réaction (Kulbicki comm. pers.).

- *Imprécision dans l'estimation des distances*

L'estimation de la densité à partir des modèles de détection repose sur l'hypothèse que les mesures de distances sont exactes. Or, les distances relevées en plongée sont estimées visuellement. L'œil ne pouvant être considéré comme un appareil de mesure infaillible, ces estimations peuvent donc être suspectées d'imprécision. Kulbicki (1998) a ainsi observé une accumulation exagérée d'observations effectuées à 5 m du transect, soupçonnant une mesure préférentielle et systématique des poissons au voisinage de cette distance (tendance à arrondir à 5 m les distances). Cette erreur liée à la subjectivité du plongeur s'observe généralement pour toutes les espèces (Kulbicki 1988b, 1998). Elle peut être repérée sur les profils de détection, et atténuée grâce à un regroupement adéquat des distances. Les erreurs liées à une sous-estimation ou à une sur-estimation de l'ensemble des distances sont plus problématiques. Si un entraînement régulier permet d'y remédier (Bohnsack et Bannerot 1986, Kulbicki 1998, Labrosse *et al.* 2001), une solution pratiquée en Nouvelle-Calédonie est de relever les distances par intervalles de plus en plus larges. Enfin, les observations peuvent être regroupées *a posteriori* en fonction du degré de justesse et de précision accordé à l'estimation des distances.

- *Difficultés d'application dans un contexte plurispécifique*

Outre la précision des mesures sur le terrain, l'application des modèles de détection se heurte à des difficultés pour estimer séparément l'abondance de chaque espèce d'un peuplement. En milieu récifal, de nombreuses espèces de poissons ne s'observent qu'à quelques reprises seulement. Or, l'ajustement d'une fonction de détection nécessite un nombre minimum d'observations (approximativement 40, Burnham *et al.* 1980). La modélisation de $g(x)$ est donc problématique pour une large part du peuplement, et jusqu'à présent, elle n'a été effectuée que sur des espèces suffisamment représentées par l'échantillonnage (Kulbicki 1988b) ou sur des observations regroupées par famille (Thresher et Gunn 1986 : *Carangidae* ; Kulbicki 1988b : *Lethrinidae*, *Lutjanidae* et *Serranidae* ; Kulbicki et Sarramégna 1999 : *Chaetodontidae* et *Pomacanthidae*).

1.3.3 L'estimation de la densité des poissons en Nouvelle-calédonie

En Nouvelle-Calédonie, une méthode de calcul a été développée pour estimer la densité des poissons récifaux sans appliquer les modèles de détection. Sur un transect en ligne de longueur L, si n individus ont été dénombrés pour une espèce, sa densité est estimée par (Kulbicki *et al.* 1994, Labrosse *et al.* 2001) :

$$D = \frac{n}{2L \cdot \text{DMP}} \quad (5)$$

où DMP est la distance moyenne des observations pondérée par le nombre d'individus détectés à chaque distance. Cette « **distance moyenne pondérée** » se calcule pour chaque espèce de la façon suivante (Kulbicki *et al.* 1994, Labrosse *et al.* 2001) :

$$\text{DMP} = \frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^p (n_i \cdot d_i)$$

avec n : nombre total d'individus observés pour l'espèce considérée
 p : nombre total des observations (i) de cette espèce
 n_i : nombre d'individus associé à chaque observation (i)
 d_i : distance perpendiculaire¹⁶ associée à chaque observation (i)

Le calcul de la DMP est effectué en routine pour l'ensemble des espèces détectées, sans examen du profil de détection associé à chacune d'entre elles. D'après Kulbicki et Sarramégna (1999), cette méthode d'estimation ne fait appel à aucune hypothèse concernant la forme des profils de détection. Elle permet d'éviter un processus de modélisation dont la mise en œuvre est d'une part complexe et surtout assujettie à des hypothèses contraignantes (déteabilité certaine sur la ligne puis monotone décroissante). Ce faisant, elle fournit une estimation rapide de la densité pour toutes les espèces, qu'elles soient suffisamment représentées ou non par l'échantillonnage.

La grande majorité des estimations effectuées à ce jour en Nouvelle-Calédonie reposent sur le calcul de la DMP (voir Kulbicki *et al.* 1994, 1995, 1996, 2000, Wantiez *et al.* 1997, Letourneur *et al.* 1998, 1999, 2000). Visiblement adaptée à l'estimation de la densité dans un cadre plurispécifique, cette méthode a récemment été proposée comme outil standard pour l'évaluation des stocks de poissons en milieu récifal (Labrosse *et al.* 2001). Cependant, cette approche originale de l'estimation de la densité par les distances n'a été utilisée qu'en Nouvelle-Calédonie, et à notre connaissance, il ne semble pas exister de cadre théorique justifiant son utilisation comme alternative à la modélisation de la fonction de détection.

1.4 Synthèse, formulation du problème et énoncé des objectifs

Les protocoles d'observation des poissons récifaux varient selon les objectifs de l'étude : description des peuplements, étude de la dynamique des populations ou des interactions entre espèces, évaluation des stocks exploitables, estimation globale de l'ensemble des espèces dans le cadre d'une approche écosystémique. Cette large utilisation ne s'est pas concrétisée par le développement d'une procédure standard adaptée à chacun de ces objectifs. De plus, les limites de la méthode des transects en bande restent mal appréciées malgré de nombreuses études et discussions sur le sujet (Sale 1997). L'évaluation quantitative des poissons récifaux requiert donc de nouvelles approches visant à améliorer les estimations.

1.4.1 Limitations de l'estimation par comptage visuel

- *Qualité de la représentation obtenue : notion d'abondance relative*

Nous avons vu que les comptages visuels ne portent que sur une partie du peuplement : ils sous-estiment l'abondance des petits poissons, des espèces cryptiques et nocturnes, et des espèces effrayées par la présence d'un plongeur. Ces limites sont connues, et la plupart des études écologiques s'en accommodent, la méthode étant finalement jugée satisfaisante pour

¹⁶ Les distances étant relevées par intervalles, la distance d_i correspond à la médiane de la classe de distance estimée visuellement en plongée.

une estimation de l'abondance *relative* des espèces d'un peuplement (Sale et Douglas 1981, Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Thompson et Mapstone 1997). Cependant, une fois les données saisies, le danger est d'accorder une trop grande fiabilité aux estimations visuelles et d'oublier les conséquences des sources d'erreur sur les résultats obtenus (Sale 1997). Les imperfections de ces méthodes doivent être appréciées en fonction des objectifs poursuivis, qui ne se contentent pas forcément d'une représentation incomplète d'un peuplement. En particulier, Ackerman et Bellwood (2000) ont soulevé le problème de la sous-estimation des espèces cryptiques et de petite taille, qui représentent une ressource importante pour les prédateurs. Ces espèces étant en réalité bien plus abondantes que ce que les comptages visuels peuvent laisser penser (Brock 1982, Kulbicki 1990, Willis 2001), leur rôle dans les processus écologiques et dans le fonctionnement trophique des écosystèmes récifaux est susceptible d'avoir été largement sous-estimé (Ackerman et Bellwood 2000, Stewart et Beukers 2000).

- *Biais systématiques et approches comparatives*

De nombreuses études mettent en œuvre une approche comparative des peuplements dans des situations contrastées : analyse des relations habitats/poissons, comparaisons régionales de la structure des peuplements, étude de l'impact de la pêche ou d'une mesure de protection par comparaison avec un site contrôle. Ces études reposent sur l'hypothèse implicite que les sources d'erreur liées aux comptages visuels affectent de manière systématique les estimations obtenues sur l'ensemble des échantillons. Pourtant, certains biais ne sont pas constants pour des conditions identiques de comptage (même plongeur, habitat et visibilité similaires). C'est le cas en particulier du comportement de certaines espèces, qui peut être adapté au niveau de fréquentation humaine caractérisant certains sites. Le caractère craintif des espèces peut être exacerbé dans des zones fortement exploitées en comparaison à des sites peu fréquentés (Chapman *et al.* 1974, Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Jennings et Polunin 1995, Kulbicki 1998, Willis *et al.* 2000). Les profils de détection obtenus par Kulbicki (1998) montrent que dans des zones exploitées de nombreux poissons se tiennent à distance du plongeur. Cette « distance de sécurité » peut biaiser les estimations obtenues sur des transects de largeur fixe : la fuite des poissons donnerait des abondances plus faibles dans les zones exploitées. Les estimations peuvent également être biaisées lorsque sont comparés des sites où les mêmes espèces ont une taille différente, les poissons plus gros étant souvent plus craintifs.

- *Les besoins d'une standardisation*

La diversité des méthodologies rend difficile la comparaison des études et la recherche de tendances écologiques à grande échelle ou sur le long terme. Malgré les besoins d'une standardisation soulignés à plusieurs reprises (Russell *et al.* 1978, Sale 1980, Lincoln Smith 1989, Sale 1997, Samoilys et Carlos 2000), les protocoles employés restent trop différents pour fournir des estimations d'abondance comparables (Sale et Sharp 1983, Cheal et Thompson 1997, Sale 1997). En ce qui concerne les transects de largeur différente, peu d'études ont cherché à relier numériquement les estimations. Etablir des facteurs de conversion entre estimations faciliterait pourtant la comparaison des données d'abondance, dans l'attente d'une méthodologie standard adaptée (Cheal et Thompson 1997).

1.4.2 Vers une nouvelle approche de l'échantillonnage par comptage visuel

- *La détectabilité du poisson au centre de la problématique*

Il ressort de notre synthèse que les biais affectant les estimations visuelles se manifestent à trois niveaux : (1) lors de la détection d'un poisson ; (2) lors de la reconnaissance et de l'identification de l'espèce ; (3) lors du dénombrement des individus. En considérant que les deux dernières opérations semblent pouvoir être optimisées avec de l'entraînement, le problème majeur de l'estimation visuelle reste la détection du poisson. Les sources d'erreur de détection d'un poisson semblent concerner :

- **la capacité de détection d'un poisson à un endroit donné**, qui dépend de sa forme, de sa taille ou de sa couleur, du niveau de turbidité et de l'architecture du milieu, de l'acuité visuelle et de l'expérience de l'observateur ;
- **la position du poisson au moment où il est détecté**, qui dépend de son comportement par rapport au plongeur et des compétences de ce dernier (discrétion et rapidité à détecter le poisson avant qu'il n'ait pu réagir).

La détection du poisson est donc un problème spatial. En d'autres termes, les facteurs qui affectent la détectabilité du poisson sont en relation avec sa position. Présentée sous cet angle, la problématique du comptage visuel rejoint celle de la théorie du « *Distance sampling* ». Ce point de vue tend à considérer le relevé des distances de détection comme un moyen judicieux pour étudier la détectabilité des poissons en plongée et comprendre les biais qui l'affectent.

- *La question de la largeur du transect*

Certains profils de détection établis sur des poissons récifaux montrent que la détectabilité de nombreuses espèces décroît à mesure qu'elles sont éloignées du plongeur (Kulbicki 1988b, 1998, Kulbicki et Sarramégna 1999). Ce phénomène a été mis en évidence sur des transects en bande, la densité diminuant à mesure que la largeur de la bande augmente (Sale et Sharp 1983, Fowler 1987, McCormick et Choat 1987, Mapstone et Ayling 1998, Cheal et Thompson 1997). De plus, le mouvement de fuite de certains poissons entraîne une sous-estimation de leur densité. Ces phénomènes ont deux conséquences :

- les estimations de densité sont subordonnées à la largeur du transect,
- il n'existe pas de largeur standard adaptée à l'ensemble des espèces d'un peuplement.

Tout porte à croire que la relation entre densité estimée et largeur du couloir dépend des nombreux facteurs qui affectent l'observation visuelle en plongée (visibilité, complexité de l'habitat, et détectabilité des espèces suivant leur forme, leur taille et leur degré d'association avec le substrat). En comparant les densités obtenues sur des transects de largeur différente, Sale et Sharp (1983) ont tenté par extrapolation d'estimer la densité de ces espèces au point 0 (transect de largeur nulle) où les chances de détection sont théoriquement maximales (figure II.8). Cette démarche s'apparente à celle qui conduit à estimer $f(0)$. Leur hypothèse d'une relation linéaire ne semble pas se vérifier, mais en évoquant la possibilité d'une relation plus complexe et spécifique à chaque espèce, ces auteurs anticipaient déjà l'utilisation de fonctions de détection pour estimer la densité des poissons récifaux.

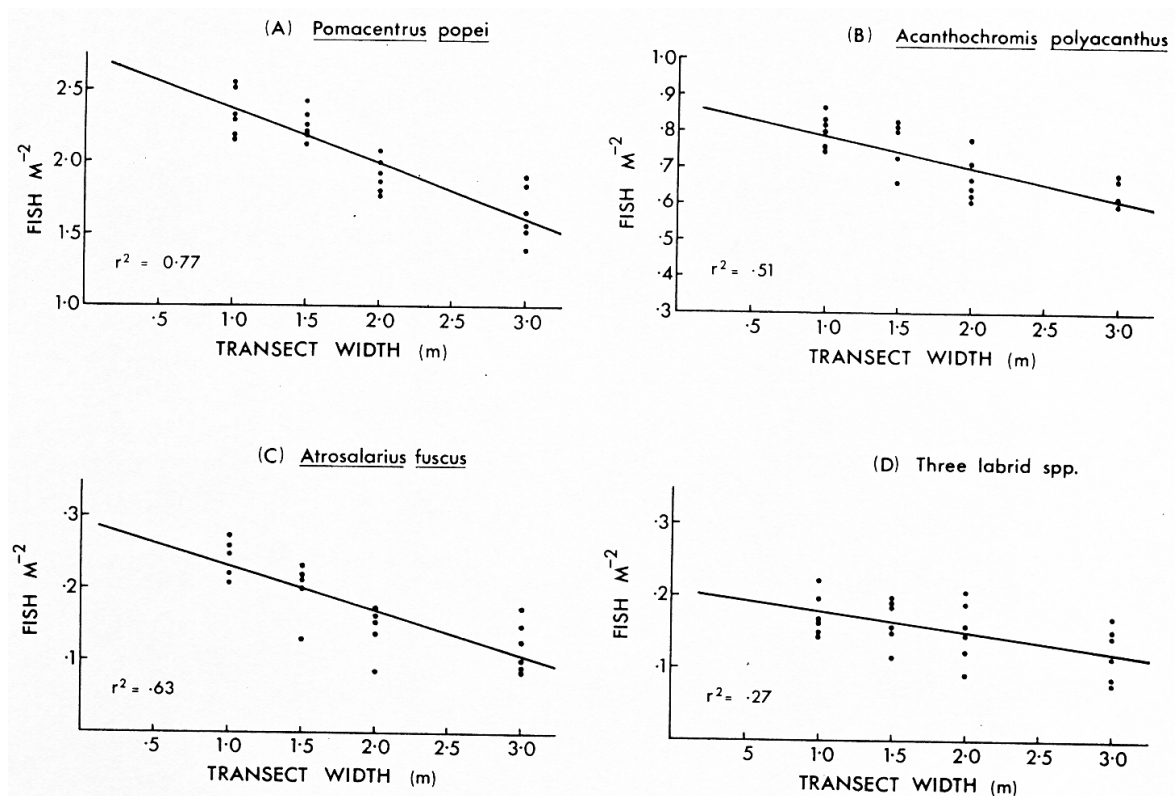


Figure II.8. Relation entre la largeur du transect et la densité calculée pour quelques espèces de poissons récifaux (extrait de Sale et Sharp 1983). Pour ces espèces, la densité diminue à mesure que la largeur du couloir augmente. Les pentes des droites de régression sont significativement non nulles ($p < 0,01$).

- *Le relevé des distances : une méthode peu considérée*

Si les transects en ligne ne sont utilisés qu'en Nouvelle-Calédonie, c'est que les avantages apportés par cette méthodologie n'ont visiblement pas convaincu. Les réserves formulées à son encontre se concentrent sur la précision des mesures de distance, jugée *a priori* insuffisante pour assurer un ajustement de qualité aux distributions d'observations (Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Cappo et Brown 1996). Thresher et Gunn (1986) ont obtenu des profils de détection très différents entre plongeurs sur les *Carangidae*. Cependant, le faible nombre d'observations ne permet pas de certifier que les différences entre profils sont dues à un effet plongeur. Bohnsack et Bannerot (1986) rapportent qu'un plongeur expérimenté peut estimer une distance de 7,5 m avec une précision de 0,5 m. Or, c'est justement dans les premiers mètres que la précision des mesures est importante pour la modélisation de la fonction de détection (Buckland *et al.* 1993). Par ailleurs, le mouvement de fuite observé au voisinage de la ligne du transect remet en cause l'hypothèse d'une décroissance monotone de $g(x)$ et d'une probabilité certaine de détection sur la ligne du transect (Cappo et Brown 1996). Toutefois, le regroupement des données peut corriger dans une certaine mesure la forme des profils de détection. Il faut également souligner que la fuite des poissons est un problème qui affecte tout autant les comptages sur transect en bande.

Le relevé des distances apparaît comme une solution au problème de la détection des organismes. En donnant des indications sur la détectabilité des poissons, le relevé des

distances permettrait de contrôler la qualité du processus d'observation. Compte tenu des difficultés liées à la détection des espèces, cette méthode est également susceptible d'améliorer les estimations d'abondance. De plus, elle offre une solution potentielle à la standardisation des observations en s'affranchissant du problème de la largeur du transect. De tels avantages méritent au moins d'être testés avant d'écarter une méthode dont les potentialités n'ont pas été pleinement explorées.

- *Le calcul de la DMP : une alternative à la modélisation ?*

Depuis 20 ans, les poissons récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie sont échantillonnés par comptage visuel selon la méthode du transect en ligne. La modélisation des profils de détection des poissons récifaux étant confrontée à de nombreuses difficultés (forte diversité spécifique et insuffisance des observations pour un grand nombre d'espèces), une méthode alternative a été privilégiée pour estimer l'abondance des espèces à partir des distances observées. Cette méthode d'estimation, fondée sur le calcul de la DMP, s'affranchit des conditions d'application des modèles de détection dont l'utilisation est recommandée par la théorie du « *Distance sampling* ». A notre connaissance, il n'existe pas de justification théorique de l'emploi de la DMP pour estimer la densité à partir des transects en ligne. Cette méthode nécessite donc la définition d'un cadre théorique légitimant son application.

1.4.3 Objectifs et démarche générale

La suite de ce chapitre se propose de contribuer à l'amélioration des estimations d'abondance des poissons récifaux en tirant profit des distances d'observation relevées en plongée. Nous faisons l'hypothèse que la plupart des biais sont liés à la détectabilité du poisson et à son comportement, et que par conséquent le relevé des distances est une solution possible aux erreurs associées aux estimations de densité.

- *Le relevé des distances pour étudier le processus de détection des poissons en plongée*

L'objectif est d'utiliser le relevé des distances d'observation des poissons pour étudier leur détectabilité. Cette étude sera menée au travers d'une méta-analyse des distances de détection enregistrées en Nouvelle-Calédonie. On cherchera en particulier à déterminer quels sont les facteurs qui influencent la forme des profils de détection des poissons récifaux. Cette première étape doit nous permettre d'explorer la détectabilité des différentes espèces en plongée, et d'en comprendre les conséquences sur les estimations de densité. Les résultats devraient ainsi préciser les avantages respectifs des transects en bande et des transects en ligne.

- *Quelles sont les limites de l'estimation de la densité par la DMP ?*

En l'absence d'une justification théorique de l'utilisation de la DMP, il est nécessaire de s'interroger sur les estimations réalisées en Nouvelle-Calédonie. Afin d'en apprécier les qualités, on cherchera dans un premier temps à formaliser mathématiquement cet estimateur en fonction de la largeur effective μ et de la fonction de détection $g(x)$. Ces deux méthodes d'estimation seront ensuite comparées pour différents profils de détection. C'est sur cette base que sera choisie, dans le cadre de cette thèse, la méthode d'estimation à appliquer pour les études écologiques.

- *Comment modéliser les fonctions de détection à l'échelle d'un peuplement ?*

Si le relevé des distances s'avère justifié pour comprendre la détectabilité des poissons, l'application de modèles de détection reste confrontée à de nombreuses difficultés. Ces modèles n'ont d'ailleurs jamais été appliqués à l'échelle d'un peuplement de façon à estimer l'abondance de chaque espèce. Une telle approche sera expérimentée sur les poissons de l'atoll d'Ouvéa, en prévision de l'élaboration du modèle trophique (chapitre V). Au-delà du simple cas d'application, cette approche méthodologique est une solution proposée au problème du traitement des peuplements très diversifiés par les fonctions de détection.

2 DESCRIPTION DU PROCESSUS DE DETECTION DES POISSONS ¹⁷

Les distances de détection qui ont été relevées en Nouvelle-Calédonie offrent l'opportunité d'étudier la détectabilité des poissons récifaux lors des comptages visuels. L'analyse des profils de détection associés à chaque espèce (*i.e.*, les distributions de fréquence des distances observées entre les poissons et le plongeur) doit ainsi permettre de caractériser le processus d'observation des poissons en plongée, c'est-à-dire d'identifier les facteurs qui influencent la détection des différentes espèces. Une première analyse réalisée par Kulbicki (1998) a montré l'influence de la taille des poissons, de leur comportement vis-à-vis du plongeur, de la taille des bancs et de la pression de pêche sur les distributions de fréquence des distances de détection. Cette étude était fondée d'une part sur la comparaison qualitative de profils de détection de certaines espèces, et d'autre part sur l'analyse d'un paramètre synthétique de ces distributions, la distance à laquelle 50 % des individus avaient été observés. Réalisée au niveau spécifique, elle n'a concerné que les espèces pour lesquelles un nombre suffisant d'observations étaient disponibles. La présente étude est une extension de l'analyse réalisée par Kulbicki (1998). A partir des mêmes données et d'observations plus récentes, l'objectif est à présent de comparer statistiquement la forme des profils de détection, en incluant dans l'analyse les observations de l'ensemble des espèces échantillonnées. L'influence d'un plus grand nombre de facteurs sera testée afin de décrire les caractéristiques de la détectabilité des poissons. La finalité de cette analyse exploratoire est de montrer l'intérêt du relevé des distances pour décrire le processus d'observation en plongée, en particulier l'identification des biais affectant les comptages et leurs conséquences sur les estimations de densité.

¹⁷ Cette partie a fait l'objet d'une présentation lors d'une conférence internationale sur les estimations d'abondance à partir des transects en ligne : Bozec Y.-M., M. Kulbicki, F. Laloë (2001) Assessing coral reef fish density using line transect sampling. International Conference on Distance Sampling, St. Andrews, Scotland. August 2001.

2.1 Hypothèses et démarche de l'analyse

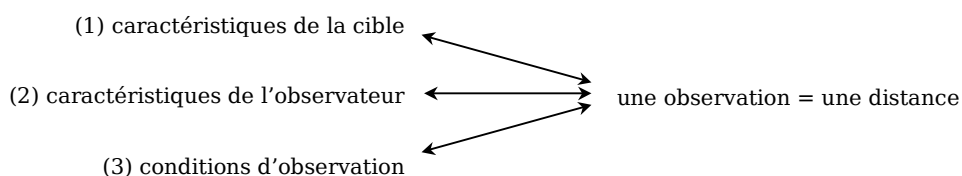
2.1.1 La stratification des observations au cœur de la démarche

La détection des poissons n'est pas qu'une simple fonction des distances. Elle dépend également de la cible, de l'observateur, et des conditions d'observation. En théorie, chaque espèce présente un profil de détection qui lui est spécifique en fonction des circonstances de l'échantillonnage (niveau de visibilité, architecture de l'habitat, identité du plongeur effectuant les observations). Cependant, de nombreuses espèces ne sont observées qu'à quelques occasions seulement. Il n'est donc pas possible d'établir un profil de détection pour chacune de ces espèces, d'autant plus si ces profils doivent être attachés à des conditions d'observation homogènes. Une telle représentation serait de toute façon fastidieuse au regard de la grande richesse spécifique des peuplements.

Une solution alternative est de regrouper les observations d'espèces présentant des caractéristiques biologiques communes vis-à-vis de leur détectabilité. En effet, il est raisonnable de penser que de nombreuses espèces ont des profils de détection similaire. Il convient donc d'identifier l'ensemble des caractéristiques d'un poisson qui conditionnent sa probabilité d'être observé. Ces caractéristiques vont définir des critères pour un regroupement des observations sans distinction de l'espèce. Cette stratification des observations repose sur l'hypothèse que chaque critère regroupe des observations de poissons dont la détectabilité est homogène, et fonction uniquement de la distance. Un profil de détection pourra alors être tracé pour chacun des termes de la stratification.

2.1.2 Les termes de la stratification

Dans les comptages réalisés en Nouvelle-Calédonie, chaque observation enregistrée correspond à la détection d'un individu ou d'un groupe d'individus appartenant à la même espèce. A cette observation est associée une valeur de la distance perpendiculaire entre la cible détectée et la ligne du transect. Il existe donc une correspondance entre chaque valeur de distance et (1) les caractéristiques de la cible, (2) l'observateur qui a effectué l'observation, et (3) les conditions ambiantes :



- *Les caractéristiques de la cible*

Les caractéristiques du poisson, enregistrées *in situ*, sont l'espèce, le nombre d'individus, et la taille de l'individu (ou la taille moyenne des individus d'un banc). Chacune de ces caractéristiques est susceptible d'influencer la détectabilité de l'observation. La stratification des observations en fonction du nombre et de la taille des poissons ne semble pas poser de difficultés particulières : il suffit de regrouper les observations par un nombre limité de classes

de nombre et de taille. En revanche, le critère taxonomique s'exprime par de très nombreuses modalités (plusieurs centaines d'espèces). Il convient donc de rechercher parmi la grande diversité des taxons quelles sont les caractéristiques biologiques qui déterminent leur détectabilité. Notre choix s'est porté sur les caractéristiques suivantes :

- la coloration et les dessins de la livrée des poissons, susceptibles de stimuler la détection
- leur degré d'association au substrat, qui détermine leur exposition à l'observation
- leur comportement vis-à-vis du plongeur, qui influence la position où ils sont détectés.

Nous supposons donc qu'il est possible de remplacer le critère taxonomique par une combinaison de ces caractéristiques biologiques que de nombreuses espèces ont en commun. Ce choix permet de réduire considérablement le nombre de profils de détection à étudier, et d'intégrer dans l'analyse les observations des espèces sous-représentées par l'échantillonnage.

- *Les caractéristiques de l'observateur*

Les caractéristiques de l'observateur susceptibles d'influencer la détectabilité des poissons sont nombreuses (acuité visuelle, expérience, capacité d'identification, vitesse de nage, discrétion, etc.). Cependant, en l'absence de tests spécifiques sur les qualités du plongeur, nous nous contenterons d'une identification personnelle de chaque observation par le plongeur qui l'a réalisée.

- *Les conditions d'observation*

Seule la visibilité a été considérée dans la présente analyse en l'absence de données substantielles sur l'architecture de l'habitat des poissons et le niveau de perturbation anthropique du milieu, en particulier la pression de pêche.

2.1.3 Principe général de l'analyse

L'objectif de cette étude est d'explorer la forme des profils de détection associés à chaque unité de regroupement définie par les termes de la stratification. On cherche à établir une typologie des profils de détection afin de caractériser la détectabilité des poissons observés en plongée. L'intérêt d'une telle analyse est de pouvoir interpréter les différentes formes de profil en fonction des caractéristiques définies précédemment. Ceci nécessite :

- de regrouper les observations ayant les mêmes caractéristiques
- de représenter les profils de détection associés à chaque groupement d'observations
- de comparer la forme de ces profils et d'expliquer les différences observées.

2.2 Matériel et méthodes

2.2.1 Sélection des campagnes d'échantillonnage

Les données utilisées dans la présente analyse ont été recueillies en Nouvelle-Calédonie et en Polynésie¹⁸ (tableau II.1). Ce jeu de données n'est pas homogène : les protocoles d'échantillonnage ne sont pas strictement identiques (transects de 50 m ou de 100 m de longueur, 1 ou 2 plongeurs par transect), les habitats ont une architecture parfois très différente, et certains échantillonnages n'ont porté que sur les espèces commerciales. Nous avons cependant pris le parti de conserver l'ensemble de ces données pour une méta-analyse globale des distances de détection. Nous faisons donc implicitement l'hypothèse que le protocole et l'architecture de l'habitat n'ont pas d'influence notable sur la détectabilité des poissons par rapport aux autres caractéristiques étudiées. Les observations associées à des taxons indéterminés n'ont pas été sélectionnées. Le tableau des données brutes regroupe finalement 143 487 observations effectuées sur 1 763 transects, soit un total de plus d'un million de poissons comptabilisés représentant 641 espèces.

Tableau II.1. Sélection des campagnes pour l'analyse des distances de détection. La colonne « Technique » fait référence au nombre de plongeurs (1 ou 2) évoluant sur des transects de 50 ou 100 m.

Campagne	Date	Technique	Transects	Observations	Poissons
Lagon Sud-Ouest					
Lagon	1986-91	2-100	395	56 000	541 200
Algueraies (spatial)	1996	1-50	22	2 500	13 000
Baies (spatial)	1997-98	2-50	95	14 400	137 300
Prony	1997	2-50	12	2 700	31 400
Baies (temporel)	1997-99	2-50	52	11 500	85 000
Ouvéa					
Récifs	1991-92	1-50	115	13 400	201 600
Lagon	1991-92	2-100	46	2 900	45 700
Polynésie	1995-96	1-50	257	13 500	61 700
Province Nord *	1995-98	2-50	791	26 600	85 500
Total			1 763	143 500	1 202 400

* uniquement des poissons commerciaux

2.2.2 Transformation des données brutes

- *Codage des distances*

La première étape dans la préparation des données consiste à obtenir une seule valeur de distance pour chaque observation. Or, deux distances sont relevées en plongée, soit pour encadrer un poisson isolé se situant entre deux valeurs entières de distance, soit pour encadrer un banc de poissons qui s'étend sur plusieurs mètres. Dans ces 2 cas, la valeur de la distance qui a été conservée pour l'observation d'un individu isolé ou d'un groupe d'individus est la

¹⁸ Ces données ont été acquises lors de la campagne Typatoll (Dufour et Harmelin-Vivien 1997).

moyenne de ces deux distances. Les distances ont ensuite été recodées en classes de distance d'amplitude 1 m, la classe de distance 1 correspondant à l'intervalle [0 ; 1 m[et ainsi de suite jusqu'à la classe 8 ([7 ; 8 m]). Les observations effectuées à une distance supérieure à 8 m ont été supprimées. Huit classes de distances sont donc considérées dans la présente analyse, totalisant 97 % des observations brutes (soit 139 169 observations).

- *Codage des facteurs candidats*

Les caractéristiques de l'observation ont été mesurées *in situ* (taille et nombre des individus, visibilité) ou assignées *a posteriori* (comportement, caractère cryptique, coloration et dessin de la livrée, identité du plongeur). L'ensemble de ces caractéristiques ont été codées en classes, et sont désignées sous le terme de **facteurs**. Le tableau II.2 consigne les modalités qui ont été définies pour chaque facteur candidat et le nombre d'observations associé.

Tableau II.2. Présentation des modalités des facteurs candidats.

Facteur	Modalités			
Taille	<i>de 1 à 5 cm</i>	<i>de 6 à 15 cm</i>	<i>de 16 à 30 cm</i>	<i>> à 30 cm</i>
Nombre	<i>1 individu</i>	<i>de 2 à 5 ind.</i>	<i>de 6 à 20 ind.</i>	<i>> à 20 ind.</i>
Visibilité	<i>< 6 m</i>	<i>de 6 à 10 m</i>	<i>de 11 à 15 m</i>	<i>> à 15 m</i>
Plongeur	<i>M. Kulbicki</i>	<i>G. Mou-Tham</i>	<i>Y. Letourneur</i>	<i>P. Labrosse</i>
Coloration	<i>livrée colorée</i>	<i>livrée pâle</i>		
Dessin	<i>remarquable</i>	<i>discret</i>		
Comportement	<i>indifférent</i>	<i>curieux</i>	<i>craintif</i>	
Crypticité	<i>cryptique</i>	<i>exposé</i>		

Pour les facteurs **Taille**, **Nombre**, et **Visibilité**, représentés initialement par des mesures quantitatives, les modalités ont été choisies de manière à assurer pour chacune un nombre suffisant d'observations. Le facteur **Plongeur** caractérise l'identité de l'observateur qui a effectué l'observation. Le facteur **Coloration** caractérise la présence ou l'absence de couleurs vives sur la robe des poissons (*livrée colorée* pour des espèces dont les couleurs se détachent bien, et *livrée pâle* pour les autres, dont les espèces qui se confondent avec le milieu). Le facteur **Dessin** décrit la présence de dessins remarquables sur la robe des poissons (présence de rayures, de pointillés, ...) qui peuvent attirer l'œil de l'observateur. Le facteur **Comportement** a été choisi pour traduire la réaction supposée des espèces en réponse à la présence d'un plongeur. Il a été défini pour chaque espèce sur la base d'une connaissance experte du comportement des espèces (Kulbicki comm. pers.). Enfin, le degré de **Crypticité** a été attribué à chaque espèce sur la même base, la modalité *cryptique* désignant une espèce qui vit naturellement dans les anfractuosités du substrat ou dans les branches des coraux, la modalité *exposé* désignant à l'inverse un poisson qui est naturellement exposé à la vision de l'observateur. Ce facteur ne traduit pas le comportement d'une espèce qui se cacherait du fait de la présence du plongeur (phénomène pris en compte par le facteur comportement). Les facteurs relatifs aux 641 espèces sont présentés en annexe II.2.

2.2.3 Organisation des données en vue du traitement

Chacune des 139 169 observations est caractérisée par (1) une classe de distance et (2) une modalité des 8 facteurs candidats. Les données peuvent donc se présenter sous la forme d'une part d'un vecteur colonne contenant les distances, et d'autre part d'une matrice de 8 colonnes contenant les modalités des facteurs. Les lignes de ces deux tableaux correspondent entre elles (figure II.9). Chaque ligne du tableau des facteurs forme une combinaison de modalités. En croisant les combinaisons et les classes de distance, on obtient un tableau synthétique qui regroupe sur chaque ligne l'ensemble des observations de distances caractérisées par une même combinaison de modalités. La matrice ainsi créée est un tableau de contingence décrivant les fréquences d'observation des 8 classes de distances pour l'ensemble des combinaisons représentées (soit 2 394 combinaisons de modalités réellement rencontrées, sur un total théorique de 6 144).

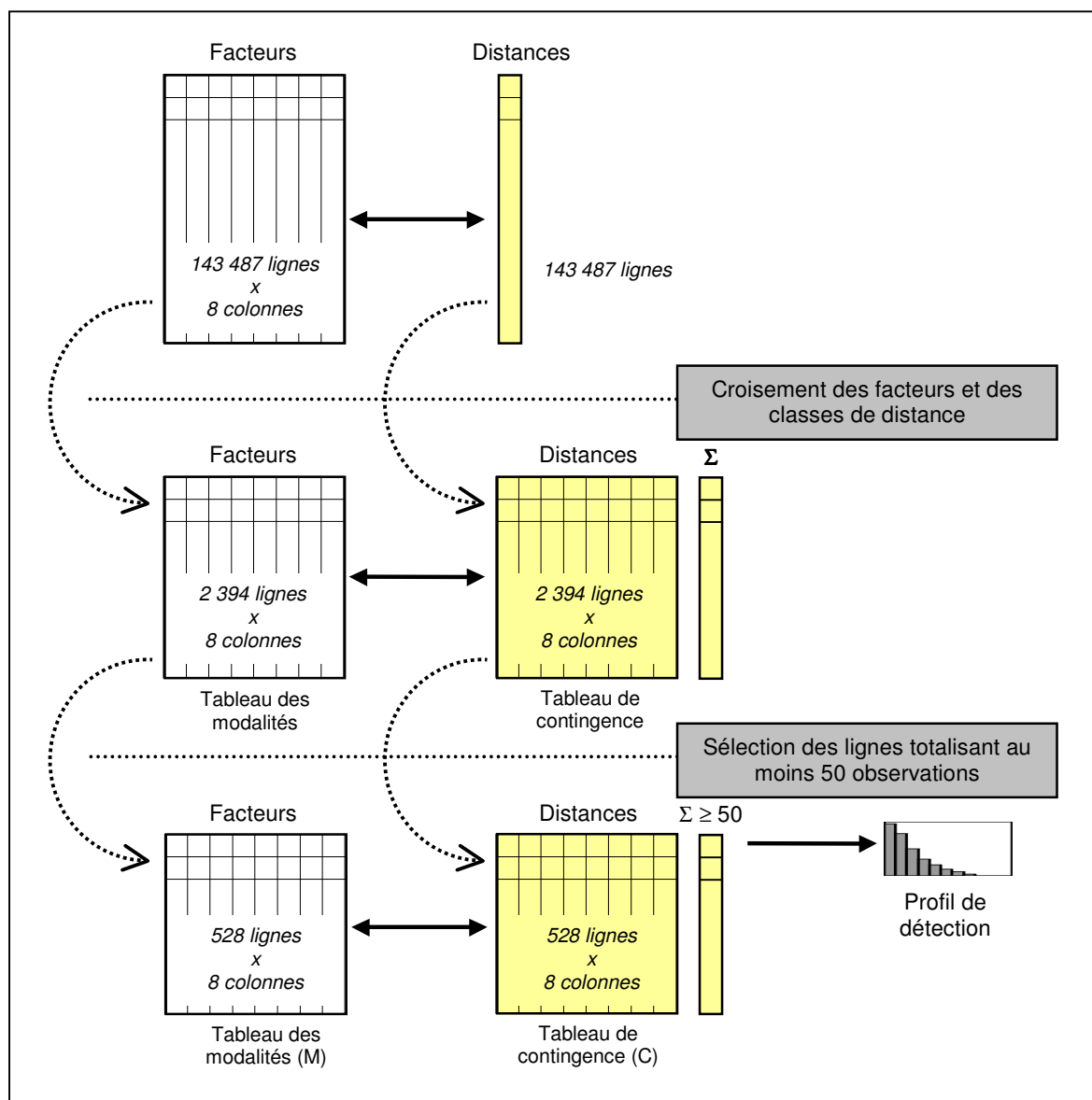


Figure II.9. Préparation des données pour la description du processus d'observation des poissons.

Ainsi, les combinaisons des modalités sont utilisées comme des critères de regroupement des observations. Elles définissent de nouvelles unités d'analyse, caractérisées chacune par une distribution de fréquences des distances de détection (profil de détection). Cependant, on ne conserve pour cette analyse que les distributions composées au minimum de 50 observations afin d'obtenir des profils de détection suffisamment informatifs. Ainsi, 528 profils répondent à ce critère de sélection, ce qui restreint l'analyse à 83 % du total des observations de départ. L'analyse va porter sur le lien statistique entre ce tableau de contingence (C) et le tableau des modalités des facteurs (M).

2.2.4 Stratégie d'analyse

L'unité d'analyse est donc une distribution de fréquences d'observation en fonction des distances (également appelée profil de détection). Chaque distribution est identifiée par une combinaison unique des modalités de facteurs susceptibles d'influencer la détectabilité d'un poisson. La stratégie que nous avons choisi d'adopter repose sur l'articulation de deux approches complémentaires (figure II.10) :

- une approche *exploratoire*, fondée sur une **analyse factorielle des correspondances** (AFC) du tableau de contingence : cette analyse vise à explorer la forme des profils de détection déterminés par les fréquences d'observation de chaque classe de distance pour l'ensemble des combinaisons de modalités.
- une approche *confirmatoire*, destinée à tester statistiquement l'effet des facteurs candidats sur la forme des profils de détection à l'aide d'un **modèle linéaire**.

- *Exploration des données : analyse factorielle du tableau de contingence*

L'AFC est une méthode d'analyse factorielle adaptée à l'étude des tableaux de contingence. La matrice (C) ventile les effectifs de deux variables nominales : une variable « distance » à 8 modalités sur les colonnes et une variable « combinaison » à 528 modalités sur les lignes. L'AFC recherche la meilleure représentation simultanée de ces deux variables nominales, les lignes et les colonnes du tableau de contingence jouant un rôle symétrique. Dans le cas présent, on recherche une typologie des distributions de fréquences en fonction de la forme de leur profil (déterminée par les effectifs de chaque classe de distance). Ce point de vue tend donc à considérer les 528 distributions (ou profils de détection) comme des individus statistiques dont on cherche une ordination par analyse factorielle.

L'interprétation de la répartition des 528 individus statistiques sur les cartes factorielles nécessite une information supplémentaire, celle-là même qui a conduit à la stratification des observations : les facteurs candidats. Cette information est apportée par le tableau (M) qui donne pour chaque profil les modalités des facteurs. Ce tableau va donc être utilisé pour caractériser les axes factoriels et faciliter l'interprétation de la répartition des profils de détection. Il ne s'agit ici que de représenter sur les cartes factorielles une information supplémentaire¹⁹, en superposant la position moyenne de chaque modalité des facteurs

¹⁹ voir Chessel D. (1997) Individus et informations supplémentaires. ADE-4, Fiche Thématique 4.8, Université Lyon I, 24 pp. En accès libre à l'adresse <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema48.pdf>.

candidats associée aux individus statistiques. Cette position moyenne correspond au barycentre des coordonnées factorielles des individus caractérisés par cette modalité. Par exemple, le facteur **dessin**, variable nominale dont les expressions sont les modalités *remarquable* et *discret*, caractérise 2 groupes d'individus statistiques. Chaque modalité sera donc positionnée sur le plan factoriel au centre de gravité des coordonnées factorielles des individus qu'il caractérise. Le degré d'éloignement entre ces 2 modalités témoignera d'un effet de ce facteur sur la forme des profils de détection. L'ensemble de cette analyse a été effectué à l'aide du logiciel ADE-4 (Thioulouse *et al.* 1997).

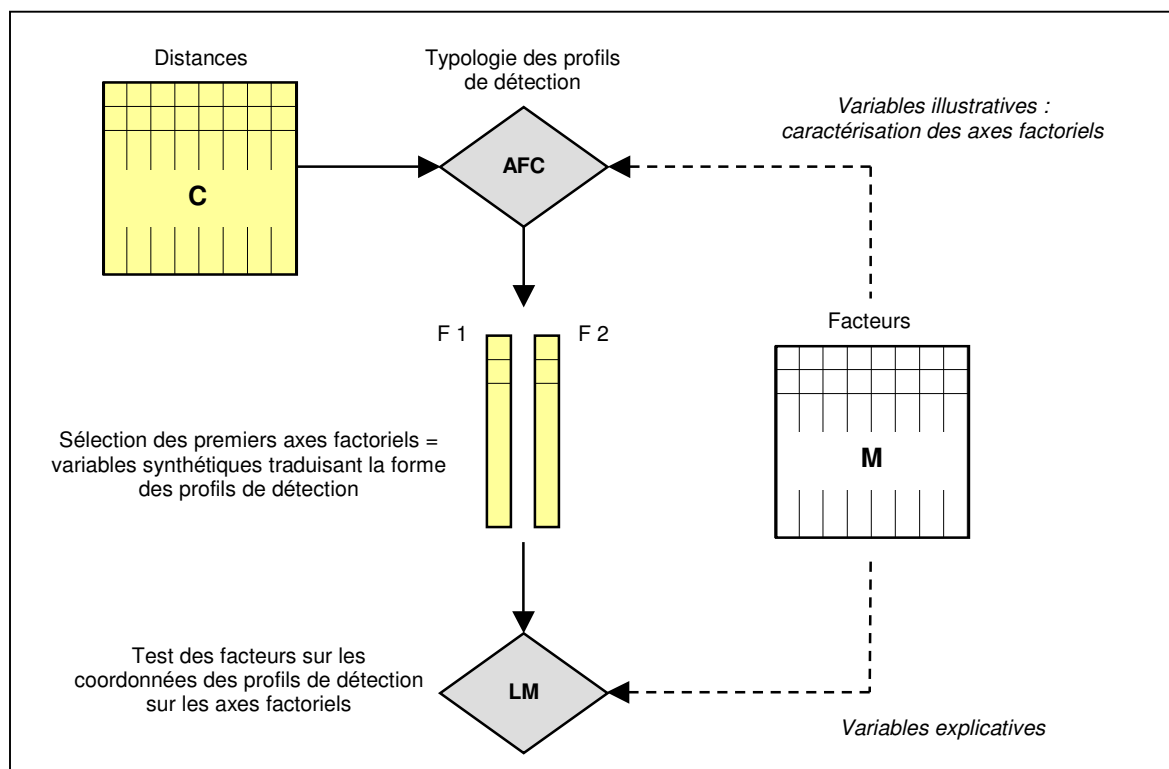


Figure II.10. Démarche de l'analyse. Une analyse factorielle des correspondances (AFC) couplée à un modèle linéaire (LM) est utilisée pour explorer la forme des profils de détection et tester l'influence des facteurs candidats sur la détectabilité des poissons.

- *Test statistique de comparaison des profils de détection : modèle linéaire*

La projection des facteurs candidats sur le plans factoriel en variables supplémentaires ne fournit qu'un aperçu de l'effet qu'ils peuvent avoir sur la forme des profils de détection. Ces effets doivent être testés statistiquement. L'AFC construit des variables synthétiques (axes factoriels) qui résument la structure des données du tableau de contingence. Les premiers axes résument l'essentiel de l'information décrite par les classes de distance, c'est-à-dire la forme des profils de détection. Ces nouvelles variables ont pour valeurs les coordonnées des 528 individus statistiques (profils de détection) sur l'axe factoriel qu'ils représentent. A chacune de ces 528 valeurs est associée une modalité des 8 facteurs candidats. Chaque axe factoriel peut ainsi être utilisé comme variable dépendante dans des tests statistiques visant à mesurer l'effet des 8 facteurs sur la valeur des coordonnées factorielles.

A l'aide de la fonction *lm* du logiciel R (R Development Core Team 2005), un modèle linéaire a été réalisé sur chaque axe factoriel (variable dépendante) afin de tester l'effet des 8 facteurs candidats (facteurs explicatifs) sur les coordonnées factorielles des profils de détection. Cette procédure permet la mise en œuvre de modèles généraux adaptés aux plans d'échantillonnages déséquilibrés. Le test vise ainsi à évaluer l'influence de chacun des 8 facteurs sur la forme des profils de détection (via leur effet sur les coordonnées factorielles), influence qui peut ensuite être interprétée en terme de détectabilité des poissons. Des profils ont ensuite été tracés selon les résultats de ce test.

2.3 Résultats

2.3.1 Typologie des profils de détection

- *Description des plans factoriels de l'AFC*

Les deux premiers axes factoriels de l'AFC résument 74 % de l'inertie du tableau de contingence regroupant les fréquences d'observation des distances pour les combinaisons retenues. L'histogramme des valeurs propres est représenté sur la figure II.11 avec la représentation simultanée de la répartition des profils de détection et des classes de distances sur le premier plan factoriel.

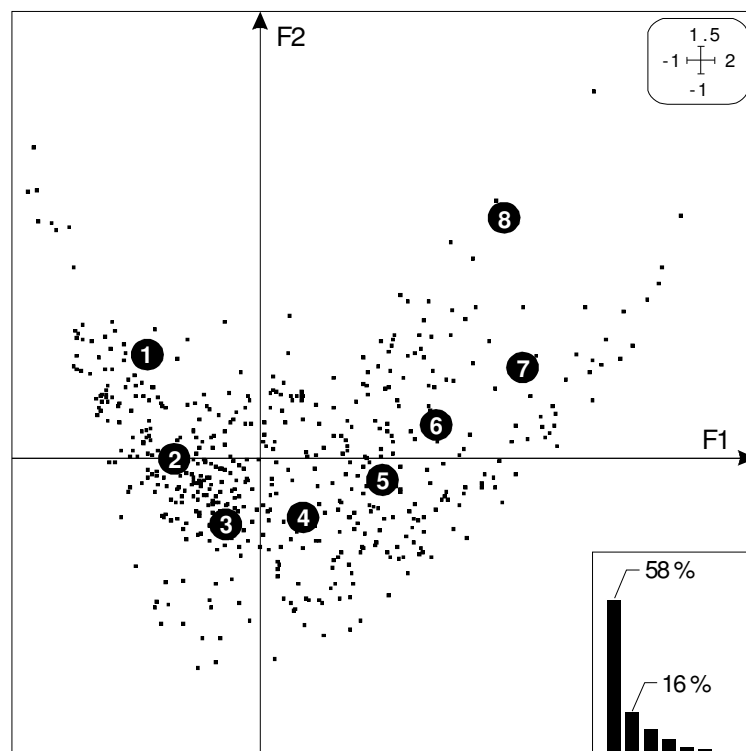


Figure II.11. Histogramme des valeurs propres et premier plan factoriel de l'AFC du tableau de contingence. La carte factorielle offre une représentation simultanée de la position des lignes (combinaisons) figurée par des points et de la position des colonnes (distances) figurée par les cercles numérotés dans l'espace délimité par les axes F1 et F2.

Les classes de distances sont distribuées par ordre croissant sur le premier axe factoriel (F1), les profils se répartissant au niveau des classes de distances caractérisées par le plus grand effectif. Cet axe ordonne les profils de détection selon un gradient qui traduit l'augmentation des fréquences d'observation à des distances de plus en plus éloignées de l'observateur. Aux deux extrémités de ce gradient se trouvent d'une part, les distributions où la majorité des observations ont été réalisées dans les premiers mètres (coordonnées négatives sur F1), et d'autre part, les distributions plus étalées de 1 à 8 m (coordonnées positives sur F1). Ce gradient d'ordination est l'information essentielle contenue dans le tableau de contingence (58 % de l'inertie totale est restituée par F1). Le deuxième axe factoriel (F2), plus marginal (17 % de l'inertie totale) reflète une tendance qu'ont de nombreux profils à dessiner un pic autour des classes de distance 3 et 4 (respectivement [2 ; 3m [et [3 ; 4m [).

Les lignes (individus statistiques) forment un nuage de 528 points dont la forme parabolique traduit un effet Guttman (Benzécri 1973, Greenacre 1984). Cette configuration se rencontre notamment lorsque les modalités d'une des deux variables croisées par le tableau de contingence sont ordinales. Dans ce cas, le premier axe résume la structure ordinale des modalités, alors que le deuxième axe oppose les modalités extrêmes aux modalités intermédiaires. C'est ce que nous observons ici : les classes de distance sont ordinales et se succèdent par ordre croissant sur l'axe F1. Les distributions de fréquences sont unimodales et se positionnent le long du gradient principal au niveau de la classe de distance qui correspond à leur mode (fréquence d'observation maximale). Le deuxième axe est une fonction quadratique du premier, un artéfact qui n'apporte aucune information supplémentaire.

- *Projection des facteurs en variables illustratives*

Le tableau II.3 donne les fréquences d'association de chaque modalité de ces facteurs avec l'ensemble des 528 profils de détection. Certaines modalités sont peu représentées, en particulier les modalités 3 et 4 du facteur plongeur. Ces deux plongeurs n'ont en réalité participé qu'à une seule campagne d'échantillonnage, celle de la Province Nord au cours de laquelle seules les espèces commerciales ont été dénombrées.

Tableau II.3. Fréquence des modalités des facteurs candidats sur l'ensemble des combinaisons (n=528).

Facteur	Indicatrice	Modalité	Fréq. (%)	Facteur	Indicatrice	Modalité	Fréq. (%)
Taille	1	<i>de 1 cm à 5 cm</i>	16	Nombre	1	<i>1 individu</i>	53
	2	<i>de 6 cm à 15 cm</i>	41		2	<i>de 2 à 5 individus</i>	30
	3	<i>de 16 cm à 30 cm</i>	32		3	<i>de 6 à 20 individus</i>	11
	4	<i>> à 30 cm</i>	12		4	<i>> à 20 individus</i>	6
Visibilité	1	<i>< à 6 m</i>	17	Plongeur	1	<i>M. Kulbicki</i>	46
	2	<i>de 6 à 10 m</i>	39		2	<i>G. Mou-Tham</i>	38
	3	<i>de 11 à 15 m</i>	25		3	<i>Y. Letourneur</i>	8
	4	<i>> à 15 m</i>	18		4	<i>P. Labrosse</i>	8
Coloration	1	<i>colorée</i>	35	Dessin	1	<i>remarquable</i>	46
	2	<i>pâle</i>	65		2	<i>discret</i>	54
Comportement	1	<i>indifférent</i>	67	Crypticité	1	<i>cryptique</i>	13
	2	<i>curieux</i>	14		2	<i>exposé</i>	87
	3	<i>crainitif</i>	20				

La figure II.12 montre la projection des barycentres des modalités de chaque facteur sur le premier plan factoriel. La dispersion des individus-ligne autour de ce point moyen est représentée par une ellipse d'inertie. Une telle représentation permet de caractériser l'ordination des profils de détection par les modalités des facteurs susceptibles d'influencer la détectabilité des poissons.

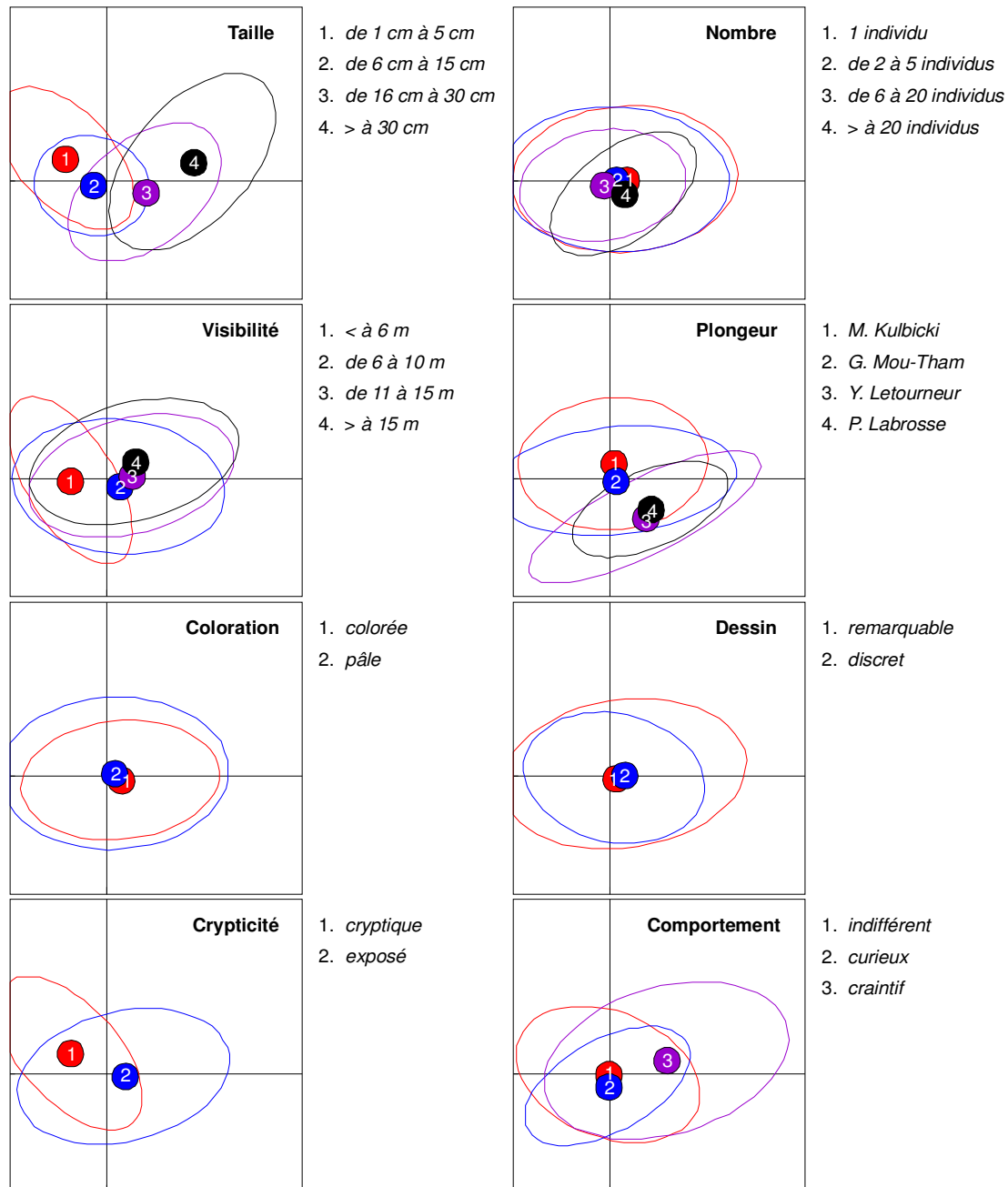


Figure II.12. Caractérisation du premier plan factoriel par les modalités des 8 facteurs candidats. Les modalités de chaque facteur sont projetées sur des cartes séparées. L'ellipse affectée à chaque modalité est un résumé graphique de la dispersion du nuage de points qui lui est associé (ellipse d'inertie). Le centre de l'ellipse est le centre de gravité (point moyen) des coordonnées factorielles de l'ensemble des individus caractérisé par la modalité qu'il représente.

Ainsi, les modalités du facteur **Taille** se distribuent le long du premier axe factoriel de façon ordonnée. Une taille croissante des poissons se traduit par une distribution de plus en plus étendue des observations et par un déplacement du mode vers les distances éloignées. La répartition des modalités du facteur **Nombre** ne fait pas apparaître de tendance claire sur le premier plan factoriel. A l'inverse, l'axe F1 discrimine les modalités du facteur **Visibilité**, les observations réalisées dans des conditions de visibilité faible se concentrant près de l'observateur. Les modalités du facteur **Plongeur** sont discriminées par les deux axes F1 et F2, un résultat attendu compte tenu des particularités du plan d'échantillonnage. Les observations réalisées par les plongeurs 1 et 2 se regroupent et s'opposent à celles effectuées par les plongeurs 3 et 4 sur les seules espèces commerciales. Les modalités des facteurs **Coloration** et **Dessin** ne sont pas discriminées sur le premier plan factoriel. Par contre, les facteurs **Crypticité** et **Comportement** montrent une répartition caractéristique de leurs modalités le long de l'axe F1. Si les poissons cryptiques s'observent principalement près du plongeur, l'observation des poissons craintifs est plus étendue.

2.3.2 Test des facteurs sur la détectabilité des poissons

Le modèle linéaire permet de tester statistiquement l'effet des 8 facteurs sur l'ordination des profils de détection obtenue par AFC. Compte tenu de la structure essentiellement unidimensionnelle du tableau de contingence, ce test ne porte que sur le premier axe factoriel (*i.e.*, sur les coordonnées factorielles des 528 profils de détection). L'analyse est effectuée pas à pas, en recherchant d'abord les effets principaux sur la base de la part de variance expliquée par chaque facteur. Par un processus d'essai erreur, les facteurs secondaires sont progressivement ajoutés. Le modèle final est présenté dans le tableau II.4. Tous les effets significatifs n'ont pas été conservés (part de variance expliquée trop faible par rapport aux autres). Le modèle retenu explique 86 % de la variance totale.

Tableau II.4. Résultats du modèle linéaire sur les coordonnées factorielles des profils de détection sur le premier axe de l'AFC. *ddl* : degré de liberté ; *SCE* : somme des carrés des écarts ; *CM* : carrés moyens ; *F* : rapport des variances ; *** : $p=0,001$.

Effets	ddl	SCE	CM	F
Taille	3	87,59	29,20	722,73 ***
Visibilité	3	15,16	5,05	125,11 ***
Crypticité	1	7,79	7,79	192,85 ***
Comportement	2	4,67	2,34	57,82 ***
Nombre	3	3,14	1,05	25,87 ***
Plongeur : Taille	10	4,36	0,44	10,79 ***
Plongeur : Visibilité	9	2,56	0,28	7,03 ***
Résidus	496	20,04	0,04	

Le facteur **Taille** explique à lui seul 60 % de la variance. Les profils de détection établis pour chaque classe de taille montrent que des poissons de grande taille s'observent plus loin que des poissons de petite taille (figure II.13a). Surtout, les observations se concentrent à des distances de plus en plus éloignées du plongeur à mesure que leur taille augmente. Le facteur

Visibilité a également une influence sur la forme des profils de détection, essentiellement sur l'étendue des distributions (figure II.13b).

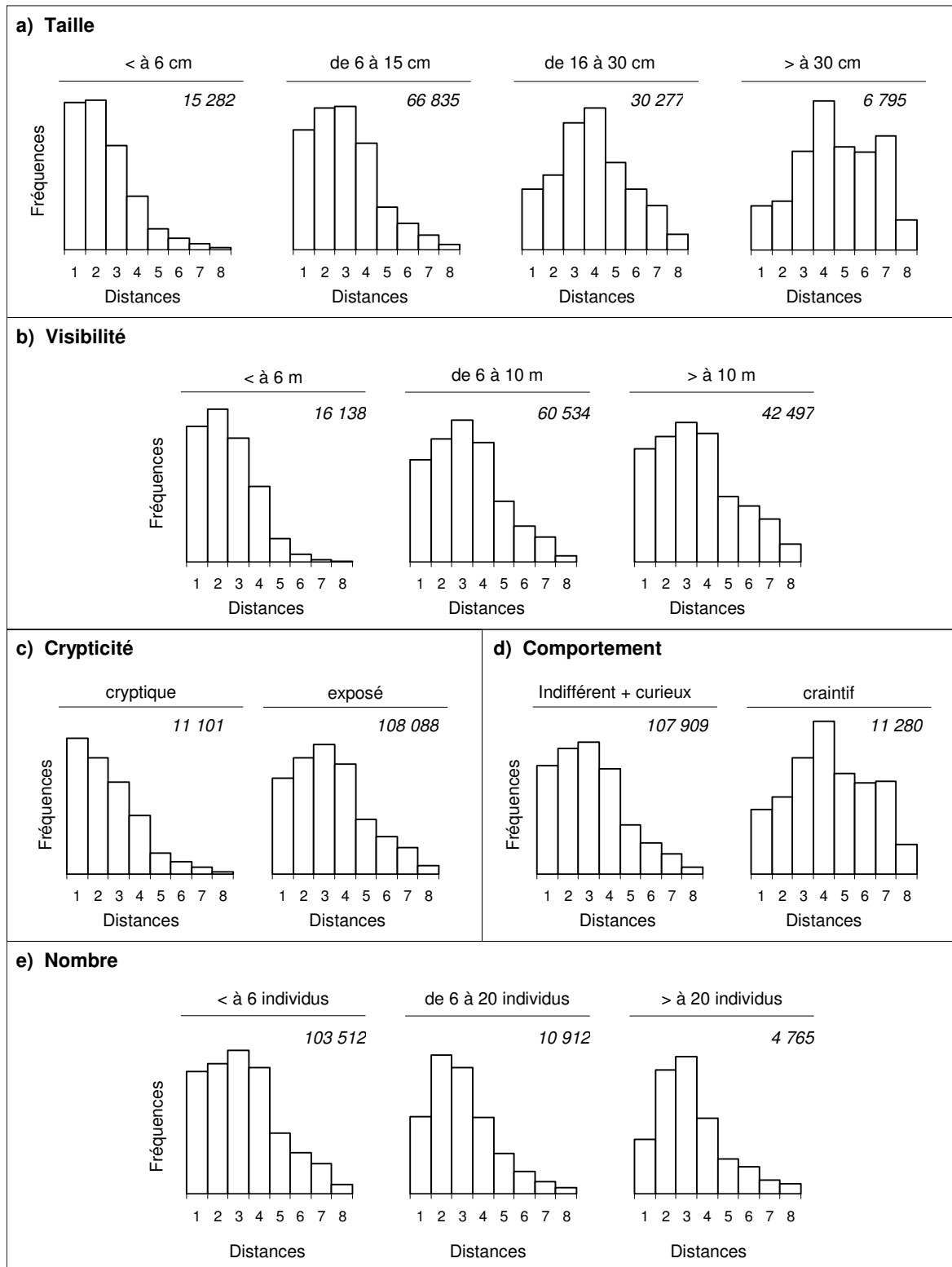


Figure II.13. Distributions de fréquence des observations suivant (a) la taille des individus, (b) la visibilité sous-marine, (c) le caractère cryptique des poissons, (d) leur comportement vis-à-vis du plongeur et (e) le nombre d'individus par observation. L'effectif total des observations est donné en italique.

Les facteurs **Crypticité** et **Comportement** ont des effets secondaires mais substantiels. Les poissons cryptiques s'observent principalement au voisinage du plongeur (figure II.13c), tandis que les poissons exposés à l'observation tendent à fuir le plongeur. Cette fuite s'observe également pour les poissons craintifs, ceux-ci se concentrant à une distance encore plus éloignée (figure II.13d). Pris séparément, le facteur **Comportement** explique cependant une part de variance bien supérieure (21 % contre 3 dans le présent modèle). Cette influence est prise en compte pour partie dans le facteur **Taille**, de nombreuses espèces de grandes tailles étant craintives. Il n'y a pas de différences significatives entre les observations de poissons curieux et celles de poissons indifférents. Le facteur **Nombre** est lui aussi secondaire, mais fait apparaître une nette diminution du nombre d'observations proches du plongeur (figure II.13e). Enfin, les facteurs **Coloration** et **Dessin** n'ont pas d'influence significative sur la distribution des observations.

Le facteur **Plongeur** a également un effet significatif sur les coordonnées factorielles, mais qui s'exprime principalement en interaction avec les facteurs **Taille** et **Visibilité**. Les profils de détection attribués à chaque plongeur montrent des différences importantes, principalement entre les plongeurs 1 et 2 d'une part, et les plongeurs 3 et 4 d'autre part (figure II.14).

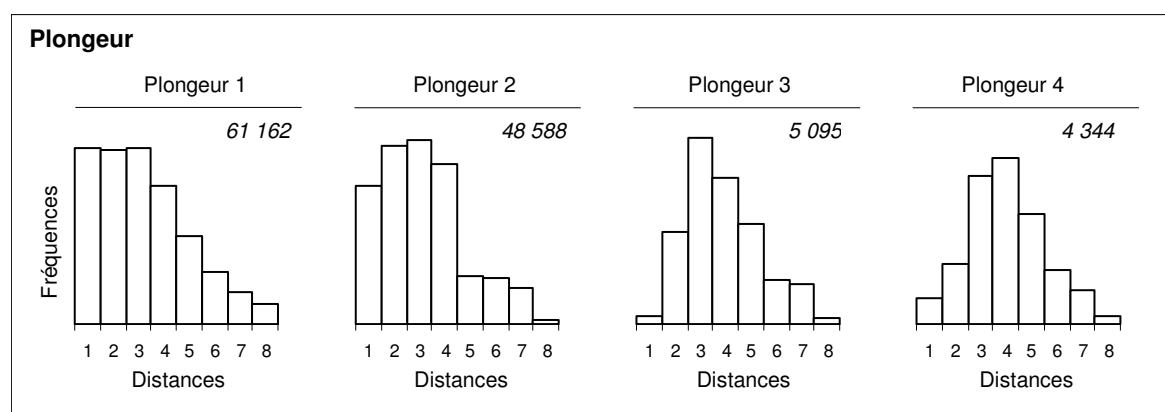


Figure II.14. Distributions de fréquence des observations suivant l'identité du plongeur.

Ce résultat traduit simplement les caractéristiques du plan d'échantillonnage, les plongeurs 3 et 4 n'ayant dénombré que des espèces commerciales. Il souligne toutefois que les profils de détection des espèces commerciales sont singuliers, caractérisés par une concentration des observations autour de 3 m. Ce phénomène doit être relié avec les effets respectifs et confondus des facteurs **Taille** et **Comportement**, car les espèces commerciales sont généralement des poissons de grande taille et relativement craintifs (cette dernière interaction ne figure pas dans le modèle retenu du fait d'une trop faible part de variance expliquée).

En-dehors de cette opposition entre plongeurs qui reflète les particularités du plan d'échantillonnage, une différence plus subtile oppose les observations des plongeurs 1 et 2 en fonction de la taille. Cette interaction entre les facteurs **Plongeur** et **Taille** révèle chez le plongeur 2 un décalage plus prononcé du mode vers les grandes distances à mesure que la taille des poissons augmente (figure II.15). Ce phénomène ne peut être expliqué par le plan d'échantillonnage, ces deux plongeurs ayant effectué les mêmes missions. Enfin, il existe une

interaction entre les effets **Plongeur** et **Visibilité** dont l'interprétation n'est pas intuitive à la lecture des histogrammes. Il semblerait que cet effet soit généré par le plongeur 3, ses observations se concentrant à des distances de plus en plus éloignées à mesure que la visibilité augmente, ce qui n'est pas le cas par exemple chez le plongeur 1.

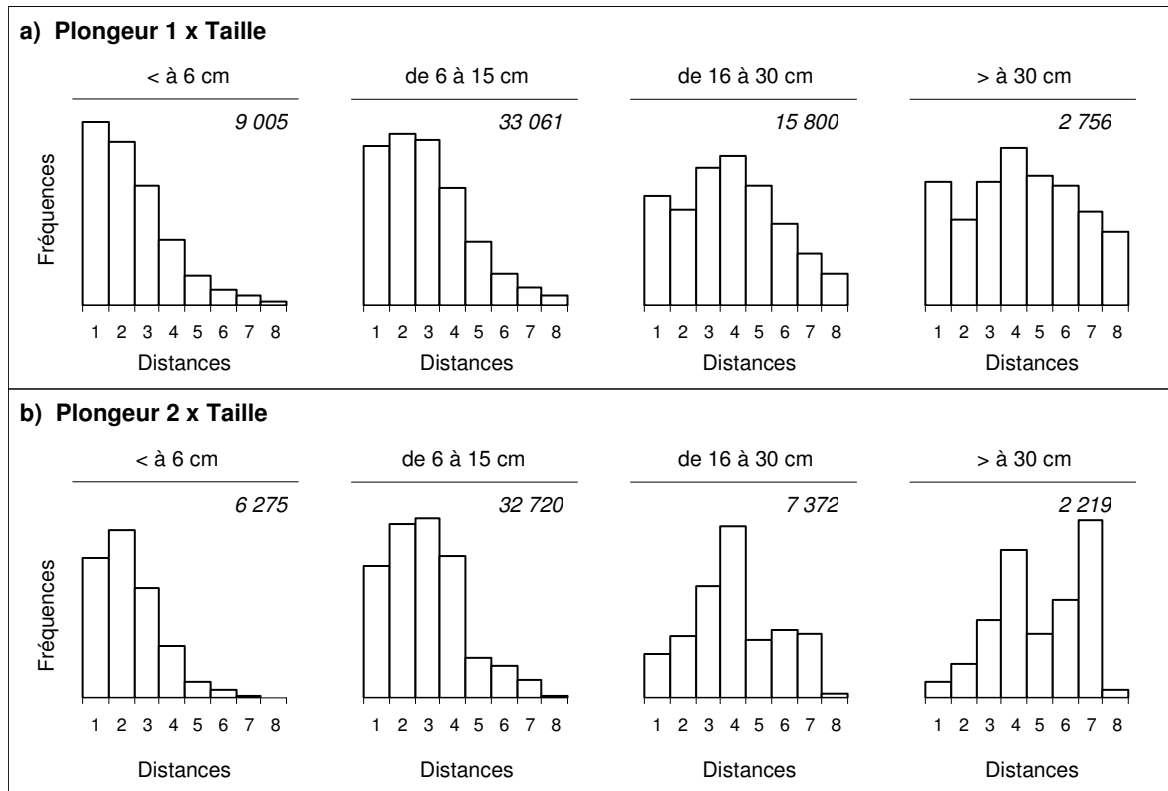


Figure II.15. Distributions de fréquence des observations effectuées par les plongeur 1 et 2 en fonction de la taille des individus.

2.4 Discussion

L'hypothèse fondamentale soutenant la théorie de l'échantillonnage avec les distances est que la probabilité de détection d'un objet est une fonction décroissante de sa distance à l'observateur. Les poissons récifaux, caractérisés par une multitude de formes, de couleurs et de comportements, sont supposés avoir des détectabilités différentes. L'objectif de cette étude était de tester cette hypothèse par l'analyse des profils de détection des poissons. En particulier, il s'agissait d'expliquer les différences observées sur la détectabilité des poissons par des aspects biologiques et comportementaux, et de montrer l'influence des conditions d'observations sur le processus de détection des poissons récifaux en plongée sous-marine. La richesse des données, couvrant 15 ans d'échantillonnage dans les milieux récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie, offrait l'opportunité d'une telle analyse. Les résultats obtenus reposent sur différents choix méthodologiques qu'il convient néanmoins de justifier.

2.4.1 Choix méthodologiques

- *Définition des critères de stratification*

L'unité d'observation est une espèce à laquelle on associe une mesure de distance. Chaque espèce a une certaine détectabilité, c'est-à-dire une probabilité d'être observée suivant sa distance à l'observateur. Nous avons fait l'hypothèse que cette détectabilité pouvait en partie être déterminée par un ensemble de caractéristiques biologiques et comportementales. Sous cette hypothèse, il devenait possible de regrouper les observations des espèces présentant les mêmes caractéristiques afin d'examiner la forme de leur profil de détection. L'originalité de cette approche est que le critère taxonomique s'efface devant les caractéristiques des espèces. On évite ainsi de dresser des profils de détection par espèce, un exercice fastidieux au vu de la forte diversité spécifique des peuplements récifaux. Cette stratification des observations permet surtout d'étendre la description du processus de détection à la totalité du peuplement, de nombreuses espèces n'étant pas suffisamment représentées par l'échantillonnage pour être analysées individuellement. Une telle analyse est donc nécessairement tributaire des critères identifiés. D'autres facteurs biologiques auraient pu être considérés, tels que des critères morphologiques (forme du corps) ou d'occupation de l'espace (espèces supra-benthiques, semi-pélagiques, etc.). Cependant, en diversifiant les facteurs on multiplie les termes de la stratification, et on s'expose au risque d'obtenir des profils regroupant un nombre insuffisant d'observations. La difficulté de l'approche réside dans la recherche de ce compromis entre une stratification suffisamment fine des observations permettant de révéler les différences les plus marquées dans la détectabilité des poissons, et le respect d'un plan d'échantillonnage équilibré.

- *Qualité des données*

La présente étude repose sur l'analyse de distances évaluées visuellement en plongée. En l'absence de mesures de contrôle, on ne peut pas écarter la possibilité d'erreurs de justesse sur ces distances. Cependant, les estimations de distance sont considérées comme fiables au moins jusqu'à 5 m (Kulbicki comm. pers., Bohnsack et Bannerot 1986). Il faut également souligner que les plongeurs s'entraînent régulièrement à l'estimation sous-marine des distances. Il est toutefois possible que l'évaluation des distances ait évolué au cours des années avec l'expérience des plongeurs (pour les plongeurs 1 et 2 qui ont participé à l'ensemble des campagnes). Si des imprécisions existent, on peut cependant considérer que la quantité des observations analysées en atténue les effets, si bien qu'il est peut probable qu'elles mettent en question les grandes tendances émergeant de cette méta-analyse. De plus, la plupart des effets ont été mis en évidence sur les 5 premiers mètres. Au-delà, les distances sont théoriquement estimées par intervalles de 2 m. Parce qu'elles ont souvent été consignées à l'unité près, nous avons conservé ce degré de précision dans la présente analyse. Il est probable que certaines observations effectuées au-delà de 5 m n'aient pas été affectées à la classe de distance adéquate, ce qui peut expliquer les irrégularités observées sur certains profils.

Les caractères biologiques ont parfois été attribués de manière subjective. Le comportement a été difficile à définir pour certaines espèces, en particulier pour distinguer une méfiance naturelle d'un comportement développé en réponse à une pression de pêche. Le comportement

d'une espèce peut également être modifié par l'architecture de l'habitat, ou varier suivant le stade de son développement. Ces difficultés génèrent probablement une certaine confusion dans l'interprétation des effets dus à la taille et au comportement. L'effet global de ces deux facteurs reste cependant concluant. D'autre part, les couleurs exhibées par de nombreuses espèces évoluent au cours de leur vie, tout comme les motifs sur leur robe, parfois même selon le sexe. Ces distinctions n'ont pas été considérées dans la présente analyse. De plus, la perception des couleurs varie en fonction de la luminosité ambiante et de l'éloignement du poisson. L'absence d'effets associés à la coloration et au dessin des poissons doit donc être considérée avec prudence. A l'inverse, la taille des poissons et le nombre d'individus sont directement évalués sur le terrain. Comme les distances, ces mesures ne s'affranchissent pas d'éventuelles imprécisions. Les risques augmentent avec les fortes valeurs de ces deux paramètres. Cependant, les bornes inférieures des classes de taille et de nombre les plus élevées (respectivement 30 cm et 20 individus) sont en général estimées avec une précision convenable. Certaines estimations ont pu être attribuées à tort, mais il est peu probable que ces erreurs remettent en cause les grandes tendances dégagées par l'analyse.

2.4.2 La détectabilité des poissons

Les résultats mettent en évidence l'influence de nombreux facteurs sur la probabilité de détection des poissons. Il est parfois difficile de dissocier les effets respectifs de tel ou tel facteur sur la détectabilité des poissons, en raison de leurs interactions probables. Il semble cependant que la **taille** des poissons joue un rôle prépondérant sur leur détectabilité. Tout d'abord les profils de détection montrent que la détectabilité des petits poissons diminue rapidement dans les premiers mètres. Un observateur a plus de difficultés à détecter de petits objets à mesure qu'ils sont éloignés. C'est un phénomène connu (*e.g.*, Russell *et al.* 1978, Brock 1982, Harmelin-Vivien *et al.* 1985). Les poissons plus gros se voient plus loin, mais ils tendent à s'écarter de la ligne du transect à l'approche du plongeur. Ce comportement se traduit par un pic des observations décalé de 0, un phénomène de fuite déjà observé par Kulbicki (1988, 1998) sur certaines espèces. La présente analyse montre qu'il s'observe même pour des tailles relativement petites (entre 6 et 15 cm), et qu'il tend à s'accroître à mesure que la taille augmente. Il s'agit donc d'un phénomène général affectant la détection de très nombreux poissons, et dont l'intensité est proportionnelle à la taille. La classe de taille > 30 cm regroupe des poissons de tailles très différentes, si bien que les fréquences maximales d'observation situées entre 2 et 7 m sont le résultat d'une tendance moyenne qui ne traduit pas la variabilité des cas observés. En réalité, cette distance de sécurité augmente sensiblement avec des poissons plus gros.

Le **comportement** des poissons a également des conséquences importantes sur leur détectabilité. Les poissons craintifs s'éloignent du transect à l'approche du plongeur. L'amplitude de ce phénomène est comparable à celui des poissons de grande taille. A l'inverse, un rapprochement significatif des poissons curieux n'a pas été mis en évidence. Outre la taille et le comportement des poissons, la **concentration des individus en banc** se traduit par un phénomène d'évitement du plongeur, essentiellement sur le premier mètre. Une stratification plus fine des distributions montre que cet écart augmente sensiblement avec la taille des bancs, et qu'il peut atteindre plusieurs mètres pour des groupes de centaines d'individus.

Enfin, le caractère **cryptique** des poissons se traduit par une nette diminution de la détectabilité sur les premiers mètres, du même ordre que celle observée pour les petits poissons. Ce phénomène peut s'expliquer en partie par le fait que beaucoup de poissons cryptiques sont de petite taille. L'effet de ces deux facteurs peut donc difficilement être séparé.

Enfin, les conditions d'observations se sont révélées d'une grande importance sur la détectabilité des espèces. La justification de l'effet de la **visibilité** est assez intuitive : de bonnes conditions de visibilité se traduisent par des observations effectuées sur de plus grandes distances. Plus intéressant, la visibilité ne semble pas interagir avec les caractéristiques des poissons, telles que la taille et le comportement. On aurait pu supposer en effet que le comportement des poissons vis-à-vis du plongeur soit modifié par les conditions de visibilité. L'absence d'interactions significatives avec ces facteurs montre que ce n'est pas le cas. Elle n'intervient que dans la portée du champ visuel, et ne se traduit pas par une modification de la position des poissons. A l'inverse, l'effet du **plongeur** est très informatif. Les différences obtenues sur les profils de détection entre les plongeurs 1 et 2 sont significatives. Le mouvement de fuite des poissons est plus prononcé sur les profils du plongeur 2, même sur des poissons de petite taille. A mesure que la taille des poissons augmente, ce phénomène s'accroît pour ce plongeur. Ces deux plongeurs ayant participé aux mêmes campagnes d'échantillonnage, il est peu probable que cet effet puisse s'expliquer par une différence dans les peuplements échantillonnés ou dans les milieux prospectés, comme c'est le cas pour les plongeurs 3 et 4. Ce phénomène pourrait alors s'expliquer par une discrétion moins efficace du plongeur 2, qui conduirait les poissons à s'en écarter un peu plus, ou bien une tendance de ce plongeur à évoluer un peu plus loin de la ligne du transect que le plongeur 1, les poissons s'éloignant alors d'autant plus. D'autre part, des effets d'arrondis sur les distances assez éloignées peuvent être suspectés sur le plongeur 2, au vu des irrégularités de certains profils, en particulier ceux des poissons de taille intermédiaire et de grande taille.

2.4.3 Conséquences sur les estimations de densité à partir de transects en bande

La description du processus de détection des poissons en plongée permet de quantifier l'importance de certains biais susceptibles d'affecter les estimations d'abondance sur transect en bande. Les couloirs utilisés ont une largeur qui varie entre 5 et 10 m, soit une demi-largeur (w) variant entre 2,50 m à 5 m. A partir des profils de détection obtenus précédemment, il est possible d'estimer le nombre d'observations effectuées dans le cas d'une détectabilité certaine des poissons quelle que soit la distance, et sans mouvement de fuite de la part des poissons. Ce nombre d'observations théorique suit une distribution uniforme selon les distances (probabilité constante de détecter un individu à chaque distance). Suivant la forme des profils de détection, il peut être estimé de 2 façons :

- pour des profils strictement décroissants, il correspond à l'effectif observé sur la classe de distance 1
- pour des profils dont le pic est décalé, il correspond à la moyenne des effectifs observés, depuis la ligne jusqu'au pic (inclus).

Sous ces hypothèses, le rapport entre effectifs observés et effectifs théoriques peut être calculé pour des demi-largeurs croissantes (figure II.16).

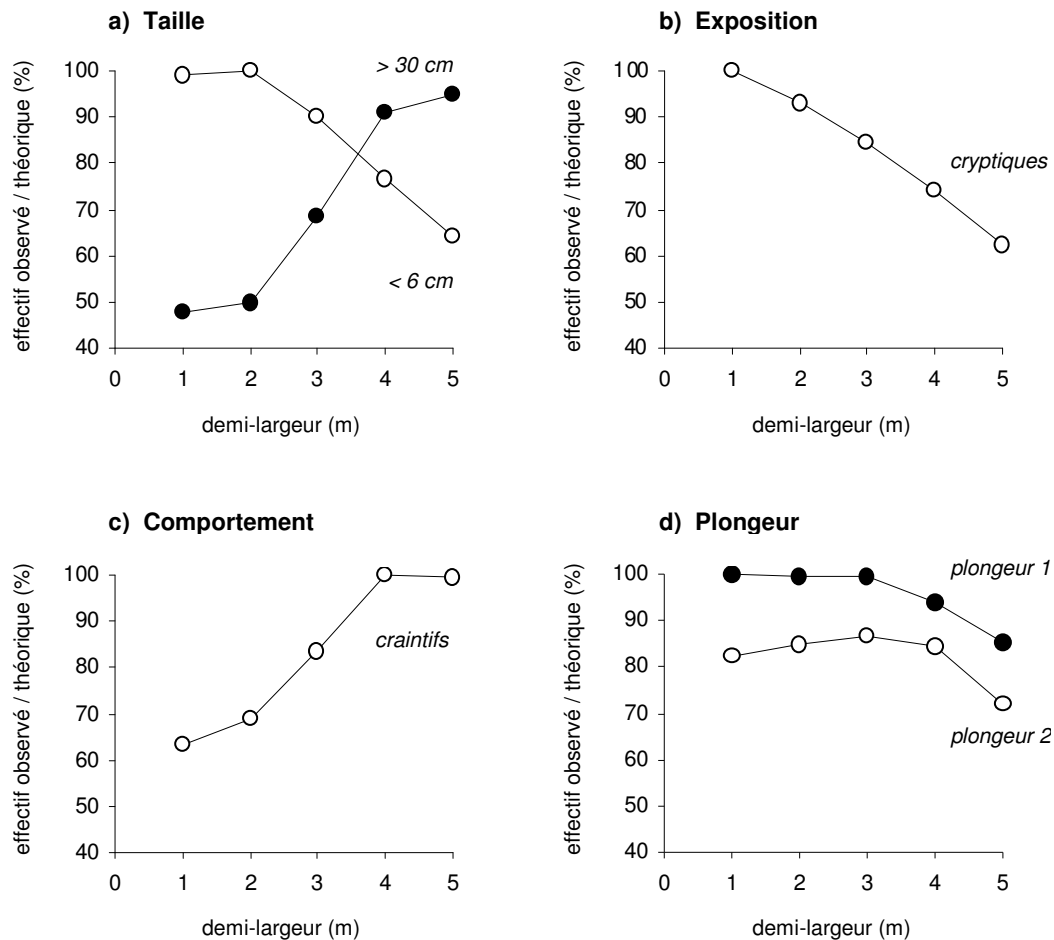


Figure II.16. Rapport (%) entre les effectifs observés et les effectifs théoriques pour des demi-largeurs croissantes d'un transect en bande. Ce pourcentage est calculé à partir des profils de détection se rapportant à (a) la taille, (b) la crypticité, (c) le comportement craintif et (d) le nombre de poissons. La demi-largeur recouvre les classes de distances utilisées précédemment (la demi-largeur de 1 m équivaut à la classe de distance 1, la demi-largeur de 2 m regroupe les classes de distance 1 et 2, etc.). L'effectif théorique est estimé en considérant une détectabilité certaine et uniforme sur l'ensemble des distances.

Ainsi, le comptage des poissons les plus petits (taille < 6 cm) sur une demi-largeur de 2,50 m conduirait à sous-estimer environ 10 % des individus (entre 90 et 100 % des détections seraient réalisées, figure II.16a). A 5 m, la sous-estimation s'élèverait à 45 % (65 % seulement des détections seraient réalisées). A l'inverse, pour des poissons plus grands (> 30 cm), la densité estimée diminue avec la demi-largeur du couloir, en raison de la dispersion des poissons. La densité serait sous-estimée d'environ 30 % à 2,50 m, mais seulement de 5 % à 5 m. Pour les poissons cryptiques, entre 80 et 90 % des détections seraient effectuées à 2,50 m mais seulement 65 % à 5 m (figure II.16b). Par contre, pour les poissons craintifs, entre 70 et 85 % des détections seraient effectuées à 2,50 m, alors qu'un transect de 5 m permettrait de voir la totalité des poissons (figure II.16c).

Ces résultats ne doivent pas être considérés comme des estimations précises de ce qui est détecté sur des transects en bande, car les effectifs théoriques ne sont pas connus mais simplement extrapolés grâce aux profils de détection. Il s'agit plutôt de considérer des tendances concernant la détection des espèces sur des transects en bande. Le problème posé par la recherche d'un compromis sur la largeur du couloir est ici souligné : cette largeur doit être suffisamment réduite pour estimer correctement l'abondance des petits poissons et des espèces cryptiques, mais suffisamment large pour y inclure les poissons plus gros et les espèces craintives qui fuient à l'approche du plongeur. D'après nos estimations, il semblerait qu'une demi-largeur comprise entre 3 et 4 m corresponde à ce compromis. Mais même ainsi, il est probable que les poissons les plus gros (> 50 cm) restent malgré tout fortement sous-estimés. Le dénombrement des petits poissons et des espèces cryptiques doit pouvoir être amélioré si l'observateur se déplace sur toute la largeur du transect, à la condition d'avoir recherché en premier les espèces de grandes tailles et craintives pour éviter qu'elles ne sortent des limites du comptage avant d'avoir été détectées.

La sous-estimation de la densité touche probablement un grand nombre d'espèces, dans la mesure où la plupart des profils de détection font apparaître un déficit du nombre d'observations dans les tous premiers mètres. Ce biais général, plus ou moins prononcé selon les espèces, n'est pas problématique à la condition qu'il se reproduise pour chaque espèce de façon identique, quelles que soient les compétences de l'observateur et les milieux échantillonnés. Les résultats montrent cependant que les plongeurs 1 et 2 n'ont pas la même efficacité de détection (figure II.16d). Ce résultat s'explique en partie par une dispersion plus forte des poissons lorsque le comptage est effectuée par le plongeur 2. Malgré une expérience et des compétences supposées égales, ces deux plongeurs sont susceptibles de produire des estimations de densité différentes. Il est donc difficile de s'assurer que les biais relatifs à la détectabilité de chaque espèce sont systématiques et indépendants des conditions d'observation. Par ailleurs, il est probable que la détectabilité des espèces soit fonction de l'architecture de l'habitat (pour les poissons cryptiques en particulier). Les études comparatives entre peuplements associés à des milieux très différents (couverture corallienne et complexité du substrat différentes) devraient intégrer cette éventualité. Enfin, la dispersion des poissons est susceptible d'être accentuée dans des zones marquées par une pression de pêche intense. La présente analyse ne permet pas de le démontrer, mais ceci a été mis en évidence par Kulbicki (1998) sur certaines espèces. La pression de pêche modifiant les distributions de taille des poissons, on pourrait également imaginer que les estimations d'abondance d'une même espèce soient différentes dans une zone protégée et dans une zone exploitée, étant donné l'influence de la taille sur la détectabilité des poissons.

2.5 Conclusion

Tous les poissons n'ont pas la même détectabilité. Celle-ci n'est pas qu'une simple fonction des distances, mais dépend aussi des caractéristiques biologiques et comportementales des espèces. Elle est affectée de trois façons :

- une partie des poissons n'est pas exposée directement à l'observation : il s'agit des **espèces cryptiques**, dont la détectabilité est très réduite. On peut supposer que l'architecture de l'habitat benthique influence également la détectabilité de ces espèces ;
- la détectabilité des espèces exposées à l'observation est déterminée principalement par leur **taille**. L'observation des petits poissons est limitée à de faibles distances, alors qu'à l'inverse, les espèces de grande taille sont observées plus loin ;
- de nombreux poissons s'écartent de la ligne du transect à l'approche du plongeur. Ils ne sont pas détectés à leur position initiale, malgré les précautions prises par les plongeurs pour anticiper ces déplacements. L'intensité de cette dispersion des poissons varie suivant la **taille** et le **comportement** plus ou moins craintif des poissons, mais également du **plongeur**.

Ces biais liés à la détectabilité des poissons entraînent très probablement une sous-estimation de ces derniers par les méthodes de comptage sur transect en bande. La forme des profils de détection souligne l'importance cruciale de la largeur de la bande de comptage sur les estimations. La largeur qui est choisie favorise le recensement de certaines espèces par rapport à d'autres, si bien que l'image du peuplement en dépend. En conséquence, les estimations obtenues sur des transects de largeur différente ne sont probablement pas comparables. De plus, la relation entre largeur du transect et densité estimée n'est pas linéaire, ce qui rend difficile la conversion des estimations produites par des transects de largeur différente.

En raison de ces nombreux biais, les transects en bande fournissent une estimation de l'abondance relative des différentes espèces d'un peuplement. Si une telle estimation est suffisante au regard des objectifs de l'étude, il convient cependant de se poser la question du caractère systématique de ces biais. Rien ne permet d'affirmer que pour une largeur donnée, ces biais se reproduisent à l'identique sur chaque transect. Ces conclusions montrent tout l'intérêt des distances de détection pour estimer la densité des poissons récifaux. Il convient donc de considérer avec intérêt l'approche qui a été développée en Nouvelle-Calédonie pour calculer la densité (méthode de la distance moyenne pondérée). Son examen est l'objet de la section suivante.

3 L'ESTIMATION DE LA DENSITE PAR LA DISTANCE MOYENNE PONDEREE (DMP)

Nous avons vu qu'en Nouvelle-Calédonie, la densité des poissons récifaux est estimée en routine grâce à la « distance moyenne pondérée » (voir §1.3.3). Le calcul de cette DMP se pose en alternative à la méthodologie développée par la théorie du « *Distance sampling* », qui s'appuie sur la modélisation de la fonction de détection $g(x)$ pour estimer la largeur effective μ (voir §1.2.2). Alors que cette méthodologie est fondée sur des principes théoriques et mathématiques bien établis, les fondements d'une estimation de la densité par la DMP ne sont pas démontrés. En particulier, le lien entre la DMP et la fonction de détection $g(x)$ n'est pas

implicite. Les deux méthodes reposent pourtant sur un principe commun, celui de l'utilisation des distances pour estimer la densité. Il convient donc de s'interroger sur les fondements théoriques de cette approche empirique de l'estimation par les distances. Cette section est donc destinée à formaliser le calcul de la DMP dans le cadre général de la théorie du « *Distance sampling* ».

3.1 Positionnement du problème : la DMP comme approximation de μ

Le principe du « *Distance sampling* » est d'estimer la largeur effective μ , une distance qui permet de déterminer la surface à laquelle doit être ramené le nombre d'individus détectés pour le calcul de la densité. Cette distance dépend de la forme du profil de détection des individus (la distribution des observations en fonction de leur distance). En ajustant à cette distribution un modèle de la fonction de détection $g(x)$, il devient possible d'estimer la largeur effective. A l'inverse, la DMP est un paramètre synthétique de cette distribution, dont le calcul ne nécessite aucun ajustement. Aucune contrainte ne s'oppose au calcul de la DMP, alors que l'estimation de la largeur effective repose sur des hypothèses liées à la forme de la distribution (défectabilité certaine en 0 et $g(x)$ monotone décroissante). Enfin, la DMP peut être estimée quel que soit le nombre d'observations ce qui n'est pas le cas d'une estimation par modélisation de $g(x)$.

Kulbicki et SarraMéna (1999) ont comparé les deux méthodes sur des observations de *Chaetodontidae* (poisson-papillons) et de *Pomacanthidae* (poisson-anges). Pour ces espèces, les deux méthodes fournissent des résultats très proches, ce qui montre l'intérêt du calcul de la DMP par rapport à la mise en œuvre d'une démarche de modélisation complexe assujettie à des hypothèses contraignantes. Dans cette étude, deux plongeurs ont évolué de part et d'autre de la ligne du transect, chacun comptant les poissons de son côté (voir le protocole détaillé §1.3.1). La densité a ensuite été estimée séparément pour chaque plongeur, soit **sur un seul côté de la ligne du transect**. Les deux estimateurs suivants ont finalement été comparés :

$$D = \frac{n}{2 \cdot L \cdot \text{DMP}} \quad \text{et} \quad D = \frac{n}{L \cdot \mu}$$

Selon cette étude, la largeur effective μ serait donc approchée par :

$$\mu \approx 2 \cdot \text{DMP}$$

La DMP et la largeur effective sont des paramètres de même dimension, dont l'utilité est la même : estimer une surface fictive et adaptée à la détectabilité des espèces pour calculer leur densité. Cependant, la fonction $g(x)$ n'apparaît pas dans la formule de la DMP, alors que cette dernière en dépend nécessairement, puisqu'elle repose sur le concept de la détectabilité des individus. Il convient donc de chercher à exprimer la DMP en fonction de $g(x)$. En rapprochant le calcul de la DMP du concept de la fonction de détection, il sera possible de préciser les limites d'une approximation de μ par la DMP. Cette première étape est essentielle pour comparer les deux estimateurs de densité.

3.2 Formalisation mathématique de la DMP

La DMP correspond à la moyenne des distances d_i relevées lors des observations i d'une même espèce, pondérée par le nombre d'individus n_i dénombrés à chaque distance d_i (voir §1.3.3) :

$$DMP = \frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^p (n_i \cdot d_i)$$

On peut l'exprimer sous une forme différente, en considérant qu'une observation de n_i individus à la distance d_i correspond à n_i observations d'un seul individu à la distance d_i . En renommant x la distance de détection d'un individu, w la distance maximale de détection et n_x le nombre d'observations effectuées à la distance x , la DMP peut donc s'exprimer par :

$$DMP = \frac{1}{n} \cdot \sum_{x=0}^w n_x \cdot x$$

ou encore :

$$DMP = \frac{\sum_{x=0}^w n_x \cdot x}{\sum_{x=0}^w n_x} \quad (6)$$

Avec cette nouvelle formulation, il devient possible d'introduire la fonction de détection $g(x)$ en considérant que les n_x individus observés à la distance x ne représentent en réalité qu'une proportion seulement des individus réellement présents à cette distance. C'est l'hypothèse fondamentale de la théorie du « *Distance sampling* ». Cette proportion est déterminée par $g(x)$ qui est la probabilité qu'un individu présent à la distance x soit détecté (voir §1.2.2) :

$$n_x = N_x \cdot g(x)$$

où N_x est le nombre d'individus réellement présents à la distance x . On peut donc écrire :

$$\sum n_x \cdot x = \sum N_x \cdot g(x) \cdot x \quad \text{et} \quad \sum n_x = \sum N_x \cdot g(x)$$

Les individus sont supposés être uniformément distribués dans l'espace, donc N_x est constant sur $[0 ; w]$. Il vient alors :

$$\sum n_x \cdot x = N_x \cdot \sum x \cdot g(x) \quad \text{et} \quad \sum n_x = N_x \cdot \sum g(x)$$

et l'équation (6) peut s'écrire :

$$DMP = \frac{\sum x \cdot g(x)}{\sum g(x)}$$

Par analogie, si x est une variable continue sur $[0 ; w]$:

$$DMP = \frac{\int_0^w x \cdot g(x) \cdot dx}{\int_0^w g(x) \cdot dx}$$

La fonction de détection $g(x)$ qui s'ajuste à la distribution des observations permet d'estimer la largeur effective μ selon (voir §1.2.2) :

$$\mu = \int_0^w g(x) \cdot dx$$

On peut donc exprimer la DMP en fonction de la largeur effective μ :

$$DMP = \frac{\int_0^w x \cdot g(x) \cdot dx}{\mu}$$

La DMP est une expression de la fonction de détection $g(x)$. Sa relation avec la largeur effective μ dépend de la forme de $g(x)$. L'écart entre les deux méthodes d'estimation dépend donc de la détectabilité des poissons (*i.e.*, de la forme de leur profil de détection).

3.3 Comparaison des valeurs de μ et DMP pour différents modèles de $g(x)$

La DMP et la largeur effective μ peuvent à présent être comparées pour différents profils de détection. Des fonctions de détection théoriques ont été considérées pour simuler différents cas de détectabilité. Les modèles de $g(x)$ qui ont été choisis sont les 3 fonctions clé proposées dans Buckland *et al.* (1993) :

- la fonction uniforme,
- la fonction « *Half-normal* »,
- la fonction « *Hazard-rate* ».

Chaque fonction de détection est définie sur l'intervalle de distance $[0 ; w]$. Pour estimer les valeurs de μ et DMP il suffit de calculer les intégrales des fonctions $g(x)$ et $x \cdot g(x)$ sur cet intervalle.

3.3.1 Fonction uniforme

La fonction uniforme traduit une détectabilité certaine sur l'intervalle $[0 ; w]$:

$$g(x) = 1$$

On montre facilement que :

$$\int_0^w g(x) \cdot dx = [x]_0^w = w \quad \Rightarrow \quad \mu = w$$

$$\int_0^w x \cdot g(x) \cdot dx = \left[\frac{x^2}{2} \right]_0^w = \frac{w^2}{2} \quad \Rightarrow \quad DMP = \frac{w}{2}$$

$$\text{soit } \mu = 2 \cdot DMP$$

Dans le cas d'une distribution uniforme des individus en fonction de leur distance d'observation, la largeur effective est égale au double de la DMP.

3.3.2 Fonction « *Half-normal* »

Le modèle « *Half-normal* » est adapté aux profils de détection strictement décroissants. Son expression est la suivante :

$$g(x) = e^{-\frac{x^2}{2s^2}}$$

Un paramètre de forme (s) détermine le degré d'aplatissement de la courbe de détection qui traduit la rapidité de cette décroissance par rapport à x (figure II.17).

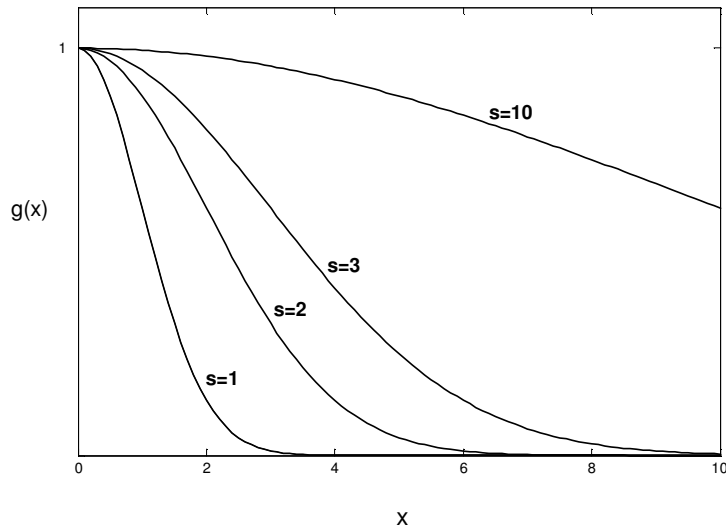


Figure II.17. Tracé du modèle « *Half-normal* » de la fonction de détection pour différentes valeurs de s .

La largeur effective et la DMP ont été calculées sur l'intervalle de distance $[0 ; 10 \text{ m}]$ en faisant varier s (figure II.18). Le rapport μ/DMP prend des valeurs situées entre 1,5 et 2,0. Minimal pour des modèles marqués par une détectabilité qui décroît rapidement, il tend vers 2 quand s augmente, *i.e.*, à mesure que le profil de détection se rapproche d'une distribution uniforme.

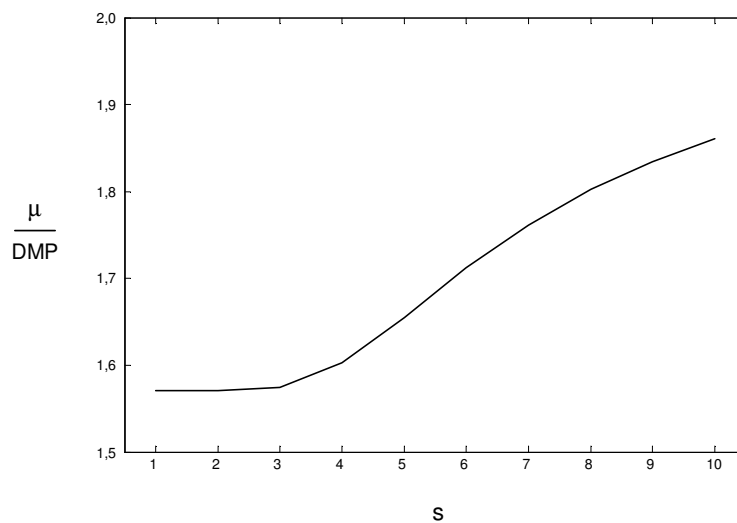


Figure II.18. Rapport μ/DMP du modèle « *Half-normal* » pour des valeurs croissantes du paramètre s .

3.3.3 Fonction « *Hazard-rate* »

Le modèle « *Hazard-rate* » s'ajuste aux distributions marquées par un plateau au voisinage de la ligne du transect. Ce plateau traduit une détectabilité qui reste certaine à proximité de la ligne avant de diminuer (contrairement à la fonction « *Half-normal* » où la décroissance est immédiate). Son expression est la suivante :

$$g(x) = 1 - e^{-\left(\frac{x}{s}\right)^{-b}}$$

Son ajustement dépend de 2 paramètres : le paramètre de forme (s) qui détermine le degré d'aplatissement, et un paramètre d'échelle (b) qui traduit l'extension du plateau (figure II.19).

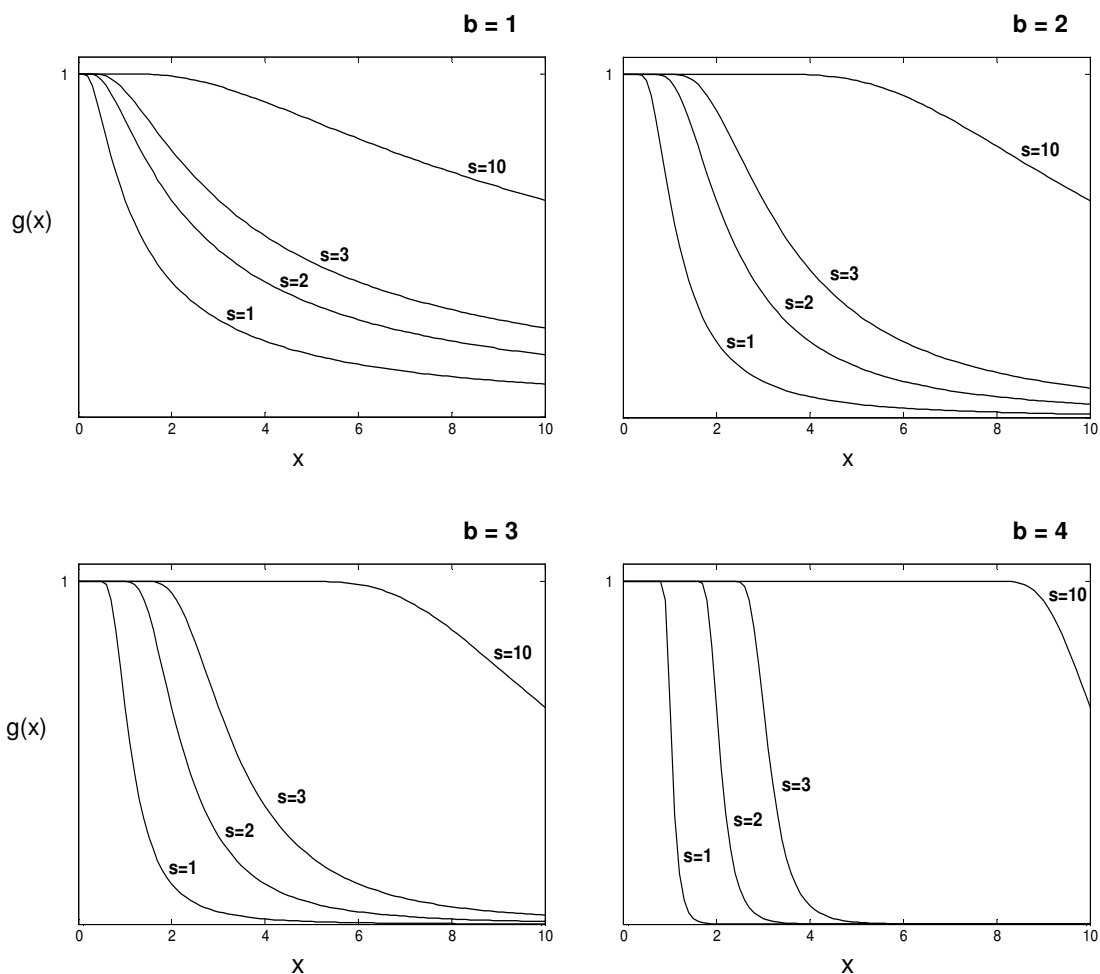


Figure II.19. Tracés du modèle « *Hazard-rate* » de $g(x)$ pour différentes valeurs des paramètres b et s .

La largeur effective et la DMP ont été calculées sur l'intervalle $[0 ; 10 \text{ m}]$ en faisant varier b et s (figure II.20). Le rapport μ/DMP prend des valeurs situées entre 0,9 et 2,0. Il tend vers 2 à mesure que b et s augmentent (à mesure que le profil de détection se rapproche d'une distribution uniforme).

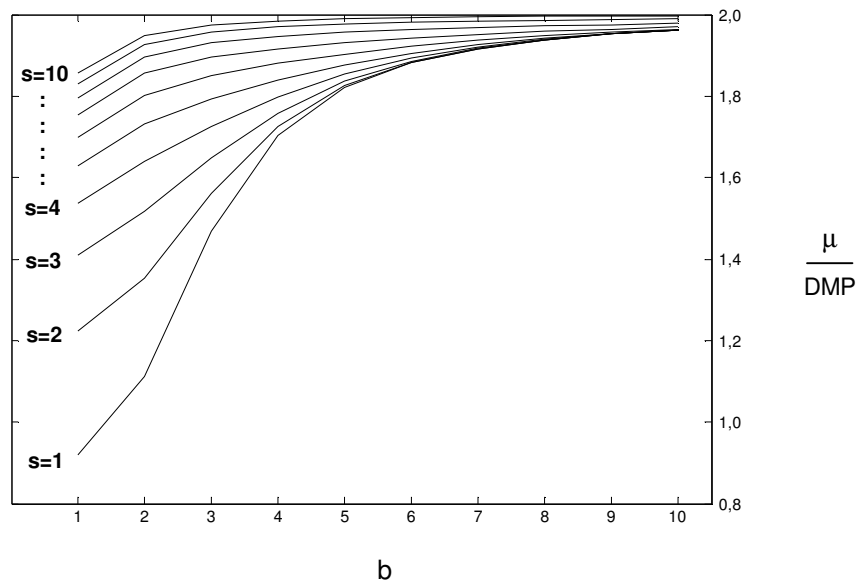


Figure II.20. Rapport μ/DMP du modèle « *Hazard-rate* » pour des valeurs croissantes de s et b .

3.4 Conclusion sur l'estimation de la densité avec la DMP

3.4.1 Conditions d'application

En synthétisant un profil de détection par un seul paramètre, le calcul de la DMP cherche à estimer la densité en tenant compte de la détectabilité des poissons. La DMP est un modèle empirique qui fournit une approximation de la largeur effective. Bien que son mode de calcul soit relativement simple, la fonction de détection intervient dans sa formulation. La DMP repose donc sur les hypothèses de base de la théorie du « *Distance sampling* » : une détectabilité certaine sur la ligne du transect [$g(0)=1$] et une détection des poissons à leur position initiale, avant tout mouvement de fuite éventuel [$g(x)$ monotone décroissante]. Si ces hypothèses ne sont pas confirmées, l'estimation de la densité par les distances n'est pas fondée, car la détectabilité des poissons ne peut être correctement appréhendée. Le calcul de la DMP n'est pas dégagé de ces contraintes même si son calcul ne pose pas de difficultés particulières.

Dans la section précédente, la méta-analyse des observations de poissons récifaux de Nouvelle-Calédonie a montré que la plupart des profils de détection ne satisfont pas aux hypothèses du « *Distance sampling* », en raison d'un mouvement de fuite caractérisé. Pour ces profils, l'utilisation de la DMP n'est pas plus appropriée que la recherche d'un modèle de détection. L'examen préliminaire de la forme des profils de détection est donc indispensable pour vérifier que les hypothèses du « *Distance sampling* » sont satisfaites.

3.4.2 Qualité de l'approximation de μ et conséquences sur les estimations

La qualité de l'approximation de la largeur effective μ par la DMP dépend de la forme de la fonction de détection $g(x)$. Dans le cas particulier d'une distribution uniforme des observations, cette approximation est juste :

$$DMP = \frac{\mu}{2}$$

La DMP fournit dans ce cas précis une estimation exacte de la largeur effective. Les densités obtenues par les deux méthodes seraient donc strictement identiques.

Lorsque la détectabilité n'est pas uniforme, tous les modèles testés montrent que :

$$DMP > \frac{\mu}{2}$$

L'erreur sur l'approximation augmente à mesure que le modèle s'écarte d'une distribution uniforme. La méthode de la DMP est alors susceptible de sous-estimer la densité par rapport à la méthode de la largeur effective. Cette sous-estimation est d'autant plus forte que la détectabilité des poissons chute rapidement entre 0 et 10 m : la densité estimée par la DMP peut être égale à la moitié de celle estimée avec la largeur effective pour des profils très resserrés près de la ligne du transect.

L'analyse du processus de détection des poissons en plongée a montré qu'entre 0 et 8 m la détectabilité de la plupart des espèces décroît. Cette décroissance est parfois brutale, en particulier pour les espèces cryptiques et les poissons de petite taille. Pour ces poissons, la méthode de la DMP sous-estime la densité. Pour les poissons de grande taille et les espèces craintives, le phénomène de fuite provoque un étalement des distributions. Si l'on admet qu'une distribution uniforme est une bonne approximation de ces profils de détection, alors le calcul de la DMP peut être considéré comme une bonne alternative à la modélisation de $g(x)$. Il convient cependant de souligner que dans le cas d'une détectabilité certaine entre 0 et 10 m, l'échantillonnage par les distances n'apporte aucun avantage par rapport à un comptage sur transect en bande.

3.4.3 Utilisation pratique de la DMP

De manière pratique, l'utilisation de la DMP doit s'appuyer sur une étape exploratoire permettant de contrôler la forme des profils de détection. Si les hypothèses du « *Distance sampling* » ne sont pas respectées, en particulier du fait d'un mouvement de fuite des poissons en réponse à la présence du plongeur, l'estimation de la densité avec la DMP n'est pas fondée. Dans ce cas précis, un regroupement des observations peut être opéré afin de rétablir la monotonie du profil de détection (voir section suivante).

D'autre part, lorsque les observations sont effectuées **des deux côtés de la ligne du transect**, la formule à appliquer n'est pas celle qui est donnée dans la littérature (voir Kulbicki *et al.* 1994, 1995, 1996, 2000, Wantiez *et al.* 1997, Letourneur *et al.* 1998, 1999, 2000, Labrosse *et al.* 2001) mais la suivante :

$$D = \frac{n}{4 \cdot L \cdot DMP} \quad (\text{à comparer avec } D = \frac{n}{2 \cdot L \cdot \mu})$$

Cette ambiguïté étant levée, il convient de reconsidérer l'ensemble des estimations de densité réalisées à ce jour en Nouvelle-Calédonie. En appliquant correctement le calcul de la DMP,

nous avons observé que les densités ont été initialement surestimées d'un facteur 2 dans les baies de Nouméa, sur le récif Aboré et sur les fonds meubles lagonaires de l'atoll d'Ouvéa.

Enfin, une dernière remarque concerne l'estimation de la **richesse spécifique d'un peuplement** à partir des transects en ligne. Sans unité de surface clairement définie, il n'est pas souhaitable de considérer le nombre d'espèces observées sur un transect en ligne comme une estimation de la richesse spécifique du peuplement. Cette estimation doit être réalisée en bornant *a posteriori* le champ observé, c'est-à-dire en comptabilisant l'ensemble des espèces observées jusqu'à une certaine distance seulement. La comparaison de la richesse spécifique de peuplements différents ne peut évidemment se faire que dans le cas où la surface déterminée *a posteriori* est identique.

4 APPLICATION DES MODELES DE DETECTION AUX OBSERVATIONS DE POISSONS RECIFAUX

Le relevé des distances fournit des informations importantes sur la détectabilité des poissons et sur leur distribution par rapport à l'observateur. Ces informations ont permis d'identifier et de quantifier de nombreux biais affectant les estimations d'abondance par les méthodes classiques. Les limites de l'utilisation de la DMP ayant été établies, il convient à présent de proposer une alternative pour estimer la densité des poissons récifaux à partir des distances de détection. Nous proposons ici une stratégie d'analyse permettant d'estimer la largeur effective pour chacune des espèces d'un peuplement. S'inspirant de l'analyse du processus de détection, cette stratégie repose sur le regroupement des observations selon leur détectabilité. L'objectif est alors d'estimer la largeur effective pour chaque profil de détection défini par les critères de stratification. Cette approche est appliquée aux observations effectuées sur l'atoll d'Ouvéa. Au-delà du simple cas d'application destiné à illustrer notre démarche méthodologique, cette analyse fournit les estimations requises pour l'élaboration d'un modèle trophique de l'écosystème lagunaire de l'atoll²⁰.

4.1 Matériel et méthodes

4.1.1 Préparation des données

- *Les données analysées*

Les données ont été recueillies lors de différentes campagnes effectuées par l'IRD entre 1991 et 1992 sur l'atoll d'Ouvéa. Les comptages visuels ont été réalisés par 2 plongeurs. La méthode utilisée est celle des transects en ligne. L'échantillonnage a porté sur les peuplements de la couronne récifale et de la plaine lagunaire de l'atoll. Dans ces deux biotopes, la technique a été

²⁰ Cette étude fait l'objet du chapitre V

adaptée à l'architecture de l'habitat et à la richesse des peuplements (tableau II.5). Sur les fonds meubles lagunaires, 46 stations ont été disposées selon un plan d'échantillonnage systématique. Sur chaque station, un transect a été effectué par les 2 plongeurs évoluant en parallèle le long d'une ligne de 100 m de long. De part et d'autre de cette ligne, chaque plongeur a dénombré les poissons et relevé les distances sur son côté. On considère dans la présente analyse qu'un transect sur les fonds meubles correspond à 2 transects juxtaposés (un par plongeur). Sur les récifs, où les peuplements sont plus abondants et la structure de l'habitat plus complexe, 59 stations d'échantillonnage ont été disposées aléatoirement de façon à couvrir l'ensemble de la couronne récifale. Sauf exception, 2 transects de 50 m de long ont été effectués sur chaque station, chacun par un seul plongeur, les poissons étant dénombrés des deux côtés de la ligne. Sur l'ensemble de la campagne, 18 055 observations de poissons ont ainsi été réalisées. Sur un total de 453 espèces détectées, un quart seulement ont été observées à plus de 40 reprises.

Tableau II.5. Descriptif du plan d'échantillonnage et bilan des observations de poissons réalisées sur transect en ligne à Ouvéa.

Biotope	Stations	Transects	Observations	Poissons	Espèces
Récifs	59	115 (1 plongeur/transect)	14 953	220 726	413
Lagon	46	2 × 46 (2 plongeurs/transect)	3 102	51 487	219
Total	105	207	18 055	272 213	453

- *Codage des distances*

Les distances ont été regroupées en classes de distance conformément au codage effectué pour la description du processus de détection. Par contre, la valeur de distance conservée ici pour l'observation d'un banc de poissons n'est pas la moyenne des 2 distances encadrant le banc. Nous supposons que les n individus d'un banc se répartissent uniformément entre ces 2 bornes. En considérant les différentes distances successivement couvertes par le banc plutôt que sa position moyenne, la distribution des poissons par rapport à l'observateur est ainsi mieux représentée. Par exemple, l'observation d'un groupe de 1 000 individus entre 1 et 6 mètres a été remplacée par 5 observations d'un groupe de 200 individus aux classes de distances [1 ; 2m[, [2 ; 3m[, [3 ; 4m[, [4 ; 5m[et [5 ; 6 m[. Cette façon de procéder est mieux adaptée à notre objectif d'estimer la densité par ajustement d'une fonction de détection. Elle permet en outre de calculer *a posteriori* la densité sur une bande fictive de largeur voulue, à titre de comparaison. Le nombre d'observations est artificiellement multiplié (on passe de 18 055 à 28 764 observations), mais le total des individus dénombrés ne s'en trouve pas modifié. Les observations effectuées au-delà de 11 m ont été supprimées, ce qui correspond à une perte de 3 % des observations. On considère ainsi 11 classes de distance totalisant 28 015 observations.

- *Codage des facteurs pour la stratification des observations*

Comme précédemment, notre démarche repose sur une stratification des observations en fonction de critères de détectabilité définis arbitrairement. On suppose ainsi qu'il est possible de regrouper les observations d'espèces selon certains caractères biologiques favorisant leur détectabilité, et selon les conditions d'échantillonnage (plongeur, visibilité, habitat). On fait donc à nouveau l'hypothèse que tous les poissons affectés des mêmes critères de détectabilité définissent un même type de profil de détection (ils ont tous une détectabilité homogène se traduisant par une distribution caractéristique des observations en fonction des distances). Les critères de stratification ont été définis en mettant à profit les résultats obtenus dans l'analyse du processus de détection des poissons. Certains critères ont été modifiés alors que d'autres ont été ajoutés pour une stratification adaptée au contexte environnemental (tableau II.6) :

- *Les caractéristiques de la cible* : les facteurs **Taille** et **Nombre** sont conservés compte tenu de leur influence sur la détectabilité des poissons. La délimitation de certaines des modalités de ces facteurs a toutefois été adaptée aux observations. Le facteur **Comportement** est également conservé. Le facteur **Exposition** remplace le degré de **Crypticité** : il permet de discerner les espèces selon leur degré d'exposition à la vue de l'observateur, c'est-à-dire les espèces *cryptiques* définies précédemment, les espèces *benthiques* (fortement associées au substrat) et les espèces *pélagiques* au sens large (necto-benthiques et pélagiques). A l'inverse, les facteurs **Dessin** et **Coloration** sont abandonnés en l'absence d'effet significatif sur la détectabilité des poissons. On gagne ainsi quelques degrés de liberté.
- *Les caractéristiques de l'observateur* : le facteur **Plongeur** est conservé, avec un nombre plus réduit de modalités puisque 2 plongeurs seulement ont participé à l'échantillonnage.
- *Les conditions d'observation* : le facteur **Visibilité** est également maintenu, mais les modalités ont été modifiées. Enfin, le facteur **Habitat** a été défini pour discriminer les observations réalisées sur les récifs et sur les fonds meubles lagunaires, l'architecture de l'habitat étant susceptible d'influencer la détectabilité des poissons.

Tableau II.6. Présentation des modalités des critères de stratification.

Facteur	Modalités			
Taille	< à 10 cm	de 10 à 19 cm	de 20 à 39 cm	> à 39 cm
Nombre	1 individu	2 ou 3 ind.	de 4 à 9 ind.	> à 9 ind.
Comportement	indifférent	curieux	craintif	
Exposition	cryptique	benthique	pélagique	
Plongeur	M. Kulbicki	G. Mou-Tham		
Habitat	récif	lagon		
Visibilité	< à 11 m	de 11 à 15 m	de 16 à 20 m	> à 20 m

4.1.2 Organisation des données pour le traitement

Sur un schéma identique à celui de la précédente analyse, les données ont été organisées en 2 tableaux dont les lignes correspondent (figure II.21) :

- un tableau de contingence (C) croisant les effectifs des observations des 11 classes de distance pour l'ensemble des combinaisons des modalités représentées (883 combinaisons de modalités sur un total théorique de 2 304).
- un tableau (M) regroupant les modalités des 7 facteurs, qui permet d'identifier les lignes du tableau de contingence.

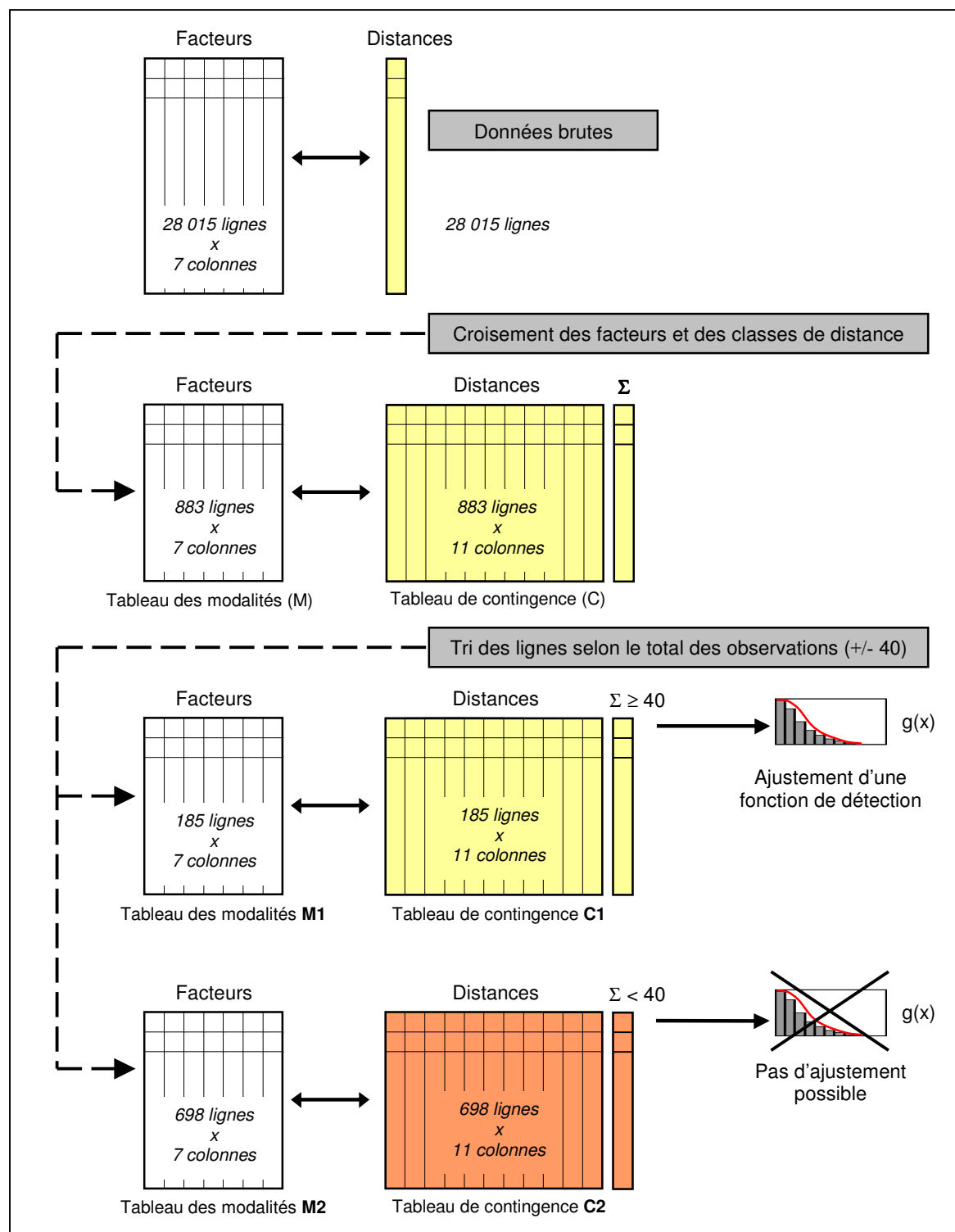


Figure II.21. Préparation des données pour l'estimation de la largeur effective de l'ensemble des espèces.

Pour chaque ligne du tableau (C) totalisant au moins 40 observations, il est possible de tracer un profil de détection et d'y ajuster un modèle de la fonction $g(x)$. Cent quatre-vingt-cinq lignes satisfont à cette condition. Elles sont regroupées dans un sous-tableau (C1) et identifiées par les combinaisons correspondantes (sous-tableau M1). Les lignes restantes sont groupées selon le même schéma (sous-tableaux C2 et M2).

4.1.3 Stratégie d'analyse

L'objectif de l'analyse est ici d'estimer une valeur de la largeur effective μ pour chaque distribution d'observations du tableau C. Selon la théorie, la largeur effective est déterminée à la suite de l'ajustement d'une fonction de détection $g(x)$ à la distribution des observations en fonction des distances. Dans le cas présent, cette opération est confrontée à 2 difficultés principales :

- L'ajustement d'une fonction de détection nécessite la mise en œuvre de différentes étapes : (1) le regroupement de certaines distances pour gommer des effets d'arrondis ou un phénomène de fuite, (2) la sélection des modèles candidats à l'ajustement et leur paramétrage, et (3) la sélection du modèle approprié. Estimer la largeur effective pour 185 distributions (tableau C1) est donc un processus fastidieux. Le programme DISTANCE 4.1 permet toutefois de traiter simultanément plusieurs profils, à condition qu'ils aient une forme similaire. Le regroupement des distances et le paramétrage des modèles est alors identique pour l'ensemble de ces distributions, le programme se chargeant simplement d'affiner les ajustements pour chaque profil. Il convient donc de regrouper au préalable les profils selon leur forme.
- L'ajustement d'une fonction de détection nécessite au minimum 40 observations pour une distribution. Or, 698 lignes ne satisfont pas cette condition (tableau C2). Il convient donc de développer une stratégie permettant d'estimer la largeur effective pour ces distributions sans passer par l'ajustement d'une fonction de détection.

La stratégie d'analyse qui a été choisie s'articule en 3 étapes exposées ci-dessous (voir également la figure II.22).

- *Exploration des données*

Cette phase exploratoire a un double objectif. Elle est destinée dans un premier temps à fournir une description synthétique de l'ensemble des observations de poissons et des distances associées. Une analyse factorielle des correspondances (AFC) est donc appliquée sur le tableau de contingence C1. Comme précédemment, cette analyse doit permettre de définir une typologie pour les 185 profils de détection, illustrée par le tableau des modalités des facteurs M1 (modalités utilisés en variables supplémentaires). Une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) est ensuite effectuée sur les coordonnées factorielles des 185 profils (coordonnées sur les 2 premiers axes factoriels). Elle est destinée à regrouper les profils de forme similaire afin de limiter les procédures de paramétrages pour l'ajustement des fonctions de détection. Le regroupement est fondé sur le critère d'agrégation de Ward. A ce titre, l'utilisation d'une méthode de classification couplée à une analyse factorielle est particulièrement appropriée. Le critère d'agrégation de Ward fondé sur la réduction minimale de la variance est adapté à l'AFC dont les coordonnées factorielles sont issues d'un calcul

d'inertie. La classification est réalisée sur les 2 premiers axes de l'AFC, un sous-espace de dimensions réduites défini par les facteurs restituant le maximum de l'inertie du tableau de contingence. De cette façon, les fluctuations aléatoires prises en compte par les axes factoriels suivants sont éliminées. Dans une perspective d'exploration des données, les 2 techniques se valident mutuellement (Lebart *et al.* 2000).

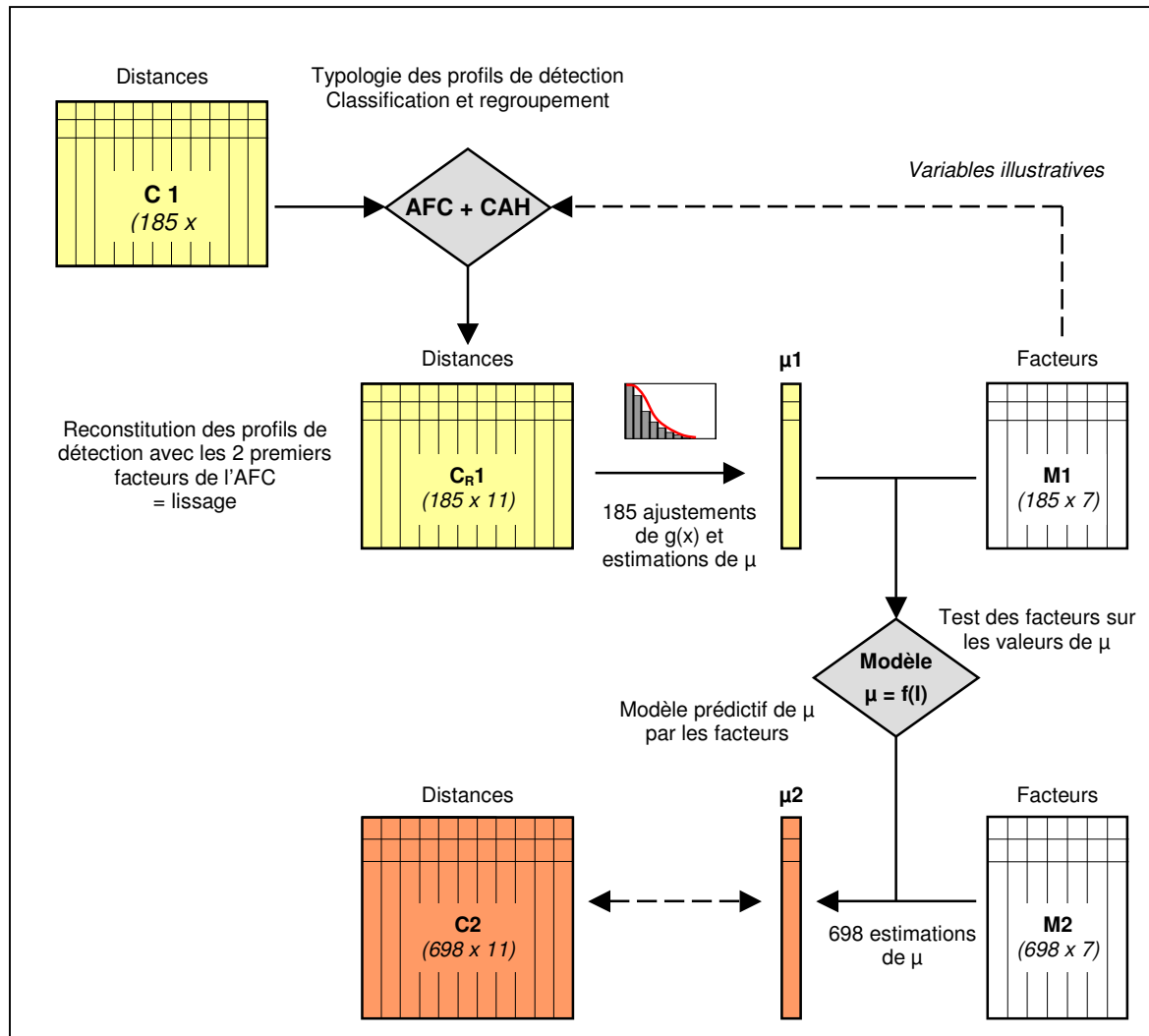


Figure II.22. Démarche de l'analyse.

Enfin, les profils sont lissés en reconstituant le tableau de contingence C1 à l'aide des 2 premières valeurs propres de l'AFC. Soit f_{ij} la fréquence observée dans le tableau C1 à l'intersection de la ligne i et de la colonne j, la formule de reconstitution des données à partir de p axes de l'AFC est donnée par (*e.g.*, Lebart *et al.* 2000) :

$$f_{ij} = f_{i.} f_{.j} \sum_{\alpha=1}^p \sqrt{\lambda_{\alpha}} L_{\alpha i} C_{\alpha j}$$

où $f_{i.}$ est la fréquence marginale de la ligne i (somme des fréquences sur les colonnes), $f_{.j}$ la fréquence marginale de la colonne j, λ_{α} la valeur propre de rang α , $L_{\alpha i}$ les coordonnées du point-ligne i sur l'axe de rang α et $C_{\alpha j}$ coordonnées du point-colonne j sur l'axe de rang α . Dans la

présente analyse, seuls les 2 premiers axes factoriels de l'AFC sont utilisés pour reconstituer les données. On réalise ainsi une approximation du tableau C1 par le premier plan factoriel, cette projection intégrant l'essentiel de l'information brute. Les données lissées forment un nouveau tableau C_{R1} qui se substitue au tableau C1 pour la suite de l'analyse. L'étape de modélisation de la fonction de détection est ici anticipée en s'assurant d'un paramétrage homogène des profils pour chaque classe.

- *Ajustement des fonctions de détection et estimation de μ pour les 185 profils*

A l'aide du logiciel DISTANCE 4.1, une fonction de détection est ajustée pour chacun des 185 profils reconstitués (tableau C_{R1}). Ces ajustements sont réalisés par grappes : les profils d'une même classe sont traités successivement avec un paramétrage global, le nombre de modèles candidats à l'ajustement étant limité en raison de l'homogénéité de forme des profils. Le regroupement des distances est le même pour tous ces profils. Le programme traite ensuite chaque profil séparément en comparant les différents ajustements possibles. Pour chaque profil, le modèle de $g(x)$ est choisi parmi les différents modèles candidats sur la base des 3 critères statistiques fournis par le programme : (1) un test sur le rapport des vraisemblances, qui compare les différentes possibilités d'ajustement pour une même fonction clé ; (2) le critère d'information d'Akaike qui permet de comparer les ajustements par des fonctions clés différentes ; (3) un test de conformité du Chi-2 qui permet d'évaluer la qualité de l'ajustement. La largeur effective μ est estimée en sortie pour chaque profil avec une variance d'estimation.

- *Modélisation de μ par les facteurs et prédictions pour les 698 profils*

Pour les 698 distributions pour lesquelles un ajustement de $g(x)$ n'est pas possible, la largeur effective est estimée indirectement grâce à la relation liant C1 et M1. A l'aide de la fonction *lm* du logiciel R déjà utilisée précédemment, un modèle linéaire est réalisé afin de tester l'effet des 7 facteurs (facteurs explicatifs) sur les 185 valeurs de la largeur effective (variable dépendante). Le modèle obtenu est ensuite utilisé à des fins prédictives : grâce aux combinaisons des modalités du tableau M2, une valeur de μ sera estimée pour les 698 profils du tableau C2.

4.1.4 Estimation finale de la densité

La stratégie précédente permet d'estimer une largeur effective pour les 883 distributions d'observation définies par les critères de stratification retenus. Il est ensuite possible d'attribuer à chacune des 28 015 observations de départ une valeur de μ , étape essentielle pour estimer la densité. Une même espèce peut ainsi présenter des largeurs effectives variées selon le nombre de combinaisons des critères qui caractérisent les observations. Pour chaque combinaison de cette espèce, on estime une *densité partielle* en ramenant le nombre d'individus comptabilisés entre 0 et 11 m à la surface calculée avec la largeur effective associée à la combinaison (voir équation 4, §1.2.2). La densité totale de l'espèce sur un transect est finalement obtenue en sommant les densités partielles associées à chaque combinaison de critères. L'ensemble de ces estimations sont présentées dans le chapitre V qui traite spécifiquement des peuplements de l'atoll d'Ouvéa.

4.2 Résultats

4.2.1 Phase exploratoire

- *AFC du tableau de contingence*

Les deux premiers axes factoriels de l'AFC restituent 69 % de l'inertie totale du tableau de contingence C1 (figure II.23). Les classes de distance se répartissent de manière quasi-ordonnée sur le premier axe factoriel F1. Cet axe ordonne les profils de détection selon l'étendue de leur distribution, depuis des distributions resserrées à proximité du plongeur (coordonnées positives) jusqu'à des distributions de plus en plus étendues (coordonnées négatives). Il restitue l'information principale du tableau de contingence (51 % de l'inertie totale). Cette tendance générale est modulée par l'axe F2 qui discrimine les profils en fonction de la présence d'un mode décalé de 0 dans les distributions. On retrouve ainsi dans le demi-plan des coordonnées positives des profils présentant des pics d'observation aux distances 4 et 7 (respectivement [3 ; 4m[et [6 ; 7m[) qui s'opposent à des distributions à la décroissance monotone regroupées dans le demi-plan des coordonnées négatives.

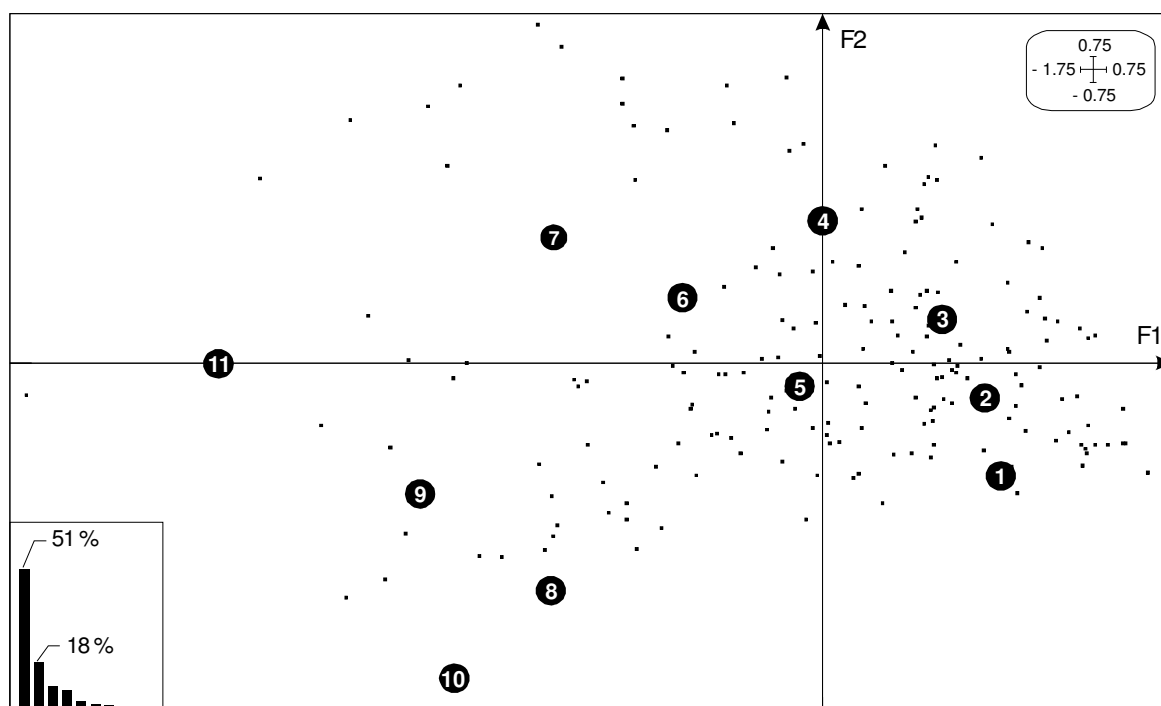


Figure II.23. Carte factorielle de l'AFC du tableau de contingence avec représentation simultanée des lignes (combinaisons) et des colonnes (distances), et histogramme des valeurs propres associées aux axes factoriels. Les points représentent la position des lignes, les cercles numérotés la position des colonnes.

- *Projection des facteurs en variables illustratives*

La figure II.24 représente la projection des barycentres des modalités des facteurs sur le premier plan factoriel. Les fréquences d'association de chaque modalité avec l'ensemble des 185 profils de détection sont consignées dans le tableau II.7.

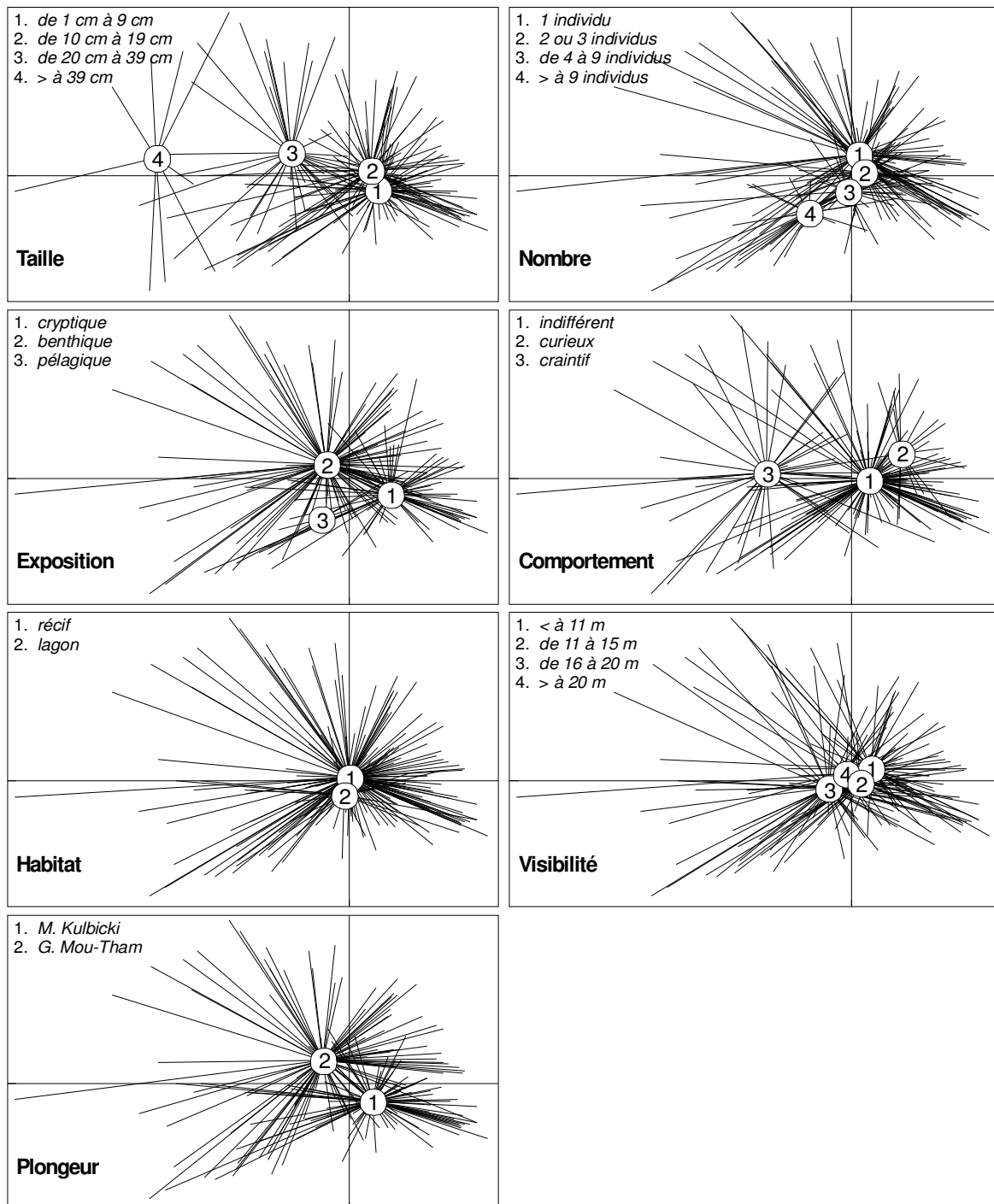


Figure II.24. Projection du centre de gravité de chaque modalité (point moyen des coordonnées factorielles de l'ensemble des individus-lignes caractérisés par la modalité) sur le premier plan factoriel. Chaque centre de gravité est relié aux individus-lignes caractérisés par la modalité correspondante.

La taille des poissons est fortement associée à l'axe F1 : les profils de détection des poissons sont de plus en plus étendus à mesure que la taille de ces derniers augmente. Le nombre de poissons par observation suit également ce gradient mais dans une moindre mesure. Les poissons benthiques sont opposés aux cryptiques sur l'axe F1, ces derniers étant caractérisés par des profils resserrés près de l'observateur. Il est difficile de conclure à un effet significatif des poissons pélagiques compte tenu du faible nombre de profils qui les caractérisent. On

remarque également que le comportement des poissons apparaît fortement lié au gradient mis en évidence par l'axe F1. Les poissons craintifs ont globalement des distributions plus étendues que les poissons indifférents et que les poissons dits curieux. A l'inverse de la précédente analyse, les profils des poissons curieux semblent se détacher significativement des profils des poissons indifférents sur ce premier axe factoriel. L'habitat et la visibilité ne semblent pas avoir d'effet sur la forme des profils de détection. Par contre, l'effet du plongeur est très net sur F1 et F2, les profils de détection marqués par un pic étant caractéristiques du plongeur 2.

Tableau II.7. Fréquence des modalités des facteurs candidats sur l'ensemble des combinaisons (n=185).

Facteur	Indicatrice	Modalité	Fréq.	Facteur	Indicatrice	Modalité	Fréq.
Taille	1	< à 10 cm	40	Nombre	1	1 individu	42
	2	de 10 cm à 19 cm	36		2	2 ou 3 individus	27
	3	de 20 cm à 39 cm	19		3	de 4 à 9 individus	15
	4	> à 39 cm	5		4	> à 9 individus	16
Exposition	1	cryptique	35	Comportement	1	indifférent	72
	2	benthique	61		2	curieux	8
	3	pélagique	4		3	craintif	20
Habitat	1	récif	86	Visibilité	1	< à 11 m	29
	2	lagon	14		2	de 11 à 15 m	20
Plongeur	1	M. Kulbicki	52		3	de 16 à 20 m	35
	2	G. Mou-Tham	48		4	> à 20 m	16

- *Classification Ascendante Hiérarchique*

La classification est réalisée sur les individus-lignes (profils de détection) caractérisés par leurs 2 premières coordonnées factorielles. Les individus à classer forment donc un nuage de 185 points d'un espace à 2 dimensions. La procédure aboutit à un arbre d'agrégation hiérarchique (figure II.25) construit sur le principe des voisins réciproques. La coupure de cet arbre à différents niveaux fournit une partition des profils de détection en classes plus ou moins homogènes. Parmi les partitions possibles (3, 6 et 9 classes), une partition en 9 classes a été retenue car elle assurait une meilleure homogénéité des profils de détection. La figure II.25 montre également la projection des centres de gravité des classes sur le premier plan factoriel de l'AFC et la dispersion des 185 profils de détection autour des centres de gravité de leur classe respective.

- *Reconstitution des profils de détection*

La reconstitution des données aboutit à la construction d'un tableau C_R1 qui rassemble les profils de détection reconstitués à partir des 2 premiers axes factoriels de l'AFC. Après reconstitution, il peut arriver que l'on obtienne des fréquences négatives pour certaines distributions. Ces dernières ont été réajustées en ajoutant à toutes les classes de distance la valeur absolue de la fréquence négative la plus élevée de la distribution. Les fréquences ont ensuite été arrondies à l'entier supérieur. Le nombre total d'observations de ces distributions s'en trouve ainsi modifié, mais pas la forme. La figure II.26 présente les profils de détection moyens de chacune des 9 classes définies par la CAH.

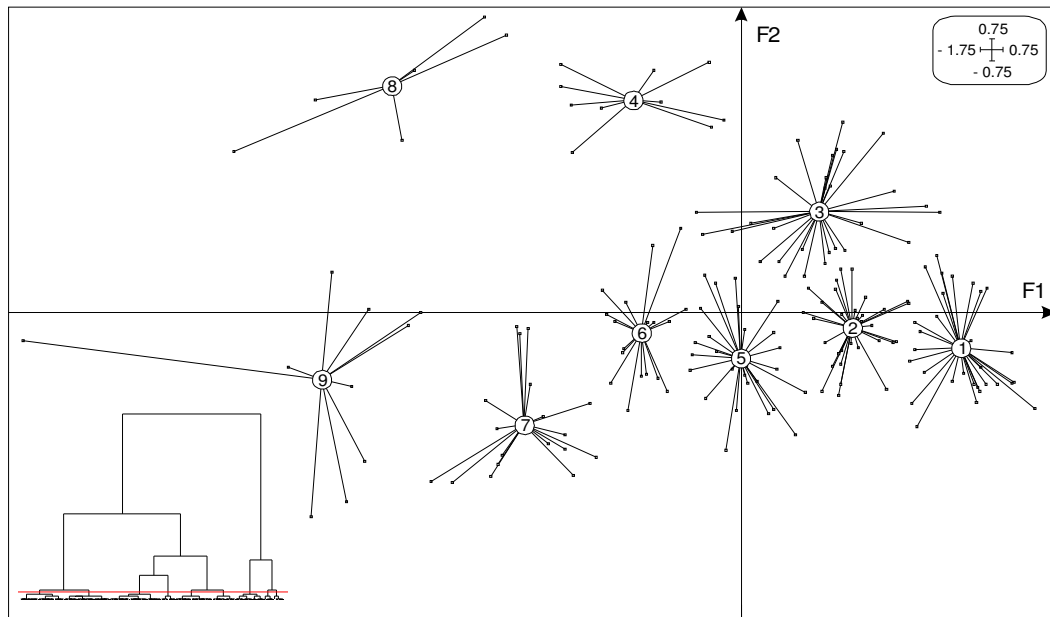


Figure II.25. Dendrogramme issu de la CAH et projection du centre de gravité des 9 classes de profils.

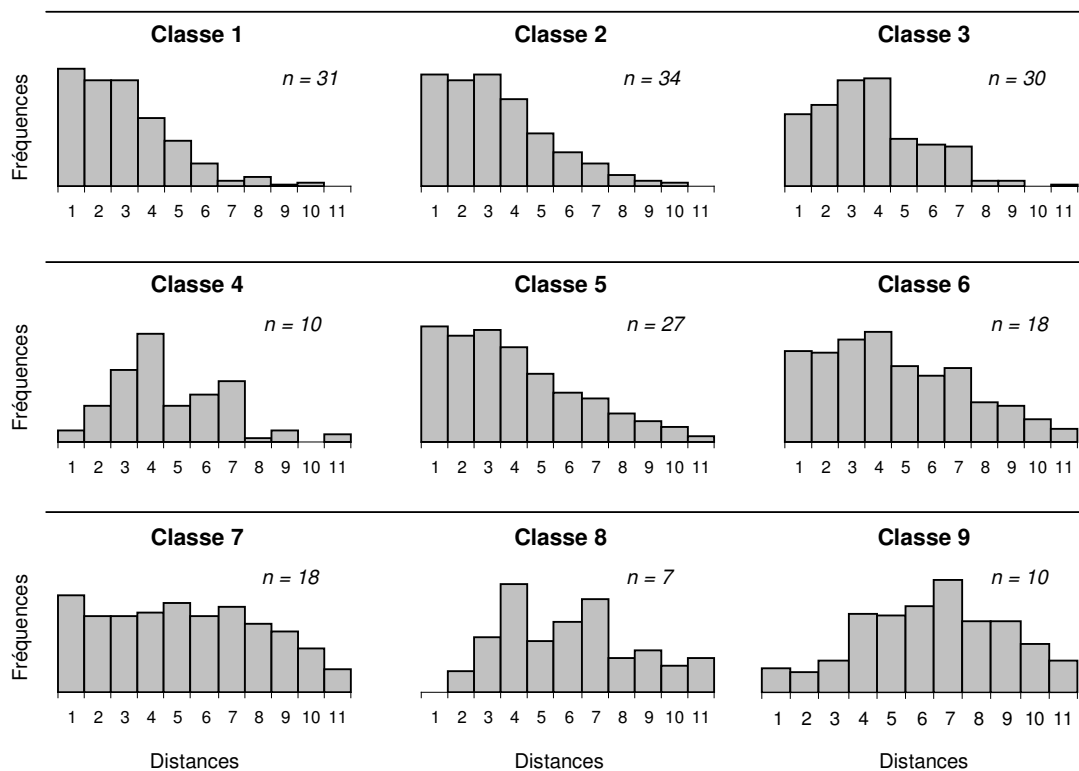


Figure II.26. Profil de détection moyen des 9 classes issues de la CAH, obtenu en calculant la moyenne des fréquences d'observation sur les n distributions reconstituées d'une même classe.

Cette représentation offre une vision globale des principales formes des 185 profils de détection. Les classes 1, 2, 5, 6 et 7 qui se succèdent le long de l'axe F1 regroupent des profils de plus en plus étendus sur les 11 classes de distance. Les profils de la classe 9 sont encore plus étendus mais font apparaître un déficit d'observation sur les 3 premiers mètres. Les

profils des classes 3, 4 et 8 traduisent bien les pics de fréquence aux classes de distances 4 et 7 révélés par le deuxième axe de l'AFC.

4.2.2 Phase inférentielle

- *Modélisation des fonctions de détection et estimation de la largeur effective*

Les fonctions de détection sont déterminées à l'aide de modèles d'ajustement proposés par le logiciel DISTANCE 4.1. Le processus est appliqué séparément pour chacune des 9 classes de profils définies par la CAH. Les profils regroupés dans une même classe subissent les mêmes règles de paramétrage. Ces règles concernent tout d'abord le regroupement de certaines classes de distances afin (1) de corriger la forme des profils qui doit être strictement décroissante, et (2) de gommer certaines irrégularités pouvant être attribuées à une tendance à arrondir certaines distances. Ce regroupement s'applique ainsi sur tous les profils d'une même classe. Pour rétablir la monotonie des profils trahissant un mouvement de fuite des poissons, l'ensemble des observations effectuées aux classes de distances comprises entre 0 et le mode de la distribution sont regroupées, considérant que les poissons ayant fui dans les premiers mètres se sont concentrés au niveau du mode. Les effets d'arrondis (autour des classes de distance 4 et 7) sont également effacés par un regroupement intuitif des distances encadrant l'irrégularité, en s'assurant qu'une telle modification convient à l'ensemble des profils de la classe considérée. Les transformations appliquées à chaque classe de profil peuvent s'observer sur la figure II.27. Les résultats pour les 185 profils sont présentés par classe en annexe II.3.

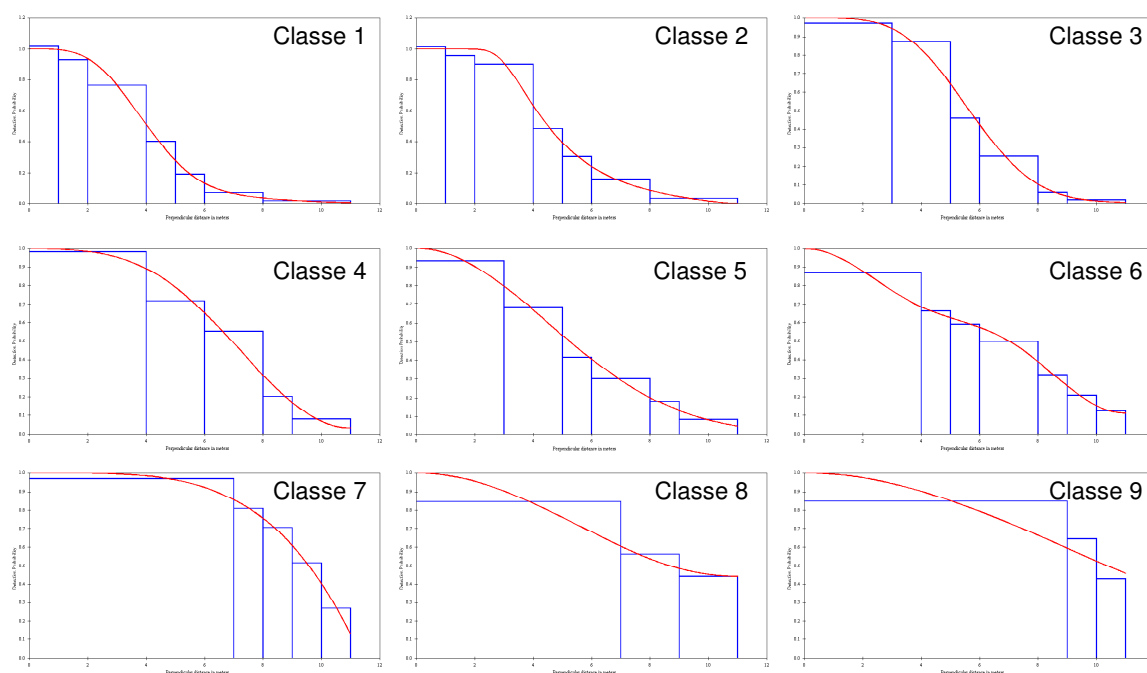


Figure II.27. Regroupements des classes de distance opérés sur les profils de détection des 9 classes de la CAH. Les règles de ce regroupement s'appliquent de façon identique sur tous les profils d'une même classe. Les profils représentés ici sont caractéristiques de la classe à laquelle ils appartiennent. A titre indicatif, le modèle d'ajustement est également représenté.

Pour une vue globale et synthétique, les valeurs de μ sont cartographiées sur le premier plan factoriel de l'AFC (figure II.28). Cette cartographie est obtenue par simple détermination d'une grille d'interpolation à partir des valeurs de μ associées aux 185 individus-lignes repérées par leurs coordonnées sur les axes F1 et F2. Les variations de la largeur effective suivent le gradient d'ordination de l'axe F1. A l'inverse, aucune relation n'est visible avec l'axe F2. C'est le résultat des regroupements des distances effectués sur les profils irréguliers pour rétablir une décroissance monotone et effacer les effets d'arrondis.

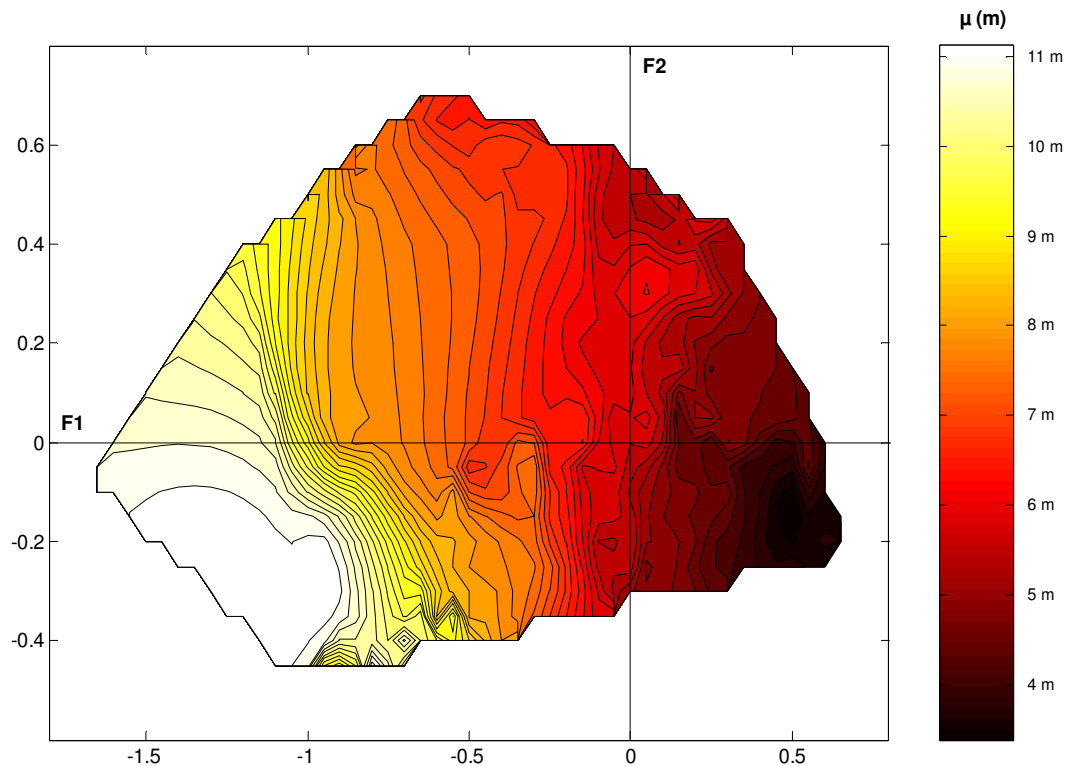


Figure II.28. Cartographie de la largeur effective μ sur le premier plan factoriel de l'AFC.

- *Modèle linéaire de la largeur effective*

Un modèle linéaire peut comme dans la précédente étude être utilisé pour tester l'effet des 8 facteurs sur une variable qui traduit la forme des profils de détection. On peut à présent tester leur effet sur la largeur effective. L'analyse a été conduite selon le même protocole. Le modèle final est présenté dans le tableau II.8. Il explique 77 % de la variance totale.

Logiquement, le facteur **Taille** est celui qui a l'effet le plus fort sur la largeur effective. Ce résultat souligne à nouveau l'influence de la taille des poissons sur leur détectabilité. Le facteur **Nombre**, secondaire dans l'analyse du processus de détection, et cette fois-ci bien plus significatif sur les observations d'Ouvéa. Les facteurs **Comportement** et **Exposition** conservent leur influence substantielle sur la détectabilité des poissons, celle du comportement étant pour partie déjà prise en compte par la taille. A l'inverse, le facteur **Visibilité** est beaucoup moins influent, et s'exprime principalement au travers du facteur **Comportement**. L'interaction entre ces deux facteurs est significative du fait d'une largeur effective bien plus

élevée pour des poissons craintifs détectés sur des transects où la visibilité est élevée. Le facteur **Plongeur** a un effet très significatif sur la largeur effective, principalement au travers de la taille des poissons. On retrouve ici une tendance détectée dans l'analyse du processus de description : les plongeurs 1 et 2 fournissent des profils de détection différents en fonction de la taille, principalement pour les tailles intermédiaires. Pour ces tailles, les profils de détection du plongeur 2 font apparaître des pics de fréquence à des distances élevées (aux alentours de 4 m et de 7 m). Cette tendance qui émergeait déjà de l'axe F2 de l'AFC (opposant les profils de détection des deux plongeurs) se confirme sur la largeur effective, plus élevée pour le plongeur 2 pour les tailles intermédiaires. Cette tendance s'observe principalement sur les récifs (interaction significative des facteurs **Plongeur** et **Habitat**). L'interaction entre les facteurs **Plongeur** et **Nombre** est d'un tout autre ordre. Elle trahit une différence significative dans la détectabilité des bancs de poissons (> à 20 individus) qui se traduit par une distribution quasi-uniforme des observations jusqu'à 11 m de la part du plongeur 2, et donc d'une largeur effective très élevée.

Tableau II.8. Résultats du modèle linéaire effectué sur la largeur effective μ (estimée par ajustement d'une fonction de détection). *ddl* : degré de liberté ; *SCE* : somme des carrés des écarts ; *CM* : carrés moyens ; *F* : rapport des variances ; * : $p=0,05$; *** : $p=0,001$.

Effets	ddl	SCE	CM	F
Taille	3	171,62	57,21	69,55 ***
Nombre	3	90,72	30,24	36,77 ***
Comportement	2	39,77	19,88	24,17 ***
Exposition	2	12,52	6,26	7,61 ***
Plongeur : Taille	4	56,47	14,12	17,16 ***
Plongeur : Habitat	2	19,30	9,65	11,73 ***
Plongeur : Nombre	3	17,23	5,74	6,98 ***
Comportement : Visibilité	9	18,63	2,07	2,52 *
Résidus	156	128,31	0,82	

- *Prédiction de la largeur effective par modèle linéaire*

Le modèle linéaire peut être utilisé à des fins prédictives, sous l'hypothèse qu'une valeur de la largeur effective est une réalisation d'une variable aléatoire gaussienne dont la moyenne est une fonction des variables explicatives. Il s'exprime de la façon suivante :

$$\mu = \text{Taille} + \text{Nombre} + \text{Comportement} + \text{Exposition}$$

$$+ \text{Plongeur:Taille} + \text{Plongeur:Habitat} + \text{Plongeur:Nombre} + \text{Comportement:Visibilité}$$

On peut dans un premier temps ré-estimer les valeurs de μ conformément au modèle, pour contrôler la qualité du modèle prédictif. Si la distribution des résidus s'écarte peu d'une loi normale (figure II.29a), leur dispersion augmente avec les valeurs prédites par le modèle (figure II.29b). La qualité de la prédiction semble médiocre pour des valeurs élevées de la largeur effective. La relation entre les valeurs prédites et les valeurs observées de la largeur effective (valeurs estimées via les modèles de détection) est bien linéaire (figure II.29c).

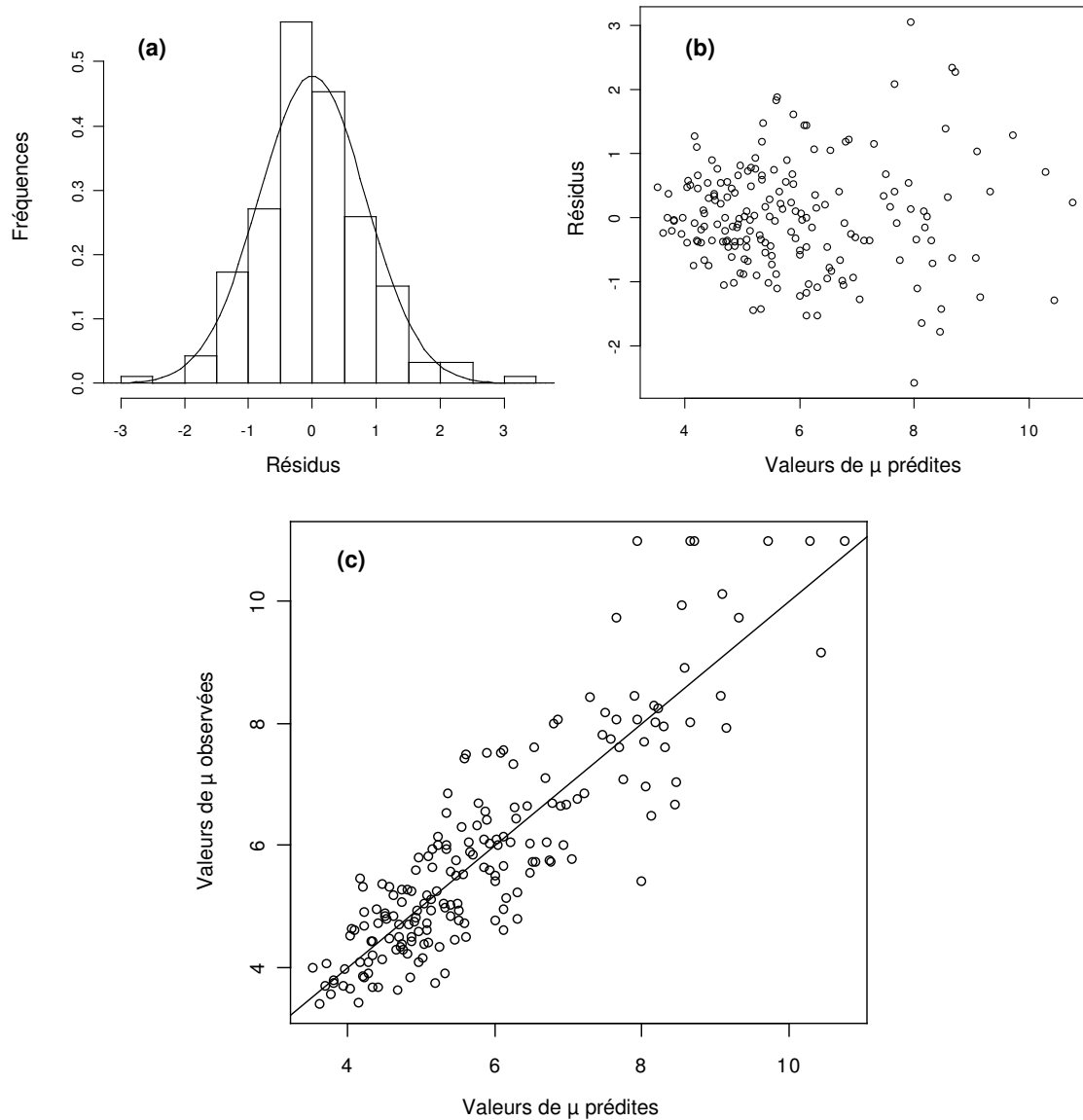


Figure II.29. Contrôle de la qualité du modèle linéaire sur la largeur effective : (a) normalité des résidus (la distribution des résidus est comparée à une distribution normale) ; (b) résidus en fonction des valeurs prédites par le modèle ; (c) valeurs observées en fonction des valeurs prédites.

Avec de nouvelles combinaisons de modalités des facteurs explicatifs, il est possible d'estimer de nouvelles valeurs de μ . La prédiction de μ pour ces combinaisons suppose qu'il n'existe pas d'autres effets croisés que ceux inclus dans le présent modèle. Sous cette hypothèse, la largeur effective a été estimée pour les 698 distributions d'observations pour lesquelles il n'est pas possible d'ajuster une fonction de détection. Les valeurs prédites semblent globalement plus élevées que celles estimées via les modèles de détection (figure II.30). D'autre part, il existe des valeurs supérieures à 11 m, ce qui sur le plan théorique n'est pas acceptable puisque la valeur effective ne peut dépasser la distance maximale des observations. Pour ces combinaisons, la largeur effective est arbitrairement abaissée à 11 m ce qui ne change rien quant à la détectabilité des poissons incriminés (distribution uniforme jusqu'à 11 m).

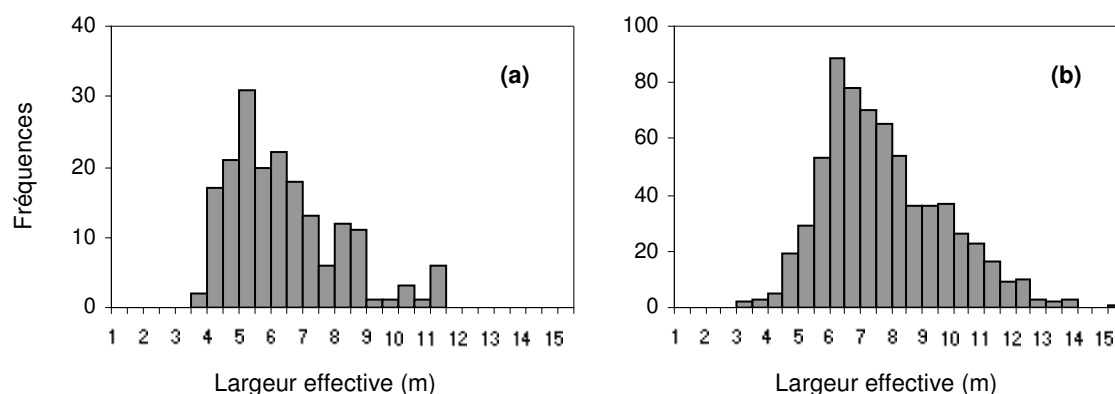


Figure II.30. Distribution de fréquences de la largeur effective (a) estimée via les modèles de détection (n=185) et (b) estimée à l'aide du modèle linéaire (n=698).

4.3 Discussion

4.3.1 Les différentes étapes menant à l'estimation de la densité

Cette étude propose une démarche méthodologique destinée à calculer les largeurs effectives associées aux poissons récifaux afin d'estimer leur densité. Elle combine deux phases : une exploration des observations de poissons en fonction des distances, et une phase inférentielle conduisant à l'estimation d'une largeur effective.

- *Phase exploratoire*

L'AFC est utilisée non seulement comme outil descriptif mais également comme outil de filtrage de l'information brute. En éliminant les composantes aléatoires du tableau initial, elle facilite le regroupement des profils-lignes pour la CAH. En retour, la CAH complète la description du tableau de contingence, la classification obtenue traduisant la typologie entrevue sur le premier plan factoriel. La reconstitution des profils à l'aide des 2 premiers axes de l'AFC s'inscrit également dans cette logique de filtrage de l'information. On opère de cette façon un lissage des données en ne conservant que l'essentiel de l'information. Les singularités apparaissant peu sur les 2 premiers axes, on s'assure d'une plus grande homogénéité des profils pour chaque classe définie par la CAH, ce qui facilite grandement les procédures d'ajustement. Le plan factoriel de l'AFC a donc un rôle central dans l'ensemble de la démarche. Il constitue la première étape dans le processus de modélisation des profils de détection.

- *Modélisation des fonctions de détection*

Les ajustements de la fonction de détection ont été réalisés sur les profils reconstitués. Pour respecter les hypothèses sur la détectabilité des objets (détectabilité certaine en 0 et strictement décroissante), il a été nécessaire de transformer les profils en regroupant les observations sur des intervalles de distance plus larges. Cette opération a consisté tout d'abord à effacer les pics d'observation afin d'imposer une monotonie aux profils de détection. Ceci suppose que le pic des observations correspond à une distance où les poissons se sont concentrés en réaction à la présence du plongeur. En d'autres termes, nous faisons l'hypothèse

que ces poissons sont tous inclus dans les intervalles de distances nouvellement créés. Le regroupement des distances a également été pratiqué pour effacer certaines irrégularités par un regroupement limité aux distances contiguës à la classe incriminée.

Ces opérations peuvent paraître approximatives et empruntées de subjectivité. L'expérience montre cependant qu'elles n'ont que peu d'influence sur les estimations (Buckland *et al.* 1993). Surtout, elles permettent d'améliorer la robustesse des ajustements. Ce n'est probablement pas le cas pour les profils des classes 8 et 9 de la CAH, dont le regroupement des distances a conduit à ne plus considérer que 3 intervalles de distances. Toutefois, en dépit des nombreuses irrégularités qui les caractérisent, ces profils s'apparentent à une répartition uniforme des observations sur l'ensemble des distances. La largeur effective associée à ces distributions est donc proche de la distance maximale des observations. Enfin, le fait que les mêmes règles de regroupement soient appliquées à tous les profils d'une même classe de la CAH constitue une nouvelle approximation. Nous avons cependant privilégié un traitement simultané plutôt qu'une analyse au cas par cas, difficilement réalisable pour 185 profils. C'est une des limites de cette approche, qui doit être considérée comme une première tentative d'application des modèles de détection à un ensemble plurispécifique d'organismes.

- *Prédiction de la largeur effective*

Le modèle permet de prédire une valeur de μ en fonction des critères de détectabilité de chaque poisson. La qualité de cette prédiction repose sur les hypothèses (1) que les ajustements précédents sont de bonne qualité, et (2) que les effets croisés des modalités des nouvelles combinaisons (non testées par le modèle) ne sont pas significatives. Cette prédiction est effectuée pour $\frac{3}{4}$ des profils définis par la stratification. Il est toutefois possible de réduire cette proportion en modifiant les termes de la stratification. Certaines modalités ne sont pas significatives et n'ont finalement pas lieu d'être conservées pour la définition des profils destinés à la modélisation. Par exemple, les observations des modalités 1 et 2 du facteur **Taille** peuvent être regroupées. En d'autres termes, la stratification retenue pour la phase inférentielle n'est pas optimale. Une diminution du nombre de critères permettrait de réduire le nombre de profils à traiter. De plus, les profils gagneraient en observations, ce qui aurait pour effet de disposer de profils supplémentaires pour lesquels un ajustement est possible, et donc de limiter le recours au modèle linéaire pour estimer la largeur effective. Ceci souligne une nouvelle fois l'importance de la phase d'exploration des données qui doit aboutir à une stratification des observations adaptée aux objectifs de la modélisation.

4.3.2 La densité des poissons de l'atoll d'Ouvéa

- *Détectabilité et largeur effective*

La typologie des profils de détection révélée par l'AFC rejoint celle effectuée précédemment (voir §2). Les gros poissons s'observent plus loin que les petits, et ont tendance à s'écarter du plongeur avant qu'ils ne soient détectés. Le phénomène de fuite s'observe plus nettement pour les poissons craintifs. A l'inverse, les poissons curieux se concentrent à proximité du plongeur, ce qui n'apparaissait pas dans la précédente analyse. Enfin, les poissons cryptiques, comme les espèces de petite taille, s'observent principalement dans les premiers mètres. En conséquence,

la largeur effective est plus faible pour ces derniers (autour de 4-5 m), alors qu'elle atteint 7-8 m voire plus pour les poissons de grande taille, les poissons en banc et les espèces craintives.

L'effet du plongeur s'exprime sur les 2 axes. Le plongeur 2 est à l'origine de pics très marqués des observations (classes de distance 4 et 7). Ces pics ont été interprétés comme une tendance à arrondir les distances, due à une mauvaise évaluation des distances sous l'eau. Ils peuvent également traduire une concentration des poissons en réponse à un phénomène de fuite (distance de sécurité). Le fait que ces pics s'observent principalement sur les profils du plongeur 2 est en faveur de la première hypothèse. A la décharge de ce plongeur, il convient cependant de préciser que le plan d'échantillonnage peut également expliquer ce phénomène. En effet, l'interaction entre les facteurs **Plongeur** et **Habitat** est significative : les profils obtenus par les plongeurs sont différents sur les zones récifales. Or, sur chaque station récifale, les 2 transects n'ont pas été disposés de manière aléatoire, mais « *de façon à échantillonner la plus grande diversité d'habitats possible* » (Kulbicki *et al.* 1994), ce qui consiste en général « *à placer un transect perpendiculaire à la pente [du récif] et l'autre transect le long de la ligne bathymétrique moyenne* ». Il est donc probable que sur une même station récifale, les 2 plongeurs n'aient pas échantillonné strictement le même habitat, et donc les mêmes peuplements (hypothèse valide uniquement si le même plongeur a toujours échantillonné le même habitat). En particulier, sur le transect perpendiculaire à la pente récifale, on peut s'attendre à une prédominance de poissons plus gros, ce qui pourrait expliquer les pics observés chez le plongeur 2.

Enfin, le facteur **Habitat** n'a pas d'effet seul en-dehors de son interaction avec l'effet plongeur. Ce résultat est inattendu compte tenu des différences d'architecture benthique entre les récifs et les fonds lagonaires. Il est possible cependant que d'autres facteurs masquent cet effet de l'habitat, en raison de différences marquées dans la composition des peuplements récifaux et lagonaires. En particulier, les poissons cryptiques et les petites espèces sont moins nombreuses sur les fonds meubles lagonaires, par rapport aux espèces de grande taille ou évoluant en banc. De telles différences entre les deux habitats sont probablement déjà considérées par les caractéristiques des poissons dont les effets sont très significatifs.

- *Fiabilité des estimations de densité*

Quelle fiabilité accorder aux estimations de densités ? La question est légitime, au vu de la complexité de la stratégie adoptée pour calculer la largeur effective. Il est cependant difficile de juger la qualité des estimations sans connaître la densité réelle. On peut dans un premier temps s'interroger sur les densités indirectement estimées par le modèle linéaire. Les valeurs de μ prédites sont globalement plus élevées que celles estimées par les modèles de détection, même si rien ne laisse suggérer que ces 2 distributions devraient être strictement identiques. Il est toutefois naturel de suspecter d'imprécision les prédictions effectuées par le modèle linéaire. Le problème d'hétéroscédasticité observé sur la figure II.29 indique qu'il faudrait explorer un modèle multiplicatif, en passant par une transformation logarithmique de μ . Les conséquences de ces imprécisions vont essentiellement dépendre du nombre d'individus détectés pour ces observations. Si cet effectif est faible, les imprécisions ne concerneront qu'une faible part du peuplement. Les répercussions sur les résultats d'une description écologique de ce peuplement seront alors négligeables. Il convient donc de s'assurer que les

prédictions de la largeur effective ne concernent effectivement que des observations portées par un nombre d'individus limité. Ce point souligne une nouvelle fois la nécessité d'optimiser la stratification des observations afin de réduire au maximum le recours au modèle linéaire pour estimer la largeur effective.

Un second indice de la qualité des estimations de densité par les distances peut être obtenu par comparaison avec les densités calculées sur une bande de 3 m. Estimées par espèce et par station, les densités calculées sur une bande de 3 m peuvent être 10 fois inférieures à celles calculées avec les distances. Pour d'autres espèces, elles peuvent être 4 fois supérieures aux densités estimées par les distances. Il s'agit de cas extrêmes, notamment lorsque la densité est calculée à partir d'une largeur effective prédite par le modèle linéaire. Pour plus de la moitié des espèces, ce rapport est compris entre 0,5 et 1,5. La densité estimée sur une bande de 3 m est plus élevée lorsque la plupart des individus ont été observés jusqu'à 3 m. Dans ce cas, l'effectif est ramené à une largeur effective bien supérieure à 3 mètres, ce qui provoque des écarts importants sur la densité. C'est l'une des limitations de notre approche. En mélangeant les observations de différentes espèces pour obtenir un profil de détection unique, on prend le risque d'estimer une largeur effective qui ne traduit pas la distribution caractéristique de chaque espèce. Toutefois, ce problème semble toucher un nombre limité d'espèces, probablement celles qui cumulent un faible nombre d'observations. A l'échelle du peuplement, la densité totale est plus élevée lorsqu'elle est estimée par les distances (voir chapitre V). Ramenée à une surface de 100 m², elle s'élève en moyenne ($\pm$ écart-type) à 275 ($\pm$ 455) individus sur les récifs contre 222 ($\pm$ 336) estimés sur une bande de 3 m. Sur les fonds lagonaires elle est de 73 ($\pm$ 114) individus contre 57 ($\pm$ 107). Ce résultat est conforme aux prévisions formulées dans l'analyse du processus de détection. Une analyse comparative en fonction des critères de détectabilité serait néanmoins nécessaire afin de mieux comprendre les conséquences d'une estimation sur les distances par rapport aux méthodes usuelles.

4.4 Conclusion

Nous avons présenté ici une première tentative d'estimation de la densité des poissons récifaux à partir de la détermination de modèles de détection. A notre connaissance, c'est la première application des principes du « *Distance sampling* » effectuée à l'échelle d'un peuplement, *i.e.*, estimant l'abondance des différentes espèces tout en tenant compte de leur détectabilité propre. La démarche qui a été appliquée permet de répondre au problème de l'estimation de la largeur effective pour des peuplements très diversifiés. Elle repose sur l'articulation de différentes étapes, depuis la description du processus de détection jusqu'à l'estimation finale de la densité. La stratification des observations préalable à l'étape de modélisation nécessite une attention toute particulière, d'une part parce que c'est la définition des termes de la stratification qui oriente fondamentalement la construction des profils, et d'autre part parce qu'elle doit chercher à intégrer le maximum d'observations afin de limiter les estimations par un modèle linéaire. Ces étapes peuvent cependant être optimisées afin d'affiner les estimations.

5 CONCLUSION SUR L'ESTIMATION DE LA DENSITE AVEC LES DISTANCES DE DETECTION

Les données accumulées par l'IRD offraient l'opportunité de mieux comprendre le processus d'observation des poissons récifaux en plongée. L'analyse des distances de détection a permis de caractériser deux biais principaux qui compromettent la qualité d'un comptage : (1) la probabilité de détecter un poisson à une certaine distance du plongeur (*i.e.*, sa détectabilité) et (2) la fuite d'un poisson provoquée par la présence du plongeur. La mise en évidence de ces biais suggère que les comptages réalisés sur des transects en bande sous-estiment la densité réelle de nombreuses espèces. D'abord, parce que les largeurs de bande utilisées sont fixées à des distances pour lesquelles certains poissons ont une détectabilité très réduite. Ensuite, parce que certaines espèces sont susceptibles de sortir des limites du couloir *avant* d'avoir été détectées. Ces résultats soulignent l'importance de la largeur du couloir sur les estimations. De plus, ils montrent que des comptages effectués sur des transects de largeur différente ne sont pas comparables.

Si le relevé des distances de détection fournit des informations précieuses, leur intégration dans les calculs de densité reste problématique. Sans examen préliminaire de la forme des profils de détection, la méthode de la DMP ne nous paraît pas adaptée à une estimation de la densité par les distances. La DMP est un modèle empirique de la largeur effective et repose donc sur les hypothèses qui sous-tendent la théorie du « *Distance sampling* ». Les profils de détection où apparaît un phénomène de fuite doivent faire l'objet d'un traitement particulier. Pour les profils à décroissance monotone, la qualité du modèle de la DMP dépend de la forme de la fonction de détection $g(x)$: elle diminue à mesure que le profil s'écarte d'une détectabilité uniforme. Pour des poissons à la détectabilité très réduite, elle peut donner une densité deux fois inférieure à celle estimée par ajustement d'un modèle de détection. De plus, il nous est apparu que la bonne formule n'a pas toujours été appliquée (voir §3.4.3). Dans ce contexte, les estimations d'abondance effectuées en Nouvelle-Calédonie doivent être reconsidérées. Enfin, la richesse spécifique sur un transect en ligne doit être estimée par unité de surface.

Les profils de détection obtenus en Nouvelle-Calédonie montrent tout l'intérêt d'avoir recours à des modèles de détection pour estimer la densité des poissons récifaux. Cette méthode a fait ses preuves dans de nombreux domaines de l'écologie, mais son application en ichtyologie récifale reste confrontée à de nombreuses difficultés. Parce qu'il n'existe pas de modèle unique approprié à toutes les espèces, il est nécessaire d'opter pour une stratification des observations en fonction de leur détectabilité. Le problème se réduit alors à trouver la stratification optimale, qui, tout en intégrant la diversité des situations, permet de couvrir l'ensemble des observations effectuées. La modélisation des profils ainsi obtenus n'est probablement pas la difficulté majeure de cette démarche. L'application effectuée sur les peuplements de l'atoll d'Ouvéa, bien que perfectible, propose un exemple d'une telle approche. Elle peut servir de

point d'appui à des applications plus poussées des principes du « *Distance sampling* » aux comptages de poissons récifaux.

Malgré les biais affectant la détection des espèces, les transects en bande ont l'avantage d'une mise en œuvre rapide sur le terrain. Le calcul de la densité ne pose ensuite aucune difficulté. À l'inverse, le relevé des distances est un exercice supplémentaire à la charge de l'observateur. Le traitement des distances pour estimer la densité est une démarche complexe. Cependant, cette méthode a le mérite de poser clairement le problème de la détectabilité des espèces et de tenter de le résoudre. L'effort consenti pour l'échantillonnage et l'analyse des données doit être apprécié par rapport à la justesse de l'estimation qui est recherchée. Pour une approche comparative des peuplements, la méthode des transects en bande est satisfaisante à la condition que les biais restent constants. Pour une évaluation plus aboutie, la méthode du transect en ligne semble préférable. Les deux méthodes peuvent également se compléter. Une campagne d'échantillonnage sur transect en bande pourrait s'appuyer sur les distances de détection relevées dans le cadre d'une étude pilote. En caractérisant la détectabilité des poissons, une telle étude permettrait d'apprécier la qualité d'un comptage et d'organiser l'échantillonnage en conséquence. Par exemple, différentes largeurs peuvent ensuite être fixées en fonction des espèces recherchées. La méthode du transect en ligne peut également s'appliquer en parallèle à certaines espèces seulement, en particulier les poissons de grande taille et les espèces craintives.

S'il n'existe pas de méthode parfaite pour estimer la densité des poissons par comptage visuel, ce chapitre était également destiné à choisir une méthode d'estimation adaptée aux observations effectuées en Nouvelle-Calédonie. Nous avons fait le choix de ne pas appliquer la méthode de la DMP en raison de ses limites actuelles. Une approche simple et pragmatique a été privilégiée en supprimant toutes les observations effectuées au-delà d'une certaine distance, et en ramenant ensuite le nombre d'individus dénombrés à la surface ainsi délimitée. De cette manière, l'abondance des poissons est estimée par approximation de la méthode du transect en bande. C'est la solution qui a été choisie pour les analyses des **chapitres III** et **IV**, qui s'appuient sur une approche comparative des peuplements et pour lesquelles des abondances relatives sont suffisantes, sous l'hypothèse que les biais restent constants sur l'ensemble des sites échantillonnés (hypothèse implicite d'un échantillonnage sur transect en bande). Par contre, nous avons choisi d'utiliser dans le **chapitre V** les estimations de l'atoll d'Ouvéa obtenues grâce aux distances. Cette méthode nous est apparue plus adaptée à notre objectif de modélisation, la reconstitution du réseau trophique d'un écosystème nécessitant les meilleures estimations possibles.

CHAPITRE III

Rôle fonctionnel de la structure de l'habitat sur la répartition des poissons

Une application aux populations de *Chaetodontidae* pour la formalisation d'indicateurs de la structure du milieu récifal

INTRODUCTION

De nombreux poissons récifaux entretiennent des liens très étroits avec le substrat corallien. La structure physique de leur habitat, son architecture, jouent un rôle important dans l'écologie de nombreuses espèces. Une démonstration de cette forte relation entre les poissons et leur habitat est donnée par les nombreuses corrélations qui ont été obtenues entre l'abondance ou la diversité des poissons et certains paramètres décrivant la structure de leur habitat, tels que la couverture corallienne ou la complexité topographique du substrat.

Les corrélations entre les poissons et leur milieu montrent cependant des résultats contrastés (Chabanet *et al.* 1997). Surtout, les mécanismes à l'origine de ces relations ne sont pas clairement identifiés (Jones et Syms 1998). Malgré un effort de recherche important, il n'existe pas de modèle général permettant d'expliquer l'influence de la structure de l'habitat sur l'ichtyofaune qui lui est associée. De telles connaissances paraissent cependant essentielles afin d'anticiper l'impact de certaines dégradations de l'habitat sur les poissons. De plus, elles constituent la première étape vers la définition d'indicateurs écologiques de ces dégradations sur l'environnement.

Les poissons de la famille des *Chaetodontidae* (poissons-papillons) figurent parmi les poissons ayant la plus forte dépendance vis-à-vis de la structure de leur habitat. De nombreux membres de cette famille se nourrissent de polypes coralliens, laissant suggérer que ces poissons peuvent servir d'indicateurs de la vitalité des coraux, et donc de l'état du milieu récifal. Cette hypothèse des chaetodons indicateurs de la santé du corail est débattue depuis 2 décennies.

Le présent chapitre est destiné à contribuer à la connaissance des relations habitat-poisson en milieu récifal, en se focalisant en particulier sur les *Chaetodontidae*. L'objectif est de préciser le rôle fonctionnel des différents éléments structuraux de l'habitat sur l'abondance de ces poissons, en particulier celle des corallivores

1 PROBLEMATIQUE, OBJECTIFS ET DEMARCHE DE L'ETUDE

1.1 Les *Chaetodontidae* : un modèle d'étude des relations habitat-poissons

1.1.1 Présentation générale des poisson-papillons

Très appréciés des aquariophiles pour les couleurs vives qui ornent leur livrée, les poissons-papillons (famille : *Chaetodontidae*) se remarquent immédiatement dans le paysage récifal. Cette famille comprend 120 espèces (Blum 1989, cité par Roberts et Ormond 1992), la région

Ouest de l'Indo-Pacifique étant la plus diversifiée (Findley et Findley 1989). En Nouvelle-Calédonie, on dénombre 32 espèces (Kulbicki et Rivaton 1997, Laboute et Grandperrin 2000). Leur identification dans le milieu est facilitée par leur morphologie caractéristique (figure III.1). De taille modeste (de 10 à 30 cm selon l'espèce), ces poissons sont marqués par une forte compression latérale qui leur permet d'évoluer au plus près du substrat corallien. Nombre d'entre eux se fauillent entre les branches des coraux, se protégeant ainsi de la prédation. Leurs habitudes alimentaires sont relativement bien connues (Hiatt et Strasburg 1960, Hobson 1974, Reese 1977, Anderson *et al.* 1981, Harmelin-Vivien et Bouchon-Navaro 1981, 1983, Sano *et al.* 1984a, Motta 1985, 1988, Pratchett 2005). De nombreuses espèces se nourrissent exclusivement de polypes coralliens. D'autres ont un régime alimentaire plus varié, mélangeant cnidaires, polychètes, œufs de poissons et algues. Quelques espèces sont strictement zooplanctonophages. Actifs de jour, ils sont très sédentaires, voire territoriaux (Reese 1977, 1981, Roberts et Ormond 1992, Hourigan *et al.* 1988), la plupart des espèces vivant en couple.

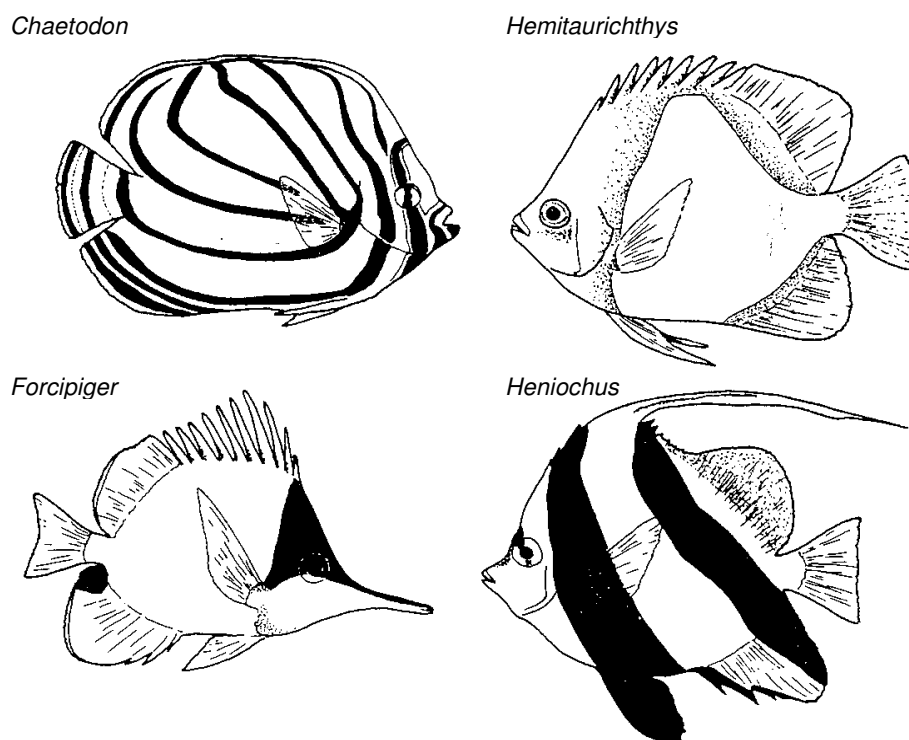


Figure III.1. Morphotype des 4 genres les plus fréquents de la famille des *Chaetodontidae* (extrait de Roberts et Ormond 1992).

1.1.2 Les relations habitat-poissons chez les *Chaetodontidae*

- *Les corrélations entre les poissons-papillons et la structure de leur habitat*

L'abondance et le nombre d'espèces de chaetodons sont généralement corrélés avec la couverture corallienne (Reese 1981, Bell et Galzin 1984, Bouchon-Navaro *et al.* 1985, Findley et Findley 1985, White 1988, Bouchon-Navaro et Bouchon 1989, Öhman *et al.* 1998, Cadoret *et al.* 1995, 1999), même si des corrélations peu significatives ont parfois été obtenues

(Bell *et al.* 1985, Roberts et Ormond 1987, Roberts *et al.* 1988, Fowler 1990, Cox 1994). Le régime corallivore de certains poissons-papillons suggère que les corrélations avec le corail sont le signe d'une relation forte entre ces poissons et leur ressources trophique. Les corrélations entre le corail et les corallivores apparaissent d'ailleurs plus fortes. Cependant, la complexité architecturale associée à la couverture corallienne pourrait également expliquer cette forte association entre les chaetodons et la structure de leur habitat. De nombreuses études ont ainsi mis en évidence des corrélations entre l'abondance de ces poissons et des indices de complexité architecturale (Öhman *et al.* 1998, Cadoret *et al.* 1999). Comme la plupart des poissons sédentaires évoluant au contact du substrat récifal, les chaetodons se réfugient entre les branches des coraux ou dans les cavités du substrat sous la menace d'un prédateur. Il semble donc difficile de préciser le rôle fonctionnel de la structure de l'habitat sur les différentes espèces de *Chaetodontidae*, en particulier pour les corallivores (Findley et Findley 1985) : le corail représente une source d'alimentation pour ces poissons, mais la complexité structurale générée par les formes de croissance des colonies coralliennes fournit une protection contre la prédation (Bouchon-Navaro *et al.* 1985, Chabanet *et al.* 1997, Öhman *et al.* 1998).

- *L'influence des perturbations sur les assemblages de poissons-papillons*

De nombreux travaux ont étudié la réponse des assemblages de Chaetodons aux perturbations qui affectent la couverture corallienne. Certains épisodes de blanchissement corallien ont provoqué une forte diminution d'abondance des poissons corallivores, qu'ils appartiennent ou non à la famille des *Chaetodontidae* (Kokita et Nakazono 2001, Spalding et Jarvis 2002, Sano 2004). Le même effet a été observé lors de proliférations de l'étoile de mer *Acanthaster planci* (Bouchon-Navaro *et al.* 1985, Williams 1986, Sano *et al.* 1984b, 1987, Sano 2000), après une tempête tropicale (Halford *et al.* 2004), et à la suite de multiples perturbations chroniques affectant la couverture corallienne (Jones *et al.* 2004). Enfin, des réductions expérimentales de la couverture corallienne s'accompagnent également d'une réduction d'abondance des poissons-papillons corallivores (Sano *et al.* 1984b, Hourigan *et al.* 1988). Les effets d'une dégradation des coraux sont variés sur les assemblages de poissons récifaux (Jones et Syms 1998, Jones *et al.* 2004), mais il semble que les poissons les plus affectés soient les espèces vivant en étroite association avec les coraux, et en particulier les corallivores (Sano *et al.* 1984b, 1987, Williams 1986, Bouchon-Navaro *et al.* 1985, Reese et Crosby 1999, Jones *et al.* 2004). Si toutes les espèces n'ont clairement pas la même sensibilité, les effets mesurés sur les peuplements dépendent probablement de l'amplitude des dégâts occasionnés sur la couverture corallienne, et du moment où sont effectués les relevés. Les mécanismes responsables de ce déclin dans l'abondance des chaetodons corallivores restent donc mal connus (Reese et Crosby 1999).

1.1.3 L'hypothèse d'une fonction d'indicateur écologique chez les chaetodons corallivores

Reese (1977, 1981) fut le premier à émettre l'idée que les chaetodons corallivores puissent être utilisés comme indicateurs de la santé de l'environnement récifal, du fait des relations étroites entre ces poissons et les coraux scléractiniaires dont ils se nourrissent. Hourigan *et al.* (1988) formalisent cette hypothèse en s'appuyant sur les nombreux travaux réalisés entre-temps sur

les *Chaetodontidae*. Elle peut s'énoncer comme suit (Hourigan *et al.* 1988, Crosby et Reese 1996) : en raison de leurs exigences alimentaires, la répartition spatiale des chaetodons corallivores est supposée être directement liée à celle des coraux. Toute atteinte à la vitalité des coraux devrait donc se répercuter sur la distribution et l'abondance de leurs prédateurs. A l'inverse des coraux, ces poissons peuvent fuir les secteurs perturbés pour des zones récifales où le corail est en bonne santé. Les chaetodons corallivores sont donc supposés répondre à un déclin dans la vitalité des coraux par des déplacements qui peuvent être facilement détectés et quantifiés.

De nombreuses études supportent ce point de vue (voir Hourigan *et al.* 1988, Reese et Crosby 1999). Des expériences en laboratoire et des observations *in situ* ont permis de préciser les préférences alimentaires de nombreuses espèces corallivores. Les résultats montrent que certains poissons-papillons ont atteint un très haut niveau de spécialisation vis-à-vis des scléractiniaires, jusqu'au genre et parfois même jusqu'à l'espèce. D'autre part, les nombreuses corrélations obtenues entre l'abondance des *Chaetodontidae* corallivores et la couverture corallienne supportent l'idée que la répartition de ces poissons est étroitement liée à celle des coraux. Enfin, les études réalisées à la suite de différentes perturbations affectant la couverture corallienne montrent que ces poissons sont particulièrement sensibles à une dégradation des coraux.

Cette hypothèse a fait l'objet de quelques critiques (Bell *et al.* 1985, Roberts et Ormond 1987, Roberts *et al.* 1988, Erdmann 1997, Jameson *et al.* 1998). Certaines études montrent des corrélations trop faibles entre le nombre de poissons-papillons et la couverture corallienne pour justifier leur statut d'espèces indicatrices (Bell *et al.* 1985, Roberts et Ormond 1987, Fowler 1990, Cox 1994, Roberts *et al.* 1988). En réalité, tous les poissons-papillons ne sont pas candidats à la fonction d'indicateur, seuls les corallivores étant susceptibles de présenter les propriétés désirées (Hourigan *et al.* 1988, Crosby et Reese 1996, Reese et Crosby 1999). Reese et Crosby (1999) soulignent avec raison que les études ne distinguant pas les espèces selon leurs préférences alimentaires peuvent difficilement supporter cette hypothèse.

1.2 Les enjeux d'une meilleure compréhension des relations entre les chaetodons et leur habitat

1.2.1 Préciser le rôle fonctionnel de l'habitat dans la structuration des peuplements

En milieu récifal, de nombreuses études ont cherché à relier la structure des peuplements de poissons avec la structure de leur habitat. Les relations entre les paramètres du substrat et l'abondance et la diversité des poissons semblent surtout concerner les espèces à faible rayon d'action et très associées avec le substrat (Sale et Douglas 1984, Roberts et Ormond 1987, McCormick 1994). Les paramètres environnementaux les plus cités comme ayant une influence sur la structure des peuplements sont la complexité topographique du substrat et la couverture corallienne (voir Williams 1991, Jones et Syms 1998). Le corail crée une matrice dont les interstices et les cavités offrent des refuges à de nombreuses espèces de poissons contre la prédation. Par ailleurs, la complexité structurale générée par le corail multiplie l'espace

disponible pour la colonisation de nombreux invertébrés dont se nourrissent les poissons. Cette complexité permettrait la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces de poissons en compétition pour une même ressource. Le corail est donc susceptible d'interagir avec les processus de prédation et de compétition gouvernant la vie des poissons (Jones et Syms 1998). Enfin, le corail est lui-même une ressource pour les poissons corallivores, tels que certains *Chaetodontidae*. Complexité topographique du substrat et couverture corallienne sont difficilement dissociables, si bien que les processus écologiques expliquant la dépendance de ces poissons vis-à-vis de leur habitat ne sont pas bien identifiés. Pour les *Chaetodontidae* corallivores, leur relation avec le corail est au cœur de leur qualité supposée d'indicateurs.

1.2.2 Prédire l'impact des dégradations de l'habitat sur les peuplements

Parmi les nombreuses pressions qui s'exercent sur les écosystèmes récifaux, beaucoup ont un impact direct sur l'architecture du milieu corallien (Jones et Syms 1998, Chabanet *et al.* 2005) : blanchissement corallien, proliférations d'*Acanthaster planci*, cyclones, dégâts causés par le remblaiement du littoral, apports terrigènes, activités plaisancière et touristique. Ces perturbations diffèrent dans leur mode d'action, leur intensité et leur durée, mais se traduisent souvent par une réduction de la couverture corallienne à plus ou moins long terme (Hourigan *et al.* 1988, Jones et Syms 1998). Les effets de ces perturbations sur les poissons restent peu clairs (Jones et Syms 1998, Halford *et al.* 2004). Toutes les espèces n'ont pas la même sensibilité face à ces perturbations. Celles qui vivent en étroite association avec la matrice corallienne sont susceptibles d'être particulièrement affectées par une dégradation de la couverture corallienne (Jones *et al.* 2004). Des études sur la réponse des peuplements de poissons aux dégradations subies par l'habitat montrent qu'une réduction de la couverture corallienne s'accompagne d'une diminution de l'abondance et de la diversité des poissons, en particulier celles des corallivores (Williams 1986, Sano *et al.* 1984b, 1987, Kokita et Nakazono 2001, Spalding et Jarvis 2002, Jones *et al.* 2004, Pratchett *et al.* 2004). Malgré ces quelques résultats, la réponse des peuplements de poissons à une modification progressive de la structure de leur habitat reste très mal connue.

1.2.3 Identifier des espèces indicatrices

La recherche d'indicateurs écologiques est au centre des préoccupations pour la surveillance, la gestion et la conservation du milieu récifal et de ses ressources (*e.g.*, Jameson *et al.* 1998, Fichez *et al.* 2005). De nombreux paramètres physiques, chimiques et biologiques sont susceptibles de fournir des indications sur la nature et l'intensité d'une source de stress à laquelle le milieu récifal est exposé (Fichez *et al.* 2005, Chabanet *et al.* 2005). Ces indices ne permettent pas de quantifier l'impact écologique de ce stress sur l'écosystème. Il est donc nécessaire d'identifier des espèces capables de donner des indications sur les conséquences écologiques d'une perturbation, sur la structure de l'habitat, les communautés biologiques ou l'écosystème dans sa globalité. Ces espèces indicatrices peuvent être utilisées pour signaler des changements en cours, ou constater *a posteriori* l'étendue des modifications de leur environnement causées par une perturbation (Dale et Beyeler 2001). Identifier les espèces indicatrices de la qualité de l'environnement suppose une bonne connaissance de leur écologie,

en particulier de leurs exigences vis-à-vis du milieu. Les relations qu'elles entretiennent avec leur habitat doivent être bien comprises afin de pouvoir relier tout changement perceptible dans la structure de la population avec une modification des conditions physiques ou biologiques de leur habitat.

1.3 Objectifs de l'étude

L'objectif de l'étude présentée ici est multiple. Il s'agit de préciser les relations entre les poissons et la structure de leur habitat afin de mieux comprendre son rôle fonctionnel sur la structuration des peuplements. Dans ce cadre, nous nous sommes intéressés en particulier aux *Chaetodontidae* car ces poissons sont reconnus pour vivre en étroite association avec le substrat récifal.

- *Alimenter les connaissances sur les relations entre les Chaetodontidae et leur milieu*

L'échelle d'observation généralement utilisée en Nouvelle-Calédonie (transects en ligne de 50 ou 100 m) est appropriée pour étudier l'influence de la structure de l'habitat sur les populations de *Chaetodontidae*, car ces poissons ont un rayon d'action limité. La répartition spatiale des poissons-papillons est analysée en relation avec les paramètres physiques et biologiques de l'environnement récifal. L'objectif est ainsi d'identifier les paramètres du milieu qui expliquent cette répartition. De plus nous cherchons à comprendre les liens fonctionnels entre les différentes espèces de poissons-papillons et la structure de leur habitat. En particulier, le rôle de la couverture corallienne comme source de nourriture ou de protection contre la prédation est considéré pour expliquer la répartition des espèces corallivores.

- *La distribution des Chaetodontidae traduit-elle les dégradations subies par leur habitat ?*

La répartition des *Chaetodontidae* est examinée sur les récifs frangeants des baies de la péninsule de Nouméa. Ces baies sont soumises à des perturbations chroniques (activités industrielles, rejets urbains) et le milieu récifal apparaît par endroit très dégradé. Les sites étudiés présentent donc une large gamme de couverture corallienne. De tels contrastes sont susceptibles de révéler des relations significatives entre les poissons-papillons et leur habitat. De plus, ils offrent l'opportunité d'examiner la distribution de ces poissons en relation avec les dégradations occasionnées par les activités humaines. S'ils existent, de tels patterns peuvent permettre de formuler des hypothèses quant à la réponse des *Chaetodontidae* aux perturbations affectant la structure de leur habitat.

- *Quelle est la capacité des Chaetodontidae à exprimer les caractéristiques de leur environnement ?*

Dans une perspective de formalisation d'indicateurs écologiques, cette étude doit contribuer au débat actuel sur la fonction d'indicateur des chaetodons corallivores. Les corrélations entre différents paramètres des assemblages des *Chaetodontidae* (diversité, abondance totale, abondance des corallivores) et la structure de l'habitat sont donc examinées. Des corrélations sont également recherchées entre les paramètres de l'ichtyofaune totale et la structure du milieu afin de mesurer l'intensité des relations liant les poissons-papillons avec leur habitat.

1.4 Démarche générale

1.4.1 Présentation du site de l'étude

Parmi les nombreux sites calédoniens disposant d'une description conjointe de la structure de l'ichtyofaune et de leur milieu, deux baies de la péninsule de Nouméa²¹ (la baie de Sainte-Marie et la Grande Rade) présentent un contexte environnemental adapté aux objectifs de notre étude. En effet, ces baies sont soumises à l'influence directe des activités urbaines et industrielles de la ville de Nouméa. La Grande Rade est ceinturée de zones industrielles (usine de traitement du nickel, cimenterie, stockage d'hydrocarbures) et portuaires (pêche et commerce) dont l'aménagement a nécessité le remblaiement de larges portions du littoral. De nombreux minéraliers acheminent vers l'usine métallurgique le minerai en provenance des sites d'extraction du territoire. A l'inverse, la baie de Sainte-Marie est l'une des zones les plus urbanisées de la Nouvelle-Calédonie. Des émissaires y déversent les eaux usées et de ruissellement de la ville. Le fond de la baie est envasé par les apports sédimentaires. Ces deux baies de dimensions similaires sont suffisamment proches l'une de l'autre pour considérer qu'elles sont soumises aux mêmes fluctuations de recrutement. Le caractère confiné des récifs frangeants qu'elles abritent est supposé être à l'origine d'une forte structuration spatiale des communautés, en concentrant les apports d'origine terrestre, et en limitant les influences des peuplements des récifs frangeants alentours. La caractérisation de l'état de l'environnement récifal au travers de la structure des peuplements de poissons et de leur habitat peut servir de point de référence pour des études futures visant à contrôler l'évolution de l'écosystème des baies de Nouméa.

1.4.2 Présentation des données

- *Description des assemblages de Chaetodontidae et du peuplement total*

Les poissons ont été comptés en plongée sur des transects en ligne²² de 50 m, disposés sur 38 stations d'échantillonnage réparties dans les deux baies. La méthode de la « distance moyenne pondérée » n'étant pas satisfaisante (voir chapitre II), la densité des poissons a été estimée en ne considérant que les individus observés sur une bande de 5 m de large centrée sur la ligne du transect, ce total étant divisé par la surface du transect (250 m²). Il s'agit donc d'une approximation *a posteriori* de la méthode des transects en bande par la méthode des transects en ligne. La qualité de cette approximation peut être légitimement suspectée, mais c'est néanmoins la technique qui nous paraissait la plus rapide pour ré-estimer les densités. Nous faisons donc l'hypothèse, à l'instar des utilisateurs des transects en bande, que les biais entachant nos estimations (erreurs absolues et erreur vis-à-vis des transects en bande) se répètent de manière systématique sur l'ensemble des transects effectués. Les données s'organisent finalement en 2 groupes : un tableau d'abondance des différentes espèces de *Chaetodontidae* pour l'étude de leur distribution spatiale, et un groupe de descripteurs d'ensemble des *Chaetodontidae* (richesse spécifique, abondance totale, abondance des

²¹ Une carte du site de l'étude est présentée dans le §3 de ce chapitre.

²² La méthodologie des transects en ligne est exposée en détail dans le chapitre II.

différentes catégories trophiques) et de la communauté de poissons (richesse spécifique et abondance totale) pour la recherche de corrélations avec certains paramètres de l'environnement.

- *Description de l'environnement*

La description du milieu récifal est effectuée à l'aide des observations recueillies par l'IRD²³. Elles concernent la composition du substrat (sable, blocs, roche, ...) la composition en espèces structurales (coraux de différentes formes, algues, ...) et l'abondance des échinodermes. Ces variables environnementales et le protocole de collecte des données sont détaillés dans le §3 de ce chapitre.

1.4.3 Méthodologie d'analyse

- *Approche multivariée : analyse globale des relations espèces-environnement*

Les données s'organisent en 4 tableaux distincts (chaetodons, substrat, organismes fixés, échinodermes) et portent sur les mêmes individus statistiques (stations). L'objectif est d'analyser les relations entre les descripteurs de chaque tableau. Les méthodes d'analyses multi-tableaux sont bien adaptées à un tel objectif.

L'approche qui a été choisie repose sur le schéma théorique de la co-inertie entre 2 tableaux de données portant sur les même individus (Chessel et Mercier 1993, Dolédec et Chessel 1994). Soit X et Y les 2 tableaux dont on cherche à décrire la structure commune (ou co-structure). Ces 2 tableaux sont tout d'abord traités séparément par analyse factorielle. L'analyse de co-inertie cherche ensuite à améliorer la corrélation entre les axes factoriels issus de ces analyses séparées, sans affecter leur représentativité en tant que résumés respectifs de X et Y (Prodon et Lebreton 1994). De fait, l'analyse de co-inertie recherche les axes factoriels de covariance maximum dans les nuages de X et Y tout en recherchant la corrélation maximale entre ces deux axes. Le même raisonnement se poursuit pour les axes suivants. La méthode utilisée dans la présente étude est l'**analyse de concordance** (Lafosse et Hanafi 1997), qui étend le principe de la co-inertie à plusieurs tableaux. L'analyse de concordance permet d'évaluer la concordance des structures entre un tableau de référence et différents tableaux de données portant sur les mêmes relevés. Dans notre cas, elle est destinée à coordonner la co-inertie entre le tableau faunistique des *Chaetodontidae* et chacun des 3 tableaux environnementaux.

L'intérêt de cette méthode est de mettre en évidence des gradients environnementaux (exprimés par le substrat, les organismes fixés et les échinodermes), tout en respectant le lien supposé entre cortège faunistique et structure du milieu. De cette façon, on obtient une typologie des stations tenant compte de l'information simultanée de l'ensemble des tableaux. La superposition de ces gradients définit la structure commune aux 4 tableaux. La démarche est résumée dans la figure III.2.

²³ Ces variables ainsi que la méthode d'acquisition des mesures sont détaillés par la suite.

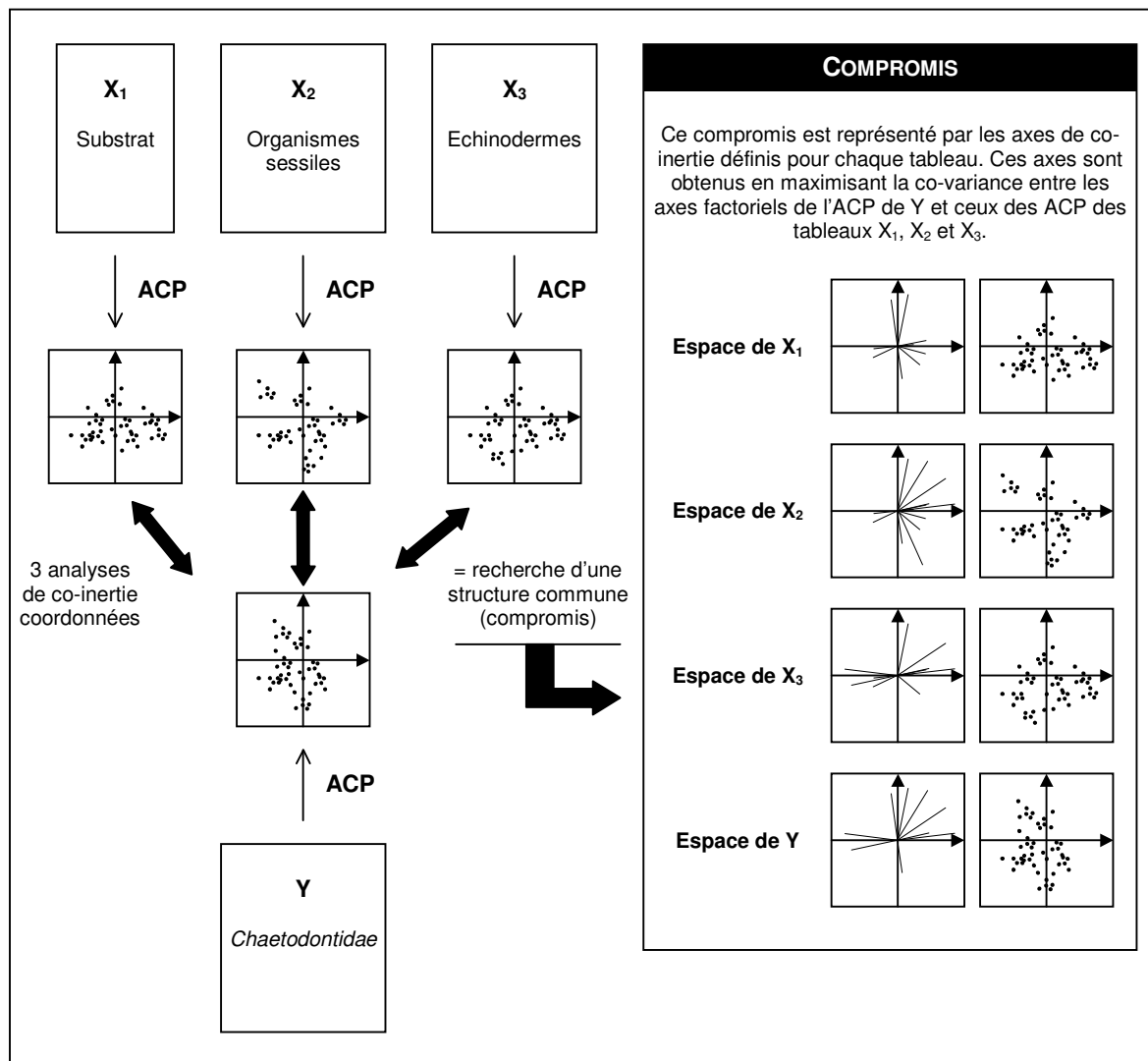


Figure III.2. Schématisation du principe de l'analyse de concordance.

Afin d'évaluer le lien entre les différentes typologies, un coefficient de corrélation vectorielle (coefficient R_v) est calculé pour chaque couple de tableaux. Introduit par Robert et Escouffier (1976), le coefficient R_v est l'équivalent entre deux tableaux d'une corrélation entre deux variables (Blanc 2000). Il a une valeur comprise entre 0 (absence de similitude) et 1 (similitude parfaite). La signification statistique de la relation est évaluée par test de permutation. La valeur du R_v observée est ainsi comparée à 1 000 valeurs de R_v obtenues aléatoirement par permutation des lignes des deux tableaux considérés. Par exemple, si une seule des 1 000 valeurs recalculées est supérieure au R_v observé, alors la relation entre ces deux tableaux est significative à $p=0,001$.

- *Approche univariée : corrélations entre assemblages de poissons et gradients environnementaux*

L'analyse de concordance fournit une typologie des stations dans les 3 espaces de co-inertie associés aux 3 tableaux de données environnementales. Les axes de co-inertie associés à chaque tableau forment de nouvelles variables dont les valeurs sont les coordonnées des stations. Ces variables typologiques sont des gradients synthétiques de l'environnement

exprimés par le substrat, les organismes fixés et les échinodermes. Ils peuvent être confrontés à des descripteurs externes à l'analyse. Nous avons donc examiné les corrélations entre les paramètres d'abondance et de diversité des *Chaetodontidae* et ces gradients environnementaux issus de l'ordination des stations par l'analyse de concordance. On cherche ainsi à mesurer la capacité des *Chaetodontidae* à exprimer les différents gradients environnementaux représentant la structure de leur habitat. Des corrélations entre ces gradients et l'abondance et la diversité de l'ichtyofaune totale serviront de référence afin d'évaluer l'intensité de la relation entre les chaetodons et leur habitat.

2 ANALYSE DES RELATIONS HABITAT-POISSONS DANS LES BAIES DE NOUMEA

Les résultats de cette analyse sont présentés dans l'article suivant :

Bozec Y.-M., S. Dolédec, M. Kulbicki (2005) An analysis of fish-habitat associations on disturbed coral reefs: The case of chaetodontid fishes in New Caledonia. Journal of Fish Biology, 66: 966-982.

An analysis of fish-habitat associations on disturbed coral reefs: chaetodontid fishes in New Caledonia

Y.-M. BOZEC*^{†‡}, S. DOLÉDEC§ AND M. KULBICKI†

**Département halieutique, UPR Mesh, Agrocampus Rennes, 65 rue de St-Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes cedex, France*, †*UR Coréus, Institut de Recherche pour le Développement, BP A5, 98848 Nouméa cedex, New Caledonia* and §*UMR CNRS 5023 – Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux, Université Claude Bernard Lyon 1, 69622 Villeurbanne cedex, France*

(Received 5 November 2003, Accepted 29 November 2004)

A concordance analysis was used to study the simultaneous influence of several environmental data sets on chaetodontid (butterflyfish) distributions. This multivariate and multitable method enabled the correlation of three types of benthic characteristics (mineral substratum, coverage of structural species and large echinoderms) with butterflyfish abundances in two bays of the urban centre of Nouméa (New Caledonia). The first concordance axis was related to a gradient in the coverage of branching corals. This disturbance gradient compared damaged reef areas dominated by long-spined sea urchins to areas with an extensive coverage of branching corals. The abundance of corallivorous chaetodontids was related to this gradient, supporting the view of corals as a food and shelter source for these fishes. The second concordance axis was interpreted as a gradient of heterogeneity in the coverage of benthic life-forms. The abundance of omnivorous chaetodontids was related to this gradient. Thus, the concordance axes defined two key components of habitat structure that were related to the entire fish community structure.

© 2005 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: butterflyfishes; concordance analysis; coral cover; habitat disturbance; reef fish community; topographic complexity.

INTRODUCTION

Spatial patterns of coral reef fishes are influenced by a number of biological processes, such as recruitment (Doherty & Williams, 1988), competition (Jones, 1991) and predation (Hixon, 1991; Hixon & Beets, 1993). The balance between these interacting processes is in turn mediated by the reef habitat structure which provides refuges and resources for fishes (Hixon & Beets, 1993; Beukers & Jones, 1997). On coral reefs, habitat structure is shaped by the spatial arrangement of sessile organisms (Connell *et al.*, 1997). Among them, the reef-building corals are important 'structural species' for the construction of the reef architecture (Connell *et al.*, 1997; Jones & Syme, 1998). Therefore, the reef habitat structure is very vulnerable to disturbances due to its biological nature. As a result, human-induced disturbances often lead to a decrease in live coral

[‡]Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +33 223 48 55 37; fax: +33 223 48 55 35; email: bozec@roazhon.inra.fr

cover and its associated fine-scale topographic complexity (Rogers, 1990; Wittenberg & Hunte, 1992; Hughes, 1994), which may in turn change the structure of coral reef fish assemblages (Jones & Syms, 1998).

In this context, to what extent are coral reef fish assemblages affected by the degradation of structural species such as the reef-building corals? Studies on relationships between live coral cover and fishes have produced contrasting results (Jones & Syms, 1998). It appears, however, that such a relationship tends to be higher with strongly site-attached fish species than with species having a wider home range (Roberts & Ormond, 1987). Indeed, butterflyfishes (Chaetodontidae) and live coral cover have demonstrated the most consistent patterns of habitat association. Chaetodontids have received far more attention than other coral reef fish species, and much information on their relationships with habitat structure has been gathered over the world (Great Barrier Reef: Fowler, 1990; Hawaii: Cox, 1994; French Polynesia: Bouchon-Navaro, 1986; Japan: Cadoret *et al.*, 1999; Sri Lanka: Öhman *et al.*, 1998; Red Sea: Roberts & Ormond, 1987). Most studies found that abundance and species richness of chaetodontids were highly correlated with live coral cover. Close association is partly explained by feeding habits since several chaetodontid species are obligate coral feeders (Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro, 1983; Harmelin-Vivien, 1989) but most studies failed to separate the effects of live coral cover from source of shelters and food source at the butterflyfish community level.

The present study investigated the species-environment relationships in a butterflyfish community from the fringing reefs of two urban bays in New Caledonia. The hypothesis was that disturbed reefs are likely to present a wide range of variations in habitat structure, especially live coral cover. Therefore, the intention was to substantiate the relationships between butterflyfishes and habitat structure on fringing reefs. This goal was achieved by: (1) describing the spatial distribution of butterflyfish species and habitat characteristics in terms of mineral substratum, coverage of structural species and abundance of large echinoderms, (2) identifying synthetic gradients in the reef habitat structure and in the composition of chaetodontid assemblages, and (3) analysing the relations between habitat structure and chaetodontid community variables, with special attention to food and shelter availability. Relationships between the entire fish community and habitat structure were used as a baseline for assessing the strength of chaetodontid-habitat associations.

MATERIAL AND METHODS

STUDY AREA

The present study was carried out on the fringing reefs of two bays of the Nouméa peninsula, namely Grande Rade and Sainte-Marie Bays (Fig. 1). The surrounding South-west lagoon is very large (2500 km²) and strongly influenced by ocean currents. As a result, urban and industrial influences are relatively low, except in the urban centre of Nouméa (c. 120 000 inhabitants), where significant impacts occur (Labrosse *et al.*, 2000). The two bays are similar in size, but have different exposure to tradewinds and lagoonal water circulation (Douillet *et al.*, 2001), that can affect differently the rate of water renewal in the bays (P. Douillet, pers. comm.).

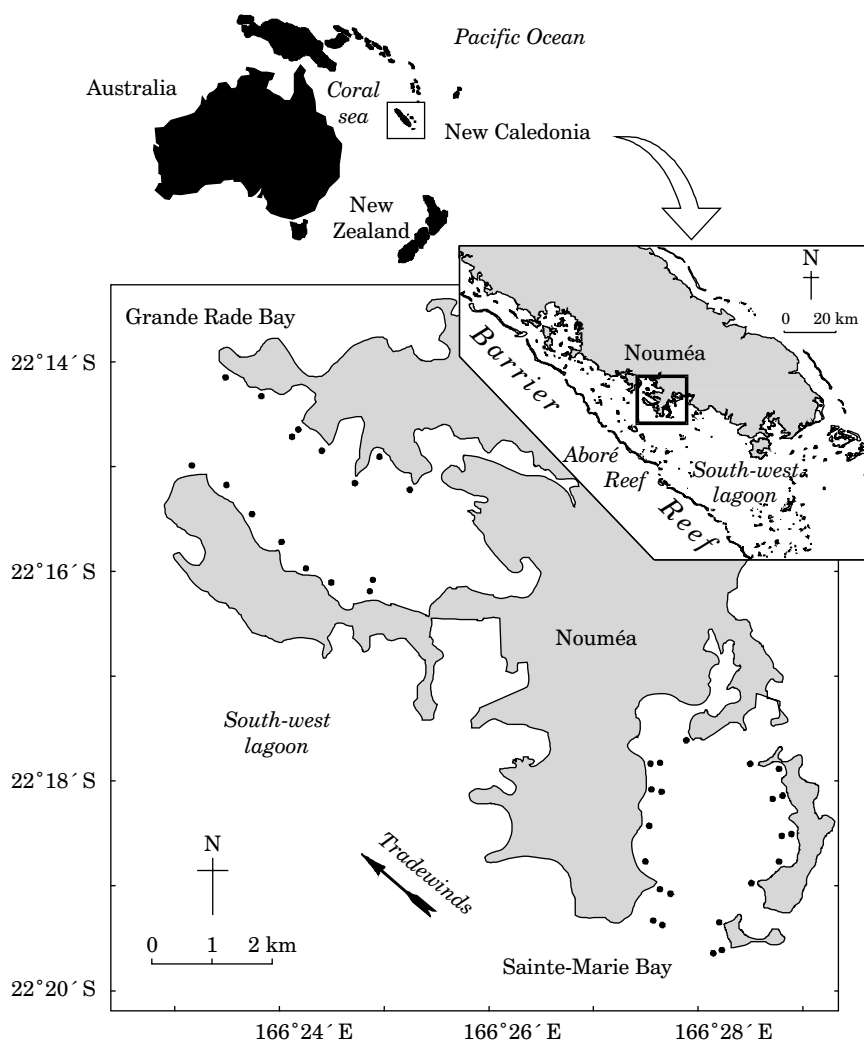


FIG. 1. Study area showing the location of the 38 sampling stations in the two studied bays of Nouméa, in the South-west lagoon of New Caledonia.

The fringing reefs are formed by a succession of three different zones before reaching the bay sandy bottoms. A reef flat (depth range: 0.5–2 m) with a poor coral cover usually precedes the reef crest, characterized by flourishing corals (1–3 m depth range). Then, a slight slope connects the fringing reef to the sandy bottom of the bays (up to 6 m depth in places). The slope has similar coral formations to the reef crest.

FISH SAMPLING

The reef crest and the reef slope were sampled in 1998 with a total of 38 reef sampling stations (22 in Sainte-Marie Bay and 16 in Grande Rade Bay). Butterflyfishes as well as other fish species were surveyed by underwater visual census within a 50 × 5 m belt transect, parallel to the shoreline. Two experienced scuba divers swam each on one side of the transect line, and counted simultaneously all fish species. The strip transect technique is the most frequently used for ecological studies of reef fish assemblages

(Bellwood & Alcala, 1988). Biases associated with visual estimates (Kulbicki, 1998; Ackerman & Bellwood, 2000), however, restrict the census to diurnal and non-cryptic fish species. To reduce the effect of dominant species, a logarithmic transformation was applied to fish abundances after they were reported for a 250 m² area.

ENVIRONMENTAL CHARACTERISTICS

The reef habitat structure was examined on each sampling station using linear point intercept (LPI) sampling (Ohlhorst *et al.*, 1988). Two 50 m surveyor's tapes were laid 3 m apart from the fish transect line. Along these three parallel transect lines, the various substratum types and structural species (*i.e.* large sessile organisms) were recorded beneath each 1 m mark on the tapes (Table I). Therefore, the per cent coverage of each substratum type and structural species was estimated from 150 point counts. Large echinoderms were also counted, *i.e.* regular echinoids and holothurians, over a 1 m belt along each transect line. Abundance of the long-spined sea urchin *Diadema setosum* was separately recorded from other urchins (mainly *Echinothrix diadema* and *Echinothrix calamaris*), assuming that a high abundance of *D. setosum* impact reef habitat structure by 'bioerosion'. Abundances of large echinoderms were also estimated for a 250 m² area and ln-transformed. Finally, environmental variables were organized into three data sets hereafter referred as mineral substratum, coverage of structural species and abundance of large echinoderms.

DATA ANALYSIS

Spatial variations of chaetodontids and environmental variables were jointly investigated using multivariate analysis. Concordance analysis (Lafosse & Hanafi, 1997) was performed to assess the respective influence of mineral substratum, coverage of structural species and abundance of large echinoderms on chaetodontid assemblages. This multi-table method provides a solution to the problem of matching several independent environmental tables to a faunistic table (Townsend *et al.*, 2003). Concordance analysis is a version of co-inertia analysis (Dolédéc & Chessel, 1994; Dray *et al.*, 2003) expanded

TABLE I. Environmental variables and categories used to characterize the habitat structure of each sampling station

Mineral substratum (%)	Coverage in structural species (%)	Large echinoderms (individuals 250 m ⁻²)
Mud	Seagrass bed	<i>Diadema setosum</i>
Fine sand	Green algae (Halimedaceae, Caulerpaceae)	Other sea urchins
Coarse sand	Brown algae (Sargassaceae)	Holothurians
Gravel	Soft corals (Alcyonarians)	
Debris (1–5 cm)	Small branching corals	
Small block (5–30 cm)	Large branching corals (<i>Acropora</i> spp.)	
Large block (30–100 cm)	Massive and encrusting corals	
Rock	Fire corals (Milleporidae)	
Beach rock	Sponges	
Underlying substratum*	Other sessile organisms	
	No sessile organisms	

*Dead coral and hard substratum found beneath covering organisms.

to match several tables (three tables of environmental variables in the present case) with one reference table (abundances of butterflyfish species in the present case). In a manner similar to co-inertia analysis, concordance analysis searches for combinations of variables in each environmental table that are coherent together and that are the most covariant with the chaetodontid abundances table. Consequently concordance analysis optimizes a covariance and, thus, assesses the correlation between each combination of environmental set and the chaetodontid abundance table.

To evaluate the influence of the three sets of environmental variables on chaetodontid abundance, the correlation between each pair of tables was measured using the *Rv*-coefficient, which is a multidimensional equivalent of the ordinary correlation coefficient between two variables (Robert & Escoufier, 1976). The *Rv*-coefficient was computed between each set of environmental variables and the chaetodontid assemblages. The statistical significance of each *Rv*-coefficient was further evaluated by a random permutation test. The resulting distribution of 1000 replicated matches of two tables (after random permutations of array rows) enabled a comparison with the observed *Rv*-coefficient. For example, if only one of the 1000 permutation values was higher than the observed *Rv*-coefficient of the two original tables, the relationship between the two tables had an estimated significance of $P = 0.001$.

Finally, Kendall rank correlations were performed between the site scores of each table along the first two concordance axes (*i.e.* scores of sampling stations) and several fish community variables (chaetodontid species richness, total abundance and abundance of trophic groups of chaetodontids, total species richness and total abundance of the whole fish community) in order to quantify fish-habitat associations. Most calculations and graphs were made with ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997). The package can be obtained freely from pbil.univ-lyon1.fr, in the `/pub/mac/ADE/ADE4` directory. Kendall rank correlations were computed using the R freeware (Ihaka & Gentleman, 1996).

RESULTS

BUTTERFLYFISH ASSEMBLAGES

A total of 17 chaetodontid species were sighted at the 38 sampling stations (Table II). The species *Chaetodon kleinii* Bloch was considered as rare and neglected in the subsequent analyses since only one individual was encountered in the two bays. Eight species occurred in at least 50% of the sampling stations. Among them, the corallivores *Chaetodon speculum* Cuvier, *Chaetodon plebeius* Cuvier, *Chaetodon lunulatus* Quoy & Gaimard and *Chaetodon melannottus* Bloch & Schneider, and the omnivore *Chaetodon auriga* Forsskal were the most abundant species (Fig. 2). The mean abundance of chaetodontids (all species considered) was higher in Sainte-Marie Bay (mean $\pm$ S.E. 39.1 ± 4.4 fishes per 250 m^2 , $n = 22$) than in Grande Rade Bay (28.1 ± 10.4 fishes per 250 m^2 , $n = 16$). This was explained by higher abundances of corallivorous chaetodontids in Sainte-Marie Bay [Fig. 2(a), (b)]. Omnivorous chaetodontids were equally distributed in the two bays [Fig. 2(c)].

ENVIRONMENTAL CHARACTERISTICS

The two bays exhibited slight differences in substratum cover [Fig. 3(a)]. Hard bottoms (rock and 'underlying substratum') covered larger areas in Sainte-Marie Bay than in Grande Rade Bay, where soft bottoms (fine and coarse sand) were prominent. The coverage of structural species was more developed in Sainte-Marie Bay [Fig. 3(b)], especially for small and large branching corals and

TABLE II. Occurrence of each chaetodontid species in the two studied bays, Sainte-Marie (SMB) and Grande Rade (GRB), and their feeding categories

		SMB Code (n = 22)	GRB (n = 16)	Total (n = 38)	Feeding category	References
<i>Chaetodon auriga</i> Forsskål	<i>C. auri</i>	13	11	24	OM	1, 3, 4
<i>C. bennetti</i> Cuvier	<i>C. benn</i>	12	8	20	OC	4, 5
<i>C. citrinellus</i> Cuvier	<i>C. citr</i>	4	3	7	OM	1, 3, 4
<i>C. ephippium</i> Cuvier	<i>C. ephi</i>	12	3	15	OM	1, 3, 4
<i>C. flavirostris</i> Günther	<i>C. flav</i>	11	10	21	OM	6
<i>C. kleinii</i> Bloch*	<i>C. klei</i>	1	0	1		
<i>C. lineolatus</i> Cuvier	<i>C. line</i>	12	4	16	OM	4
<i>C. lunulatus</i> Quoy & Gaimard	<i>C. lunu</i>	13	7	20	OC	2, 3, 4
<i>C. melannotus</i> Bloch & Schneider	<i>C. mela</i>	18	8	26	FC	2, 4
<i>C. plebeius</i> Cuvier	<i>C. pleb</i>	19	13	32	OC	2, 4
<i>C. speculum</i> Cuvier	<i>C. spec</i>	21	8	29	FC	4, 5
<i>C. trifascialis</i> Quoy & Gaimard	<i>C. trif</i>	4	2	6	OC	2, 3, 4
<i>C. ulietensis</i> Cuvier	<i>C. ulie</i>	7	3	10	FC	2, 3, 4
<i>C. vagabundus</i> L.	<i>C. vaga</i>	13	10	23	OM	1, 3, 4
<i>Heniochus acuminatus</i> L.	<i>H. acum</i>	1	5	6	OM	6
<i>H. chrysostomus</i> Cuvier	<i>H. chry</i>	1	4	5	FC	3, 4, 5
<i>H. monoceros</i> Cuvier	<i>H. mono</i>	2	4	6	OM	5

OC, obligate corallivore; FC, facultative corallivore; OM, omnivore.

*Species not used in the multivariate analyses because of insufficient occurrences.

(1) Hiatt & Strasburg, 1960; (2) Reese, 1977; (3) Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro, 1983; (4) Sano *et al.*, 1984b; (5) Sano, 1989; (6) Randall *et al.*, 1997.

brown algae. The long-spined urchin *D. setosum* was clearly more abundant in Grande Rade Bay [Fig. 3(c)] whereas abundance of other urchins and holothurians showed no significant differences.

RELATIONSHIPS BETWEEN BUTTERFLYFISHES AND HABITAT VARIABLES

The first two axes of a concordance analysis accounted for 54.4% of the total variability of chaetodontid abundance and for 93.6, 96.3 and 90.5% of the mineral substratum, the coverage of structural species and the abundance of large echinoderms sets, respectively. *Rv*-coefficients indicated that the three environmental sets had a significant, but unequal influence on the spatial distribution of chaetodontids (Table III), the coverage of structural species having the strongest influence on butterflyfish assemblages.

The first concordance axis revealed a gradient in the abundance of corallivorous chaetodontids [Fig. 4(a)] since most obligate and facultative coral feeders have a high positive score along this axis. Corallivores were especially sensitive to a gradient of increasing coverage of branching corals [Fig. 5(a), (b)]. Chaetodontids did not occur in blocks and coarse sand areas (*i.e.* poor biotic cover). This habitat was instead associated with *D. setosum* [Fig. 5(c)]. The first

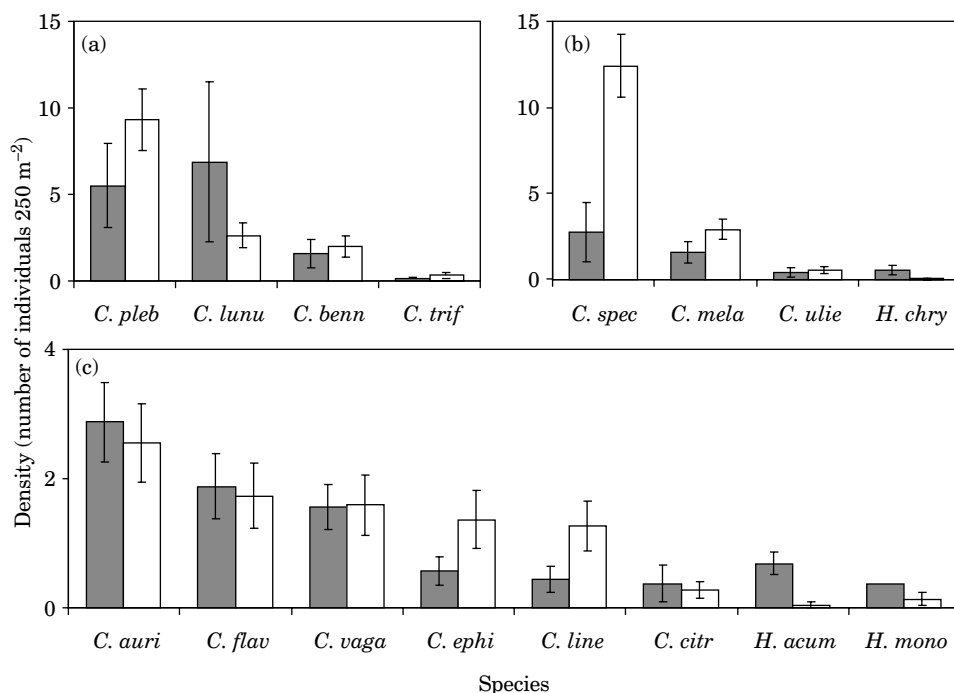


FIG. 2. Mean $\pm$ s.e. densities (a) obligate corallivore, (b) facultative corallivore and (c) omnivore butterflyfish species (see Table II in Grande Rade Bay (■, $n = 16$) and Sainte-Marie Bay (□, $n = 22$).

concordance axis clearly separated the sampling stations of Sainte-Marie and Grande Rade Bays [Fig. 4(b)]. The site scores of the two bays along this axis were significantly different for the three environmental tables ($P < 0.05$, $P < 0.001$, $P < 0.001$, for mineral substratum, structural species cover and abundances of echinoderms, respectively) as well as for chaetodontid abundance table ($P < 0.01$).

The second concordance axis revealed a gradient in abundance of the three omnivorous species *Chaetodon flaviviridis* Günther, *Chaetodon vagabundus* L. and *C. auriga* [Fig. 4(a)]. These species dominated rocky habitats with a mixed coverage of structural species (brown algae, massive and encrusting corals, and small branching corals). These habitats occurred mostly at the entrance of the two bays [Fig. 4(c)]. In contrast, *Chaetodon bennetti* Cuvier dominated areas characterized by an extensive coverage of large branching corals. These areas were restricted to the sheltered parts of Sainte-Marie Bay. Sea urchins other than *D. setosum* were frequently associated with this latter habitat [Fig. 5(c)].

CORRELATIONS BETWEEN FISH DESCRIPTORS AND THE ENVIRONMENTAL GRADIENTS

Kendall rank correlations showed that the abundance of chaetodontid coral feeders was highly correlated with the site scores of each along the first con-

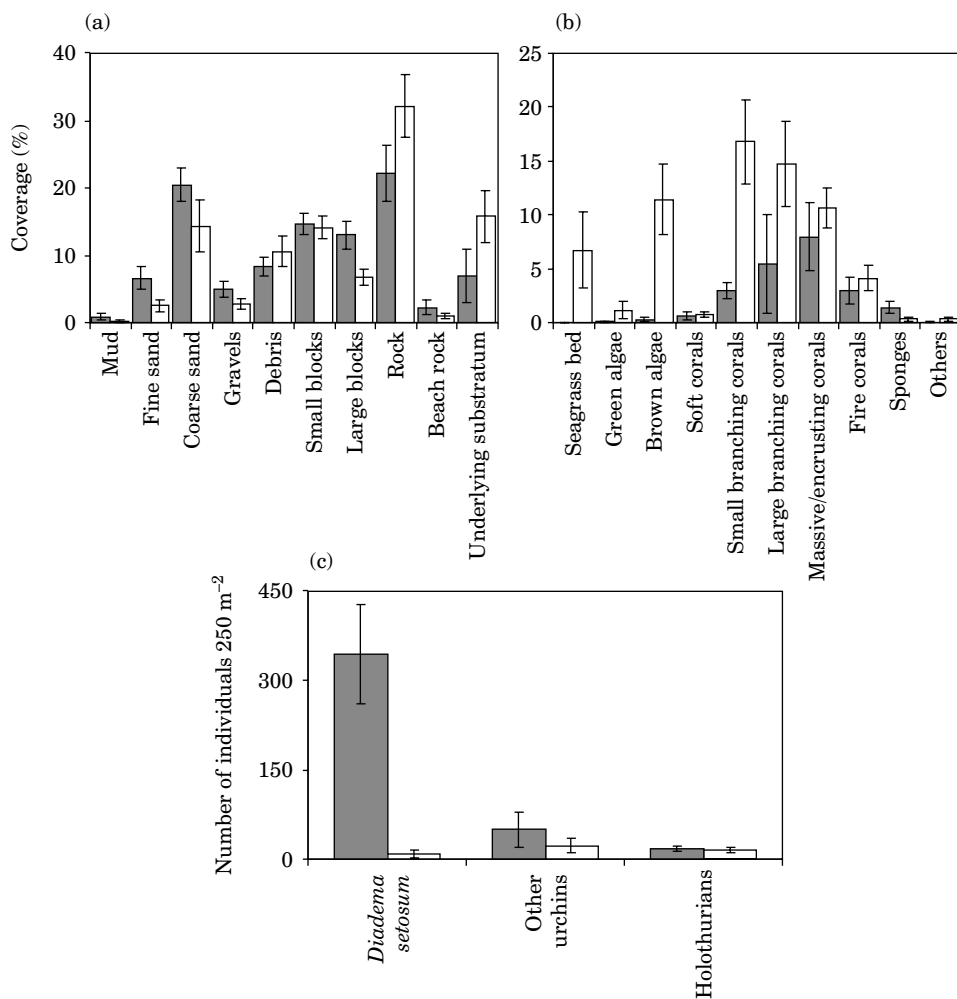


FIG. 3. Mean $\pm$ s.e. percentage cover of (a) mineral substratum and (b) 'structural species' and (c) mean $\pm$ s.e. abundance of large echinoderms in Grande Rade Bay (■, $n = 16$) and Sainte-Marie Bay (□, $n = 22$).

TABLE III. Results of a concordance analysis. R_v , correlation coefficient between the faunistic table and the corresponding environmental set; P , estimated probability equal to the frequency of random values (out of 1000) higher than the observed R_v

Environmental set	R_v	P
Mineral substratum	0.348	<0.001
Coverage of structural species	0.507	<0.001
Abundance of large echinoderms	0.248	<0.005

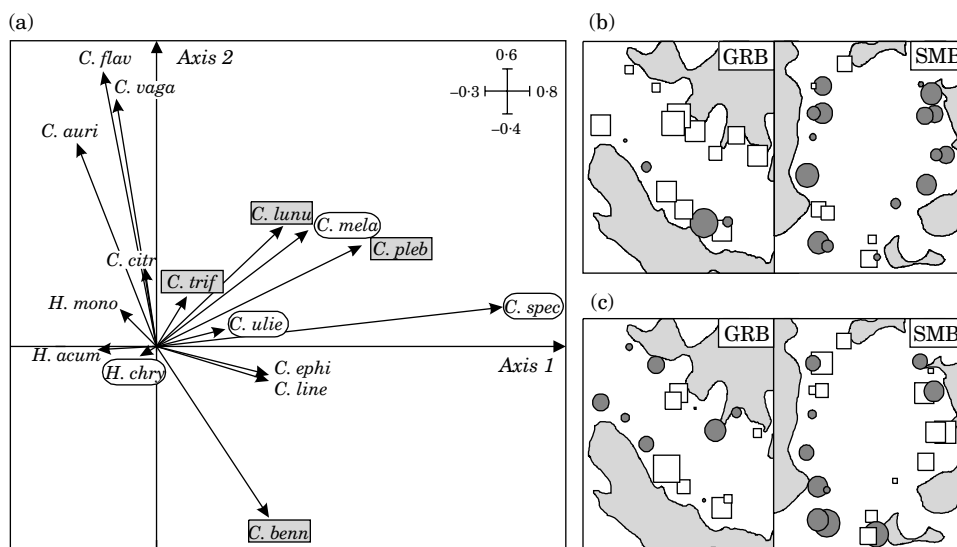


FIG. 4. Results of a concordance analysis showing (a) the ordination of species (see Table II) along the first two axes. Arrow length is proportional to species weights. Obligate corallivores are shaded, facultative corallivores are circled. Corresponding faunistic scores are plotted onto the geographical map for (b) the first and (c) the second concordance axis. The size of closed circles is proportional to positive scores whereas the size of open squares is proportional to negative scores (GRB, Grande Rade Bay; SMB, Sainte-Marie Bay).

cordance axis (Table IV). The correlation was higher for facultative corallivores than for obligate corallivores. In contrast, the abundance of omnivorous chaetodontids exhibited no significant correlation with the first concordance axis, but was correlated with the sites scores of the mineral substratum and structural species along the second axis, while corallivores were not. When all fish species were considered, total abundance was highly correlated with the first concordance axis, but not with the second axis. Butterflyfish species richness and total species richness were weakly correlated with the two axes.

DISCUSSION

BUTTERFLYFISH ASSEMBLAGES AND HABITAT FEATURES ON THE REEFS OF NOUMÉA BAYS

Among the 32 species of butterflyfishes present in New Caledonia (Kulbicki & Rivaton, 1997), 17 species were observed on the fringing reefs of the two bays of Nouméa. By comparison, 21 chaetodontid species were found with a quite similar sample size ($n = 33$) on Aboré Reef (Kulbicki *et al.*, 1996), a marine reserve located on the barrier reef, 20 km away from Nouméa (see Fig. 1). The mean abundance of butterflyfishes was higher in the bays (mean $\pm$ S.E. 34.5 ± 5.1 fishes 250 m^{-2} , $n = 38$) than Aboré Reef (15.5 ± 1.3 fishes 250 m^{-2} , $n = 33$) (Kulbicki *et al.*, 1996). As a result, species richness and abundance of butterflyfish

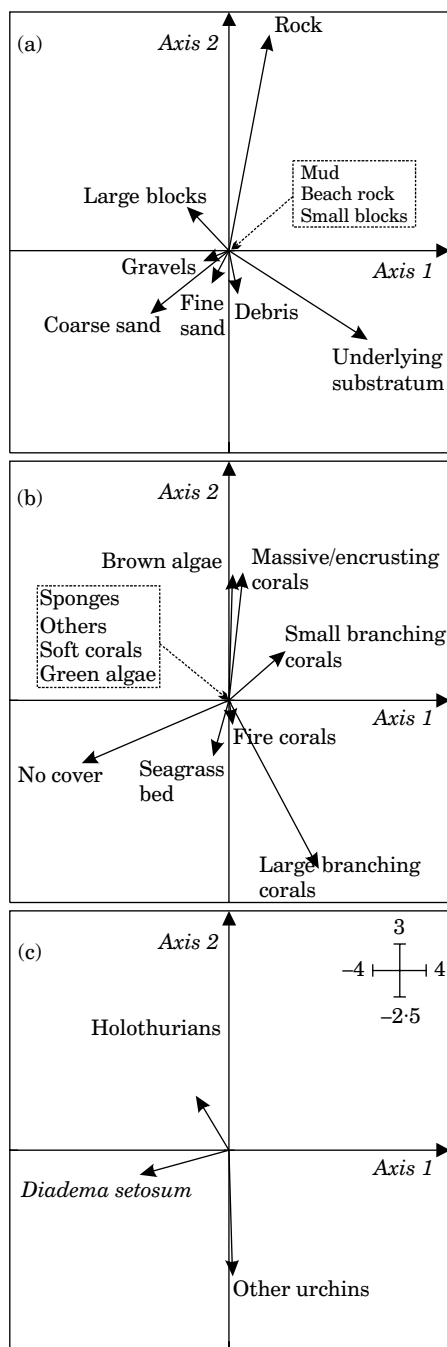


FIG. 5. Results of a concordance analysis showing the ordination along the first two axes of (a) substratum types, (b) structural species and (c) large echinoderms. Arrow length is proportional to species weights.

TABLE IV. Kendall rank correlation (τ) between fish assemblage variables and the site scores of each environmental factor along the two first concordance axes ($H_0: \tau = 0, n = 38$)

	Mineral substratum	Structural species	Large echinoderms
Concordance axis 1			
Chaetodontids			
Species richness	0.204*	0.210**	0.046
Total abundance	0.432***	0.469***	0.243*
OC abundance	0.408***	0.443***	0.252*
FC abundance	0.511***	0.634***	0.367***
OM abundance	-0.040	-0.007	-0.028
Whole fish community			
Species richness	0.143	0.269**	0.137
Total abundance	0.530***	0.467***	0.291**
Concordance axis 2			
Chaetodontids			
Species richness	0.183*	0.234*	0.100
Total abundance	0.137	0.220*	0.043
OC abundance	0.090	0.185	0.070
FC abundance	0.007	0.185	0.028
OM abundance	0.278**	0.313**	0.045
Whole fish community			
Species richness	0.287**	0.298**	0.079
Total abundance	0.011	0.068	0.037

*, $P = 0.05$; **, $P = 0.01$; ***, $P = 0.001$.

OC, obligate corallivore; FC, facultative corallivore; OM, omnivore.

assemblages can be considered high in the Nouméa bays despite the human influence.

The fringing reefs of the two bays exhibited strong differences regarding the biotic cover. Live coral cover was more developed in Sainte-Marie Bay than in Grande Rade Bay. The concordance analysis highlighted two main types of habitat in Sainte-Marie Bay. In areas where wave action and wind exposure were reduced, large branching *Acropora* spp. form dense coral-beds. By contrast, at the entrance of Sainte-Marie Bay, a mixed coverage of massive and encrusting corals, small branching corals and brown algae dominated. Conversely, the fringing reefs of Grande Rade Bay exhibited a poor cover of structural species. The mixed coverage including various growth forms of corals is more reduced. The two bays were expected to suffer anthropogenic disturbances. Sainte-Marie Bay receives domestic sewage mainly discharged in the inner part of the bay, which results in eutrophication mostly confined to the bottom of the bay due to prevailing currents (Labrosse *et al.*, 2000). Disturbances in Grande Rade Bay, which combine industrial pollution (chemical factories for nickel extraction and, oil and gas depots) and sediment deposition due to reduced circulation of water (Douillet *et al.*, 2001) are likely to cause higher degradation on habitat and fish assemblages. In addition, high abundance of

D. setosum was observed, which may result from various human-induced disturbances (Bak, 1990; Hughes, 1994). These long-spined urchins play an important role in the erosion of the reef substratum through their grazing activity and spine abrasion (Sammarco, 1980; Bak, 1994). For example, McClanahan & Mutere (1994) found that a lower coral cover was more frequent on urchin-dominated than fish-dominated reefs. Therefore, the high abundance of *D. setosum* in Grande Rade Bay probably adds to urban activities in damaging coral cover.

INFLUENCE OF LIVE CORAL COVER ON BUTTERFLYFISH ASSEMBLAGES

Although the three selected environmental components of the reef habitat (mineral substratum, coverage of structural species and abundance of large echinoderms) were all relevant for explaining the spatial distribution of chaetodontid species, the coverage of structural species was the major controlling factor, reflecting the role of hard corals in structuring butterflyfish assemblages. The results indicate positive correlations between live coral cover and abundance of corallivorous chaetodontids as well as the overall fish assemblages. The live coral cover is generally positively correlated with the number of species and the abundance of chaetodontids (Reese, 1981; Bell & Galzin, 1984; Bouchon-Navaro *et al.*, 1985; White, 1988; Bouchon-Navaro & Bouchon, 1989; Öhman *et al.*, 1998; Cadoret *et al.*, 1999). Furthermore, the abundance and diversity of fish assemblages is positively correlated with the live coral cover (Carpenter *et al.*, 1981; Bell & Galzin, 1984; Chabanet *et al.*, 1995). It is not clear, however, which aspect of coral cover is important for butterflyfishes (Findley & Findley, 1985). Coral is a food source to corallivorous fishes, and its architecture provides shelters to fishes and many mobile invertebrates (Hixon, 1991; Friedlander & Parrish, 1998), which are in turn food sources for many reef fishes. Sano *et al.* (1984a) have shown that a decrease in structural complexity of branching *Acropora* spp. resulted in a decrease in fish diversity and abundance due to a reduction in shelter availability. Bouchon-Navaro *et al.* (1985) suggested that rather than the total live coral cover, the abundance of large branching corals is of primary importance for determining the development of a richer chaetodontid community.

On the fringing reefs of the Nouméa bays, the gradient of live coral cover can be interpreted as a gradient of topographic complexity afforded by the various growth forms of corals (from massive and encrusting to small then large branching corals). The greater shelter availability offered by branching corals is potentially important to the corallivorous chaetodontids. The stronger correlation obtained between the first axis of a concordance analysis and corallivorous chaetodontids in comparison to the overall fish assemblage suggests that corals also act as a food source for the former species. The combined influence of shelter availability and food source on corallivores does not explain all the spatial variations of these species. When *C. speculum* was very sensitive to the global gradient of coral cover, *C. bennetti* was clearly associated with the large *Acropora* spp. coral-beds, whereas *C. lunulatus*, *C. plebeius* and *C. melannotus* were rather associated with a rich coral cover dominated by small branching

corals. Such differences among corallivore species may be explained by particular feeding preferences. The abundance of omnivorous chaetodontids, such as *C. auriga*, *C. vagabundus* and *C. flavirostris*, was not correlated with the gradient of branching corals. In contrast, their abundance was correlated with the second concordance axis that can be interpreted as a gradient of heterogeneity of the benthic cover, since it opposes homogenous habitats (areas with a very poor biotic cover or dense coral-beds) from more heterogeneous habitats with a mixed biotic cover of various coral growth forms and brown algae. For omnivorous chaetodontids, corals appear to have a structural role in providing a greater variety of microhabitats sharing various resources.

RELATIONSHIPS BETWEEN HABITAT STRUCTURE AND FISH COMMUNITY STRUCTURE

There has been little consistency in the definition and measurement of habitat structure between ecological studies (McCoy & Bell, 1991). In addition, it is often difficult to separate the effects of distinct habitat features on ecological communities and to identify their functional roles (McCoy & Bell, 1991; Beck, 2000). In the present study, concordance analysis allowed two environmental gradients that may be interpreted as two independent components of habitat structure to be identified. When the first concordance axis encompasses a gradient of topographic complexity, the second concordance axis reflects a gradient of heterogeneity in the coverage of benthic life-forms. These two environmental gradients are independent as the two axes are orthogonal to each other. One benefit of such a multitable technique is that numerous variables measured in the field are synthesized into environmental gradients. The chaetodontid composition played a central role in the emergence of such gradients since the spatial distribution of chaetodontids forced the ordination of habitat variables. When the site scores on the two concordance axes are considered as values of two new habitat variables, their association with the entire fish assemblage is instructive. Total fish abundance and diversity were linked to the gradient of topographic complexity, as already observed in numerous descriptive studies (Jones & Syms, 1998). This illustrates the importance of habitat complexity on coral reef fish assemblages, although the underlying processes (*i.e.* mediation of predation and competition) are not well identified (Almany, 2004). The positive correlation between fish diversity and the gradient of habitat heterogeneity is more remarkable. It seems that independently of habitat complexity, the diversity of structural species enhances fish diversity, perhaps in promoting a greater variety of microhabitats and resources for resident fishes. The functional role of habitat heterogeneity on fish assemblages is worthy of more examination.

INDICATOR FUNCTION OF CORALLIVOROUS BUTTERFLYFISHES

Because obligate coral feeders have developed morphological and behavioural adaptations for coral feeding, it was suggested that changes in the distribution of butterflyfish species could provide an 'early warning' on a sub-lethal change

occurring on the reef (Reese, 1977, 1981; Hourigan *et al.*, 1988; Crosby & Reese, 1996). No study, however, has yet demonstrated that stress on hard corals causes immediate effects on butterflyfish distribution (Jameson *et al.*, 1998). To date, the only conclusion is that a decrease in live coral cover can result in a decrease in the abundance and diversity of chaetodontids. If butterflyfishes provide no early warning before a reduction in hard corals occurs, live coral cover may be directly monitored (Williams, 1986; Jameson *et al.*, 1998).

In the present study the abundance of both obligate and facultative corallivorous butterflyfish species was used to detect a disturbance gradient affecting live coral cover and topographic complexity. Nevertheless, such disturbance effects were quite obvious since a direct sampling of live coral cover would have been sufficient to detect changes on the reef habitat structure. The results, however, suggest that corallivorous chaetodontids may be good indicators of the overall fish community, since abundances were correlated. Such patterns should be confirmed by further investigations, since monitoring chaetodontid assemblages has a lower cost than monitoring the whole fish community.

As long as the early-warning function of corallivorous chaetodontids is not clearly established, butterflyfish species should be used cautiously as indicators in monitoring programme. Underwater visual censuses may be biased due to the proportion of hidden individuals over extensive live coral cover (Roberts *et al.*, 1988). Furthermore, butterflyfishes are sometimes subject to human exploitation, as favourite targets for marine aquarium collectors (Erdmann, 1997). Finally, factors other than live coral cover may explain the variations in abundance of butterflyfishes, such as recruitment processes (Bell *et al.*, 1985). This should be considered if large-scale variations in the abundance and composition of butterflyfishes from monitoring surveys are to be explained. As an illustration, the study revealed that abundance and diversity of chaetodontids on Nouméa fringing reefs, probably the most disturbed reef zone in New Caledonia, were far above those found on Aboré Reef, a marine protected area located on the barrier reef.

Field data of the present study were part of a larger research programme intended to analyse the influence of terrigenous and anthropogenic inputs on tropical marine coastal environments (ECOTROPE programme). Many thanks go to R. Fichez and D. Douillet for providing us information on water chemical composition. We also wish to address special thanks to G. Mou-Tham for his assistance in collecting data.

References

- Ackerman, J. L. & Bellwood, D. R. (2000). Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series* **206**, 227–237.
- Almany, G. R. (2004). Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos* **106**, 275–284.
- Bak, R. P. M. (1990). Patterns of echinoid bioerosion in two Pacific coral reef lagoons. *Marine Ecology Progress Series* **66**, 267–272.
- Bak, R. P. M. (1994). Sea urchin bioerosion on coral reefs: place in the carbonate budget and relevant variables. *Coral Reefs* **13**, 99–103.

- Beck, M. W. (2000). Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **249**, 29–49.
- Bell, J. D. & Galzin, R. (1984). Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* **15**, 265–274.
- Bell, J. D., Harmelin-Vivien, M. & Galzin, R. (1985). Large scale spatial variation in abundance of butterflyfishes (Chaetodontidae) on Polynesian reefs. *Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress* **5**, 421–426.
- Bellwood, D. R. & Alcala, A. C. (1988). The effect of a minimum length specification on visual estimates of density and biomass of coral reef fishes. *Coral Reefs* **7**, 23–27.
- Beukers, J. S. & Jones, G. P. (1997). Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia* **114**, 50–59.
- Bouchon-Navaro, Y. (1986). Partitioning of food and space resources by chaetodontid fishes on coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **103**, 21–40.
- Bouchon-Navaro, Y. & Bouchon, C. (1989). Correlations between chaetodontid fishes and coral communities of the Gulf of Aqaba (Red Sea). *Environmental Biology of Fishes* **25**, 47–60.
- Bouchon-Navaro, Y., Bouchon, C. & Harmelin Vivien, M. L. (1985). Impact of coral degradation on a chaetodontid fish assemblage (Moorea, French Polynesia). *Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress* **5**, 427–432.
- Cadoret, L., Adjeroud, M. & Tsuchiya, M. (1999). Spatial distribution of chaetodontid fish in coral reefs of the Ryukyu Islands, southern Japan. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **79**, 725–735.
- Carpenter, K. E., Mclat, R. I., Albaladejo, V. D. & Corpuz, V. T. (1981). The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium* **2**, 497–502.
- Chabanet, P., Dufour, V. & Galzin, R. (1995). Disturbance impact on reef fish communities in Reunion Island (Indian Ocean). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **188**, 29–48.
- Connell, J. H., Hughes, T. P. & Wallace, C. C. (1997). A 30-year study of coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales in space and time. *Ecological Monographs* **67**, 461–488.
- Cox, E. F. (1994). Resource use by corallivorous butterflyfishes (family Chaetodontidae) in Hawaii. *Bulletin of Marine Science* **54**, 535–545.
- Crosby, M. P. & Reese, E. S. (1996). *A Manual for Monitoring Coral Reefs with Indicator Species: Butterflyfishes as Indicators of Change on Indo-Pacific Reefs*. Silver Spring, MD: Office of Ocean and Coastal Resource Management, NOAA.
- Doherty, P. J. & Williams, D. M. (1988). Are local populations of coral reef fishes equilibrial assemblages? The empirical database. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* **1**, 131–140.
- Dolédéc, S. & Chessel, D. (1994). Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* **31**, 277–294.
- Douillet, P., Ouillon, S. & Cordier, E. (2001). A numerical model for fine suspended sediment transport in the south-west lagoon of New-Caledonia. *Coral Reefs* **20**, 361–372.
- Dray, S., Chessel, D. & Thioulouse, J. (2003). Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology* **84**, 3078–3089.
- Erdmann, M. V. (1997). Butterflyfish as bioindicators—a review. *Reef Encounter* **21**, 7–9.
- Findley, J. S. & Findley, M. T. (1985). A search for pattern in butterfly fish communities. *American Naturalist* **126**, 800–816.
- Fowler, A. J. (1990). Spatial and temporal patterns of distribution and abundance of chaetodontid fishes at One Tree Reef, southern GBR. *Marine Ecology Progress Series* **64**, 39–53.
- Friedlander, A. M. & Parrish, J. D. (1998). Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **224**, 1–30.

- Harmelin-Vivien, M. L. (1989). Implications of feeding specialization on the recruitment processes and community structure of butterflyfishes. *Environmental Biology of Fishes* **25**, 101–110.
- Harmelin-Vivien, M. L. & Bouchon-Navaro, Y. (1983). Feeding diets and significance of coral feeding among chaetodontid fishes in Moorea (French Polynesia). *Coral Reefs* **2**, 119–127.
- Hiatt, R. W. & Strasburg, D. W. (1960). Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecological Monographs* **30**, 65–127.
- Hixon, M. A. (1991). Predation as a process structuring coral reef fish communities. In *The Ecology of Fishes on Coral Reefs* (Sale, P. F., ed.), pp. 475–508. San Diego, CA: Academic Press.
- Hixon, M. A. & Beets, J. P. (1993). Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecological Monographs* **63**, 77–101.
- Hourigan, T. F., Tricas, T. C. & Reese, E. S. (1988). Coral reef fishes as indicators of environmental stress in coral reefs. In *Marine Organisms as Indicators* (Soule, D. F. & Kleppel, G. S., eds), pp. 107–135. New York: Springer-Verlag.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* **265**, 1547–1551.
- Ihaka, R. & Gentleman, R. (1996). R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **5**, 299–314.
- Jameson, S. C., Erdmann, M. V., Gibson, G. R. & Potts, K. W. (1998). *Development of Biological Criteria for Coral Reef Ecosystem Assessment*. Washington, DC: USEPA, Office of Science and Technology, Health and Ecological Criteria Division.
- Jones, G. P. (1991). Postrecruitment processes in the ecology of coral reef fish populations: a multifactorial perspective. In *The Ecology of Fishes on Coral Reefs* (Sale, P. F., ed.), pp. 294–328. San Diego, CA: Academic Press.
- Jones, G. P. & Syms, C. (1998). Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Australian Journal of Ecology* **23**, 287–297.
- Kulbicki, M. (1998). How the acquired behaviour of commercial reef fishes may influence the results obtained from visual censuses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **222**, 11–30.
- Kulbicki, M. & Rivaton, J. (1997). Checklist and biogeography of lagoon and reef fishes from New Caledonia. *Cybium* **21**, 81–98.
- Kulbicki, M., Galzin, R., Letourneur, Y., Mou Tham, G., Thollot, P., Wantiez, L. & Chauvet, C. (1996). Les peuplements de poissons de la réserve marine du récif Aboré (Nouvelle-Calédonie): composition spécifique, structures trophique et démographique avant l'ouverture à la pêche. *Documents Scientifiques et Techniques, ORSTOM, Nouméa*, **11**.
- Labrosse, P., Fichez, R., Farman, R. & Adams, T. (2000). New Caledonia. In *Seas at the Millennium: an Environmental Evaluation* (Sheppard, C., ed.), pp. 723–736. Amsterdam: Elsevier.
- Lafosse, R. & Hanafi, M. (1997). Concordance d'un tableau avec k tableaux: définition de $k + 1$ uples synthétiques. *Revue de Statistique Appliquée* **XLV**, 111–126.
- McClanahan, T. R. & Mutere, J. (1994). Coral and sea urchin assemblage structure and inter-relationships in Kenyan reef lagoons. *Hydrobiologia* **286**, 109–124.
- McCoy, E. D. & Bell, S. S. (1991). Habitat structure: The evolution and diversification of a complex topic. In *Habitat Structure. The Physical Arrangement of Objects in Space* (Bell, S. S., McCoy, E. D. & Mushinsky, H. R., eds), pp. 3–27. New York and London: Chapman & Hall.
- Ohlhorst, S. L., Liddell, W. D., Taylor, R. J. & Taylor, J. M. (1988). Evaluation of reef census techniques. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* **2**, 319–324.
- Öhman, M. C., Rajasuriya, A. & Svensson, S. (1998). The use of butterflyfishes (Chaetodontidae) as bio-indicators of habitat structure and human disturbance. *Ambio* **27**, 708–716.
- Randall, J. E., Allen, G. R. & Steene, R. C. (1997). *Fishes of the Great Barrier Reef and Coral Sea*. Honolulu, HI: University of Hawaii Press.

- Reese, E. S. (1977). Coevolution of corals and coral feeding fishes of the family Chaetodontidae. *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium* **1**, 267–274.
- Reese, E. S. (1981). Predation on corals by fishes of the family Chaetodontidae: implications for conservation and management of coral reef ecosystems. *Bulletin of Marine Science* **31**, 594–604.
- Robert, P. & Escoufier, Y. (1976). A unifying tool for linear multivariate statistical methods: The *Rv-coefficient*. *Applied Statistics* **25**, 257–265.
- Roberts, C. M. & Ormond, R. F. G. (1987). Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series* **41**, 1–8.
- Roberts, C. M., Ormond, R. F. G. & Shepherd, A. R. D. (1988). The usefulness of butterflyfishes as environmental indicators on coral reefs. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* **2**, 331–336.
- Rogers, C. S. (1990). Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series* **62**, 185–202.
- Sammarco, P. W. (1980). Diadema and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition, and biological disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **45**, 245–272.
- Sano, M. (1989). Feeding habits of Japanese butterfly fishes (Chaetodontidae). *Environmental Biology of Fishes* **25**, 195–203.
- Sano, M., Shimizu, M. & Nose, Y. (1984a). Changes in structure of coral reef fish communities by destruction of hermatypic corals: Observational and experimental views. *Pacific Science* **38**, 51–80.
- Sano, M., Shimizu, M. & Nose, Y. (1984b). *Food Habits of Teleostean Reef Fishes in Okinawa Island, Southern Japan*. Tokyo: University of Tokyo Press.
- Thioulouse J., Chessel D., Dolédec S. & Olivier J. M. (1997). ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* **7**, 75–83.
- Townsend, C. R., Dolédec, S., Norris, R., Peacock, K. & Arbuckle, C. (2003). The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: description and prediction. *Freshwater Biology* **48**, 768–785. doi:10.1046/j.1365-2427.2003.01043.x
- White, A. T. (1988). Chaetodon occurrence relative to coral reef habitats in the Philippines with implications for reef assessment. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* **2**, 427–431.
- Williams, D. M. (1986). Temporal variation in the structure of reef slope fish communities (central Great Barrier Reef): Short-term effects of *Acanthaster planci* infestation. *Marine Ecology Progress Series* **28**, 157–164.
- Wittenberg, M. & Hunte, W. (1992). Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. 1. Abundance, mortality and community structure. *Marine Biology* **116**, 131–138.

3 COMPLEMENTS ET PERSPECTIVES

3.1 Les baies de Nouméa : un environnement perturbé à surveiller

3.1.1 Influence anthropique et structure du milieu récifal

Les sources potentielles de perturbation de la Grande rade sont nombreuses (trafic maritime, rejets liés aux activités industrielles, remblaiements), et il est difficile d'identifier l'origine des dégradations observées sur la structure du complexe récifal. Bien que le niveau de turbidité soit très élevé dans les 2 baies, la sédimentation semble plus importante dans la Grande Rade, en raison d'un renouvellement des eaux plus faible qu'en baie de Sainte-Marie (Douillet *et al.* 2001). Ce phénomène pourrait expliquer la faible couverture corallienne observée sur les stations de la Grande Rade, toutes formes confondues : en moyenne 16 % (± 6 %, erreur standard) contre 42 % (± 5 %, erreur standard) dans la baie de Sainte-Marie. Testées par une ANOVA, ces moyennes sont significativement différentes ($p < 0,005$). La turbidité des eaux de la Grande Rade est probablement liée à l'extraction du nickel et aux scories produites par l'usine métallurgique. Les concentrations en nickel sont d'ailleurs importantes dans cette baie (R. Fichez, IRD, comm. pers.), en particulier dans le fond, à proximité de l'usine de traitement du nickel. A l'inverse, les eaux de ruissellement déchargées dans le fond de la baie de Sainte-Marie semblent avoir un impact limité sur la couverture corallienne, en raison peut-être d'une meilleure circulation des eaux de la baie. En réalité, les deux baies souffrent du même niveau d'eutrophisation (Fichez comm. pers.), mais dans la baie de Sainte-Marie, cette eutrophisation reste confinée au fond de la baie. Les stations d'échantillonnage n'ont pas été disposées dans cette zone où l'envasement est important.

3.1.2 L'abondance des oursins en relation avec un milieu dégradé

Le faible taux de renouvellement des eaux de la Grande Rade pourrait donc expliquer les forts contrastes observés entre les deux baies sur la couverture corallienne et la complexité structurale de l'habitat des poissons. Toutefois, les fortes abondances de *Diadema setosum* observées dans la Grande Rade (345 individus en moyenne sur 250 m², contre 8 dans la baie de Sainte-Marie) ont probablement des conséquences sur la structure du milieu. Ces oursins jouent un rôle important dans la bio-érosion du substrat récifal (Birkeland 1988, Bak 1994), et peuvent affecter l'installation des larves de corail du fait de l'activité intense de broutage qu'ils déploient (Sammarco 1980, 1982). Des abondances anormalement élevées de ces oursins peuvent être le résultat d'une combinaison de plusieurs perturbations anthropiques (Hughes 1994, McCook 1999, McClanahan *et al.* 2002). Pour Bak (1990), il existerait une relation parallèle entre de fortes densités d'oursins et le niveau de perturbation anthropique des écosystèmes coralliens. La présente étude en témoigne. Les fortes densités d'oursins *Diadema*

s'observent dans la Grande Rade où les récifs frangeants semblent plus perturbés que dans la baie de Sainte-Marie, sans qu'il soit possible de clairement identifier la suite des événements aboutissant à cette situation. Avec de telles densités, le recouvrement corallien risque d'être entravé par le broutage des oursins. Dans ces conditions, l'état général des récifs de la Grande Rade n'a guère de chances de s'améliorer.

3.1.3 Des peuplements de poissons affectés

Les dégradations observées sur l'habitat des poissons influencent la structure des peuplements. L'abondance totale est plus élevée dans la baie de Sainte-Marie : en moyenne $2\,377 \pm 475$ individus sur 250 m^2 , contre $1\,229 \pm 332$ pour la Grande Rade (différence significative au seuil 0,05 après transformation logarithmique). Les contrastes très nets observés sur le recouvrement corallien (en particulier celui des coraux branchus) expliquent probablement cette différence d'abondance entre les deux baies, comme le montre la corrélation entre l'abondance totale et le gradient de complexité topographique. A l'inverse, la richesse spécifique par station n'est pas significativement différente entre les deux baies ($p=0,108$) malgré une corrélation significative avec le gradient de complexité topographique : en moyenne 54 ± 3 espèces sur 250 m^2 pour la baie de Sainte-Marie, contre 47 ± 4 pour la Grande Rade. Mais la diversité des peuplements est également influencée par l'hétérogénéité de l'habitat. La réponse de la diversité des poissons aux perturbations de l'habitat semble plus complexe, ce qui la rend peut-être moins sensible que l'abondance totale. La baie de Sainte-Marie semble abriter des peuplements dans un état satisfaisant, bien qu'il soit difficile d'en juger en l'absence d'un site de référence qui ne soit pas perturbé. Dans l'absolu, les niveaux d'abondance et de diversité observés dans la baie de Sainte-Marie ne nous apprennent pas grand chose sur la santé de ses peuplements. A titre de comparaison, les peuplements des récifs de la réserve Aboré²⁴ ont une abondance moyenne bien inférieure à ceux des baies de Nouméa (512 ± 61 individus) pour une richesse spécifique moyenne similaire (54 ± 2 espèces sur 250 m^2). Les peuplements des baies seraient donc en meilleure santé que ceux situés dans cette section du récif barrière protégée de la pêche, ce qui paraît paradoxal. En réalité, ces deux systèmes sont difficilement comparables du fait de leur éloignement (20 km) et de leur localisation respective par rapport au rivage, au lagon et à l'océan. La composition et l'organisation des peuplements de ces deux systèmes sont vraisemblablement différents, et l'importance relative des différents processus écologiques (recrutement et prédation en particulier) dans leur structuration n'est probablement pas la même. Une comparaison de ces deux systèmes en biomasse montrerait sans doute un autre résultat, de nombreuses espèces observées dans les baies étant de petits poissons évoluant en bancs considérables. Les récifs frangeants des baies de Nouméa sont des systèmes écologiques bien spécifiques, dont le fonctionnement est largement influencés par les apports terrigènes et anthropiques. Si les peuplements de poissons de la Grande Rade apparaissent affectés par ces perturbations par

²⁴ Ce calcul a été effectué sur la campagne d'échantillonnage réalisée en 1993 (Kulbicki *et al.* 1996). Les poissons ayant été échantillonnés sur transect en ligne, les densités ont été recalculées selon la méthode appliquée dans les baies de Nouméa afin d'en faciliter la comparaison (approximation d'un transect en bande de $50 \times 5\text{ m}$). Les poissons pélagiques (*Clupeidae*) formant des bancs considérables ont été exclus de ces estimations d'abondance.

comparaison à ceux de la baie de Sainte-Marie, il est difficile de juger de l'état de ces derniers en l'absence d'une situation de contrôle externe à ce contexte environnemental perturbé.

3.1.4 Les perspectives en termes de suivi écologique

En 2002, un îlot artificiel a été créé dans le fond de la baie de Sainte-Marie pour favoriser la circulation des eaux et lutter contre l'envasement de cette partie de la baie. Il serait intéressant de surveiller l'évolution des peuplements de poissons et de la structure de leur habitat suite à ces modifications. Même si aucun relevé n'a été effectué dans cette zone, des changements dans l'organisation des peuplements échantillonnés dans les secteurs adjacents pourraient se produire en relation avec cette nouvelle circulation des eaux. Les populations d'oursins *Diadema* pourraient faire l'objet d'un suivi dans le cadre d'une surveillance générale de l'état des récifs frangeants de la Grande Rade. Malgré un état général plus satisfaisant, un tel suivi ne serait pas inutile sur les récifs de la baie de Sainte-Marie, dont la couverture corallienne montre par endroit des signes de dégradation. Certaines stations (bien qu'en nombre limité) présentent des niveaux d'abondance d'oursins comparables à ceux observés dans la Grande Rade. La présente étude fournit un point de référence (1997-98) pour la surveillance des peuplements de poissons et de leur habitat sur les récifs frangeants des deux baies. A l'heure actuelle, la préservation de ces récifs ne semble pas susciter de préoccupations majeures. Quelle que soit la volonté de conserver ces récifs en l'état, ils méritent cependant une attention particulière. Des récifs fragilisés peuvent favoriser la prolifération de certains organismes, et se répercuter sur des zones adjacentes. De plus, des récifs en bonne santé constituent un attrait touristique non négligeable, surtout s'ils sont faciles d'accès pour des plongeurs occasionnels. Une grande ville intégrant des zones récifales en bonne santé dans son paysage urbain représente un atout touristique qu'il serait dommage de ne pas considérer.

3.2 Influence de la structure de l'habitat sur l'ichtyofaune des baies de Nouméa

3.2.1 Complexité topographique et hétérogénéité de l'habitat, abondance et diversité des poissons

De nombreuses corrélations ont été obtenues entre l'abondance ou la diversité des poissons et la complexité physique et biologique de leur habitat. La complexité topographique du substrat est généralement corrélée avec la diversité des peuplements (*e.g.*, Risk 1972, Luckhurst et Luckhurst 1978, Gladfelter *et al.* 1980, Chabanet *et al.* 1997, Friedlander et Parrish 1998, Öhman et Rajasuriya 1998, Gratwicke et Speigth 2005a,b) alors qu'avec l'abondance les résultats sont partagés (Risk 1972, Luckhurst et Luckhurst 1978, Carpenter *et al.* 1981, Sale et Douglas 1984, Roberts et Ormond 1987, McClanahan 1994, McCormick 1994, Friedlander et Parrish 1998). D'autre part, des corrélations significatives ont été obtenues entre la couverture corallienne et l'abondance ou la diversité des peuplements (Carpenter *et al.* 1981, Bell et Galzin 1984, McClanahan 1994, Chabanet *et al.* 1997, Öhman et Rajasuriya 1998) même si certaines études ne font état d'aucune corrélation (Bell *et al.* 1985, Roberts et Ormond 1987, Roberts *et al.* 1988, Fowler 1990). Enfin, une réduction de la complexité structurale par

destruction des coraux s'accompagne souvent d'une diminution de l'abondance des poissons (Sano *et al.* 1984b, 1987, Chabanet *et al.* 1995, Sano 2000, 2004, Halford *et al.* 2004, Spalding et Jarvis 2002).

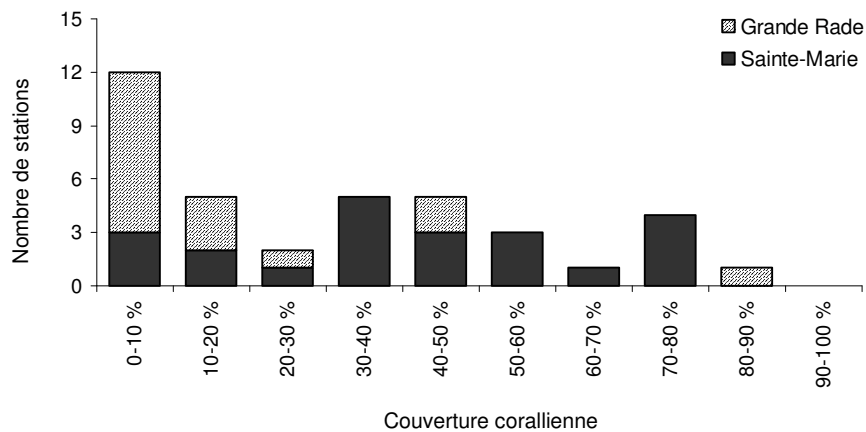


Figure III.3. Etendue des valeurs (%) de la couverture corallienne (toutes formes de croissances coralliennes confondues) dans les stations de la baie de Sainte-Marie et de la Grande Rade (n=38).

Dans la présente étude, la complexité topographique n'a pas été directement mesurée dans le milieu²⁵. Par contre, le 1^{er} axe de l'analyse de concordance est interprété comme un indice de cette complexité. Celle-ci émerge du gradient d'ordination des stations opposant des milieux de faible architecture benthique à des milieux recouverts de coraux branchus. Les peuplements de poissons sont plus abondants dans ces derniers. La diversité des poissons est également corrélée positivement avec ce gradient de complexité topographique. Nos résultats sont donc en accord avec une grande partie de la littérature. Il convient cependant de souligner que la couverture corallienne varie considérablement sur l'ensemble des stations échantillonnées (figure III.3), ce qui favorise probablement l'émergence de corrélations significatives avec les poissons (Chabanet *et al.* 1997, Jones et Syms 1998). Sur la base de corrélations positives entre l'abondance des oursins diadèmes (*Diadema antillarum*) et l'abondance et la diversité des poissons, Gratwicke et Speight (2005a) ont suggéré que ces oursins pouvaient localement générer une certaine complexité architecturale utilisée par les poissons. Nos résultats suggèrent le contraire : l'abondance et la richesse spécifique des poissons est négativement corrélée avec l'abondance des oursins *Diadema setosum* (voir également McClanahan 1994).

Le 2^{ème} axe de l'analyse de concordance est interprété comme un gradient d'hétérogénéité dans le recouvrement benthique, parce qu'il oppose des stations à la couverture homogène à celles où elle apparaît plus diversifiée et équilibrée. Ce gradient d'hétérogénéité de l'habitat est positivement corrélé avec la richesse spécifique de l'ichtyofaune, mais pas avec son abondance. Roberts et Ormond (1987) ont examiné les corrélations entre les poissons et la « diversité biologique » du substrat, estimée à l'aide de l'indice de Shannon-Wiener (H') à

²⁵ La complexité topographique du substrat (ou rugosité) est souvent estimée sur un transect en calculant le ratio entre la longueur d'une chaîne épousant les contours du substrat et la longueur du transect (« *chain-and-tape method* », Risk 1972).

partir des proportions relatives de différents types de couverture biologique. Cet indice, qui peut être rapproché du 2^{ème} axe de l'analyse de concordance, est corrélé positivement avec la richesse spécifique des poissons, mais pas avec leur abondance (voir également Öhman et Rajasuriya 1998). García-Charton et Pérez-Ruzafa (2001) ont obtenu des résultats similaires en milieu rocheux tempéré : l'hétérogénéité de l'habitat (mesurée par l'indice de diversité H' sur les proportions relatives des différents types de substrat minéral et biologique) favorise la diversité des peuplements (mesurée également par H'), alors que la complexité structurale de l'habitat (mesurée par différents paramètres) est liée à l'abondance et la richesse spécifique totales.

3.2.2 Vers une approche fonctionnelle de l'influence de la structure de l'habitat

Dans de nombreux écosystèmes, la diversité, l'abondance et la composition des peuplements sont fortement influencés par la structure physique de leur habitat (Bell *et al.* 1991). Complexité et hétérogénéité sont généralement au cœur de la recherche de liens entre la structure de l'habitat et la répartition des organismes (McCoy et Bell 1991, Tews *et al.* 2004). McCoy et Bell (1991) suggèrent que complexité et hétérogénéité sont deux composantes indépendantes de la structure de l'habitat, leurs effets sur les peuplements se mesurant à différentes échelles. Ces deux composantes sont fréquemment confondues et mettent en œuvre des descripteurs variés, si bien qu'il est difficile d'identifier leur influence respective sur l'organisation des peuplements (McCoy et Bell 1991, Beck 2000, Downes *et al.* 2000). En milieu récifal, la complexité de l'habitat des poissons a été mesurée à l'aide de nombreux indices (McCormick 1994, Gratwicke et Speight 2005a,b) : complexité topographique ou rugosité, nombre et diamètre des cavités dans le substrat, relief, pourcentage de substrat dur, couverture corallienne, diversité du substrat et des différentes formes de croissance des coraux. La variété des indices utilisés et les résultats contrastés qui ont été obtenus ne favorisent pas l'émergence d'une explication satisfaisante de l'influence de la structure de l'habitat sur l'ichtyofaune récifale (McCormick 1994, Jones et Syms 1998, Öhman et Rajasuriya 1998, Gratwicke et Speight 2005a,b). Pour McCormick (1994), la complexité de l'habitat corallien recouvre en même temps la diversité du relief (aussi appelée complexité topographique, rugosité ou architecture) et la diversité du substrat minéral et biologique (taxonomique ou morphologique). La diversité du substrat peut être considérée comme une forme d'hétérogénéité. Cette hétérogénéité dépend en partie de la couverture corallienne et des différentes formes de coraux représentées, mais les zones disposant d'une couverture corallienne étendue tendent également à être plus complexes au niveau de leur architecture (Jones et Syms 1998). Complexité topographique et l'hétérogénéité du recouvrement benthique sont donc difficilement dissociables sur le terrain, ce qui complique l'identification de leur rôle respectif sur l'abondance et la diversité des peuplements à partir de simples corrélations.

Même si ce n'était pas l'objectif annoncé, l'analyse multivariée utilisée dans la présente étude a permis d'identifier ces deux éléments de la structure de l'habitat comme des paramètres importants dans la structuration des peuplements de poissons des baies de Nouméa. La combinaison des différents descripteurs du substrat biologique et minéral a fait émerger de nouvelles variables synthétiques interprétées comme des gradients de complexité topographique et d'hétérogénéité indépendants l'un de l'autre (les axes d'ordination sont

orthogonaux). Dans les baies de Nouméa, ces deux gradients ont une influence différente sur la structure des peuplements à l'échelle spatiale qui a été considérée. La complexité topographique du substrat est corrélée positivement avec l'abondance des peuplements. Elle détermine la quantité des refuges utilisés par les organismes (poissons et invertébrés) pour se protéger de la prédation (*e.g.*, Schulman 1984, Hixon et Beets 1993, Beukers et Jones 1997, Friedlander et Parrish 1998). De nombreuses espèces de poissons se réfugient dans les branches des coraux ou dans les cavités de la matrice récifale sous la pression des prédateurs (Jones et McCormick 2002). La disponibilité en refuges favoriserait ainsi l'abondance de certaines espèces en réduisant leur mortalité par prédation (*e.g.*, Beukers et Jones 1997, Almany 2004). La complexité architecturale augmente également l'espace disponible pour les organismes consommés par les poissons (Talbot et Goldman 1972, Luckhurst et Luckhurst 1978, Friedlander et Parrish 1998). Ce fractionnement de l'espace favorise la diversification des niches écologiques, facilitant ainsi la co-existence de nombreuses espèces en compétition (voir Jones et McCormick 2002, Tews *et al.* 2004). De fait, la complexité topographique est également corrélée avec la richesse spécifique de l'ichtyofaune, une corrélation souvent observée en milieu corallien et dans beaucoup d'autres écosystèmes (Tews *et al.* 2004, Gratwicke et Speight 2005a). La présence d'un plus grand nombre d'individus s'accompagne généralement d'une probabilité accrue d'observer plus d'espèces (Downes *et al.* 2000, García-Charton et Pérez-Ruzafa 2001, Gratwicke et Speight 2005a). Ainsi, abondance et diversité sont positivement corrélées dans les baies de Nouméa (figure III.4).

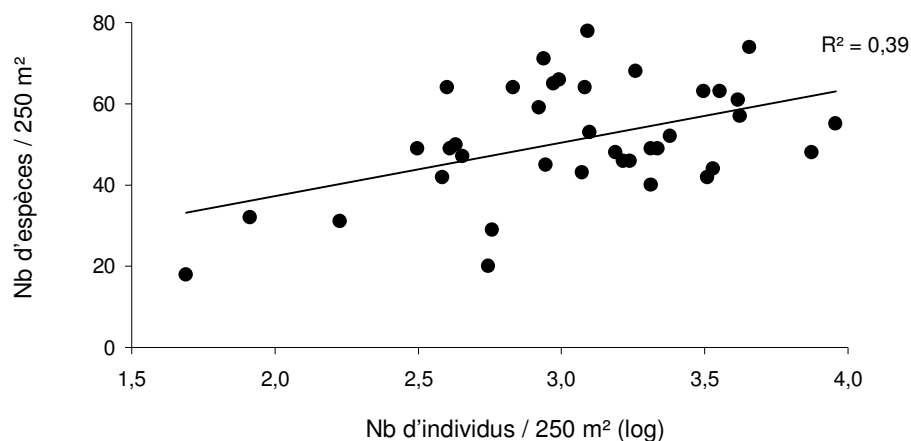


Figure III.4. Relation entre abondance et richesse spécifique totales du peuplement par station (n=38, $p < 0,005$).

Dans la présente étude, le gradient d'hétérogénéité de l'habitat est corrélé avec la richesse spécifique des poissons, indépendamment de la complexité structurale. L'hétérogénéité dans le recouvrement benthique favorise également la diversification des niches écologiques (Roberts et Ormond 1987, García Charton et Pérez Ruzafa 2001). L'hétérogénéité du substrat récifal, exprimée par la diversité des éléments structuraux qui le composent, apparaît peu considérée dans la littérature (mais voir Roberts et Ormond 1987, Öhman et Rajasuriya 1998). Des indices de diversité taxonomique des coraux ont été utilisés mais ne montrent pas de corrélations

significatives avec l'ichtyofaune (Risk 1972, Luckhurst et Luckhurst 1978, Chabanet *et al.* 1997). Il semblerait donc que la diversité du substrat, évaluée sur un critère structural (diversité des différentes formes de vie fixée, en y intégrant les différents types de substrat minéral) plutôt que sur un critère taxonomique, offre de meilleures perspectives pour expliquer la diversité des poissons.

3.2.3 Apport de l'analyse multivariée

L'étude des relations habitat-poissons en milieu corallien nécessite le développement d'un cadre théorique expliquant le rôle fonctionnel des différents éléments structuraux de l'habitat sur l'ichtyofaune récifale. Une meilleure distinction entre complexité topographique et hétérogénéité de l'habitat des poissons peut permettre de mieux définir ce cadre. Ces deux éléments étant difficilement dissociables par des mesures directes dans le milieu, une solution peut être apportée par l'analyse multivariée des différentes variables mesurées dans le milieu. Ce type d'analyse est susceptible de fournir un modèle de la structure de l'habitat en identifiant des gradients environnementaux combinant ces mesures univariées. L'approche appliquée dans la présente étude est très particulière, car la définition du modèle d'habitat est orientée du point de vue de l'utilisation qui en est faite par les poissons. L'analyse utilisée, fondée sur le principe de co-inertie, favorise l'émergence de gradients environnementaux en rapport avec la répartition des poissons, et non pas indépendamment de ceux-ci. Cette approche ouvre des perspectives intéressantes dans l'étude des relations habitat-poissons en milieu récifal, offrant une alternative à la recherche des corrélations entre les peuplements et des variables environnementales choisies *a priori* pour leur influence supposée sur la structuration de l'ichtyofaune. L'approche corrélative a certes des limites, puisque les corrélations entre les poissons et les éléments structuraux de l'habitat peuvent être le résultat de différents processus écologiques (Jones 1991). Cependant, de tels modèles contribuent à l'amélioration des connaissances sur les relations habitat-poissons car elles permettent de formuler des hypothèses qui peuvent être ensuite testées par des analyses expérimentales. Le champ d'applications de ces connaissances concerne en particulier la gestion des ressources récifales : une meilleure compréhension de l'influence respective de la complexité topographique et de l'hétérogénéité du substrat sur les poissons récifaux peut orienter le choix de l'emplacement d'une réserve marine ou la conception de récifs artificiels.

3.3 Les poissons-papillons comme indicateurs écologiques

3.3.1 La sensibilité des chaetodons corallivores au centre du débat

L'hypothèse d'une fonction d'indicateur écologique chez les *Chaetodontidae* corallivores s'est affinée avec le temps (Reese 1977, 1981, Hourigan *et al.* 1988, Crosby et Reese 1996, Reese et Crosby 1999). Les corrélations entre la couverture corallienne et l'abondance de ces poissons ont longtemps été au cœur du débat sur leur qualité potentielle d'indicateurs (Reese et Crosby 1999). Malgré quelques résultats contradictoires, il ressort de notre synthèse (voir §1.1.2) que la grande majorité des études ont obtenu des corrélations positives significatives. La présente étude apporte un témoignage supplémentaire de cette relation, obtenue sur les récifs

frangeants de deux baies perturbées de Nouvelle-Calédonie. L'abondance des chaetodons corallivores est positivement corrélée avec un gradient croissant de couverture corallienne, dont les variations semblent causées par les activités anthropiques. Cependant, ces corrélations sont insuffisantes pour supporter l'hypothèse que les niveaux d'abondance de ces poissons sont liés à l'état d'un récif. Dans certaines zones, les poissons-papillons peuvent présenter de faibles abondances, indépendamment de la couverture corallienne (Öhman *et al.* 1998). D'autres facteurs, tels que les fluctuations du recrutement (Bell *et al.* 1985) ou encore une exploitation de ces espèces pour le commerce aquariophile (Öhman *et al.* 1998, Erdmann 1997) sont susceptibles d'influencer leur abondance. A l'inverse, certains récifs peuvent être caractérisés par une faible couverture corallienne sans être forcément perturbés (Öhman *et al.* 1998).

Pour Crosby et Reese (1996), l'intérêt d'un tel indicateur est plutôt de détecter les perturbations chroniques de faible amplitude qui pourraient être perçues par ces poissons, avant que des dégradations évidentes ne soient observées dans le milieu. Des variations dans leur abondance, leur comportement alimentaire ou leur comportement social seraient le signal d'un changement en cours dans la vitalité des coraux (Crosby et Reese 1996, Reese et Crosby 1999). La fonction d'indicateur des chaetodons corallivores s'inscrirait donc dans une démarche comparative, dans le cadre d'un suivi temporel d'une zone particulière sur laquelle l'évolution des populations peut être confrontée à une situation de référence (Reese et Crosby 1999), voire pour la comparaison de deux sites suffisamment proches pour que les populations évoluent dans un contexte écologique identique, c'est-à-dire où les conditions de survie et les caractéristiques du recrutement sont similaires. Les chaetodons corallivores auraient dans ce cas une fonction de signal d'alarme du fait de leur sensibilité à la qualité de leur ressource (Crosby et Reese 1996, Reese et Crosby 1999). Mais pour le moment une telle sensibilité n'a pas été clairement démontrée (Erdmann 1997, Jameson *et al.* 1998, Öhman *et al.* 1998). S'il est maintenant bien établi que les dégradations subies par les récifs s'accompagnent d'une réduction parfois sévère des populations de chaetodons corallivores (voir §1.1.2), les mécanismes à l'origine de ces diminutions d'abondance restent inconnus (Reese et Crosby 1999). Sano *et al.* (1984b) suggèrent que les corallivores seraient les premiers poissons à répondre à la mort des coraux, la diversité et l'abondance de la communauté n'étant affectée que dans un deuxième temps, lorsque les squelettes coralliens perdent leur architecture par érosion physique et biologique. Sous cette hypothèse, les poissons-papillons corallivores seraient dépendants en priorité de la qualité nutritive des coraux plutôt que de la complexité structurale associée. Or, le rôle fonctionnel de la couverture corallienne sur l'écologie de ces poissons reste sujet à certaines interrogations. La forte sélectivité de certains corallivores vis-à-vis de leur ressource suggère un lien trophique très étroit entre ces poissons et le corail. Ce lien expliquerait les corrélations observées avec le milieu. Toutefois, l'analyse des relations entre les *Chaetodontidae* et leur habitat dans les baies de Nouméa souligne le rôle de la complexité topographique du corail sur l'abondance des corallivores (voir également Chabanet *et al.* 1997, Öhman *et al.* 1998). Ces poissons sont liés à un gradient de couverture corallienne confondu à un gradient de complexité, les coraux branchus participant majoritairement à la composition du substrat corallien des baies (principalement Sainte-Marie). Il est certain qu'une approche fondée sur des corrélations ne permet pas de préciser le rôle

fonctionnel du corail sur ces poissons. Toutefois, le rôle de la complexité ne doit pas être sous-estimé dans la relation corallivores-corail. La fonction de signal d'alarme des chaetodons corallivores n'est justifiée que si ces poissons dépendent effectivement et en priorité du corail pour leur alimentation. Des études sur la réponse de ces poissons à un faible déclin de la vitalité des coraux sont donc nécessaires (Reese et Crosby 1999).

3.3.2 Intérêt potentiel des chaetodons comme indicateurs des poissons

Les corrélations positives obtenues entre les axes factoriels de l'analyse concordance et l'abondance et la diversité des poissons suggèrent l'existence de corrélations directes entre les descripteurs des *Chaetodontidae* et du peuplement total. La densité des chaetodons corallivores (facultatifs et obligatoires) est significativement corrélée avec la densité totale du peuplement (figure III.5a). La corrélation est plus forte avec les corallivores qu'avec l'ensemble des espèces de *Chaetodontidae*, l'abondance des chaetodons omnivores n'étant pas corrélée avec celle du peuplement. L'abondance des corallivores est également corrélée avec la richesse spécifique totale (figure III.5b), mais la corrélation est cette fois-ci plus forte avec l'abondance totale des *Chaetodontidae* (figure III.5c). Enfin, la richesse spécifique totale est positivement corrélée avec le nombre d'espèces de poissons-papillons (figure III.5d).

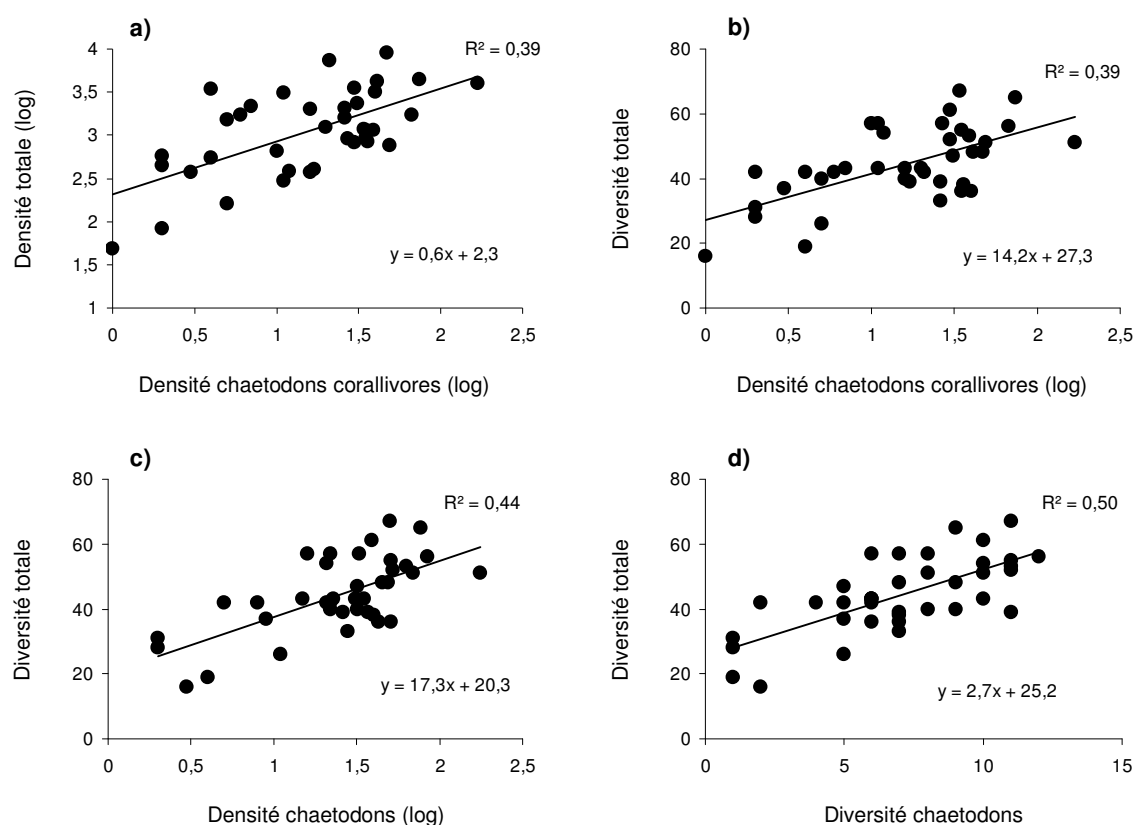


Figure III.5. Relations entre (a) la densité totale du peuplement et celle des chaetodons corallivores (facultatifs et confirmés), (b) la diversité totale du peuplement (en nombre d'espèces) et la densité des chaetodons corallivores, (c) la diversité totale du peuplement et la densité totale des *Chaetodontidae*, et (d) la diversité du peuplement totale et celle des *Chaetodontidae*, relevées par station d'échantillonnage ($n=38$) dans les baies de Nouméa. Les corrélations sont toutes significatives au seuil 0,001.

Une étude étendue à plusieurs régions du Pacifique (Nouvelle-Calédonie, Tonga, Polynésie Française) détaille les nombreuses corrélations obtenues entre la diversité des *Chaetodontidae* et celle du peuplement total (Kulbicki et Bozec 2005). Ces deux descripteurs apparaissent fortement corrélés, la pente de cette relation linéaire variant en fonction du type géomorphologique (récif frangeant ou récif barrière) de la zone récifale échantillonnée.

Ces corrélations montrent qu'à l'instar de la structure de l'habitat, les assemblages de poissons-papillons sont suffisamment liés avec le reste du peuplement pour en donner certaines indications. De fait, si on reconnaît aux poissons-papillons une capacité potentielle à indiquer l'état de leur habitat sur la base de simples corrélations, on peut tout aussi bien suggérer qu'ils sont capables de donner des indications sur la structure de l'ichtyofaune récifale. En réalité, une grande partie des espèces du peuplement semblent sensibles à la structure de leur habitat qui influence également les *Chaetodontidae*. Il est probable que la robustesse de ces relations varie selon la composition spécifique du peuplement, en particulier en fonction du degré d'association des espèces présentes avec le substrat. Les corrélations entre les poissons-papillons et le peuplement total seraient sans doute moins fortes si celui-ci était dominé par des espèces très mobiles, à affinité pélagique. Par ailleurs, ces relations sont susceptibles d'être modifiées dans les zones exploitées par la pêche. Toutefois, sans prétendre fournir des estimations précises sur l'abondance ou la diversité totales, les chaetodons pourraient être utilisés comme simples indicateurs d'un état global de ces peuplements dans le cadre d'un suivi écologique. C'est d'ailleurs dans cet esprit que les poissons-papillons sont parfois utilisés dans certains réseaux de surveillance (Jameson *et al.* 1998, Kulbicki et Bozec 2005), dans la mesure où il n'existe pas de cadre statistique rigoureux permettant l'interprétation des mesures d'abondance des *Chaetodontidae* dans un contexte de perturbation. Sans métrique particulière (valeurs seuils), les chaetodons pourraient être suivis pour surveiller l'état écologique des peuplements et de leur habitat, en complément d'autres indicateurs. Les indicateurs spécifiques de certaines perturbations permettent de mesurer l'intensité du stress ou de quantifier l'impact direct des perturbations affectant le milieu récifal (voir Chabanet *et al.* 2005, Fichez *et al.* 2005), mais les conséquences écologiques de ces impacts fournissent des informations complémentaires pour une vue d'ensemble de l'effet des perturbations sur l'écosystème. L'intérêt d'utiliser les chaetodons comme indicateurs est surtout pratique, dans la mesure où leur échantillonnage est une opération facile et peu coûteuse, un avantage pour les régions ne disposant pas de supports technique et scientifique importants (Hourigan *et al.* 1988, Crosby et Reese 1996). Les poissons-papillons peuvent être facilement identifiés dans leur milieu par des plongeurs volontaires. Cet exercice ne requiert pas de connaissances taxonomiques approfondies, alors que la reconnaissance de l'ensemble des espèces observées sur un transect nécessite un entraînement important (Crosby et Reese 1996, Kulbicki et Bozec 2005). De plus, le nombre d'espèces à observer est relativement modeste (17 dans la présente étude) par rapport à la richesse considérable des peuplements de poissons. De tels avantages sont à prendre en considération, malgré un cadre théorique insuffisant pour justifier de la fiabilité des chaetodons comme indicateurs de l'état de l'environnement récifal.

CHAPITRE IV

Influence de l'environnement sur la structure trophique des poissons

Les niveaux trophiques fractionnels pour la formalisation
d'indicateurs trophiques de l'ichtyofaune récifale

INTRODUCTION

L'étude de la structure trophique des peuplements de poissons offre des perspectives intéressantes pour la définition d'indicateurs en rapport avec les caractéristiques du réseau trophique des écosystèmes coralliens. En effet, les poissons récifaux sont représentés à tous les échelons du réseau trophique des consommateurs. L'organisation trophique de l'ichtyofaune est donc supposée refléter les caractéristiques de leur environnement biologique. Sous cette hypothèse, l'impact d'une perturbation sur un maillon du réseau trophique doit pouvoir être détecté sur la structure trophique des peuplements de poissons.

L'étude de cette structure nécessite de regrouper les espèces suivant leur comportement alimentaire, une opération délicate car les poissons récifaux sont caractérisés par une grande diversité de comportements alimentaires. Ainsi, les classifications trophiques proposées sont variables selon les études. Une solution alternative est d'attribuer à chaque espèce un niveau trophique fractionnel, qui traduit son alimentation sur une échelle métrique.

Le présent chapitre se propose de représenter la structure trophique des peuplements de poissons à l'aide de distributions d'abondance par niveau trophique. Pour y parvenir, il convient tout d'abord d'estimer pour chaque espèce du peuplement la valeur moyenne de son niveau trophique. On cherche ensuite à identifier des organisations trophiques caractéristiques pour des peuplements d'un même biotope. Des modifications de cette organisation sont ensuite recherchées pour des peuplements soumis aux apports anthropiques ou à l'influence de la pêche.

1 CONTEXTE, PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS DE L'ETUDE

1.1 Aspects généraux de l'écologie trophique des poissons récifaux

1.1.1 Ethologie alimentaire de l'ichtyofaune récifale

Les nombreuses études effectuées sur les contenus stomacaux des poissons récifaux (*e.g.*, Hiatt et Strasburg 1960, Randall 1967, Hobson 1974, Harmelin-Vivien 1981, Sano *et al.* 1984a, Norris et Parrish 1988) montrent une grande diversité de comportements et de régimes alimentaires développée par l'ichtyofaune récifale. Ces travaux sont à la base des connaissances actuelles sur l'alimentation des poissons récifaux. Ils servent de référence pour le regroupement des espèces par catégories trophiques.

- *Herbivores et détritivores*

L'herbivorie est l'une des principales caractéristiques de l'ichtyofaune associée aux récifs coralliens (*e.g.*, Choat 1991). Les poissons herbivores constituent un groupe très diversifié, incluant des poissons de taille moyenne et très mobiles (*Acanthuridae*, *Scaridae* et *Siganidae*), et des poissons plus petits, sédentaires, voire territoriaux pour certains (*Pomacentridae* et *Blenniidae*). Ces poissons ont une activité diurne et se nourrissent principalement du gazon algal (turf) qui prolifère sur le substrat récifal. Ce gazon algal est un assemblage complexe de micro-algues filamenteuses, d'algues encroûtantes et de matière organique détritique associée à des micro-organismes et de la méiofaune (Alongi 1988, Ducklow 1990, Choat 1991, Crossman *et al.* 2001). Les poissons utilisant cette ressource sont considérés comme herbivores, alors qu'en réalité ils ingèrent une part importante de ces détritus et organismes associés (Choat *et al.* 2002). Les poissons herbivores ont été classés dans différentes catégories en fonction de leur mode d'alimentation (racleurs, brouteurs, ...) mais le matériel ingéré suggère un régime alimentaire complexe mêlant herbivorie et détrivorie à des degrés divers (Choat *et al.* 2002, 2004). Les herbivores stricts pourraient donc ne représenter en réalité qu'une minorité des espèces de poissons récifaux (Choat *et al.* 2004), et les détritivores être plus nombreux que ce que l'on croyait (Depczynski et Bellwood 2003).

- *Planctonophages*

La majorité des poissons récifaux se nourrissent de plancton durant leur phase larvaire (Leis 1991). Au stade adulte, certaines espèces conservent ce régime. Très peu d'espèces consomment du phytoplancton (Hobson 1974). Les poissons planctonophages à activité diurne forment des bancs caractéristiques dans la colonne d'eau, stationnant au-dessus des crêtes récifales pour consommer le zooplancton océanique transporté par les courants. Ce sont des espèces pélagiques itinérantes (*Clupeidae*, *Atherinidae*, *Engraulidae*, ...) ou sédentaires (*Caesionidae*, certains *Pomacentridae* et *Serranidae*). Leur morphologie montre des signes de convergence malgré la diversité des taxons représentés : un corps fuselé et une nageoire caudale fourchue adaptés à une nage rapide dans la colonne d'eau (Parrish 1989, Hobson 1991). Ces adaptations sont plus marquées pour les espèces évoluant à distance du substrat, ces dernières se regroupant en banc pour se protéger de la prédation (Hobson 1991). Les planctonophages nocturnes (*Holocentridae*, *Apogonidae*, *Priacanthidae*) ont des comportements alimentaires et une morphologie différentes (Hobson 1991). Dotés de larges yeux, ils se nourrissent des proies planctoniques plus grandes inféodées au récif. Ces dernières s'élèvent dans la colonne d'eau la nuit venue. Cachés le jour dans les crevasses du substrat récifal, les planctonophages nocturnes quittent leur refuge à la tombée de la nuit pour se nourrir de façon dispersée sans former d'agrégation particulière.

- *Prédateurs d'invertébrés*

Les prédateurs d'invertébrés benthiques forment le groupe le plus diversifié des poissons récifaux (Parrish 1989). Ils présentent un large spectre d'adaptations morphologiques et comportementales reflétant la diversité des proies disponibles (Hiatt et Strasburg 1960, Hobson 1974). Deux grandes catégories trophiques sont habituellement distinguées : (1) les prédateurs d'invertébrés sessiles et (2) les prédateurs d'invertébrés mobiles. Les premiers sont

diurnes. Ce sont généralement des poissons de taille modeste (*Chaetodontidae*, *Labridae*, *Pomacanthidae*, *Balistidae*, *Tetraodontidae* ...) présentant des degrés de spécialisation variés vis-à-vis de leurs proies (coraux, éponges, ascidies, alcyonaires, ...), depuis certains corallivores très sélectifs jusqu'à des poissons généralistes et opportunistes pouvant consommer des algues. Les prédateurs d'invertébrés mobiles (crustacés, mollusques, échinodermes, polychètes, ...) sont diurnes ou nocturnes et sont représentés par de nombreuses familles (*Lutjanidae*, *Lethrinidae*, *Haemulidae*, *Mullidae*, *Holocentridae*, *Serranidae*, *Labridae*, *Scorpaenidae*, *Balistidae*, *Gobiidae*, ...). Les crustacés benthiques, en particulier les crabes, représentent une part importante du bol alimentaire de ces carnivores (Harmelin-Vivien 1981, Parrish *et al.* 1985, Norris et Parrish 1988). Les mollusques sont globalement moins consommés (sauf dans les zones de fonds meubles), tout comme les polychètes et les échinodermes rarement observés dans les contenus stomacaux. Certains complètent leur ration alimentaire par la capture de petits poissons.

- *Piscivores*

Les poissons piscivores regroupent des espèces plus ou moins spécialisées dans la consommation de poissons. Suivant la part des poissons dans leur bol alimentaire, on peut distinguer les piscivores stricts (*Carangidae*, *Sphyraenidae*, *Belonidae*, *Muraenidae*, *Synodontidae*, *Aulostomidae*, *Fistulariidae*, certains *Serranidae* et *Scorpaenidae*) des piscivores facultatifs consommant poissons et invertébrés benthiques en proportions diverses (*Serranidae*, *Scorpaenidae*, *Lutjanidae*, *Mullidae*, certains *Labridae* et *Holocentridae*). Les comportements alimentaires de ces prédateurs sont très variés (Hobson 1974, Hixon 1991).

- *Omnivores*

Les poissons omnivores²⁶ sont représentés par de nombreuses espèces (*Pomacentridae*, *Gobiidae*, *Chaetodontidae*, *Labridae*, *Blenniidae*). Selon Sano *et al.* (1984a), les omnivores peuvent se regrouper en 3 catégories : (1) les omnivores qui privilégient les algues (au moins 80 % du bol alimentaire), (2) ceux qui privilégient les proies animales (au moins 80 % du bol alimentaire) et (3) les omnivores généralistes. Ces derniers peuvent être considérés comme des poissons opportunistes se nourrissant des ressources animales et végétales disponibles dans le milieu (Hiatt et Strasburg 1960). Les autres sont considérés comme des poissons initialement herbivores ou carnivores et dont la prise de nourriture s'accompagne fortuitement de matériel animal ou végétal sans que celui-ci soit particulièrement ciblé. Certaines espèces au statut trophique incertain sont également incluses dans cette catégorie imprécise, tels que certains *Pomacentridae* qui se nourrissent de matériel détritique d'origine animale ou végétale en suspension, et certains *Acanthuridae* et *Scaridae* considérés initialement comme herbivores (voir Choat *et al.* 2002, 2004).

²⁶ L'omnivorie est utilisée ici dans son sens premier, c'est-à-dire la propriété d'un organisme à se nourrir sur du matériel végétal et animal. Par la suite, cette notion a été étendue aux organismes qui se nourrissent sur plusieurs niveaux trophiques (Pimm 1982), c'est-à-dire consommant une grande variété de ressources représentées à différents échelons du réseau trophique.

- *Autres catégories trophiques*

Certains poissons n'entrent pas dans les catégories trophiques précédentes : *Labridae* se nourrissant des ectoparasites fixés sur d'autres poissons (poissons nettoyeurs), *Blenniidae* qui arrachent des fragments de peau ou de nageoires sur les poissons en profitant de leur ressemblance aux poissons nettoyeurs. Ce sont des cas particuliers qui ne concernent qu'un nombre très limité d'espèces.

1.1.2 Structure trophique de l'ichtyofaune récifale

- *Aperçu général des études trophiques réalisées sur les peuplements de poissons récifaux*

Les premières études sur la structure trophique des communautés de poissons récifaux reposaient sur la collecte des poissons dans leur milieu et l'analyse de leurs contenus stomacaux (Hiatt et Strasburg 1960, Randall 1967, Hobson 1974, Harmelin-Vivien et Bouchon 1976, Harmelin-Vivien 1981, Williams et Hatcher 1983, Sano *et al.* 1984a, Parrish *et al.* 1985, Norris et Parrish 1988). Ces analyses permettent de classer les différentes espèces récoltées dans des catégories trophiques en fonction de leurs habitudes alimentaires. La structure trophique est ensuite décrite par la répartition de la biomasse totale des poissons dans les catégories définies. Ces travaux ont permis une nette avancée des connaissances sur l'écologie trophique des poissons récifaux. Ces connaissances sont encore aujourd'hui à la base des classifications trophiques utilisées pour analyser la structure trophique des peuplements. La plupart des études sur les peuplements de poissons récifaux reposent maintenant sur des comptages visuels. La structure trophique est donc généralement décrite à travers la densité des poissons par catégorie trophique (Harmelin-Vivien 1992, Jennings *et al.* 1995, Chabanet *et al.* 1997, Öhman *et al.* 1997, Öhman et Rajasuriya 1998, Friedlander et Parrish 1998, Lindahl *et al.* 2001, Khalaf et Kochzius 2002, Spalding et Jarvis 2002). La structure trophique exprimée en biomasse grâce aux relations longueur-poids reste peu examinée (Kulbicki 1988b, Friedlander et Parrish 1998). Ces estimations de biomasse sont cependant utilisées pour la construction de modèles trophodynamiques qui offrent également une représentation de la structure trophique des écosystèmes récifaux (Polovina 1984, Aliño *et al.* 1993, Opitz 1993, Johnson *et al.* 1995, Arias-González *et al.* 1997, Tudman 2001).

La comparaison de ces différentes études est confrontée à la diversité des méthodes utilisées pour échantillonner les peuplements. Les collectes par empoisonnement ne donnent pas la même image de la structure du peuplement que les comptages visuels. En sous-estimant l'importance de la cryptofaune (*Gobiidae*, *Blenniidae*, *Holocentridae*, *Muraenidae*), les comptages visuels fournissent une image biaisée de la structure trophique, certains groupes tels que les détritivores ou certains carnivores étant sous-représentés (Parrish 1989, Ackerman et Bellwood 2000, Depczynski et Bellwood 2003). D'autre part, les collectes de poissons produisent généralement des estimations en biomasse, alors que les comptages visuels fournissent des estimations en densité. Enfin, le nombre et la définition des catégories trophiques varient souvent, ce qui complique un peu plus le travail de synthèse sur la structure trophique des peuplements.

• *Classifications des espèces par catégorie trophique*

Sur la base des analyses stomacales réalisées sur les poissons récifaux, les espèces peuvent être regroupées dans des catégories trophiques. Les espèces regroupées dans une même catégorie ciblent une même ressource (en général au stade adulte). La structure trophique des poissons est ensuite analysée au travers de la représentation des différentes catégories dans un peuplement. Différentes classifications trophiques ont été utilisées (tableau IV.1).

Tableau IV.1. Définition des catégories trophiques utilisées dans la plupart des études sur la structure trophique des peuplements de poissons en milieu récifal.

	Goldman et Talbot (1976) ^a	Harmelin-Vivien (1981) ^{b,c,d}	Williams et Hatcher (1983) ^{b,e}	Kulbicki (1988b) ^f	Harmelin-Vivien (1992) ^c	Jennings <i>et al.</i> (1995)	Arias-González <i>et al.</i> (1997) ^{c,g}	Chabanet <i>et al.</i> (1997)	Öhman et Rajasuriya (1998)	Friedlander et Parrish (1998)	Russ et Alcala (1998) ⁱ	Khalaf et Kochzius (2002)	Arias-González <i>et al.</i> (2004) ^h	Dulvy <i>et al.</i> (2004)	Parrish et Boland (2004)
Détritivores						•			•		•	•			
Herbivores	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Omnivores		•	•	•	•	•	•	•	•			•			
Planctonophages	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		•
Carnivores		•		•	•		•	•					•		•
+ Prédateurs d'invertébrés	•		•			•			•		•	•		•	
- <i>Invertébrés vagiles</i>		•	•							•	•				
- <i>Invertébrés sessiles</i>		•	•		•		•			•			•		
- <i>Ectoparasites</i>		•											•		
- <i>Corallivores</i>			•			•			•	•		•			
+ Piscivores	•	•	•	•			•	•		•	•		•	•	
- <i>Facultatifs</i>			•			•			•			•			
- <i>Stricts</i>			•			•			•			•			

a) corallivores groupés avec les herbivores ; b) distinction des herbivores selon leur mode d'alimentation (détail dans le texte) ; c) distinction entre carnivores diurnes et nocturnes ; d) distinction entre carnivores cherchant leurs proies sur substrat dur ou fond meuble ; e) distinction entre omnivores benthiques et planctoniques ; f) distinction entre prédateurs de « macro-invertébrés » et de « micro-invertébrés » ; g) carnivores distingués selon leur taille ; h) herbivores et détritivores mélangés ; i) groupes trophiques croisés avec la taille et la famille taxonomique.

Certaines classifications sont plus précises que d'autres, en intégrant le mode d'alimentation, le comportement de chasse, le rayon d'action des espèces, leur taille, ou encore la période d'activité (alimentation diurne ou nocturne). Les détritivores font rarement l'objet d'une classe à part, et peuvent être inclus dans la catégorie des herbivores. Celle-ci est parfois divisée en fonction du comportement alimentaire et de la nature des algues consommées, en distinguant « *browsers* » et « *grazers* » (Hiatt et Strasburg 1960, Harmelin-Vivien 1981), ou encore « *suckers* », « *scrapers* » et « *croppers* », avec une subdivision de cette dernière catégorie selon la taille (Williams et Hatcher 1983, Russ 1984). Hiatt et Strasburg (1960) distinguent les « omnivores facultatifs », désignant les poissons se nourrissant sur du matériel végétal ou animal selon leur disponibilité, des omnivores accidentels, poissons initialement herbivores ou

carnivores mais dont l'ingestion de nourriture s'accompagne involontairement de ressource du règne opposé. Williams et Hatcher (1983) distinguent les poissons omnivores benthiques et pélagiques. Les catégories qui distinguent les différents poissons carnivores sont également très variables. Hiatt et Strasburg (1960), faisait la distinction entre prédateurs de l'endofaune, prédateurs de l'épifaune, et prédateurs de la faune semi-pélagique, les grands carnivores étant regroupés selon leur mobilité (certaines espèces étaient classées dans plusieurs catégories). La classification utilisée par Harmelin-Vivien (1981) sépare les prédateurs d'invertébrés en fonction du type de substrat (substrat dur ou fond meuble), de la mobilité des proies (faune sessile ou mobile), et de la période d'activité (diurne ou nocturne). Les corallivores sont parfois séparés de la catégorie des prédateurs d'invertébrés sessiles (Williams et Hatcher 1983, Friedlander et Parrish 1998). Enfin les piscivores sont parfois regroupés en une seule catégorie, parfois séparés en deux groupes (piscivores facultatifs et piscivores stricts).

- *Les grandes tendances de la structure trophique de l'ichtyofaune récifale*

La structure trophique peut s'exprimer en nombre d'espèces, en densité ou en biomasse par catégorie trophique. Ces grandeurs sont exprimées en pourcentage du peuplement total lorsque l'objectif est de comparer les structures trophiques sur des zones récifales contrastées ou à l'échelle régionale. Le tableau IV.2 synthétise les différentes structures établies sur la richesse spécifique des peuplements (Jones *et al.* 1991). Les prédateurs d'invertébrés benthiques forment le groupe le plus diversifié, grâce en particulier aux prédateurs d'invertébrés mobiles (Harmelin-Vivien 1981, Parrish 1989, Jones *et al.* 1991, Kulbicki 1997, Letourneur *et al.* 1997). Dans ce groupe, les corallivores sont peu représentés. Les herbivores et les planctonophages apparaissent comme des groupes relativement diversifiés. La richesse spécifique des omnivores et des piscivores semble très variable selon les régions. Cependant, la part respective de ces 2 derniers groupes doit être considérée avec prudence, en raison des difficultés liées à leur définition, et par voie de conséquence, celle des autres groupes également. En définitive, ces proportions n'ont qu'une valeur indicative. Elles permettent cependant de dessiner les contours d'une représentation globale de la diversité taxonomique des grands groupes trophiques de l'ichtyofaune récifale.

Tableau IV.2. Répartition du nombre d'espèces (en % du nombre total d'espèces échantillonnées) par catégorie trophique dans différents cas d'études (tiré de Jones *et al.* 1991). *H-S* : Hiatt et Strasburg 1960 ; *Rand* : Randall 1967 ; *G-T* : Goldman et Talbot 1976 ; *Hobson* : Hobson 1974 ; *W-H* : Williams et Hatcher 1983 ; *Sano* : Sano *et al.* 1984a ; *T-C* : Thresher et Colin 1986.

Catégorie trophique	H-S*	Rand	G-T**	Hobson	W-H	Sano	T-C
Herbivores	26	13	22	7	15	18	20
Omnivores	13	7		10	4	21	
Planctonophages	4	12	15	18	20	14	38
Prédateurs d'invertébrés benthiques	49	44	27	56	53	41	33
Invertébrés mobiles	35	37		34	45	20	
Invertébrés sessiles	8	6		10	3	12	
Polypes coralliens	6	1		13	5	9	
Piscivores	10	25	38	7	8	4	8
Autres (nettoyeurs, ...)				2		2	1

* Certaines espèces ont été assignées à plusieurs catégories ; ** Les corallivores sont inclus dans la catégorie « herbivores »

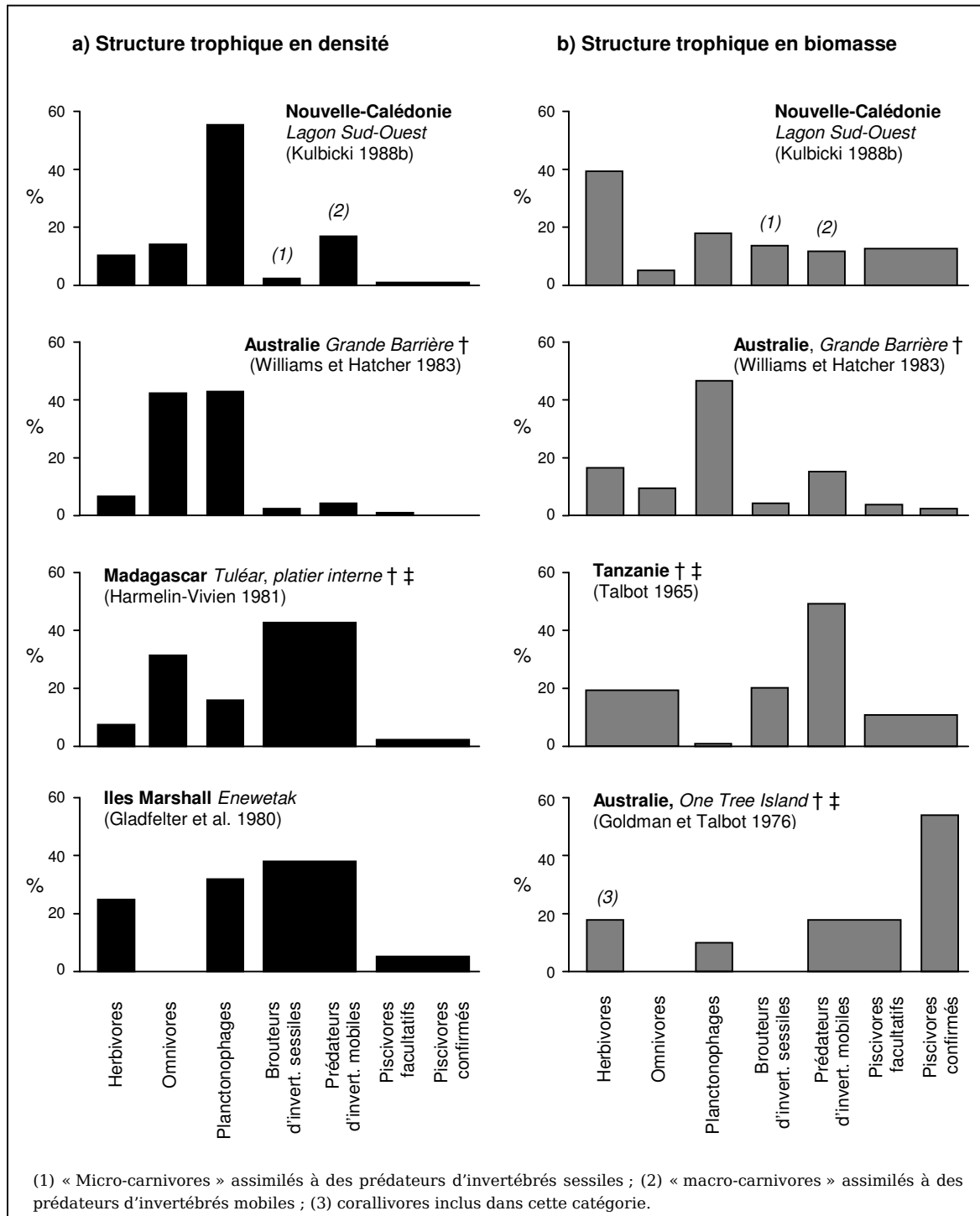


Figure IV.1. Structure trophique de l'ichtyofaune récifale dans certaines régions de l'Indo-Pacifique (adapté en partie de Parrish 1989). Les catégories trophiques sont exprimées en pourcentage (a) de la densité totale et (b) de la biomasse totale de la communauté. † : estimations d'abondance à partir de prélèvements (roténone, explosifs); ‡ : classification trophique sur la base d'analyses stomacales.

Exprimée en densité ou en biomasse, la structure trophique des peuplements apparaît sous un angle différent. Parrish (1989) fournit une synthèse à ce sujet, à partir de 13 études menées dans différentes régions. La figure IV.1 illustre quelques uns des résultats consignés dans cette synthèse en y ajoutant ceux du lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie (Kulbicki 1988b). La contribution des herbivores est très variable selon les sites étudiés, entre 7 % et 40 % en

densité, entre 8 et 32 % en biomasse. Celle des planctonophages l'est également. Exprimé en densité, ce groupe est dominant en Australie (Williams et Hatcher 1983) et en Nouvelle-Calédonie (Kulbicki 1988b) où il représente respectivement 42 % et 55 % de la densité totale des peuplements. Une forte contribution des planctonophages a par ailleurs été observée au Sri Lanka (Öhman et Rajasuriya 1998) et dans le Golfe d'Aqaba (Khalaf et Kochzius 2002). La part importante des planctonophages dans la densité des peuplements s'explique notamment par le fait que de nombreuses espèces évoluent en bancs parfois très importants. En Nouvelle-Calédonie de nombreuses espèces planctonophages sont de petite taille (*Pomacentridae*) ce qui explique leur faible contribution à la biomasse totale de la communauté. Les omnivores sont parfois abondants, mais la difficulté de classer certaines espèces dans cette catégorie rend difficile une bonne appréciation de son importance dans la communauté (Parrish 1989). Même si cela n'apparaît pas clairement sur la figure IV.1, les prédateurs d'invertébrés benthiques constituent généralement la catégorie trophique la plus abondante, en particulier en biomasse (Parrish 1989, Polunin 1996). Parmi ces derniers, les prédateurs d'invertébrés sessiles (dont les corallivores font partie) apportent une faible contribution en densité et en biomasse (Parrish 1989), conformément à leur faible représentation taxonomique. Enfin la contribution des piscivores est très variable, mais mises à part quelques exceptions (58 % de la biomasse totale à One Tree Island, Goldman et Talbot 1976) elle reste globalement assez faible, surtout en densité.

- *Fluctuations liées au contexte environnemental*

Ce schéma général varie en substance selon l'habitat considéré (Goldman et Talbot 1976, Harmelin-Vivien 1981, Williams et Hatcher 1983, Kulbicki 1988b). Ces variations semblent liées au contexte environnemental local, en particulier la profondeur et l'hydrodynamisme. Les herbivores sont plus abondants dans les zones peu profondes, où la productivité primaire est plus élevée (Ogden et Lobel 1978, Bouchon-Navaro et Harmelin-Vivien 1981, Steneck 1988). Les planctonophages sont plus nombreux sur les crêtes récifales exposées à l'influence océanique (Hobson et Chess 1978, Hobson 1991, Parrish 1989), leur abondance étant liée aux courants transportant leurs proies (Hobson 1991). Les grands individus s'observent généralement sur les crêtes récifales, alors que les petits se concentrent dans les zones peu profondes d'arrière récif (Hobson 1991, Friedlander et Parrish 1998). Par exemple, sur le plateau continental de la Grande Barrière australienne (Williams et Hatcher 1983) et dans le lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie (Kulbicki 1988b), les grands planctonophages (*Caesionidae*) s'observent principalement sur les récifs barrière l'océan, alors que près de la côte ce sont des petits poissons (*Pomacentridae*) qui s'observent en plus grand nombre.

L'architecture de l'habitat semble également avoir une influence sur l'abondance de certaines catégories trophiques. La couverture corallienne et l'abondance des corallivores apparaissent régulièrement corrélés (voir chapitre III). Plus généralement, ces corrélations s'observent avec les poissons étroitement associés avec le substrat corallien (Sale et Douglas 1984, Chabanet *et al.* 1997). Ainsi, la présence de colonies de coraux branchus du genre *Acropora* fournit une protection pour de nombreux *Pomacentridae* considérés comme planctonophages ou omnivores. Ces groupes trophiques apparaissent donc en plus grande abondance dans ce type d'habitat (Chabanet *et al.* 1997, Öhman et Rajasuriya 1998).

1.2 L'intérêt d'une approche trophique pour la description de l'ichtyofaune récifale

1.2.1 Interactions trophiques et organisation des peuplements

Les processus trophiques ont un rôle majeur dans la structuration des peuplements de poissons (Hobson 1980, Hixon 1991, Hixon et Beets 1993, Caley *et al.* 1996). Les populations adultes installées sur le récif sont en grande partie structurées par la prédation, la quantité et la qualité des ressources disponibles, et la compétition pour l'utilisation de ces ressources (voir Sale 1991). Le large spectre d'adaptations morphologiques et comportementales qu'ils déploient leur permet de tirer profit des nombreuses ressources disponibles dans le milieu (Hixon 1991, Wainwright et Bellwood 2002). Les stratégies alimentaires diverses et la co-existence d'une forte abondance d'individus suggèrent un partage étroit des ressources et une compétition intense pour leur exploitation. Les poissons sont donc supposés avoir un impact important sur la structure de l'écosystème récifal.

Les relations entre les poissons herbivores et les algues constituent l'un des flux trophiques les plus importants (Carpenter 1986). L'intensité de broutage des poissons détermine en grande partie la biomasse de turf algal, dont la production semble contrôlée par les apports en nutriments (Carpenter 1986, Hay 1991, McCook 1999, Russ 2003). D'autre part, les poissons carnivores exercent une forte pression de prédation sur les invertébrés benthiques (Parrish *et al.* 1985, Hixon 1991), comme le laisse suggérer la forte diversité spécifique de ce groupe de poissons, mais également la diversité des adaptations alimentaires développée pour utiliser ces proies. Même si les relations directes entre l'abondance des invertébrés dans le milieu et celle de leurs prédateurs semblent difficiles à établir, certains contrôles ont été mis en évidence, en particulier sur les populations d'oursins (*e.g.*, McClanahan et Shafir 1990). Concernant l'impact de la prédation sur les poissons, certaines études expérimentales ont mis en évidence une augmentation des poissons proies en relation avec une diminution des prédateurs (Caley 1993, Carr et Hixon 1995, Hixon et Beets 1993). La piscivorie est considérée comme un des processus important de transfert d'énergie à l'intérieur de l'écosystème (Grigg *et al.* 1984, Parrish *et al.* 1985, Norris et Parrish 1988, Hixon 1991).

Les poissons constituent une part importante des consommateurs sur les récifs (Polovina 1984, Aliño *et al.* 1993, Opitz 1993, Arias-González *et al.* 1997). Leur forte représentation dans l'écosystème suggère une influence importante sur la structure et la dynamique du réseau trophique (Polunin 1996). Le réseau trophique des écosystèmes coralliens apparaît très complexe, et les poissons contribuent en grande partie à cette complexité, au travers de la multiplicité des liens trophiques établis avec l'ensemble des compartiments de l'écosystème. La structure des peuplements de poissons est probablement liée au fonctionnement trophodynamique de l'écosystème récifal. Les schémas d'organisation et les capacités de contrôle ne sont pas clairement définis, mais des changements spectaculaires observés dans certaines régions semblent indiquer que ce lien est important. Inversement, il est probable qu'une modification de l'organisation et du fonctionnement de l'écosystème a des conséquences sur la structure des communautés de poissons.

1.2.2 Perturbations anthropiques et structure trophique des peuplements de poissons

Peu d'études ont examiné la réponse des peuplements de poissons aux perturbations sous l'angle de la structure trophique. Outre ses effets sur les corallivores, une réduction de la couverture corallienne semble affecter les espèces fortement dépendantes de la complexité architecturale du substrat (voir chapitre III). Sano *et al.* (1984b) ont ainsi observé une diminution d'abondance des planctonophages, des omnivores et des herbivores, suite à la destruction expérimentale de massifs de coraux branchus. Les causes de cette diminution semblent cependant impliquer une réduction de l'espace disponible pour ces espèces (*Blenniidae*, *Apogonidae* et *Pomacentridae*) plutôt qu'un changement dans la disponibilité des ressources. Lorsque les coraux morts gardent leur complexité structurale ces changements ne sont pas observés (Sano 2004). D'autre part, certaines études ont montré une augmentation de la densité des herbivores en réponse à la mort des coraux (Lewis 1998, Lindahl *et al.* 2001), ces poissons profitant du turf algal proliférant sur les squelettes coralliens.

Dans les sites très perturbés (zones d'activité portuaire et industrielle), les changements dans la structure trophique des peuplements sont plus perceptibles. Sur la côte jordanienne du golfe d'Aqaba, les zones portuaires montrent une diminution de 50 % de l'abondance totale des poissons (Khalaf et Kochzius 2002). Les piscivores (facultatifs et confirmés) sont les plus affectés par cette diminution, alors que l'abondance des herbivores et des détritivores augmente sensiblement. Ces changements sont attribués à la combinaison de multiples perturbations (constructions portuaires, sédimentation, eutrophisation, rejets de métaux lourds) sans qu'il soit possible de les distinguer. Dans le port de Papeete (Tahiti), l'abondance des poissons décroît sensiblement (Harmelin-Vivien 1992). A proximité des quais et des digues, les peuplements sont dominés par les brouteurs d'invertébrés sessiles qui tirent profit des organismes fixés proliférant sur les structures portuaires (éponges, hydraires, ascidies, ...). A proximité des égouts, les carnivores de pleine eau et les planctonophages dominent. Enfin, Grigg (1994) a observé à Hawaii des abondances très élevées de poissons planctonophages et omnivores se nourrissant de matière organique particulière dans les effluents d'eaux usées.

Les effets de la pêche semblent également pouvoir être détectés sur la structure trophique des peuplements. La pêche a un impact direct sur les populations ciblées (voir chapitre I) qui peut se répercuter sur les autres populations en modifiant l'équilibre des interactions trophiques dans l'écosystème. Les espèces les plus exploitées sont généralement des prédateurs (poissons piscivores et prédateurs d'invertébrés mobiles), tels que les *Serranidae*, les *Lutjanidae* et les *Lethrinidae* (Russ 1991, 2002, Jennings et Kaiser 1998, McClanahan *et al.* 2002). L'impact sur ces poissons est rapidement perceptible, même pour une pression de pêche modérée (Jennings et Polunin 1996b). Un affaïssement des stocks de ces prédateurs est susceptible d'entraîner une augmentation de l'abondance de leurs proies par relâchement de la pression de prédation (Grigg *et al.* 1984, Jennings *et al.* 1995). En milieu corallien, cet effet sur les poissons (proies des piscivores) reste à ce jour peu probant (Russ et Alcala 1998, Jennings *et al.* 1995, Jennings et Polunin 1997, mais voir Graham *et al.* 2003). A l'inverse, un tel effet a clairement été démontré sur les populations d'oursins (Hughes 1994, McClanahan et Shafir 1990, McClanahan et Muthiga 1998). Les densités d'oursins apparaissent bien supérieures sur les récifs exploités par rapport aux aires marine protégées (McClanahan et Shafir 1990,

McClanahan *et al.* 1999). Sur certains récifs très exploités, les oursins peuvent proliférer et dominer les poissons herbivores par exclusion compétitive, un phénomène accéléré si les poissons herbivores sont également exploités (Sammarco 1982, McManus *et al.* 2000, McClanahan *et al.* 2002).

1.2.3 La structure trophique de l'ichtyofaune comme indicateur de changements écosystémiques

Les poissons assurent différentes fonctions écologiques nécessaires à la stabilité des écosystèmes coralliens. Leur abondance et leur représentation à de nombreux échelons du réseau trophique (depuis les herbivores jusqu'aux prédateurs supérieurs) suggèrent un rôle important dans le fonctionnement trophodynamique de ces écosystèmes. Certaines perturbations, généralement liées aux activités humaines, modifient ce fonctionnement en déséquilibrant certains compartiments biologiques ou en modifiant les interactions trophiques établies entre eux. Les poissons sont parfois directement impliqués dans ces changements. C'est le cas en particulier de la pêche, qui en ciblant certains groupes fonctionnels, fragilise l'équilibre trophique des écosystèmes. Dans les Caraïbes, l'exploitation abusive des poissons prédateurs d'oursins a favorisé la prolifération des oursins au détriment des poissons herbivores également exploités. Comme les poissons herbivores, les oursins ont un rôle-clé dans le contrôle de l'équilibre entre les coraux et les algues (Ogden et Lobel 1978, Sammarco 1980, 1982, Steneck 1988). Dans les années 80, un agent pathogène a provoqué une extinction brutale des populations d'oursins (Lessios *et al.* 1983, 1984), ce qui a eu pour effet de bouleverser cet équilibre et de provoquer un basculement de l'écosystème récifal (changement de phase), les algues proliférant au détriment des coraux (Hughes 1994, McManus *et al.* 2000, Jackson *et al.* 2001, McClanahan *et al.* 2002). Cet exemple est particulièrement démonstratif sur l'implication des poissons dans l'équilibre du réseau trophique. A l'inverse, certains groupes fonctionnels de l'ichtyofaune sont susceptibles d'être indirectement affectés par une perturbation par le jeu des interactions trophiques.

Les perturbations modifiant l'organisation et le fonctionnement des écosystèmes coralliens doivent donc pouvoir être détectées par l'analyse de la structure trophique des peuplements de poissons. Cette structure émergeant de la dynamique des interactions trophiques entre les poissons et leur environnement biologique, elle est susceptible de donner des indices sur des déséquilibres éventuels entre compartiments biologiques. Pour que cette hypothèse soit vérifiée, il convient de s'assurer (1) que les peuplements de poissons récifaux présentent dans des conditions naturelles (*i.e.*, dans un contexte environnemental non perturbé) une structure trophique qui se répète pour un type d'habitat donné, et (2) que cette structure soit modifiée dans un environnement perturbé, ces modifications devant également se répéter pour un contexte environnemental équivalent. Un tel objectif s'inscrit dans une démarche comparative destinée à dégager les différents schémas d'organisation trophique de l'ichtyofaune récifale.

1.3 Vers une description standard de la structure trophique des peuplements

1.3.1 Limites des classifications trophiques usuelles

Les différents classements des espèces proposés pour représenter la structure trophique des peuplements est sujette à question. La catégorie trophique des omnivores est souvent imprécise (Parrish 1989). Celle des herbivores mélange en réalité des espèces utilisant réellement le matériel végétal ingéré et des espèces qui assimilent la matière organique détritique et la méiofaune qui lui sont associées. Une solution pratique est d'inclure les détritivores dans les herbivores, mais certaines études les distinguent (voir tableau IV.1). Certaines espèces classées dans les planctonophages ne consomment pas de zooplancton mais de la matière organique détritique en suspension. Enfin, les nombreux carnivores dont l'alimentation est composée en partie de poissons sont difficiles à classer. L'utilisation d'une catégorie « piscivores facultatifs » résout en partie ce problème, mais elle ne permet pas de représenter correctement la variabilité du régime alimentaire de ces espèces, en intégrant les différents degrés de piscivorie représentés par ces espèces. Ce problème de la plasticité du régime alimentaire des carnivores rend difficile le classement de certaines espèces dans une seule catégorie (Gladfelter *et al.* 1980, Kulbicki 1988b).

D'autre part, les classifications trophiques sont variées (voir tableau IV.1). Cette hétérogénéité, soulignée très tôt par Sale (1980), complique la comparaison des études sur la structure trophique de l'ichtyofaune récifale. La classification des espèces doit faire l'objet d'une procédure standardisée, afin de faciliter l'émergence d'une représentation globale de la structure trophique des peuplements et de sa variabilité sur l'ensemble des récifs coralliens.

En Nouvelle-Calédonie, la structure trophique de l'ichtyofaune est représentée au travers de l'abondance de 9 classes trophiques (voir chapitre I). Chaque espèce contribue à l'abondance de ces différentes classes selon sa ration alimentaire moyenne, qui s'exprime par le pourcentage des proies correspondant à ces 9 classes dans son alimentation. Une espèce dont la densité est estimée par exemple à 100 individus sur 500 m² attribue 40 individus à la classe « corail » et 60 individus à la classe « corail » si son alimentation est composée à 40 % d'algues et à 60 % de corail. Les classes trophiques sont ensuite comparées selon leur abondance totale. Cette façon de procéder permet d'éviter de classer une espèce dans une catégorie trophique figée qui ne traduit pas la diversité de son régime alimentaire. Mais les rations alimentaires attribuées à chaque espèce sont estimées sur un ensemble de données très hétérogène (voir chapitre I, §2.2.2). Utilisée uniquement en Nouvelle-Calédonie, elle ne semble pas compatible avec une approche standardisée.

1.3.2 Les niveaux trophiques fractionnels : une alternative aux catégories trophiques ?

Les niveaux trophiques permettent de positionner les organismes les uns par rapport aux autres dans le réseau trophique d'un écosystème, ces positions étant déterminées en fonction des relations trophiques établies entre l'ensemble des organismes. Sous l'impulsion de Lindeman (1942), les réseaux trophiques ont tout d'abord été représentés sous la forme d'une

chaîne alimentaire linéaire dont chaque maillon symbolisait un niveau trophique : le premier niveau (I) était occupé par les producteurs primaires, le niveau II par les consommateurs primaires (herbivores), le niveau III par les consommateurs secondaires (carnivores), etc. Cette conception linéaire de la structure trophique d'un écosystème a évolué vers une représentation moins simplificatrice, intégrant les nombreuses inter-connections qui caractérisent la structure des réseaux trophiques (Polis et Strong 1996, Vander Zanden et Rasmussen 1996). Pour positionner les organismes dans ce réseau complexe, des niveaux trophiques intermédiaires leur ont été attribués (Odum et Heald 1975, Levine 1980, Adams *et al.* 1983). L'utilisation d'une mesure graduelle de la position trophique permet ainsi de refléter la capacité des organismes à se nourrir sur des proies variées, elles-mêmes situées à des positions trophiques différentes (Levine 1980, Vander Zanden et Rasmussen 1996, Vander Zanden *et al.* 1997, Williams et Martinez 2004). De cette manière, les organismes s'ordonnent sur une échelle trophique non plus par paliers successifs, mais selon une suite de valeurs continues.

Ces niveaux trophiques « fractionnels » (nommés plus simplement niveaux trophiques ou TL par la suite) peuvent être calculés à partir des analyses stomacales des organismes. Chaque proie étant caractérisée par une valeur de TL, le niveau trophique du prédateur est obtenu en calculant la moyenne des TL des proies pondérée par leur contribution au régime alimentaire du prédateur, à laquelle 1 unité est ajoutée conformément à l'écart supposé entre un prédateur et ses proies (Levine 1980) :

$$TL(\text{prédateur}) = \overline{TL}(\text{proies}) + 1$$

La classification des espèces de poissons récifaux sur l'échelle des niveaux trophiques est une alternative intéressante à l'utilisation de catégories trophiques mutuellement exclusives. Elle semble répondre au critère de standardisation souhaité pour la distinction des espèces selon leur régime alimentaire, en proposant de classer les espèces par un indice trophique plutôt que dans des classes trophiques dont la définition est variable. De plus, elle permettrait de discriminer les espèces classées dans une même catégorie mais dont l'alimentation révèle des différences subtiles qui ne sont pas perçues par un classement qualitatif.

1.4 Objectifs et démarche générale

Afin de proposer une solution alternative à l'utilisation des catégories trophiques et au procédé appliqué en Nouvelle-Calédonie, nous proposons donc d'analyser la structure trophique de l'ichtyofaune récifale en répartissant l'abondance des poissons par niveau trophique. Cet objectif nécessite dans un premier temps d'affecter à chaque espèce observée un niveau trophique. L'établissement de cette liste nous permettra ensuite de regrouper l'abondance des différentes espèces par intervalles de niveau trophique pour un ensemble de stations d'échantillonnage. Les distributions d'abondance des poissons par niveau trophique de différents ensembles de stations seront enfin comparés afin de dégager les différents schémas d'organisation trophique de l'ichtyofaune récifale. Notre approche a été appliquée aux baies de Nouméa et au lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie, ce jeu de données offrant la possibilité

de comparer la structure trophique de l'ichtyofaune dans des habitats variés, et pour des niveaux de perturbations de nature et d'intensité différentes.

- *Estimation des niveaux trophiques fractionnels par espèce*

L'IRD dispose d'une base de données considérable sur les contenus stomacaux des poissons récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie (voir §I.3.2). Ces données offrent l'opportunité de calculer des niveaux trophiques pour les espèces qui ont été récoltées. Elles permettent également d'examiner la variabilité de ces valeurs sur l'ensemble des individus d'une même espèce. Cette liste de niveaux trophiques par espèce a été complétée par des valeurs de la littérature, afin de pouvoir attribuer une valeur à l'ensemble des espèces observées par comptage visuel dans les baies de Nouméa et dans le lagon Sud-Ouest. Enfin, une grille d'interprétation des niveaux trophiques a été établie par correspondance avec les catégories trophiques usuelles.

- *Description de la structure trophique dans les baies de Nouméa*

Les baies de Sainte-Marie et de la Grande Rade sont caractérisées par des apports anthropiques importants, en particulier dans le fond des baies (voir chapitre III). La structure trophique des peuplements de poissons a donc étudiée dans ces deux baies en fonction du degré de confinement. L'objectif est de rechercher si le gradient de perturbation caractérisant l'axe fond / sortie de baie se traduit par des modifications progressives de l'organisation trophique des peuplements.

- *Description de la structure trophique dans le lagon Sud-Ouest*

La structure trophique de l'ichtyofaune récifale a été étudiée dans différents habitats coralliens du lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie. Le nombre considérable de stations d'échantillonnage offre l'opportunité de comparer la structure des peuplements entre différents habitats à grande échelle, mais également d'examiner la régularité de ces structures entre des zones distinctes d'un même type d'habitat.

- *Application aux poissons de la réserve Aboré*

La récif Aboré est une portion du grand récif barrière entourant le lagon Sud-Ouest. Ce récif a été décrété réserve marine à la fin des années 80. En 1993, une section du récif a été ouverte à la pêche. Deux échantillonnages, le premier réalisé avant l'ouverture à la pêche, et le second 2 ans plus tard, permettent d'étudier la réponse de peuplements protégés à une pression de pêche soudaine. L'impact de la pêche est donc recherché sur l'évolution de la structure trophique des peuplements.

2 ESTIMATION DE NIVEAUX TROPHIQUES STANDARD PAR ESPECE

2.1 Matériel et méthodes

2.1.1 Estimation des niveaux trophiques des poissons carnivores de Nouvelle-Calédonie

- *Présentation des données*

Les poissons analysés ont été capturés dans les différents lagons de Nouvelle-Calédonie, autour de la Grande-Terre (lagons Sud-Ouest, Nord-Ouest, Nord et Est), sur l'atoll d'Ouvéa et aux Iles Chesterfield (voir figures I.3 et I.6). Les habitats échantillonnés incluent les zones récifales, mais également les fonds meubles lagonaires, les baies, les mangroves et les estuaires. L'échantillonnage s'étend sur plusieurs années et couvre différentes saisons. Prises dans leur globalité, ces données ne répondent à aucun plan d'échantillonnage particulier puisqu'elles ont été acquises de manière indépendante, au gré des campagnes scientifiques effectuées dans les zones concernées. Par conséquent, les méthodes de pêche utilisées sont diverses (voir §I.3.2) : filets, chaluts, palangres de fond, lignes à la main, roténone, etc.). Cependant, pour chaque campagne, les données présentent une certaine unité au regard de la technique de prélèvement. De même, les échantillonnages (systématiques ou aléatoires) ont été planifiés de manière à couvrir l'ensemble de chaque zone étudiée, si bien que l'on peut considérer qu'à cette échelle, l'échantillonnage des poissons offre une représentation satisfaisante des populations caractéristiques de la zone concernée.

Le poids et la longueur de chaque individu ont été mesurés (longueur à la fourche et largeur du disque pour les raies). Les poissons ont été disséqués sur place ou conservés dans du formol pour analyse ultérieure en laboratoire. La taxonomie des proies trouvées dans l'estomac des poissons a été identifiée aussi précisément que leur état le permettait. Les 4 types de proies les plus abondants ont été notés. Dans la grande majorité des cas, ces proies représentaient l'essentiel du contenu stomacal analysé (Kulbicki comm. pers.). La part occupée par chacune de ces proies dans le volume total du contenu stomacal a été estimée visuellement. Les données brutes se présentent donc sous la forme d'une liste d'individus dont l'alimentation s'exprime par le pourcentage volumétrique des proies les plus représentatives du contenu stomacal total (4 au maximum). Les spécimens à l'estomac vide n'ont pas été inclus dans ce jeu de données. La liste totale regroupe 7 619 spécimens répartis dans 235 taxons. Les analyses suivantes ne portent que sur les espèces considérées dans la littérature comme carnivores, soit un sous-total de 7 335 individus (217 espèces).

- *Classification des proies*

Une centaine de proies ont été identifiées à des niveaux taxonomiques très divers. Parmi ces proies, une trentaine d'espèces de poissons proies ont pu être reconnues. Toutefois, un tel

degré de précision taxonomique dans le discernement des proies n'est pas nécessaire dans la mesure où il n'est pas possible de leur attribuer un niveau trophique spécifique. Les proies ont donc été regroupées par affinité taxonomique en 24 types distincts (tableau IV.3).

Tableau IV.3. Classification des proies et niveau trophique correspondant (d'après Pauly et Sa-a 2000).

Type	Catégorie		TL
Mollusques	bivalves	<i>bivalves</i>	2,1
	gastéropodes	<i>gastropods</i>	2,4
	mollusques indéterminés	<i>undet. molluscs</i>	2,6
	nudibranches	<i>nudibranchs</i>	2,6
	poulpes	<i>octopi</i>	3,5
Vers	vers divers (annélides, nématodes, ...)	<i>worms (annelids, nematods...)</i>	2,1
Echinodermes	oursins	<i>sea urchins</i>	2,0
	holothuries	<i>sea cucumbers</i>	2,0
	crinoïdes	<i>crinoids</i>	2,4
	échinodermes indéterminés	<i>undet. echinoderms</i>	2,4
	ophiures	<i>brittle stars</i>	3,1
	astérides	<i>sea stars</i>	3,1
Crustacés	crabes	<i>crabs</i>	2,5
	crustacés indéterminés	<i>undet. crustaceans</i>	2,5
	crevettes	<i>shrimps</i>	2,6
	squilles	<i>mantis shrimps</i>	2,6
Necton	poissons	<i>fishes</i>	3,5
	calmars/seiches	<i>squids/cuttlefish</i>	3,5
Plancton	crustacés planctoniques	<i>planktonic crustaceans</i>	2,1
	méduses	<i>jelly fish</i>	3,0
Divers	algues	<i>benthic algae</i>	1,0
	détritus	<i>detritus</i>	1,0
	éponges, ascidies	<i>sponges, ascidians</i>	2,0
	cnidaires (coraux, alcyonaires,...)	<i>cnidarians (corals, alcyonarians,...)</i>	2,3

Ces types de proies ont été définis en s'inspirant de la classification adoptée par la base de données FishBase (Froese et Pauly 2000). Un niveau trophique standard peut alors être affecté à chaque type de proie (Pauly et Sa-a 2000). Cette classification offre ainsi un bon compromis entre une résolution taxonomique adaptée à l'ensemble des contenus stomacaux et une définition standardisée des niveaux trophiques associés aux proies. Elle anticipe également une intégration éventuelle dans FishBase des niveaux trophiques calculés en Nouvelle-Calédonie.

- *Calcul des niveaux trophiques*

Le niveau trophique de chaque poisson disséqué a été calculé en utilisant la formule suivante (Odum et Heald 1975, Levine 1980, Adams *et al.* 1983) :

$$TL_j = \sum_{i=1}^G DC_{ij} \times TL_i$$

où TL_j est le niveau trophique du prédateur j , G est le nombre total de types de proies i dans son estomac (limité à 4 dans les données disponibles), DC_{ij} la fraction (%) occupée par la proie i

dans le bol alimentaire du prédateur j (dans le cas présent exprimé en pourcentage volumétrique), et TL_i le niveau trophique standard de la proie i (voir tableau IV.3).

Pour chaque espèce, un niveau trophique moyen (TL moyen) a été estimé en faisant la moyenne des niveaux trophiques individuels sur le nombre (n) d'estomacs analysés :

$$TL_{\text{moyen}} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n TL_j$$

- *Mesure de la variabilité inter-individuelle*

Le contenu stomacal des individus d'une même espèce est supposé varier en fonction de nombreux facteurs, tels que leur stade de développement ou le milieu où ils évoluent. Cette variabilité inter-individuelle du bol alimentaire se répercute sur le niveau trophique de l'espèce. Elle peut être évaluée par l'écart-type (s) qui mesure la dispersion des valeurs individuelles (TL_j) du niveau trophique autour de la valeur moyenne (TL moyen) :

$$s = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^n (TL_j - TL_{\text{moyen}})^2}{n - 1}}$$

- *Identification des sources de variabilité inter-individuelle*

Les différentes zones lagunaires échantillonnées permettent d'examiner la variabilité du niveau trophique de certaines espèces en fonction de leur localisation. La taille des individus ayant été mesurée, il est également possible d'étudier son influence sur le niveau trophique de l'espèce considérée. Les deux espèces les plus représentées dans l'échantillonnage (*Lethrinus nebulosus* et *L. atkinsoni*) ont été utilisées pour illustrer cette variabilité. Un modèle linéaire a été effectué sur les valeurs des niveaux trophiques (variable dépendante) de ces 2 espèces afin de tester l'effet de la taille des individus et du lieu de leur prélèvement (facteurs explicatifs).

- *Mesure de l'incertitude sur l'estimation du niveau trophique moyen*

A partir de l'écart-type associé au TL moyen d'une espèce, il est possible d'évaluer l'incertitude sur l'estimation de la valeur moyenne du niveau trophique dans la population échantillonnée. Son estimation repose sur le calcul de l'erreur standard (s.e.) :

$$s.e. = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

L'incertitude (ϵ) sur l'estimation du TL moyen d'une espèce s'écrit alors :

$$\epsilon = t_{n-1, \alpha} \times s.e.$$

où t est le coefficient de Student pour $n-1$ degrés de liberté et un niveau de signification statistique α . L'incertitude permet d'évaluer la précision de la valeur moyenne du niveau trophique inférée à la population considérée. En choisissant $\alpha = 0,05$, l'étendue définie par $\pm \epsilon$ est l'intervalle de confiance (IC) du TL moyen à 95 % :

$$IC_{95\%} = TL_{\text{moyen}} \pm \epsilon$$

2.1.2 Estimations supplémentaires

- *Elargissement de la liste des niveaux trophiques : données de FishBase et extrapolations*

Les données de TL obtenues ont été largement complétées par les nombreuses valeurs disponibles dans FishBase. Deux méthodes sont utilisées pour les estimations (Pauly et Saa 2000), que nous appellerons par la suite méthode DIET et méthode ITEM. La méthode DIET repose sur la formule que nous avons appliquée aux contenus stomacaux de Nouvelle-Calédonie. Les DC_{ij} proviennent de nombreux travaux publiés dans la littérature. La méthode ITEM est utilisée lorsque aucune donnée quantitative ne permet d'estimer les DC_{ij} (ce qui est le cas pour de nombreux poissons récifaux). Une approche par permutations (routine Monte Carlo) permet alors d'estimer un niveau trophique approximatif à partir d'une simple liste des proies observées dans le contenu stomacal du prédateur. Les niveaux trophiques ont été récupérés depuis la base de données FishBase, en privilégiant les valeurs estimées par la méthode DIET.

Enfin, pour les espèces dont l'alimentation est totalement inconnue, nous avons fait le choix de leur attribuer le niveau trophique du taxon le plus proche (d'une espèce du même genre le plus souvent).

- *Comparaisons entre estimations*

Les niveaux trophiques extraits de FishBase ont été comparés avec ceux calculés avec les données trophiques de Nouvelle-Calédonie pour les mêmes espèces. Cette confrontation permet d'examiner globalement si des écarts importants entre les deux estimations sont susceptibles d'apparaître. Les méthodes d'estimation étant strictement les mêmes pour ces espèces (méthode DIET), la seule différence si elle existe ne peut être due qu'à des contenus stomacaux différents. Il sera alors possible de donner un ordre de grandeur de la variabilité régionale pouvant potentiellement affecter le bol alimentaire d'une même espèce, puisque les données fournies par FishBase proviennent des nombreuses études stomacales réalisées dans le monde entier.

2.1.3 Correspondances entre niveaux trophiques et catégories trophiques

Le positionnement des espèces sur l'échelle des niveaux trophiques a été confronté à leur classement par catégories trophiques. Chaque espèce a été classée dans l'une des 7 catégories trophiques suivantes : herbivores et détritivores, omnivores, zooplanctonophages, brouteurs d'invertébrés sessiles (dont corallivores), prédateurs d'invertébrés mobiles, piscivores facultatifs, piscivores confirmés. Ce classement a été déterminé à partir de la littérature (Hiatt et Strasburg 1960, Hobson 1974, Sano *et al.* 1984a, Lieske et Myers 1994, Randall *et al.* 1997). La distribution des espèces par niveau trophique a été établie pour chaque catégorie trophique afin d'examiner la correspondance entre les deux systèmes de classement. Leur confrontation est également destinée à faciliter l'interprétation des valeurs de TL observées dans les peuplements.

2.2 Résultats

2.2.1 Les niveaux trophiques des poissons carnivores de Nouvelle-Calédonie

- *Valeurs moyennes estimées*

Sur les 217 espèces considérées comme carnivores, 47 % sont représentées par moins de 5 individus (estomacs). Ces dernières n'ont pas été intégrées dans la présente analyse. Les résultats de cette section portent donc sur **115 espèces** de poissons récifo-lagonaires (**n ≥ 5**) dont le TL moyen ($\pm$ e.s.) est donné en annexe IV.1.

La répartition des 115 espèces dans les classes de niveau trophique d'amplitude 0,1 est représentée sur la figure IV.2a. Les TL moyens couvrent une large gamme de valeurs, qui s'étendent de 2,9 à 4,5. Cette distribution fait apparaître 3 groupes d'espèces. Le premier est centré sur la valeur 3,5 et regroupe la majorité des espèces. Celles-ci se nourrissent principalement d'invertébrés benthiques (voir tableau IV.3), ou de zooplancton pour les valeurs les plus faibles (TL=3,1). Le second se situe autour de TL=4 et rassemble les espèces qui se nourrissent de poissons et d'invertébrés benthiques dans des proportions équivalentes. Enfin, de nombreuses espèces ont un TL moyen autour de 4,4 ou de 4,5. La valeur 4,5 correspond au niveau trophique maximum des poissons dans la mesure où le TL maximal des proies est 3,5 (poissons et céphalopodes pélagiques). En réalité, les céphalopodes pélagiques constituent une faible part du contenu stomacal moyen des poissons analysés (au maximum 6 %, sauf pour *Sphyræna forsteri* où elle atteint 14 % avec n = 17). Les poissons dont le TL moyen est proche de 4,5 peuvent donc être considérés comme strictement piscivores. Entre TL=3,5 et TL=4,5 se distribuent des espèces à la piscivorie croissante, *i.e.*, dont la part des poissons dans le bol alimentaire augmente.

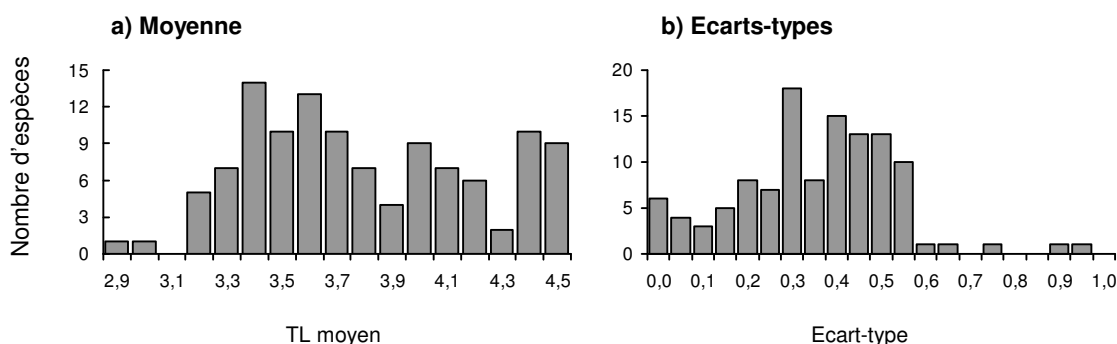


Figure IV.2. Histogramme de fréquence des TL moyens (a) et de leur écart-type associé (b) sur les 115 espèces de Nouvelle-Calédonie.

- *Variabilité inter-individuelle*

La distribution de fréquence des écarts-types (en classes d'amplitude 0,05) associés aux TL moyens a été examinée afin de donner un aperçu de la variabilité inter-individuelle du niveau trophique des 115 espèces sélectionnées (figure IV.2b). Les écarts-types ne dépassent pas 0,60 à l'exception de 5 espèces. Parmi elles, 3 espèces (*Monodactylus argenteus*, $s=0,92$;

Lethrinus miniatus, $s=0,72$; *Pseudocaranx dentex*, $s=0,60$) ne sont représentées que par 5 estomacs. Cette forte variabilité s'explique probablement par un effort d'échantillonnage insuffisant. A l'inverse, pour la carangue *Atule mate* représentée par 16 estomacs ($s=0,66$), cette variabilité peut s'expliquer par un changement ontogénique, puisqu'un examen approfondi des TL individuels montre que seulement deux valeurs ont été obtenues : 3,1 (zooplancton exclusivement) pour des individus dont la taille est comprise entre 13,5 et 15,0 cm, et 4,5 (poisson exclusivement) pour des individus entre 19,0 et 26,5 cm, tous ces spécimens ayant été capturés au même endroit (baie de Saint-Vincent). Pour *Echeneis naucrates* (rémora), représentée par 14 estomacs ($s=0,86$), des valeurs très contrastées ont été obtenues. Ces différences s'expliquent par la grande variété des proies ingérées par cette espèce (échinodermes, crustacés benthiques, bivalves, algues et poissons), mais également parce que dans chaque estomac une seule de ces proies a été observée. Cette espèce est par ailleurs connue pour avoir un comportement alimentaire particulièrement généraliste (Randall 1967).

Il existe une relation entre l'écart-type et le TL moyen de chaque espèce (figure IV.3). Cette relation n'est pas linéaire. La variabilité inter-individuelle augmente progressivement et atteint son maximum pour les espèces dont le TL moyen se situe entre 3,8 et 4,2. Pour des TL moyens supérieurs, l'écart-type diminue fortement jusqu'à devenir très faible au voisinage de 4,5 ce qui apparaît clairement comme un artéfact de la méthode, puisque le TL des proies est borné à 3,5.

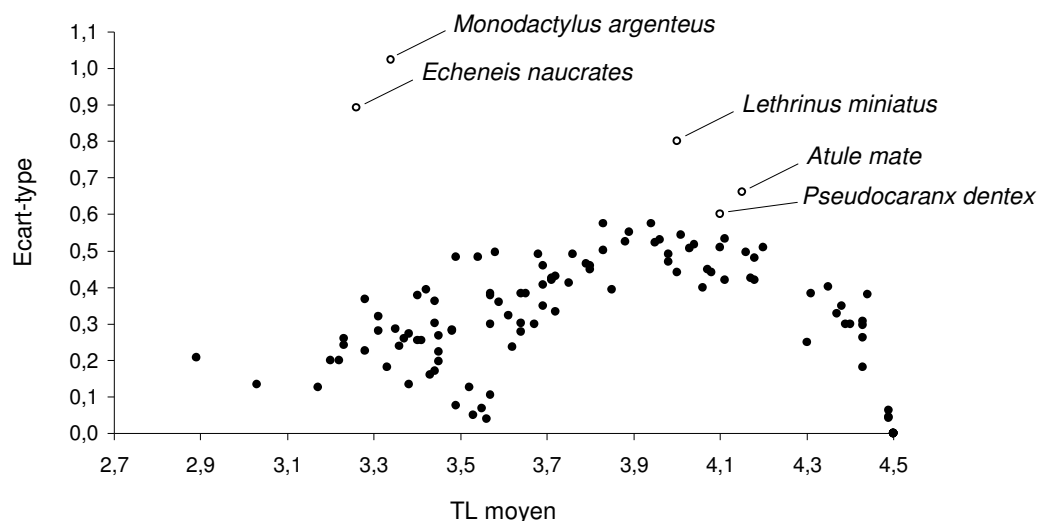


Figure IV.3. Relation entre l'écart-type et le TL moyen calculés pour les 115 espèces. Les points blancs désignent les espèces dont la variabilité inter-individuelle est la plus forte (explications dans le texte).

- *Effet du lieu de pêche et de la taille sur la variabilité inter-individuelle*

Les espèces *L. nebulosus* et *L. atkinsoni* ont été utilisées afin de tester l'influence de la taille des individus et de leur lieu de récolte sur la valeur du TL calculée à partir des contenus stomacaux. Ces deux *Lethrinidae* sont abondamment représentés dans les zones lagunaires de Nouvelle-Calédonie (tableau IV.4). De plus, les poissons récoltés couvrent une large gamme de

tailles (annexe IV.2) : entre 11,0 et 69,0 cm pour *L. nebulosus* (moy. $\pm$ s.e. : $40,9 \pm 0,3$ cm), et entre 15,5 et 43,5 cm pour *L. atkinsoni* (moy. $\pm$ s.e. : $31,1 \pm 0,2$ cm).

Tableau IV.4. Répartition par zone lagunaire des individus de *L. nebulosus* et *L. atkinsoni*.

Espèce	Lagon Est	Lagon Nord	Lagon Nord-Ouest	Lagon Sud-Ouest	Ouvéa	Baie de St Vincent	Total
<i>L. nebulosus</i>		138	100	200	525	54	1 017
<i>L. atkinsoni</i>	39	172	28	89	284		612

Le lieu de pêche a un effet significatif sur le niveau trophique des 2 espèces (figure IV.4). Le TL moyen ($\pm$ s.e.) de *L. nebulosus* est de $3,24 \pm 0,01$ dans le lagon d'Ouvéa, alors qu'il atteint $3,49 \pm 0,03$ dans le lagon Sud-Ouest (figure IV.4a). Pour *L. atkinsoni*, les écarts sont légèrement supérieurs, avec un TL moyen de $3,40 \pm 0,04$ dans le lagon Nord contre $3,78 \pm 0,09$ dans le lagon Est (figure IV.4b). Les variations du TL moyen de ces 2 espèces en fonction du lieu de pêche ne suivent pas la même tendance.

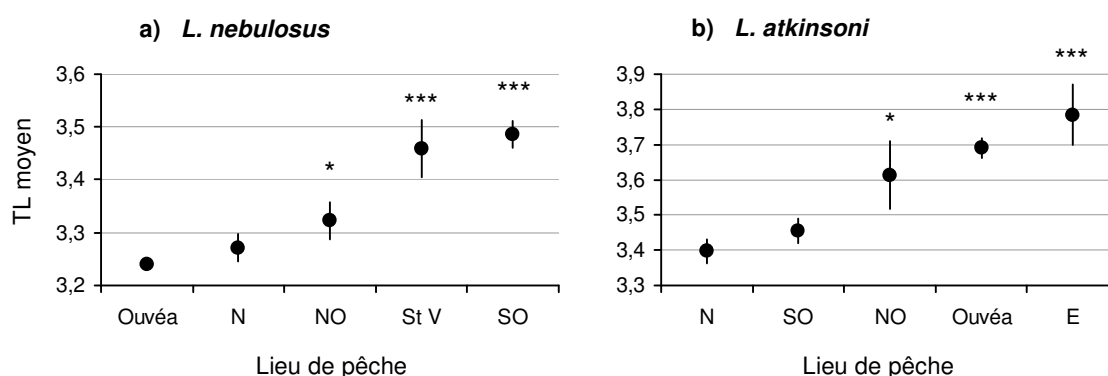


Figure IV.4. Niveau trophique moyen ($\pm$ s.e.) estimé pour (a) *Lethrinus nebulosus* et (b) *Lethrinus atkinsoni*, en fonction de leur lieu de pêche (N : lagon Nord, NO : lagon Nord-Ouest, SO : lagon Sud-Ouest, E : lagon Est, St V : baie de Saint-Vincent). Les moyennes ont été comparées à la première valeur (indiquée par un point blanc) à l'aide d'un modèle linéaire (* : $p < 0,05$; *** : $p < 0,001$).

L'introduction de la taille dans le modèle linéaire apporte une information nouvelle sur l'effet du lieu de pêche. La taille a un effet significatif sur le niveau trophique de *L. nebulosus* (tableau IV.5) : celui-ci augmente avec la taille des individus. De plus, il existe un effet d'interaction entre le lieu de pêche et la taille. Les modèles linéaires reliant la taille et le niveau trophique de *L. nebulosus* sont représentés sur la figure IV.5 pour chaque lagon. La pente de ces droites quantifie l'effet de la taille. Dans le modèle global, les différences observées précédemment sur le TL moyen des individus prélevés à Ouvéa et dans les lagons Sud-Ouest et Nord-Ouest ne sont plus significatives lorsque la taille est prise en compte. En réalité, la taille moyenne des individus diffère suivant la zone échantillonnée (annexe IV.3). A Ouvéa, elle est inférieure à celle des lagons Sud-Ouest et Nord-Ouest, ces différences étant significatives ($p < 0,001$ et $p < 0,01$ respectivement). Les différences entre le TL moyen des individus de ces lagons s'expliquent donc par des différences de taille. Toutefois, la taille

moyenne observée à Ouvéa est également inférieure à celle observée dans le lagon Nord ($p < 0,001$), alors que le TL moyen n'est pas significativement différent dans ces deux lagons. A l'inverse, les individus de la baie de Saint Vincent ont une taille moyenne inférieure à ceux du lagon d'Ouvéa ($p < 0,05$), alors que le TL moyen y est bien supérieur. La taille n'explique donc pas toutes les différences observées sur le TL moyen de *L. nebulosus* entre les zones échantillonnées. En particulier, le niveau trophique diminue avec la taille dans la baie de Saint Vincent, une tendance inverse de celle qui est observée dans toutes les autres zones (figure IV.5). En réalité, l'effet du lieu de pêche sur le TL moyen dégagé de l'effet de la taille se résume à une opposition entre la baie de Saint Vincent et l'ensemble des autres lagons, ces derniers ne montrant pas de différence significative entre eux.

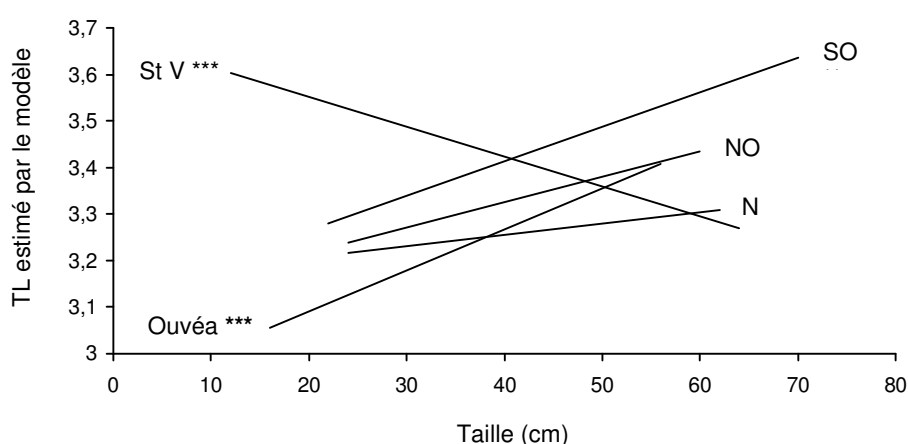


Figure IV.5. Modèles linéaires entre le niveau trophique et la taille de *L. nebulosus* à Ouvéa, dans le lagon Nord (N), dans le lagon Nord-Ouest (NO), dans le lagon Sud-Ouest (SO) et en baie de Saint Vincent (St V). Les astérisques indiquent que la pente de la droite est significativement différente de 0 (***: $p < 0,001$; **: $p < 0,01$). Tous les points d'intersection avec l'axe des ordonnées sont significativement différents de 0 ($p < 0,001$).

Tableau IV.5. Résultats du modèle linéaire effectué sur les niveaux trophiques individuels de *L. nebulosus* et de *L. atkinsoni*. ddl : degré de liberté ; SCE : somme des carrés des écarts ; CM : carrés moyens ; F : rapport des variances ; *** : $p < 0,001$.

Modèle	Effets	ddl	SCE	CM	F
<i>L. nebulosus</i>	Taille	1	4,68	4,68	55,54 ***
	Lieu	4	6,88	1,72	20,43 ***
	Taille : lieu	4	1,88	0,47	5,73 ***
	Résidus	1 007	84,77	0,08	
<i>L. atkinsoni</i>	Lieu	4	12,28	3,07	14,87 ***
	Taille	1	0,10	0,10	0,46
	Taille : lieu	4	1,05	0,26	1,27
	Résidus	602	124,27	0,20	

La taille a également un effet significatif sur le niveau trophique de *L. atkinsoni* ($p < 0,05$), mais cet effet devient nul lorsque le lieu de pêche est considéré (tableau IV.5). Les individus récoltés à Ouvéa et dans le lagon Nord-Ouest ont une taille inférieure à ceux des lagons Nord

($p < 0,001$), Est ($p < 0,01$) et Sud-Ouest ($p < 0,01$) (annexe IV.3). Mais ces différences dans la taille des individus n'expliquent pas les différences de niveau trophique observées entre les lagons. Il existe donc bien un effet de l'environnement sur le TL moyen de *L. atkinsoni* indépendamment de sa taille.

- *Incertitude sur les estimations*

L'incertitude autour du TL moyen est élevée pour certaines espèces (annexe IV.1), ce qui conduit à des intervalles de confiance très étendus : [3,3 ; 4,6] pour *Lutjanus semicinctus*, [3,4 ; 4,8] pour *Pseudocaranx dentex*, [3,1 ; 4,9] pour *Lethrinus miniatus* et [2,2 ; 4,5] pour *Monodactylus argenteus*. A l'exception de ces 4 espèces, l'incertitude ne dépasse pas 0,5 soit un intervalle de confiance couvrant 1 niveau trophique. Une incertitude élevée est liée à une variabilité inter-individuelle importante et un faible nombre d'estomac disséqués pour représenter convenablement le TL moyen d'une espèce. En représentant l'incertitude sur le TL moyen en fonction du nombre d'estomacs disséqués, il est possible de déterminer le nombre d'estomacs requis pour un certain niveau d'incertitude (figure IV.6). Un échantillon de 25 spécimens est suffisant (mais pas nécessaire) pour obtenir une incertitude inférieure à 0,20. Les espèces à faible variabilité inter-individuelle satisfont à ce seuil de 0,2 malgré un nombre d'estomacs disséqués inférieurs à 25.

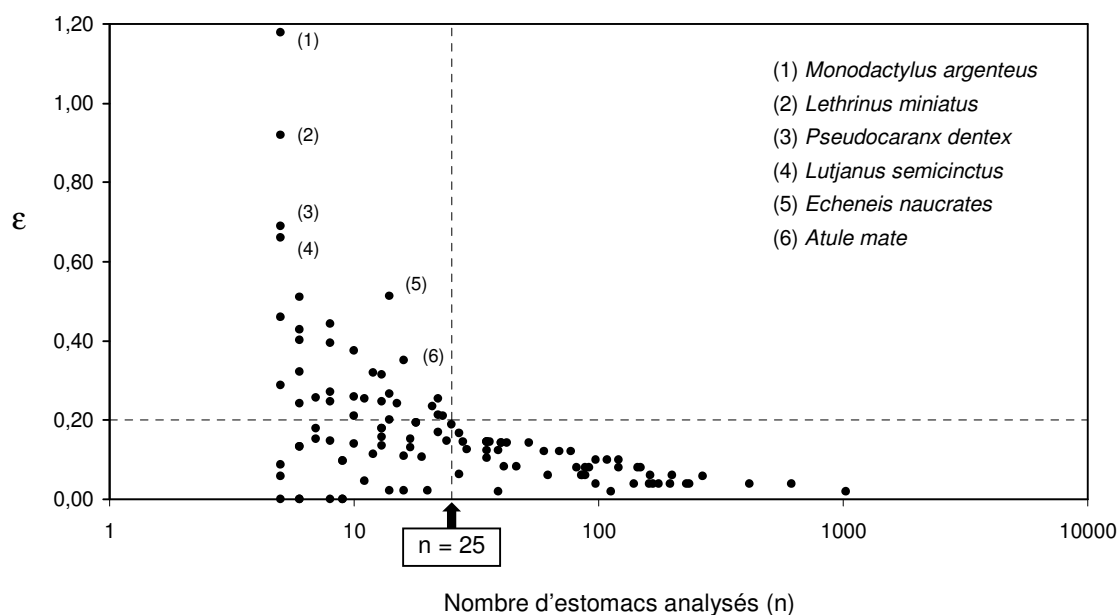


Figure IV.6. Relation entre l'incertitude (ϵ) autour du TL moyen et le nombre d'estomacs analysés (n) en échelle logarithmique pour les 115 espèces échantillonnées en Nouvelle-Calédonie ($n \geq 5$). L'incertitude sur l'estimation du TL moyen ne dépasse pas 0,20 à partir de 25 individus disséqués.

2.2.2 Estimation finale des niveaux trophiques des poissons observés en Nouvelle-Calédonie

- *Elargissement de la liste des niveaux trophiques*

Un niveau trophique fractionnel à une décimale a pu être attribué à 986 taxons de Nouvelle-Calédonie (annexe IV.4) grâce aux données trophiques locales (15 % des espèces), à partir de

FishBase (20 % par la méthode DIET, 45 % par la méthode ITEM) et par extrapolation (20 %). Les poissons sont représentés à tous les niveaux trophiques compris entre 2,0 et 4,5 (figure IV.7). Les valeurs les plus fréquentes se concentrent entre 3,3 et 3,6 (soit 40 % des espèces). La valeur moyenne de ces 1 048 niveaux trophiques s'établit à 3,4.

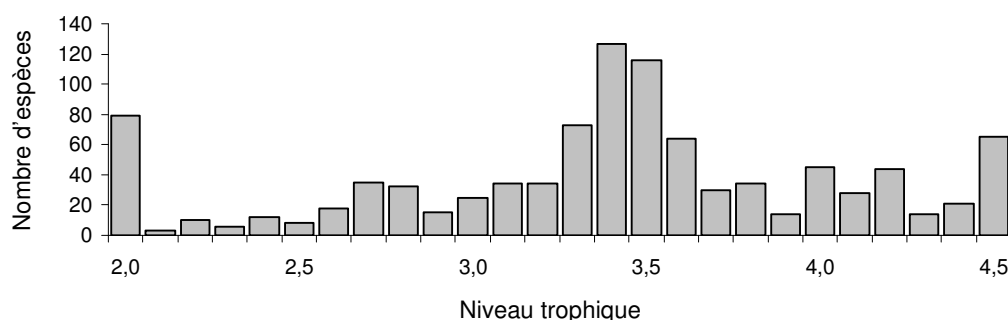


Figure IV.7. Histogramme de fréquence des niveaux trophiques affectés aux 1 048 espèces de Nouvelle-Calédonie.

- *Comparaison avec les valeurs estimées dans FishBase*

Les valeurs de TL estimées avec les données trophiques de Nouvelle-Calédonie sont comparées à celles fournies par FishBase. Le nombre minimum d'estomacs analysés est abaissé à 3 afin d'élargir la liste des espèces bénéficiant de ces deux sources d'estimation. L'écart entre les deux estimations ($TL_{NC} - TL_{FishBase}$) est ainsi calculé pour 137 espèces. Il ne semble pas exister d'écart systématique entre les deux sources d'estimation (figure IV.8). Pour 75 % d'entre elles, cet écart ne dépasse pas 0,4 en valeur absolue. Les valeurs fournies par FishBase apparaissent donc globalement satisfaisantes par rapport aux valeurs calculées en Nouvelle-Calédonie.

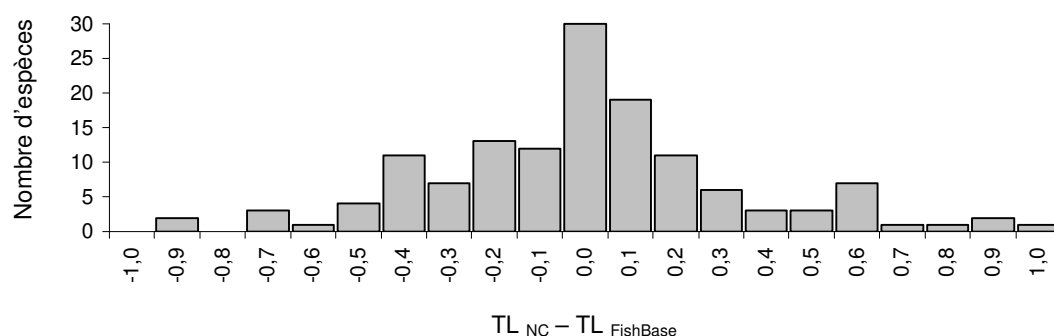


Figure IV.8. Ecarts entre les niveaux trophiques estimés en Nouvelle-Calédonie (TL_{NC}) et les niveaux trophiques de FishBase ($TL_{FishBase}$) pour les mêmes espèces (137 espèces).

En réalité, l'écart est globalement plus faible lorsque le TL fourni par FishBase est calculé par la méthode DIET, et lorsque le nombre minimum d'estomacs analysés en Nouvelle-Calédonie est fixé à 25. Une espèce fait cependant figure d'exception, *Lethrinus lentjan* ($TL_{NC}=3,5$ avec $n=86$; $TL_{FishBase}=4,2$ avec $n=297$) dont l'écart peut être interprété par une nette différence de

taille des individus disséqués (une longueur à la fourche de 26,6 cm en Nouvelle-Calédonie contre une longueur standard de 34,6 cm en Australie).

2.2.3 Correspondances entre niveaux trophiques et catégories trophiques

Sur les 1 048 espèces de la liste des espèces observées en Nouvelle-Calédonie, 986 taxons ont pu être classés dans des catégories trophiques. La distribution des valeurs de TL pour chaque catégorie trophique (figure IV.9) permet de confronter les 2 systèmes de classification. Elle offre également un aperçu global de l'importance des différents régimes alimentaires des poissons de Nouvelle-Calédonie.

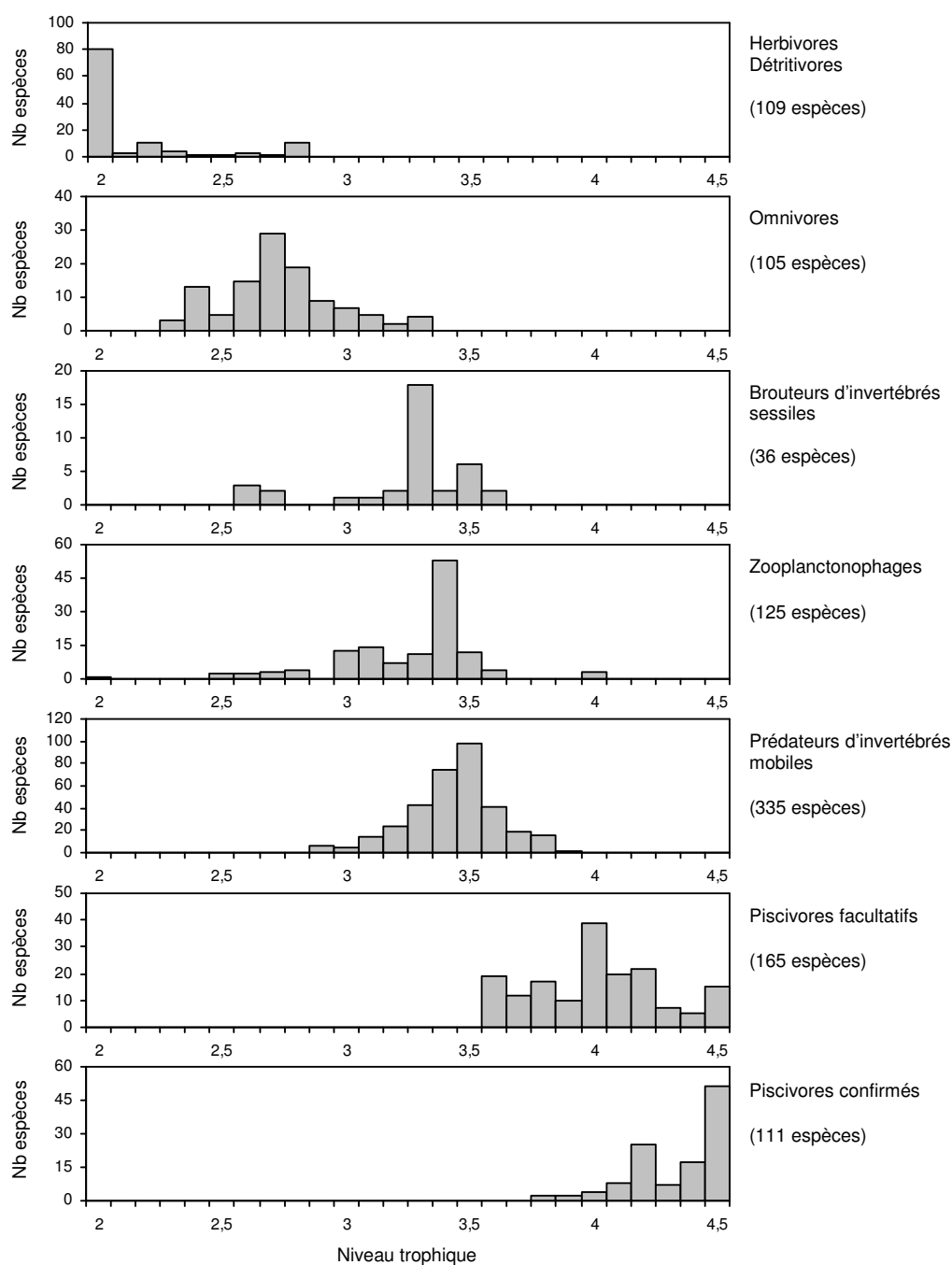


Figure IV.9. Distributions des valeurs des TL par catégorie trophique (986 espèces au total).

- *Herbivores, omnivores et brouteurs d'invertébrés sessiles*

La valeur caractéristique des herbivores et détritivores est $TL=2,0$. Sur les 109 espèces classées dans cette catégorie (11 % du total), une vingtaine présentent des valeurs supérieures à 2,3 (jusqu'à 2,8 pour la valeur la plus élevée). Il s'agit principalement de *Pomacanthidae* du genre *Centropyge* (9 espèces), souvent classés comme herbivores dans la littérature (*e.g.*, Lieske et Myers 1994, Kulbicki données non publiées) mais considérés comme omnivores dans FishBase par la consommation d'invertébrés benthiques fixés ou libres (alcyonaires, vers, petits crustacés). Les autres poissons sont des *Acanthuridae*, avec en particulier *Naso unicornis* ($TL=2,7$ estimé en Nouvelle-Calédonie) et *Acanthurus triostegus* ($TL=2,8$ estimé par FishBase, méthode ITEM). Ces valeurs semblent en accord avec la remise en question récente de l'herbivorie de ces espèces (Choat *et al.* 2002, 2004).

La catégorie omnivore inclut un nombre comparable d'espèces (11 % des espèces). Celles-ci couvrent une plus large gamme de TL, depuis 2,3 jusqu'à 3,3. Les valeurs les plus fréquentes se situent entre 2,6 et 2,8. Les brouteurs d'invertébrés sessiles (corail, ascidies, éponges,...), peu nombreux (à peine 4 % des espèces), et prennent majoritairement la valeur de 3,3. Cette valeur coïncide avec un régime alimentaire corallivore (les polypes coralliens ont un TL de 2,3).

- *Zooplanktonophages*

Le TL standard du zooplancton se situe autour de 2,0-2,1 (2,0 pour les copépodes benthiques et planctoniques, et 2,1 pour le zooplancton en général). Pourtant, la valeur caractéristique du TL des zooplanctonophages s'établit à 3,4. Ce TL a été estimé par FishBase avec la méthode DIET, sur la base d'un seul aliment identifié « autres invertébrés planctoniques » ($TL=2,4$). Les prédateurs de ce type de proies sont principalement des *Pomacentridae*, des *Acanthuridae*, des *Caesionidae* et des *Apogonidae* dont le contenu stomacal n'est pas quantifié, mais seulement renseigné par des ouvrages généralistes (*e.g.*, Masuda et Allen 1993). C'est également le cas pour les poissons de $TL=3,5$ (*Apogonidae* et *Holocentridae* du genre *Myripristis*) calculé à partir de l'aliment « autres invertébrés benthiques » ($TL=2,5$). Enfin, un TL de 4,0 est attribué par FishBase à 3 espèces (*Myripristis botche*, *Macolor niger* et *Macolor macularis*) en raison de la présence de poissons dans leur contenus stomacaux. Les zooplanctonophages forment un groupe un peu plus diversifié que les herbivores et les détritivores (13 % des espèces).

- *Prédateurs d'invertébrés mobiles, piscivores facultatifs et confirmés*

Le groupe des prédateurs d'invertébrés mobiles est de loin le plus diversifié (34 % des espèces). Les valeurs de TL se répartissent entre 2,9 et 4,0 avec un maximum autour de 3,4-3,5. Les faibles valeurs sont représentées par de petits *Labridae* et des *Tetraodontidae* se nourrissant d'invertébrés sessiles, de vers, de mollusques et de matériel détritique, alors que les espèces dont le TL se rapproche de 4 complètent leur bol alimentaire par du poisson. Les piscivores facultatifs, considérés comme tel du fait d'une proportion significative de poisson dans leur estomac, présentent des valeurs de TL qui se répartissant entre 3,5 et 4,5 (la valeur 4,0 est la plus fréquente). C'est le 2^{ème} groupe le plus diversifié (17 % des espèces). Les piscivores confirmés (11 % des espèces) ont les valeurs de TL les plus fortes, réparties entre 3,8 et 4,5 (valeur la plus fréquente).

2.3 Discussion

2.3.1 Estimation à partir des données stomacales de Nouvelle-Calédonie

- *Incertitude sur les TL individuels*

L'analyse stomacale de chaque poisson récolté a permis d'estimer la contribution de différents types de proies à son bol alimentaire. Le TL de chaque poisson est calculé en ajoutant une unité à la moyenne des TL des proies pondérée par cette contribution. La justesse de cette estimation pour un individu suppose donc :

- que l'estimation de la contribution de chaque proie à son alimentation est juste
- que les proies sont correctement identifiées
- que le niveau trophique des proies est juste

Il existe différentes méthodes d'analyse stomacale pour établir l'alimentation des poissons (Hyslop 1980, Cortès 1997). La contribution de chaque proie à la ration alimentaire du prédateur peut être estimée de différentes manières : fréquence d'occurrence d'une proie sur l'ensemble des estomacs disséqués, nombre d'individus proies par estomac, poids (ou volume) de la proie par rapport à la masse (ou au volume) totale des aliments, ou encore volume de la proie par rapport à la capacité volumétrique de l'estomac. En Nouvelle-Calédonie, le volume de chaque type de proie par rapport au contenu stomacal total a été estimée visuellement. Cette méthode est subjective (Hyslop 1980) car elle ne repose sur aucune mesure quantitative précise. La contribution des proies estimée de cette façon peut être considérée comme un indice de préférence alimentaire, à défaut de mesurer précisément la quantité de proies ingérées. Malgré ces approximations, cette méthode fournit néanmoins des informations précieuses sur les habitudes alimentaires d'espèces dont la biologie est généralement peu connue. De nombreux travaux de référence sur l'alimentation des poissons récifaux reposent sur des protocoles équivalents (Hiatt et Strasburg 1960, Hobson 1974, Sano *et al.* 1984a).

Les erreurs d'identification des proies semblent très improbables, compte tenu de la classification utilisée dans la présente étude. Celle-ci repose sur un degré de résolution taxonomique suffisamment bas pour éviter de telles erreurs. A l'inverse, les niveaux trophiques attribués aux proies sont discutables. Ces valeurs sont fournies par la base de données FishBase. Ce sont des valeurs « moyennes » estimées à partir de nombreux modèles Ecopath²⁷ appliqués aux réseaux trophiques marins (Pauly et Sa-a 2000). Cependant, la précision des TL des proies est liée à la précision taxonomique de leur identification. Les catégories regroupant des proies indéterminées, telles que « crustacés indéterminés », « mollusques indéterminés », etc. sont nécessairement associées à des valeurs de TL approximatives, qui correspondent à la moyenne des TL des différents taxons regroupés sous cette appellation (Pauly et Sa-a 2000). Ces approximations se répercutent sur les TL individuels des prédateurs. Le problème se pose également pour la catégorie de proies « poissons », dont le TL a été établi à 3,5 (valeur

²⁷ Le modèle Ecopath permet d'estimer le TL de l'ensemble des compartiments biologiques d'un écosystème. Les contributions à la ration alimentaire d'un compartiment (DC_{ij}) sont calculées sous la contrainte de l'équilibre des flux trophiques au sein de l'écosystème. Les TL sont recalculés depuis la base du réseau trophique jusqu'aux prédateurs supérieurs, seul le TL des producteurs primaires et des détritus étant fixé à 1 par convention.

moyenne sur l'ensemble des espèces) alors qu'en réalité les poissons présentent toute une gamme de valeurs entre 2 et 4,5 (et probablement plus). En l'absence d'une détermination taxonomique plus précise des espèces de poissons ingérées, comme c'est le cas dans la présente étude, cette valeur moyenne doit être considérée comme très approximative.

- *TL moyen par espèce et variabilité individuelle*

Le TL d'une espèce est estimé par la moyenne des TL individuels. Cette moyenne permet de gommer les incertitudes sur le TL des proies si le nombre d'estomacs disséqués est grand. Mais cette valeur moyenne est affectée par une autre source de variabilité : la variabilité inter-individuelle des contenus stomacaux, liée à la plasticité naturelle du régime alimentaire d'une espèce. Les individus d'une même espèce peuvent ainsi présenter des contenus stomacaux variés selon leur localisation, le moment de leur récolte, ou encore leur stade de développement. L'analyse effectuée sur les 2 espèces de *Lethrinidae* a été réalisée afin d'illustrer une telle variabilité. Les valeurs du TL moyen de *Lethrinus nebulosus* et *L. atkinsoni* sont significativement différentes dans certaines zones lagunaires où ont été prélevés les individus. Ces différences spatiales peuvent être liées à la disponibilité des proies dans le milieu. Pour *L. nebulosus*, elles s'expliquent également par une taille moyenne différente des individus suivant les zones. Il existe donc bien un changement alimentaire ontogénique de la part de ces espèces. Ce résultat montre qu'il faudrait calculer le TL moyen d'une espèce par classes de taille, plutôt que d'estimer une valeur moyenne pour l'ensemble de la population, quel que soit le stade de développement des individus. De plus, les sous-populations doivent être distinguées, dans la mesure où le contexte environnemental est susceptible d'influencer l'alimentation des individus. Cependant, il convient de souligner que dans le cas des deux *Lethrinidae*, les variations détectées sur le TL moyen sont faibles, bien que statistiquement significatives. Pour *L. nebulosus*, ces variations ont une amplitude maximale de 0,3 unité entre les différentes zones. Cette différence s'élève à 0,6 entre les petits individus d'Ouvéa et les plus grands du lagon Sud-Ouest. Pour *L. atkinsoni*, la variation inter-zone atteint 0,4. Compte-tenu de l'incertitude relative au TL des proies, il ne paraît pas évident que de tels changements aient une réelle signification écologique. Ces deux espèces se nourrissent principalement d'invertébrés benthiques, dont les niveaux trophiques couvrent une gamme de valeurs relativement réduites. Une analyse identique sur des poissons piscivores révélerait probablement des variations plus importantes, en considérant que la piscivorie des espèces augmente avec leur taille.

- *TL moyen et incertitude*

L'incertitude autour du TL moyen d'un prédateur est influencée par le nombre d'estomacs analysés. Notre analyse montre sur les espèces analysées qu'un échantillon de 25 spécimens est suffisant pour obtenir une incertitude inférieure à 0,2 (ce qui correspond à une erreur standard inférieure à 0,09). Ce cas concerne 49 espèces sur les 115 analysées. Parmi elles, de nombreuses espèces sont piscivores. L'incertitude sur leur TL moyen est forcément réduite puisque le TL de leur proie est fixé à 3,5. Cependant, de nombreux *Lethrinidae* et *Lutjanidae* présentent également une incertitude inférieure à 0,2 alors que ces espèces se nourrissent principalement d'invertébrés benthiques. On peut donc supposer que cette valeur corresponde

à l'incertitude maximale pour les espèces carnivores, et que l'observation d'une incertitude plus élevée ne serait que la conséquence d'un nombre insuffisant d'estomacs.

2.3.2 Les autres valeurs de TL

- *Les niveaux trophiques de la base de données FishBase*

La base de données FishBase propose des niveaux trophiques estimés selon 2 méthodes. La méthode « DIET », qui est celle que nous avons appliquée sur les données stomacales de Nouvelle-Calédonie, est soumise aux critiques formulées précédemment. La qualité de ces estimations repose sur les protocoles utilisés pour estimer la ration alimentaire moyenne de ces espèces. Les valeurs obtenues par la méthode ITEM (méthode semi-quantitative calculant le TL d'une espèce sur la base des fréquences d'occurrence de ses proies) sont moins précises, d'une part parce que la fréquence de présence des proies dans les contenus stomacaux ne peut être considérée comme une indication quantitative en termes de poids ou de volume, et d'autre part parce que certaines références utilisées sont issues d'ouvrages généralistes (*e.g.*, Masuda et Allen 1993, Lieske et Myers 1994, Randall *et al.* 1997) qui ne donnent qu'une indication approximative des habitudes alimentaires des espèces. Par exemple, la catégorie « autres invertébrés planctoniques » est régulièrement utilisée lorsque les proies ne sont pas déterminées avec précision. Elle est attribuée à de nombreuses espèces de poissons se nourrissant d'invertébrés planctoniques évoluant à proximité du substrat. Cette catégorie de proie a un TL moyen de 2,4 qui correspond à la moyenne des TL d'organismes divers, tels que les ostracodes (TL=2,5), les copépodes (TL=2), les mysidacés (TL=2), les isopodes (TL=2,3), les amphipodes (TL=2,3) et les stomatopodes (TL=3,1). Une autre catégorie abondamment utilisée est identifiée sous l'appellation « autres invertébrés benthiques » dont le TL moyen (2,5) est une moyenne générale de l'ensemble des invertébrés benthiques, depuis les oursins (TL=2) jusqu'aux langoustes (TL=3,2). Les niveaux trophiques de leurs prédateurs doivent donc être considérés comme très approximatifs, même s'ils permettent de positionner des espèces dont les connaissances sur l'alimentation restent très superficielles.

- *Extrapolation aux espèces dont le régime alimentaire est indéterminé*

Compte tenu des approximations soulignées précédemment, l'affectation d'un niveau trophique à une espèce n'ayant fait l'objet d'aucune analyse stomacale sur la base d'un rapprochement congénérique apparaît suffisante. Il semble probable en effet que des espèces aux caractéristiques morphologiques très proches aient les mêmes habitudes alimentaires. Dans le pire des cas, l'erreur sur l'estimation ainsi faite ne dépasse probablement pas les imprécisions qui affectent les estimations fondées sur des analyses stomacales quantitatives.

2.3.3 Correspondance entre niveaux trophiques et catégories trophiques

Les 7 catégories trophiques utilisées pour classer les espèces en fonction de leur alimentation sont caractérisées par des valeurs de TL plus ou moins étendues. A l'exception de la catégorie des herbivores, et dans une moindre mesure de celle des piscivores confirmés, ces valeurs s'étendent sur à peu près 1 niveau trophique. Certaines valeurs de TL recouvrent de nombreuses catégories trophiques différentes. C'est le cas en particulier de la valeur 3,3

attribuée aussi bien à des omnivores, des brouteurs d'invertébrés sessiles, des zooplanctonophages et des prédateurs d'invertébrés mobiles. Cependant, ces distributions présentent une valeur caractéristique qui permet de discriminer les différentes catégories trophiques. La variabilité autour de ce mode montre que les espèces incluses dans une même catégorie peuvent être discriminées. En traduisant des différences subtiles dans l'alimentation des espèces, leur positionnement sur une échelle trophique apporte une information plus précise que leur classement par catégorie trophique. Cette précision est cependant toute relative, compte tenu de l'incertitude sur les valeurs moyennes associées à chaque espèce, générée par la variabilité inter-individuelle des contenus stomacaux, celle de leurs proies, et l'incertitude sur les contributions de ces proies liée à la méthode utilisée. Cette incertitude souligne la nécessité de multiplier les analyses stomacales des poissons récifaux, en particulier pour les nombreuses espèces dont l'alimentation n'est connue que de manière approximative. Ces analyses permettraient également de comparer les valeurs de TL d'une espèce dans différentes régions.

2.4 Conclusion

Cette étude nous a permis d'attribuer un niveau trophique aux espèces de poissons les plus fréquemment observées en Nouvelle-Calédonie. Cette base de données (en annexe IV.4) peut à présent être utilisée pour la description écologique des peuplements échantillonnés par comptage visuels. La mise en application de cette description fait l'objet des paragraphes suivants.

3 STRUCTURE TROPHIQUE DE L'ICHTYOFAUNE DES BAIES DE NOUMEA

Les résultats de cette analyse sont présentés dans l'article suivant²⁸ :

Bozec Y.-M., M. Kulbicki, E. Chassot, D. Gascuel (2005) Trophic signature of coral reef fish assemblages: Towards a potential indicator of ecosystem disturbance. Aquatic Living Resources, 18: 103-109.

Attention : Erratum à la fin de l'article

²⁸ Cet article approfondit un travail préliminaire présenté sous forme de poster au 5^{ème} Congrès International de Limnologie-Océanographie (Paris, sept. 2002) et publié dans les actes du colloque : Bozec Y.-M., J. Ferraris, D. Gascuel, M. Kulbicki (2003) The trophic structure of coral reef fish assemblages: "Trophic spectra" as indicators of human disturbances. *Journal de Recherche Océanographique*, 28: 15-20.

Trophic signature of coral reef fish assemblages: Towards a potential indicator of ecosystem disturbance

Yves-Marie Bozec^{1,2,a}, Michel Kulbicki², Emmanuel Chassot¹ and Didier Gascuel¹

¹ Département Halieutique UPR Mesh, Agrocampus Rennes, 65 rue de St-Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France

² UR-CoRéUs, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Université de Perpignan, 66860 Perpignan Cedex, France

Received 10 February 2005; Accepted 5 April 2005

Abstract – Face to the increasing anthropogenic disturbances that affect coral reef ecosystems, it becomes urgent to define appropriate ecological indicators for monitoring purposes. One useful approach is to search for a simplified description of the structure of biological communities that are highly diverse and complex on coral reefs. To this end, we propose to represent the trophic structure of coral reef fish assemblages by using fractional trophic levels assigned to each fish species. Fish abundance trophic spectra (i.e., the distributions of fish abundance per trophic level) were established for the fringing reefs of two bays located in the city of Nouméa (New Caledonia). The comparison of these trophic spectra revealed a similar trophic structure in the two bays, in spite of contrasted levels of fish abundance due to habitat damages. The embayment degree was characterized by changes in the fish trophic structure, reflecting a decreasing influence of urban and industrial wastes discharged in the bottom of the bays. This case of study shows the interest of using fractional trophic levels for the description of highly diverse biological communities. The trophic level-based approach offers new prospects in the search for ecological indicators, by characterizing the structure of biological communities by trophic signatures which testify to the disturbance level affecting their environment.

Key words: Fish community / Trophic level / Trophic structure / Ecological indicator / Anthropogenic disturbances

Résumé – **Signature trophique des peuplements de poissons des récifs coralliens : vers un indicateur potentiel de perturbation de l'écosystème.** Devant l'intensification des perturbations anthropiques affectant les récifs coralliens, il devient urgent de définir des indicateurs appropriés pour la mise en oeuvre de suivis écologiques. Une approche pratique est la recherche d'une représentation simplifiée de la structure des communautés biologiques, très complexes et diversifiées en milieu corallien. Dans ce but, nous proposons de représenter la structure trophique des peuplements de poissons récifaux à l'aide de niveaux trophiques fractionnels affectés à chaque espèce. Des spectres trophiques d'abondance des poissons (distributions d'abondance par niveau trophique) ont été établis sur les récifs frangeants de deux baies de la ville de Nouméa (Nouvelle-Calédonie). La comparaison de ces spectres trophiques fait apparaître une structure trophique identique dans les deux baies, malgré des niveaux d'abondances différents en raison de dégradations subies par l'habitat benthique. Le degré de confinement est caractérisé par des modifications de la structure trophique des peuplements de poissons qui traduisent une influence décroissante des rejets urbains et industriels déversés dans le fond des baies. Ce cas d'étude montre l'intérêt des niveaux trophiques fractionnels comme outil de représentation de communautés biologiques très diversifiées. Leur utilisation offre de nouvelles perspectives dans la recherche d'indicateurs écologiques, en caractérisant les schémas d'organisation des communautés par des signatures trophiques qui témoignent du niveau de perturbation de leur environnement.

1 Introduction

In an increasingly human-dominated environment, coral reef ecosystems are affected by various disturbances related to human activities, such as overfishing, destructive fishing practices, sediment loading and eutrophication (McClanahan et al. 2002; Hughes et al. 2003; Bellwood et al. 2004). These

disturbances affect coral reef community structure and function, mostly through the modification of ecological interactions between reef organisms (McClanahan et al. 2002; Dulvy et al. 2004). In such circumstances, there is an urgent need to define ecological indicators related to the structure of coral reef ecosystems. Ecosystem structure can be characterized by a food web that describes the organization of biological communities as networks of interacting species (Polis and Winemiller 1996). As trophic relationships are among the major forces structuring biological communities (Martinez 1995;

^a Corresponding author:

Yves-Marie.Bozec@agrocampus-rennes.fr

Polunin and Pinnegar 2002; Cury et al. 2003), human-related disturbances are thought to impact to some extent the trophic structure of coral reef ecosystems. In this perspective, ecological indicators based on the trophic organization of coral reef fish assemblages may witness potential changes in the food web, since fishes cover a wide range of trophic levels from herbivores to top-predators.

A common way for studying the trophic structure of biological communities is to define trophic groups that include species having similar food sources (Raffaelli 2000; Luczkovich et al. 2002). Alternatively, describing community structure by the way of trophic levels is a promising approach (Bozec et al. 2003; Laurans et al. 2004; Gascuel et al. 2005). By feeding across several discrete trophic levels, organisms may have “effective trophic levels” that are fractional (Odum and Heald 1975; Levine 1980; Adams et al. 1983). Such trophic levels have been used to characterize food webs and compare ecosystem trophic structures (e.g. Christensen and Pauly 1993; Moloney et al. 2005). However, the full application of fractional trophic levels for the description of community structure has not yet been realised (Christian and Luczkovich 1999; Gascuel et al. 2005).

In the present paper, we address the ability of fractional trophic levels to describe the trophic structure of coral reef fish assemblages. In a preliminary study conducted on the fringing reefs of two urban bays of New Caledonia, Bozec et al. (2003) have investigated the distribution of fish abundance along fractional trophic levels assigned to each fish species. This resulted in “trophic spectra” (Gascuel et al. 2005) of fish abundance, which exhibited contrasted shapes according to the degree of embayment. Such changes were only depicted on a qualitative basis, reflecting modifications in the fish community through the relative contribution of some trophic levels to the whole trophic structure. In continuation of this approach, we propose to test the depicted effects on a more accurate statistical basis. Beyond the full analysis of this case-study, this paper also aims to put into perspective the use of trophic levels as indicators of disturbance impacts on coral reef ecosystems.

2 Material and methods

2.1 Data sets

The studied sites are located in the South-west lagoon of New Caledonia (Fig. 1) where urban and industrial influences are relatively low, except in the vicinity of the city of Nouméa (Labrosse et al. 2000; Bozec et al. 2005). Two bays were selected in the Nouméa peninsula, each undergoing distinctive anthropogenic disturbances, mainly in their bottom: 1- Sainte-Marie Bay which receives waste waters from the city; 2- Grande Rade Bay which is impacted by industry and port activities. A total of 38 sampling stations were performed on the fringing reefs of the two bays (Bozec et al. 2005). On each sampling station, fish were surveyed by underwater visual census within a 50 m × 10 m belt transect, set parallel to the shoreline.

A fractional trophic level was assigned to each of the 208 fish species censused. The FishBase database (Froese and Pauly 2000) provides trophic levels for a large number of coral

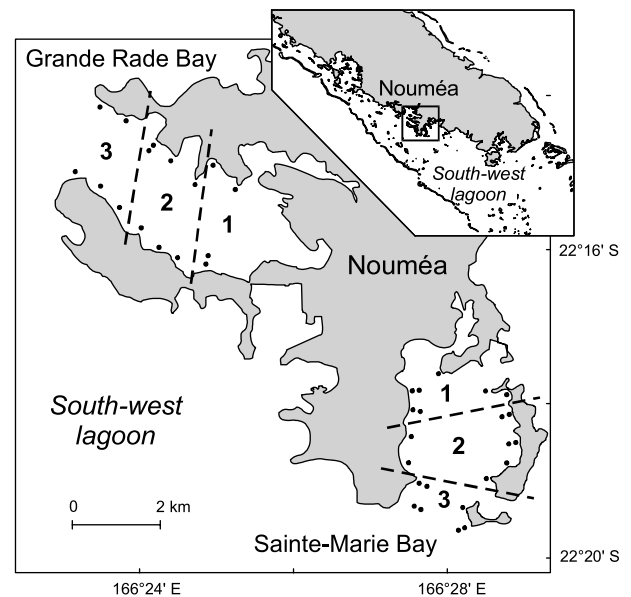


Fig. 1. Map showing the two bays in the Nouméa Peninsula, Sainte-Marie and Grande Rade. Dashed lines separate 3 portions of each bay according to the degree of embayment: (1) bottom, (2) middle, (3) mouth of the bays. Dark circles represent the positions of the 38 sampling stations.

reef fish species, calculated from dietary information gathered in the literature. According to Adams et al. (1983), the trophic level of a species j (TL_j) is calculated as follows:

$$TL_j = 1 + \sum_{i=1}^G DC_{ji} \times TL_i$$

with G as the total number of food items i in the diet of j , DC_{ji} the fraction (weight or volume contribution) of i in the diet of j , and TL_i as the trophic level of i . For 33 species, the trophic level was estimated using diet composition data from New Caledonia (Kulbicki, unpublished data) and standard prey trophic levels of FishBase. When no local dietary information was available, trophic levels were extracted from FishBase (129 species). Otherwise, the value of species from the same genus was assigned (46 species).

As correspondence between trophic levels and feeding habits is not always straightforward, we also classified all fish species into the following trophic groups: herbivores and detritivores (*Herbi*, 26 species), omnivores (*Omni*, 44 species), plankton-feeders (*Plank*, 14 species), sessile invertebrate-feeders (*Sessil*, 14 species), mobile invertebrate-feeders (*Mobil*, 89 species), facultative piscivores (*FPisci*, 10 species) and piscivores (*Pisci*, 11 species). The distribution of trophic level values by trophic group was examined using box-and-whisker plots in order to facilitate the interpretation of the subsequent analyses.

2.2 Data analyses

For each sampling unit, species abundances (numbers of individuals per 500 m²) were aggregated by trophic level,

from 2 to 4.5 by 0.1 step. The species-by-site array was then transformed into a trophic level-by-site array. The resulting table had 38 rows (sampling units) and 26 columns (trophic levels). In a second step, each row was smoothed 3 times with a 3-point moving average technique, defining a trophic spectrum (Gascuel et al. 2005) of fish abundance in the corresponding sampling station. In this manner, we roughly spread the abundance of a species into a range of contiguous trophic levels. Therefore, the trophic position of a species (i.e., its position within the food web) is thought to be better characterized by a range of fractional trophic levels rather than a single value, since trophic level generally changes during life-history (e.g., Jennings et al. 2002), and because most fish are extremely opportunistic in their feeding. The final array corresponded to a set of 38 trophic spectra of fish abundance.

Sampling stations were grouped into three categories of embayment (Fig. 1): bottom, middle and mouth of Sainte-Marie Bay ($n = 7, 8$, and 7 , respectively) and Grande Rade Bay ($n = 4, 7$, and 5 , respectively). For the three embayment degrees, a mean trophic spectrum was calculated by averaging the n trophic spectra for each embayment degree within each bay. To test the difference between the mean trophic spectra, we performed the following statistical approach. As a preliminary step, a logarithmic transformation was applied to the smoothed abundances in order to reduce the effects of dominant species (and therefore dominant trophic levels). We then performed a principal components analysis (PCA) centred by trophic levels on the log-transformed table to investigate the covariation between trophic levels. The bay and the embayment degree of each sampling station were used as supplementary variables for the characterization of the sites ordination on the factorial planes. In a second step, we used the site scores (i.e., scores of sampling stations) along the first two PCA axes as the dependent variables in the subsequent test. A two-way analysis of variance was then performed on the site scores to test the differences in the trophic structure of fish assemblages between the two bays (term B, 2 levels) and the three embayment degrees (term E, 3 levels). The analysis of variance was conducted using the linear model procedure (LM) of the R software (R Development Core Team 2005) which is appropriate for unbalanced designs.

3 Results

3.1 Coral reef fish trophic levels

The fish species censused in the Nouméa bays cover a wide range of trophic levels (Fig. 2), from $TL = 2$ (herbivores and detritivores) to $TL = 4.5$ (strict piscivores). The highest number of species is found around 3.5. The omnivores and mobile invertebrate-feeders groups feed over a broad range of trophic levels. By contrast, herbivores and detritivores, and sessile invertebrate-feeders are characterized by a narrow distribution of trophic levels.

3.2 Trophic spectra

Sainte-Marie Bay displayed higher fish abundances than Grande Rade Bay (Fig. 3). Despite this contrast, the mean

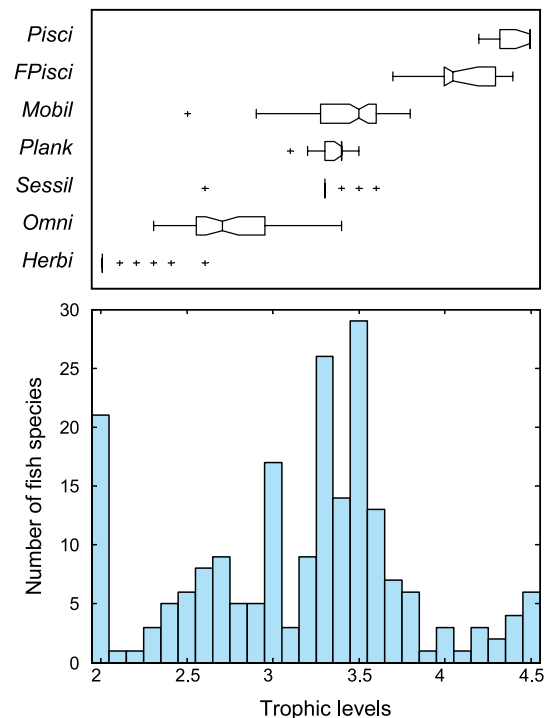


Fig. 2. Graphical display giving the correspondence between fish trophic levels and trophic groups. Box-and-whisker plots (top) show the distribution of the trophic level values of the species belonging to each trophic group. The boxes have lines at the lower quartile, median and upper quartile values, the whiskers give the extent of the rest of data, and outliers are displayed beyond the ends of the whiskers. The histogram (bottom) gives the frequency distribution of species along trophic levels ($n = 208$ species).

trophic spectra in the bottom and the middle of the two bays exhibited a similar shape. These trophic spectra were marked by two peaks, the first for TL around 2.6, and the second for TL around 3.3–3.4. Their magnitude decreased from the bottom to the middle in a similar manner in the two bays. At the bay mouths, abundance of these trophic levels is very low. The two peaks shifted back towards lower TL (2.4 and 3.2, respectively), whereas TL above 3.7 seemed to increase within the fish community. Abundance of fish at TL around 3.2 was markedly higher in the mouth of Sainte-Marie Bay compared to Grande Rade Bay.

3.3 PCA and analysis of variance

The first two PCA axes accounted for 67.8% of the total inertia of the trophic level-by-site abundance table. The first axis (Fig. 4a) is inversely linked to an increasing gradient in total abundance, as it takes into account the abundance of all trophic levels together. It underscores the contrast in total fish abundance between the two bays (Fig. 4b), especially in the abundance of TL around 2.6–2.7, and 3.3–3.4 in a lesser extent (Fig. 4a). These patterns recall the two peaks depicted on the mean trophic spectra (Fig. 3). The analysis of variance shows that the difference between the site scores of the two bays is significant along the first PCA axis (Table 1), indicating

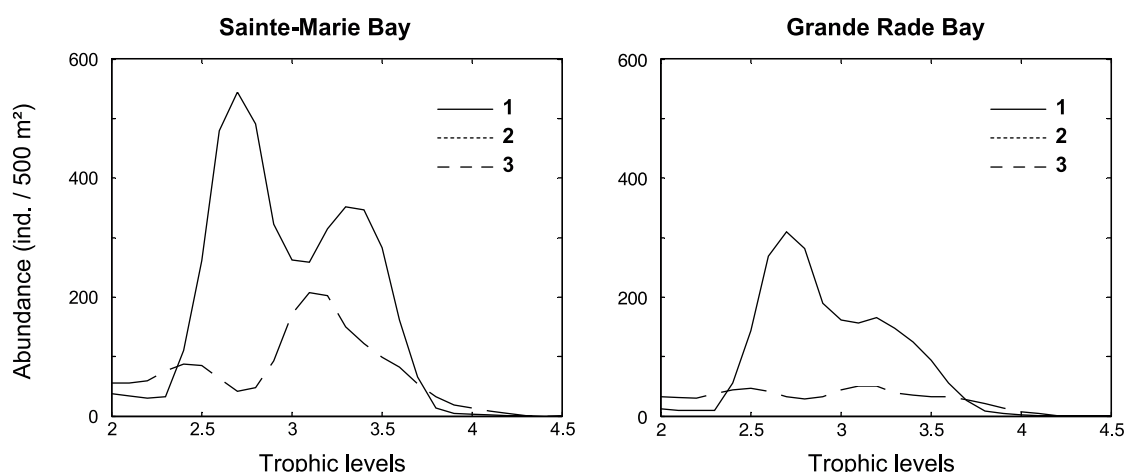


Fig. 3. Mean trophic spectra of fish abundance for the (1) bottom, (2) middle and (3) mouth of Sainte-Marie Bay and Grande Rade Bay.

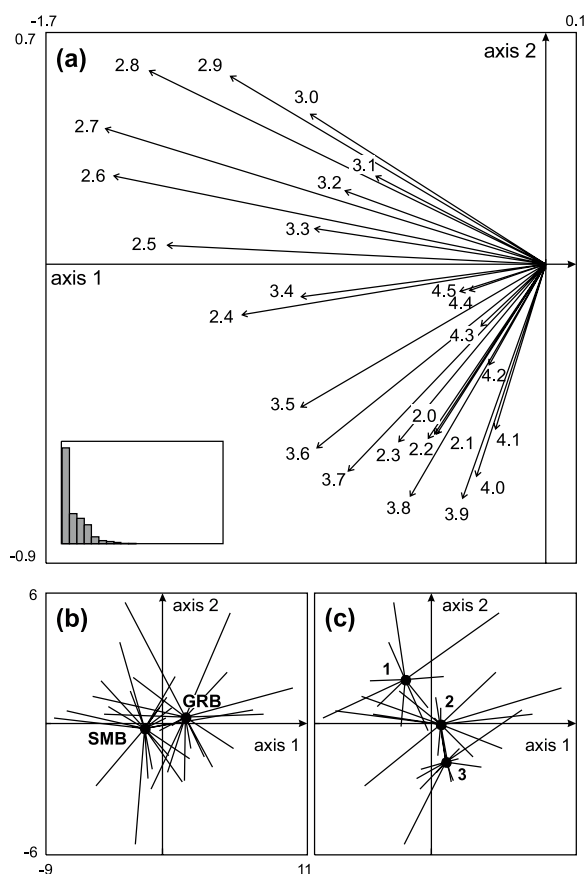


Fig. 4. First factorial plane of the PCA performed on the trophic level-by-sites abundance table. (a) ordination of trophic levels with histogram of eigenvalues; (b) and (c) ordination of sampling stations. The sampling stations have been scattered into categories of bay (SMB: Sainte-Marie Bay; GRB: Grande Rade Bay) and embayment degree (1: bottom; 2: middle; 3: mouth).

that fish abundance is significantly higher in Sainte-Marie Bay. Conversely, the embayment degree has no significant effect on the site scores along this axis. The second axis (Fig. 4a) depicts more subtle patterns in the abundance of trophic levels.

Table 1. Summary of results of the analysis of variance performed on the sites scores along the first two factorial axes. B: bay effect; E: embayment effect.

Response	Terms	<i>Df</i>	Sum	<i>F</i>	
Axis 1	B	1	94.23	6.90	*
	E	2	56.27	2.06	
	B × E	2	18.56	0.68	
	Residuals	32	437.31		
Axis 2	B	1	6.33	2.04	
	E	2	83.02	13.38	***
	B × E	2	3.27	0.53	
	Residuals	32	99.25		

Significance level is indicated by asterixes: * $p \leq 0.05$; *** $p \leq 0.001$.

TL around 3.8 (and TL around 2 in a lesser extent) are opposed to TL around 2.8, indicating that the formers increase when the latters decrease from the bottoms to the bay mouths (Fig. 4c). This shift in the fish trophic structure is confirmed by the analysis of variance that shows the significant effect of embayment degree on the site scores along the second axis (Table 1).

4 Discussion

4.1 Trophic structure of the fish assemblages in Nouméa bays

The trophic spectra described the trophic structure of fish assemblages in Nouméa bays. Fish abundance was significantly lower in Grande Rade Bay. One explanation is the poor coral cover observed in this bay compared to Sainte-Marie Bay (Bozec et al. 2005). Fringing reefs in the bottom of Sainte-Marie Bay are characterized by an extensive cover of branching corals that may provide refuge for small species. A reduction in coral cover and its associated topographic complexity limits refuge availability for the fish, and has been shown to reduce fish abundance (e.g.,

Sano et al. 1984; Friedlander and Parrish 1998). For example, *Pomacentridae* that are suspended-particle feeders (*TL* around 2.6) or plankton-feeders (*TL* around 3.4) occur in large schools that may contribute to the higher abundance in Sainte-Marie Bay.

Apart from these differences in total abundance, the em-bayment degree exhibited changes in the relative contribution of some trophic levels to the whole trophic structure. The abundance of omnivores (*TL* around 2.6), sessile invertebrates-feeders (*TL* around 3.3) and plankton-feeders (*TL* around 3.4) decreases from the bottom to the mouth of the bays, while abundance of herbivores (*TL* around 2) and carnivores (*TL* above 3.5) increases. These changes evolved in a similar way within the two bays. The bottom of the bays suffers from nutrient inputs and increased siltation (Fichez et al. 2005). It can be hypothesized that the enrichment of water may have favoured the production of fish. In Hawaii, Grigg (1994) found that fish abundance was significantly enhanced by sewage discharge, since enrichment may have provided a food subsidy to some fish, particularly for plankton and suspended-particle feeders. Other studies have shown that abundance of several trophic groups, such as herbivores, detritivores and plankton-feeders increased in some urban and industrial areas (Harmelin-Vivien 1992; Khalaf and Kochzius 2002). However, it is difficult to separate the respective share of disturbance effects from multiple sources. In the studying sites, as well as in the two Nouméa bays, the changes observed on fish assemblages may be the result of the synergetic effects of various disturbances, such as sedimentation, nutrient input, heavy metal load, and loss of habitat structure through coral destruction.

4.2 Trophic level as descriptors of fish trophic structure

Studying the trophic structure of biological communities involves species aggregation based on trophic similarities. Traditionally, reef fish ecologists used to lump species together into several trophic groups, on the basis of detailed gut content analyses (e.g., Hiatt and Strasburg 1960; Hobson 1974). However, the definition of such groups is difficult due to the high diversity of food habits (Sale 1991), the variability in the diet of some species (e.g., Beukers-Stewart and Jones 2004), and the lack of dietary information for many fishes. As a result, definitions of trophic groups vary amongst authors and the omnivorous category is often imprecise (Sale 1980; Parrish 1989). Problems then arise when attempting to compare fish trophic structure among studies.

Instead of using several pre-defined trophic categories, positioning species along a continuous scale of trophic levels allows to avoid a rigid trophic partitioning. As an alternative to the discrete trophic levels introduced by Lindeman (1942), various authors have proposed to use fractional trophic levels based on the relative contributions of the different food items to the total diet (Odum and Heald 1975; Levine 1980; Adams et al. 1983). Indeed, fractional values allow to rank organisms feeding on more than one trophic level (Vander Zanden and Rasmussen 1996; Williams and Martinez 2004). Fractional trophic levels can be directly estimated from dietary data as done in the present study (see also Pauly et al. 1998;

Stergiou and Karpouzi 2002), as output of mass balanced models such as ECOPATH (Pauly et al. 2000) and NETWRK (Ulanowicz 1987), and from the analysis of stable isotope ratios (review by Post 2002). These various estimates seem to be closely related (Vander Zanden et al. 1997; Kline and Pauly 1998), but dietary estimates require assumptions on the trophic level of prey items which introduces a supplementary source of bias. In addition, they do not account for the spatial and temporal variability of gut contents. As a result, isotope ratios may provide more accurate estimates of the trophic position in the food web (Vander Zanden and Rasmussen 1996; Pinnegar et al. 2002).

In the present study, trophic levels were estimated for all the species of a highly diverse biological community. In this case, the estimation of trophic levels is more readily completed from the compilation of diet information. At this stage, each trophic level must be considered as a rough estimate of the “mean trophic level” of a species which does not account for the inter-individual diet variability related to ontogenetic changes and food availability. Since the trophic position of a species should be better characterized by a range of trophic levels rather than a mean value, we applied an empirical smoothing according to Gascuel et al. (2005). In this manner, the abundance of a species was symmetrically distributed around its mean trophic level. Actually, this range extends for 7 contiguous increments of trophic levels for all species. We therefore presuppose a constant degree of diet variability at all trophic levels. Some authors have proposed to measure this variability with an “omnivory index” (Levine 1980; Pauly et al. 2000; Williams and Martinez 2004) based on the standard deviation around the mean trophic position. In the future, this index could assist in the choice of a particular weight for some trophic levels in the moving average. For the moment, we believe that this pragmatic approach is satisfactory regarding the huge lack of dietary data for coral reef fish populations.

4.3 Trophic levels as potential indicators of ecosystem disturbances

Trophic spectra only provided a snapshot of the trophic structure of fish assemblages in Nouméa bays. This should be considered as a potential picture of the community structure obtained with standard values of trophic levels. Ideally, these trophic levels should have been measured in situ, but this would require a sampling effort and laboratory analyses that are difficult to carry on for such a high number of species. Comprehensive studies on coral reefs involving ecosystem models such as ECOPATH (e.g., Arias-Gonzales et al. 1997; Bozec et al. 2004) allow to estimate fractional trophic levels under the constraint of equilibrium assumptions. By contrast, standard values of trophic levels may be useful for a convenient description of distribution patterns and structure of fish assemblages. Such descriptive studies do not require the development of a complete model of the food web.

Exploring the trophic structure of coral reef fish assemblages may provide relevant insights into the functioning of the entire reef ecosystem. In the two Nouméa bays, the trophic spectra displayed strong similarities despite differences in total abundance. Further investigations are desirable to test whether

the depicted patterns are recurrent on the fringing reefs of other bays submitted to similar disturbances. The detection of common patterns could define standard trophic spectra, i.e., trophic signatures that may be specific to fish community structure for particular environmental conditions. This was already shown in the South-west lagoon of New Caledonia, where trophic spectra exhibited a well-defined shape by habitat type in various locations (Gascuel et al. 2005). This clearly calls for an extension of such explorative studies, in order to raise generalizations on the trophic signature of coral reef fish assemblages related to environmental conditions. In addition, trophic spectra expressed in biomass rather than abundance may be used in complement for a better understanding of energetic pathways within coral reef food webs. Thus, trophic levels appear useful as ecological indicators in a management perspective. By promoting the comparison of fish trophic structure among coral reef ecosystems, they could provide a baseline for monitoring environmental conditions on disturbed and undisturbed coral reefs.

Acknowledgements. We would like to gratefully acknowledge Philippe Cury, Yunne-Jai Shin, Olivier Le Pape and an anonymous referee who provided helpful comments on an earlier version of this manuscript.

References

- Adams S.M., Kimmel B.L., Ploskey G.R., 1983, Sources of organic matter for reservoir fish production: A trophic-dynamics analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40, 1480-1495.
- Arias-Gonzalez J.E., Delesalle B., Salvat B., Galzin R., 1997, Trophic functioning of the Tiahura reef sector, Moorea Island, French Polynesia. *Coral Reefs* 16, 231-246.
- Bellwood D.R., Hughes T.P., Folke C., Nyström M., 2004, Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429, 827-833.
- Beukers-Stewart B.D., Jones G.P., 2004, The influence of prey abundance on the feeding ecology of two piscivorous species of coral reef fish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 299, 155-184.
- Bozec Y.-M., Dolédec S., Kulbicki M., 2005, An analysis of fish-habitat associations on disturbed coral reefs: Chaetodontid fishes in New Caledonia. *J. Fish Biol.* 66, 966-982.
- Bozec Y.-M., Ferraris J., Gascuel D., Kulbicki M., 2003, The trophic structure of coral reef fish assemblages: "Trophic spectra" as indicators of human disturbances. *J. Rech. Océanogr.* 28, 15-20.
- Bozec Y.-M., Gascuel D., Kulbicki M., 2004, Trophic model of lagoonal communities in a large open atoll (Uvea, Loyalty islands, New Caledonia). *Aquat. Living Resour.* 17, 151-162.
- Christensen V., Pauly D., 1993, Trophic Models of Aquatic Ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26, Manila, Philippines.
- Christian R.R., Luczkovich J.J., 1999, Organizing and understanding a winter's seagrass foodweb network through effective trophic levels. *Ecol. Model.* 117, 99-124.
- Cury P., Shannon L., Shin Y.-J., 2003, The Functioning of Marine Ecosystems: A Fisheries Perspective. In: Sinclair, M., Valdimarsson, G. (Eds.), *Responsible fisheries in the Marine Ecosystem*. Fishery Industries Division, FAO, Rome, Italy.
- Dulvy N.K., Freckleton R.P., Polunin N.V.C., 2004, Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation. *Ecol. Lett.* 7, 410-416.
- Fichez R., Adjeroud M., Bozec Y.-M., Breau L., Chancerelle Y., Chevillon C., Frouin P., Kulbicki M., Payri C., Perez T., Sasal P., Thébault J., Torréton J.P., 2005, A review of selected indicators of particle, nutrient and metal inputs in coral reef lagoon systems. *Aquat. Living Resour.* 18, 125-147.
- Friedlander A.M., Parrish J.D., 1998, Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 224, 1-30.
- Froese R., Pauly D., 2000, FishBase 2000: Concepts, design and data sources. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines.
- Gascuel D., Bozec Y.-M., Chassot E., Colomb A., Laurans M., 2005, The trophic spectrum: Theory and application as an ecosystem indicator. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 443-452.
- Grigg R.W., 1994, Effects of sewage discharge, fishing pressure and habitat complexity on coral ecosystems and reef fishes in Hawaii. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 103, 25-34.
- Harmelin-Vivien M.L., 1992, Impact of human activities on coral reef fish communities in French Polynesia. *Cybiu* 16, 279-289.
- Hiatt R.W., Strasburg D.W., 1960, Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecol. Monogr.* 30, 65-127.
- Hobson E.S., 1974, Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *Fish. Bull.* 72, 915-1031.
- Hughes T.P., Baird A.H., Bellwood D.R., Card M., Connolly S.R., Folke C., Grosberg R., Hoegh-Guldberg O., Jackson J.B.C., Kleypas J., Lough J.M., Marshall P., Nyström M., Palumbi S.R., Pandolfi J.M., Rosen B., Roughgarden J., 2003, Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301, 929-933.
- Khalaf M.A., Kochzius M., 2002, Changes in trophic community structure of shore fishes at an industrial site in the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 239, 287-299.
- Kline T.C. Jr., Pauly D., 1998, Cross-validation of trophic level estimates from a mass-balance model of Prince William Sound using 15N/14N data. Alaska Sea Grant Program, AK-SG-98-01.
- Jennings S., Greenstreet S.P.R., Hill L., Piet G.J., Pinnegar J.K., Warr K.J., 2002, Long-term trends in the trophic structure of the North Sea fish community: Evidence from stable-isotope analysis, size-spectra and community metrics. *Mar. Biol.* 141, 1085-1097.
- Labrosse P., Fichez R., Farman R., Adams T., 2000, New Caledonia. In: Sheppard, C. (Ed.), *Seas at The Millennium: An Environmental Evaluation*. Elsevier, England.
- Laurans M., Gascuel D., Chassot E., Thiam D., 2004, Changes in the trophic structure of fish demersal communities in West Africa in the three last decades. *Aquat. Living Resour.* 17, 163-173.
- Levine S., 1980, Several measures of trophic structure applicable to complex food webs. *J. Theor. Biol.* 83, 195-207.
- Lindeman R.L., 1942, The tropho-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-418.
- Luczkovitch J.J., Ward G.P., Johnson J.C., Christian R.R., Baird D., Neckles H., Rizzo W.M., 2002, Determining the trophic guilds of fishes and macroinvertebrates in a seagrass food web. *Estuaries* 25, 1143-1164.
- Martinez N.D., 1995, Unifying Ecological Subdisciplines with Ecosystem Food Webs. Linking Species and Ecosystems. Chapman and Hall, London.
- McClanahan T. R., Polunin N.V.C., Done T., 2002, Ecological states and the resilience of coral reefs. *Cons. Ecol.* 6, 18.
- Moloney C.L., Jarre A., Arancibia H., Bozec Y.-M., Neira S., Roux J.-P., Shannon L.J., 2005, Comparing the Benguela and Humboldt marine upwelling ecosystems with indicators derived from inter-calibrated models. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 493-502.

- Odum W.E., Heald E.J., 1975, The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. In: Cronin L. E. (Ed.), *Estuarine research*. Academic Press, New York.
- Parrish J.D., 1989, Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 58, 143-160.
- Pauly D., Christensen V., Walters C., 2000, Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 697-706.
- Pauly D., Trites A.W., Capuli E., Christensen V., 1998, Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES J. Mar. Sci.* 55, 467-481.
- Pinnegar J.K., Jennings S., O'Brien C. M., Polunin N.V.C., 2002, Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *J. Appl. Ecol.* 39, 377-390.
- Polis G.A., Winemiller K.O., 1996, *Marine Food Webs. Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman and Hall, New York.
- Polunin N.V.C., Pinnegar J.K., 2002, Trophic ecology and the structure of marine food webs. In: Hart, P.J.B., Reynolds, J.D. (Eds.), *Handbook of Fish and Fisheries*. Blackwell, Oxford.
- Post D.M., 2002, Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology* 83, 703-718.
- R Development Core Team, 2005, *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0.
- Raffaelli D.G., 2000, Trends in research on shallow water food webs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250, 223-232.
- Sale P.F., 1980, *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 18, 367-421.
- Sale P.F., 1991, *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego, USA.
- Sano M., Shimizu M., Nose Y., 1984, Changes in structure of coral reef fish communities by destruction of hermatypic corals: Observational and experimental views. *Pac. Sci.* 38, 51-80.
- Stergiou K.I., Karpouzi V.S., 2002, Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Rev. Fish Biol. Fish.* 11, 217-254.
- Ulanowicz R.E., 1987, *NETWRK4: A Package of Computer Algorithms to Analyze Ecological Flow Networks*. Univ. of Maryland, Chesapeake Biological Laboratory, Solomons.
- Vander Zanden M.J., Cabana G., Rasmussen J.B., 1997, Comparing trophic position of freshwater littoral fish species using stable nitrogen isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 1142-1158.
- Vander Zanden M.J., Rasmussen J.B., 1996, A trophic position model of pelagic food webs: Impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecol. Monogr.* 66, 451-477.
- Wainwright P.C., Bellwood D.R., 2002, Ecomorphology of feeding in coral reef fishes. In: Sale, P.F. (Ed.), *Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, San Diego.
- Williams R.J., Martinez N.D., 2004, Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: Theory and data. *Am. Nat.* 163, 458-468.

ERRATUM :

La figure 3 de cet article comporte une erreur d'édition : le spectre trophique moyen des stations de milieu de baie n'y apparaît pas. La figure correcte est présentée ci-dessous :

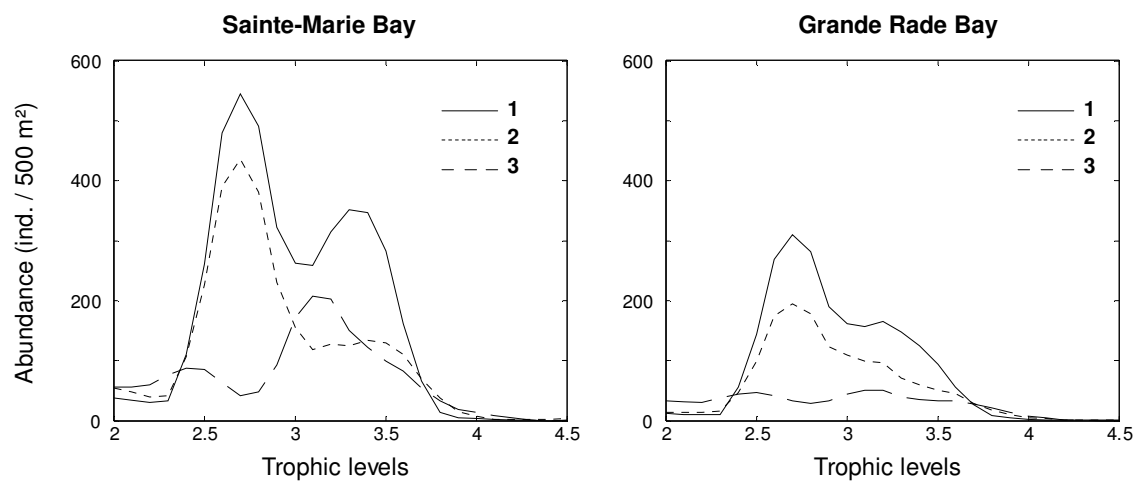


Fig. 3. Mean trophic spectra of fish abundance for the (1) bottom, (2) middle and (3) mouth of Sainte-Marie Bay and Grande Rade Bay.

4 STRUCTURE TROPHIQUE DE L'ICHTYOFAUNE RECIFALE DU LAGON SUD-OUEST

La description des peuplements par les niveaux trophiques est appliquée à l'ichtyofaune du lagon Sud-Ouest. L'objectif de cette étude est de rechercher dans la structure trophique des peuplements (1) des différences entre les peuplements d'habitats divers, et (2) des tendances communes entre les peuplements d'un même habitat. Les résultats sont interprétés en fonction du contexte environnemental particulier du lagon Sud-Ouest, qui se traduit par un gradient croissant d'influence terrigène à mesure que les récifs se rapprochent de la côte de la Grande-Terre.

4.1 Matériel et méthodes

4.1.1 La zone d'étude

Entre 1984 à 1991, les récifs du lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie ont fait l'objet d'une large couverture scientifique dans le cadre du programme Lagon de l'IRD (voir chapitre I). Au total, 371 stations d'échantillonnages ont été disposées sur l'ensemble des récifs de ce vaste lagon. Les données acquises offrent l'opportunité d'étudier la répartition spatiale des poissons récifaux à l'échelle du lagon, avec l'objectif particulier de comparer l'organisation trophique des peuplements en fonction de leur habitat et de leur localisation. Trois types d'habitat peuvent être définis à cette échelle : les **récifs frangeants** de la zone littorale, les **récifs intermédiaires** de la zone lagonaire (bancs coralliens ou récifs en bordure des îlots du lagon), et les **récifs barrières** (faciès intra-lagonaire de la ceinture récifale entourant le lagon). Le lagon a été découpé en 12 zones dans lesquelles se répartissent 244 stations d'échantillonnage (tableau IV.6, figure IV.10). Les stations effectuées en baie de Prony lors du programme Ecotrope ont été ajoutées à ce jeu de données (zone RF4).

Tableau IV.6. Nombre de stations et année d'échantillonnage pour les différentes zones du lagon Sud-Ouest.

Récifs frangeants			Récifs intermédiaires			Récifs barrières		
RF1	24	1990	RI1	32	1990	RB1	12	1989-90
RF2	29	1990	RI2	23	1988	RB2	17	1988
RF3	10	1990	RI3	30	1987-88	RB3	23	1991
RF4	12	1997	RI4	14	1991			
			RI5	18	1986			

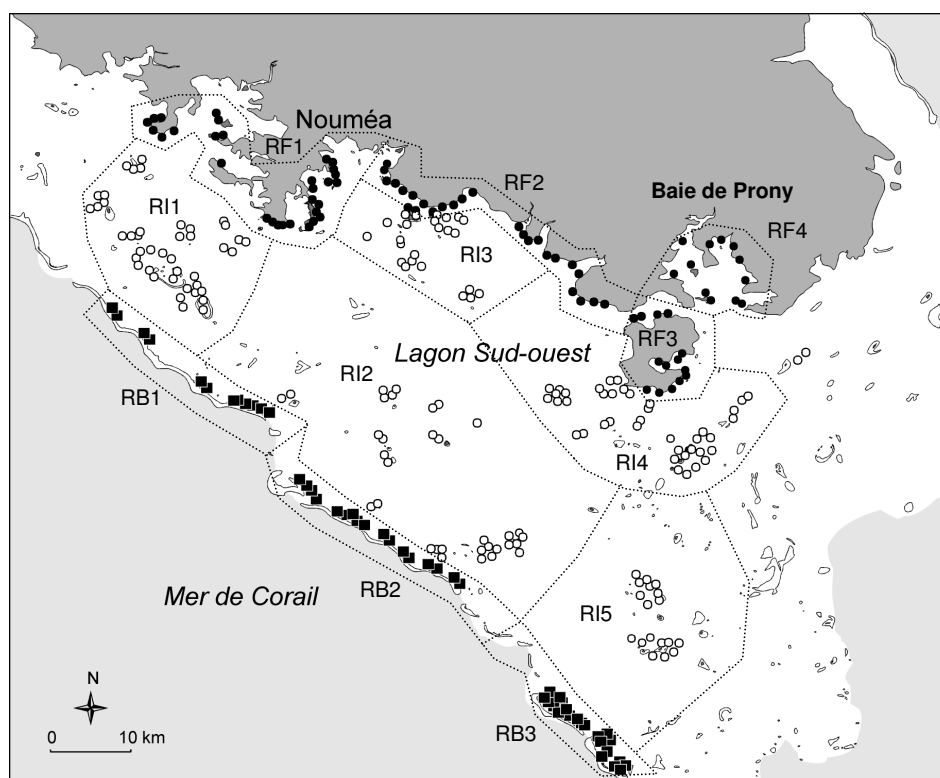


Figure IV.10. Carte du lagon Sud-Ouest avec la position des stations d'échantillonnage (● : stations de récif frangeant ; ○ : stations de récif intermédiaire ; ■ : stations de récif barrière).

4.1.2 Données d'abondance et niveaux trophiques

Les poissons récifaux du lagon Sud-Ouest ont été comptés en plongée sur des transects en ligne²⁹ de 100 m de long. L'échantillonnage des peuplements de la baie de Prony a été réalisé sur des transects de 50 m de long. Sur chaque transect, 2 plongeurs ont effectué les observations, chaque plongeur comptant les poissons d'un côté de la ligne. La méthode de la « distance moyenne pondérée » n'étant pas satisfaisante (voir chapitre II), la densité des poissons est ré-estimée en ne considérant que les individus observés sur une bande de 10 m de large centrée sur la ligne du transect (soit 5 m de chaque côté de la ligne du transect). Le total des individus observés par espèce est ensuite ramené à la surface couverte par le transect (500 m² ou 1 000 m² selon la longueur du transect), puis les données d'abondance sont standardisées pour une surface de 500 m². Les poissons pélagiques formant des bancs très importants (*Clupeidae* et les *Atherinidae*) sont exclus de l'analyse car ils déforment la structure du peuplement de certaines stations par des niveaux d'abondance considérables. L'analyse porte au final sur 527 espèces dont le niveau trophique fractionnel est estimé grâce aux données trophiques locales (19 % des espèces), à partir de FishBase (23 % par la méthode DIET, 43 % par la méthode ITEM) et par extrapolation (15 %).

²⁹ La méthodologie des transects en ligne est exposée en détail dans le chapitre II.

4.1.3 Méthodologie d'analyse

Dans chaque station d'échantillonnage, l'abondance des poissons est répartie par niveau trophique fractionnel (arrondi à une décimale). Les données se présentent donc sous la forme d'un tableau de 26 colonnes (les 26 niveaux trophiques fractionnels s'étalant de 2,0 à 4,5) donnant l'abondance des poissons (densité sur 500 m²) dans les 244 stations en ligne. Dans chaque station, la densité est lissée à l'aide de la technique de la moyenne mobile³⁰ utilisée précédemment.

Dans un premier temps, les spectres trophiques sont exprimés en **abondance relative** (pourcentage de l'abondance de chaque niveau trophique par rapport à l'abondance totale de la station). Des spectres moyens sont ensuite établis pour les 12 zones du lagon, en calculant l'abondance relative moyenne de chaque niveau trophique sur les stations d'une même zone. Pour chaque niveau trophique, un intervalle de confiance autour de cette moyenne est estimé par la méthode du **bootstrap**. A partir d'un échantillon de n valeurs d'abondance par niveau trophique (n stations), n valeurs sont tirées aléatoirement avec remise afin de créer un nouvel échantillon (échantillon bootstrap). La moyenne de ces valeurs d'abondance est calculée. Dans la présente analyse cette opération est répétée 500 fois, ce qui conduit à l'obtention de 500 moyennes par niveau trophique. Un écart-type de cette moyenne est finalement calculé sur l'ensemble des échantillons bootstrap pour estimer un intervalle de confiance à 95 % ($\alpha = 0,05$). Cette méthode permet de représenter autour d'un spectre moyen une **enveloppe de confiance à 95 %** délimitée par les bornes inférieures et supérieures des intervalles de confiance des 26 niveaux trophiques. Cette représentation permet de comparer visuellement les spectres moyens sur une base statistique : les régions de deux spectres trophiques sont significativement différentes si les enveloppes de confiance ne se recouvrent pas.

Finalement, des spectres trophiques moyens en **abondance absolue** sont calculés pour les 3 types d'habitat. Nous avons opté pour le calcul d'une **moyenne géométrique** de l'abondance de chaque TL, car les valeurs d'abondance par station présentent une grande variabilité, leur distribution semblant suivre une loi lognormale (figure IV.11). Une enveloppe de confiance à 95 % autour de ces spectres trophiques moyens est également estimée par bootstrap.

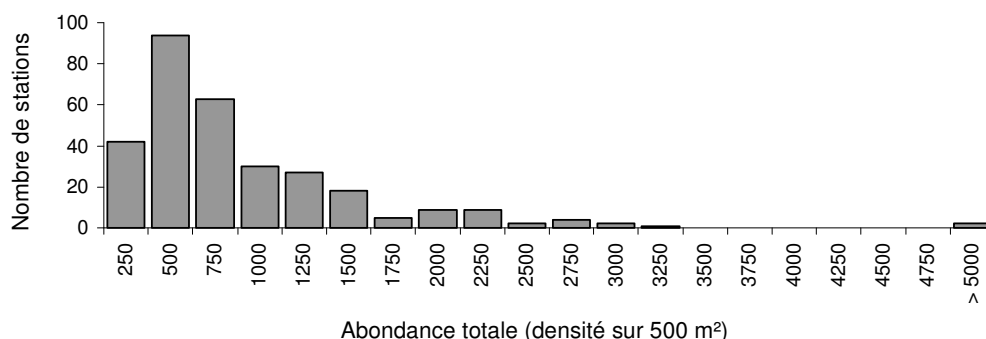


Figure IV.11. Distribution des valeurs d'abondance sur l'ensemble des stations d'échantillonnage du lagon Sud-Ouest (les valeurs indiquées en abscisse représentent la borne supérieure des classes d'abondance).

³⁰ Moyenne mobile à pondération uniforme sur 3 niveaux trophiques consécutifs, opérée 3 fois de suite.

4.2 Résultats

4.2.1 Spectres trophiques en abondance relative

Sur les **récifs frangeants** (zones RF1 à RF4), les peuplements présentent une structure trophique particulièrement homogène sur l'ensemble du littoral (figure IV.12). Les spectres moyens ont une forme similaire, caractérisée par un pic d'abondance relative autour de TL=2,7 (poissons omnivores). Ces poissons (principalement des *Pomacentridae*) dominent largement les peuplements en densité, suivis dans une moindre mesure par les herbivores (TL=2,0). Les zones RF3 et RF4 se signalent par un pic secondaire d'abondance pour des TL compris entre 3,0 et 3,3. Ces valeurs représentent principalement des omnivores et des zooplanctonophages (*Pomacentridae*). Les zones RF3 et RF4 témoignent d'une structure trophique plus variable que les zones RF1 et RF2, comme l'indique l'enveloppe de confiance relativement large autour de ces TL. Cette forte variabilité s'explique par un nombre de stations plus faible que dans les zones RF1 et RF2.

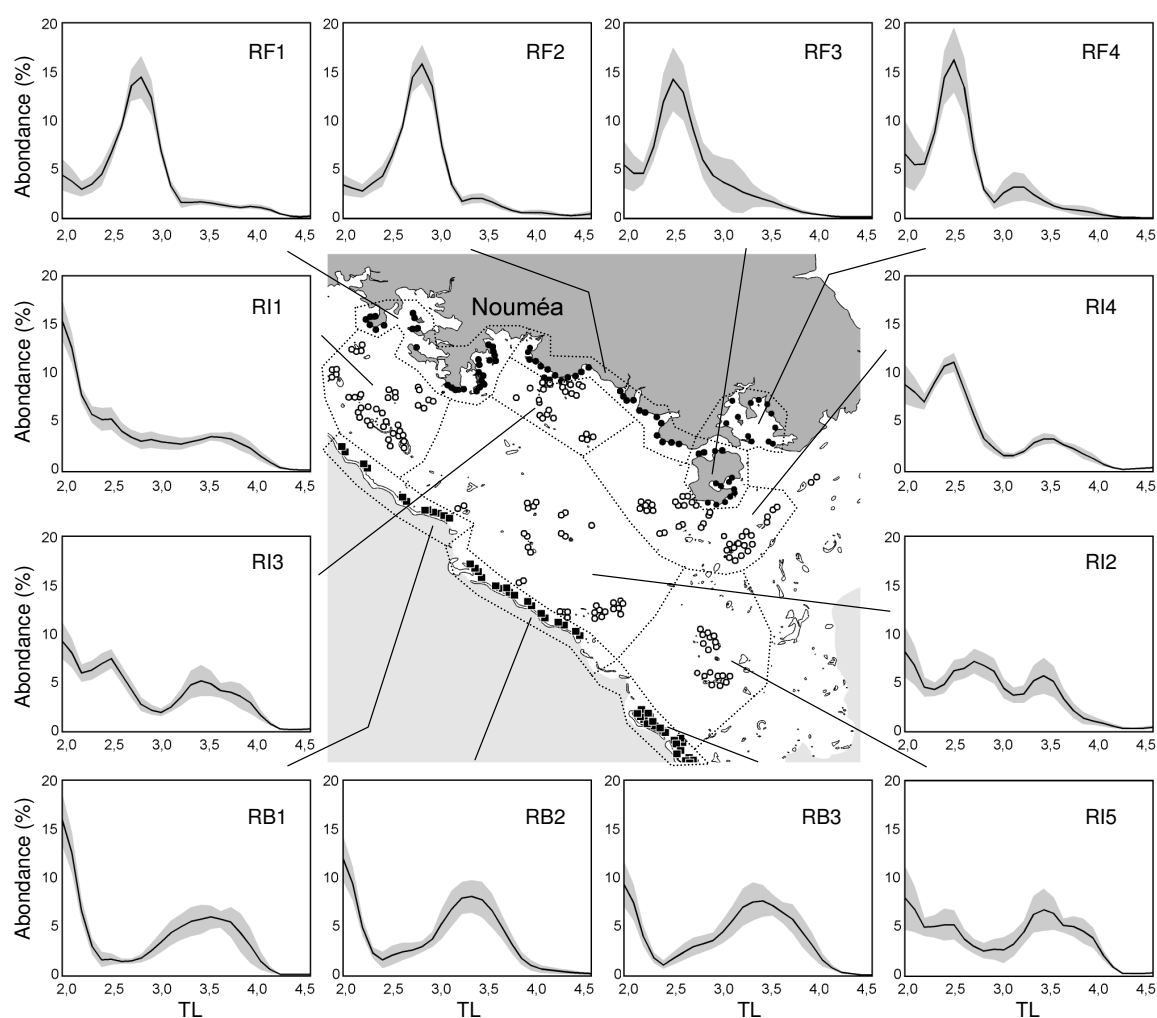


Figure IV.12. Spectres trophiques moyens (trait plein) et enveloppe de confiance à 95 % (zone grisée) de l'abondance relative (%) des poissons dans les différentes zones du lagon Sud-Ouest (● : stations de récif frangeant ; ○ : stations de récif intermédiaire ; ■ : stations de récif barrière).

Sur les **récifs intermédiaires** (zones RI1 à RI5), la structure trophique des peuplements est plus équilibrée. La forme des spectres trophiques est moins homogène que sur les récifs frangeants. Ces spectres ont cependant quelques caractéristiques communes. Les herbivores constituent une part importante des peuplements. Les poissons omnivores sont abondants dans de nombreuses zones mais le pic d'abondance qu'ils dessinent est nettement moins marqué que sur les récifs frangeants. A l'inverse, les niveaux trophiques autour de TL=3,4 prennent une part significative dans les peuplements alors qu'ils ne l'étaient pas sur les récifs frangeants. Ces poissons sont des zooplanctonophages (principalement des *Pomacentridae*) et des prédateurs d'invertébrés benthiques (principalement des *Labridae*). Les **récifs barrières** (zones RB1 à RB3) présentent une structure trophique bien plus homogène. Les spectres trophiques sont caractérisés par une abondance importante des herbivores et un large pic autour de TL=3,5 incluant des zooplanctonophages, des prédateurs d'invertébrés benthiques et des piscivores facultatifs. Les omnivores représentent une faible part des peuplements.

4.2.2 Spectres trophiques en abondance absolue

Les spectres trophiques moyens de chaque type d'habitat toutes zones confondues confirment les tendances révélées par l'analyse détaillée (figure IV.13). Exprimés en abondance absolue, ils soulignent des différences très nettes dans les peuplements de ces différents types de récif.

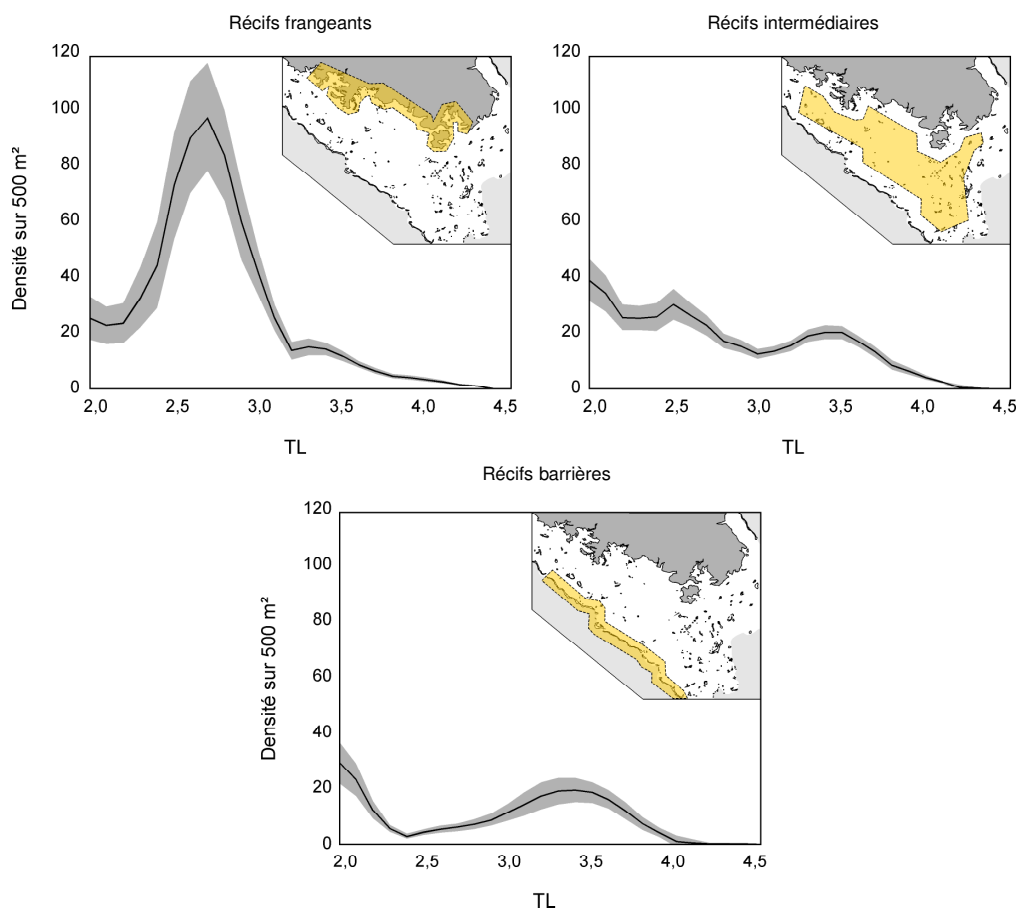


Figure IV.13. Spectres trophiques moyens et enveloppe de confiance à 95 % de l'abondance des poissons sur les récifs frangeants (n=75), intermédiaires (n=117) et barrières (n=52) du lagon Sud-Ouest.

Les récifs frangeants sont caractérisés par des abondances bien supérieures à celles enregistrées sur les récifs intermédiaires et barrières : en moyenne ($\pm$ s.e.) $1\,159 \pm 121$ individus sur 250 m^2 sur les récifs frangeants, 621 ± 112 sur les récifs intermédiaires et 370 ± 93 sur les récifs barrières. L'abondance décroît significativement entre les récifs frangeants et les récifs intermédiaires (ANOVA, $p < 0,001$) et entre les récifs intermédiaires et barrières ($p < 0,05$). Pour chaque type d'habitat, la variabilité autour du spectre trophique moyen est relativement réduite. A l'échelle du lagon, la structure trophique des peuplements montre une évolution progressive entre le littoral et la barrière récifale : la domination des omnivores observée sur les récifs frangeants diminue au fur et à mesure que les récifs s'éloignent de la côte, au profit des herbivores, des zooplanctonophages et des prédateurs d'invertébrés.

4.3 Discussion

Dans le lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie, les peuplements de poissons des récifs frangeants, intermédiaires et barrières se distinguent par leur abondance et leur organisation trophique. La densité est bien plus élevée sur les récifs frangeants que sur les autres récifs, un résultat déjà observé par Kulbicki (1988b) sur la partie Sud-Est du lagon³¹. Cette différence s'explique en grande partie par la présence de larges bancs de *Pomacentridae*. Ces poissons sont généralement classés comme omnivores ou zooplanctonophages car ils se nourrissent d'organismes planctoniques ou de matière organique en suspension dans la colonne d'eau. Exprimée en nombre d'individus, la structure trophique des récifs frangeants est donc dominée par ces petits poissons dont les bancs peuvent atteindre 1 000 individus. Des spectres trophiques exprimés en biomasse présenteraient probablement une toute autre forme. Cependant, ces poissons ne dominent pas l'abondance des peuplements des récifs intermédiaires et barrières. Leur contribution à la structure trophique de ces peuplements diminue à mesure que les récifs sont éloignés de la côte, jusqu'à ne représenter qu'un groupe minoritaire dans le spectre trophique des récifs barrières. A l'inverse, la part des herbivores, zooplanctonophages et prédateurs d'invertébrés augmente à travers le lagon, alors que leur abondance absolue ne paraît pas évoluer significativement (à l'exception des herbivores, plus abondants sur les récifs intermédiaires).

Cette évolution laisse suggérer que la structure trophique standard de l'ichtyofaune récifale correspond à celle observée sur les récifs barrières. Elle se déforme à mesure que les récifs se rapprochent de la côte sous l'influence d'une augmentation d'abondance des omnivores et des planctonophages, les autres niveaux trophiques conservant un niveau d'abondance à peu près équivalent sur l'ensemble des récifs. Ces variations dans la structure trophique des peuplements du lagon Sud-Ouest ont déjà été soulignées par Kulbicki (1988b) à l'aide d'une description en 6 classes trophiques. Les apports terrigènes pourraient être responsables de l'augmentation de la densité des poissons omnivores et zooplanctonophages sur les récifs côtiers (Kulbicki 1988b, 1997, Grimaud et Kulbicki 1998). Les récifs frangeants du lagon Sud-

³¹ Ce travail initial portait sur les zones RI4, RI5 et RB3, ainsi que sur des observations non utilisées dans la présente analyse, effectuées en bordure de côte à l'est de la baie de Prony.

Ouest se caractérisent par une couverture corallienne florissante (à l'exception des zones urbanisées) et par une turbidité importante des eaux. En de nombreux endroits, et particulièrement dans les baies et à l'embouchure des rivières, les eaux baignant les récifs frangeants sont marquées par des niveaux d'eutrophisation supérieurs au reste du lagon (Fichez *et al.*, soumis). Ce type d'habitat apparaît favorable aux espèces omnivores et planctonophages, dans la mesure où les branches des coraux fournissent à ces petits poissons de nombreux refuges contre la prédation, et où la colonne d'eau, riche en organismes planctoniques et en matière organique, est susceptible de subvenir à leur alimentation. Cette hypothèse rejoint celle de Grigg (1994) qui a observé à Hawaï des abondances très élevées de poissons (plus de 60 % de l'abondance totale, dont de nombreux *Pomacentridae*) se nourrissant de matière organique particulière dans les effluents d'eaux usées. Le milieu serait ainsi susceptible de supporter des niveaux d'abondance supérieurs à sa capacité de charge normale du fait d'un enrichissement de la colonne d'eau en matière organique. Sur les récifs frangeants du lagon Sud-Ouest, les fortes abondances observées sur les poissons omnivores et planctonophages seraient ainsi **liées aux apports terrigènes** via une production primaire et secondaire accrue. Cette hypothèse rejoint celle qui a été formulée précédemment dans l'étude des baies de Nouméa, où les niveaux d'abondance de ces poissons atteignent des niveaux encore plus élevés que sur les récifs frangeants non confinés, en raison probablement d'une charge particulière encore supérieure (Fichez *et al.* soumis).

L'enveloppe de confiance relativement étroite autour des spectres trophiques moyens souligne le caractère homogène et reproductible de cette description pour un même type d'habitat. Les peuplements de poissons des récifs frangeants et barrières semblent être caractérisés par une structure trophique bien spécifique. Pour les récifs intermédiaires, cette structure est moins homogène, probablement du fait d'une plus grande variabilité dans les conditions environnementales rencontrées dans les différentes zones récifales intra-lagonaires.

5 APPLICATION AUX PEUPELEMENTS DE LA RESERVE ABORE

La présente application³² concerne les peuplements du récif Aboré, avec l'objectif de tester l'influence de la pêche sur la structure trophique des communautés.

5.1 Matériel et méthodes

5.1.1 Présentation du site de l'étude

Le récif Aboré est une portion de la barrière récifale bordant le lagon Sud-Ouest. Situé à 18 km de Nouméa, il s'étire sur une longueur de 25 km entre les passes de Dumbéa et de Boulari

³² Les résultats de cette application ont été publiés dans l'article suivant : Gascuel D., Y.-M. Bozec, E. Chassot, A. Colomb, M. Laurans (2005) The trophic spectrum: Theory and application as an ecosystem indicator. *ICES Journal of Marine Science*, 62 : 443-452.

(figure IV.14). Le récif regroupe des zones physiographiques bien distinctes qui se succèdent parallèlement à l'interface océan/lagon dans une zonation caractéristique des récifs barrières. L'ensemble couvre une surface de 148 km².

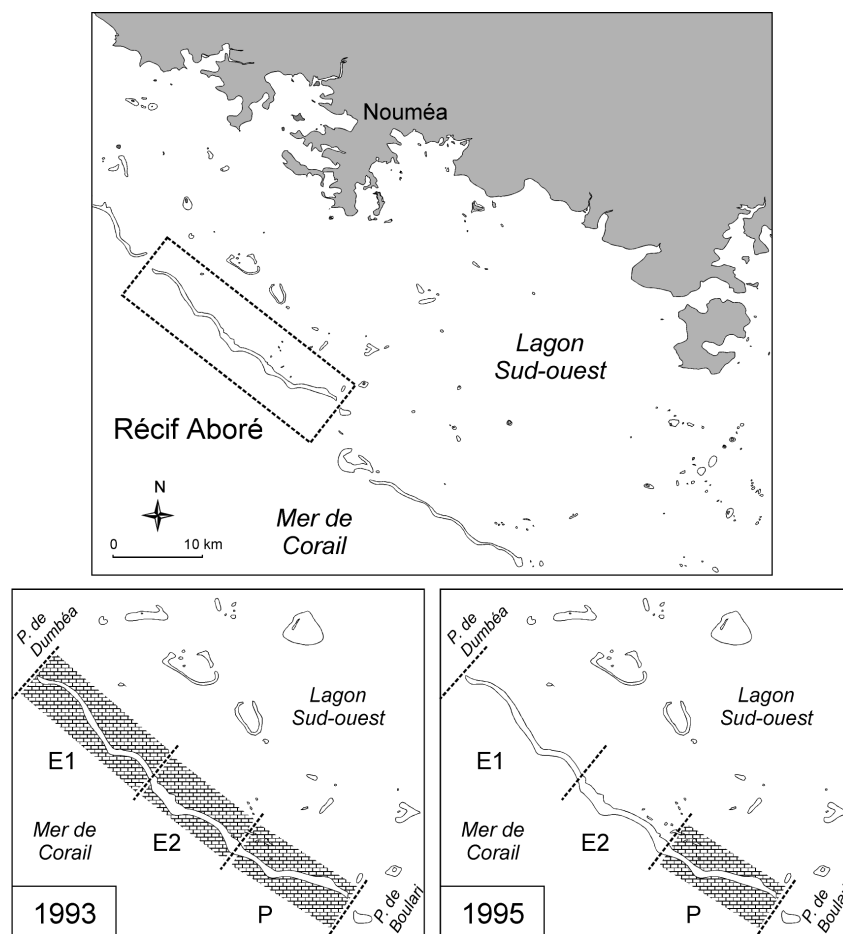


Figure IV.14. Situation géographique du récif Aboré et stratification *a posteriori* des stations d'échantillonnage.

Le récif Aboré, échantillonné une première fois dans le cadre du programme Lagon de l'IRD (voir section précédente) a fait l'objet par la suite de nouvelles investigations dans le but d'étudier l'impact de la pêche sur la structure des peuplements de poissons. Entre 1988 et 1993, l'exploitation des ressources du récif Aboré a été totalement prohibée. En septembre 1993, les 2/3 du récif ont été ouverts à la pêche dans la perspective de mettre en place un système de réserve. Cette autorisation a provoqué une exploitation intense et brutale des ressources sur cette partie du récif (Kulbicki comm. pers.). En août 1995, le récif entier a été définitivement fermé à la pêche. Deux campagnes d'échantillonnage ont été effectuées afin d'étudier l'impact de ce changement de statut sur l'ichtyofaune du récif Aboré. La première a été réalisée en juillet 1993, juste avant l'ouverture partielle de la réserve. La seconde a été réalisée en juillet 1995 avant la fermeture définitive. Les stations d'échantillonnage effectuées en 1995 coïncident avec celles effectuées en 1993. Ce plan d'échantillonnage offre l'opportunité d'étudier l'impact de la pêche pratiquée pendant 2 ans (1993-1995) sur des peuplements de poissons initialement protégés depuis 5 ans (1988-1993), en référence à un

site contrôle resté protégé sur l'ensemble de la période (1988-1995). Différents travaux ont déjà été effectués sur ces données (Kulbicki *et al.* 1996, Sarramégna 2000, Amand *et al.* 2004, Ferraris *et al.* 2005).

Pour la présente application, le récif a été divisé en 3 sections (figure IV.14) : les zones exploitées E1 et E2 (ouvertes à la pêche entre 1993 et 1995), et la zone protégée P (interdite à la pêche sur la même période). Les stations d'échantillonnage sélectionnées se répartissent équitablement sur les deux années pour les sections concernées (tableau IV.7).

Tableau IV.7. Répartition du nombre de stations effectuées lors des deux campagnes de 1993 et 1995 selon le plan d'échantillonnage défini *a posteriori* pour la présente analyse.

Campagne	Section E1	Section E2	Section P	Récif entier
Echantillonnage de 1993	8	12	13	33
Echantillonnage de 1995	9	14	11	34

5.1.2 Données d'abondance

Les poissons ont été comptés en plongée sur des transects en ligne de 50 m de long. Sur chaque transect, 2 plongeurs ont effectué les observations, chaque plongeur comptant les poissons d'un côté de la ligne. Le protocole d'échantillonnage est identique pour les 2 campagnes, à l'exception des plongeurs ayant participé aux comptages (4 personnes en 1993, 2 seulement en 1995). Conformément à l'analyse précédente, la densité des poissons est estimée en ne considérant que les individus observés sur une bande de 10 m de large centrée sur la ligne du transect (soit 5 m de chaque côté de la ligne du transect). Les données d'abondance s'expriment donc en nombre de poissons pour une surface de 500 m². Les *Clupeidae* et les *Atherinidae* sont à nouveau exclus du jeu de données. L'analyse porte au final sur 351 espèces dont le niveau trophique fractionnel est estimé grâce aux données trophiques locales (15 % des espèces), à partir de FishBase (26 % par la méthode DIET, 39 % par la méthode ITEM) et par extrapolation (20 %).

5.1.3 Méthodologie d'analyse

La méthodologie utilisée pour la description de la structure trophique des peuplements est la même que celle appliquée dans la section précédente. L'abondance des poissons par niveau trophique fractionnel est estimée pour les 67 stations d'échantillonnage. Le tableau ainsi obtenu est composé de 26 colonnes (les 26 niveaux trophiques fractionnels arrondis à une décimale et s'étalant de 2,0 à 4,5) donnant la densité des poissons (nombre d'individus sur 500 m²) dans les 67 stations en ligne. Dans chaque station, la densité est lissée par la méthode des moyennes mobiles. Le tableau final regroupe les spectres trophiques de l'abondance des poissons dans chaque station. Dans un premier temps, les spectres trophiques moyens (**moyenne géométrique** de l'abondance de chaque niveau trophique) sont calculés pour les années 1993 et 1995, et comparés au spectre trophique moyen calculé de la même façon à partir des stations échantillonnées en 1989-90 (voir §4). Ce premier examen doit nous

permettre de contrôler la régularité de la signature trophique du récif Aboré obtenue sur des échantillonnages successifs. Ensuite, les spectres trophiques moyens des 3 sections du récif Aboré (sections E1, E2 et P) sont calculés pour les 2 années 1993 et 1995. Un intervalle de confiance au seuil $\alpha = 0,05$ est estimé par la méthode du bootstrap afin de représenter la variabilité autour de chaque spectre moyen. Pour compléter la description trophique des peuplements, l'abondance totale des poissons est estimée par année et par section en calculant la **moyenne arithmétique** des données d'abondance non lissées. Seules les moyennes calculées sur les spectres trophiques (abondances lissées) sont des moyennes géométriques.

5.2 Résultats

Les structures trophiques des peuplements du récif Aboré établies à partir des 3 campagnes d'échantillonnage successives montrent de fortes similarités (figure IV.15).

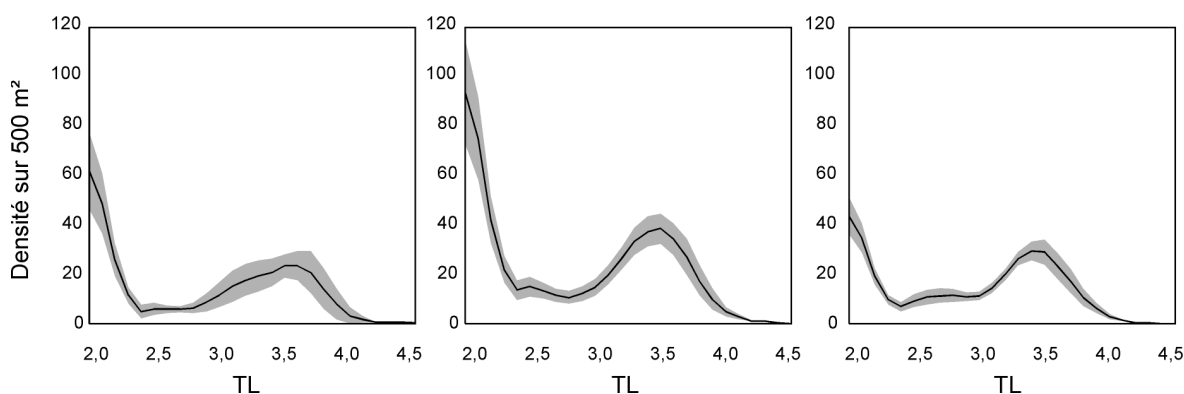


Figure IV.15. Spectres trophiques moyens des peuplements de poissons du récif Aboré échantillonnés en 1989-90 (n=12), 1993 (n=33) et 1995 (n=34).

La densité est dominée par les herbivores (TL=2) et par des poissons dont le niveau trophique est situé entre 3,2 et 3,8. Sur les 3 périodes (1989-90, 1993 et 1995), la structure trophique des peuplements apparaît relativement stable, alors que l'abondance totale évolue : 488 individus sur 500 m² en moyenne en 1989-90, contre 807 en 1993, et 460 en 1995. Elle diminue considérablement entre 1993 et 1995 dans les 3 sections récifales délimitées (figure IV.16).

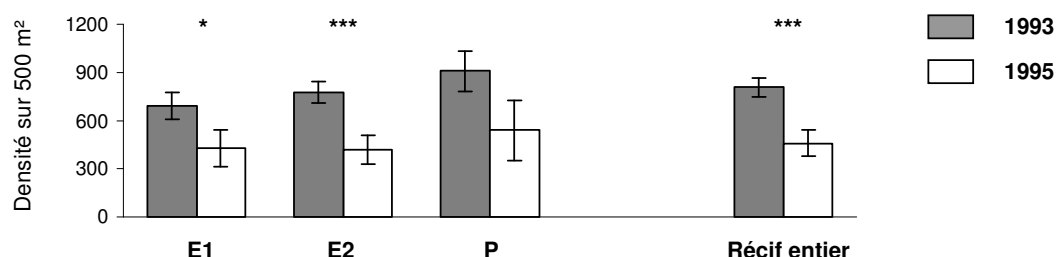


Figure IV.16. Abondance moyenne ($\pm$ s.e.) des peuplements de poissons en 1993 et en 1995 dans les zones E1, E2 et P, et sur l'ensemble du récif Aboré. Les zones dont l'abondance est significativement différente entre les 2 années sont signalées par des astérisques (* : $p < 0,05$; *** : $p < 0,001$).

Un test par ANOVA révèle que cette baisse est significative sur l'ensemble du récif ($p < 0,001$). Lorsque chaque section est considérée séparément, cette baisse est significative pour les sections E1 ($p < 0,05$) et E2 ($p < 0,001$) mais pas pour la section P. Cette diminution d'abondance peut s'observer sur les spectres trophiques moyens des 3 sections récifales (figure IV.17).

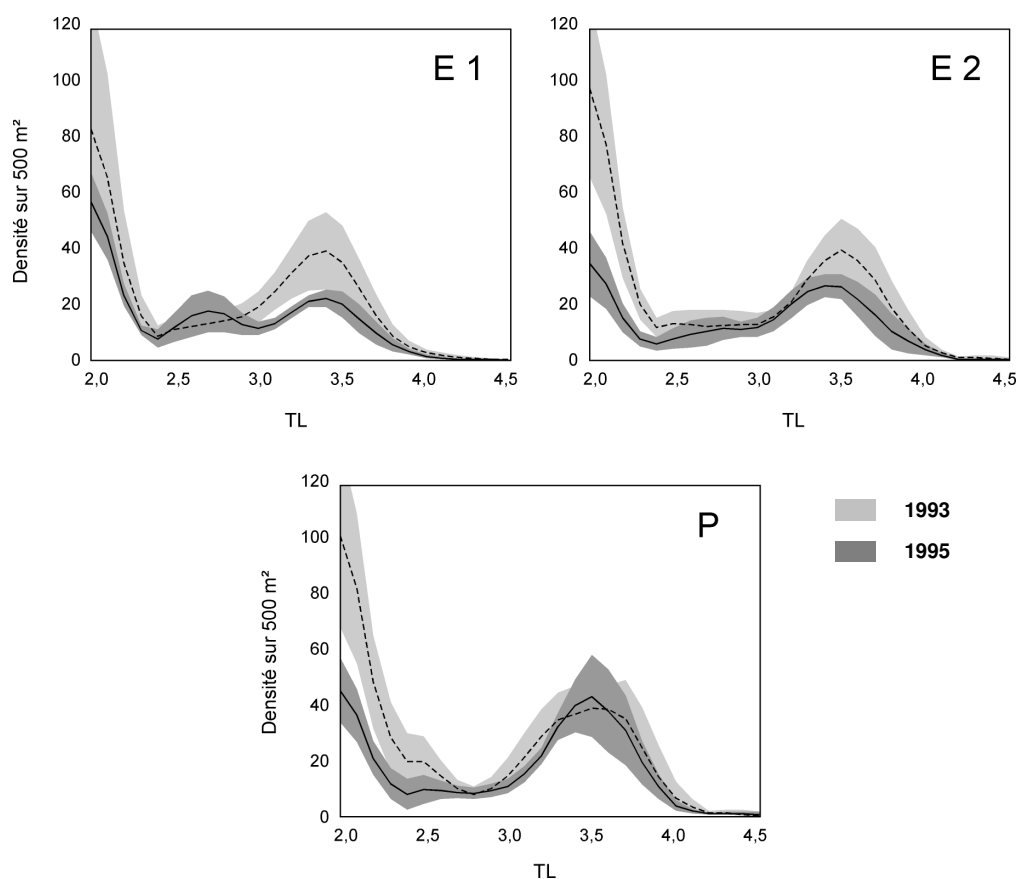


Figure IV.17. Spectres trophiques moyens des peuplements de poissons du récif Aboré dans les 3 sections récifales (E1, E2 et P) entre 1993 et 1995.

Entre 1993 et 1995, l'abondance des herbivores ($TL=2$) a diminué dans les 3 zones, mais cette baisse n'est pas significative dans la section E1 dans la mesure où les domaines de confiance des deux spectres trophiques se recouvrent (le spectre moyen de 1993 présente une forte variabilité inter-station pour les bas niveaux trophiques). Les niveaux trophiques situés entre 3,2 et 3,5 sont également affectés par une diminution d'abondance, mais uniquement dans les 2 sections ouvertes à la pêche (E1 et E2). Cette baisse n'apparaît significative que dans la section E1.

Il est difficile à la lecture des spectres de mesurer les différences dans l'abondance des hauts niveaux trophiques entre les 2 années, les carnivores supérieurs ne représentant qu'une faible part de la densité totale des peuplements. Leur évolution a donc fait l'objet d'un examen particulier. L'abondance de ces prédateurs a été estimée dans chaque station d'échantillonnage en sommant l'abondance des poissons dont le TL est supérieur ou égal à 3,8. Entre 1993 et 1995, l'abondance moyenne des carnivores supérieurs a diminué de moitié dans

les sections ouvertes à la pêche et dans la section protégée (figure IV.18). Cette baisse n'est cependant significative qu'à l'échelle du récif entier (ANOVA, $p < 0,05$) mais pas pour chaque section analysée individuellement.

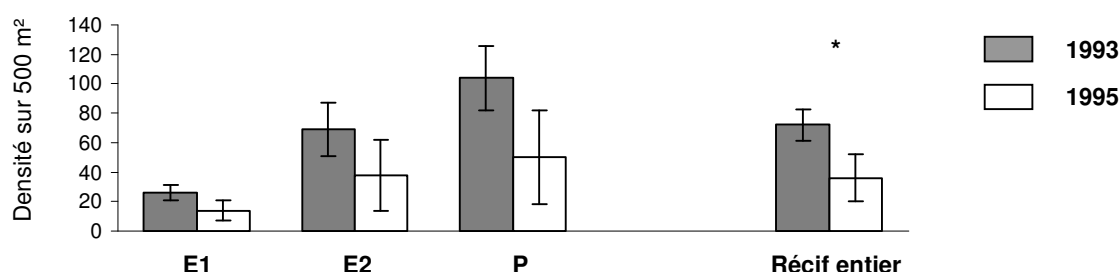


Figure IV.18. Abondance moyenne lissée ($\pm$ s.e.) des prédateurs supérieurs ($TL \geq 3,8$) en 1993 et en 1995 dans les zones E1, E2 et P, et sur l'ensemble du récif Aboré. Les zones dont l'abondance est significativement différente entre les 2 années sont signalées par des astérisques (* : $p < 0,05$).

5.3 Discussion

5.3.1 Evolution de la structure des peuplements entre 1993 et 1995

Entre 1993 et 1995, l'abondance totale de l'ichtyofaune du récif Aboré a presque diminué de moitié. Cette diminution touche principalement les bas niveaux trophiques sur l'ensemble du récif, et les niveaux trophiques compris entre 3,2 et 3,5 dans les zones ouvertes à la pêche. Ferraris *et al.* (2005) ont également analysé les données du récif Aboré. Dans cette étude, la densité des poissons a été estimée à l'aide de la distance moyenne pondérée. Chaque espèce a été classée dans une catégorie trophique (9 catégories au total) à partir de la base des données sur l'alimentation l'IRD (voir chapitre I). Les résultats montrent une baisse généralisée de nombreuses catégories trophiques entre 1993 et 1995 sur l'ensemble du récif. L'abondance des herbivores et des piscivores diminue plus fortement dans les zones ouvertes à la pêche. Le groupe des « macro-carnivores » (poissons qui se nourrissent majoritairement de « macro-invertébrés », voir chapitre I) diminue dans la zone ouverte à la pêche, mais augmente dans la partie restée en réserve. Notre analyse fournit des résultats similaires, à quelques exceptions près : (1) la diminution d'abondance des herbivores semble plus forte dans la zone P restée en réserve que dans la zone E1 ouverte à la pêche ; (2) la diminution d'abondance des niveaux trophiques correspondants à des poissons « macro-carnivores » (dont le TL devrait être situé autour de 3,5) observée en E1 et E2 ne touche pas la zone protégée.

5.3.2 Influence de la pêche ou fluctuations naturelles ?

Cette diminution d'abondance générale pourrait refléter l'impact de la pêche sur l'ichtyofaune du récif Aboré, mais d'autres explications ont été avancées (Sarramégna 2000, Ferraris *et al.* 2005). Les espèces ciblées par l'exploitation sont principalement des piscivores facultatifs et confirmés, mais aussi certains prédateurs d'invertébrés mobiles. Les herbivores sont également ciblés par la chasse sous-marine. A l'inverse, les zooplanctonophages ne sont

pratiquement pas exploités. La baisse d'abondance enregistrée dans les zones E1 et E2 pourrait donc être la conséquence directe de la pêche. Le fait que les herbivores et les piscivores diminuent également dans la section protégée peut être expliquée par le déplacement des poissons sur l'ensemble du récif. Et le niveau d'abondance constant des niveaux trophiques 3,2-3,5 dans la section P démontrerait l'efficacité d'une mesure de protection sur ces espèces. Pourtant, de nombreuses espèces qui ne sont pas ciblées par la pêche montrent également une nette diminution d'abondance sur l'ensemble du récif (Kulbicki comm. pers.). Une variabilité naturelle de l'abondance des poissons ne peut donc être exclue (*e.g.*, fluctuations du recrutement, Sarramégna 2000). D'autre part, le comptage des poissons en 1995 a été effectué dans des conditions climatiques peu favorables (après un coup de vent) ce qui pourrait expliquer ces différences (Sarramégna 2000, Ferraris *et al.* 2005, Kulbicki comm. pers.). Il paraît donc difficile de conclure que la pêche est l'unique responsable de cette diminution d'abondance généralisée à l'ensemble des espèces. Des fluctuations du même ordre de grandeur ont déjà été observées sur certains peuplements de Nouvelle-Calédonie (Kulbicki comm. pers.). L'échantillonnage réalisé en 1989-90 montre d'ailleurs un niveau d'abondance comparable à celui de 1995 sur l'ensemble du récif Aboré (mais les stations d'échantillonnage n'ont pas été disposées aux mêmes endroits). Cependant, une augmentation d'abondance entre 1989-90 et 1993 peut également être le résultat d'un relâchement de la pression de pêche, puisque la pêche a été interdite une première fois en 1988 sur l'ensemble du récif, avant d'être à nouveau autorisée en 1993. En l'absence d'une zone contrôle, disposée à l'écart du récif Aboré et également protégée de la pêche entre 1993 et 1995, il semble difficile d'évaluer l'influence respective de la pêche et des fluctuations naturelles sur l'évolution des peuplements. Cette difficulté est indépendante de notre représentation de la structure de l'ichtyofaune par les niveaux trophiques.

La présente application n'avait pas pour ambition de réaliser une analyse détaillée de l'évolution des peuplements du récif Aboré. Elle était plutôt destinée à illustrer la capacité d'une approche fondée sur les niveaux trophiques à révéler une évolution dans la structure des peuplements en relation avec la pêche. Cette approche montre tout son intérêt pour décrire l'évolution de la structure des peuplements, même si les causes de cette évolution ne peuvent être clairement identifiées.

6 CONCLUSIONS SUR LES NIVEAUX TROPHIQUES ET PERSPECTIVES D'UTILISATION

6.1 Les niveaux trophiques comme indicateurs de la structure trophique

6.1.1 La métrique des niveaux trophiques

- *Signification des niveaux trophiques*

Le niveau trophique d'un organisme est une mesure de son interaction trophique avec l'ensemble de son environnement biologique. Cette mesure, sans unité particulière, permet de positionner un organisme par rapport à ses proies et à ses prédateurs. L'organisation trophique d'un écosystème se conçoit comme un réseau d'interconnexions symbolisant les interactions trophiques entre organismes. Ce réseau ascendant décrit les voies de circulation de l'énergie depuis une base matérialisée par les producteurs primaires. Chaque voie représente un transfert d'énergie par consommation. La position d'un prédateur par rapport à la base du réseau trophique peut être déterminée par la séquence des transferts d'énergie qui se sont succédés jusqu'au prédateur. Le niveau trophique est un indice qui traduit cette séquence sous la forme d'une valeur, dont le positionnement sur une échelle trophique permet de hiérarchiser l'ensemble des organismes connectés dans le réseau trophique.

- *Les méthodes d'estimation*

Pour Pauly et Christensen (2002), le niveau trophique n'est pas une grandeur abstraite. Il s'agit d'une variable biologique au même titre que la taille des organismes ou leur taux métabolique, qui peut être mesuré de différentes manières :

- à partir des contenus stomacaux (*e.g.*, Vander Zanden et Rasmussen 1996, Vander Zanden *et al.* 1997, Pauly *et al.* 1998a, Stergiou et Karpouzi 2002), identifiés et quantifiés sur un échantillon d'individus : le TL de l'espèce est alors estimé à partir de la moyenne des TL des proies pondérée par leur contribution au régime alimentaire moyen de l'espèce, en utilisant l'équation générale présentée §2.1.1 ;
- par l'intermédiaire du modèle Ecopath (Christensen et Pauly 1992, Pauly *et al.* 2000) dans le cadre d'une modélisation du réseau trophique d'un écosystème : le TL de l'espèce considérée (plus généralement du compartiment trophique auquel elle appartient) est obtenu grâce à l'équation (1), mais les contributions de ses proies à sa ration alimentaire sont ajustées en fonction des contraintes de la modélisation (équilibre de masse au sein de l'écosystème) ;
- à partir de la composition isotopique (rapport $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) des tissus des individus (*e.g.* Vander Zanden *et al.* 1997, Jennings *et al.* 2001, Pinnegar *et al.* 2002, Post 2002) en comparaison avec

celle d'un organisme servant de référence, l'enrichissement en ^{15}N par rapport à cet organisme étant utilisé pour estimer le TL des individus.

- *Les niveaux trophiques des poissons : valeurs, incertitude et variabilité inter-individuelle*

La plupart des poissons ont des valeurs de TL comprises entre 2,0 et 5,0 (Pauly et Watson 2005). Pour une estimation à partir des contenus stomacaux, elles n'excèdent généralement pas 4,5 puisque la valeur maximale des proies est établie à 3,5 (poissons et céphalopodes pélagiques). Dans le cadre d'un modèle Ecopath, ce maximum de 4,5 peut être dépassé. L'observation de valeurs supérieures à 5,0 pour des poissons est envisageable pour des chaînes trophiques particulièrement longues (Pauly et Watson 2005).

Dans la présente étude, les niveaux trophiques des poissons récifaux ont été estimées grâce à leurs contenus stomacaux. Si les différentes méthodes d'estimation semblent donner des résultats similaires (Vander Zanden *et al.* 1997, Kline et Pauly 1998), certaines approximations liées à la méthode des contenus stomacaux doivent être soulignées. De nombreuses sources d'incertitude affectent la précision des TL individuels : l'incertitude liée à l'estimation quantitative des rations alimentaires, l'incertitude dans l'identification des proies, et l'incertitude sur le TL des proies. Les 2 premières sources d'incertitude représentent l'erreur d'échantillonnage sur l'estimation de la ration alimentaire d'une population. Elle est contrôlée par la taille de l'échantillon de la population étudiée. A l'inverse, l'incertitude sur le TL des proies n'est pas transmise à l'estimation du TL du prédateur. D'autre part, le contenu stomacal d'un individu ne fournit qu'une indication partielle sur le régime alimentaire d'une espèce. Il convient de tenir compte de la variabilité inter-individuelle des contenus stomacaux d'une population, liée au développement ontogénique des poissons et au contexte environnemental. L'estimation du TL moyen d'une espèce doit donc reposer sur un échantillon suffisamment grand, afin d'obtenir une image satisfaisante de son régime alimentaire. Il convient également de considérer le contexte environnemental et la taille des individus récoltés dans l'estimation du TL moyen de la population.

La présente analyse quantifie la variabilité globale autour du TL moyen de certaines espèces de poissons récifaux ainsi que l'incertitude des estimations de TL moyen. A l'exception de 4 espèces (sur un total de 115), l'intervalle de confiance du TL moyen des espèces ne dépasse pas 1 TL, soit une incertitude de 0,5 (voir figure IV.6). Il est probable que des intervalles de confiance plus réduits puissent être obtenus avec un effort d'échantillonnage plus important. Notre analyse montre également que cet intervalle se réduit à 0,4 TL (incertitude $\epsilon=0,2$) lorsque le TL moyen est estimé à partir d'échantillons de plus de 25 individus. Il convient cependant de considérer que ce chiffre n'intègre pas l'incertitude sur le TL des proies.

6.1.2 Différentes utilisations des niveaux trophiques

Le concept des niveaux trophiques définis sur une échelle continue, bien que relativement ancien (Odum et Heald 1975, Levine 1980) suscite beaucoup d'intérêt depuis une dizaine d'années, grâce notamment au développement des modèles trophiques fondés sur l'approche Ecopath. Leur métrique en font des indices adaptés à une description quantitative de la structure trophique des écosystèmes, en particulier dans un cadre comparatif. Mais les

applications les plus spectaculaires concernent le domaine de l'halieutique, pour lequel les niveaux trophiques ont ouvert de nouveaux champs d'investigation très prometteurs, au moment où la communauté scientifique découvrait la nécessité d'aborder la pêche dans un cadre écosystémique afin de mieux comprendre l'ensemble de ses effets sur les réseaux trophiques. Dans ce cadre, les niveaux trophiques permettent de caractériser la composition des captures d'une pêcherie grâce au calcul du niveau trophique moyen des prises (*e.g.*, Pauly *et al.* 1998b, Pinnegar *et al.* 2002). De nouvelles approches sont en développement, fondées sur la représentation simultanée de l'ensemble du spectre trophique des captures (Laurans *et al.* 2004, Gascuel *et al.* 2005, Moloney *et al.* 2005).

Les niveaux trophiques offrent la possibilité de nombreuses applications pour caractériser les écosystèmes, la structure de leur réseau trophique, et leur propriétés trophodynamiques. A l'échelle des peuplements, leur potentiel reste largement inexploité. La présente étude propose d'appliquer les niveaux trophiques pour la description des peuplements dans un contexte écologique. Fondée sur l'utilisation de valeurs spécifiques à chaque espèce d'un peuplement, elle fournit un exemple d'application des niveaux trophiques pour la simple caractérisation écologique d'une communauté sans avoir recours à la construction d'un modèle d'écosystème.

6.1.3 Pertinence d'une description de la structure trophique par les niveaux trophiques

- *Valeur typologique des niveaux trophiques*

Nous avons proposé de décrire la structure trophique de l'ichtyofaune récifale à partir du classement des espèces selon leur niveau trophique. Le premier avantage d'un tel classement est qu'il permet de discriminer les espèces appartenant à la même catégorie trophique. C'est le cas en particulier des carnivores dont la piscivorie croissante est bien représentée sur l'échelle des niveaux trophiques, alors que les catégories habituellement utilisées (piscivores stricts et facultatifs) ne tiennent pas compte de la diversité des régimes alimentaires de ces carnivores. Les niveaux trophiques permettent également de discriminer certains herbivores, et surtout de nombreux omnivores (au sens premier du terme) dont le classement s'avère souvent difficile. A l'échelle d'un peuplement, la diversité des régimes alimentaires est mieux représentée par les niveaux trophiques que par un classement figé dans des catégories mutuellement exclusives. D'autre part, la variabilité autour du TL moyen apporte une information sur la plasticité du régime alimentaire d'une espèce qu'un classement par catégorie trophique ne permet pas de quantifier.

Les niveaux trophiques ordonnent les espèces dans le réseau trophique, alors que les catégories trophiques offrent une vision fragmentée de la structure trophique. Le classement par catégories ne facilite pas une interprétation coordonnée des différents groupes trophiques les uns par rapport aux autres. A l'inverse, les niveaux trophiques permettent une lecture linéaire et progressive de la structure trophique. Cette représentation est mieux adaptée à la structure hiérarchisée et continue des réseaux trophiques. Dans le cadre d'une analyse de l'évolution d'un peuplement, elle favorise la recherche d'effets en cascade (à la suite par exemple d'un relâchement de prédation). Par conséquent, les TL sont des mesures quantitatives qui offrent davantage de possibilités d'analyse qu'un classement qualitatif. Ils peuvent être utilisés pour le calcul d'indices numériques (*e.g.*, le niveau trophique moyen des

captures, Pauly *et al.* 1998b). L'outil « niveau trophique » offre donc de nombreuses possibilités pour la formalisation d'indicateurs écologiques, à l'échelle d'un peuplement, d'une communauté, ou de l'écosystème entier.

- *L'incertitude sur les TL limite-t-elle leur utilisation ?*

La qualité d'une représentation de la structure trophique par les niveaux trophiques repose sur la précision de ces derniers. Or, les TL moyens sont assortis d'une incertitude difficile à quantifier. Elle est liée pour partie à la résolution taxonomique des proies identifiées dans les contenus stomacaux. Si cette résolution est faible, deux prédateurs ayant des préférences alimentaires légèrement différentes ne peuvent être discriminés par leur TL moyen. La recherche d'une plus grande précision dans l'identification des proies nécessite cependant un effort d'analyse considérable. Cet effort n'offre pas la garantie d'améliorer significativement la ségrégation des espèces sur l'échelle des TL, compte tenu des autres sources d'incertitude. On peut finalement s'interroger sur le besoin de discriminer finement deux espèces dont le régime alimentaire est peu différent. Le degré de précision dépend de l'objectif recherché. Dans le cas présent, il est peu vraisemblable qu'une meilleure précision dans les valeurs de TL offre une image très différente de la structure trophique des peuplements de Nouvelle-Calédonie. Si l'on peut accorder une certaine confiance aux valeurs de FishBase calculées par la méthode DIET, il est légitime de s'interroger sur les conséquences d'une affectation de valeurs approximatives (méthode ITEM et extrapolation) à de nombreuses espèces. Mais il est très probable que ces valeurs approximatives ne concernent en réalité qu'une faible proportion du peuplement. En toute logique, les espèces dont la biologie est relativement bien connue sont les plus abondantes et les plus fréquemment rencontrées, si bien que ces approximations n'ont probablement que peu de conséquence sur la représentation globale de la structure trophique de l'ichtyofaune récifale de Nouvelle-Calédonie.

- *Prise en compte de la variabilité inter-individuelle des TL*

Si une partie de l'incertitude sur le TL moyen d'une espèce peut être réduite par des analyses stomacales supplémentaires, la variabilité des TL liée à la plasticité du régime alimentaire d'une espèce paraît incompressible. Il convient donc de l'intégrer dans la représentation de la structure trophique à l'échelle du peuplement. Le lissage opéré sur l'abondance de chaque TL a été effectué dans ce sens. La moyenne mobile que nous avons utilisée permet de répartir l'abondance totale d'un TL sur une gamme de 8 TL (figure IV.19).

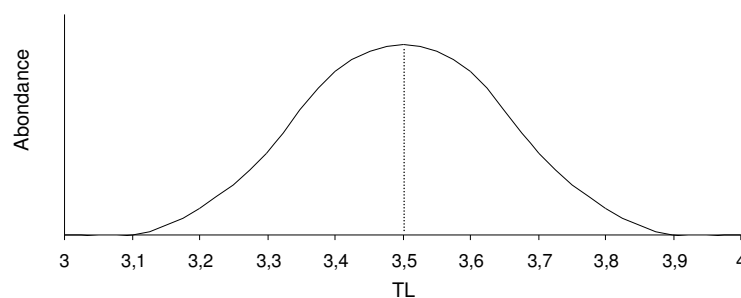


Figure IV.19. Répartition de l'abondance d'un TL (3,5 dans le cas présent) par la technique de la moyenne mobile (moyenne à pondération uniforme sur trois fractions consécutives de TL, effectuée à trois reprises).

La répartition d'abondance n'est pas uniforme mais se rapproche d'une distribution gaussienne en affectant au TL initial une plus grande part de l'abondance des poissons. Cette répartition, bien qu'arbitraire, est conforme à l'idée que l'abondance d'une espèce se distribue sur une gamme de valeurs de TL selon une loi normale.

Cette gamme de TL est cependant bien inférieure à la variabilité mesurée sur les poissons carnivores de Nouvelle-Calédonie. Les écart-types s'élèvent à 0,6 ce qui correspond à un intervalle de confiance de $2 \times 0,6 \times 1,96 = 2,4$ sous l'hypothèse que la distribution des TL individuels est normale (pour $\alpha = 0,05$). Une fenêtre de lissage plus large représenterait mieux la variabilité inter-individuelle du TL de certaines espèces. De plus, cette répartition est effectuée de manière identique pour l'ensemble des niveaux trophiques, alors que tous les TL ne présentent pas le même degré de variabilité. Des approches plus complexes peuvent être envisagées, par exemple en modifiant les coefficients de pondération de la moyenne mobile pour certains TL, afin de mieux respecter la gamme de variation qui leur est associée. Il est probable, contrairement à ce que montre notre analyse (figure IV.3), que la relation entre le TL moyen et son écart-type soit linéaire. Un élargissement de la fenêtre de lissage proportionnel à la valeur des TL est une possibilité à tester. D'autre part, des spectres trophiques peuvent être construits en appliquant une fonction de distribution d'abondance propre à chaque espèce, déterminée par son TL moyen et sa variabilité inter-individuelle.

- *Cadre statistique de la comparaison des structures trophiques*

A l'inverse d'une description par les catégories trophiques, la comparaison de peuplements différents (dans l'espace ou dans le temps) est plus complexe lorsqu'elle est représentée par l'intermédiaire des niveaux trophiques. Deux approches différentes ont été proposées pour la comparaison statistique des spectres trophiques. L'utilisation d'une analyse multivariée permet de réaliser une typologie des peuplements suivant la forme des spectres trophiques associés aux stations d'échantillonnages. Les informations véhiculées par ces spectres sont intégrées dans les axes factoriels. Leur importance est reflétée par l'ordre de construction de ces axes. Il devient alors possible de comparer la structure trophique des peuplements en effectuant des tests statistiques conventionnels sur les coordonnées factorielles des stations. Une autre approche consiste à représenter la variabilité inter-station autour d'un spectre moyen par une enveloppe de confiance à 95 % de l'abondance des poissons. Les domaines de deux spectres moyens peuvent alors être comparés par simple examen visuel, le recouvrement des enveloppes de confiance indiquant pour un domaine donné que l'abondance des poissons est significativement différente.

6.2 La structure trophique comme indicateur des peuplements

6.2.1 Reproductibilité de l'approche

- *Une description standardisée de la structure trophique des peuplements*

La classification des espèces par catégorie trophique ne répond pas au critère de standardisation nécessaire pour une approche comparative de la structure des peuplements

(classement différent des espèces, définition différente des catégories). L'utilisation de niveaux trophiques par espèce semble apporter une réponse à ce problème. Cependant, elle soulève de nouvelles questions, quant à l'utilisation d'une même valeur de TL pour une espèce observée dans deux milieux différents (à une échelle locale et régionale). En particulier, rien ne permet d'affirmer que différentes populations d'une même espèce présente le même TL moyen assorti d'une même variabilité inter-individuelle. Notre étude sur *Lethrinus nebulosus* et *L. atkinsoni* montre qu'il existe des variations significatives à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie.

- *Notion de structure trophique potentielle*

Il convient de considérer les niveaux trophiques des espèces comme des valeurs standard au même titre que celles de leurs proies. L'intérêt d'utiliser des TL standard est de pouvoir comparer différents contextes environnementaux sans avoir recours à une mesure *in situ* de TL individuels. Dans ces conditions, le spectre trophique d'un peuplement traduit une **structure trophique potentielle**, à défaut de représenter une **structure trophique effective** qui ne peut être mise en évidence que par une mesure directe des TL des espèces, ou par l'utilisation d'un modèle trophique de type Ecopath permettant de reconstituer le réseau trophique en fonction des conditions environnementales. C'est une limite importante de cette approche par les niveaux trophiques, mais une description par les catégories trophiques ne s'affranchit pas de ce problème. Cependant, la comparaison des spectres trophiques, même potentiels, est susceptible d'indiquer des propriétés intéressantes sur l'organisation trophique des poissons récifaux. Si l'obtention de spectres identiques ne permet pas d'affirmer que la structure trophique de deux peuplements est effectivement similaire, l'observation de contrastes importants donne probablement l'indication qu'ils sont marqués par des différences réelles dans leur organisation. Les spectres trophiques offrent une représentation simplifiée d'une organisation très complexe soutenue par des centaines d'espèces, dont l'examen rigoureux nécessiterait la mise en œuvre systématique de lourdes analyses (contenus stomacaux, composition isotopique, modèle de réseau trophique). En ce sens, ils montrent tout leur intérêt pour la formalisation d'indicateurs écologiques, dont l'essence même est de reposer sur des mesures simples. Cette approche doit cependant être validée, en la comparant par exemple avec un spectre trophique effectif obtenu au travers d'une modélisation du réseau trophique.

6.2.2 Vers une « signature trophique » des peuplements en relation avec leur contexte environnemental

- *Structure trophique des peuplements en fonction de leur habitat*

Notre analyse exploratoire a permis de révéler les grandes tendances de la structure trophique de l'ichtyofaune récifale dans les baies de Nouméa et sur l'ensemble du lagon Sud-Ouest. Trois types d'habitat récifal ont été définis à grande échelle : les récifs frangeants, les récifs intermédiaires, et les récifs barrières. Cette classification ne repose pas sur des caractéristiques environnementales précises (telles que la structure de l'habitat, la couverture corallienne, etc.) mais sur des aspects géomorphologiques distinctifs à l'échelle du lagon. Les peuplements associés à ces 3 habitats présentent une structure trophique contrastée, mise en évidence par des différences dans la forme des spectres trophiques. L'un des résultats les plus

marquants est sans nul doute la remarquable constance de la forme des spectres trophiques entre des peuplements géographiquement distincts mais associés au même habitat. Les spectres des récifs frangeants se répètent à différents endroits du lagon, avec une faible variabilité inter-station au sein d'une même zone géographique (domaine de confiance resserré autour du spectre trophique moyen d'une même zone). L'ichtyofaune des baies de Nouméa présente une configuration similaire, malgré des niveaux d'abondance différents. Cette régularité dans la forme des spectres suggère donc l'existence d'un schéma d'organisation caractéristique des peuplements des récifs frangeants du lagon. L'ichtyofaune des récifs barrières se signale également par une structure trophique particulière, qui se reproduit à l'identique dans les 3 zones géographiques échantillonnées. La forme invariante du spectre trophique des peuplements du récif Aboré (échantillonnés à 3 reprises en 5 ans) montre que cette structure fait preuve d'une certaine stabilité. Les peuplements des récifs frangeants et des récifs barrières peuvent donc être identifiés par la forme caractéristique de leurs spectres trophiques, une sorte de **signature trophique** qui permet de les distinguer avec certitude.

A l'inverse, la structure trophique des récifs intermédiaires paraît plus variable, même si de nombreuses similitudes peuvent être observées entre les spectres des différentes zones échantillonnées. Cette plus grande variabilité reflète probablement la définition subjective de cet habitat. Certaines zones échantillonnées se trouvent près de la côte, alors que d'autres sont à proximité de la barrière récifale. Ces zones ont probablement des caractéristiques environnementales (structure de l'habitat, éloignement par rapport à la côte) différentes. Toutefois, au sein de chacune de ces zones, la variabilité inter-station n'excède pas celle qui est observée sur les récifs frangeants et barrières du lagon Sud-Ouest. Il semble donc que la structure trophique des peuplements des récifs intermédiaires présente une certaine homogénéité. Ces spectres moyens traduisent une structure trophique intermédiaire entre celles observées sur les récifs frangeants et les récifs barrières. Ce phénomène suggère l'existence d'un gradient lagonaire transversal dans la structure trophique de l'ichtyofaune récifale, qui reflète l'éloignement des peuplements par rapport à la côte de la Grande-Terre. Le rapprochement de ce gradient avec l'effet des apports terrigènes nécessiterait l'étude approfondie du réseau trophique de ces zones récifales. Une solution alternative consiste à reproduire cette approche descriptive sur d'autres peuplements, dans les lagons de Nouvelle-Calédonie ou ailleurs. La généralisation de cette approche peut en effet permettre de tester la reproductibilité des structures trophiques identifiées dans le lagon Sud-Ouest. A terme, l'établissement d'une collection de spectres trophiques issus de contextes environnementaux et de régions variés peut conduire à l'identification d'une signature trophique de l'ichtyofaune associée à un type d'habitat particulier assortie d'une certaine variabilité.

- *Modification de la structure trophique par les activités humaines*

L'application des spectres trophiques à l'ichtyofaune des baies de Nouméa et du récif Aboré montre que des variations à l'intérieur d'un même type d'habitat peuvent être détectées. La structure trophique des peuplements évolue depuis le fond jusqu'à la sortie des baies. Cette évolution peut être reliée au gradient d'influence terrigène inversement parallèle au degré de confinement des récifs frangeants. Sur le récif Aboré, les spectres trophiques font clairement apparaître des modifications dans l'abondance des peuplements et dans leur structure

trophique. Indépendamment de l'approche utilisée, les données ne permettent pas de conclure à un effet de la pêche. Cependant, les spectres trophiques montrent dans ces 2 cas d'études tout leur intérêt en tant qu'indicateurs de la structure des peuplements. A partir de la signature trophique d'un peuplement en relation avec son habitat, des déformations de la structure trophique semblent pouvoir être détectées et expliquées en partie par des variations du contexte environnemental. Même s'il ne s'agit que de signatures trophiques potentielles, les évolutions traduisent un changement réel dans la structure du peuplement. De la même manière qu'une généralisation de cette approche semble nécessaire afin d'établir une correspondance entre la structure trophique des peuplements et leur habitat, l'étude systématique de peuplements soumis à différents types de perturbations semble intéressante dans la perspective de caractériser l'impact de ces perturbations sur leur structure trophique. Une telle étude permettrait également de mieux définir la sensibilité d'un spectre trophique pour détecter des changements induits par chaque source de perturbation.

CHAPITRE V

Fonctionnement trophique d'un écosystème lagonaire d'atoll

Une analyse de l'organisation fonctionnelle des poissons à
l'échelle d'un écosystème

INTRODUCTION

Après avoir abordé l'influence de la structure de l'habitat à l'échelle des populations, et l'influence du contexte environnemental à l'échelle des peuplements, il convient à présent de s'intéresser à l'organisation des communautés au sein de l'écosystème. L'objectif de ce dernier chapitre est de représenter la structure et le fonctionnement du réseau trophique d'un écosystème corallien. Plus spécifiquement, ce chapitre est destiné à relier l'organisation trophique des communautés biologiques et la dynamique trophique de l'écosystème, en s'intéressant en particulier au rôle fonctionnel des poissons dans l'équilibre des communautés.

L'approche développée pour répondre à ces objectifs repose sur la construction d'un modèle de réseau trophique appliqué à l'écosystème lagunaire de l'atoll d'Ouvéa. Outre la reconstitution de ce réseau grâce aux nombreuses estimations disponibles sur les organismes de l'atoll, cette approche de modélisation offre la possibilité d'étudier les propriétés fonctionnelles de l'écosystème. Ce chapitre permet également de tester la validité de certaines hypothèses formulées dans les chapitres précédents, en particulier nos résultats relatifs à l'estimation de l'abondance des poissons par comptage visuel, et la qualité d'une représentation de la structure trophique à l'aide des niveaux trophiques standard. On présente dans un premier temps l'approche Ecopath utilisée pour la modélisation des écosystèmes, puis une synthèse des résultats obtenus par cette approche dans le cadre des écosystèmes coralliens.

1 CONTEXTE, PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS DE L'ETUDE

1.1 L'intérêt d'une approche intégrée des écosystèmes récifaux

En dépit des nombreuses études sur le métabolisme récifal (voir Kinsey 1985, Sorokin 1990), le fonctionnement trophodynamique des écosystèmes récifaux reste mal compris. La forte diversité biologique des communautés entraîne une grande complexité dans les interactions trophiques qu'il est difficile d'appréhender. La productivité de ces écosystèmes, généralement situés dans des zones océaniques oligotrophes, semblerait s'expliquer par un recyclage très efficace de la matière organique (voir chapitre I, §1.2.1). Les détritiques, produits en abondance, seraient ainsi un élément essentiel du réseau trophique des écosystèmes coralliens (Hatcher 1983, Alongi 1988). D'autre part, l'efficacité écotrophique³³ de l'ensemble des consommateurs

³³ L'efficacité écotrophique d'une espèce ou d'un groupe d'espèces est la part de sa production qui est transférée dans le réseau trophique (par consommation) ou qui est exportée hors de l'écosystème.

serait très élevée, indiquant une optimisation de l'utilisation des ressources secondaires par les niveaux trophiques supérieurs (Erez 1990, Sorokin 1990).

Si ces connaissances favorisent la compréhension globale de la production des bas niveaux trophiques des écosystèmes récifaux, la dynamique des interactions trophiques reste mal comprise dans la partie supérieure du réseau trophique. Les facteurs de contrôle de l'organisation des peuplements de poissons (influence des ressources, importance de la prédation) doivent être identifiés, en particulier pour anticiper les effets directs et indirects des perturbations qui s'exercent sur les écosystèmes récifaux.

Le mode de fonctionnement des écosystèmes coralliens est donc au centre de nombreuses interrogations. Les changements de régime, en particulier le remplacement des coraux par des algues, se produisent-ils en réponse à une pression de pêche trop importante, ou bien existe-t-il d'autres phénomènes (tels que l'eutrophisation) qui concourent à déséquilibrer les communautés ? La compréhension du fonctionnement des écosystèmes récifaux nécessite une approche globale, qui intègre l'ensemble des organismes impliqués dans le réseau trophique. Cette approche doit conduire à identifier les processus trophiques déterminant l'équilibre des écosystèmes, et caractériser les espèces exerçant un rôle clé dans le maintien de cet équilibre. En particulier, l'approche Ecopath, fondée sur le regroupement des organismes en fonction de leur rôle trophique dans un écosystème, semble s'imposer dans le contexte particulier des récifs coralliens, où la forte diversité biologique et la complexité des interactions rendent difficile une compréhension globale de la dynamique du réseau trophique.

D'autre part, l'approche trophodynamique est au centre de la recherche d'indicateurs de changements dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes en réponse aux perturbations (en particulier la pêche). La disponibilité des ressources et le risque de prédation figurant parmi les forces majeures qui influencent la dynamique des populations (Cohen *et al.* 1993), s'intéresser à l'organisation des réseaux trophiques et à la dynamique des interactions trophiques offre de réelles perspectives pour l'identification d'indices permettant de détecter ces changements à l'échelle des écosystèmes (Costanza 1992).

1.2 L'approche Ecopath

Le modèle Ecopath (Polovina 1984, Christensen et Pauly 1992, Pauly *et al.* 2000, Christensen et Walters 2004) permet de modéliser le réseau trophique d'un écosystème en estimant la biomasse de ses constituants biologiques et les flux de biomasse qui circulent entre eux. Jusqu'à présent, cette approche a surtout été employée pour étudier l'impact de la pêche sur les écosystèmes marins exploités. Le modèle permet en particulier de comprendre l'effet des captures sur la structure et le fonctionnement trophique des écosystèmes, et d'estimer la biomasse qui peut être exploitée sans entraîner de perturbation excessive sur l'équilibre trophique. A ce jour, plus de 150 modèles d'écosystèmes marins ont été publiés (Christensen et Pauly 2004).

L'approche Ecopath repose sur la reconstitution d'un réseau trophique à l'aide d'un modèle structuré en compartiments. Chaque compartiment rassemble les espèces supposées occuper le même rôle trophique dans l'écosystème (*i.e.*, des espèces qui utilisent les mêmes ressources

et qui sont consommées par les mêmes prédateurs). Les compartiments sont connectés entre eux par des flux de biomasse (interactions trophiques) sur une période de temps donnée. Le modèle offre ainsi une représentation moyenne de la biomasse des différents éléments et de leurs interactions trophiques sur la période de temps considérée. Son élaboration repose sur des estimations de biomasse, du taux de production, du taux de consommation, du régime alimentaire des différents compartiments et des captures effectuées par la pêche. Deux équations sont à la base du modèle. La première, dite de « flux sortant », décrit le devenir de la production de biomasse d'un compartiment dans l'écosystème :

$$\begin{aligned} \text{production de (i)} &= \text{prédation sur (i)} \\ &+ \text{captures sur (i)} \\ &+ \text{autre mortalité de (i)} \\ &+ \text{exportation de (i)} \\ &+ \text{accumulation de (i)} \end{aligned}$$

Pour un compartiment (i), le gain de biomasse par production égale les pertes par prédation, par la pêche, et par d'autres sources de mortalité (maladies, vieillesse). Ce principe suppose que la biomasse d'un compartiment est conservée dans l'écosystème sur la période modélisée. La biomasse perdue par mortalité indépendamment de la prédation et de la pêche contribue directement au pool de détritus. Le bilan de masse du compartiment est donc supposé être équilibré. Des termes d'exportation et d'accumulation de biomasse peuvent cependant être spécifiés pour équilibrer les pertes et les gains. Un compartiment qui accumule de la biomasse n'est pas stationnaire sur la période considérée.

Conjointement à l'équilibre de masse, le principe de la conservation de l'énergie à l'intérieur d'un compartiment doit être respectée. La deuxième équation du modèle Ecopath traduit ce principe appliqué à chaque compartiment :

$$\begin{aligned} \text{consommation} &= \text{production} \\ &+ \text{respiration} \\ &+ \text{nourriture non assimilée} \end{aligned}$$

La construction du réseau trophique repose finalement sur un ensemble de relations linéaires (autant de relations qu'il y a de compartiments) résolues à l'état d'équilibre. L'utilisateur introduit différents paramètres pour l'ensemble des compartiments (voir §2), et une routine de paramétrage estime les paramètres manquants, et vérifie que les différentes estimations sont mutuellement compatibles. Si l'équilibre du modèle n'est pas atteint (*i.e.*, les gains et les pertes d'un compartiment ne sont pas équilibrés), l'utilisateur doit ajuster les différents paramètres afin de parvenir à une solution globale qui satisfasse la contrainte d'équilibre de masse et d'énergie pour l'ensemble des compartiments. Un réseau de flux trophiques est alors généré à partir de cette solution. La représentation obtenue est jugée satisfaisante en fonction de la pertinence des hypothèses écologiques sur lesquelles reposent les ajustements qui ont été effectués.

Le logiciel Ecopath construit finalement un diagramme de flux qui offre une vision synthétique de la structure du réseau trophique (figure V.1). Outre l'ensemble des mesures de flux et de biomasses associées à ce réseau trophique, le logiciel fournit différentes estimations concernant les compartiments (flux de biomasse vers les détritits, niveau trophique fractionnel, indice d'omnivorie, etc.) et le système dans sa globalité (somme totale des flux, production primaire totale, rapport production/respiration, etc.). L'ensemble de ces estimations permet d'analyser la structure du réseau et de formuler des hypothèses sur son fonctionnement. Enfin, de nombreux indices permettent de caractériser la topologie du réseau, sa dynamique, et l'état de l'écosystème (voir Christensen *et al.* 2000, Christensen et Walters 2004).

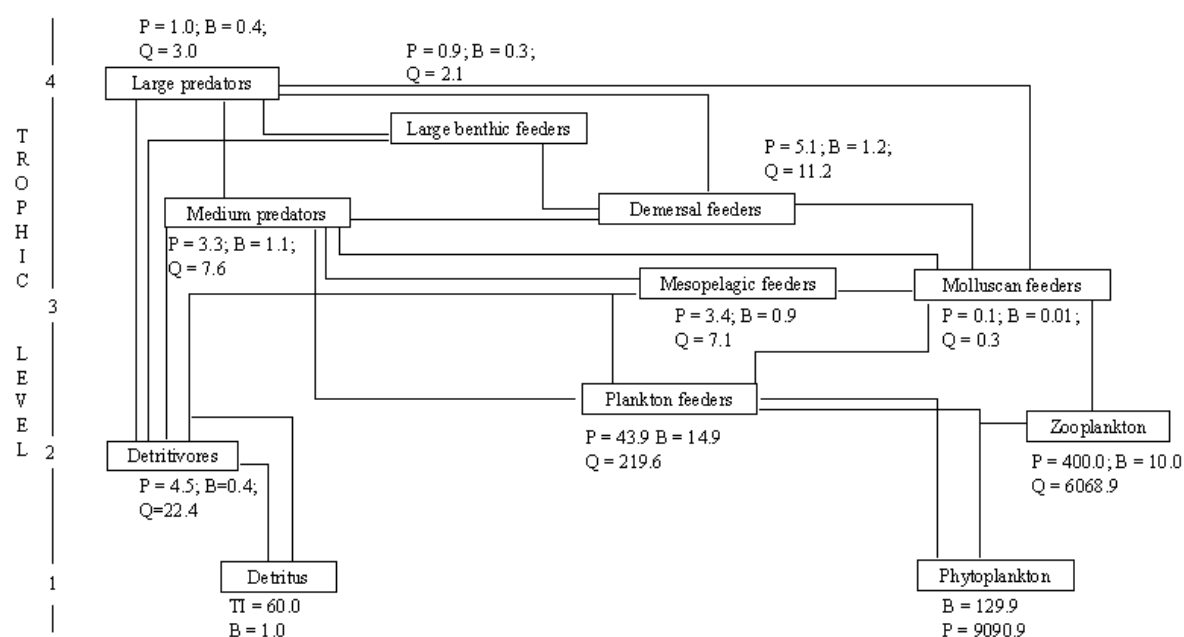


Figure V.1. Diagramme synthétique du réseau trophique d'un écosystème (plateau continental du Sud-Ouest de l'Inde en 1996, Vivekanandan 2002). Les compartiments biologiques sont positionnés verticalement selon leur niveau trophique. Les liens entre chaque compartiment correspondent aux flux de biomasse par consommation (liens trophiques). B : biomasse (t/km), P : production (t/km); Q : consommation (t/km).

Des développements récents ont complété l'approche statique du modèle Ecopath par des modèles permettant de simuler la dynamique du réseau trophique d'un écosystème. Le modèle Ecosim (Walters *et al.* 1997) permet ainsi de simuler l'évolution dans le temps d'un réseau trophique modélisé à l'aide d'Ecopath. La composante spatiale peut également être intégrée dans ce type d'approche, grâce au modèle Ecospace (Walters *et al.* 1999) qui permet de simuler la dynamique spatiale d'un modèle à l'équilibre en incorporant les aspects temporels développés par Ecosim.

1.3 Les modèles trophiques d'écosystèmes coralliens

1.3.1 Les applications du modèle Ecopath en milieu corallien

A notre connaissance, les approches de modélisation Ecopath publiées à ce jour sur des écosystèmes coralliens sont au nombre de huit (tableau V.1). Certaines applications incluent plusieurs modèles construits pour comparer des habitats (Arias-González 1993, 1998) ou des zones caractérisées par différentes pressions de pêche (Arias-González 1998). Les surfaces couvertes par les écosystèmes modélisés varient considérablement (de 1 à 10 000 km²). La structure de l'habitat benthique diffère également en fonction de l'échelle spatiale : zones lagunaires avec bancs récifaux, récifs frangeant ou barrière, zone strictement corallienne ou incluant d'autres habitats (herbiers, fonds meubles, mangroves).

Table V.1. Modèles Ecopath d'écosystèmes coralliens. La notion d'écosystème corallien est utilisée au sens large, dans la mesure où plusieurs habitats sont en réalité considérés dans ces modèles. Le nombre total de groupes (détritux exclus) et le nombre de groupes de poissons sont donnés pour chaque modèle. *n.s.* : non spécifié.

Site	Habitats	Superficie (km ²)	Groupes	Poissons	Source
Indo-Pacifique					
French Frigate Shoals <i>Hawaï</i>	récifo-lagonaire	1 200	15	7	Polovina (1984)
Bolinao <i>Philippines</i>	platier frangeant	240	25	13	Aliño <i>et al.</i> (1993)
Moorea <i>Polynésie</i>	récif frangeant	< 1	42	13	Arias-González (1993)
Moorea <i>Polynésie</i>	récif barrière	< 1	45	16	Arias-González (1993)
GBR Nord <i>Australie</i>	récifo-lagonaire	10 000	24	8	Gribble (2000, 2003)
Rib Reef (GBR) <i>Australie</i>	récifo-lagonaire	5	24	16	Tudman (2001)
Caraïbes					
Looe Key Reef <i>Floride</i>	récifo-lagonaire	30	19	9	Venier et Pauly (1997)
Virgin islands <i>Caraïbes</i>	complexe frangeant	n.s.	20	9	Opitz (1993, 1996)
Yucatan* <i>Mexique</i>	récifs	n.s.	12	7	Arias-González (1998)

* Dans cette étude, un modèle a été établi sur les communautés de l'arrière-récif, du front récifal et de la pente récifale dans 3 sites différents (9 modèles au total).

Le nombre de groupes écologiques varie selon les modèles (de 12 à 46 compartiments vivants). La représentation des poissons diffère également, les groupes de poissons occupant entre 1/3 et 2/3 de l'ensemble des compartiments. Les tortues et les oiseaux sont parfois considérés (Polovina 1984, Opitz 1993, Venier et Pauly 1997, Gribble 2000). Les biomasses des poissons sont généralement estimées à partir des comptages visuels et des relations taille-poids. Des relations empiriques permettent d'estimer les taux de production et de consommation de nombreux organismes (voir §2, et Opitz 1993, 1996, Arias-González 1993).

La structure des modèles traduit généralement les objectifs poursuivis. Si ces applications sont destinées dans un premier temps à reconstituer le réseau trophique, avec une mise en cohérence de mesures de biomasse effectuées sur le terrain, certains modèles sont utilisés pour identifier les besoins en termes de données sur certains compartiments (*e.g.*, Aliño *et al.* 1993). D'autres modèles se focalisent sur l'analyse approfondie de la structure du réseau trophique et de son fonctionnement. Le mode de fonctionnement de l'écosystème est caractérisé suivant l'influence exercée par la prédation (contrôle de type « *top-down* ») ou par les ressources natives et régénérées (contrôle de type « *bottom-up* ») sur l'équilibre global et la structure du réseau trophique (Polovina 1984, Arias-González 1993, Opitz 1993, 1996, Arias-González *et al.* 1997, Venier et Pauly 1997). Le modèle développé par Arias-González (1993) sur les récifs de Moorea est de ce point de vue particulièrement abouti (plus de 40 groupes écologiques considérés, dont 1/3 seulement relatifs aux poissons).

Sans pour autant délaisser les aspects écologiques de la modélisation, Arias-González (1998) compare différents écosystèmes coralliens en fonction de leur niveau d'exploitation par la pêche. Les modèles sont relativement simples (12 compartiments vivants) et ont une structure identique afin de faciliter la comparaison des réseaux trophiques suivant l'intensité de la pression de pêche. Les modèles de Gribble (2000, 2003) et Tudman (2001) sont également utilisés comme outil d'analyse de l'impact de la pêche sur l'écosystème. Les espèces exploitées sont ici distinguées des autres groupes écologiques, et les modèles servent de base à des simulations dynamiques (Ecosim et Ecospace) pour étudier les conséquences de différents régimes d'exploitation sur l'ensemble des compartiments. Les résultats permettent alors d'élaborer des scénarios de gestion destinés à optimiser l'exploitation des ressources avec un minimum de dommages collatéraux pour l'écosystème.

1.3.2 Synthèse des résultats obtenus sur le fonctionnement trophique des écosystèmes coralliens

De nombreux modèles Ecopath appliqués aux écosystèmes coralliens s'accordent sur plusieurs points (Opitz 1993, 1996, Arias-González 1993, Venier et Pauly 1997) : (1) la complexité du réseau trophique en raison des nombreux liens trophiques qui s'établissent entre les différents groupes, (2) une production phytoplanctonique faible par rapport à la production primaire benthique, (3) un recyclage très efficace de la matière détritique, et (4) des efficacités écotrophiques élevées sur les niveaux trophiques intermédiaires (invertébrés benthiques et petits poissons) en raison d'une forte pression de prédation. Ces résultats s'accordent globalement avec les hypothèses qui ont été formulées par ailleurs sur le fonctionnement trophique des écosystèmes coralliens (voir Kinsey 1985, Alongi 1988, Ducklow 1990, Erez 1990, Sorokin 1990).

Le modèle de Polovina (1984) souligne l'importance de la prédation dans le contrôle du réseau trophique étudié. L'efficacité écotrophique des niveaux trophiques intermédiaires est très élevée (85 % de la production animale est consommée par le système). A l'inverse, une large part de la production primaire n'est pas utilisée. Le modèle suggère donc que l'équilibre du réseau trophique est régulé par les niveaux trophiques supérieurs (Polovina 1984, Grigg *et al.* 1984). L'importance d'un contrôle de type « *top-down* » laisse supposer qu'un relâchement de

prédation entraînerait une augmentation de biomasse des niveaux trophiques inférieurs. Si elle s'avère exacte, cette supposition indiquerait que l'exploitation des prédateurs provoquerait une prolifération de leurs proies (Grigg *et al.* 1984, Munro et Williams 1985). L'effet d'un relâchement de prédation sur les poissons proies a été démontré expérimentalement (Caley 1993, Hixon et Beets 1993, Carr et Hixon 1995), mais pas dans un contexte d'exploitation par la pêche (Jennings *et al.* 1995, Jennings et Polunin 1997, Russ et Alcala 1998, mais voir Graham *et al.* 2003). D'autre part, le modèle de Polovina (1984) suggère qu'en raison d'une mortalité élevée par prédation, les niveaux trophiques intermédiaires peuvent difficilement supporter un facteur de mortalité supplémentaire qui serait provoqué par les captures. L'utilisation des ressources animales étant optimale, leur exploitation aurait des conséquences importantes sur la biomasse des prédateurs.

Dans son analyse détaillée du réseau trophique des récifs frangeant et barrière de Moorea, Arias-González (1993) montre que la principale voie d'entrée de la matière et de l'énergie dans le réseau trophique est l'utilisation des détritiques. Ces détritiques sont produits en masse dans l'écosystème à tous les niveaux trophiques, en particulier par les producteurs primaires. La production primaire benthique ne contribue pas directement à la dynamique du réseau trophique (faible efficacité écotrophique), mais participe à la constitution d'un pool de matière détritique par dégradation de ce qui n'est pas consommé. Ce pool de ressources régénérées est exploité par de nombreux organismes comme le suggère l'importance des flux issus des détritiques. Par ailleurs, le modèle souligne l'intensité de la mortalité par prédation.

En Australie, Tudman (2001) démontre que de larges apports en zooplancton sont nécessaires pour sustenter les poissons planctonophages, qui représentent 35 % de la biomasse totale des poissons. Ainsi, le paradigme selon lequel les écosystèmes coralliens parviennent à se développer dans des zones oligotrophes grâce à un recyclage efficace de la matière produite dans le système ne s'applique pas au plateau continental de la Grande Barrière de Corail (Tudman 2001). En particulier, le recyclage des détritiques est faible par rapport aux autres écosystèmes coralliens modélisés.

De manière générale, la plupart des modèles sont confrontés à la difficulté d'équilibrer les niveaux trophiques intermédiaires, sous l'influence d'une forte pression de prédation. En plus de la modification habituelle des rations alimentaires, l'équilibre global du modèle est obtenu en introduisant de la biomasse exogène dans le système (*e.g.*, importation de biomasse zooplanctonique, voir Tudman 2001), ou en augmentant la biomasse de certains niveaux trophiques (Aliño *et al.* 1993, Opitz 1993, Venier et Pauly 1997, Gribble 2000). En particulier, l'augmentation des estimations de biomasse des petits poissons se justifie par une mauvaise détection lors des comptages visuels (Opitz 1993, Venier et Pauly 1997).

1.4 Problématique et objectifs

1.4.1 Limites des connaissances actuelles sur les réseaux trophiques des récifs coralliens

Appréhender la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques des récifs coralliens nécessite d'avoir recours à une représentation synthétique de l'organisation de ces

écosystèmes, capable d'identifier les flux majeurs de biomasse et d'énergie entre les différents niveaux trophiques. Cet effort de simplification est nécessaire en raison de la complexité des interactions trophiques, la forte diversité biologique, et l'insuffisance de nos connaissances actuelles sur certains organismes récifaux (biomasse, taux de production et de consommation).

La plupart des études sur le métabolisme récifal se sont focalisées sur les premiers échelons du réseau trophique. Les poissons, voire les invertébrés benthiques, sont rarement considérés dans ces bilans énergétiques. La construction d'un modèle Ecopath offre donc la possibilité de représenter un réseau trophique complet en intégrant les niveaux trophiques intermédiaires et supérieurs. Au carrefour de différentes disciplines biologiques, cette approche permet de confronter l'ensemble des estimations disponibles sur un écosystème donné, et de rechercher un équilibre écologique cohérent entre ces estimations. Elle peut faire apparaître des biais associés à ces estimations, ou souligner des connaissances insuffisantes sur certains compartiments biologiques, alors qu'ils sont potentiellement importants pour l'équilibre de l'écosystème. L'approche Ecopath, généralement utilisée pour explorer l'influence de la pêche sur la structure d'un écosystème, peut également faciliter notre compréhension sur le fonctionnement global du réseau trophique.

En comparaison avec d'autres écosystèmes, le modèle Ecopath a été peu appliqué en milieu récifal. Les modèles qui ont été construits sont associés à des échelles spatiales et des habitats variés, ce qui ne facilite pas l'émergence de règles générales sur le fonctionnement trophique de ces écosystèmes. Ce type d'approche doit être développé afin d'améliorer la compréhension des principaux processus trophiques responsables des structures observées. Outre des aspects fonctionnels liés à la dynamique trophique de ces écosystèmes, une telle représentation peut permettre de répondre à de nombreuses questions soulevées par l'approche descriptive des peuplements. Quelle adéquation existe-t-il entre une simple représentation de l'ichtyofaune par comptage visuel, et une représentation qui tienne compte de l'ensemble des organismes de l'écosystème ? La structure trophique appréhendée à l'échelle des peuplements est-elle un bon indicateur de l'organisation des poissons dans l'écosystème ? D'autre part, la contrainte d'équilibre d'un modèle Ecopath permet de vérifier si les estimations obtenues sur les poissons par comptage visuel sont compatibles avec les estimations effectuées sur le reste de la biocénose. La construction d'un modèle trophique peut donc permettre de vérifier la cohérence des estimations de densité ou de biomasse réalisées sur les poissons.

1.4.2 Objectifs de l'étude

Dans ce contexte, la présente étude vise à modéliser le réseau trophique d'un écosystème d'atoll. Au début des années 90, l'atoll d'Ouvéa a fait l'objet d'une large couverture scientifique. Peu d'écosystèmes coralliens bénéficient à ce jour d'un ensemble aussi complet de mesures *in situ* sur les communautés biologiques, obtenues sur une période de temps aussi courte (1 an). L'atoll d'Ouvéa présente ainsi toutes les qualités d'un site modèle pour l'étude du fonctionnement trophique d'un écosystème récifo-lagunaire océanique.

Un modèle Ecopath du réseau trophique de l'atoll est en cours de réalisation. L'objectif est d'analyser la structure et le fonctionnement trophique de l'ensemble de l'atoll, en tenant compte des particularités liées au milieu récifal et au milieu lagunaire. Le traitement séparé de

ces deux habitats doit conduire à une description du réseau trophique des récifs et du lagon, tout en identifiant les liens trophiques supposés entre ces deux milieux. La finalité de cette approche, outre l'amélioration des connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes d'atoll, est de disposer d'un outil de représentation de l'écosystème d'Ouvéa pour l'aide à la décision dans le cadre de la gestion des ressources halieutiques.

Dans ce cadre général, on présente ici le modèle Ecopath appliqué au lagon d'Ouvéa. Cette première étape permet à la fois de tester la démarche de modélisation et de mettre en cohérence l'ensemble des estimations effectuées sur les organismes lagunaires. La structure du modèle est tout d'abord présentée en termes de biomasse et de flux trophiques transitant entre les différents compartiments biologiques. Le réseau trophique ainsi reconstitué offre la possibilité de confronter les différentes méthodes d'estimation d'abondance des poissons discutées dans le chapitre II, et en particulier de justifier notre choix concernant l'estimation de la densité par des modèles de détection. Les propriétés fonctionnelles du réseau trophique sont ensuite abordées avec l'objectif de caractériser sa dynamique et les processus trophiques qui contrôlent l'équilibre des communautés. De plus, le modèle fournit certains indices écosystémiques dont l'intérêt comme indicateurs écologiques est discuté. Ce modèle permet finalement de confronter une représentation de la structure trophique de l'ichtyofaune par des niveaux trophiques standard (voir chapitre IV) avec une description fondée sur des niveaux trophiques calculés par le modèle.

2 MODELE TROPHIQUE DU LAGON D'OUVEA

Les résultats de cette analyse sont présentés dans l'article suivant :

Bozec Y.-M., D. Gascuel, M. Kulbicki (2004) Trophic model of lagoonal communities in a large open atoll (Uvea, Loyalty islands, New Caledonia). Aquatic Living Resources, 17: 151-162.

Trophic model of lagoonal communities in a large open atoll (Uvea, Loyalty islands, New Caledonia)*

Yves-Marie Bozec^{1,2,a}, Didier Gascuel¹ and Michel Kulbicki²

¹ Département Halieutique, UPR Mesh, Ensar, 65 rue de St-Brieuc, CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France

² Unité de recherche CoRéUs, Institut de recherche pour le développement (IRD), BP A5, 98848 Nouméa Cedex, New Caledonia

Received 3 March 2004; Accepted 9 June 2004

Abstract – A mass-balanced trophic model was developed for the coral reef lagoon of Uvea atoll (New Caledonia) using the Ecopath software. The model accounts for both pelagic and soft-bottom communities to describe the whole trophic structure and biomass flows in the shallowest part of the atoll lagoon. Phytoplankton production approximately equals the benthic primary production. Benthic biomass accounts for more than 80% of the total living biomass in the shallow lagoon. The benthic domain requires input of food from the pelagic system (mainly zooplankton) and from adjacent areas to sustain the biomass of predatory fishes. Predation pressure was found to be a major force structuring the food web, but it is also suggested that water circulation within the lagoon influences the amount of primary resources, such as plankton, benthic microphytes and detritus.

Key words: Atoll lagoon / Food web / Trophic structure / Pelagic and demersal fishes / Soft-bottom communities

Résumé – **Modèle trophique des communautés lagunaires dans un atoll ouvert de grande taille (Ouvéa, îles Loyautés, Nouvelle-Calédonie).** Un modèle trophique utilisant le logiciel Ecopath a été développé sur les communautés biologiques du lagon de l'atoll d'Ouvéa (Nouvelle-Calédonie). Le modèle intègre les communautés benthiques et pélagiques pour la description de la structure trophique de la zone lagunaire peu profonde de l'atoll. La production phytoplanctonique est du même ordre de grandeur que la production primaire benthique. La biomasse du domaine benthique représente 80 % de la biomasse totale de cette partie du lagon, et nécessite des apports provenant du système pélagique (principalement du zooplancton) et des habitats adjacents pour soutenir la consommation des poissons prédateurs. La prédation exerce une pression majeure sur la structure trophique, mais la circulation des eaux lagunaires est également supposée contrôler la quantité des ressources primaires, telles que le plancton, le microphytobenthos et les détritus.

1 Introduction

Coral reef ecosystems are very productive and support a high concentration of life (Odum and Odum 1955). As shown in other marine ecosystems, fishing activities may strongly affect the biological interactions between reef organisms (e.g., Hughes 1994; Roberts 1995). This challenges the understanding of the structure and dynamics of those complex ecosystems, in order to develop an ecosystem-based approach for the management of coral reef resources.

Several comprehensive studies on the trophic interactions between reef organisms have been conducted using an ecosystem modelling approach (e.g., Polovina 1984; Opitz 1993; Johnson et al. 1995; Arias-González 1997; Tudman 2001).

Such studies have focused on the most productive zones, i.e., the hard substrate of coral reefs, whereas sandy bottoms of the reef-protected lagoons have received far less attention (Johnstone 1990; Niquil et al. 1999). In some atoll lagoons, the planktonic food web was intensively studied (Niquil et al. 1999), but comprehensive studies coupling the benthic and the pelagic systems are scarce (but see Charpy and Charpy-Roubaud 1990, 1991). Above all, fish communities are seldom included, leading to an incomplete description of the whole trophic structure of lagoonal systems.

One limitation of ecosystem-based research on coral reefs is that information is often missing for some ecological compartments. An extensive ecological survey was conducted by IRD on the reef and lagoon areas of Uvea atoll (New Caledonia) in the early 90s. This provided information for most ecological compartments of this ecosystem. The present study applies a mass-balanced trophic model to the biological

* Appendix C is only available in electronic form at <http://www.edpsciences.org/alr>

^a Corresponding author: bozec@roazhon.inra.fr

communities of the shallowest part of Uvea lagoon, using the Ecopath software (Christensen and Pauly 1992). As a first step, we focused our model on the shallow lagoon where the sampling effort was optimal. By doing so, some parameters can be calibrated and used in a future work for studying the whole ecosystem. Our model of trophic interactions aimed at (1) integrating scientific data on functional groups (both benthic and pelagic) into a cohesive framework (2) complementing current knowledge on atoll lagoons by quantifying biomass, production and consumption rates, and (3) stating hypotheses on the trophic links between the shallow lagoon and the surrounding habitats of the atoll.

2 Material and methods

2.1 Study site

Uvea is a large open atoll (872 km², Kulbicki 1995) located in the northern part of the Loyalty Archipelago (north east of New Caledonia). The lagoon is triangular in shape (Fig. 1) and encircled by a barrier reef topped by a set of low coral islets (the Northern and Southern Pleiades). The lagoon bottom is formed by an homogeneous fine sediment layer (Chevillon 1994) covering a fairly smooth limestone tab (Garrigue et al. 1998). Sediment thickness is generally low (averaging 5.4 cm depth) and hard substrates (limestone tab with scattered small coral patches) cover 30% of the lagoon bottom (Garrigue et al. 1998). The main island closes the lagoon in the eastern part, whereas the barrier is intersected by reef-flat spillways and passes which promote water exchanges with the surrounding ocean. A previous study of hydrological parameters (Le Borgne et al. 1993, 1997) has underlined that Uvea lagoon is highly oligotrophic with fairly homogeneous waters. The close values of temperature, salinity and nutrient inside and outside the lagoon, and the low values of biomass of phytoplankton and zooplankton indicate that water exchanges between the two environments are important (Le Borgne et al. 1997). The atoll has a well marked east-to-west slope which results in an increasing depth from the main island to Anemata pass, a wide deep pass in the western part. A fault line divides the lagoon in two parts, one on each side of the 20-m isobath: (1) a shallow lagoon on the east, protected from trade winds by the main island; (2) a deeper zone on the west, largely opened towards the ocean. The present study concerns the shallow lagoon only, which accounts for 3/4 of the whole lagoonal surface.

2.2 Basic modelling

The Ecopath modelling approach (Christensen and Pauly 1992; Christensen and Walters 2004) is based on the assumption of mass-balance, i.e. flows to and from each group of the model are balanced as follows:

$$P_i = Y_i + B_i M_{2i} + E_i + BA_i + B_i M_{0i} \quad (1)$$

where P_i is the production rate for the group i , Y_i the total fishery catch of i , B_i the total biomass of i , M_{2i} the mortality

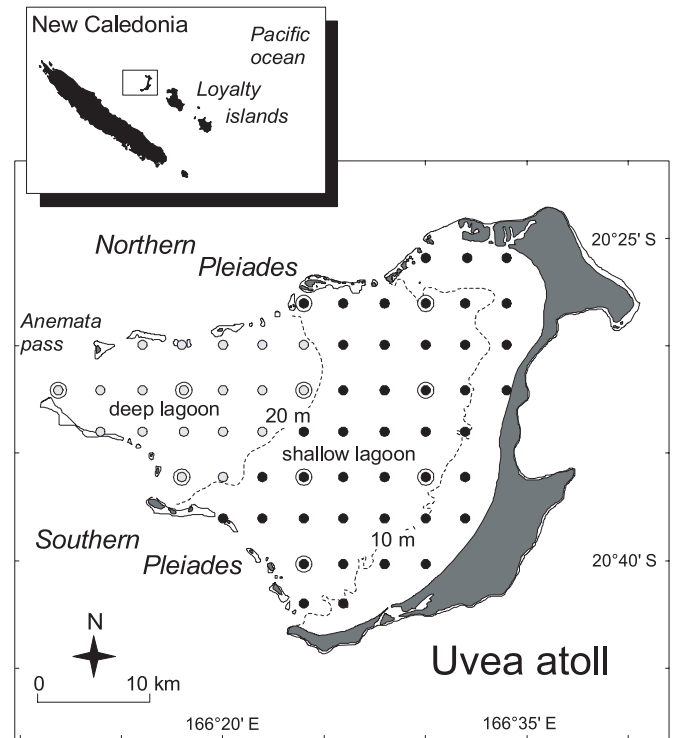


Fig. 1. Map of Uvea atoll showing the distribution of benthic sampling stations in the shallow lagoon (solid black circles, $n = 43$), delimited for the needs of the present study by the 20-m isobath. Grey circles refer to deep lagoon sampling stations, whereas doubled circles indicate stations where pelagic sampling was also conducted ($n = 6$).

rate of i by predation, E_i the net migration rate of i (emigration less immigration), BA_i the biomass accumulation rate for i , and M_{0i} the “other mortality” rate for i . The predation mortality rate expresses the trophic link between the group i and its predators j as follows:

$$M_{2i} = \sum B_j (Q/B)_j DC_{ji}$$

where B_j is the biomass for a predator j , $(Q/B)_j$ the consumption/biomass ratio for the given predator j and DC_{ji} the contribution of i to the diet of the predator j . The “other mortality” includes all mortality not elsewhere included (e.g., natural mortality, mortality by starvation, etc.) and is internally computed from:

$$M_{0i} = (1 - EE_i)(P/B)_i$$

where $(P/B)_i$ is the production/biomass ratio of i and EE_i the trophic efficiency defined as the proportion of the production of i that is utilized in the system (i.e., through predation by j , fishing or migration).

The Ecopath software solves the set of Eq. (1) (one for each group i) for one of the following parameters: B , P/B , Q/B and EE . Hence, at least three of these four parameters are required as input. A second assumption is that energy balance of a group is ensured as follows:

$$Q_i = P_i + R_i + GS_i \quad (2)$$

Table 1. Source of input data values for the Uvea shallow lagoon model. Calculations are detailed in Appendix A.

Trophic group	Biomass	P/B	Q/B
PF Large piscivores	<i>in situ</i> estimation (Kulbicki et al. 1994)	Empirical relationships (Pauly 1980)	Empirical relationships (Palomares and Pauly 1999; Froese and Pauly 2000)
PF Large planktivores			
PF Small pelagics	Model estimation	Polovina (1984)	Polovina (1984)
DF Sharks	Gribble 2000	Gribble (2000)	Gribble (2000)
DF Demersal fishes (8 groups)	<i>in situ</i> estimation (Kulbicki et al. 1994)	Empirical relationships (Pauly 1980)	Empirical relationships (Palomares and Pauly 1999; Froese and Pauly 2000)
Cephalopods	Model estimation	Opitz (1993)	Opitz (1993)
Macrobenthic invertebrates (5 groups)	<i>in situ</i> estimation (Clavier et al. 1992)	Allometric relationships (Banse and Mosher 1980)	Empirical relationships (Appendix A)
Meiofauna	<i>in situ</i> estimation (Boucher, unpubl. data)	Buat (1996)	Model estimation
Zooplankton	<i>in situ</i> measurements (Le Borgne et al. 1993)	Estimated from excretion (Le Borgne et al. 1993; Le Borgne 1978)	Estimated from excretion (Le Borgne et al. 1993; Le Borgne 1978)
Corals-zooxanthellae	<i>in situ</i> estimation of coral cover (Kulbicki et al. 1993) and empirical relationship (Odum and Odum 1955)	Sorokin (1993)	Sorokin (1993)
Phytoplankton	<i>in situ</i> Chl <i>a</i> concentrations (Le Borgne et al. 1993)	<i>in situ</i> experimentations (Le Borgne et al. 1993)	
Benthic macrophytes	<i>in situ</i> estimation (Clavier et al. 1992)	Model estimation	
Benthic microphytes	<i>in situ</i> Chl <i>a</i> concentrations (Clavier and Boucher, unpubl. data)	<i>in situ</i> measurement (Clavier, unpubl. data)	
Detritus (column)	<i>In situ</i> estimation (Le Borgne et al. 1993)		
Detritus (sediment)	<i>In situ</i> estimation (Boucher, unpubl. data)		

PF: pelagic fish; DF: demersal fish.

where R_i is the respiration of group i and GS_i is the part of consumption that is not assimilated defined as:

$$GS_i = Q_i (1 - AE_i)$$

where AE_i is the assimilation efficiency of group i .

2.3 Input data and model structure

The data were collected during cruises conducted from 1991 to 1992, except for meiofauna (Boucher, unpubl. data) and benthic primary production (Clavier, unpubl. data) assessed in 1994. The parametrization is based on an assumption of mass-balance over the 1991-92 period. Instead we mainly used as input parameters averaged values over a one-year period which is usually applied in Ecopath models.

We decided to describe the trophic structure of Uvea shallow lagoon through 25 trophic groups (Fig. 4), based on taxonomic criteria, trophic role, size and quality of field data. We thus defined two detrital compartments (in the sediment and water column), and the following 23 living groups (Table 1): pelagic fishes (3 groups), demersal fishes (8 groups), cephalopods (mainly squids), macrobenthic invertebrates (5 groups), meiofauna, zooplankton, corals,

phytoplankton, benthic macrophytes and benthic microphytes. Values of group biomass were estimated from *in situ* observations, except for two groups (cephalopods and small pelagics). Production and consumption were derived from empirical relationships or from various sources (Table 1). All calculations for the estimation of input values are listed and detailed in Appendix A.

2.4 Strategy for model balancing

The first Ecopath Eq. (1) states that each group must be mass-balanced, i.e., catches, consumption, biomass accumulation and export do not exceed production for a group. Therefore, balancing the model requires to adjust the input parameters in a manner that EE do not exceed 1. This manual procedure relies on knowledge to decide which adjustments have to be done (Kavanagh et al. 2004), and must be rigorously applied according to realistic hypotheses. If EE is less than 1 for a group, this indicates an excess of biomass at the end of the considered period (one year in our case), that may accumulate in the system, migrate out the system, or be lost by other mortality. For the present model, we stated that no accumulation of biomass may occur during one year for any

groups: although fluxes of water coming into the lagoon are unknown, the water circulation is expected to export living or detrital matter out of the lagoon. Therefore, a group with a low *EE* was expected to lose biomass through the water fluxes passing over the lagoon.

We apply the following strategy to achieve mass-balance for all groups. First, adjustments of diets were privileged since feeding habits of some organisms are highly labile and mainly depend on food sources that are available in the ecosystem. In a second step, we gave preference to the adjustments of parameters that were not estimated in the field. Finally, if necessary, we included a term of imported food in the diet of a given group, indicating that this group consumes preys that are not part of the defined system.

3 Results

3.1 Balancing the model

The first attempt in balancing the Uvea shallow lagoon model revealed that demand from fish predators exceeded the production of most prey groups (small demersal fish and macrobenthic invertebrates). Therefore, a general bottom-up approach was applied to adjust diets in order to relieve predation pressure on these groups. As a result, predation by large pelagic piscivorous fishes was displaced towards cephalopods and small pelagics. During the balancing process, there was a danger of placing an overly predator demand on these two pelagic groups for which biomass is poorly known. Therefore, biomass estimates for these two pelagic groups were cautiously examined during each iteration of the balancing process.

Since the demand remained too strong on benthic invertebrates, we assumed that *P/B* for these groups were too low, and therefore values were enhanced (approximately 70%) to be equivalent to those of other models (Arias-Gonzalez 1997; Tudman 2001). This also allowed to relieve predation on cephalopods and consecutively small pelagics (since small pelagics account for 35% of cephalopods diet), and therefore to estimate realistic biomass values, in comparison with other models of coral reef ecosystems (Table 2).

Finally, it was necessary to force predator fish to feed on imported food in order to relieve the demand on their preys. This operation was justified since these fish are highly mobile species with large home ranges. In our case, the import term indicates that a proportion of fishes censused in the shallow lagoon did not necessarily feed on autochthonous food sources, but may have obtained part of their food from the surrounding areas. Moreover, the spatial distribution of fish biomass over the shallow lagoon clearly shows that some groups are more abundant at the boundaries of the modelled area (Figs. 2a,c,d). This coincides with the proximity of richer areas in terms of biomass, i.e., the inner reefs and the deep lagoon (see also Kulbicki et al. 1994).

Ecotrophic efficiency of benthic microphytes was very low. We decided to increase *P/B* of meiofauna (+30%) for balancing the benthic microphytes group, considering that a non negligible part of meiofauna was constituted of ciliates which *P/B* is largely higher than those from nematods and benthic

Table 2. Comparison between estimated parameters of the Uvea shallow lagoon model and other Ecopath models of coral reef ecosystems.

Group	Parameter	Value	Reference
Small pelagic fish	<i>B</i> (t km ⁻²)	11.0	<i>Present study</i>
		30.0	Opitz (1993)
		3.1	Gribble (2000)
Cephalopods	<i>B</i> (t km ⁻²)	2.2	<i>Present study</i>
		8.0	Opitz (1993)
		0.7	Aliño et al. (1993)
		0.3	Gribble (2000)
		1.9	Tudman (2001)
Benthic macrophytes	<i>P/B</i> (y ⁻¹)	30.6	<i>Present study</i>
		13.3	Opitz (1993)
		25	Tudman (2001)

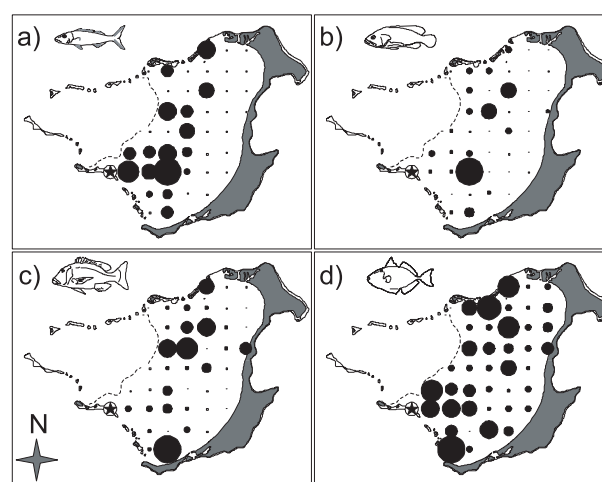


Fig. 2. Spatial distribution of fish biomass on the sampling stations (closed circles). The size of closed circles is proportional to the biomass of the following fish groups: (a) large pelagic piscivores, (b) demersal piscivores, (c) large demersal carnivores, (d) small demersal carnivores. The circled star indicates the sampling station which was removed from the calculation of the mean biomass (excessive biomass for most fish groups, see Appendix A).

copepods (Buat 1996). *P/B* estimate for benthic macrophytes was in the range of other models (Table 2).

Table 3 summarizes the input values and the output estimates for the final balanced iteration, and the final diet matrix is presented in Appendix B. All adjustments of input values had limited impact on the global distribution of biomass along the fractional trophic levels estimated by Ecopath (Fig. 3). Since the estimation of trophic levels do not account for the import terms, they had no impact on the whole trophic structure.

3.2 The trophic structure of Uvea shallow lagoon

Considering the low mean depth of the defined system (14 m), pelagic and benthic domains are very closely inter-related in the shallow lagoon. Although they can not be clearly separated, several insights on their trophic structure and

Table 3. Input and calculated (in bold) parameters for the Ecopath model of Uvea shallow lagoon.

Group name	Catch	Troph	B	P/B	Q/B	EE	P/Q	(1-AE)	P/R	R/B	Flow to detritus
<i>PF Large piscivores</i>	0.006	4.0	0.33	0.48	4.71	0.969	0.10	0.20	0.15	3.3	0.3
<i>PF Large planktivores</i>		2.9	0.41	0.93	8.80	1.000	0.11	0.20	0.15	6.1	0.7
<i>PF Small pelagics</i>		2.9	1.14	1.10	7.50	0.950	0.15	0.20	0.22	4.9	1.8
DF Sharks		4.2	0.07	0.24	4.90	0.000	0.05	0.20	0.07	3.7	0.1
DF Piscivores	0.026	3.6	0.34	0.39	3.99	0.965	0.10	0.20	0.14	2.8	0.3
DF Large carnivores	0.006	3.3	0.67	0.47	5.24	0.999	0.09	0.20	0.13	3.7	0.7
DF Small carnivores	0.001	3.1	0.17	1.15	9.96	0.992	0.12	0.20	0.17	6.8	0.3
DF Small planktivores		2.9	1.02	1.35	10.72	0.971	0.13	0.20	0.19	7.2	2.2
DF Large herbivores		2.0	0.41	0.68	20.42	0.999	0.03	0.35	0.05	12.6	2.9
DF Small herbivores		2.1	0.05	1.91	29.63	0.969	0.06	0.35	0.11	17.4	0.5
DF Omnivores		2.4	0.03	1.33	16.30	0.972	0.08	0.20	0.11	11.7	0.1
<i>Cephalopods</i>		3.5	0.22	3.10	11.70	0.950	0.27	0.20	0.50	6.3	0.6
Inv 1 carnivores		2.4	0.40	3.00	7.92	0.992	0.38	0.20	0.90	3.3	0.6
Inv 2 herbivores		2.0	0.04	2.30	9.42	0.960	0.24	0.40	0.69	3.4	0.2
Inv 3 filter-feeders		2.1	0.27	2.30	7.51	0.998	0.31	0.20	0.62	3.7	0.4
Inv 4 deposit-swallowers		2.1	0.08	0.86	5.57	0.917	0.15	0.30	0.28	3.0	0.1
Inv 5 surface deposit-feeders		2.2	0.42	2.30	7.06	0.998	0.33	0.30	0.87	2.6	0.9
Meiofauna	-	2.1	0.84	20.00	153.29	0.950	0.13	0.80	1.88	10.7	104.0
<i>Zooplankton</i>	-	2.0	0.08	416.10	1178.90	0.638	0.35	0.30	1.02	409.1	42.4
Corals/zooxanthellae	-	1.4	1.47	1.10	7.30	0.492	0.15	0.20	0.17	6.5	3.0
<i>Phytoplankton</i>	-	1.0	0.25	511.00	-	0.563	-	-	-	-	55.3
Benthic macrophytes	-	1.0	0.35	30.61	-	0.950	-	-	-	-	0.5
Benthic microphytes	-	1.0	4.24	29.87	-	0.527	-	-	-	-	60.1
Detritus (water column)	-	1.0	0.85	-	-	0.358	-	-	-	-	68.2
Detritus (sediment)	-	1.0	431.00	-	-	0.229	-	-	-	-	-

PF: pelagic fish; DF: demersal fish; Inv: benthic macroinvertebrates. Organisms assigned to the pelagic domain are in italics. Catch and flow to detritus are in $\text{g C m}^{-2} \text{y}^{-1}$, biomass (B) in g C m^{-2} , P/B , Q/B , and R/B (respiration/biomass) in y^{-1} , $Troph$ (trophic level), EE (ecotrophic efficiency), AE (assimilation efficiency) and P/R (production/respiration) are dimensionless.

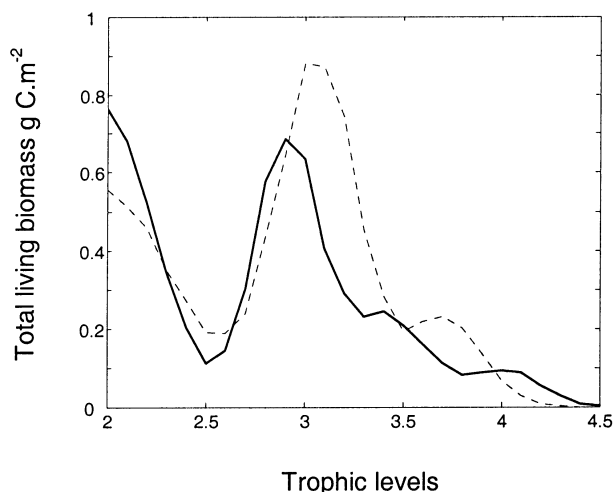


Fig. 3. Trophic spectra of the living biomass in Uvea shallow lagoon. The present trophic spectra are plots of the total living biomass along a continuous scale of trophic levels (see also Gascuel 2004; Bozec et al., in press). Such distributions reflect the diets adjustments from the first unbalanced run (dotted line) to the final balanced run (continuous line).

functioning can be summarized from the modelled trophic network (Fig. 4).

Benthic trophic groups account for more than 80% of the total living biomass in our model (Table 4). Total production is of a similar order of magnitude in the two domains, primary production accounting for 77% and 86% of total production of the pelagic and the benthic systems respectively.

Inversely, total consumption is higher in the benthic domain. Meiofauna has the greatest food intake (73% of the total benthic consumption), whereas zooplankton accounts for 86% of food intake in the pelagic system. The total benthic consumption exceeds benthic production and needs input food sources. Hence, 11% of the total benthic consumption is based upon food intake of zooplankton and water column detritus (for consumption by small demersal planktivorous fish and corals), while 4% of the consumption of demersal fishes concerns food imported from adjacent systems. Imported food accounts for 20% of total food intake of pelagic fishes and cephalopods.

As a result, the value of 3.1 calculated for the total net primary production/respiration ratio is very high. The very low assimilation efficiency ($AE = 0.2$) we imposed to meiofauna may explain this value. Since meiofauna respiration accounts for 40% of the total system respiration, the total NPP/R is very sensitive to variations in the assimilation efficiency of the meiofauna (Fig. 5).

Biomass of demersal and pelagic fishes accounts for 25% and 77% of the total biomass in their respective domain. Planktivorous fish dominate the total fish stock, estimated as 22 800 tons of fresh weight for the shallow lagoon area. Catches are low, representing less than 1% of the total fish biomass, and 2.7% of the targeted fish groups. Fish were dominated by zooplankton feeders, even when the estimated biomass of small pelagics is excluded.

The ecotrophic efficiency for some groups remains fairly low (Table 3). These groups are phytoplankton and zooplankton, benthic microphytes and corals. This may be explained by other mortality (e.g., by starvation) or export rates since we assumed that no biomass accumulation should occur in the lagoon.

4 Discussion

4.1 Model assumptions

The present study of the shallow lagoon of Uvea benefited from a large amount of data on its biological communities. The identification of the main unknown parameters arises from the mass-balanced modelling process. Balancing an Ecopath model relies on an iterative process involving manual implementations that need to be rigorously conducted. Each step of this process must be based on ecological hypotheses that are realistic. For this reason, the balancing process can be viewed as a fertile explanatory phase where ecological hypotheses are formulated in the confrontation of local knowledge and model constraints.

The model of Uvea shallow lagoon was built following an empirical but logical process. This led to a coherent description of the food web that might be considered as the most acceptable according to our intimate knowledge in this field. The most critical point was the optimisation of realistic biomass estimates and predation demand for the two unknown stocks (i.e., cephalopods and small pelagics). The resulting food web is a possible picture of the trophic structure of Uvea shallow lagoon assuming the adjustments listed above. The solution presented here involves food imports as a minimum, since exchanges of transient species can not be formally estimated.

One limitation of the model is the probable underestimation of the microphytobenthic production, which was estimated from short-term measures whereas seasonal variations are supposed to be very high (Clavier, comm. pers.). In addition, microbial loops were neglected, as the model mainly intended to describe trophic interactions between the lagoonal fishes and their preys. However, we can reasonably assume that adding such detailed information will not modify the whole picture of this fish-oriented food web.

Concerning the high total NPP/R ratio, it must be noticed that if the default value of 0.2 proposed by Ecopath for $(1-AE)$ is applied for all groups (which is unrealistic), NPP/R reaches a value of 1.2 thus approaching more usual values observed in the field (Kinsey 1985). Since information on input value for $(1-AE)$ is often missing in the published models, we decided to keep our value of 0.8 for meiofauna as recommended in the literature (Buat 1996).

4.2 Trophic functioning of Uvea shallow lagoon

The model provided valuable insights on the trophic structure in biomass, and allowed to state some hypotheses for the main structuring forces of the lagoonal food web.

Table 4. Summary statistics for the Uvea shallow lagoon model.

Parameter	Total	Pelagic	Benthic	Units
Total living biomass	13.3	2.4	10.9	g C m^{-2}
Total net primary production (NPP)	265.3	126.7	138.6	$\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$
Sum of all production (P)	325.4	164.2	161.3	$\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$
Sum of all consumption (Q)	292.1	115.3	176.8	$\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$
Sum of all respiratory flows (R)	85.9	44.9	41.0	$\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$
Sum of all flows into detritus	346.1	101.1	245.0	$\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$
Sum of all exports	185.0			$\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$
Total primary production / total respiration (NPP/R)	3.1	2.8	3.4	

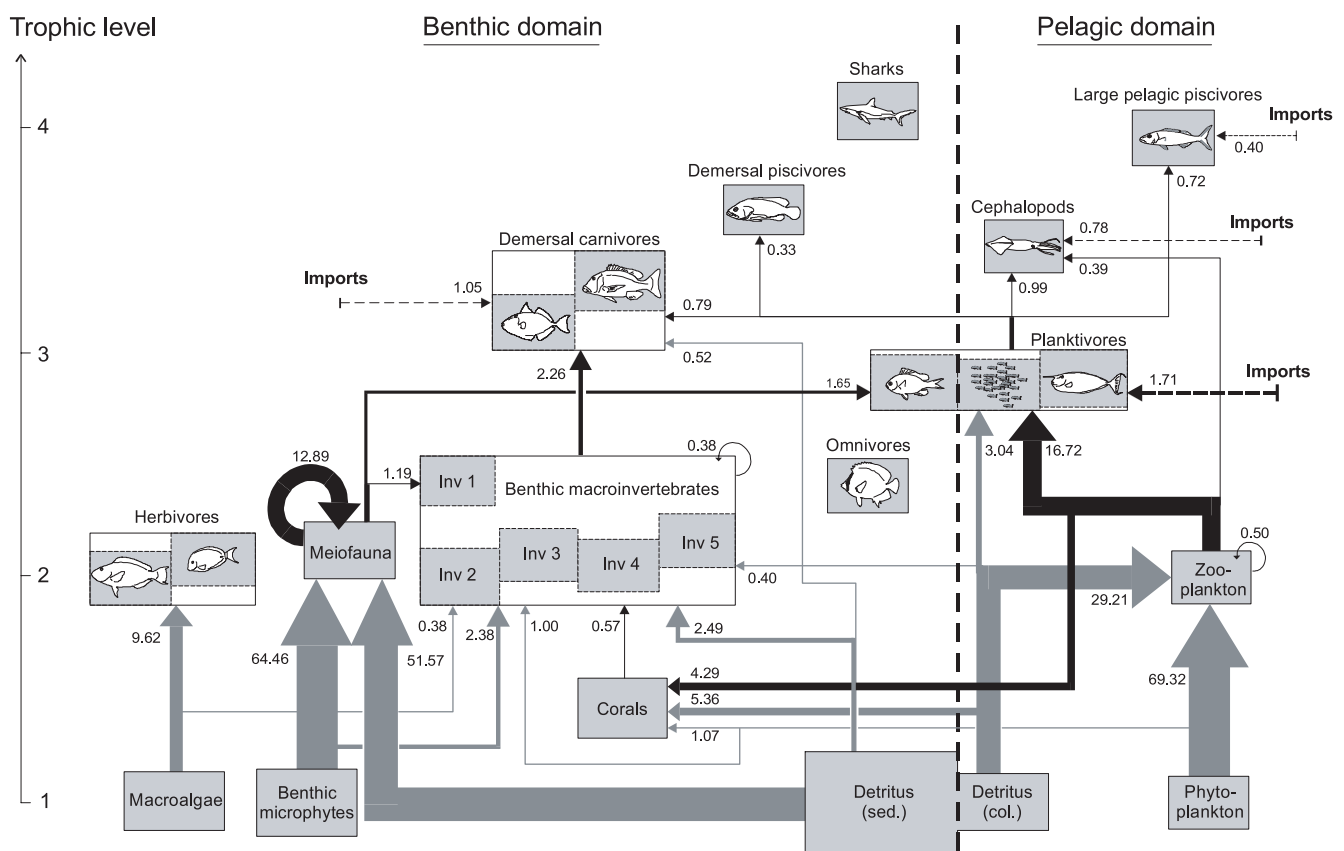


Fig. 4. Food web diagram of the Uvea shallow lagoon model. The following trophic groups were aggregated to facilitate readability: macroinvertebrates (5 groups), herbivorous fish (2 groups) planktivorous fish (3 groups) and carnivorous fish (2 groups). Box size is proportional to biomass for a given group. Main consumption flows (99% of the total food intake) from primary producer (grey arrows) and consumers (black arrows) are indicated in $\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$.

Firstly, there is apparently a strong predation pressure on all benthic compartments, since balancing preys of fish predators was difficult to achieve unless a fine food partitioning, independently of primary producers and detritus that were not limited. Hence, predation exerts a major structuring force on the subjacent compartments, independently from a bottom control of primary resources. The model also showed that migration due to water circulation can be integrated in the mass-balance process. Uvea lagoon is largely opened to oceanic

waters, and the water flow passing over the lagoon may export phytoplankton and zooplankton biomass. Same reasoning may apply for benthic microphytes and detritus in the sediment, assuming that the high hydrodynamical conditions may induce resuspension for both living and detrital particles, and exportation towards the open ocean. The fact that part of the biomass may be exported from the system without transgressing the assumption of mass balance suggests that the model is quite realistic. Moreover, this may explain why primary resources

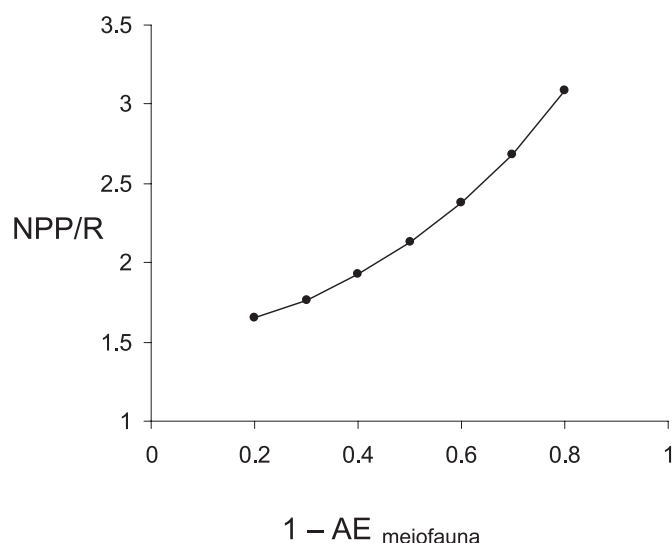


Fig. 5. Influence of variations in meiofauna assimilation efficiency (*AE*) on the estimation of the net primary production/biomass ratio (*NPP/R*) for the shallow lagoon.

were viewed as non limiting for consumers. Finally, the model provided a first estimation of the trophic fluxes between the shallow lagoon and its surrounding habitats. These preliminary estimates call for further investigations in adjacent areas in order to substantiate trophic interactions at a larger scale.

Acknowledgements. We gratefully acknowledge Robert Le Borgne, Jacques Clavier and Guy Boucher for useful assistance and advice. We would also like to acknowledge Yunne Shin and Olivier Le Pape who read an earlier draft and provided helpful comments. We wish to thank Guy Boucher, Jacques Clavier, Roselyne Buscail and Claire Garrigue to allow us to use some of their unpublished data.

References

- Alino P.M., McManus L.T., McManus J.W., Nanola C.L. Jr., Fortes M.D., Trono G.C. Jr. Jacinto G.S., 1993, Initial parameter estimations of a coral reef flat ecosystem in Bolinao, Pangasinan, north-western Philippines. In: Christensen V., Pauly D. (eds.), *Trophic models in aquatic ecosystems*. Manila, Philippines, ICLARM 26, 252-258.
- Arias-Gonzalez J.E., Delesalle B., Salvat B., Galzin R., 1997, Trophic Functioning of the Tiahura Reef Sector, Moorea Island, French Polynesia. *Coral Reefs* 16, 231-246.
- Banase K., Mosher S., 1980, Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecol. Monogr.* 50, 355-379.
- Bozec Y.-M., Ferraris J., Gascuel D., Kulbicki M., 2004, The trophic structure of coral reef fish assemblages: "trophic spectrum" as indicator of human disturbances. *J. Recherche Océanogr.* in press.
- Buat P., 1996, Importance et rôle de la méiofaune dans le cycle de la matière et de l'énergie des lagons d'atoll. Thèse de 3^e cycle. Université Française du Pacifique.
- Buckland S.T., Anderson D.R., Burnham K.P., Laake J.L., 1993, Distance sampling. Estimating abundance of biological populations. Chapman & Hall, London.
- Charpy L., Blanchot J., 1998, Photosynthetic picoplankton in French Polynesian atoll lagoons: estimation of taxa contribution to biomass and production by flow cytometry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 162, 57-70.
- Charpy L., Charpy-Roubaud C., 1990, Trophic structure and productivity of the lagoonal communities of Tikehau Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Hydrobiologia* 207, 43-52.
- Charpy L., Charpy-Roubaud C.J., 1991, Particulate Organic Matter fluxes in a Tuamotu atoll lagoon (French Polynesia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 71, 53-63.
- Chevillon C., 1994, Sédiments récents du lagon d'Ouvéa. Évaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa : 2^e partie. *Conv. Sci. Mer Biol. Mar. Nouméa, ORSTOM*.
- Christensen V., Pauly D., 1992, Ecopath II - A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.* 61, 169-185.
- Christensen V., Walters C.J., 2004, Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.* 172, 109-139.
- Clavier J., Garrigue C., 1993, Étude du benthos de l'atoll d'Ouvéa. Évaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa : 1^{re} partie. *Conv. Sci. Mer Biol. Mar. Nouméa, ORSTOM*.
- Clavier J., Garrigue C., 1999, Annual sediment primary production and respiration in a large coral reef lagoon (SW New Caledonia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 191, 79-89.
- Clavier J., Garrigue C., Bargibant G., Du Matteo A., Hamel P., Kulbicki M., Urbain R., 1992, Étude quantitative du benthos dans le lagon d'Ouvéa : liste taxonomique, densités et biomasses du macrobenthos, ATP, pigments photosynthétiques et matière organique dans le sédiment. *Conv. Sci. Mer Biol. Mar. Nouméa, ORSTOM* 64.
- Crisp D.J., 1971, Energy Flow Measurements. In: Holme & McIntyre, *Methods for the Study of Marine Benthos*.
- Froese R., Pauly D., 2000, FishBase 2000: Concepts, design and data sources. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines.
- Garrigue C., Clavier J., Chevillon C., 1998, Investigations on the soft bottom benthos in a southwest Pacific Atoll lagoon (Uvea, New Caledonia). *Atoll. Res. Bull.* 450-458.
- Gascuel D., 2004, Cinquante ans d'évolution des captures et biomasses dans l'Atlantique Centre-Est : analyse par les spectres trophiques de captures et de biomasses. In: Chavance P. et al. (eds.), *Pêcheries maritimes, écosystèmes et sociétés en Afrique de l'Ouest : un demi-siècle de changement*. Actes du symposium Dakar (Senegal), Luxembourg, Office des publications officielles des comm. européennes.
- Gribble N.A., 2000, A Model of the Ecosystem and Associated Penaeid Prawn Community, in the Far Northern Great Barrier Reef. In: Wolanski, E. (ed.), *Oceanographic Process and Coral Reefs, Physical and Biological Links in the Great Barrier Reef*. CRC Press, New York, pp. 189-207.
- Hiatt R.W., Strasburg D.W., 1960, Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecol. Monogr.* 30, 65-127.
- Hobson E.S., 1974, Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *Fish. Bull.* 72, 915-1031.
- Hughes T.P., 1994, Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265, 1547-1551.
- Johnson C.R., Klumpp D., Field J., Bradbury R., 1995, Carbon flux on coral reefs: effects of large shifts in community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 126, 123-143.
- Jorgensen S.E., Nielsen S.N., Jorgensen L.A., 1991, *Handbook of Ecological Parameters and Ecotoxicology*. Pergamon Press, Amsterdam.

- Kavanagh P., Newlands N., Christensen V., Pauly D., 2004, Automated parameter optimization for Ecopath ecosystem models. *Ecol. Model.* 172, 141–149.
- Kinsey D.W., 1985, Metabolism, calcification and carbon production I. Systems level studies. In: Gabrie C., Salvat B. (eds.), *Proc. 5th Int. Coral Reef Congress, Tahiti*, 4, pp. 505–526.
- Klumpp D., Polunin N., 1989, Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. *J. Exp. Mar. Ecol. Biol.* 125, 145–169.
- Kulbicki M., 1995, Estimating demersal lagoonal fish stock in Ouvéa, an atoll of New Caledonia. In: Dalzell P., Adams T.J.H. (eds.), *South Pacific Commission and Forum Fisheries Agency Workshop on the Management of South Pacific Inshore Fisheries, Noumea (New Caledonia)*. 12, 259–285.
- Kulbicki M., Barbigant G., Menou J.L., Mou Tham G., 1993, Répartition du mégabenthos dans le lagon d'Ouvéa. 1^{re} partie. *Conv. Sci. Mer Biol. Mar. Nouméa, ORSTOM*.
- Kulbicki M., Bargibant G., Menou J.L., Mou Tham G., Thollot P., Wantiez L., Williams J., 1994, Évaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa. 3^e partie: les poissons. *Conv. Sci. Mer Biol. Mar. Nouméa, ORSTOM*.
- Kulbicki M., Mou Tham G., Thollot P., Wantiez L., 1993, Length-weight relationships of fish from the lagoon of New Caledonia. *Naga, ICLARM Q* 16, 26–29.
- Le Borgne R., 1978, Évaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. *Oceanol. Acta* 1, 107–118.
- Le Borgne R., Le Bouteiller A., Rodier M., Garrigue C., Richer de Forges B., 1993, Etude de l'hydrologie et du plancton du lagon d'Ouvéa (Iles Loyauté) en septembre 1992, observations sur la macrofaune benthique. Évaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa : 1^{re} partie. *Conv. Sci. Mer Biol. Mar. Nouméa, ORSTOM*.
- Le Borgne R., Rodier M., Le Bouteiller A., Kulbicki M., 1997, Plankton biomass and production in an open atoll lagoon: Uvea, New Caledonia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 212, 187–210.
- Léopold M., 2000, Évaluation de la production halieutique par la consommation en milieu insulaire – l'exemple d'Ouvéa dans le Pacifique sud. *Rapp. ENSA Rennes*.
- Letourneur Y., Kulbicki M., Labrosse P., 1998, Length-weight relationships of fishes from coral reefs and lagoons of New Caledonia – an update. *Naga* 21, 39–46.
- Niquil N., Arias-Gonzalez J.E., Delesalle B., Ulanowicz R.E., 1999, Characterization of the Planktonic Food Web of Takapoto Atoll Lagoon, Using Network Analysis. *Oecologia* 118, 232–241.
- Odum H.T., Odum E.P., 1955, Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Enewetok atoll. *Ecol. Monogr.* 25, 291–320.
- Opitz S., M.P., 1993, International Cent. for Living Aquatic Resources Management. A quantitative model of the trophic interactions in a Caribbean coral reef ecosystem. In: *Trophic models in aquatic ecosystems*, Christensen, V., Pauly, D. (eds.), Manila, Philippines, ICLARM 26, pp. 259–267.
- Palomares M.L.D., Pauly D., 1999, Predicting the food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Mar. Freshwater Res.* 49, 447–453.
- Pauly D., 1980, On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. CIEM* 39, 175–192.
- Polovina J.J., 1984, Model of a coral reef ecosystem. I. The Ecopath model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* 3, 1–11.
- Roberts C.M., 1995, Effects of fishing on the ecosystem structure of coral reefs. *Conserv. Biol.* 9, 988–995.
- Sano M., Shimizu M., Nose Y., 1984, Food habits of teleostean reef fishes in Okinawa Island, southern Jpn. University of Tokyo Press. Tokyo.
- Sorokin Y.I., 1981, Aspects of the biomass, feeding and metabolism of common corals of the Great Barrier Reef, Australia. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.* 2, 27–32.
- Sorokin Y.I., 1990, Aspects of trophic relations, productivity and energy balance in coral-reef ecosystems. - In: Dubinsky, Z. (ed.), *Ecosystems of the World - Coral Reefs*. Elsevier Science Publishers, New York, pp. 401–410.
- Sorokin Y.I., 1993, *Coral reef ecology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Steele J.H., 1974, The structure of marine ecosystems. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Tudman P.D., 2001, Modelling the trophic effects of fishing on a mid-shelf coral reef of the central Great Barrier Reef, James Cook University.
- Waters T.F., 1977, Secondary production in inland waters. *Adv. Ecol. Res.* 10, 91–64.

Appendix A. Source and calculations for the original input parameters

A.1. Fish

Fish were surveyed by underwater visual census (UVC) from April 1991 to March 1992 by Kulbicki et al. (1994) on the 43 sampling stations of the shallow lagoon (Fig. 1). Two experienced SCUBA divers swam each on one side of a 100 m transect line, and counted simultaneously all fish species. Fish were individually recorded, along with body size and perpendicular distance between the fish and the transect line. Species abundance was therefore estimated from distance data following the distance sampling theory (Buckland et al. 1993). Estimates of fish size were converted into biomass using species length-weight relationships available from earlier studies in Caledonian lagoons (Kulbicki et al. 1993; Letourneur et al. 1998).

As a result, 217 fish species were identified on soft-bottoms by underwater visual census (Kulbicki et al. 1994). Fish were classified into 11 trophic groups according to feeding habits, size, and vertical position in the water column (presently defined as pelagic or demersal). Hence pelagic fish groups consist in: “large pelagic piscivores” (mainly *Aprion virescens*), “large pelagic planktivores” (body size >20 cm, mainly *Pterocaesio tile* and *Naso annulatus*), and “small pelagics” including small surface pelagic species not surveyed by underwater visual census. Demersal fish groups include: “sharks”, “demersal piscivores” (26 species, including large Serranidae such as *Epinephelus cyanopodus*, large Lutjanidae and Synodontidae), “large demersal carnivores” (32 species with body size >20 cm), “small demersal carnivores” (63 species), “small planktivores” (30 species), “large herbivores” (body size >20 cm, mainly Scaridae and large Acanthuridae), “small herbivores” (16 species) and “omnivores” (17 species). Biomass of the small pelagic fish was estimated by the model, assuming an ecotrophic efficiency of 0.950. We assumed the biomass of sharks to be 0.071 g C m^{-2} .

(Gribble 2000) since they are probably underestimated by the visual censuses. For all other fish groups, the biomass was estimated as a mean on 42 sampling stations, excluding one station close to the inner reefs (Fig. 2) where the total biomass was so high to be considered as realistic for lagoonal areas. Biomass values were converted to carbon assuming that dry weight is 32% of fresh weight and carbon is 40% of dry weight (Klumpp and Polunin 1989).

Annual productivity (P/B) and consumption rate (Q/B) were estimated for each species using the user interface of the FishBase (Froese and Pauly 2000) database from the following empirical relationships:

$$P/B = K^{0.65} L_{\text{inf}}^{-0.279} T^{0.463} \quad (\text{Pauly 1980})$$

where K is the growth coefficient of the von Bertalanffy growth function, L_{inf} the asymptotic length and T the water temperature ($^{\circ}\text{C}$), assuming that fishing mortality is null (P/B = natural mortality for unfished populations). When no estimates of K were available, instantaneous rate of natural mortality was calculated using an unpublished empirical relationship (Froese and Pauly 2000):

$$P/B = 10^{(0.566 - 0.718 \log L_{\text{inf}})} + 0.02T.$$

The user interface of FishBase allowed to re-estimate P/B for each species by entering regional values when available. P/B were therefore recalculated using the mean annual temperature of the south-west lagoon of New Caledonia (24.3°C , Clavier and Garrigue 1999).

The annual consumption (Q/B) is estimated for each species from the empirical relationship of Palomares and Pauly (1999):

$$\log Q/B = 7.964 - 0.204 \log W_{\text{inf}} - 1.965T' + 0.083A + 0.532h + 0.398d$$

where W_{inf} is the asymptotic weight calculated from L_{inf} and length-weight relationships, T' is the water temperature (expressed as $1000/(T + 273.15)$), A the ratio of the square of the height of the caudal fin and its surface area (aspect ratio of the caudal fin is expected to be indicative of metabolic activity), and where h and d are dummy variables indicating the feeding category of the fish species, i.e. herbivore ($h = 1, d = 0$), detritivore ($h = 0, d = 1$) or carnivore ($h = 0, d = 0$). Similarly to P/B , each Q/B was recalculated using the appropriate temperature. P/B and Q/B for sharks were assumed to be 0.24 and 4.9 respectively (Gribble 2000) and for the small pelagics 1.1 and 7.5 (Polovina 1984).

Diet composition was completed using dietary data from New Caledonia (Kulbicki, unpubl. data) or stomach content analysis found in the literature (e.g., Hiatt and Strasburg 1960; Hobson 1974; Sano et al. 1984). Small pelagics were assumed to be mainly zooplankton feeders. A rough annual catch ($\text{g C m}^{-2} \text{y}^{-1}$) was indirectly estimated from local consumption of food fishes assessed ten years after fish surveys (Léopold 2000). The following values were estimated for the shallow lagoon: 0.006 for large pelagic fishes, 0.026 for demersal piscivores, 0.006 for large demersal carnivores and 0.001 for small demersal carnivores.

A.2. Cephalopods

Biomass of cephalopods (assumed to be mainly squids) was estimated by Ecopath under the constraint of mass-balance, assuming an ecotrophic efficiency of 0.950. Input values for P/B (3.10 y^{-1}) and Q/B (11.7 y^{-1}) were taken from Opitz (1993).

A.3. Benthic macrofauna

In 1991 soft-bottom macrofauna (2 to 20 mm) was investigated using 10 grab samples per sampling station, whereas epibenthic megafauna ($> 20 \text{ mm}$) was collected by SCUBA divers along a $50 \times 2\text{-m}$ belt transect (Clavier et al. 1992; Clavier and Garrigue 1993). Density (number of individuals per m^2) and ash free dry weight were measured for 319 taxons on the 43 sampling stations of the shallow lagoon (Fig. 1). Species were classified into five trophic groups following Clavier and Garrigue (1993). For each group, the mean biomass ($n = 43$) was converted to carbon assuming that carbon is 40% of ash free dry weight (Steele 1974).

Input values for P/B and Q/B were calculated using a series of allometric relationships (see also Riddle et al. 1990). In a first step, a P/B value was estimated for each species using a direct allometric relationship between P/B and the individual body weight (Banse and Mosher 1980):

$$P/B = 0.6457W_c^{-0.37}$$

where W_c is the individual body weight expressed in kcal, assuming that 1 g ash-free dry weight = 5 kcal (Crisp 1971). In a second step, we estimated the respiration rate for each individual from:

$$R = 7.0W_g^{0.75}$$

where R is the respiration rate in nL O_2 (individual h^{-1}), and W_g the individual body weight in μg dry weight, assuming that ash-free dry weight is 90% of dry weight (Waters 1977). Therefore, R was normalized to a yearly rate per sampling unit ($\text{m}^2 \text{y}^{-1}$) on the basis of 365 days per year, and converted in kcal using the following conversion factor: 1 litre $\text{O}_2 = 4.83 \text{ kcal}$ (Crisp 1971). Finally, consumption rate (Q) was calculated from the previous estimates of respiration and production as:

$$Q = (R + P)/AE$$

where AE = assimilation efficiency, and Q, R, P are expressed in $\text{kcal (m}^2 \text{y}^{-1})$. As assimilation efficiency is highly variable (Valiela 1984), we decided to assign each species a value of 80% for carnivorous (as well as predator or necrophagous species), 70% for microphages (suspension and deposit-feeders) and 60% for herbivores (Jorgensen et al. 1991).

A.4. Meiofauna

Meiofaunal biomass was estimated from a mean density of $208.5 \text{ ind.cm}^{-2}$ ($n = 15$) measured in the sediment of Uvea atoll in 1994 (Boucher, unpubl. data). Assuming that 760 animals account for 1 mg dry weight (Alongi, pers. comm.

in Johnson et al. 1995) and that carbon is 40% of dry weight (Klumpp and Polunin 1989), biomass of meiofauna was estimated at 1.097 g C m^{-2} . Assuming that hard substrate cover is 23.4% in the shallow lagoon, biomass of meiofauna becomes 0.841 g C m^{-2} in the sediment. As annual P/B varies a lot depending on faunistic composition (Boucher, pers. comm.), we decided to affect a first value of 15 y^{-1} (Johnson et al. 1995). Q/B was one of the few parameters that were estimated by Ecopath, assuming an ecotrophic efficiency of 0.950. Assimilation efficiency was 0.2 as a preliminary value (see discussion).

A.5. Zooplankton

Plankton parameters were measured in 1992 (Le Borgne et al. 1993). Zooplankton was collected by vertical hauls from the bottom to the surface in 10 sampling stations (Fig. 1). For the shallow lagoon, we estimated a mean biomass of 0.084 g C m^{-2} ($n = 6$) integrated to the depth of each sampling station and by excluding detritus. Zooplankton production has been calculated using excretion rate (measured from *in situ* incubations) and the net growth efficiency (details in Le Borgne 1978; Le Borgne et al. 1997). This resulted in a daily P/B of 1.14 d^{-1} that we converted to a yearly rate (416.1 y^{-1}). Consumption has been deduced from excretion, production, and an assimilation efficiency of 0.7 (Le Borgne et al. 1993) that was also used for the present model. The resulting value of Q/B was 3.23 d^{-1} (Table 10 in Le Borgne et al. 1997) that we converted to the yearly rate 1178.9 y^{-1} .

A.6. Corals

Since corals contribute to the primary production through the photosynthesis of the symbiotic zooxanthellae found in the polyp tissues (Odum and Odum 1955), coral might be considered as partly autotroph. As the Ecopath model allows to specify a degree of heterotrophy for such facultative consumers (Christensen and Walters 2004), we assumed that 70% of the energy requirements of coral are provided by zooxanthellae by translocation to the animal host, 20% from zooplankton and 10% from water column detritus (Sorokin 1981).

The living coral cover was assessed visually by SCUBA divers along $5 \times 100\text{-m}$ belt transects (Kulbicki et al. 1993), and estimated to be 1.5% for the shallow lagoon ($n = 43$, *s.e.* = 2.5). Considering estimations of Odum and Odum (1955) from *Lobophyllia* sp., biomass of heterotrophic tissue (polyps) and zooxanthellae in polyps are assumed to be 0.021 and $0.0038 \text{ g dry weight per cm}^{-2}$ of coral skeletons. Therefore, we can estimate the total biomass of organic tissue

in corals (polyp + zooxanthellae) to be $3.67 \text{ g dry weight m}^{-2}$. Assuming that carbon is 40% of dry weight (Klumpp and Polunin 1989), $B = 1.468 \text{ g C m}^{-2}$.

We decided to use the same values of P/B (1.10 year^{-1}) and Q/B (7.3 year^{-1}) than those in the model of Tudman (2001) which were taken from Sorokin (1993).

A.7. Phytoplankton

Phytoplankton biomass was estimated from chlorophyll *a* concentrations measured by fluorimetry at various depths (Le Borgne et al. 1993) in 10 sampling stations (Fig. 1). For the shallow lagoon, we estimated a depth-integrated mean biomass of 0.248 g C m^{-2} ($n = 6$) using a C/Chl *a* ratio of 84 (Charpy and Blanchot 1998). Primary production was estimated from *in situ* incubations (Le Borgne et al. 1993). This resulted in a daily P/B of 1.40 d^{-1} (Table 5 in Le Borgne et al. 1997) that we converted into a yearly rate (511 y^{-1}).

A.8. Benthic macroflora

We group together all epilithic macroalgae species collected and identified by Clavier et al. (1992). This includes small filamentous algae (turf algae), fleshy macroalgae and coralline algae. In the shallow lagoon, the mean biomass of benthic macrophytes was estimated to be 0.874 g m^{-2} ash-free dry weight ($n = 42$, *s.e.* = 93.52) converted to 0.350 g C m^{-2} (carbon is 40% of ash-free dry weight, Steele 1974). P/B was estimated by the Ecopath parametrization routine.

A.9. Benthic microphytes

The mean chlorophyll *a* concentration in the sediment was estimated to be 0.11 g m^{-2} , and microphytobenthic production to be $0.45 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Clavier, pers. comm.). Assuming a C/Chl *a* ratio of 50 (Charpy and Charpy-Roubaud 1990), biomass is 5.54 g C m^{-2} and P/B is 29.87 y^{-1} . Considering that hard substrate cover is 23.4% in the shallow lagoon, the adjusted value of 4.24 g C m^{-2} was used for the biomass of benthic microphytes in the sediment.

A.10. Detritus

The bulk of detritus was estimated from organic matter content of the sediment (Boucher, unpubl. data). The stock of water column detritus was assessed in the different planktonic size fractions which were sampled by Le Borgne et al. (1997).

Appendix B. Diet composition matrix of the Uvea shallow lagoon model. Diet is expressed as the fraction each prey contributes to the overall diet.

Prey \ Predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1 <i>PF Large piscivores</i>	0.05			0.20																
2 <i>PF Large planktivores</i>	0.13			0.20	0.08															
3 <i>PF Small pelagics</i>	0.18											0.35								
4 DF Sharks																				
5 DF Piscivores	0.01			0.05	0.05															
6 DF Large carnivores	0.09			0.10	0.10															
7 DF Small carnivores	0.03				0.11															
8 DF Small planktivores	0.16				0.17	0.17	0.11					0.03								
9 DF Large herbivores	0.03			0.09	0.15															
10 DF Small herbivores					0.04	0.01														
11 DF Omnivores					0.02															
12 <i>Cephalopods</i>	0.06			0.06	0.08	0.05						0.10								
13 Inv 1 carnivores				0.07	0.21	0.20					0.03									
14 Inv 2 herbivores							0.04				0.04									
15 Inv 3 filter-feeders					0.02	0.10	0.05					0.01	0.04							
16 Inv 4 deposit-swallowers					0.01	0.01	0.01													
17 Inv 5 surf. deposit-feeders					0.02	0.15	0.05				0.06	0.01	0.08							
18 Meiofauna							0.14	0.15			0.02		0.20		0.05	0.05	0.15	0.10		
19 <i>Zooplankton</i>		0.85	0.70				0.10	0.70		0.05	0.05	0.15			0.05			0.01	0.40	
20 Corals/zooxanthellae											0.45		0.18							
21 <i>Phytoplankton</i>									1.00	0.85	0.35			1.00				0.70	0.10	
22 Macrophytes															0.15	0.40	0.65	0.50		
23 Microphytes															0.20				0.29	0.50
24 Detritus (col.)		0.15	0.10					0.15		0.10					0.05	0.55	0.20	0.40		
25 Detritus (sed.)					0.08	0.10	0.10					0.05	0.50		0.05					
Import	0.26		0.20	0.30		0.20	0.20					0.30								
Sum	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00

PF: pelagic fish; DF: demersal fish; Inv: benthic macroinvertebrates. Organisms assigned to the pelagic domain are in italics.

3 COMPLEMENTS D'ANALYSE ET DISCUSSION

On développe ici certains aspects méthodologiques et écologiques liés à la construction du modèle lagunaire de l'atoll d'Ouvéa. Trois points sont abordés : (1) l'influence des estimations d'abondance des poissons sur les résultats du modèle, (2) la caractérisation des propriétés fonctionnelles du réseau trophique et (3) la comparaison entre les niveaux trophiques standard et ceux calculés par le modèle Ecopath.

3.1 Influence de la méthode d'estimation de la densité des poissons

3.1.1 Positionnement du problème

Le modèle trophique du lagon d'Ouvéa repose sur des biomasses de poissons calculées à partir de données de densités, elles-mêmes estimées par des modèles de détection (voir chapitre II). Ces estimations d'abondance déterminent la représentation du réseau trophique du lagon d'Ouvéa. Il convient donc de s'interroger sur les conséquences de ce choix méthodologique, par rapport aux autres méthodes d'estimation qui auraient pu être appliquées sur les observations en plongée.

Afin d'évaluer l'impact de la méthode d'estimation sur la structure du modèle trophique, les densités (D) et les biomasses (B) estimées par les 3 méthodes suivantes sont comparées :

- comptage sur transect en ligne avec modélisation de la détectabilité (D_{DS} et B_{DS}),
- comptage sur transect en ligne avec calcul de la distance moyenne pondérée (D_{DMP} et B_{DMP}),
- comptage sur transect en bande de 6 m de large (D_{FW6} et B_{FW6}), en fixant a posteriori une distance maximale des observations égale à 3 m (demi-largeur).

3.1.2 Comparaison des estimations de densité dans le lagon d'Ouvéa

Les analyses effectuées dans le chapitre II permettent d'anticiper les écarts suivants entre les 3 méthodes d'estimation (DS, DMP et FW6) :

- Selon le profil de détection des poissons, la densité estimée sur une bande de 6 m ne représenterait que 70 à 90 % de la densité réelle (densité théorique uniforme sur l'ensemble des distances, voir chapitre II, §2.4.3). Sous l'hypothèse que la méthode DS fournit des estimations proches de la réalité, on suppose donc :

$$0,7 \leq \frac{D_{FW6}}{D_{DS}} \leq 0,9$$

– Selon le profil de détection des poissons, la densité estimée avec la DMP représenterait entre 50 % et 100 % de la densité calculée par modélisation de la détectabilité (voir chapitre II, §3.4.2). On s'attend donc à :

$$0,5 \leq \frac{D_{DMP}}{D_{DS}} \leq 1,0$$

La densité des poissons du lagon d'Ouvéa a été estimée par ces 3 méthodes³⁴. Une approximation de la méthode FW6 consiste à ne conserver que les individus détectés jusqu'à la distance 3 m (incluse), et à diviser le total obtenu (n') pour chaque espèce par la surface délimitée. Les différentes formules des estimateurs de densité sont rappelées ci-dessous :

$$D_{DS} = \frac{n}{2 \cdot L \cdot \mu} \quad D_{DMP} = \frac{n}{4 \cdot L \cdot DMP} \quad D_{FW6} = \frac{n'}{2 \cdot L \cdot 3}$$

La longueur L du transect est de 100 m sur les fonds meubles de l'atoll d'Ouvéa. Les densités sont calculées par espèce et par station. Le tableau V.2 donne les densités moyennes (sur 42 stations) obtenues par les 3 méthodes pour les 9 groupes de poissons du modèle trophique.

Tableau V.2. Comparaison des **densités moyennes** estimées sur les fonds meubles du lagon d'Ouvéa (42 stations) par la méthode **DS** (modélisation de la détectabilité des poissons), **FW6** (transect en bande de largeur 2 x 3 m) et **DMP** (distance moyenne pondérée) pour les 9 groupes de poissons du modèle trophique. Les densités sont exprimées en nombre d'individus pour une surface de 600 m². *Gd.* : *grand* ; *Pt.* : *petit* ; *Lg.* : *large* ; *Sm.* : *small*.

Groupe		D _{DS}	D _{FW6}	D _{DMP}	$\frac{D_{FW6}}{D_{DS}}$	$\frac{D_{DMP}}{D_{DS}}$
Gd. piscivores pélagiques	<i>PF Lg. pelagics</i>	0,5	0,1	0,4	0,3	0,8
Gd. planctonophages pél.	<i>PF Lg. planktivores</i>	64,5	46,6	48,3	0,7	0,7
Piscivores démersaux	<i>DF piscivores</i>	2,2	1,8	2,6	0,8	1,2
Gd. carnivores dém.	<i>DF Lg. carnivores</i>	3,9	1,6	4,2	0,4	1,1
Pt. carnivores dém.	<i>DF Sm. carnivores</i>	50,5	56,2	101,5	1,1	2,0
Pt. planctonophages dém.	<i>DF Sm. planktivores</i>	282,9	206,3	324,3	0,7	1,1
Gd. herbivores dém.	<i>DF Lg. herbivores</i>	1,8	0,7	1,7	0,4	1,0
Pt. herbivores dém.	<i>DF Sm. herbivores</i>	31,3	27,1	30,8	0,9	1,0
Omnivores dém.	<i>DF omnivores</i>	7,4	6,1	7,3	0,8	1,0
Peuplement total		444,9	346,4	521,1	0,8	1,2

La méthode FW6 donne des estimations inférieures à la méthode DS pour tous les groupes sauf celui des petits carnivores démersaux. Le rapport des estimations D_{FW6}/D_{DS} se situe dans la gamme des valeurs annoncées (entre 0,7 et 0,9) à quelques exceptions près : les grands piscivores pélagiques, les grands carnivores démersaux et les grands herbivores démersaux dont les rapports sont plus faibles (0,3-0,4), et les petits carnivores démersaux dont le rapport est plus élevé (1,1). La forte sous-estimation des trois premiers groupes est probablement liée

³⁴ Les méthodes DS et DMP sont développées dans le chapitre II.

à la taille des poissons, dont l'influence sur la détectabilité a été démontrée dans le chapitre II. Les profils de détection associés à ces poissons montrent un faible taux de détection dans les premiers mètres qui tend à augmenter ensuite (phénomène de fuite). La densité est donc fortement sous-estimée si le champ d'observation est restreint (3 mètres dans le cas présent). Toutefois, ces forts écarts ne concernent que des groupes de faible abondance (moins de 4 individus sur 600 m²), si bien que les conséquences sur la tendance globale observée à l'échelle du peuplement sont mineures : la densité totale estimée par FW6 représente 80 % de celle qui est estimée par DS.

La méthode DMP donne des estimations plus proches de la méthode DS pour l'ensemble des groupes, à l'exception notable des petits carnivores démersaux pour lesquels le rapport D_{DMP}/D_{DS} est égal à 2,0. L'explication de ce rapport élevé doit être recherchée dans les estimations réalisées par espèce. Ses conséquences sont importantes à l'échelle du peuplement, puisque le rapport des densités totales moyennes est finalement plus élevé que ce qui était attendu (1,2).

3.1.3 Comparaison des estimations de biomasse dans le lagon d'Ouvéa

Le calcul de la biomasse par unité de surface (densité massique) fait intervenir la taille des individus évaluée visuellement durant le comptage. A l'aide des relations taille-poids établies sur les poissons de Nouvelle-Calédonie (Kulbicki *et al.* 1993), il est possible d'estimer le poids de chaque poisson, et finalement le poids total de l'ensemble des individus observés sur un transect. A Ouvéa, la biomasse par unité de surface a été calculée en faisant intervenir la distance moyenne pondérée, de façon analogue à l'estimation de la densité, le nombre total d'individus n étant simplement remplacé par leur poids total w (Kulbicki *et al.* 1994) :

$$B_{DMP} = \frac{w}{4 \cdot L \cdot DMP}$$

Ce calcul a été effectué pour chaque espèce dans l'ensemble des stations du lagon d'Ouvéa. L'opération conduit à un tableau de biomasses B_{DMP} dont les dimensions (espèces x stations) sont identiques à celles des tableaux D_{DMP} et D_{DS} . Les rapports matriciels B_{DMP}/D_{DMP} et B_{DS}/D_{DS} étant égaux (les densités D_{DMP} et D_{DS} ont été calculées à partir des mêmes observations), le tableau des biomasses B_{DS} peut donc être estimé par :

$$B_{DS} = \frac{B_{DMP}}{D_{DMP}} \cdot D_{DS}$$

Ces calculs sont **matriciels**, c'est-à-dire qu'ils sont effectués pour chaque espèce dans chaque station. On peut ensuite calculer la biomasse B_{DS} moyenne sur les 42 stations d'échantillonnage pour chaque groupe trophique, et finalement calculer le rapport des biomasses moyennes B_{DMP}/B_{DS} pour tous les groupes.

Pour estimer la biomasse par la méthode FW6, l'opération est plus complexe. Les tableaux D_{FW6} et D_{DMP} n'ont pas les mêmes dimensions, car de nombreuses espèces n'ont pas été détectées

en-deçà de 3 mètres³⁵. Pour estimer B_{FW6} il faut donc considérer 2 sous-tableaux B'_{DMP} et D'_{DMP} correspondant aux biomasses et aux densités calculées sur ces 154 espèces. De façon analogue au calcul de la biomasse B_{DS} , le tableau des biomasses B_{FW6} s'obtient par :

$$B_{FW6} = \frac{B'_{DMP}}{D'_{DMP}} \cdot D_{FW6}$$

Ce calcul peut poser problème, car même si les espèces correspondent, la densité D_{FW6} n'a pas été calculée sur les mêmes observations que ne l'a été la densité D'_{DMP} . Il est très probable que pour certaines espèces, la distribution de la taille des individus soit dépendante de leur distance de détection, de telle manière que les grands individus ont dû être plus souvent observés au-delà de 3 mètres qu'en deçà. Il faut donc considérer que les rapports B_{FW6}/D_{FW6} et B'_{DMP}/D'_{DMP} ne sont pas égaux, et que notre calcul aboutit très probablement à des biomasses B_{FW6} surestimées. Cette approche pragmatique a toutefois été privilégiée afin d'éviter un calcul fastidieux nécessitant l'estimation (par espèce et par station) du poids des poissons observés jusqu'à 3 m par l'intermédiaire des relations taille-poids. Elle fournit néanmoins une estimation de B_{FW6} qui peut être considérée comme une « solution haute » à laquelle les autres estimations sont confrontées.

Le tableau V.3 compare pour les 9 groupes trophiques du lagon d'Ouvéa les biomasses moyennes B_{DS} avec les biomasses moyennes B_{FW6} et B_{DMP} . Considérant les écarts importants entre les méthodes FW6 et DMP, nous n'avons pas jugé utile de comparer directement les biomasses B_{FW6} et B_{DMP} .

Tableau V.3. Comparaison des **biomasses moyennes** estimées sur les fonds meubles du lagon d'Ouvéa (42 stations) par les méthodes **DS**, **FW6** et **DMP** pour les 9 groupes de poissons du modèle trophique. Les biomasses sont exprimées en g C m⁻². Les données en gras sont les biomasses utilisées dans le modèle.

Groupe		B_{DS}	B_{FW6}	B_{DMP}	$\frac{B_{FW6}}{B_{DS}}$	$\frac{B_{DMP}}{B_{DS}}$
Gd. piscivores pélagiques	<i>PF Lg. pelagics</i>	0,33	0,06	0,27	0,2	0,8
Gd. planctonophages pél.	<i>PF Lg. planktivores</i>	0,41	0,29	0,31	0,7	0,8
Piscivores démersaux	<i>DF piscivores</i>	0,34	0,08	0,30	0,2	0,9
Gd. carnivores dém.	<i>DF Lg. carnivores</i>	0,67	0,35	0,74	0,5	1,1
Pt. carnivores dém.	<i>DF Sm. carnivores</i>	0,17	0,11	0,18	0,7	1,0
Pt. planctonophages dém.	<i>DF Sm. planktivores</i>	1,02	0,69	0,79	0,7	0,8
Gd. herbivores dém.	<i>DF Lg. herbivores</i>	0,41	0,06	0,36	0,2	0,9
Pt. herbivores dém.	<i>DF Sm. herbivores</i>	0,05	0,04	0,04	0,8	0,9
Omnivores dém.	<i>DF omnivores</i>	0,03	0,03	0,05	0,9	1,9
Peuplement total		3,43	1,72	3,05	0,5	0,9

Pour la moitié des groupes, les rapports des biomasses moyennes B_{FW6} et B_{DS} sont plus faibles que les rapports des densités. A l'échelle du peuplement, la méthode FW6 donne une biomasse

³⁵ En réalité, un total de 217 espèces a été observé sur les transects en lignes, alors que la sélection des poissons entre 0 et 3 mètres ne donne que 154 espèces au total.

totale moyenne 2 fois inférieure à celle qui est estimée par la méthode DS. Par contre, entre les méthodes DMP et DS, les rapports des biomasses sont très proches des rapports des densités, à l'exception du groupe des petits carnivores démersaux (rapport B_{DMP}/B_{DS} égal à 1,0 alors qu'en densité ce rapport est égal à 2,0). A l'inverse, ce rapport augmente pour les omnivores. Il est probable qu'à l'intérieur d'un même groupe le rapport des densités ou des biomasses soit en réalité très variable, en fonction des espèces et des stations. Suivant l'expression de l'abondance (en nombre d'individus ou en poids), le rapport des estimations est susceptible de varier de façon considérable.

A l'échelle du peuplement total du lagon d'Ouvéa, la méthode DMP donne une biomasse totale moyenne proche de celle qui a été estimée par la méthode DS (en poids frais 14,3 kg/600 m² contre 16,1 kg/600 m²). La méthode FW6 donnerait, elle, une biomasse totale moyenne **2 fois inférieure** (8,1 kg/600 m²).

3.1.4 Influence de la méthode d'estimation sur le modèle lagunaire

L'utilisation de la méthode DMP n'aurait probablement pas changé la représentation du réseau trophique du lagon d'Ouvéa. Même si elle aboutit à une biomasse des omnivores plus élevée, ceci n'aurait aucune conséquence sur le modèle étant donné la faible contribution de ces poissons à la biomasse totale des peuplements. Par contre, la méthode FW6 aboutit à des estimations de biomasses plus faibles que celles qui ont été intégrées dans le modèle. Il n'est cependant pas certain que cette méthode permet d'éviter les problèmes d'équilibrage du modèle que nous avons rencontrés, en particulier la difficulté d'équilibrer les invertébrés benthiques et certains poissons en raison d'une forte pression de prédation. L'abondance relative des piscivores (pélagiques et démersaux) et des grands carnivores démersaux aurait certes diminué (de 80 % et de 50 % respectivement) au profit des petits carnivores démersaux (diminution de 30 % seulement). Cependant, la pression de prédation exercée par les petits carnivores démersaux sur les invertébrés benthiques aurait été plus forte. Par contre, une biomasse plus faible des poissons herbivores entraînerait probablement pour les macro-algues benthiques un P/B estimé plus faible, s'accordant mieux avec la gamme des valeurs habituellement attribuées à ce groupe (voir Table 2 du §2). Il est très probable qu'une diminution générale de la biomasse des prédateurs supérieurs aurait permis d'éviter l'introduction de termes d'importation pour sustenter ces derniers. La question se pose alors de savoir si les zones récifales adjacentes ont effectivement une influence sur le réseau trophique lagunaire. La forte mobilité des poissons, et leurs concentrations croissantes aux abords des récifs, le suggèrent.

3.2 Analyse systémique

3.2.1 Impacts trophiques combinés

Les impacts trophiques combinés (« *mixed trophic impacts* ») sont des indices calculés par le logiciel Ecopath. Ils permettent d'évaluer l'impact d'une augmentation de biomasse d'un groupe trophique sur la biomasse des autres groupes (Christensen et Pauly 1992,

Christensen *et al.* 2000). L'impact trophique d'un groupe sur un autre groupe se traduit par une augmentation (effet positif) ou une diminution (effet négatif) de la biomasse de ce dernier, par le biais d'une relation entre le prédateur et sa proie (effet direct), ou par le jeu d'effets en cascades si les deux groupes sont liés par l'intermédiaire d'un ou de plusieurs groupes (effet indirect). Les impacts trophiques combinés permettent ainsi d'examiner la sensibilité de la structure du réseau trophique vis-à-vis de chaque compartiment, d'identifier les groupes écologiques influents (*i.e.*, dont la variation de biomasse entraîne des changements significatifs sur l'ensemble des compartiments), et de formuler des hypothèses sur les facteurs de contrôle du réseau trophique. Cependant, ces indices ne doivent pas être considérés comme des prédictions, mais plutôt comme des impacts possibles³⁶ (Christensen *et al.* 2000).

Les impacts trophiques combinés du lagon d'Ouvéa peuvent s'observer sur le diagramme de la figure V.2. L'examen de ce diagramme permet de formuler certaines hypothèses sur la dynamique du réseau trophique :

- Les bas niveaux trophiques ont un effet positif sur les organismes qui s'en nourrissent : (1) les détritiques sédimentaires et le microphytobenthos sur les invertébrés benthiques et la méiofaune, (2) les macro-algues benthiques sur les poissons et les invertébrés herbivores, et (3) les détritiques pélagiques et le phytoplancton sur le zooplancton et les poissons planctonophages. Pourtant, la faible efficacité écotrophique des bas niveaux trophiques laissait penser que ces ressources n'étaient pas limitantes pour leurs consommateurs. Il semble cependant qu'une augmentation de la biomasse de ces ressources soit bénéfique pour les organismes qui les consomment. Toutefois, ces effets ne sont pas transmis vers les hauts niveaux trophiques, dans la mesure où les prédateurs ne semblent pas bénéficier d'une augmentation de la biomasse de leurs proies. Les hauts niveaux trophiques sembleraient donc relativement insensibles à un contrôle de type « *bottom-up* ».
- Comme souligné dans le point précédent, une augmentation de la biomasse des niveaux trophiques intermédiaires (invertébrés benthiques, poissons herbivores et planctoniques) n'a globalement aucun effet sur leurs prédateurs. Cependant, les grands poissons herbivores ont un effet négatif sur eux-mêmes, et sur les petits poissons herbivores et les omnivores, signalant une compétition intense pour l'utilisation des macro-algues benthiques. Pour ces poissons, il semblerait donc que la biomasse des producteurs primaires soit un facteur limitant.

³⁶ Les impacts trophiques combinés se calculent à partir des rations alimentaires (DC) de chaque groupe écologique. Ces DC sont susceptibles de varier en réponse à des changements de biomasse (les régimes alimentaires sont généralement déterminés par l'abondance des proies dans le milieu). De telles variations ne sont pas prises en compte dans le modèle Ecopath, l'ensemble des paramètres étant à l'état stationnaire.

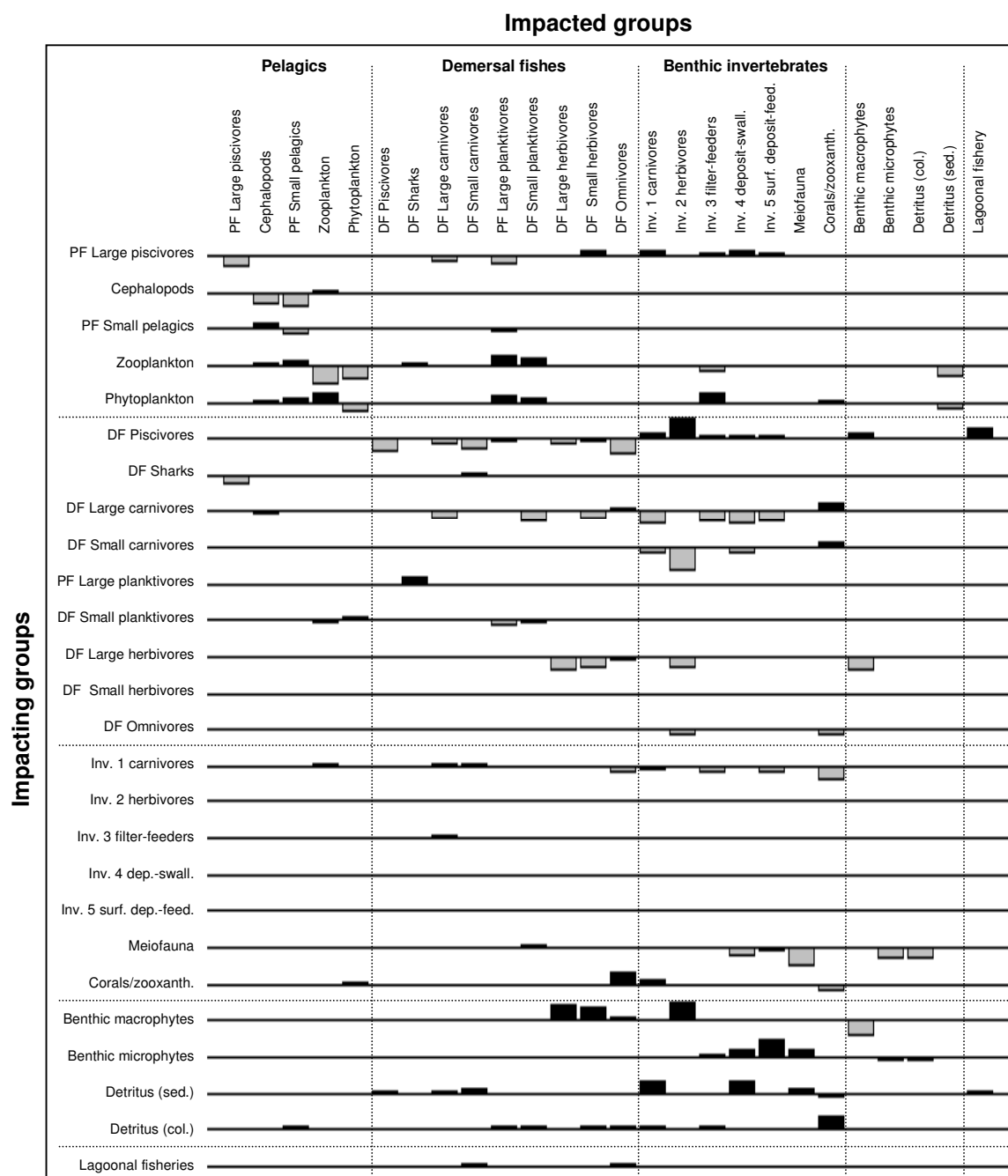


Figure V.2. Diagramme des impacts trophiques combinés au sein du réseau trophique du lagon d'Ouvéa. Ces indices montrent les effets positifs (barres noires dirigées vers le haut) et négatifs (barres blanches dirigées vers le bas) d'une légère augmentation de biomasse de chacun des compartiments listés horizontalement (« impacting groups ») sur la biomasse de chacun des compartiments listés verticalement (« impacted groups »).

– Les poissons prédateurs (piscivores et prédateurs d'invertébrés benthiques à des degrés divers) ont des effets positifs et négatifs sur de nombreux groupes. Les petits carnivores démersaux ont un impact négatif sur les invertébrés. Les grands carnivores démersaux également, mais aussi sur de nombreux poissons. Enfin les piscivores démersaux et pélagiques ont un effet négatif sur de nombreux poissons, mais positif sur les invertébrés. L'ensemble de ces effets soulignent la complexité du réseau trophique pour les hauts niveaux trophiques, et

l'influence de la prédation sur ces groupes. L'impact positif des piscivores démersaux sur les invertébrés benthiques est un effet indirect, résultat de l'impact négatif sur les grands et petits carnivores démersaux : l'augmentation de la biomasse des piscivores entraîne un relâchement de la prédation s'exerçant sur les invertébrés benthiques. Les grands piscivores pélagiques ont également un impact indirect positif sur les invertébrés benthiques, via la consommation des grands carnivores démersaux.

Ces différents effets nous permettent d'établir un premier schéma de fonctionnement global du réseau trophique, avec les bas niveaux trophiques (détritiques sédimentaires, producteurs primaires et méiofaune pour la partie benthique, détritiques en suspension, phytoplancton et zooplancton) qui contrôlent par un phénomène « *bottom-up* » les niveaux trophiques intermédiaires (invertébrés benthiques, poissons herbivores et planctonophages) eux-mêmes contrôlés par les niveaux trophiques supérieurs par un phénomène « *top-down* ». L'impact indirect des bas niveaux trophiques sur la partie supérieure du réseau est limité en raison d'une forte prédation interne parmi les hauts niveaux trophiques. Une augmentation des niveaux trophiques intermédiaires ne peut donc profiter à leurs prédateurs directs, dans la mesure où ceux-ci supportent une forte pression de la part des prédateurs supérieurs.

L'examen des impacts trophiques combinés peut également être considéré comme une analyse de sensibilité simplifiée (Christensen *et al.* 2000). Dans le présent modèle, la biomasse des céphalopodes et des petits pélagiques a été estimée sous la contrainte de l'équilibre. Les impacts trophiques combinés semblent indiquer que l'effet de ces deux groupes est finalement mineur sur l'ensemble du réseau trophique, sinon sur eux-mêmes. Une estimation imprécise de la biomasse de ces deux groupes n'a donc probablement pas de conséquences importantes sur le schéma global du réseau trophique que nous venons de décrire. D'autre part, les impacts trophiques combinés indiquent que des regroupements sont possibles et peuvent permettre de simplifier le modèle. C'est en particulier le cas pour les invertébrés benthiques, dont les réponses semblent être globales, et dont le détail n'apporte rien sur le comportement des prédateurs.

3.2.2 Statistiques globales du réseau trophique

Le logiciel Ecopath fournit de nombreux indices, estimés à l'échelle du système, qui permettent de caractériser la taille de l'écosystème, la structure topologique du réseau trophique et certaines caractéristiques de son fonctionnement. Ces statistiques globales semblent donner des indications sur l'état de l'écosystème, sa complexité et son degré d'évolution (Christensen *et al.* 2000, Christensen et Walters 2004). Le tableau V.4 présente les statistiques globales du modèle lagunaire d'Ouvéa. Ces indices n'ont dans l'absolu qu'une valeur indicative limitée. Les statistiques globales associées à 5 autres modèles d'écosystème corallien ont donc été ajoutées, afin d'établir une base de comparaison pour l'interprétation des valeurs observées dans le lagon d'Ouvéa. Comme souligné précédemment, la structure de l'habitat et l'emprise spatiale des modèles diffèrent considérablement (voir tableau V.1). En particulier, certains écosystèmes sont typiquement « coralliens », dans la mesure où ils sont situés sur des zones récifales, alors que d'autres incluent plusieurs habitats, dont notamment des zones de fonds meubles lagunaires. Deux groupes d'écosystèmes ont donc été considérés, le premier

rassemblant des écosystèmes récifo-lagonaires (Rib reef, Tudman 2001 ; French Frigate Shoals, Polovina 1984), le second regroupant des écosystèmes récifaux *sensu stricto* (Virgin islands, Opitz 1993 ; Moorea, Arias-González 1993 ; Looe Key reef, Venier et Pauly 1997). Le modèle du lagon d'Ouvéa figure dans le premier groupe, car une partie substantielle des fonds lagonaires (30 % de la surface) est constituée de substrat dur recouvert par des formations coralliennes éparses (Garrigue *et al.* 1998). Enfin, seuls les modèles du lagon d'Ouvéa et de Rib reef intègrent la pêche dans l'écosystème. Les captures totales et le niveau trophique moyen des captures³⁷ sont donnés pour compléter cet aperçu.

Tableau V.4. Comparaison des statistiques globales du réseau trophique du lagon de l'atoll d'Ouvéa avec celles d'autres modèles Ecopath. La biomasse est exprimée en t.km⁻², les flux en t.km⁻².an⁻¹.

Paramètres du système	Ouvéa	Rib reef	FF Shoals	Virgin islands	Moorea	Looe Key reef
Superficie (km ²)	600	5	1 200	-	<1	30
Nombre de groupes	23	24	15	20	45	19
Biomasse totale*	133	521	175	3 902	2 421	6 037
Transferts totaux	7 180	17 267	3 017	80 456	165 574	176 875
PP	2 662	5 520	1 191	19 969	19 787	30 124
Production nette	1 819	2 073	413	157	1736	7 357
PP/R	3,2	1,6	1,5	1,0	1,1	1,3
Indice de connexion	0,19	0,42	0,21	0,36	0,19	0,34
Indice d'omnivorie	0,20	0,22	0,13	0,23	0,17	0,24
Indice de recyclage de Finn (%)	12,27	7,02	5,39	16,02	55,94	9,39
Captures (t.km ⁻² .an ⁻¹)	0,4	0,8	-	-	-	-
TL moyen des captures	3,61	3,54	-	-	-	-

* détritus exclus

Selon Odum (1969), la stabilité d'un écosystème tend à augmenter au cours de son évolution. La taille de l'écosystème et la quantité de l'information contenue dans sa structure reflèterait son degré d'évolution (ou maturité). Les indices présentés dans le tableau V.4 sont censés rendre compte de cette maturité (Christensen *et al.* 2000).

La **biomasse totale vivante** du système (détritus exclus) est une mesure de la taille de l'écosystème (Christensen *et al.* 2000). Le lagon d'Ouvéa présente la plus faible valeur de biomasse totale des écosystèmes coralliens modélisés, probablement en raison de la prédominance des fonds meubles. Cette valeur est proche de celle qui est observée dans les deux autres écosystèmes récifo-lagonaires, alors que les écosystèmes récifaux sont caractérisés par des biomasses totales significativement plus fortes. Les **transferts totaux**, qui

³⁷ Moyenne du niveau trophique des groupes exploités pondérée par leur biomasse.

représentent la somme de l'ensemble des flux transitant dans le réseau trophique, mesurent la taille d'un écosystème en termes de flux (Ulanowicz 1986, cité par Christensen *et al.* 2000). Cet indice oppose les écosystèmes récifo-lagonaires aux écosystèmes récifaux, comme la biomasse totale. La **production primaire** totale (PP) calculée par le modèle lagonaire d'Ouvéa s'accorde avec celle qui a été calculée dans les deux autres modèles récifo-lagonaires. A l'inverse, la **production nette** (différence entre la production primaire totale et la respiration totale) n'oppose pas les systèmes récifo-lagonaires aux systèmes récifaux comme les indices précédents. Celle-ci est supposée diminuer au cours de l'évolution d'un écosystème (Christensen *et al.* 2000). La production nette calculée dans le lagon d'Ouvéa doit cependant être considérée avec prudence, en raison des réserves formulées à l'encontre de la respiration (voir §3). Le rapport **production primaire/respiration** du système (PP/R), censé aussi diminuer avec la maturité d'un écosystème, est très élevé à Ouvéa en comparaison aux autres écosystèmes³⁸. Sa valeur nous paraît douteuse en raison de sa sensibilité à certains paramètres du modèle (voir §3).

En parallèle à ces mesures associées aux biomasses et aux flux transitant dans l'écosystème, certains indices permettent de caractériser la structure topologique du réseau trophique. L'**indice de connexion** (ou connectance) est le rapport entre le nombre de liens trophiques et le nombre total de liens possibles. Il présente l'inconvénient d'être lié au nombre de groupes écologiques définis dans le modèle. Le modèle lagonaire d'Ouvéa peut toutefois être comparé au modèle récifo-lagonaire de Rib reef, dans la mesure où leur structure est similaire. L'indice de connexion est plus élevé pour ce dernier, ce qui indiquerait une plus grande maturité par rapport à l'écosystème du lagon d'Ouvéa. L'**indice d'omnivorie** a été proposé comme alternative à l'indice de connexion pour mesurer la complexité du réseau trophique (Christensen *et al.* 2000). Cet indice décrit l'étendue moyenne de la distribution des interactions trophiques entre les différents niveaux trophiques du réseau. Il est estimé en calculant la moyenne des indices d'omnivorie de chaque groupe pondérée par le logarithme de leur consommation de nourriture. Relativement indépendant de la structure des modèles, l'indice d'omnivorie augmente avec la complexité du réseau trophique. Les valeurs de cet indice sont très proches entre les différents modèles.

Enfin, l'**indice de recyclage de Finn** mesure l'importance du recyclage de la matière au sein de l'écosystème (Christensen *et al.* 2000). La capacité d'un écosystème à recycler la matière dégradée (détritus) est supposée augmenter au cours de son évolution (Odum 1969). Cet indice serait fortement corrélé avec la maturité de l'écosystème, sa stabilité et sa résilience (Christensen *et al.* 2000). Dans le lagon d'Ouvéa, l'indice de recyclage de Finn est plus élevé que dans les autres écosystèmes récifo-lagonaires.

La confrontation des valeurs de ces différents indices écosystémiques ne permet pas de porter un jugement sur le degré de maturité et de complexité de l'atoll d'Ouvéa. Ces indices apportent des informations contradictoires : la production nette du système, plus faible dans l'écosystème des French Frigate Shoals (FFS) indiquerait que celui-ci a atteint un degré d'évolution plus élevé que les écosystèmes du lagon d'Ouvéa et de Rib reef. L'indice d'omnivorie suggère le

³⁸ Aliño *et al.* (1993) obtiennent cependant une valeur du rapport PP/R égale à 15 avec leur modèle Ecopath de l'écosystème de Bolinao.

contraire, puisque indépendamment de la structure des modèles, il indique une complexité plus grande du réseau trophique du lagon d'Ouvéa et de Rib reef. D'après l'indice de recyclage de Finn, le fonctionnement trophique du lagon d'Ouvéa repose sur une meilleure utilisation des détritus par rapport aux deux autres écosystèmes récifo-lagunaire, ce qui reflèterait une certaine maturité. Toutefois, et en dépit de sa valeur suspecte, le rapport PP/R est probablement plus élevé dans le lagon d'Ouvéa, ce qui est une caractéristique des écosystèmes en début d'évolution (Christensen *et al.* 2000).

Il apparaît finalement que le nombre de modèles est insuffisant pour interpréter les valeurs de ces différents indices. Certains indices sont probablement dépendants de la structure des modèles et de la qualité de son élaboration. D'autre part, les écosystèmes modélisés apparaissent très contrastés d'un point de vue environnemental. La valeur indicative de ces indices écosystémiques semble donc limitée, surtout en l'absence d'un référentiel approprié permettant de comparer les différentes valeurs obtenues. La définition d'un tel référentiel requiert sans aucun doute une plus large gamme de modèles d'écosystèmes aux caractéristiques environnementales similaires.

3.3 Niveaux trophiques standard et niveaux trophiques du modèle

L'étude réalisée dans le lagon Sud-Ouest a montré tout l'intérêt d'utiliser les niveaux trophiques par espèce pour décrire la structure trophique des peuplements (voir chapitre IV). On peut cependant s'interroger sur la pertinence d'une telle description sans savoir réellement ce que consomment les espèces dans l'environnement étudié. Pour de nombreuses espèces, le niveau trophique déterminé dans une région n'est pas forcément représentatif de celui qui pourrait être calculé dans une autre région. Le modèle trophique du lagon d'Ouvéa offre la possibilité de comparer une description des peuplements par les niveaux trophiques standard avec une description fondée sur des valeurs représentatives du contexte trophique local. La première approche repose sur une représentation des peuplements par le biais de leur composition spécifique, les niveaux trophiques standard étant attribués à chaque espèce. La seconde approche est globale, puisque les niveaux trophiques sont estimés pour des groupes d'espèces. Ces espèces sont rassemblées en fonction de leur régime alimentaire supposé, mais celui-ci est finalement ajusté en fonction des contraintes imposées par le modèle, c'est-à-dire en respectant l'équilibre trophique des communautés en place.

3.3.1 Spectres trophiques « standard » des poissons du lagon d'Ouvéa

Les spectres trophiques moyens de la densité et de la biomasse des poissons du lagon d'Ouvéa ont été construits en utilisant les niveaux trophiques standards présentés dans le chapitre IV. La figure IV.3 présente les spectres trophiques obtenus à partir de la méthode DS et de la méthode FW6. Malgré les nettes différences qui opposent les estimations d'abondance de ces deux méthodes, elles offrent une représentation similaire de la structure trophique des peuplements, que ce soit en biomasse (figure IV.3a) ou en densité (figure IV.3b). Les contrastes observés sur le niveau d'abondance global n'entraînent pas de différence notable sur la répartition de l'abondance par niveaux trophiques.

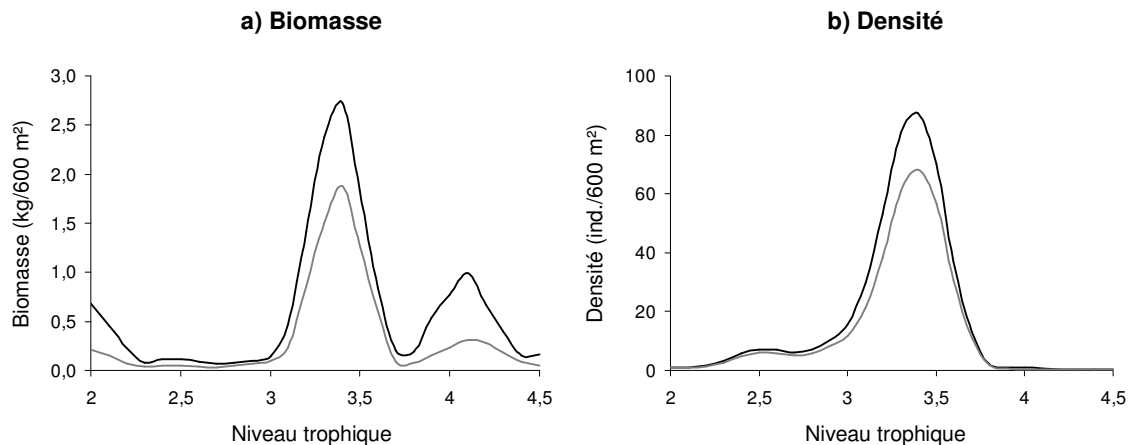


Figure V.3. Comparaison des spectres trophiques de la biomasse (a) et de la densité (b) des poissons dans le lagon d'Ouvéa obtenus à partir de la méthode DS (courbe en noir) et de la méthode FW6 (courbe en gris) et des niveaux trophiques standard.

Les spectres trophiques exprimés en biomasse et en densité offrent une représentation différente de la structure trophique de l'ichtyofaune lagonaire de l'atoll. Si les deux représentations font apparaître une forte dominance des niveaux trophiques intermédiaires (TL autour de 3,4 – principalement des planctonophages), le spectre de biomasse donne plus d'importance aux bas niveaux trophiques (TL entre 2,0 et 2,3 – herbivores) et aux niveaux trophiques supérieurs (TL entre 3,8 et 4,5 – carnivores et prédateurs supérieurs). La taille de ces poissons, généralement élevée, contribue à élever leur représentation dans le peuplement lorsque l'abondance des poissons est mesurée en poids.

Enfin, le spectre de densité présente une forme différente des spectres trophiques du lagon Sud-Ouest (voir figure IV.13, chapitre IV, §4.2.2). La structure trophique des peuplements lagonaire semble donc différente de celle des peuplements récifaux. Alors que l'ichtyofaune lagonaire de l'atoll d'Ouvéa est dominée en densité par des poissons planctonophages, l'ichtyofaune récifale du lagon Sud-Ouest est caractérisée par une plus forte abondance de poissons herbivores et de prédateurs d'invertébrés (à l'exception des zones récifales frangeantes). L'architecture de l'habitat des poissons, et en particulier l'extension de la couverture corallienne, expliquent certainement ces différences dans la composition spécifique des peuplements³⁹.

3.3.2 Comparaison avec le spectre trophique du modèle Ecopath

Un spectre trophique a été construit en répartissant la biomasse des poissons en fonction des niveaux trophiques estimés par le modèle Ecopath. Ces niveaux trophiques sont calculés par la formule générale présentée dans le chapitre IV (§2.1.1) et qui a été utilisée pour calculer les valeurs standard. Cependant, les rations alimentaires (DC) des poissons sont estimées sous la

³⁹ L'influence de la structure de l'habitat s'observe également sur l'abondance totale des peuplements, puisque pour une surface de 600 m² la densité des poissons fluctue globalement entre 900 et 1 500 individus sur les récifs du lagon sud-ouest (récifs frangeants exclus) alors que dans le lagon d'Ouvéa, elle se situe autour de 350 individus (ces estimations sont toutes effectuées avec la méthode FW6).

contrainte de l'équilibre des biomasses appliquée aux différents groupes trophiques. A l'équilibre, le modèle permet de calculer le niveau trophique (TL) de chaque groupe en partant de la base du réseau trophique (TL=1,0 par convention pour les producteurs primaires et les détritus) jusqu'aux prédateurs supérieurs. La répartition de la biomasse des poissons par TL a été lissée selon la méthodologie exposée dans le chapitre IV afin d'obtenir un spectre trophique comparable à celui obtenu par l'intermédiaire des TL standard.

La différence principale entre ces deux spectres réside dans la position du pic principal de biomasse, situé autour de TL=2,9 sur le spectre du modèle, alors qu'il est situé autour de TL=3,4 sur le spectre trophique standard (figure V.4). Ce décalage concerne les poissons planctonophages, dont le niveau trophique est estimé à 2,9 par le modèle Ecopath, mais dont le niveau trophique standard est estimé à 3,4 (voir chapitre IV). Le pic des poissons planctonophages sur le spectre du modèle inclut le groupe des petits pélagiques dont la biomasse a été estimée par le modèle, et qui ne figure pas sur le spectre trophique standard. D'autre part, les poissons piscivores ont des TL standard supérieur à 4,0 alors que le modèle leur attribue des valeurs visiblement inférieures (TL=3,6 pour le groupe des piscivores démersaux, TL=4,0 pour les piscivores pélagiques).

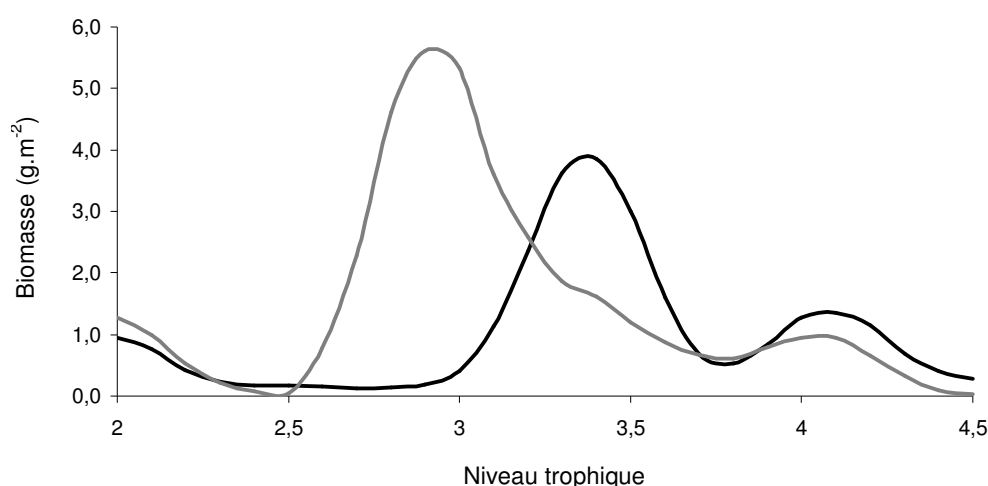


Figure V.4. Comparaison des spectres trophiques de la biomasse des poissons dans le lagon d'Ouvéa obtenus à partir des niveaux trophiques standard (courbe en noir) et à partir des niveaux trophiques calculés par le modèle Ecopath (courbe en gris).

Les deux méthodes aboutissent donc à un résultat différent. Il existe cependant des cohérences dans ces différences. Les poissons planctonophages ont probablement un TL inférieur à 3,4 puisque celui du zooplancton est égal à 2,0. D'autre part, les poissons piscivores du lagon d'Ouvéa consomment des poissons dont le niveau trophique est très variable (entre 2,0 et 3,6 voir Table 3 du §2). Le TL standard des piscivores stricts est établi à 4,5 sous l'hypothèse que le TL moyen⁴⁰ des poissons est égal à 3,5. Dans le lagon d'Ouvéa, le niveau trophique moyen des poissons est égal à 3,1. De plus, les piscivores peuvent privilégier certaines proies (petits

⁴⁰ Moyenne du niveau trophique des groupes de poissons pondérée par la biomasse des groupes.

poissons herbivores, détritivores ou omnivores) en fonction de la structure de l'habitat, et présenter des niveaux trophiques bien inférieurs à 4,0. A l'inverse du spectre trophique standard, le spectre trophique du modèle repose sur des TL attribués à des groupes, et non pas par espèce. On peut donc se demander si la variabilité intra-groupe des TL est bien restituée par la méthode de lissage qui a été appliquée.

Malgré les écarts révélés par cette comparaison, les niveaux trophiques standard présentent des qualités certaines pour la représentation de l'organisation trophique des poissons au sein de l'écosystème, à condition de pouvoir interpréter les valeurs de TL en relation avec le régime alimentaire des espèces. Les niveaux trophiques standard doivent cependant gagner en précision. Pour le moment, il n'est pas possible de distinguer clairement les poissons planctonophages (TL moyen autour de 3,4) des prédateurs d'invertébrés mobiles (TL moyen autour de 3,5) (voir §2.2.3 dans le chapitre IV). Le niveau trophique des piscivores doit également refléter celui des proies réellement consommées. Une meilleure connaissance de l'alimentation des poissons récifaux est donc nécessaire afin d'estimer des TL moyens plus précis. Une telle description pourrait alors être effectuée simplement, sans avoir recours à une étude approfondie du réseau trophique de l'écosystème.

4 CONCLUSION SUR L'APPROCHE ECOSYSTEMIQUE

L'étude du réseau trophique du lagon d'Ouvéa offrait l'opportunité de replacer les poissons dans un contexte écosystémique. Le modèle fournit une représentation possible de la structure du réseau trophique. La description quantitative de ce réseau montre (1) que les poissons sont effectivement représentés à tous les échelons de la chaîne trophique des consommateurs, (2) que la prédation a un rôle structurant très fort sur l'équilibre des communautés, (3) que l'influence des ressources primaires et régénérées sur leurs consommateurs directs ne se transmet pas aux niveaux trophiques supérieurs, (4) que la circulation des eaux lagunaires a une influence sur la dynamique des bas niveaux trophiques dans le réseau pélagique et (5) qu'il existe très probablement des liens trophiques avec les zones récifales adjacentes. L'extension du modèle aux récifs de l'atoll permettra peut-être de confirmer l'existence de ces liens.

Le modèle fournit de nombreux indices écosystémiques. L'intérêt potentiel de ces mesures comme indicateurs écologiques reste à démontrer. En particulier, un tel rôle ne peut être mis en évidence sans le développement de nouveaux modèles d'écosystèmes coralliens. Par contre, les spectres trophiques démontrent une nouvelle fois leur intérêt comme indicateurs : (1) dans le cadre de la modélisation, pour caractériser la structure du modèle et les modifications des paramètres effectuées pour parvenir à l'équilibre, et (2) dans le cadre d'une approche descriptive exploratoire destinée à caractériser la structure trophique des communautés.

CONCLUSION GENERALE

Ce travail de thèse s'était fixé pour objectif d'identifier les facteurs de contrôle de la structure de l'ichtyofaune récifo-lagonaire de Nouvelle-Calédonie. Les résultats des analyses permettent de préciser l'influence de l'environnement physique, biologique et humain sur cette structuration pour différents niveaux d'organisation :

- **au niveau populationnel**, l'influence de la structure physique et biologique du milieu sur la distribution de certaines espèces,
- **au niveau communautaire**, l'influence du type d'habitat sur la structure trophique des peuplements,
- **au niveau écosystémique**, l'influence de l'environnement biologique sur l'organisation des peuplements dans le réseau trophique.

Pour l'ensemble de ces études, l'unité d'analyse est une station d'échantillonnage (un transect) à laquelle est associée une estimation de la densité des poissons. La qualité de cette estimation déterminant la valeur des résultats écologiques, une part importante du présent travail a été consacrée à l'examen critique des méthodes d'estimation de l'abondance des poissons à partir de leur observation en plongée. Les aspects méthodologiques intègrent également des outils d'analyse et des traitements statistiques originaux dont le cadre d'application dépasse celui de l'étude des poissons coralliens. Enfin, la finalité de ce travail était d'identifier des indicateurs écologiques liés à la distribution et à l'organisation des poissons récifaux. On dresse ici un bilan des avancées théoriques, méthodologiques et opérationnelles qui peuvent être dégagées à l'issue des recherches réalisées au cours de cette thèse.

SYNTHESE DES RESULTATS ET PERSPECTIVES

Rôle fonctionnel de l'architecture de l'habitat récifal sur l'ichtyofaune

Le rôle fonctionnel de la structure de l'habitat a été exploré en analysant les relations entre la distribution spatiale des populations de *Chaetodontidae* et la composition du substrat récifal. La répartition des *Chaetodontidae* apparaît liée à des propriétés architecturales de l'habitat supposées correspondre (1) à la complexité topographique du substrat et (2) à l'hétérogénéité (ou à la diversité) du recouvrement benthique. Le corail, avec ses différentes formes de croissance, occupe un rôle central dans l'émergence de ces deux composantes de l'architecture de l'habitat. Les *Chaetodontidae* corallivores sont sensibles aux ressources trophiques et aux refuges contre la prédation, dont la disponibilité est déterminée par la nature et la configuration du recouvrement benthique. Leur répartition permet d'établir un modèle de l'architecture de l'habitat en deux composantes indépendantes, auquel s'ajuste la répartition de l'ichtyofaune prise dans son ensemble. Cet ajustement souligne l'importance de l'architecture du substrat en général, et celle du corail en particulier, sur la structuration des assemblages de poissons. En fractionnant l'espace vital, en diversifiant les niches écologiques

et en favorisant la présence des refuges contre la prédation, elle fournit une base structurale indispensable à la survie de nombreuses espèces de poissons et d'invertébrés benthiques. Les espèces de poissons moins associées substrat tirent profit de l'ensemble des ressources associées à la matrice récifale, si bien que l'architecture de l'habitat joue un rôle majeur dans la structuration globale de l'ichtyofaune.

Bien que souligné à de nombreuses reprises, le rôle fonctionnel de la structure de l'habitat sur l'abondance et la diversité de l'ichtyofaune récifale demeure mal compris, en raison notamment de résultats contradictoires obtenus par les approches corrélatives. A l'échelle qui a été choisie (250 m²), notre étude montre que l'abondance et la richesse spécifique des poissons sont positivement corrélées avec une complexité topographique croissante. De plus, la richesse spécifique peut être expliquée par l'hétérogénéité du recouvrement benthique, indépendamment de la complexité topographique du substrat. Ces deux composantes de l'architecture de l'habitat semblent donc avoir un rôle différent sur la structuration des peuplements. La compréhension du rôle fonctionnel de la structure de l'habitat sur l'ichtyofaune récifale passe probablement par une meilleure prise en compte de sa configuration et de son architecture, des propriétés perçues par les poissons mais qui sont difficilement mesurables. Une meilleure distinction entre complexité topographique et hétérogénéité de l'habitat des poissons est une voie de recherche possible. Ces considérations ne se limitent pas aux peuplements récifaux, mais concernent également l'ichtyofaune démersale des milieux rocheux tempérés.

Par ailleurs, il semble souhaitable de tenir compte de la structure de l'habitat dans les modèles de reconstitution de l'organisation des peuplements. L'ichtyofaune récifale est principalement démersale. L'habitat a un rôle structurant important qu'il convient de considérer dans les modèles écosystémiques. Pour le moment, ces modèles se concentrent essentiellement sur les aspects trophiques des interactions entre organismes. Or, l'architecture de l'habitat récifal est susceptible de modifier certains processus écologiques déterminant l'organisation des peuplements (en particulier la prédation). Les modèles trophodynamiques devraient donc intégrer la réponse fonctionnelle des organismes à la structure de leur habitat, d'autant plus que cette structure est en grande partie déterminée par des organismes engagés dans le réseau trophique. Cette intégration permettrait d'explorer par simulation l'évolution des peuplements et de la structure de l'habitat en réponse à certaines perturbations. De cette manière, l'impact des dégradations de l'habitat sur l'ichtyofaune récifale pourrait être étudié. Une telle approche permettrait notamment de mieux comprendre le déterminisme de l'équilibre entre les algues et les coraux (en particulier l'influence respective de la pêche, de l'eutrophisation, de la compétition entre oursins et poissons herbivores, et de la prédation sur cet équilibre), et les conséquences de cette dynamique sur les peuplements, via une modification de la structure de l'habitat.

Interactions entre les poissons et leur environnement biologique

L'organisation des communautés biologiques est généralement le résultat d'interactions trophiques entre les différentes espèces et la biocénose qui les entoure. En ce qui concerne

l'ichtyofaune récifo-lagonaire, ces interactions sont complexes, mais l'organisation qui en résulte semble caractéristique du contexte environnemental dans lequel évoluent les poissons.

Sur les fonds meubles lagonaires, l'architecture de l'habitat benthique est réduite, ce qui empêche de nombreuses espèces d'atteindre des niveaux d'abondance comparables à ceux qui sont observés sur les récifs. Dans ces milieux, les peuplements de poissons sont probablement structurés sous l'influence d'une forte pression de prédation, la faible complexité structurale du substrat n'offrant que peu de refuges contre la prédation. L'abondance des poissons est dominée par des poissons planctonophages relativement indifférents à l'architecture du substrat. Les poissons herbivores et les prédateurs participent également à l'abondance des peuplements, mais dans une moindre mesure.

Sur les récifs, l'abondance des poissons est beaucoup plus élevée, grâce en particulier à la complexité architecturale du substrat corallien, qui protège les espèces de la prédation, et qui multiplie la surface disponible pour la colonisation de nombreux organismes. Les peuplements sont généralement dominés en densité par des herbivores, des planctonophages et des prédateurs d'invertébrés. Ce schéma est susceptible d'être modifié dans les zones soumises aux apports terrigènes et aux rejets urbains. Ainsi, les poissons omnivores atteignent sur les récifs frangeants des niveaux d'abondance élevés, alors que ces poissons sont généralement peu représentés dans les autres habitats récifaux. L'augmentation de leur densité serait liée à ces apports exogènes de matière organique et de nutriments, dont ils sont susceptibles de se nourrir.

La complexité des interactions trophiques et la diversité spécifique des poissons ne facilitent pas la compréhension des processus fonctionnels à l'origine de la structuration des peuplements. Si l'importance de l'effet de la prédation a été soulignée à plusieurs reprises (contrôle « *top-down* »), la quantité des ressources primaires ou des détritiques semble également avoir un effet sur la structure des peuplements (contrôle « *bottom-up* »). Généralement, les structures fonctionnelles sont supposées refléter les processus écologiques qui conduisent à leur mise en place. Relier les structures observées sur les poissons à des processus écologiques nécessite une analyse approfondie de l'ensemble du réseau trophique. La comparaison des peuplements pour des conditions environnementales contrastées peut également contribuer à comprendre quels sont les facteurs qui contrôlent leur structuration. Ces deux approches, appliquées dans le présent travail, montrent que l'organisation des peuplements de poissons traduit dans une certaine mesure les conditions écologiques de leur environnement.

Influence des activités humaines

L'influence des activités humaines sur l'ichtyofaune récifale est omniprésente dans le lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie. De multiples perturbations sont susceptibles de modifier la structure et l'organisation des peuplements, si bien qu'il est parfois difficile d'attribuer certains phénomènes observés à l'influence d'une source de stress particulière. Les applications effectuées permettent cependant d'identifier certains changements écologiques en réponse aux dégradations subies par l'habitat, à l'influence des activités industrielles et des rejets domestiques dans une zone urbaine, et à plus grande échelle aux apports terrigènes liés

aux activités minières très développées sur le Territoire de Nouvelle-Calédonie. Ces perturbations affectent également d'autres récifs coralliens du Pacifique insulaire.

L'impact d'une dégradation de la structure de l'habitat récifal a été exploré à l'échelle des populations et des peuplements. Les dégradations observées dans les baies de Nouméa sont le résultat de multiples stress (trafic maritime, rejets liés aux activités industrielles, turbidité et sédimentation, eutrophisation, remblaiements) dont les effets convergent vers une réduction notable de la couverture corallienne et de l'architecture associée. Ces dégradations influencent considérablement la structure de l'ichtyofaune. L'abondance totale est sensiblement plus faible dans les zones les plus dégradées. Par contre, à l'échelle qui a été considérée, la richesse spécifique totale semble moins sensible aux dégradations de la structure de l'habitat. La protection des habitats naturels doit donc figurer au centre des préoccupations pour la conservation écologique et la gestion des ressources récifales. Elle est en outre essentielle pour le maintien de la biodiversité, qui est probablement menacée lorsque les dégradations sont étendues sur une plus grande échelle.

L'organisation trophique des peuplements ne semble pas véritablement affectée par une dégradation de la structure de l'habitat récifal. A l'inverse, elle paraît sensible aux apports terrigènes et anthropiques, comme le démontre l'augmentation de la densité des omnivores et des planctonophages à proximité des émissions, que ce soit dans le fond des baies, ou plus généralement (mais dans une moindre mesure) en bordure de côte. Analysée à l'échelle du lagon Sud-Ouest, la structure trophique des peuplements répond de manière graduelle à ces apports, en fonction de leur éloignement par rapport à la Grande-Terre. Ces modifications ont été interprétées comme une réponse à l'augmentation probable de ressources primaires liée aux apports terrigènes (ou aux apports de matière organique dans les baies). Des analyses supplémentaires pourraient permettre de préciser comment la structure du réseau trophique de l'écosystème est réellement modifiée par ces apports. L'examen des biomasses et des productions primaire et secondaire planctoniques permettrait de vérifier notre hypothèse d'une capacité de charge accrue en relation avec ces apports exogènes. L'analyse descriptive de la structure trophique de l'ichtyofaune peut en outre être étendue aux autres lagons de Nouvelle-Calédonie, également caractérisés par des apports terrigènes importants, mais dont les configurations sont différentes.

Enfin, l'ichtyofaune récifale semble affectée par la pêche, même si notre application sur le récif Aboré ne permet pas de clairement quantifier cet impact. Les fluctuations naturelles peuvent certes expliquer une partie de la diminution d'abondance observée, mais il est difficile d'imaginer que la pêche ne soit pas impliquée dans cette évolution. Les principales diminutions d'abondance concernent les poissons herbivores et les prédateurs, des espèces qui sont ciblées par la pêche. L'analyse du réseau trophique de l'atoll d'Ouvéa a montré que la pression exercée par les poissons prédateurs sur les niveaux trophiques inférieurs (poissons et invertébrés) a un rôle déterminant sur la dynamique trophique de l'écosystème. Compte tenu de l'importance de la prédation dans l'équilibre des communautés, une réduction conséquente des prédateurs par la pêche est susceptible de se répercuter sur l'abondance de leurs proies, et notamment les poissons des niveaux trophiques inférieurs. Notre approche descriptive des peuplements du récif Aboré ne permet pas de confirmer cette hypothèse. Les effets de la pêche

s'observent peut-être sur les biomasses et des tailles mesurées sur les poissons. L'examen de ces paramètres pourrait contribuer à distinguer les effets respectifs des fluctuations naturelles et de l'exploitation sur l'ichtyofaune du récif Aboré.

BILAN METHODOLOGIQUE

Le comptage visuel des poissons en plongée et le relevé des distances de détection

L'analyse du processus d'observation montre que la détectabilité des poissons diminue à mesure qu'ils sont éloignés du plongeur. De nombreux facteurs influençant la détectabilité ont été identifiés. Le présent travail fournit des profils de détection des poissons, qui permettent de mesurer les erreurs d'estimation effectuées par les méthodes classiques (comptages sur transect en bande sans relevé des distances). Ces profils indiquent que la densité est généralement sous-estimée par ces méthodes. Sur le plan théorique, une estimation de la densité fondée sur les distances de détection semble préférable. La méthode utilisée par l'IRD n'est pas satisfaisante car elle produit une surestimation généralisée de la densité des espèces. Les estimations d'abondance effectuées en Nouvelle-Calédonie devraient donc être reconsidérées. En première approximation, l'abondance des poissons peut être re-calculée selon le modèle du transect de largeur fixe. Une autre solution a été proposée, fondée sur l'application de modèles de détection ajustés aux observations. Cette solution n'est pas optimale, en particulier en ce qui concerne la stratification des observations des espèces en fonction de leur détectabilité. Elle permet cependant d'illustrer une démarche méthodologique pour l'application des modèles de détection aux poissons récifaux. C'est la première fois qu'une telle application est réalisée à l'échelle d'un peuplement de poissons récifaux.

Le comptage visuel avec relevé des distances mérite plus d'intérêt qu'il n'a suscité jusqu'à présent. Sa mise en œuvre sur le terrain nécessite une opération supplémentaire pour le plongeur, ce qui rend probablement le comptage moins efficace qu'un recensement sans évaluation des distances. Toutefois, la possibilité que ces imperfections puissent être compensées par un gain très net dans la qualité des estimations ne doit pas être écartée. Les écarts d'estimation entre les différentes méthodes doivent être comparés au niveau spécifique, afin d'évaluer les avantages et les inconvénients de chaque méthode. La méthode du comptage avec relevé des distances a été développée pour résoudre les problèmes liés à la détectabilité des organismes. Elle est aujourd'hui privilégiée dans de nombreux domaines de l'écologie. Son application à l'ichtyologie récifale peut permettre de corriger les biais connus depuis de nombreuses années, mais dont la communauté scientifique semble aujourd'hui s'accommoder. Le faible intérêt accordé à ces questions méthodologiques depuis une quinzaine d'années ne doit pas faire oublier l'influence des erreurs d'estimation sur certaines études écologiques,

telles que les comparaisons régionales effectuées à partir de différents jeux de données, ou encore la reconstitution du réseau trophique d'un écosystème par le biais de la modélisation.

L'analyse multi-tableaux pour l'étude des relations habitat-poissons

La plupart des études réalisées sur les relations habitat-poissons en milieu corallien reposent sur l'établissement de corrélations entre les descripteurs de l'ichtyofaune et des variables environnementales, mesurées directement dans le milieu. Le présent travail a privilégié la recherche de gradients environnementaux par l'analyse conjointe de différents ensembles de variables environnementales. Par la construction de variables synthétiques (les axes factoriels), l'analyse multi-tableaux offre un résumé des caractéristiques environnementales lié à la répartition des poissons. La structure physique et biologique du milieu est ainsi synthétisée du point de vue du poisson. L'analyse fournit un modèle statistique de représentation de l'environnement, auquel peut être confronté différentes variables de l'ichtyofaune. De tels modèles peuvent permettre de formuler des hypothèses qui peuvent ensuite être testées par l'expérimentation ou la simulation.

Bien que largement utilisé dans le domaine de l'écologie aquatique (hydrobiologie, écologie des eaux douces), ce type approche ne semble pas avoir trouvé un écho important dans le domaine de l'ichtyologie récifale. Pourtant, l'analyse multivariée est particulièrement adaptée à la diversité spécifique des peuplements récifaux, par sa capacité à traiter simultanément un grand nombre de variables. Par extension, l'analyse multi-tableaux peut dégager certaines relations entre les poissons et leur habitat grâce à l'analyse couplée d'un tableau faunistique et de plusieurs tableaux environnementaux traitant de différents aspects de la structure du milieu. Ce couplage permet de révéler des gradients environnementaux qui n'ont pas fait l'objet de mesures directes dans le milieu et qui sont supposés influencer la répartition des espèces de poissons. Il apporte un regard différent sur le lien entre les poissons et leur habitat qu'une étude des corrélations directes entre des descripteurs de l'ichtyofaune et des mesures environnementales ne permettraient pas de révéler.

Les niveaux trophiques pour décrire la structure des peuplements

Depuis une dizaine d'années, les niveaux trophiques, redéfinis sur une échelle continue, connaissent un regain d'intérêt, en particulier dans le domaine de l'halieutique. La nécessité d'évaluer l'impact de la pêche sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes a grandement contribué au développement du concept des niveaux trophiques fractionnels. Pour le moment, ils sont principalement utilisés pour caractériser les captures et l'évolution des pêcheries, ou pour décrire les réseaux trophiques marins exploités dans un contexte de modélisation écosystémique (en particulier avec le modèle Ecopath). La présente thèse propose de dépasser le cadre halieutique de l'utilisation des niveaux trophiques fractionnels. Indépendamment du cas d'étude qui a été présenté, elle ouvre la voie à une application des niveaux trophiques assignés à chaque espèce dans une perspective de description écologique des peuplements. La métrique des niveaux trophiques offre de nombreuses possibilités

d'analyse de la structure des peuplements. Un exemple d'application est donné à travers la comparaison de spectres trophiques exprimés en densité. Cette représentation de la structure trophique peut également être exprimée en biomasse, et compléter une approche fondée sur des spectres de taille, par exemple pour étudier l'impact de la pêche sur l'ichtyofaune. Des indices combinant niveaux trophiques, mesures d'abondances et classes de tailles peuvent également être développés. Le recours aux niveaux trophiques spécifiques pour la description des assemblages de poissons offre donc de nouvelles perspectives dans le domaine de l'écologie des peuplements, et pour le développement d'indicateurs écologiques. En favorisant la compréhension de l'impact des perturbations sur le réseau trophique des écosystèmes, ils contribuent au développement de nouveaux outils d'analyse dans le cadre de l'approche écosystémique.

Dans cette optique, le présent travail met à disposition de nouvelles valeurs de niveaux trophiques calculées en Nouvelle-Calédonie. Il fournit en outre des estimations de la variabilité inter-individuelle du niveau trophique de certaines espèces, qui pourront être utilisées dans des modèles de représentation de la structure des peuplements. Les questions soulevées par la standardisation des valeurs à l'échelle régionale soulignent la nécessité de disposer de différentes estimations du niveau trophique d'une même espèce selon son stade de développement et son contexte environnemental (habitats naturels, niveaux d'exploitation, régions biogéographiques). De nouvelles analyses stomacales sont donc souhaitables, d'une part pour attribuer un niveau trophique aux nombreuses espèces dont l'alimentation reste mal connue, et d'autre part pour apprécier la variabilité inter-individuelle des niveaux trophiques chez certaines espèces. Enfin, les niveaux trophiques standard doivent être comparés avec les valeurs estimées par les autres méthodes (modélisation de type Ecopath et rapports isotopiques) pour les mêmes espèces.

L'outil Ecopath pour représenter le réseau trophique

L'approche Ecopath permet d'appliquer une démarche de modélisation standardisée pour l'étude des interactions trophiques dans un écosystème. La recherche d'un état d'équilibre repose sur des ajustements de paramètres qui doivent rester réalistes d'un point de vue écologique. Ces ajustements traduisent les hypothèses sous-jacentes de la structure du modèle. L'élaboration du modèle engage l'utilisateur à s'interroger sur ses propres estimations, et à justifier les ajustements qu'il choisit d'effectuer pour la mise en cohérence de l'ensemble de ses données. Ce processus est particulièrement informatif. L'état d'équilibre donne la solution pour les hypothèses qui ont été formulées. Le modèle à l'état d'équilibre est selon les cas un outil de validation d'estimations effectuées sur le terrain, ou un outil d'estimation de données manquantes. Au final, il fournit une représentation simplifiée d'un système complexe, dont la structure et les propriétés sont résumées par des paramètres qu'il convient d'interpréter.

Cette approche de modélisation n'est pas nouvelle. Elle reste cependant peu appliquée sur les écosystèmes coralliens, où les réseaux trophiques sont connus pour être très complexes. La modélisation de type Ecopath permet justement de démêler les fils de cette complexité, en résumant le réseau trophique aux flux majeurs circulant au sein de la biocénose. Cette

approche laisse le choix de détailler une partie du réseau trophique plutôt qu'une autre, et peut donc répondre à de nombreux objectifs écologiques. Dans le cas présent, nous nous sommes intéressés aux niveaux trophiques supérieurs, en explicitant le compartiment « poissons » de l'écosystème d'un lagon d'atoll. Le modèle utilisé ici montre que l'on peut se passer d'une description détaillée des bas niveaux trophiques au profit des échelons supérieurs, dans l'objectif d'identifier les interactions biologiques entre les poissons et leurs ressources. La multiplication de ce type de modèles est une solution pour l'identification de structures écologiques en relation avec les propriétés du réseau trophique des récifs coralliens.

INDICATEURS ECOLOGIQUES : PERSPECTIVES ET BILAN

Vers la formalisation d'indicateurs écologiques

Le rôle des indicateurs écologiques est de révéler et d'évaluer l'importance des changements écologiques provoqués par les perturbations d'origine anthropique (Jope 2001, Niemi et McDonald 2004). Ils synthétisent l'état écologique d'un écosystème à travers la caractérisation des peuplements, des populations, des processus écologiques, et de la qualité de l'habitat. L'état d'un écosystème (ou d'une communauté) se réfère à son intégrité écologique⁴¹ (ou biologique) évaluée par comparaison avec un écosystème similaire mais préservé de toute perturbation humaine. Du fait de la complexité des écosystèmes, l'intégrité écologique ne peut être appréciée que par la combinaison d'indicateurs associés à tous les niveaux d'organisation de l'environnement physique et biologique d'un écosystème (Noss 1990).

La recherche d'indicateurs s'est d'abord concentrée sur l'identification d'espèces indicatrices, censées indiquer un état ou détecter une réponse écologique qui s'applique à d'autres espèces ayant les mêmes exigences écologiques (Noss 1990, Niemi et McDonald 2004). Ce concept recouvre aujourd'hui tout un ensemble de propriétés adaptées à des objectifs divers (concept des « *focal species* » qui inclut les notions de « *flagship* », « *umbrella* », « *indicator* » et « *keystone species* », voir Simberloff 1998, Zacharias et Roff 2001). Les indicateurs écologiques peuvent également être associés à la composition des communautés, leur structure ou leur fonctionnement (Noss 1990, Angermeier et Karr 1994, Niemi et McDonald 2004). Ils peuvent reposer sur des descripteurs simples des communautés (diversité spécifique, abondance totale, ...) ou sur l'intégration de multiples mesures (physiologiques, biologiques et écologiques) dans un indice unique, tel l'indice d'intégrité biotique introduit par Karr (1981). Avec ses qualités typologiques, l'analyse multivariée offre une solution pour comparer les peuplements par l'association de différents indicateurs (Kremen 1992, Dufrêne et Legendre

⁴¹ L'intégrité biologique se définit comme la propriété d'un système écologique à supporter et maintenir un système équilibré possédant tous ses éléments (gènes, espèces, assemblages) et la totalité des processus qui le caractérisent en conditions naturelles, c'est-à-dire dans un contexte environnemental préservé des altérations liées aux activités humaines (Karr 1996).

1997). Enfin, la juxtaposition d'indicateurs pour la constitution de tableaux de bord (*e.g.*, Garcia *et al.* 2000) peut permettre de dresser un bilan de l'état d'un écosystème, complété par des indicateurs socio-économiques, ou des mesures directes de l'intensité d'une source de stress.

L'utilisation des indicateurs écologiques répond généralement à deux types d'objectifs dans un contexte de gestion environnementale : la veille écologique, les indicateurs jouant le rôle de signal d'alarme pour la détection de changements écologiques en cours, et le diagnostic environnemental, les indicateurs révélant l'état d'un écosystème à la suite d'une perturbation (Dale et Beyeler 2001, Jope 2001, Niemi et McDonald (2004). Leur qualité d'indicateur repose sur différents critères (Noss 1990, Jackson *et al.* 2000, Dale et Beyeler 2001), tels que leur sensibilité aux changements (propriété indispensable d'un signal d'alarme), leur capacité à répondre graduellement en fonction de l'intensité d'un stress, leur facilité d'utilisation (coût des opérations, facilité des mesures), leur relative stabilité face aux variations naturelles, et leur pertinence écologique (un indicateur écologique doit être clairement relié à un phénomène écologique particulier). Malgré de nombreuses propositions, les indicateurs écologiques actuels répondent rarement à l'ensemble de ces critères, et souffrent généralement de l'absence d'un cadre conceptuel précis pour interpréter les signaux qu'ils transmettent (Niemi et McDonald 2004).

Mise en perspective des indicateurs étudiés

- *Indicateurs de la structure de l'habitat*

En dépit des nombreuses corrélations obtenues entre la couverture corallienne et l'abondance des *Chaetodontidae* corallivores, les mécanismes à l'origine de cette relation restent mal connus. Le présent travail suggère que la complexité topographique générée par la couverture en coraux branchus explique en partie cette corrélation. L'hypothèse que ces poissons pourraient détecter les perturbations de faible amplitude (fonction de signal d'alarme), c'est-à-dire affectant la vitalité des coraux sans affecter leur structure, reste donc à démontrer. Cependant, même si cette sensibilité n'est pas clairement établie, ces *Chaetodontidae* présentent un certain intérêt dans une perspective de formalisation d'indicateurs de la structure de l'habitat. Le présent travail montre que leur répartition suit un gradient environnemental qui traduit les dégradations subies par la structure du milieu récifal. Leurs variations d'abondance le long de ce gradient témoignent donc de changements écologiques affectant l'équilibre des populations. Ces changements sont graduels et touchent également d'autres espèces de poissons, probablement pour des raisons similaires. Par leur sensibilité accrue aux variations de la structure de l'habitat, les *Chaetodontidae* corallivores sont susceptibles de fournir un diagnostic sur l'état général de l'habitat récifal et de la structure globale des peuplements. Même dans un environnement où les dégradations sont évidentes, un diagnostic qui intègre l'état de l'habitat et celui de ses peuplements peut influencer la prise de décision et l'exécution de mesures de réhabilitation et de protection du milieu. D'autre part, la répartition des oursins diadèmes (*Diadema setosum*) semble également associée à ce gradient de perturbation. Les fortes abondances observées dans les zones où la couverture corallienne

est très réduite suggèrent que le suivi de ces oursins pourrait contribuer au diagnostic général. Cette répartition doit cependant être expliquée par des analyses supplémentaires, en s'intéressant en particulier à la production primaire benthique en relation avec l'eutrophisation des baies, et à l'abondance de leurs prédateurs, dont l'abondance peut en partie être influencée par l'architecture de l'habitat, mais également par la pêche.

- *Indicateurs de la structure des peuplements*

Les corrélations entre l'ichtyofaune totale et les *Chaetodontidae* suggèrent que l'abondance et le nombre d'espèces des poissons-papillon pourraient être utilisées comme indicateurs de l'abondance et de la diversité totale d'un peuplement, les indications données étant tributaires de la structure de l'habitat récifal. La capacité des poissons-papillon à prédire l'abondance des peuplements peut cependant dépendre d'autres perturbations, telle de la pêche et son impact probable sur les relations de prédation au sein d'un peuplement. La corrélation entre la richesse spécifique des *Chaetodontidae* et celle du peuplement total est dans ce cas peut-être plus robuste (si tant est que la pêche affecte peu le nombre d'espèces observées sur un transect). Des analyses reposant sur des corrélations entre différents indices de diversité mesurés sur ces deux assemblages (*Chaetodontidae* et peuplement total) devraient permettre de mieux apprécier les qualités éventuelles d'une utilisation des poissons-papillons comme indicateurs de biodiversité.

En ce qui concerne la structure trophique de l'ichtyofaune prise dans son ensemble, l'utilisation des niveaux trophiques a démontré tout son intérêt pour la formalisation d'indicateurs écologiques. Les spectres trophiques ont la capacité de résumer une organisation complexe soutenue par des centaines d'espèces. La stabilité relative de la structure trophique représentée par ces spectres doit être appréciée par rapport à la forte variabilité qui caractérise habituellement la composition et l'abondance des peuplements de poissons récifaux. Si elle se vérifie, l'hypothèse d'une signature trophique caractérisée par l'abondance des différents niveaux trophiques au sein d'un peuplement offre de réelles perspectives pour la surveillance écologique de l'environnement récifal. Ce type de représentation doit cependant répondre aux différents critères associés à l'utilisation des indicateurs écologiques. Les déformations de la structure trophique doivent être reliées avec les variations du contexte environnemental et distinguées des fluctuations naturelles. L'intensité de la réponse doit être proportionnelle à celle du stress occasionné sur l'écosystème. Enfin, les variations dans la forme du spectre doivent non seulement être reliées à un type de perturbation, mais les processus à l'origine de ces variations doivent être clairement identifiés.

- *Indicateurs des propriétés fonctionnelles de l'écosystème*

Les indices écosystémiques calculés par le modèle Ecopath ont une valeur indicative limitée, en l'absence de règles d'interprétation et de valeurs de référence. Seule une approche comparative entre modèles similaires semble pouvoir permettre l'interprétation des valeurs observées. Cette condition souligne la nécessité de développer de nouveaux modèles, sur la base de ceux qui ont déjà été construits.

Bilan sur les indicateurs écologiques

Les poissons sont des candidats intéressants pour la recherche d'indicateurs écologiques, pour plusieurs raisons (Karr *et al.* 1986, Barbour *et al.* 1999) : (1) leur durée de vie permet d'intégrer sur le long terme l'effet de certaines perturbations ; (2) l'éventail de leurs niveaux trophiques offre la possibilité de détecter des changements intervenant en différents nœuds du réseau trophique ; (3) les prédateurs supérieurs sont supposés intégrer l'effet des perturbations sur les niveaux trophiques inférieurs ; (4) les paramètres démographiques des poissons sont plus faciles à mesurer, et à moindre coût. Les poissons coralliens semblent donc bien adaptés à la recherche d'indicateurs écologiques. Du fait de leur mobilité, les poissons sont capables de répondre rapidement à des modifications de leur environnement (Russell *et al.* 1978, Amesbury 1981, Hourigan *et al.* 1988). Cependant, ils sont également susceptibles d'intégrer les effets cumulatifs de multiples facteurs de stress (Ganasan et Hughes 1998), ce qui complique l'identification des sources de perturbations et l'explication des effets observés.

La forte variabilité observée sur la distribution des espèces, la grande diversité des peuplements et la complexité des interactions écologiques nécessitent de rechercher des indicateurs écologiques à l'échelle des peuplements, en particulier en rapport avec leur organisation fonctionnelle. En l'absence de modèles théoriques permettant d'expliquer les observations écologiques, il paraît difficile de valider les indicateurs abordés dans le cadre de cette thèse. Il n'est cependant pas nécessaire d'attendre que ces modèles soient formalisés par l'expérimentation et la simulation pour décider d'appliquer ces indicateurs dans un cadre opérationnel. La complexité de l'environnement récifal est telle que la recherche avance souvent en aveugle, par tâtonnements successifs. Elle repose souvent sur la mise en œuvre d'une démarche exploratoire qui contribue par essais-erreurs à formuler et vérifier des hypothèses sur les structures écologiques et les dynamiques observées. Beaucoup d'écosystèmes coralliens sont aujourd'hui en sursis, et d'autres seront menacés à court terme par des perturbations de plus en plus nombreuses, intenses et durables. Il est donc urgent de placer la surveillance et le maintien de l'intégrité écologique de ces écosystèmes au centre des préoccupations scientifiques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ackerman J.L., D.R. Bellwood (2000) Reef fish assemblages: A re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series*, 206: 227-237.
- Adams S.M., B.L. Kimmel, G.R. Ploskey (1983) Sources of organic matter for reservoir fish production: A trophic-dynamics analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40: 1480-1495.
- Ahmed-Michaux P., W. Roos (1997) Images de la population de la Nouvelle-Calédonie: Principaux résultats du recensement 1996. Institut national de la statistique et des études économiques, Paris, Institut territorial des statistiques et des études économiques, Nouméa. 64 pp.
- Aliño P.M., L.T. McManus, J.W. McManus, C.L. Jr Nañola, M.D. Fortes, G.C. Jr Trono, G.S. Jacinto (1993) Initial parameter estimations of a coral reef flat ecosystem in Bolinao, Pangasinan, northwestern Philippines. In: V. Christensen et D. Pauly (eds.), *Trophic models in aquatic ecosystems*, pp. 252-258. ICLARM Conference Proceedings, vol. 26, Manila, Philippines.
- Almany G.R. (2004) Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos*, 106: 275-284.
- Alongi D.M. (1988) Detritus in coral reef ecosystems: Fluxes and fates. In: J.H. Choat *et al.* (eds.), *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia*, 1: 29-36.
- Amand M., D. Pelletier, J. Ferraris, M. Kulbicki (2004) A step toward the definition of ecological indicators of the impact of fishing on the fish assemblage of the Aore reef reserve (New Caledonia). *Aquatic Living Resources*, 17: 139-149.
- Amesbury S.S. (1981) Effects of turbidity on shallow-water reef fish assemblages in Truk, Eastern Caroline Islands. In: E.D. Gomez *et al.* (eds.), *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium, Manila, Philippines*, 1: 155-159.
- Anderson G.R.V., A.H. Ehrlich, P.R. Ehrlich, J.D. Roughgarden, B.C. Russell, F.H. Talbot (1981) The community structure of coral reef fishes. *American Naturalist*, 117: 476-495.
- Andréfouët S., D. Torres-Pulliza (2004) Atlas des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. IFRECOR Nouvelle-Calédonie, IRD, Nouméa. 26 pp. + 22 planches.
- Angermeier P.L., J.R. Karr (1994) Biological integrity versus biological diversity as policy directives. *BioScience*, 44: 690-697.
- Arias-González J.E. (1993) Fonctionnement trophique d'un écosystème récifal: Secteur de Tiahura, île de Moorea, Polynésie française. Thèse de Docotrat, Ecole Pratique des Hautes Etudes de Perpignan. 358 pp.
- Arias-González J.E. (1998) Trophic models of protected and unprotected coral reef ecosystems in the South of the Mexican Caribbean. *Journal of Fish Biology*, 53: S236-S255.
- Arias-González J.E., B. Delesalle, B. Salvat, R. Galzin (1997) Trophic functioning of the Tiahura Reef sector, Moorea Island, French Polynesia. *Coral Reefs*, 16: 231-246.
- Arias-González J.E., E. Nuñez-Lara, C. González-Salas, R. Galzin (2004) Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems. *Ecological Modelling*, 172: 197-212.
- Bak R.P.M. (1990) Patterns of echinoid bioerosion in two Pacific coral reef lagoons. *Marine Ecology Progress Series*, 66: 267-272.
- Bak R.P.M. (1994) Sea urchin bioerosion on coral reefs: Place in the carbonate budget and relevant variables. *Coral Reefs*, 13: 99-103.
- Banase K., S. Mosher (1980) Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecological Monographs*, 50: 355-379.
- Barbour M., J. Gerritsen, B. Snyder, J. Stribling (1999) Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: Periphyton, benthic macroinvertebrates and fish. Environmental Protection Agency, Office of Water, Washington, USA.
- Battistini R., F. Bourrouilh, J.-P. Chevalier, J. Coudray, M. Denizot, G. Faure, J.-C. Fisher, A. Guilcher, M.L. Harmelin-Vivien, J. Jaubert, J. Laborel, J.-P. Masse, L.-A. Mauge, L. Montaggioni, M. Peyrot-Clausade, M. Pichon, R. Plante, J.-C. Plaziat, Y.-B. Plessis, G. Richard, B. Salvat, B. Thomassin, P. Vasseur, P. Weydert (1975) Eléments de terminologie récifale indopacifique. *Thétys*, 7: 1-111.
- Beck M.W. (2000) Separating the elements of habitat structure: Independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 249: 29-49.
- Bell J.D., R. Galzin (1984) Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*, 15: 265-274.
- Bell J.D., M.L. Harmelin-Vivien, R. Galzin (1985) Large scale spatial variation in abundance of butterflyfishes (*Chaetodontidae*) on Polynesian reefs. In: C. Gabrie et B. Salvat (eds.), *Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress, Tahiti*, 5: 421-426.
- Bell S.S., E.D. McCoy, H.R. Mushinsky (1991) Habitat structure: The physical arrangement of objects in space. Chapman & Hall, London, UK. 438 pp.

- Bellwood D.R. (1988) On the use of visual survey methods for estimating reef fish standing stocks. *Fishbyte*, 6: 14-15.
- Bellwood D.R., A.C. Alcala (1988) The effect of a minimum length specification on visual estimates of density and biomass of coral reef fishes. *Coral Reefs*, 7: 23-27.
- Bellwood D.R., T.P. Hughes (2001) Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science*, 292: 1532-1535.
- Bellwood D.R., T.P. Hughes, C. Folke, M. Nyström (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429: 827-833.
- Benzécri J.-P. (1973) L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris. 620 pp.
- Beukers J.S., G.P. Jones (1997) Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia*, 114: 50-59.
- Beukers-Stewart B.D., G.P. Jones (2004) The influence of prey abundance on the feeding ecology of two piscivorous species of coral reef fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 299: 155-184.
- Birkeland C. (1988) The influence of echinoderms on coral-reef communities. In: M. Jangoux et J.M. Lawrence (eds.), *Echinoderm Studies*, vol. 3, pp. 1-79. A.A. Balkema, Rotterdam, Netherlands.
- Bitoun G., J. Récy (1982) Origine et évolution du bassin des Loyautés et de ses bordures après la mise en place de la série ophiolitique de Nouvelle-Calédonie. Travaux et documents, vol. 147, pp. 505-539. ORSTOM, Paris.
- Blanc L. (2000) Données spatio-temporelles en écologie et analyses multitableaux: Examen d'une relation. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard-Lyon I. 266 pp.
- Blum S.D. (1989) Biogeography of the *Chaetodontidae*: An analysis of allopatry among closely related species. *Environmental Biology of Fishes*, 25: 9-31.
- Bohnsack J.A. (1982) Effects of piscivorous predator removal on coral reef fish community structure. In: G.M. Caillet et C.A. Simenstad (eds.), *Gutshop '81: Food habits studies*, pp. 258-267. Washington Seagrass Publication, University of Washington, Seattle, USA.
- Bohnsack J.A., S.P. Bannerot (1986) A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. *National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Report*, 41: 1-15.
- Boncoeur J. (2002) Pêche et aquaculture en Nouvelle-Calédonie. In: C. Perret (ed.), *Perspectives de développement pour la Nouvelle-Calédonie*, pp. 45-84. Presses Universitaires de Grenoble.
- Bortone S.A., J.J. Kimmel, C.M. Bundrick (1989) A comparison of three methods for visually assessing reef fish communities: Time and area compensated. *Northeast Gulf Science*, 10: 85-96.
- Bortone S.A., M.A. Samoilys, P. Francour (2000) Fish and macroinvertebrate evaluation methods. In: W. Jr Seaman (ed.), *Artificial reef evaluation, with application to natural marine habitats*, pp. 127-164. CRP Press, USA.
- Bouchon-Navaro Y. (1986) Partitioning of food and space resources by chaetodontid fishes on coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 103: 21-40.
- Bouchon-Navaro Y. (1997) Les peuplements ichthyologiques récifaux des Antilles. Distribution spatiale et dynamique temporelle. Thèse de doctorat, Université des Antilles et de la Guyane. 242 pp.
- Bouchon-Navaro Y., C. Bouchon (1989) Correlations between chaetodontid fishes and coral communities of the Gulf of Aqaba (Red Sea). *Environmental Biology of Fishes*, 25: 47-60.
- Bouchon-Navaro Y., M.L. Harmelin-Vivien (1981) Quantitative distribution of herbivorous reef fishes in the Gulf of Aqaba (Red Sea). *Marine Biology*, 63: 79-86.
- Bouchon-Navaro Y., C. Bouchon, M.L. Harmelin-Vivien (1985) Impact of coral degradation on a chaetodontid fish assemblage (Moorea, French polynesia). In: C. Gabrie et B. Salvat (eds.), *Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress, Tahiti*, 5: 427-432.
- Bozec Y.-M., J. Ferraris, D. Gascuel, M. Kulbicki (2003) The trophic structure of coral reef fish assemblages: "Trophic spectra" as indicators of human disturbances. *Journal de Recherche Océanographique*, 28: 15-20.
- Bozec Y.-M., D. Gascuel, M. Kulbicki (2004) Trophic model of lagoonal communities in a large open atoll (Uvea, Loyalty islands, New Caledonia). *Aquating Living Resources*, 7: 151-162.
- Bozec Y.-M., S. Dolédec, M. Kulbicki (2005) An analysis of fish-habitat associations on disturbed coral reefs: The case of chaetodontid fishes in New Caledonia. *Journal of Fish Biology*, 66: 966-982.
- Brock R.E. (1982) A critique of the visual census method for assessing coral reef fish populations. *Bulletin of Marine Science*, 32: 269-276.
- Brock V.E. (1954) A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *Journal of Wildlife Management*, 18: 297-308.

- Brown B.E. (1997) Coral bleaching: Causes and consequences. *Coral Reefs*, 16: S129-S138.
- Buat P. (1996) Importance et rôle de la méiofaune dans le cycle de la matière et de l'énergie des lagons d'atoll. Thèse de doctorat, Université Française du Pacifique. 203 pp.
- Buckland S.T., D.R. Anderson, K.P. Burnham, J.L. Laake (1993) Distance sampling. Estimating abundance of biological populations. Chapman & Hall, London, UK. 446 pp.
- Buckland S.T., D.R. Anderson, K.P. Burnham, J.L. Laake, D.L. Borchers, L. Thomas (2001) Introduction to Distance Sampling. Oxford University Press, Oxford, UK. 448 pp.
- Burnham K.P., D.R. Anderson, J.L. Laake (1980) Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs* 72. 202 pp.
- Cadoret L., P. Legendre, M. Adjeroud, R. Galzin (1995) Spatial distribution of *Chaetodontidae* in different reef sites of Moorea, French Polynesia. *Ecoscience*, 2: 129-140.
- Cadoret L., M. Adjeroud, M. Tsuchiya (1999) Spatial distribution of chaetodontid fish in coral reefs of the Ryukyu Islands, southern Japan. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79: 725-735.
- Caley M.J. (1993) Predation, recruitment and the dynamics of communities of coral-reef fishes. *Marine Biology*, 117: 33-43.
- Caley M.J., M.H. Carr, M.A. Hixon, T.P. Hughes, G.P. Jones, B.A. Menge (1996) Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 477-500.
- Cappo M., I. Brown (1996) Evaluation of sampling methods for reef fish populations of commercial and recreational interest. CRC Reef Research Centre Ltd, Technical Report N°6, Townsville, Australia. 72 pp.
- Carpenter K.E., R.I. Mical, V.D. Albaladejo, V.T. Corpuz (1981) The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. In: E.D. Gomez *et al.* (eds.), *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium, Manila, Philippines*, 2: 497-502.
- Carpenter R.C. (1986) Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecological Monographs*, 56: 345-36.
- Carr M.H., M.A. Hixon (1995) Predation effects on early post-settlement survivorship of coral-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 124: 31-42.
- Catala R. (1950) Contribution à l'étude écologique des îlots coralliens du Pacifique Sud: Premiers éléments d'écologie terrestre et marine des îlots voisins du littoral de la Nouvelle-Calédonie. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, 84: 234-310.
- Cesar H.S.J. (2000) Coral reefs: Their functions, threats and economic value. In: H.S.J. Cesar (ed.), *Collected essays on the economics of coral reefs*, pp. 14-39. CORDIO, Kalmar University, Sweden.
- Chabanet P., V. Dufour, R. Galzin (1995) Disturbance impact on reef fish communities in Reunion Island (Indian Ocean). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 188: 29-48.
- Chabanet P., H. Ralambondrainy, M. Amanieu, G. Faure, R. Galzin (1997) Relationships between coral reef substrata and fish. *Coral Reefs*, 16: 93-102.
- Chabanet P., M. Adjeroud, S. Andréfouët, Y.-M. Bozec, J. Ferraris, J.A. Garcia-Charton, M. Schrimm (2005) Human-induced physical disturbances and their indicators on coral reef habitats: A multi-scale approach. *Aquatic Living Resources*, 18: 215-230.
- Chapman C., A. Johnstone, J. Dunn, D. Creasey (1974) Reactions of fish to sound generated by diver's open-circuit underwater breathing apparatus. *Marine Biology*, 27: 357-366.
- Charpy L., J. Blanchot (1998) Photosynthetic picoplankton in French Polynesian atoll lagoons: Estimation of taxa contribution to biomass and production by flow cytometry. *Marine Ecology Progress Series*, 162: 57-70.
- Charpy L., C.J. Charpy-Roubaud (1990) Trophic structure and productivity of the lagoonal communities of Tikehau Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Hydrobiologia*, 207: 43-52.
- Charpy L., C.J. Charpy-Roubaud (1991) Particulate organic matter fluxes in a Tuamotu atoll lagoon (French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series*, 71: 53-63.
- Charpy-Roubaud C.J., L. Charpy, L. Lemasson (1988) Benthic and planktonic primary production of an open atoll lagoon (Tikehau, French Polynesia). In: J.H. Choat *et al.* (eds.), *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia*, 2: 551-556.
- Cheal A.J., A.A. Thompson (1997) Comparing visual counts of coral reef fish: Implications of transect width and species selection. *Marine Ecology Progress Series*, 158: 241-248.
- Chessel D., P. Mercier (1993) Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. In: D. Lebreton et B. Asselain (eds.), *Biométrie et environnement*, pp. 15-44. Masson, Paris.
- Chevillon C. (1994) Sédiments récents du lagon d'Ouvéa. In: M. Kulbicki (ed.), *Evaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa: 2ème partie. L'environnement physique, la biosédimentologie, les*

- caractéristiques physiques, pp. 3-44. Conventions, Sciences de la Mer, Biologie Marine, vol. 10, ORSTOM, Nouméa.
- Choat J.H. (1991) The biology of herbivorous fishes on coral reefs. *In*: P.F. Sale (ed.), *The ecology of fishes on coral reefs*, pp. 120-155. Academic Press, San Diego, USA.
- Choat J.H., K.D. Clements, W.D. Robbins (2002) The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. I. Dietary analyses. *Marine Biology*, 140: 613-624.
- Choat J.H., W.D. Robbins, K.D. Clements (2004) The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. II. Food processing modes and trophodynamics. *Marine Biology*, 145: 445-454.
- Christensen V., D. Pauly (1992) Ecopath II - A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61: 169-185.
- Christensen V., D. Pauly (1993) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conference Proceedings, vol. 26, Manila, Philippines. 390 pp.
- Christensen V., D. Pauly (2004) Placing fisheries in their ecosystem context, an introduction. *Ecological Modelling*, 172 : 103-107.
- Christensen V., C.J. Walters (2004) Ecopath with Ecosim: Methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172: 109-139.
- Christensen V., C.J. Walters, D. Pauly (2000) Ecopath with Ecosim: A user's guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada et ICLARM, Penang, Malaysia. 130 pp.
- Christian R.R., J.J. Luczkovich (1999) Organizing and understanding a winter's seagrass foodweb network through effective trophic levels. *Ecological Modelling*, 117: 99-124.
- Clavier J., C. Garrigue (1993) Etude du benthos de l'atoll d'Ouvéa. *In*: M. Kulbicki (ed.), Evaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa: 1ère partie. L'environnement biologique: Le macrobenthos, le mégabenthos et le plancton, pp. 5-35. Conventions, Sciences de la Mer, Biologie Marine, vol. 8, ORSTOM, Nouméa.
- Clavier J., C. Garrigue (1999) Annual sediment primary production and respiration in a large coral reef lagoon (SW New Caledonia). *Marine Ecology Progress Series*, 191: 79-89.
- Clavier J., C. Garrigue, G. Bargibant, A. Di Matteo, P. Hamel, M. Kulbicki, R. Urbain (1992) Etude quantitative du benthos dans le lagon d'Ouvéa: Liste taxonomique, densités et biomasses du macrobenthos, ATP, pigments photosynthétiques et matière organique dans le sédiment. Rapports Scientifiques et Techniques, Sciences de la Mer, Biologie Marine, vol. 64, ORSTOM, Nouméa. 72 pp.
- Clavier J., W. Bour, C. Chevillon, P. Douillet, C. Garrigue, M. Kulbicki, B. Richer de Forges (1995) Programme LAGON "Connaissance et mise en valeur du lagon de Nouvelle-Calédonie": Le bilan. ORSTOM, Nouméa. 71 pp.
- Cohen J.E., R.A. Beaver, S.H. Cousins (1993) Improving food webs. *Ecology*, 74: 252-258.
- Connell J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- Connell J.H. (1997) Disturbance and recovery of coral assemblages. *Coral Reefs*, 16: 101-113.
- Connell J.H., T.P. Hughes, C.C. Wallace (1997) A 30-year study of coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales in space and time. *Ecological Monographs*, 67: 461-488.
- Cortés E. (1997) A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: Application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 726-738.
- Costanza R. (1992) Toward an operational definition of ecosystem health. *In*: R. Costanza *et al.* (eds.), *Ecosystem health: New goals for environmental management*, pp. 239-256. Island Press, Washington, USA.
- Cox E.F. (1994) Resource use by corallivorous butterflyfishes (family *Chaetodontidae*) in Hawaii. *Bulletin of Marine Science*, 54: 535-545.
- Crisp D.J. (1971) Energy flow measurements. *In*: N.A. Holme et A.D. McIntyre (eds.), *Methods for the study of marine benthos*, vol. 16, pp. 197-279. IBP Handbook.
- Crosby M.P., E.S. Reese (1996) A manual for monitoring coral reefs with indicator species: Butterflyfishes as indicators of change on Indo-Pacific reefs. Office of Ocean and Coastal Resource Management, National Oceanic and Atmospheric Administration, Silver Spring, USA. 45 pp.
- Crossman D.J., J.H. Choat, K.D. Clements, T. Hardy, J. McConochie (2001) Detritus as food for grazing fishes on coral reefs. *Limnology and Oceanography*, 46: 1596-1605.
- Cury P., L. Shannon, Y.J. Shin (2003) The functioning of marine ecosystems: A fisheries perspective. *In*: M. Sinclair et G. Valdimarsson (eds.), *Responsible fisheries in the marine ecosystem*, pp. 103-123. FAO and CAB International, Rome, Italy.
- Dale V.H., S.C. Beyeler (2001) Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators*, 1: 3-10.

- DeMartini E.E., D. Roberts (1982) An empirical test of biases in the rapid visual technique for species-time censuses of reef fish assemblages. *Marine Biology*, 70: 129-134.
- Depczynski M., D.R. Bellwood (2003) The role of cryptobenthic reef fishes in coral reef trophodynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 256: 183-191.
- Doherty P.J., D.M. Williams (1988) Are local populations of coral reef fishes equilibrial assemblages? The empirical database. In: J.H. Choat *et al.* (eds.), *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia*, 1: 131-140.
- Dolédec S., D. Chessel (1994) Co-inertia analysis: An alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology*, 31: 277-294.
- Done T.J. (1982) Patterns in the distribution of coral communities across the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 1: 95-107.
- Done T.J. (1992) Phase shift in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia*, 247: 121-132.
- Done T.J., J.C. Ogden, W.J. Wiebe, B.R. Rosen (1996) Biodiversity and ecosystem function of coral reefs. In: H.A. Mooney *et al.* (eds.), *Functional roles of biodiversity: A global perspective*, pp. 393-429. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Douillet P., S. Ouillon, E. Cordier (2001) A numerical model for fine suspended sediment transport in the south-west lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs*, 20: 361-372.
- Downes B.J., P.S. Lake, E.S.G. Schreiber, A. Glaister (2000) Habitat structure, resources and diversity: The separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. *Oecologia*, 123: 569-581.
- Dray S., D. Chessel, J. Thioulouse (2003) Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, 84: 3078-3089.
- Ducklow H.W. (1990) The biomass, production and fate of bacteria in coral reefs. In: Z. Dubinsky (ed.), *Ecosystems of the world: Coral reefs*, pp. 265-289. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, Netherlands.
- Dufour P., M.L. Harmelin-Vivien (1997) A research program for a typology of atoll lagoons: Strategy and first results. In: H.A. Lessios *et al.* (eds.), *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, Panama*, 1: 843-848.
- Dufrêne M., P. Legendre (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.
- Dulvy N.K., R.P. Freckleton, N.V.C. Polunin (2004) Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation. *Ecology Letters*, 7: 410-416.
- Ensign W.E., P.L. Angermeier, C.A. Dolloff (1995) Use of line transect methods to estimate abundance of benthic stream fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 213-222.
- Erdmann M.V. (1997) Butterflyfish as bioindicators-a review. *Reef Encounter*, 21: 7-9.
- Erez J. (1990) On the importance of food sources in coral-reef ecosystems. In: Z. Dubinsky (ed.), *Ecosystems of the world: Coral reefs*, pp. 411-418. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, Netherlands.
- Ferraris J., D. Pelletier, M. Kulbicki, C. Chauvet (2005) Assessing the impact of removing reserve status on the Abore Reef fish assemblage in New Caledonia. *Marine Ecology Progress Series*, 292: 271-286.
- Fichez R., M. Adjeroud, Y.-M. Bozec, L. Breau, Y. Chancerelle, C. Chevillon, P. Douillet, J.-M. Fernandez, P. Frouin, M. Kulbicki, B. Moreton, S. Ouillon, C. Payri, T. Perez, P. Sasal, J. Thébault (2005) A review of selected indicators of particle, nutrient and metal inputs in coral reef lagoon systems. *Aquatic Living Resources*, 18: 125-147.
- Fichez R., S. Chifflet, P. Douillet, P. Gérard, S. Ouillon (soumis) Biogeochemical typology and temporal variability of lagoon waters in a coral reef ecosystem subject to terrigenous and anthropogenic inputs (New Caledonia).
- Findley J.S., M.T. Findley (1985) A search for pattern in butterfly fish communities. *American Naturalist*, 126: 800-816.
- Findley J.S., M.T. Findley (1989) Circumtropical patterns in butterflyfish communities. *Environmental Biology of Fishes*, 25: 33-46.
- Findley J.S., M.T. Findley (2001) Global, regional, and local patterns in species richness and abundance of butterflyfishes. *Ecological Monographs*, 71: 69-91.
- Fourmanoir P., P. Laboute (1976) Poissons de Nouvelle-Calédonie et des nouvelles Hébrides. Editions du Pacifique, Papeete. 376 pp.
- Fowler A.J. (1987) The development of sampling strategies for population studies of coral reef fishes. A case study. *Coral Reefs*, 6: 49-58.

- Fowler A.J. (1990) Spatial and temporal patterns of distribution and abundance of chaetodontid fishes at One Tree Reef, southern GBR. *Marine Ecology Progress Series*, 64: 39-53.
- Friedlander A.M., J.D. Parrish (1998) Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 224: 1-30.
- Froese R., D. Pauly (2000) FishBase 2000: Concepts, design and data sources. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines. 344pp.
- Ganasan V., R.M. Hughes (1998) Application of an index of biological integrity (IBI) to fish assemblages of the rivers Khan and Kshipra (Madhya Pradesh), India. *Freshwater Biology*, 40: 367-383.
- Garcia S.M., D.J. Staples (2000) Sustainability reference systems and indicators for responsible marine capture fisheries: A review of concepts and elements for a set of guidelines. *Marine and Freshwater Research*, 51: 385-426.
- García-Charton J.A., A. Pérez-Ruzafa (2001) Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. *Marine Biology*, 138: 917-934.
- Gardner T.A., I.M. Côté, J.A. Gill, A. Grant, A.R. Watkinson (2003) Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*, 301: 958-960.
- Garrigue C., J. Clavier, C. Chevillon (1998) Investigations on the soft bottom benthos in a southwest Pacific atoll lagoon (Uvea, New Caledonia). *Atoll Research Bulletin*, 452: 1-18.
- Gascuel D. (2004) Cinquante ans d'évolution des captures et biomasses dans l'Atlantique Centre-Est: Analyse par les spectres trophiques de captures et de biomasses. In: P. Chavance *et al.* (eds.), *Pêcheries maritimes, écosystèmes et sociétés en Afrique de l'Ouest: Un demi-siècle de changement*, pp. 415-420. Actes du symposium international Dakar (Sénégal), Office des publications officielles des communautés européennes, Bruxelles, Belgium (coll. Rapports de recherche halieutique A.C.).
- Gascuel D., Y.-M. Bozec, E. Chassot, A. Colomb, M. Laurans (2005) The trophic spectrum: Theory and application as an ecosystem indicator. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 443-452.
- Gattuso J.-P., M. Frankignoulle, R. Wollast (1998) Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 405-434.
- Gislason H., M. Sinclair, K. Sainsbury, R. O'boyle (2000) Symposium overview: Incorporating ecosystem objectives within fisheries management. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 468-475.
- Gladfelter W.B., J.C. Ogden, E.H. Gladfelter (1980) Similarity and diversity among coral reef fish communities: A comparison between tropical western Atlantic (Virgin Islands) and tropical central Pacific (Marshall Islands) patch reefs. *Ecology*, 61: 1156-1168.
- Goldman B., F.H. Talbot (1976) Aspects of the ecology of coral reef fishes. In: O.A. Jones et R. Endean (eds.), *Biology and Geology of Coral Reefs*. Vol. 3, pp. 125-154. Academic Press, New York, USA.
- Graham N.A.J., R. Evans, G.R. Russ (2003) The effects of marine reserve protection on the trophic relationships of reef fishes on the Great Barrier Reef. *Environmental Conservation*, 30: 200-208.
- Gratwicke B., M.R. Speight (2005a) Effects of habitat complexity on Caribbean marine fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 292: 301-310.
- Gratwicke B., M.R. Speight (2005b) The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology*, 66: 650-667.
- Greenacre M. (1984) Theory and applications of correspondence analysis. Academic Press, London, UK. 364 pp.
- Greene L., W.S. Alevizon (1989) Comparative accuracies of visual assessment methods for coral reef fishes. *Bulletin of Marine Science*, 44: 899-912.
- Gribble N.A. (2000) A Model of the ecosystem and associated penaeid prawn community, in the far northern Great Barrier Reef. In: E. Wolanski (ed.), *Oceanographic process and coral reefs, physical and biological links in the Great Barrier Reef*, pp. 189-207. CRC Press, New York, USA.
- Gribble N.A. (2003) GBR-prawn: Modelling ecosystem impacts of changes in fisheries management of the commercial prawn (shrimp) trawl fishery in the far northern Great Barrier Reef. *Fisheries Research*, 65: 493-506.
- Grigg R.W. (1994) Effects of sewage discharge, fishing pressure and habitat complexity on coral ecosystems and reef fishes in Hawaii. *Marine Ecology Progress Series*, 103: 25-34.
- Grigg R.W., S.J. Dollar (1990) Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs. In: Z. Dubinsky (ed.), *Ecosystems of the world: Coral reefs*, pp. 439-452. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, Netherlands.
- Grigg R.W., J.J. Polovina, M.J. Atkinson (1984) Model of a coral reef ecosystem. III. Resource limitation, community regulation, fisheries yield and resource management. *Coral Reefs*, 3: 23-27.
- Grimaud J., M. Kulbicki (1998) Influence of reef to ocean distance on coral reef fish assemblages in New Caledonia. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, 321: 923-931.

- Halford A., A.J. Cheal, D. Ryan, D.M. Williams (2004) Resilience to large-scale disturbance in coral and fish assemblages on the Great Barrier Reef. *Ecology*, 85: 1892-1905.
- Harmelin-Vivien M.L. (1981) Trophic relationships of reef fishes in Tulear (Madagascar). *Oceanologica Acta*, 4: 365-374.
- Harmelin-Vivien M.L. (1989) Implications of feeding specialization on the recruitment processes and community structure of butterflyfishes. *Environmental Biology of Fishes*, 25: 101-110.
- Harmelin-Vivien M.L. (1992) Impact of human activities on coral reef fish communities in French Polynesia. *Cybiurn*, 16: 279-289.
- Harmelin-Vivien M.L. (1994) The effects of storms and cyclones on coral reefs: A review. *Journal of Coastal Research*, 12: S211-S231.
- Harmelin-Vivien M.L., C. Bouchon (1976) Feeding behavior of some carnivorous fishes (*Serranidae* and *Scorpaenidae*) from Tuléar (Madagascar). *Marine Biology*, 37: 329-340.
- Harmelin-Vivien M.L., Y. Bouchon-Navaro (1981) Trophic relationships among chaetodontid fishes in the Gulf of Aqaba (Red Sea). In: E.D. Gomez *et al.* (eds.), *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium, Manila, Philippines*, 2: 537-544.
- Harmelin-Vivien M.L., Y. Bouchon-Navaro (1983) Feeding diets and significance of coral feeding among chaetodontid fishes in Moorea (French Polynesia). *Coral Reefs*, 2: 119-127.
- Harmelin-Vivien M.L., J.G. Harmelin, C. Chauvet, C. Duval, R. Galzin, P. Lejeune, G. Barnabe, F. Blanc, R. Chevalier, J. Duclerc, G. Lasserre (1985) The underwater observation of fish communities and fish populations: Methods and problems. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 40: 467-540.
- Hatcher B.G. (1983) The role of detritus in the metabolism and secondary production of coral reef ecosystems. In: J.T. Baker *et al.* (eds.), *Proceedings of the inaugural Great Barrier Reef Conference, Townsville, Australia*, 317-325.
- Hatcher B.G. (1990) Coral reef primary productivity: A hierarchy of pattern and process. *Trends in Ecology & Evolution*, 5: 145-155.
- Hawkins J.P., C.M. Roberts, T. Van't Hof, K. De Meyer, J. Tratalos, C. Aldam (1999) Effects of recreational scuba diving on caribbean coral and fish communities. *Conservation Biology*, 13: 888-897.
- Hay M.E. (1991) Fish-seaweed interactions on coral reefs: Effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey. In: P.F. Sale (ed.), *The ecology of fishes on coral reefs*, pp. 96-119. Academic Press, San Diego, USA.
- Hay M.E. (1997) The ecology and evolution of seaweed-herbivore interactions on coral reefs. *Coral Reefs*, 16: S67-S76.
- Hearn C.J., M.J. Atkinson, J.L. Falter (2001) A physical derivation of nutrient-uptake rates in coral reefs: Effects of roughness and waves. *Coral Reefs*, 20: 347-356.
- Hiatt R.W., D.W. Strasburg (1960) Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecological Monographs*, 30: 65-127.
- Hixon M.A. (1991) Predation as a process structuring coral reef fish communities. In: P.F. Sale (ed.), *The ecology of fishes on coral reefs*, pp. 475-508. Academic Press, San Diego, USA.
- Hixon M.A., J.P. Beets (1993) Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecological Monographs*, 63: 77-101.
- Hobson E.S. (1974) Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *Fishery Bulletin*, 72: 915-1031.
- Hobson E.S. (1980) The structure of reef fish communities in the Hawaiian archipelago: Interim status report. In: R.W. Grigg et R.T. Pfund (eds.), *Proceedings of the Symposium on Status of Resource Investigations in the Northwestern Hawaiian Islands*, 57-70.
- Hobson E.S. (1991) Trophic relationships of fishes specialised to feed on zooplankters above coral reefs. In: P.F. Sale (ed.), *The ecology of fishes on coral reefs*, pp. 69-95. Academic Press, San Diego, USA.
- Hobson E.S., J.R. Chess (1978) Trophic relationships among fishes and plankton in the lagoon at Enewetak Atoll, Marshall Islands. *Fishery Bulletin*, 76: 133-153.
- Hodgson G. (1999) A global assessment of human effects on coral reefs. *Marine Pollution Bulletin*, 38: 345-355.
- Hoegh-Guldberg O. (1999) Coral bleaching, climate change and the future of the world's coral reefs. *Review Marine and Freshwater Research*, 50: 839-866.
- Hourigan T.F., T.C. Tricas, E.S. Reese (1988) Coral reef fishes as indicators of environmental stress in coral reefs. In: D.F. Soule et G.S. Kleppel (eds.), *Marine organisms as indicators*, pp. 107-135. Springer-Verlag, New York, USA.
- Hughes T.P. (1989) Community structure and diversity of coral reefs: The role of history. *Ecology*, 70: 275-279.

- Hughes T.P. (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265: 1547-1551.
- Hughes T.P., A.H. Baird, D.R. Bellwood, M. Card, S.R. Connolly, C. Folke, R. Grosberg, O. Hoegh-Guldberg, J.B.C. Jackson, J. Kleypas, J.M. Lough, P. Marshall, M. Nystrom, S.R. Palumbi, J.M. Pandolfi, B. Rosen, J. Roughgarden (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301: 929-933.
- Hulot F.D., G. Lacroix, F. Lescher-Moutoué, M. Loreau (2000) Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature*, 405: 340-344.
- Huston M.A. (1994) Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge. 708 pp.
- Hyslop E.J. (1980) Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
- Ihaka R., R. Gentleman (1996) R: A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5: 299-314.
- Jackson L.E., J.C. Kurtz, W.S. Fisher (2000) Evaluation guidelines for ecological indicators. US Environmental Protection Agency, Office of Research and Development, Research Triangle Park, North Carolina, USA. 109 pp.
- Jackson J.B.C., M.X. Kirby, W.H. Berger, K.A. Bjorndal, L.W. Botsford, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J.A. Estes, T.P. Hughes, S. Kidwell, C.B. Lange, H.S. Lenihan, J.M. Pandolfi, C.H. Peterson, R.S. Steneck, M.J. Tegner, R.R. Warner (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293: 629-637.
- Jameson S.C., M.V. Erdmann, G.R. Gibson, K.W. Potts (1998) Development of biological criteria for coral reef ecosystem assessment. United States Environmental Protection Agency, Office of Science and Technology, Health and Ecological Criteria Division, Washington, USA. 80 pp.
- Jameson S.C., M.S.A. Ammar, E. Saadalla, H.M. Mostafa, B. Riegl (1999) A coral damage index and its application to diving sites in the Egyptian Red Sea. *Coral Reefs*, 18: 333-339.
- Jennings S., J.L. Blanchard (2004) Fish abundance with no fishing: Predictions based on macroecological theory. *Journal of Animal Ecology*, 73: 632-642.
- Jennings S., N.K. Dulvy (2005) Reference points and reference directions for size-based indicators of community structure. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 397-404.
- Jennings S., M.J. Kaiser (1998) The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology*, 34: 201-352.
- Jennings S., J.M. Lock (1996) Population and ecosystem effects of reef fishing. In: N.V.C. Polunin et C.M. Roberts (eds.), *Reef Fisheries*, pp. 193-218. Chapman & Hall, London, UK.
- Jennings S., N.V.C. Polunin (1995) Biased underwater visual census biomass estimates for target species in tropical reef fisheries. *Journal of Fish Biology*, 47: 733-736.
- Jennings S., N.V.C. Polunin (1996a) Impacts of fishing on tropical reef ecosystems. *Ambio*, 25: 44-49.
- Jennings S., N.V.C. Polunin (1996b) Effects of fishing on the biomass and structure of target reef fish communities. *Journal of Applied Ecology*, 33: 400-412.
- Jennings S., N.V.C. Polunin (1997) Impacts of predator depletion by fishing on the biomass and diversity of non-target reef fish communities. *Coral Reefs*, 16: 71-82.
- Jennings S., F.M. Grandcourt, N.V.C. Polunin (1995) The effects of fishing on the diversity, biomass and trophic structure of Seychelles' reef fish communities. *Coral Reefs*, 14: 225-235.
- Jennings S., J.K. Pinnegar, N.V.C. Polunin, T.W. Boon (2001) Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 70: 934-944.
- Jennings S., S.P.R. Greenstreet, L. Hill, G.J. Piet, J.K. Pinnegar, K.J. Warr (2002) Long-term trends in the trophic structure of the North Sea fish community: Evidence from stable-isotope analysis, size-spectra and community metrics. *Marine Biology*, 141: 1085-1097.
- Johnson C.R., D. Klumpp, J. Field, R. Bradbury (1995) Carbon flux on coral reefs: Effects of large shifts in community structure. *Marine Ecology Progress Series*, 126: 123-143.
- Johnstone R.W., K. Koop, A.W.D. Larkum (1990) Physical aspects of coral reef lagoon sediments in relation to detritus processing and primary production. *Marine Ecology Progress Series*, 66: 273-283.
- Jones G.P. (1991) Postrecruitment processes in the ecology of coral reef fish populations: A multifactorial perspective. In: P.F. Sale (ed.), *The ecology of fishes on coral reefs*, pp. 294-328. Academic Press, San Diego, USA.
- Jones G.P., M.I. McCormick (2002) Numerical and energetic process in the ecology of coral reef fishes. In: P.F. Sale (ed.), *Coral reef fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem*, pp. 221-240. Academic Press, San Diego, USA.

- Jones G.P., C. Syms (1998) Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Australian Journal of Ecology*, 23: 287-297.
- Jones R.S., M.J. Thompson (1978) Comparison of Florida reef fish assemblages using a rapid visual technique. *Bulletin of Marine Science*, 28: 159-172.
- Jones G.P., D.J. Ferrell, P.F. Sale (1991) Fish predation and its impact on the invertebrates of coral reefs and adjacent sediments. In: P.F. Sale (ed.), *The ecology of fishes on coral reefs*, pp. 156-179. Academic Press, San Diego, USA.
- Jones G.P., M.I. McCormick, M. Srinivasan, J.V. Eagle (2004) Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 8251-8253.
- Jope K.L. (2001) An approach to identifying "vital signs" of ecosystem health. In: D. Harmon (ed.), *Proceedings of the 11th Conference on Research and Resource Management in Parks and on Public Lands*, 399-406.
- Jorgensen S.E., S.N. Nielsen, L.A. Jorgensen (1991) Handbook of ecological parameters and ecotoxicology. Pergamon Press, Amsterdam, Netherlands. 1264 pp.
- Karr J.R. (1981) Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries*, 6: 21-27.
- Karr J.R. (1996) Ecological integrity and ecological health are not the same. In: P. Schulze (ed.), *Engineering within ecological constraints*, pp. 97-109. National Academy Press, Washington, USA.
- Karr J.R., K.D. Fausch, P.L. Angermeier, P.R. Yant, I.J. Schlosser (1986) Assessing biological integrity in running waters: A method and its rationale. Illinois Natural History Survey, Special Publication n° 5. 28 pp.
- Kavanagh P., N. Newlands, V. Christensen, D. Pauly (2004) Automated parameter optimization for Ecopath ecosystem models. *Ecological Modelling*, 172: 141-149.
- Khalaf M.A., M. Kochzius (2002) Changes in trophic community structure of shore fishes at an industrial site in the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 239: 287-299.
- Kimmel J.J. (1985) A new species-time method for visual assessment of fishes and its comparison with established methods. *Environmental Biology of Fishes*, 12: 23-32.
- Kinsey D.W. (1985) Metabolism, calcification and carbon production I. Systems level studies. In: C. Gabrie et B. Salvat (eds.), *Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress, Tahiti*, 4: 505-526.
- Kline T.C. Jr, D. Pauly (1998) Cross-validation of trophic level estimates from a mass-balance model of Prince William Sound using $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ data. In: F. Funk et al. (eds.), *Fishery Stock Assessment Models*, pp. 693-702. University of Alaska Sea Grant, Alaska, USA.
- Klumpp D., N.V.C. Polunin (1989) Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 125: 145-169.
- Knowlton N. (2001) The future of coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 5419-5425.
- Kokita T., A. Nakazono (2001) Rapid response of an obligately corallivorous filefish *Oxymonacanthus longirostris* (*Monacanthidae*) to a mass coral bleaching event. *Coral Reefs*, 20: 155-158.
- Kremen C. (1992) Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications*, 2: 203-217.
- Kulbicki M. (1988a) Correlation between catch data from bottom longlines and fish censuses in the SW lagoon of New Caledonia. In: J.H. Choat et al. (eds.), *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia*, 2: 305-312.
- Kulbicki M. (1988b) Patterns in the trophic structure of fish populations across the SW lagoon of New Caledonia. In: J.H. Choat et al. (eds.), *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia*, 2: 89-94.
- Kulbicki M. (1990) Comparisons between rotenone poisonings and visual counts for density and biomass estimates of coral reef fish populations. In: M. Ricard (ed.), *Proceedings of the International Society for Reef Studies, Nouméa*, 105-112.
- Kulbicki M. (1995) Estimating demersal lagoonal fish stock in Ouvéa, an atoll of New Caledonia. In: P. Dalzell et T.J.H. Adams (eds.), *South Pacific commission and forum fisheries agency workshop on the management of South Pacific inshore fisheries*, vol. 12, pp. 259-285. Nouméa.
- Kulbicki M. (1997) Results of ten years of research (1985-1995) by ORSTOM on diversity, density, biomass, and community trophic structure of the lagoon and reef fishes in New Caledonia. *Cybiu*, 21: 47-79.
- Kulbicki M. (1998) How the acquired behaviour of commercial reef fishes may influence the results obtained from visual censuses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 222: 11-30.
- Kulbicki M., Y.-M. Bozec (2005) The use of butterflyfish (*Chaetodontidae*) species richness as a proxy of total species richness of reef fish assemblages in the Western and Central Pacific. *Aquatic Conservation*, 15: S127-S141.

- Kulbicki M., G. Moutham (1988) Essais de pêche au casier à poissons dans le lagon de Nouvelle-Calédonie. Rapports Scientifiques et Techniques, vol. 47, ORSTOM, Nouméa. 29 pp.
- Kulbicki M., J. Rivaton (1997) Checklist and biogeography of lagoon and reef fishes from New Caledonia. *Cybium*, 21: S81-S98.
- Kulbicki M., S. Saramegna (1999) Comparison of density estimates derived from strip transect and distance sampling for underwater visual censuses: A case study of *Chaetodontidae* and *Pomacanthidae*. *Aquatic Living Resources*, 12: 315-325.
- Kulbicki M., J.T. Williams (1997) Checklist of the shorefishes of Ouvéa Atoll, New Caledonia. *Atoll Research Bulletin*, 444: 1-26.
- Kulbicki M., G. Mou Tham, P. Thollot, L. Wantiez (1993) Length-weight relationship of fish from the lagoon of New Caledonia. *NAGA*, 16: 26-30.
- Kulbicki M., G. Barbigant, J.-L. Menou, G. Mou Tham (1993) Répartition du mégabenthos dans le lagon d'Ouvéa. 1ère partie. In: M. Kulbicki (ed.), *Evaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa: 1ère partie. L'environnement biologique: Le macrobenthos, le mégabenthos et le plancton*, pp. 37-98. Conventions, Sciences de la Mer, Biologie Marine, vol. 8, ORSTOM, Nouméa.
- Kulbicki M., G. Bargibant, J.-L. Menou, G. Mou Tham, P. Thollot, L. Wantiez, J. Williams (1994) Evaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa. 3ème partie: Les poissons. Conventions, Sciences de la Mer, Biologie Marine, vol. 11, ORSTOM, Nouméa. 448 pp.
- Kulbicki M., P. Labrosse, Y. Letourneur (1995) Etudes des ressources récifales piscicoles par relevés visuels dans le lagon Nord de la Nouvelle-Calédonie: Premiers résultats. In: P. Dalzell et T.J.H. Adams (eds.), *South Pacific Commission and forum fisheries agency workshop on the managements of South Pacific inshore fisheries: Manuscript collection of country statements and background papers*, vol. 12, pp. 415-433. Secrétariat de la Communauté du Pacifique, Nouméa.
- Kulbicki M., R. Galzin, Y. Letourneur, G. Mou Tham, P. Thollot, L. Wantiez, S. Saramegna, C. Chauvet (1996) Les peuplements de poissons de la réserve marine du récif Aboré (Nouvelle-Calédonie): Composition spécifique, structures trophiques et démographiques avant l'ouverture à la pêche. Documents Scientifiques et Techniques, vol. 1, ORSTOM, Nouméa. 210 pp.
- Kulbicki M., P. Labrosse, Y. Letourneur (2000) Fish stock assessment of the northern New Caledonian lagoons: 2. Stocks of lagoon bottom of reef-associated fishes. *Aquatic Living Resources*, 13: 77-90.
- Laake J.L. (1978) Line transect estimators robust to animal movement. MS thesis, Utah State University, Logan, USA. 55 pp.
- Laboute P., R. Grandperrin (2000) Poissons de Nouvelle-Calédonie. Editions Catherine Ledru, Nouméa. 519 pp.
- Labrosse P., Y. Letourneur, N. Audran, P. Boblin, J.R. Paddon, M. Kulbicki (1997) Evaluation des ressources en poissons démersaux commerciaux des lagons de la Province Nord de Nouvelle-Calédonie. Résultats des campagnes d'échantillonnage de la zone Ouest. Conventions, Sciences de la Mer, Biologie Marine, vol. 17, ORSTOM, Nouméa. 118 pp.
- Labrosse P., R. Fichez, R. Farman, T. Adams (2000) New Caledonia. In: C. Sheppard (ed.), *Seas at the millennium: An environmental evaluation*, pp. 723-736. Elsevier Science, Amsterdam, Netherlands.
- Labrosse P., M. Kulbicki, J. Ferraris (2001) Comptage visuel de poissons en plongée. Conditions d'utilisation et de mise en œuvre. Réat: Outils pour l'évaluation des ressources récifales, Secrétariat de la Communauté du Pacifique, Nouméa. 62 pp.
- Lafosse R., M. Hanafi (1997) Concordance d'un tableau avec k tableaux: Définition de k+1 uples synthétiques. *Revue de Statistique Appliquée*, XLV(4): 111-126.
- Laurans M., D. Gascuel, E. Chassot, D. Thiam (2004) Changes in the trophic structure of fish demersal communities in West Africa in the three last decades. *Aquatic Living Resources*, 17: 163-173.
- Le Borgne R. (1978) Evaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. *Oceanologica Acta*, 1: 107-118.
- Le Borgne R., A. Le Bouteiller, M. Rodier, C. Garrigue, B. Richer de Forges (1993) Etude de l'hydrologie et du plancton du lagon d'Ouvéa (Iles Loyauté) en septembre 1992, observations sur la macrofaune benthique. In: M. Kulbicki (ed.), *Evaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa: 1ère partie. L'environnement biologique: Le macrobenthos, le mégabenthos et le plancton*, pp. 99-215. Conventions, Sciences de la Mer, Biologie Marine, vol. 8, ORSTOM, Nouméa.
- Le Borgne R., M. Rodier, A. Le Bouteiller, M. Kulbicki (1997) Plankton biomass and production in an open atoll lagoon: Uvea, New Caledonia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 212: 187-210.
- Lebart L., A. Morineau, M. Piron (2000) Statistique Exploratoire Multidimensionnelle. Dunod, Paris. 456 pp.
- Leis J.M. (1991) The pelagic stage of reef fishes: The larval biology of coral reef fishes. In: P.F. Sale (ed.), *The ecology of fishes on coral reefs*, pp. 171-199. Academic Press, San Diego, USA.

- Léopold M. (2000) Evaluation de la production halieutique par la consommation en milieu insulaire - l'exemple d'Ouvéa dans le Pacifique Sud. Rapport de l'École nationale supérieure agronomique de Rennes. 84 pp.
- Lessios H.A., P.W. Glynn, D.R. Robertson (1983) Mass Mortalities of Coral Reef Organisms. *Science*, 222: 715.
- Lessios H.A., J.D. Cubit, M.J. Robertson, M.J. Shulman, M.R. Parker, S.D. Garrity, S.C. Levings (1984) Mass mortality of *Diadema antillarum* on the Caribbean Coast of Panama. *Coral Reefs*, 3: 173-182.
- Letourneur Y., P. Labrosse, N. Audran, P. Boblin, J.R. Paddon, M. Kulbicki (1997) Evaluation des ressources en poissons démersaux commerciaux des lagons de la Province Nord de Nouvelle-Calédonie. Résultats des campagnes d'échantillonnage de la zone Est. Conventions, Sciences de la Mer, Biologie Marine, vol. 20, ORSTOM, Nouméa. 130 pp.
- Letourneur Y., M. Kulbicki, P. Labrosse (1998) Length-weight relationships of fishes from coral reefs and lagoons of New Caledonia - an update. *NAGA*, 21: 39-46.
- Letourneur Y., P. Labrosse, M. Kulbicki (1999) Commercial fish assemblages on New Caledonia fringing reefs submitted to different levels of ground erosion. *Oceanologica Acta*, 22: 609-621.
- Letourneur Y., M. Kulbicki, P. Labrosse (2000) Fish stock assessment of the northern New Caledonian lagoons: 1. Structure and stocks of coral reef fish communities. *Aquatic Living Resources*, 13: 65-76.
- Levine S. (1980) Several measures of trophic structure applicable to complex food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 83: 195-207.
- Lewis A.R. (1998) Effects of experimental coral disturbance on population dynamics of fishes on large patch reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 230: 91-110.
- Lewis J.B. (1977) Processes of organic production on coral reefs. *Biological Reviews*, 52: 305-347.
- Lewis J.B. (1981) Coral reef ecosystems. In: A.R. Longhurst (ed.), *Analysis of marine ecosystems*, pp. 127-158. Academic Press, London, UK.
- Lieske E., R. Myers (1994) Collins Pocket Guide to Coral Reef Fishes: Indo-Pacific and Caribbean. Harper Collins, New York, USA. 400 pp.
- Lincoln Smith M.P. (1988) Effects of observer swimming speed on sample counts of temperate rocky reef fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 43: 223-231.
- Lincoln Smith M.P. (1989) Improving multispecies rocky reef fish censuses by counting different groups of species using different procedures. *Environmental Biology of Fishes*, 26: 29-37.
- Lindahl U., M.C. Öhman, C.K. Schelten (2001) The 1997/1998 mass mortality of corals: Effects on fish communities on a Tanzanian coral reef. *Marine Pollution Bulletin*, 42: 127-131.
- Lindeman R.L. (1942) The tropho-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-418.
- Livingston P.A., K. Aydin, J. Boldt, J. Ianelli, J. Jurado-Molina (2005) A framework for ecosystem impacts assessment using an indicator approach. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 592-597.
- Loubens G. (1978) Biologie de quelques espèces de poisson du lagon néo-calédonien: 1. Détermination de l'âge (otolithométrie). Cahiers ORSTOM, Série Océanographie, vol. 16, pp. 263-283.
- Loubens G. (1980a) Biologie de quelques espèces de poissons du lagon néo-calédonien: 2. Sexualité et reproduction. *Cahiers de l'Indo-Pacifique*, 2: 41-72.
- Loubens G. (1980b) Biologie de quelques espèces de poissons du lagon néo-calédonien: 3. Croissance. *Cahiers de l'Indo-Pacifique*, 2: 101-153.
- Lovell E., H. Sykes, M. Deiye, L. Wantiez, C. Garrigue, S. Virly, J. Samuelu, A. Solofa, T. Poulasi, K. Pakoa, A. Sabetian, D. Afzal, A. Hughes, R. Sulu (2004) Status of coral reefs in the South West Pacific: Fiji, Nauru, New Caledonia, Samoa, Solomon Islands, Tuvalu and Vanuatu. In: C.R. Wilkinson (ed.), *Status of coral reefs of the world: 2004*, vol. 2, pp. 337-362. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia.
- Luckhurst B.E., K. Luckhurst (1978) Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*, 49: 317-323.
- Luczkovitch J.J., G.P. Ward, J.C. Johnson, R.R. Christian, D. Baird, H. Neckles, W.M. Rizzo (2002) Determining the trophic guilds of fishes and macroinvertebrates in a seagrass food web. *Estuaries*, 25: 1143-1164.
- MacRae P.S.D., D.A. Jackson (2006) Characterizing north temperate lake littoral fish assemblages: A comparison between distance sampling and minnow traps. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63: 558-568.
- Mapstone B.D., A.M. Ayling (1998) An investigation of optimum methods and unit sizes for the visual estimation of abundances of some coral reef organisms. Research publication, vol. 47, Great Barrier Reef Marine Park Authority, Townsville, Australia. 70 pp.

- Maragos J. (1998) Status of coral reefs of the southwest and east Pacific: Melanesia and Polynesia. *In*: C.R. Wilkinson (ed.), *Status of coral reefs of the world: 1998*, pp. 89-108. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia.
- Martinez N.D. (1995) Unifying Ecological Subdisciplines with Ecosystem Food Webs. *In*: C.G. Jones et J.H. Lawton (eds.), *Linking species and ecosystems*, pp. 166-175. Chapman & Hall, London, UK.
- Masuda H., G.R. Allen (1993) Meeresfische der Welt - Groß-Indopazifische Region. Tetra Verlag, Herrenteich, Melle, Germany. 528 pp.
- McClanahan T.R. (1994) Kenyan coral reef lagoon fish: Effects of fishing, substrate complexity, and sea urchins. *Coral Reefs*, 13: 231-241.
- McClanahan T.R., J. Mutere (1994) Coral and sea urchin assemblage structure and inter-relationships in Kenyan reef lagoons. *Hydrobiologia*, 286: 109-124.
- McClanahan T.R., N.A. Muthiga (1998) An ecological shift in a remote coral atoll Belize over 25 years. *Environmental Conservation*, 25: 122-130.
- McClanahan T.R., S.H. Shafir (1990) Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecologia*, 83: 362-370.
- McClanahan T.R., N.A. Muthiga, A.T. Kamukuru, H. Machano, R.W. Kiambo (1999) The effects of marine parks and fishing on coral reefs of Northern Tanzania. *Biological Conservation*, 89: 161-182.
- McClanahan T.R., N.V.C. Polunin, T. Done (2002) Ecological states and the resilience of coral reefs. *Conservation Ecology*, 6, 18. URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss2/art18>.
- McCook L.J. (1999) Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: Scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 18: 357-367.
- McCormick M.I. (1994) Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series*, 112: 87-96.
- McCormick M.I., J.H. Choat (1987) Estimating total abundance of a large temperate-reef fish using visual strip-transects. *Marine Biology*, 96: 469-478.
- McCoy E.D., S.S. Bell (1991) Habitat structure: The evolution and diversification of a complex topic. *In*: S.S. Bell et al. (eds.), *Habitat Structure. The Physical Arrangement of Objects in Space*, pp. 3-27. Chapman & Hall, London, UK.
- McManus J.W., L.A.B. Meñez, K.N. Kesner-Reyes, S.G. Vergara, M.C. Ablan (2000) Coral reef fishing and coral-algal phase shifts: Implications for global reef status. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 572-578.
- Moloney C.L., A. Jarre, H. Arancibia, Y.-M. Bozec, S. Neira, J.-P. Roux, L.J. Shannon (2005) Comparing the Benguela and Humboldt marine upwelling ecosystems with indicators derived from inter-calibrated models. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 493-502.
- Mora C., P.M. Chittaro, P.F. Sale, J.P. Kritzer, S.A. Ludsin (2003) Patterns and processes in reef fish diversity. *Nature*, 421: 933-936.
- Motta P.J. (1985) Functional morphology of the head of Hawaiian and mid-Pacific butterfly-fishes (Perciformes, *Chaetodontidae*). *Environmental Biology of Fishes*, 13: 253-276.
- Motta P.J. (1988) Functional morphology of the feeding apparatus of ten species of Pacific butterflyfishes (Perciformes, *Chaetodontidae*): An ecomorphological approach. *Environmental Biology of Fishes*, 22: 39-67.
- Mumby P.J., A.J. Edwards, J.E. Arias-Gonzalez, K.C. Lindeman, P.G. Blackwell, A. Gall, M.I. Gorczynska, A.R. Harborne, C.L. Pescod, H. Renken, C.C.C. Wabnitz, G. Llewellyn (2004) Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature*, 427: 533-536.
- Munro J.L., D.B. McWilliams (1985) Assessment and management of coral reef fisheries: Biological, environmental and socio-economic aspects. *In*: C. Gabrie et B. Salvat (eds.), *Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress, Tahiti*, 4: 545-578.
- Nagelkerken I., G. Van Der Velde, M.W. Gorissen, G.J. Meijer, T. Van't Hof, C. Den Hartog (2000) Importance of mangroves, seagrass beds and the shallow coral reef as a nursery for important coral reef fishes, using a visual census technique. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 51: 31-44.
- Niemi G.J., M.E. McDonald (2004) Application of ecological indicators. *Annual Review of Ecological and Evolutionary Systems*, 35: 89-111.
- Niquil N., J.E. Arias-Gonzalez, B. Delesalle, R.E. Ulanowicz (1999) Characterization of the planktonic food web of Takapoto Atoll lagoon, using network analysis. *Oecologia*, 118: 232-241.
- Norris J.E., J.D. Parrish (1988) Predator-prey relationships among fishes in pristine coral reef communities. *In*: J.H. Choat et al. (eds.), *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia*, 2: 107-113.
- Noss R.F. (1990) Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4: 355-364.

- Nyström M., C. Folke (2001) Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems*, 4: 406-417.
- Nyström M., C. Folke, F. Moberg (2000) Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 413-417.
- Odum, E.P. (1969) The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.
- Odum W.E., E.J. Heald (1975) The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. In: L.E. Cronin (ed.), *Estuarine research*, pp. 265-286. Academic Press, New York, USA.
- Odum H.T., E.P. Odum (1955) Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Enewetok atoll. *Ecological Monographs*, 25: 291-320.
- Ogden J.C., P.S. Lobel (1978) The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environmental Biology of Fishes*, 3: 49-63.
- Ohlhorst S.L., W.S. Liddell, R.J. Taylor, J.M. Taylor (1988) Evaluation of reef census techniques. In: J.H. Choat et al. (eds.), *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia*, 2: 319-324.
- Öhman M.C., H.S.J. Cesar (2000) Costs and benefits of coral mining. In: H.S.J. Cesar (ed.), *Collected essays on the economics of coral reefs*, pp. 85-93. CORDIO, Kalmar University, Sweden.
- Öhman M.C., A. Rajasuriya (1998) Relationships between habitat structure and fish communities on coral and sandstone reefs. *Environmental Biology of Fishes*, 53: 19-31.
- Öhman M.C., A. Rajasuriya, E. Ólafsson (1997) Reef fish assemblages in north-western Sri Lanka: Distribution patterns and influences of fishing practises. *Environmental Biology of Fishes*, 49: 45-61.
- Öhman M.C., A. Rajasuriya, S. Svensson (1998) The use of butterflyfishes (*Chaetodontidae*) as bio-indicators of habitat structure and human disturbance. *Ambio*, 7: 708-716.
- Opitz S. (1993) A quantitative model of the trophic interactions in a Caribbean coral reef ecosystem. In: V. Christensen et D. Pauly (eds.), *Trophic models in aquatic ecosystems*, pp. 259-267. ICLARM Conference Proceedings, vol. 26, Manila, Philippines.
- Opitz S. (1996) Tropic interactions in Caribbean coral reefs. ICLARM Technical Reports, vol. 43, Makati City, Philippines. 350 pp.
- Palomares M.L.D., D. Pauly (1999) Predicting the food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Marine and Freshwater Research*, 49: 447-453.
- Pandolfi J.M., R.H. Bradbury, E. Sala, T.P. Hughes, K.A. Bjorndal, R.C. Cooke, D. McArdle, L. McClenachan, M.J.H. Newman, G. Paredes, R.R. Warner, J.B.C. Jackson (2003) Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, 301: 955-958.
- Parrish F.A., R.C. Boland (2004) Habitat and reef-fish assemblages of banks in the Northwestern Hawaiian Islands. *Marine Biology*, 144: 1065-1107.
- Parrish J.D. (1989) Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Marine Ecology Progress Series*, 58: 143-160.
- Parrish J.D., M.W. Callahan, J.E. Norris (1985) Fish trophic relationships that structure reef communities. In: C. Gabrie et B. Salvat (eds.), *Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress, Tahiti*, 4: 73-78.
- Pauly G. (1997) Diversity and distribution of reef organisms. In: C. Birkeland (ed.), *Life and death of coral reefs*, pp. 298-353. Chapman & Hall, New York, USA.
- Pauly D. (1980) On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du CIEM*, 39: 175-192.
- Pauly D., V. Christensen (2002) Ecosystem models. In: P.J.B. Hart et J.D. Reynolds (eds.), *Handbook of fish biology and fisheries*, vol. 2, pp. 211-227. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Pauly D., P. Sa-a (2000) Estimating trophic levels from individual food items. In: R. Froese et D. Pauly (eds.), *FishBase 2000: Concepts, design and data sources*, p. 185. ICLARM, Los Baños, Philippines.
- Pauly D., R. Watson (2005) Background and interpretation of the "Marine Trophic Index" as a measure of biodiversity. *Philosophical Transactions of The Royal Society: Biological Sciences*, 360: 415-423.
- Pauly D., A.W. Trites, E. Capuli, V. Christensen (1998a) Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science*, 55: 467-481.
- Pauly D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese, F. Jr Torres (1998b) Fishing down marine food webs. *Science*, 279: 860-863.
- Pauly D., V. Christensen, C. Walters (2000) Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 697-706.

- Piet G.J., S. Jennings (2005) Response of potential fish community indicators to fishing. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 214-225.
- Pimm S.L. (1982) Food webs. Chapman & Hall, London, UK. 219 pp.
- Pinnegar J.K., S. Jennings, C.M. O'Brien, N.V.C. Polunin (2002) Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *Journal of Applied Ecology*, 39: 377-390.
- Polis G.A., D.R. Strong (1996) Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, 147: 813-846.
- Polis G.A., K.O. Winemiller (1996) Food webs: Integration of patterns and dynamics. Chapman & Hall, New York, USA. 475 pp.
- Polovina J.J. (1984) Model of a coral reef ecosystem. I. The Ecopath model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, 3: 1-11.
- Polunin N.V.C. (1996) Trophodynamics of reef fisheries productivity. In: N.V.C. Polunin et C.M. Roberts (eds.), *Reef Fisheries*, pp. 113-135. Chapman & Hall, London, UK.
- Polunin N.V.C., J.K. Pinnegar (2002) Trophic ecology and the structure of marine food webs. In: P.J.B. Hart et J.D. Reynolds (eds.), *Handbook of Fish and Fisheries*, vol. 1, pp. 310-320. Blackwell, Oxford, UK.
- Polunin N.V.C., C.M. Roberts (1996) Reef fisheries. Chapman & Hall, London, UK. 477 pp.
- Post D.M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83: 703-718.
- Pratchett M.S. (2005) Dietary overlap among coral-feeding butterflyfishes (*Chaetodontidae*) at Lizard Island, northern Great Barrier Reef. *Marine Biology*, 148: 373-382.
- Pratchett M.S., S.K. Wilson, M.L. Berumen, M.I. McCormick (2004) Sublethal effects of coral bleaching on an obligate coral feeding butterflyfish. *Coral Reefs*, 23: 352-356.
- Prodon R., J.-D. Lebreton (1994) Analyses multivariées des relations espèces-milieu: Structure et interprétation écologique. *Vie Milieu*, 44: 69-91.
- R Development Core Team (2005) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raffaelli D.G. (2000) Trends in research on shallow water food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 223-232.
- Randall J.E. (1967) Food habits of reef fishes in the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography*, 5: 655-847. University of Miami, USA.
- Randall J.E., G.R. Allen, R.C. Steene (1997) Fishes of the Great Barrier Reef and Coral Sea. University of Hawai'i Press, Honolulu, USA. 557 pp.
- Reaka-Kudla M.L. (1997) The global biodiversity of coral reefs: A comparison with rain forests. In: M.L. Reaka-Kudla et al. (eds.), *Biodiversity II: Understanding and protecting our biological resources*, pp. 83-108. Joseph Henry Press, Washington, USA.
- Reese E.S. (1977) Coevolution of corals and coral feeding fishes of the family *Chaetodontidae*. In: D.L. Taylor (ed.), *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium, Miami, USA*, 1: 267-274.
- Reese E.S. (1981) Predation on corals by fishes of the family *Chaetodontidae*: Implications for conservation and management of coral reef ecosystems. *Bulletin of Marine Science*, 31: 594-604.
- Reese E.S., M.P. Crosby (1999) The use of indicator species for coral reef monitoring. In: J.E. Maragos et R. Grober-Dunsmore (eds.), *Proceedings of the Hawaii Coral Reef Monitoring Workshop, Honolulu, USA*, 121-128.
- Richer de Forges B. (1991) Les fonds meubles de Nouvelle-Calédonie: Généralités et échantillonnages par dragages. In: B. Richer de Forges (ed.), *Le benthos des fonds meubles des lagons de Nouvelle Calédonie*, pp. 9-148. Etudes et Thèses, ORSTOM, Paris.
- Risk M.J. (1972) Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin*, 153: 1-6.
- Rivaton J., P. Fourmanoir, P. Bourret, M. Kulbicki (1989) Catalogue des poissons de Nouvelle-Calédonie. Catalogues, Sciences de la Mer, Biologie Marine, vol. 1, ORSTOM, Nouméa. 170 pp.
- Robert P., Y. Escouffier (1976) A unifying tool for linear multivariate statistical methods: The RV coefficient. *Applied Statistics*, 25: 257-265.
- Roberts C.M. (1995) Effects of fishing on the ecosystem structure of coral reefs. *Conservation Biology*, 9: 988-995.
- Roberts C.M., R.F.G. Ormond (1987) Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 41: 1-8.
- Roberts C.M., R.F.G. Ormond (1992) Butterflyfish social behaviour, with special reference to the incidence of territoriality: A review. *Environmental Biology of Fishes*, 34: 79-93.

- Roberts C.M., R.F.G. Ormond, A.R.D. Shepherd (1988) The usefulness of butterflyfishes as environmental indicators on coral reefs. *In: J.H. Choat et al. (eds.), Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia*, 2: 331-336.
- Roberts C.M., C.J. McClean, J.E.N. Veron, J.P. Hawkins, G.R. Allen, D.E. McAllister, C.G. Mittermeier, F.W. Schueler, M. Spalding, F. Wells, C. Vynne, T.B. Werner (2002) Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, 295: 1280-1284.
- Rogers C.S. (1990) Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series*, 62: 185-202.
- Rossier O., M. Kulbicki (2000) A comparison of fish assemblages from two types of algal beds and coral reefs in the South-west lagoon of New Caledonia. *Cybium*, 24: 3-26.
- Russ G.R. (1984) Distribution and abundance of herbivorous grazing fishes in the central Great Barrier Reef. I. Levels of variability across the entire continental shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 20: 23-34.
- Russ G.R. (1991) Coral reef fisheries: Effects and yields. *In: P.F. Sale (ed.), The ecology of fishes on coral reefs*, pp. 601-635. Academic Press, San Diego, USA.
- Russ G.R. (2002) Yet another review of marine reserves as reef fishery management tools. *In: P.F. Sale (ed.), Coral reef fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem*, pp. 421-443. Academic Press, San Diego, USA.
- Russ G.R. (2003) Grazer biomass correlates more strongly with production than with biomass of algal turfs on a coral reef. *Coral Reefs*, 22: 63-67.
- Russ G.R., A.C. Alcala (1998) Natural fishing experiments in marine reserves 1983-1993: Community and trophic responses. *Coral Reefs*, 17: 383-397.
- Russ G.R., L.J. McCook (1999) Potential effects of a cyclone on benthic algal production and yield to grazers on coral reefs across the Central Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235: 237-254.
- Russell B.C., F.H. Talbot, G.R.V. Anderson, B. Goldman (1978) Collection and sampling of reef fishes. *In: D.R. Stoddart et R.E. Johannes (eds.), Coral reefs: Research methods*, pp. 329-345. UNESCO, Norwich, UK.
- Sale P.F. (1980) The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 18: 367-421.
- Sale P.F. (1991) The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press, San Diego, USA. 754 pp.
- Sale P.F. (1997) Visual census of fishes: How well do we see what is there? *In: H.A. Lessios et I.G. Macintyre (eds.), Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, Panama*, 2: 1435-1439.
- Sale P.F., W.A. Douglas (1981) Precision and accuracy of visual census techniques for fish assemblages on coral reef patch reefs. *Environmental Biology of Fishes*, 6: 333-339.
- Sale P.F., W.A. Douglas (1984) Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology*, 65: 409-422.
- Sale P.F., B.J. Sharp (1983) Correction for bias in visual transect censuses of coral reef fishes. *Coral Reefs*, 2: 37-42.
- Sammarco P.W. (1980) *Diadema* and its relationship to coral spat mortality: Grazing, competition, and biological disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 45: 245-272.
- Sammarco P.W. (1982) Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: Whole reef manipulations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 61: 31-55.
- Samoilys M.A., G. Carlos (1992) Development of an underwater visual census method for assessing shallow water reef fish stocks in the South West Pacific. Project PN8545 Final Report, Australian Centre for International Agricultural Research, Cairns, Australia. 100 pp.
- Samoilys M.A., G. Carlos (2000) Determining methods of underwater visual census for estimating the abundance of coral reef fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 57: 289-304.
- Sanderson S.L., A.C. Solonsky (1986) Comparison of a rapid visual and a strip transect technique for censusing reef fish assemblages. *Bulletin of Marine Science*, 39: 119-129.
- Sano M. (1989) Feeding habits of Japanese butterfly fishes (*Chaetodontidae*). *Environmental Biology of Fishes*, 25: 195-203.
- Sano M. (2000) Stability of reef fish assemblages: Responses to coral recovery after catastrophic predation by *Acanthaster planci*. *Marine Ecology Progress Series*, 198: 121-130.
- Sano M. (2004) Short-term effects of a mass coral bleaching event on a reef fish assemblage at Iriomote Island, Japan. *Fisheries Science*, 70: 41-46.
- Sano M., M. Shimizu, Y. Nose (1984a) Food habits of teleostean reef fishes in Okinawa Island, southern Japan. University of Tokyo Press, Tokyo, Japan. 128 pp.

- Sano M., M. Shimizu, Y. Nose (1984b) Changes in structure of coral reef fish communities by destruction of hermatypic corals: Observational and experimental views. *Pacific Science*, 38: 51-80.
- Sano M., M. Shimizu, Y. Nose (1987) Long-term effects of destruction of hermatypic corals by *Acanthaster planci* infestation on reef fish communities at Iriomote island, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 37: 191-199.
- Sarramégna S. (2000) Contribution à l'étude des réserves marines du lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie. Thèse de doctorat, Université de Nouvelle-Calédonie. 436 pp.
- Sebens K.P., D.J. Done (1992) Water flow, growth form and distribution of scleractinian corals: Davies Reef, (GBR) Australia. In: R.H. Richmond (ed.), *Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium, Guam, USA*, 1: 557-568.
- Shulman M.J. (1984) Resource limitation and recruitment patterns in a coral reef fish assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 74: 85-109.
- Simberloff D. (1998) Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation*, 83: 247-257.
- Sorokin Y.I. (1981) Aspects of the biomass, feeding and metabolism of common corals of the Great Barrier Reef, Australia. In: E.D. Gomez *et al.* (eds.), *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium, Manila, Philippines*, 2: 27-32.
- Sorokin Y.I. (1990) Aspects of trophic relations, productivity and energy balance in coral-reef ecosystems. In: Z. Dubinsky (ed.), *Ecosystems of the world: Coral reefs*, pp. 401-410. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, Netherlands.
- Sorokin Y.I. (1993) Coral reef ecology. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 465 pp.
- South R., P. Skelton (2000) Status of Coral Reefs in the Southwest Pacific: Fiji, Nauru, New Caledonia, Samoa, Solomon Islands, Tuvalu and Vanuatu. In: C.R. Wilkinson (ed.), *Status of Coral Reefs of the World: 2000*, pp. 159-180. Australian Institute for Marine Science, Townsville, Australia.
- Spalding M.D., G.E. Jarvis (2002) The impact of the 1998 coral mortality on reef fish communities in the Seychelles. *Marine Pollution Bulletin*, 44: 309-321.
- Spalding M.D., C. Ravillious, E.P. Green (2001) World atlas of coral reefs. University of California Press, Berkeley, USA. 424 pp.
- St. John J., G.R. Russ, W. Gladstone (1990) Accuracy and bias of visual estimates of numbers, size structure and biomass of a coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, 64: 253-262.
- Stanley D., C.A. Wilson. (1995) Detection of the effect of SCUBA divers on fish density and target strength utilizing stationary dual beam hydroacoustics. *Transactions of the American Fisheries Society*, 124: 946-949.
- Steele J.H. (1974) The structure of marine ecosystems. Blackwell Scientific Publication, Oxford, UK. 128 pp.
- Steneck R.S. (1988) Herbivory on coral reefs: A synthesis. In: J.H. Choat *et al.* (eds.), *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia*, 1: 37-49.
- Stergiou K.I., V.S. Karpouzi (2002) Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 11: 217-254.
- Stewart B.D., J.S. Beukers (2000) Baited technique improves censuses of cryptic fish in complex habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 197: 259-272.
- Talbot F.H. (1965) A description of coral structure of Tutia Reef (Tanganyika Territory, East Africa) and its fish fauna. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 145: 431-470.
- Talbot F.H., B. Goldman (1972) A preliminary report on the diversity and feeding relationships of the reef fishes of One Tree Island, Great Barrier Reef System. In: C. Mukundan et C.S. Gopinadha (eds.), *Proceedings of the Symposium on Corals and Coral Reefs*, 1: 425-444.
- Testau J.-L., F. Conand (1983) Estimation des surfaces des différentes zones des lagons de Nouvelle-Calédonie. ORSTOM, Nouméa. 10 pp.
- Tews J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M.C. Wichmann, M. Schwager and F. Jeltsch (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31: 79-92.
- Thioulouse J., D. Chessel, S. Dolédec, J.-M. Olivier (1997) ADE-4: A multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7: 75-83.
- Thollot P. (1992) Importance des mangroves pour la faune ichthyologique des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. *Cybium*, 16: 331-344.
- Thollot P. (1996) Les poissons de mangrove du lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie. Etudes et thèses, ORSTOM, Paris. 321 pp.

- Thollot P., M. Kulbicki (1988) Overlap between the fish fauna inventories of coral reefs, soft bottoms and mangroves in Saint-Vincent Bay (New Caledonia). In: J.H. Choat *et al.* (eds.), *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia*, 2: 613-618.
- Thollot P., M. Kulbicki, L. Wantiez (1990) Temporal patterns of fish populations in three habitats of the St Vincent Bay area (New Caledonia): Coral reefs, soft bottoms and mangroves. In: M. Ricard (ed.), *Proceedings of the International Society for Reef Studies, Nouméa*, 127-136.
- Thomas F.I.M., M.J. Atkinson (1997) Ammonium uptake by coral reefs: Effects of water velocity and surface roughness on mass transfer. *Limnology and Oceanography*, 42: 81-88.
- Thomas L., S.T. Buckland, K.P. Burnham, D.R. Anderson, J.L. Laake, D.L. Borchers, S. Strindberg (2002) Distance sampling. In: A.H. El-Shaarawi *et al.* (eds.), *Encyclopedia of Environmetrics*, pp 544-552. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Thomas L., J.L. Laake, S. Strindberg, F.F.C. Marques, S.T. Buckland, D.L. Borchers, D.R. Anderson, K.P. Burnham, S.L. Hedley, J.H. Pollard, J.R.B. Bishop (2004) Distance 4.1. Release 2. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK. URL: <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance>.
- Thompson A.A., B.D. Mapstone (1997) Observer effects and training in underwater visual surveys of reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 154: 53-63.
- Thompson M.J., T.W. Schmidt (1977) Validation of the species/time random count technique sampling fish assemblages at Dry Tortugas. In: D.L. Taylor (ed.), *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium, Miami, USA*, 1: 283-288.
- Thresher R.E., P.L. Colin (1986) Trophic structure, diversity and abundance of fishes of the deep reef (30-300 m) at Enewetak, Marshall Islands. *Bulletin of Marine Science*, 38: 253-272.
- Thresher R.E., J.S. Gunn (1986) Comparative analysis of visual census techniques for highly mobile, reef associated piscivores (*Carangidae*). *Environmental Biology of Fishes*, 17: 93-116.
- Townsend C.R., S. Dolédec, R. Norris, K. Peacock, C. Arbuckle (2003) The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: Description and prediction. *Freshwater Biology*, 48: 768-785.
- Tudman P.D. (2001) Modelling the trophic effects of fishing on a mid-shelf coral reef of the central Great Barrier Reef. B.Sc. Thesis, James Cook University, Australia. 105 pp.
- Ulanowicz, R.E. (1986) Growth and development: ecosystem phenomenology. Springer-Verlag, New York, USA. 203 pp.
- Ulanowicz R.E. (1987) NETWRK4: A package of computer algorithms to analyze ecological flow networks. University of Maryland, Chesapeake Biological Laboratory, Solomons.
- Van Woesik R. (1994) Contemporary disturbances to coral communities of the Great Barrier Reef. *Journal of Coastal Research*, 12: S233-S252.
- Vander Zanden M.J., Rasmussen J.B. (1996) A trophic position model of pelagic food webs: Impact on contaminant bioaccumulation in lake trout. *Ecological Monographs*, 66: 451-477.
- Vander Zanden M.J., G. Cabana, J.B. Rasmussen (1997) Comparing trophic position of freshwater littoral fish species using stable nitrogen isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 1142-1158.
- Venier J.M., D. Pauly (1997) Trophic dynamics of a Florida Keys coral reef ecosystem. In: H.A. Lessios *et al.* (eds.), *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, Panama*, 1: 915-920.
- Virly S. (2001) Enquête sur la pêche vivrière en Nouvelle-Calédonie. Rapport ZONECO, Nouméa. 250 pp.
- Vivekanandan E. (2002) Application of an ecosystem model on the fish stocks in the southwest coast of India. In: FAO/RAP (ed.), *Proceedings of the "regional training workshop on the use of statistics and other information for stock assessment"*, Samut Prakam, Thailand, 51-59.
- Wainwright P.C., D.R. Bellwood (2002) Ecomorphology of feeding in coral reef fishes. In: P.F. Sale (ed.), *Coral reef fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem*, pp. 33-55. Academic Press, San Diego, USA.
- Walters C., V. Christensen, D. Pauly (1997) Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Review in Fish Biology and Fisheries*, 7: 139-172.
- Walters C., D. Pauly, V. Christensen (1999) Ecospace: Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, 2: 539-554.
- Wantiez L. (1993) Les poissons des fonds meubles du lagon Nord et de la baie de Saint-Vincent de Nouvelle-Calédonie. Description des peuplements - Structure et fonctionnement des communautés. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille II. 444 pp.
- Wantiez L., P. Thollot, M. Kulbicki (1997) Effects of marine reserves on coral reef fish communities from five islands in New Caledonia. *Coral Reefs*, 16: 215-224.

- Waters T.F. (1977) Secondary production in inland waters. *Advances in Ecological Research*, 10: 91-64.
- Watson R.A., G. Carlos, M. Samoilys (1995) Bias introduced by fish movement in diver transect surveys. *Ecological Modelling*, 77: 205-214.
- Westmacott S., K. Teleki, S. Wells, J. West (2000) Management of bleached and severely damaged reefs. IUCN, Gland, Switzerland. 36 pp.
- White A.T. (1988) Chaetodon occurrence relative to coral reef habitats in the Philippines with implications for reef assessment. In: J.H. Choat *et al.* (eds.), *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville, Australia*, 2: 427-431.
- Wilkinson C.R. (1998) Status of coral reefs of the world: 1998. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia. 184 pp.
- Wilkinson C.R. (2000) Status of coral reefs of the world: 2000. Australian Institute of Marine Science, Cape Ferguson, Australia. 363 pp.
- Wilkinson C.R. (2002) Status of coral reefs of the world: 2002. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia. 378 pp.
- Wilkinson C.R. (2004) Status of coral reefs of the world: 2004. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia. Vol.1, 301 pp.
- Wilkinson C.R., R.W. Buddemeier (1994) Global climate change and coral reefs: Implication for people and reefs. Report of the UNEP-IOC-ASPEI-IUCN global task team on the implication of climate change on coral reefs. IUCN, Gland, Switzerland. 124 pp.
- Williams D.M. (1986) Temporal variation in the structure of reef slope fish communities (central Great Barrier Reef): Short-term effects of *Acanthaster planci* infestation. *Marine Ecology Progress Series*, 28: 157-164.
- Williams D.M. (1991) Patterns and processes in the distribution of coral reef fishes. In: P.F. Sale (ed.), *The ecology of fishes on coral reefs*, pp. 437-474. Academic Press, San Diego, USA.
- Williams D.M., A.I. Hatcher (1983) Structure of fish communities on outer slopes of inshore, mid-shelf and outer shelf reefs of the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, 10: 239-250.
- Williams R.J., N.D. Martinez (2004) Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: Theory and data. *American Naturalist*, 163: 458-468.
- Willis T.J. (2001) Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology*, 59: 1408-1411.
- Willis T.J., R.B. Millar, R.C. Babcock (2000) Detection of spatial variability in relative density of fishes: Comparison of visual census, angling, and baited underwater video. *Marine Ecology Progress Series*, 198: 249-260.
- Wittenberg M., W. Hunte (1992) Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. 1. Abundance, mortality and community structure. *Marine Biology*, 116: 131-138.
- Zacharias M.A., J.C. Roff (2001) Use of focal species in marine conservation and management: A review and critique. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 11: 59-76.
- Zakai D., N.E. Chadwick-Furman (2002) Impacts of intensive recreational diving on reef corals at Eilat, northern Red Sea. *Biological Conservation*, 105: 179-187.

Liste des publications liées à la thèse

- Bozec Y.-M., J. Ferraris, D. Gascuel, M. Kulbicki (2003) The trophic structure of coral reef fish assemblages: "trophic spectra" as indicators of human disturbances. *Journal de Recherche Océanographique*, 28: 15-20.
- Bozec Y.-M., D. Gascuel, M. Kulbicki (2004) Trophic model of lagoonal communities in a large open atoll (Uvea, Loyalty islands, New Caledonia). *Aquatic Living Resources*, 17: 151-162.
- Bozec Y.-M., M. Kulbicki, E. Chassot, D. Gascuel (2005) Trophic signature of coral reef fish assemblages: towards a potential indicator of ecosystem disturbance. *Aquatic Living Resources*, 18 : 103-109.
- Bozec Y.-M., S. Dolédec, M. Kulbicki (2005) An analysis of fish-habitat associations on disturbed coral reefs: chaetodontid fishes in New Caledonia. *Journal of Fish Biology*, 66: 966-982.
- Chabanet P., Adjeroud M., S. Andrefouët, Y.-M. Bozec, J. Ferraris, J. Garcia-Charton, M. Schrimm (2005). Human-induced physical disturbances and their indicators on coral reef habitats: A multi-scale approach. *Aquatic Living Resources*, 18: 215-230.
- Fichez R., M. Adjeroud, Y.-M. Bozec, L. Breau, Y. Chancerelle, C. Chevillon, P. Douillet, J.-M. Fernandez, P. Frouin, M. Kulbicki, B. Moreton, S. Ouillon, C. Payri, T. Perez, P. Sasal, J. Thébault (2005) A review of selected indicators of particle, nutrient and metal inputs in coral reef lagoon systems. *Aquatic Living Resources*, 18: 125-147.
- Gascuel D., Y.-M. Bozec, E. Chassot, A. Colomb, M. Laurans (2005) The trophic spectrum: theory and application as an ecosystem indicator. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 443-452.
- Kulbicki M., Y.-M. Bozec (2005) The use of butterflyfish (*Chaetodontidae*) species richness as a proxy of total species richness of reef fish assemblages in the Western and Central Pacific. *Aquatic Conservation*, 15 : S127-S141.
- Kulbicki M., Y.-M. Bozec, A. Green (2005) Implications of biogeography in the use of butterflyfishes (*Chaetodontidae*) as indicators for Western and Central Pacific areas. *Aquatic Conservation*, 15: S109-S126.
- Kulbicki M., Y.-M. Bozec, P. Labrosse, Y. Letourneur, G. Mou-Tham, L. Wantiez (2005). Diet composition of carnivorous fishes from coral reef lagoons of New Caledonia. *Aquatic Living Resources*, 18: 231-250.
- Moloney C.L., A. Jarre, H. Arancibia, Y.-M. Bozec, S. Neira, J.-P. Roux, L.J. Shannon (2005) Comparing the Benguela and Humboldt marine upwelling ecosystems with indicators derived from inter-calibrated models. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 493-502.

ANNEXES

Annexe I.1

Exemple de calcul de ration alimentaire pour 3 espèces de poissons (Kulbicki comm. pers.).

Pour chaque espèce, la première ligne présente l'abondance relative de chaque aliment (défini dans le tableau IV.2), sous la forme d'une mesure quantitative (%) ou semi-quantitative (+ rare, ++ fréquent, +++ abondant, ++++ très abondant). Si plusieurs sources fournissent une mesure quantitative, les intervalles de valeurs sont figurés. La deuxième ligne signale (x) la présence d'un aliment dans l'estomac mais dans des proportions inconnues ; il y a autant de signes x que de références qui mentionnent cet aliment. N est le nombre de sources pour chaque information. Les valeurs retenues (%) pour l'espèce considérée apparaissent en gras sur la 3^{ème} ligne.

Espèce	N	C1	C2	Z	Pk	Ma	Mi	Cn	Det	n
Naso brevirostris				+++		++	+++			4
				xx		x	xxx			3
				40		10	50			
Apogon kallopterus	5-20	10-65	20-80	30-70						4
	x	x	x							2
	10	10	40	40						
Sphaeramia orbicularis	+	+	++	+++						1
		x	x							1
	2	3	20	75						

Annexe II.1

Feuille de relevé utilisée pour le comptage des poissons récifaux sur transect en ligne.

Le nom de chaque espèce est reporté sur la feuille (un code lui est ensuite attribué), avec le nombre d'individus détectés, leur taille moyenne, la distance D1 qui sépare le poisson le plus proche de la ligne du transect, et la distance D2 qui sépare le poisson qui en est le plus éloigné (lorsqu'un seul poisson est observé, D1=D2).

[illegible]

Annexe II.2

Liste des facteurs de détectabilité relatifs aux 641 espèces utilisées pour la description du processus de détection des poissons en plongée.

Pour chaque espèce, les modalités suivantes ont été attribuées : **comportement** : indifférent, curieux, craintif ; présence d'une **couleur** caractéristique : oui (o), non (n) ; présence d'un **dessin** caractéristique : oui (o), non (n) ; crypticité : oui (o), non (n).

Espèce	Comportement	Couleur	Dessin	Crypticité
Orectolobidae				
<i>Stegostoma fasciatum</i>	indiff.	n	n	n
Carcharhinidae				
<i>Carcharhinus albimarginatus</i>	curieux	n	n	n
<i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>	curieux	n	n	n
<i>Carcharhinus melanopterus</i>	curieux	n	n	n
<i>Nebrius ferrugineus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Negaprion acutidens</i>	indiff.	n	n	n
<i>Triaenodon obesus</i>	curieux	n	n	n
Dasyatidae				
<i>Dasyatidae</i> spp.	indiff.	n	n	o
<i>Dasyatis kuhlii</i>	indiff.	n	n	o
<i>Taeniura meyeri</i>	indiff.	n	n	n
Mobulidae				
<i>Manta birostris</i>	indiff.	n	n	n
Muraenidae				
<i>Muraenidae</i> spp.	indiff.	n	n	o
<i>Echidna nebulosa</i>	indiff.	n	n	o
<i>Gymnothorax fimbriatus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Gymnothorax flavimarginatus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Gymnothorax javanicus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Gymnothorax meleagris</i>	indiff.	n	o	o
<i>Gymnothorax pictus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Siderea thyrsoidea</i>	indiff.	n	n	o
<i>Gymnothorax undulatus</i>	indiff.	n	o	o
Congridae				
<i>Congridae</i> spp.	indiff.	n	n	o
Clupeidae				
<i>Clupeidae</i> spp.	indiff.	n	n	n
<i>Amblygaster clupeoides</i>	indiff.	n	n	n
<i>Amblygaster sirm</i>	indiff.	n	n	n
<i>Herklotsichthys quadrimaculatus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Sardinella</i> spp.	indiff.	n	n	n
<i>Sprat</i> spp.	indiff.	n	n	n
Chirocentridae				
<i>Chirocentrus dorab</i>	curieux	n	n	n
Chanidae				
<i>Chanos chanos</i>	craintif	n	n	n
Plotosidae				
<i>Plotosus lineatus</i>	indiff.	n	o	n
Synodontidae				
<i>Saurida gracilis</i>	indiff.	n	n	o
<i>Saurida nebulosa</i>	indiff.	n	n	o
Saurida sp.				
<i>Saurida undosquamis</i>	indiff.	n	n	o
Synodus binotatus				
<i>Synodus variegatus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Synodus dermatogenys</i>	indiff.	n	n	o
<i>Synodus hoshinonis</i>	indiff.	n	n	o
<i>Synodus</i> spp.	indiff.	n	n	o
Gobiesocidae				
<i>Diademichthys lineatus</i>	craintif	n	o	n
Hemiramphidae				
<i>Hemiramphus far</i>	curieux	n	o	n
Belonidae				
<i>Strongylura leiura</i>	indiff.	n	n	n
<i>Strongylura incisa</i>	indiff.	n	n	n
<i>Tylosurus crocodilus crocodilus</i>	indiff.	n	n	n
Holocentridae				
<i>Myripristis</i> spp.	indiff.	o	n	o
<i>Myripristis adusta</i>	indiff.	o	n	o
<i>Myripristis amaena</i>	indiff.	o	n	o
<i>Myripristis berndti</i>	indiff.	o	n	o
<i>Myripristis murdjan</i>	indiff.	o	n	o
<i>Myripristis kuntze</i>	indiff.	n	n	n
<i>Myripristis botche</i>	indiff.	o	n	o
<i>Myripristis pralinia</i>	indiff.	o	n	o
<i>Myripristis violacea</i>	indiff.	o	n	o
<i>Neoniphon argenteus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Neoniphon opercularis</i>	indiff.	o	n	n
<i>Neoniphon sammara</i>	indiff.	n	n	n
<i>Sargocentron caudimaculatum</i>	indiff.	n	n	n
<i>Sargocentron cornutum</i>	indiff.	o	n	n
<i>Sargocentron diadema</i>	indiff.	n	o	o
<i>Sargocentron rubrum</i>	indiff.	o	o	o
<i>Sargocentron spiniferum</i>	indiff.	o	n	n
<i>Sargocentron violaceum</i>	indiff.	o	n	n
Aulostomidae				
<i>Aulostomus chinensis</i>	indiff.	o	n	n
Fistulariidae				
<i>Fistularia petimba</i>	curieux	n	n	n
<i>Fistularia commersonii</i>	curieux	n	n	n
Centriscidae				
<i>Aeoliscus strigatus</i>	indiff.	n	o	n
Syngnathidae				
<i>Corythoichthys intestinalis</i>	indiff.	n	n	o

Espèce	Comportement	Couleur	Dessin	Crypticité
<i>Doryrhamphus dactyliophorus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Doryrhamphus excisus excisus</i>	indiff.	o	n	o
<i>Hippocampus histrix</i>	indiff.	n	n	o
Dactylopteridae				
<i>Dactyloptena orientalis</i>	indiff.	n	n	n
Scorpaenidae				
<i>Dendrochirus brachypterus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Pterois antennata</i>	indiff.	o	o	n
<i>Pterois lunulata</i>	indiff.	o	o	n
<i>Pterois radiata</i>	indiff.	o	o	n
<i>Pterois volitans</i>	indiff.	n	o	n
<i>Pterois spp.</i>	indiff.	n	n	n
<i>Scorpaenopsis gibbosa</i>	indiff.	n	n	o
Synanceiidae				
<i>Inimicus didactylus</i>	indiff.	n	n	o
Platycephalidae				
<i>Cociella crocodila</i>	indiff.	n	n	o
<i>Papilloculiceps longiceps</i>	indiff.	n	n	o
Centropomidae				
<i>Ambassis miops</i>	indiff.	n	n	n
Serranidae				
<i>Pseudanthias pascalus</i>	indiff.	o	n	n
<i>Pseudanthias squamipinnis</i>	indiff.	o	n	n
<i>Anyperodon leucogrammicus</i>	craintif	n	o	o
<i>Cephalopholis argus</i>	indiff.	o	o	n
<i>Cephalopholis boenak</i>	indiff.	n	n	o
<i>Cephalopholis miniata</i>	indiff.	o	o	n
<i>Cephalopholis sonnerati</i>	indiff.	o	o	n
<i>Cephalopholis urodeta</i>	indiff.	o	n	o
<i>Cromileptes altivelis</i>	craintif	n	o	n
<i>Epinephelus areolatus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Epinephelus coeruleopunctatus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Epinephelus cyanopodus</i>	craintif	n	o	n
<i>Epinephelus fasciatus</i>	indiff.	o	o	n
<i>Epinephelus fuscoguttatus</i>	craintif	n	o	o
<i>Epinephelus hexagonatus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Epinephelus macrospilos</i>	indiff.	n	o	o
<i>Epinephelus howlandi</i>	indiff.	n	o	o
<i>Epinephelus lanceolatus</i>	curieux	n	n	n
<i>Epinephelus maculatus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Epinephelus malabaricus</i>	curieux	n	o	n
<i>Epinephelus merra</i>	indiff.	n	o	o
<i>Epinephelus polyphekadion</i>	craintif	n	o	o
<i>Epinephelus ongus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Epinephelus rivulatus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Epinephelus coioides</i>	curieux	n	o	n
<i>Epinephelus tauvina</i>	indiff.	n	o	o
<i>Plectropomus laevis</i>	indiff.	o	o	n
<i>Plectropomus leopardus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Pseudanthias hypselosoma</i>	indiff.	o	n	n
<i>Variola louti</i>	craintif	o	o	n
Grammistidae				
<i>Diploprion bifasciatum</i>	indiff.	o	n	n
Pseudochromidae				
<i>Pseudochromis marshallensis</i>	indiff.	n	n	o

Espèce	Comportement	Couleur	Dessin	Crypticité
<i>Cypho purpurascens</i>	indiff.	o	n	o
<i>Ogilbyina salvati</i>	indiff.	o	n	o
Plesiopidae				
<i>Assessor macneilli</i>	indiff.	n	n	o
Priacanthidae				
<i>Priacanthus hamrur</i>	indiff.	o	n	n
Apogonidae				
<i>Apogon angustatus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Apogon apogonides</i>	indiff.	o	n	o
<i>Apogon bandanensis</i>	indiff.	n	o	o
<i>Apogon catalai</i>	indiff.	n	n	o
<i>Apogon cookii</i>	indiff.	n	o	o
<i>Apogon compressus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Apogon cyanosoma</i>	indiff.	o	o	o
<i>Apogon doederleini</i>	indiff.	n	o	o
<i>Apogon exostigma</i>	indiff.	n	o	o
<i>Apogon aureus</i>	indiff.	o	n	n
<i>Apogon fraenatus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Apogon fragilis</i>	indiff.	n	n	n
<i>Apogon gilberti</i>	indiff.	n	n	n
<i>Apogon kallopterus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Apogon leptacanthus</i>	indiff.	o	n	n
<i>Apogon norfolcensis</i>	indiff.	n	o	o
<i>Apogon novemfasciatus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Apogonichthys ocellatus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Apogon savayensis</i>	indiff.	n	n	o
<i>Apogon trimaculatus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Archamia fucata</i>	indiff.	o	n	o
<i>Archamia leai</i>	indiff.	n	o	n
<i>Archamia zosterophora</i>	indiff.	n	o	n
<i>Cheilodipterus lachneri</i>	indiff.	n	o	o
<i>Cheilodipterus quinquelineatus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Cheilodipterus macrodon</i>	indiff.	n	o	o
<i>Cheilodipterus artus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Fowleria variegata</i>	indiff.	n	n	o
<i>Rhabdamia gracilis</i>	indiff.	n	n	n
<i>Siphamia versicolor</i>	indiff.	n	n	o
<i>Sphaeramia orbicularis</i>	indiff.	n	o	o
<i>Sphaeramia nematoptera</i>	indiff.	n	o	o
Sillaginidae				
<i>Sillago ciliata</i>	indiff.	n	n	n
<i>Sillago sihama</i>	indiff.	n	n	n
Malacanthidae				
<i>Malacanthus brevirostris</i>	craintif	n	n	n
<i>Malacanthus latovittatus</i>	craintif	n	n	n
Echeneidae				
<i>Echeneis naucrates</i>	curieux	n	o	n
Carangidae				
<i>Alectis indicus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Carangoides chrysophrys</i>	curieux	n	n	n
<i>Carangoides ferdau</i>	curieux	n	n	n
<i>Carangoides fulvoguttatus</i>	curieux	n	n	n
<i>Carangoides gymnostethus</i>	curieux	n	n	n
<i>Carangoides orthogrammus</i>	curieux	n	n	n
<i>Caranx ignobilis</i>	curieux	n	n	n

Espèce	Comportement	Couleur	Dessin	Crypticité
Caranx melampygus	curieux	n	o	n
Caranx papuensis	curieux	n	o	n
Caranx sexfasciatus	curieux	n	o	n
Decapterus russelli	indiff.	n	n	n
Elagatis bipinnulata	curieux	n	o	n
Gnathanodon speciosus	curieux	n	o	n
Pseudocaranx dentex	curieux	n	n	n
Scomberoides lysan	indiff.	n	n	n
Scomberoides tol	indiff.	n	n	n
Scomberoides sp.	indiff.	n	n	n
Selar crumenophthalmus	indiff.	n	n	n
Trachinotus bailloni	curieux	n	n	n
Trachinotus blochii	curieux	n	n	n
Leiognathidae				
Gazza minuta	indiff.	n	n	n
Leiognathus rivulatus	indiff.	n	n	n
Lutjanidae				
Aphareus furca	curieux	n	n	n
Aprion virescens	curieux	n	n	n
Lutjanus adetii	indiff.	o	n	n
Lutjanus argentimaculatus	indiff.	o	n	n
Lutjanus bohar	curieux	o	n	n
Lutjanus fulviflammus	curieux	o	o	n
Lutjanus fulvus	indiff.	n	n	n
Lutjanus gibbus	crainitif	o	n	n
Lutjanus kasmira	indiff.	o	o	n
Lutjanus monostigma	crainitif	n	o	n
Lutjanus quinquelineatus	indiff.	o	o	n
Lutjanus rivulatus	crainitif	n	o	n
Lutjanus russellii	curieux	n	o	n
Lutjanus sebae	curieux	n	n	n
Lutjanus vitta	indiff.	n	o	n
Macolor niger	crainitif	n	n	n
Symphorus nematophorus	crainitif	n	o	n
Caesionidae				
Caesio caeruleaurea	indiff.	n	o	n
Caesio cuning	crainitif	o	n	n
Caesio lunaris	crainitif	o	n	n
Pterocaesio trilineata	indiff.	o	o	n
Caesio xanthonota	crainitif	n	n	n
Pterocaesio digramma	indiff.	o	o	n
Pterocaesio pisang	indiff.	o	o	n
Pterocaesio tile	indiff.	n	o	n
Gerreidae				
Gerres ovatus	indiff.	n	n	n
Gerres oyena	indiff.	n	n	n
Haemulidae				
Diagramma pictum	indiff.	n	o	n
Plectorhinchus chaetodonoides	indiff.	n	o	n
Plectorhinchus lessonii	indiff.	n	o	n
Plectorhinchus gibbosus	indiff.	n	n	n
Plectorhinchus goldmanni	indiff.	o	o	n
Plectorhinchus orientalis	indiff.	n	o	n
Plectorhinchus picus	indiff.	n	o	n
Sparidae				
Acanthopagrus berda	indiff.	n	n	n
Lethrinidae				
Gnathodentex aureolineatus	indiff.	n	o	n
Gymnocranius euanus	indiff.	n	n	n
Gymnocranius sp.	indiff.	n	n	n
Gymnocranius grandoculis	indiff.	n	n	n
Lethrinus olivaceus	crainitif	n	n	n
Lethrinus harak	curieux	n	o	n
Lethrinus lentjan	crainitif	n	n	o
Lethrinus atkinsoni	crainitif	n	n	n
Lethrinus miniatus	curieux	n	n	n
Lethrinus nebulosus	crainitif	n	n	n
Lethrinus genivittatus	curieux	n	n	n
Lethrinus obsoletus	indiff.	n	n	n
Lethrinus rubrioperculatus	crainitif	n	n	n
Lethrinus semicinctus	curieux	n	n	n
Lethrinus xanthochilus	crainitif	n	n	n
Monotaxis grandoculis	indiff.	n	o	n
Nemipteridae				
Nemipterus zysron	curieux	n	n	n
Pentapodus caninus	curieux	o	o	n
Pentapodus nagasakiensis	curieux	o	o	n
Scolopsis bilineata	indiff.	n	o	n
Scolopsis ciliatus	crainitif	n	n	n
Scolopsis trilineatus	indiff.	n	o	n
Mullidae				
Mulloidichthys flavolineatus	indiff.	n	o	n
Mulloidichthys vanicolensis	indiff.	n	o	n
Parupeneus barberinoides	indiff.	o	o	n
Parupeneus barberinus	crainitif	n	o	n
Parupeneus bifasciatus	indiff.	n	o	n
Parupeneus cyclostomus	indiff.	n	n	n
Parupeneus ciliatus	indiff.	n	o	n
Parupeneus indicus	crainitif	o	o	n
Parupeneus heptacanthus	indiff.	n	n	n
Parupeneus pleurostigma	indiff.	n	n	n
Parupeneus spilurus	indiff.	n	o	n
Parupeneus trifasciatus	indiff.	n	o	n
Upeneus tragula	indiff.	n	o	o
Upeneus sp. 2	indiff.	n	n	o
Upeneus sp. 3	indiff.	n	n	o
Monodactylus argenteus	curieux	n	n	n
Pempheridae				
Parapriacanthus ransonneti	indiff.	n	n	o
Pempheris oualensis	indiff.	n	n	n
Kyphosidae				
Kyphosus bigibbus	crainitif	n	n	n
Kyphosus vaigiensis	crainitif	n	n	n
Platacidae				
Platax orbicularis	indiff.	n	o	n
Chaetodontidae				
Chaetodon spp.	indiff.	n	n	n
Chaetodon auriga	indiff.	n	o	n
Chaetodon baronessa	indiff.	n	o	n
Chaetodon bennetti	indiff.	o	n	n

Espèce	Comportement	Couleur	Dessin	Crypticité
Chaetodon citrinellus	indiff.	o	n	n
Chaetodon ephippium	indiff.	o	o	n
Chaetodon flavirostris	indiff.	n	n	n
Chaetodon kleinii	indiff.	n	n	n
Chaetodon lineolatus	indiff.	n	o	n
Chaetodon lunula	indiff.	o	n	n
Chaetodon melannotus	indiff.	n	o	n
Chaetodon mertensii	indiff.	o	o	n
Chaetodon ornatissimus	indiff.	o	o	n
Chaetodon pelewensis	indiff.	o	o	n
Chaetodon plebeius	indiff.	o	o	n
Chaetodon quadrimaculatus	indiff.	o	n	n
Chaetodon rafflesii	indiff.	o	n	n
Chaetodon reticulatus	indiff.	o	o	n
Chaetodon speculum	indiff.	o	o	n
Chaetodon trifascialis	indiff.	o	o	n
Chaetodon lunulatus	indiff.	o	o	n
Chaetodon ulietensis	indiff.	n	o	n
Chaetodon unimaculatus	indiff.	o	o	n
Chaetodon vagabundus	indiff.	n	o	n
Coradion altivelis	craintif	n	o	n
Forcipiger flavissimus	indiff.	o	n	n
Forcipiger longirostris	indiff.	o	n	n
Heniochus acuminatus	indiff.	n	o	n
Heniochus chrysostomus	curieux	n	o	n
Heniochus monoceros	craintif	o	o	n
Heniochus singularius	indiff.	n	o	n
Heniochus varius	indiff.	n	o	n
Microcanthus strigatus	indiff.	o	o	n
Pomacanthidae				
Centropyge bicolor	indiff.	o	o	n
Centropyge bispinosus	craintif	o	n	o
Centropyge flavissimus	indiff.	o	n	n
Centropyge heraldi	indiff.	o	n	n
Centropyge tibicen	craintif	n	o	o
Centropyge vrolikii	craintif	n	n	o
Chaetodontoplus conspicillatus	indiff.	o	n	n
Pomacanthus imperator	craintif	o	o	n
Pomacanthus semicirculatus	craintif	o	o	n
Pomacanthus sexstriatus	craintif	n	o	n
Pygoplites diacanthus	indiff.	o	o	n
Pomacentridae				
Abudefduf saxatilis	curieux	n	o	n
Abudefduf septemfasciatus	craintif	n	o	n
Abudefduf sexfasciatus	curieux	n	o	n
Abudefduf sordidus	craintif	n	o	n
Abudefduf whitleyi	curieux	n	o	n
Amblyglyphidodon curacao	indiff.	n	o	n
Amblyglyphidodon leucogaster	indiff.	n	o	n
Amblyglyphidodon ternatensis	indiff.	n	n	n
Amphiprion spp.	indiff.	n	n	n
Amphiprion akindynos	indiff.	n	o	n
Amphiprion clarkii	indiff.	n	o	n
Amphiprion melanopus	indiff.	o	o	n
Amphiprion perideraion	indiff.	o	n	n

Espèce	Comportement	Couleur	Dessin	Crypticité
Amphiprion tricinctus	indiff.	o	o	n
Cheiloprion labiatus	indiff.	n	n	o
Chromis acares	indiff.	n	n	n
Chromis agilis	indiff.	n	n	n
Chromis atripectoralis	indiff.	n	n	n
Chromis atripes	indiff.	n	n	n
Chromis viridis	indiff.	n	n	n
Chromis chrysurus	craintif	o	n	n
Chromis fumea	indiff.	n	n	n
Chromis iomelas	indiff.	o	n	n
Chromis margaritifer	indiff.	o	n	n
Chromis retrofasciata	indiff.	o	n	n
Chromis ternatensis	indiff.	n	n	n
Chromis vanderbilti	indiff.	n	o	n
Chromis xanthura	craintif	o	n	n
Chromis weberi	indiff.	n	n	n
Chrysiptera biocellata	indiff.	n	o	n
Chrysiptera taupou	indiff.	o	n	n
Chrysiptera glauca	indiff.	n	n	n
Chrysiptera rex	indiff.	n	n	n
Chrysiptera rollandi	indiff.	n	n	n
Dascyllus aruanus	indiff.	n	o	n
Dascyllus melanurus	indiff.	n	o	n
Dascyllus reticulatus	indiff.	n	o	n
Dascyllus trimaculatus	indiff.	n	n	n
Neopomacentrus azyron	indiff.	n	n	n
Neopomacentrus nemurus	indiff.	n	n	n
Neopomacentrus sp.	indiff.	n	n	n
Neopomacentrus violascens	indiff.	n	n	n
Neoglyphidodon melas	indiff.	o	n	n
Neoglyphidodon nigroris	indiff.	n	n	n
Neoglyphidodon polyacanthus	indiff.	o	n	n
Parma polylepis	craintif	n	o	n
Plectroglyphidodon dickii	indiff.	n	o	n
Plectroglyphidodon johnstonianus	indiff.	n	o	n
Plectroglyphidodon lacrymatus	indiff.	n	o	n
Plectroglyphidodon leucozonus	indiff.	n	n	n
Pomacentrus adelus	indiff.	n	n	o
Pomacentrus amboinensis	indiff.	n	n	n
Pomacentrus bankanensis	indiff.	n	n	n
Pomacentrus chrysurus	indiff.	o	n	n
Pomacentrus coelestis	indiff.	o	n	n
Pomacentrus lepidogenys	indiff.	n	n	n
Pomacentrus pavo	indiff.	o	n	n
Pomacentrus imitator	indiff.	n	n	n
Pomacentrus philippinus	indiff.	n	n	n
Pomacentrus moluccensis	indiff.	o	n	n
Pomacentrus smithi	indiff.	n	n	n
Pomacentrus taeniotetodon	indiff.	n	n	o
Pomacentrus vaiuli	indiff.	n	n	n
Pomacentrus nagasakiensis	indiff.	n	n	n
Pomacentrus wardi	indiff.	n	n	o
Pristotis obtusirostris	indiff.	n	n	n
Stegastes albifasciatus	indiff.	n	n	n
Stegastes apicalis	indiff.	n	n	n

Espèce	Comportement	Couleur	Dessin	Crypticité
<i>Stegastes fasciolatus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Stegastes gascoynei</i>	indiff.	n	n	n
<i>Stegastes nigricans</i>	indiff.	n	n	n
<i>Stegastes lividus</i>	curieux	n	n	n
Cirrhitidae				
<i>Cirrhitichthys falco</i>	indiff.	o	n	n
<i>Cyprinocirrhites polyactis</i>	indiff.	n	n	n
<i>Paracirrhites arcatus</i>	indiff.	o	n	o
<i>Paracirrhites forsteri</i>	indiff.	n	o	o
<i>Paracirrhites hemistictus</i>	indiff.	n	o	o
Cheilodactylidae				
<i>Goniistius vestitus</i>	indiff.	n	o	n
Mugilidae				
<i>Liza melinoptera</i>	indiff.	n	n	n
<i>Liza vaigiensis</i>	indiff.	n	n	n
<i>Mugil cephalus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Valamugil buehneri</i>	crainitif	n	n	n
<i>Valamugil seheli</i>	crainitif	n	n	n
Sphyraenidae				
<i>Sphyraena barracuda</i>	curieux	n	o	n
<i>Sphyraena flavicauda</i>	curieux	n	n	n
<i>Sphyraena forsteri</i>	curieux	n	n	n
<i>Sphyraena novaehollandiae</i>	curieux	n	n	n
<i>Sphyraena obtusata</i>	curieux	n	o	n
<i>Sphyraena putnamae</i>	curieux	n	o	n
<i>Sphyraena waitii</i>	curieux	n	o	n
<i>Sphyraena spp.</i>	curieux	n	n	n
Labridae				
<i>Anampses caeruleopunctatus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Anampses femininus</i>	indiff.	o	n	n
<i>Anampses geographicus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Anampses neoguinaicus</i>	indiff.	o	n	n
<i>Anampses twistii</i>	indiff.	n	o	o
<i>Bodianus axillaris</i>	indiff.	n	n	n
<i>Bodianus loxozonus</i>	indiff.	o	o	n
<i>Bodianus perditio</i>	indiff.	n	n	n
<i>Oxycheilinus bimaculatus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Cheilinus chlorourus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Oxycheilinus digrammus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Cheilinus fasciatus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Oxycheilinus orientalis</i>	indiff.	n	n	o
<i>Cheilinus trilobatus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Cheilinus undulatus</i>	crainitif	n	n	n
<i>Cheilinus oxycephalus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Cheilio inermis</i>	crainitif	n	n	o
<i>Choerodon fasciatus</i>	crainitif	o	o	n
<i>Choerodon graphicus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Cirrhilabrus laboutei</i>	indiff.	o	n	n
<i>Cirrhilabrus sp.</i>	indiff.	n	n	n
<i>Cirrhilabrus temminckii</i>	indiff.	n	n	n
<i>Coris aygula</i>	crainitif	o	n	n
<i>Coris dorsomaculata</i>	indiff.	o	n	n
<i>Coris gaimard</i>	crainitif	o	n	n
<i>Coris variegata</i>	indiff.	n	o	n
<i>Epibulus insidiator</i>	indiff.	o	n	n
Espèce	Comportement	Couleur	Dessin	Crypticité
<i>Gomphosus varius</i>	indiff.	o	n	n
<i>Halichoeres argus</i>	curieux	n	n	o
<i>Halichoeres chrysus</i>	indiff.	o	n	n
<i>Halichoeres hortulanus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Halichoeres margaritaceus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Halichoeres marginatus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Halichoeres melanurus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Halichoeres prosopion</i>	indiff.	n	n	n
<i>Halichoeres nebulosus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Halichoeres trimaculatus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Hemigymnus fasciatus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Hemigymnus melapterus</i>	indiff.	o	n	n
<i>Hologymnosus annulatus</i>	crainitif	n	o	o
<i>Hologymnosus doliatus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Labrichthys unilineatus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Labroides bicolor</i>	indiff.	o	n	n
<i>Labroides dimidiatus</i>	curieux	o	o	n
<i>Labroides pectoralis</i>	indiff.	o	o	n
<i>Labropsis xanthonota</i>	indiff.	n	n	o
<i>Macropharyngodon meleagris</i>	indiff.	n	o	o
<i>Macropharyngodon negrosensis</i>	indiff.	n	o	o
<i>Novaculichthys macrolepidotus</i>	crainitif	n	n	o
<i>Novaculichthys taeniourus</i>	crainitif	n	o	n
<i>Pseudocheilinus evanidus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Pseudocheilinus hexataenia</i>	indiff.	o	o	n
<i>Pseudocheilinus octotaenia</i>	indiff.	o	o	n
<i>Pteragogus cryptus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Stethojulis bandanensis</i>	curieux	n	o	n
<i>Stethojulis interrupta</i>	curieux	n	o	n
<i>Stethojulis strigiventer</i>	curieux	n	o	n
<i>Suezichthys gracilis</i>	indiff.	n	n	o
<i>Thalassoma amblycephalum</i>	indiff.	n	o	n
<i>Thalassoma hardwicke</i>	curieux	o	o	n
<i>Thalassoma janseni</i>	curieux	o	o	n
<i>Thalassoma lunare</i>	curieux	o	n	n
<i>Thalassoma lutescens</i>	curieux	o	n	n
<i>Thalassoma purpureum</i>	indiff.	o	o	n
<i>Thalassoma quinquevittatum</i>	indiff.	o	o	n
<i>Thalassoma trilobatum</i>	indiff.	o	o	n
<i>Xiphocheilus typus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Xyrichtys pavo</i>	crainitif	n	n	o
Scaridae				
<i>Bolbometopon muricatum</i>	crainitif	n	n	n
<i>Calotomus carolinus</i>	crainitif	n	n	o
<i>Calotomus spinidens</i>	crainitif	n	n	o
<i>Cetoscarus bicolor</i>	indiff.	o	n	n
<i>Hipposcarus longiceps</i>	crainitif	n	n	n
<i>Leptoscarus vaigiensis</i>	crainitif	n	n	o
<i>Scarus chameleon</i>	indiff.	n	n	n
<i>Scarus frenatus</i>	indiff.	o	o	n
<i>Scarus globiceps</i>	indiff.	n	n	n
<i>Scarus microrhinos</i>	crainitif	o	n	n
<i>Scarus longipinnis</i>	indiff.	o	n	n
<i>Scarus niger</i>	indiff.	o	n	n
<i>Scarus oviceps</i>	indiff.	o	n	n

Espèce	Comportement	Couleur	Dessin	Crypticité
<i>Scarus rubroviolaceus</i>	craintif	o	n	n
<i>Scarus spinus</i>	indiff.	o	n	n
Mugiloididae				
<i>Parapercis clathrata</i>	indiff.	n	o	n
<i>Parapercis cylindrica</i>	indiff.	n	o	n
<i>Parapercis millepunctata</i>	indiff.	n	o	n
<i>Parapercis hexophthalma</i>	indiff.	n	o	n
<i>Parapercis xanthozona</i>	indiff.	n	o	n
Clinidae				
<i>Heteroclinus roseus</i>	indiff.	n	n	o
Blenniidae				
<i>Aspidontus taeniatus taeniatus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Atrosalarias fuscus fuscus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Cirripectes</i> sp.	indiff.	n	n	o
<i>Ecsenius bicolor</i>	indiff.	o	n	o
<i>Exallias brevis</i>	indiff.	o	n	o
<i>Istiblennius edentulus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Meiacanthus atrodorsalis</i>	indiff.	n	n	n
<i>Petroscirtes breviceps</i>	indiff.	n	n	o
<i>Petroscirtes lupus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Petroscirtes mitratus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Petroscirtes</i> spp.	indiff.	n	n	o
<i>Plagiotremus laudandus</i>	indiff.	o	n	n
<i>Plagiotremus rhinorhynchus</i>	indiff.	o	o	n
<i>Plagiotremus tapeinosoma</i>	indiff.	o	o	n
<i>Plagiotremus</i> spp.	indiff.	n	n	n
<i>Salarias fasciatus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Salarias</i> sp.	indiff.	n	n	o
Callionymidae				
<i>Repomucenus</i> sp.	indiff.	n	n	o
<i>Synchiropus splendidus</i>	indiff.	o	o	o
<i>Synchiropus</i> sp.	indiff.	n	n	o
Gobiidae				
<i>Amblyeleotris fontanesii</i>	craintif	n	o	o
<i>Amblyeleotris japonica</i>	craintif	n	o	o
<i>Amblyeleotris periophthalma</i>	craintif	n	o	o
<i>Amblyeleotris steinitzi</i>	craintif	n	o	o
<i>Amblyeleotris</i> sp. 1	craintif	n	o	o
<i>Amblyeleotris</i> sp. 4	craintif	n	o	o
<i>Amblygobius</i> spp.	indiff.	n	n	o
<i>Amblygobius phalaena</i>	indiff.	n	o	o
<i>Amblygobius bynoensis</i>	indiff.	n	n	o
<i>Amblygobius decussatus</i>	indiff.	o	o	o
<i>Amblygobius nocturnus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Amblygobius rainfordi</i>	indiff.	n	o	o
<i>Amblygobius sphynx</i>	indiff.	n	o	o
<i>Asterropteryx ensiferus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Asterropteryx semipunctatus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Bathygobius</i> sp.	indiff.	n	n	o
<i>Cryptocentrus fasciatus</i>	craintif	n	o	o
<i>Cryptocentrus leucostictus</i>	craintif	n	o	o
<i>Cryptocentrus cinctus</i>	craintif	n	o	o
<i>Cryptocentrus strigiliceps</i>	craintif	n	o	o
<i>Cryptocentrus singapurensis</i>	craintif	n	o	o
<i>Cryptocentrus</i> sp.	craintif	n	n	o
Espèce	Comportement	Couleur	Dessin	Crypticité
<i>Ctenogobiops</i> sp.	indiff.	n	n	o
<i>Exyrias belissimus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Eviota nigriventris</i>	indiff.	n	o	o
<i>Eviota</i> sp. 1	indiff.	n	n	o
<i>Eviota</i> sp. 5	indiff.	n	n	o
<i>Eviota</i> sp. 7	indiff.	n	n	o
<i>Coryphopterus neophytus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Fusigobius</i> sp. 3	indiff.	n	n	o
<i>Fusigobius</i> spp.	indiff.	n	n	o
<i>Gobiodon citrinus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Gobiodon okinawae</i>	indiff.	n	n	n
<i>Gobiodon rivulatus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Istigobius decoratus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Istigobius ornatus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Mahidolia mystacina</i>	indiff.	n	n	o
<i>Nemateleotris magnifica</i>	indiff.	o	n	n
<i>Oplopomus oplopomus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Paragobiodon</i> sp.	indiff.	n	n	o
<i>Ptereleotris evides</i>	indiff.	n	n	n
<i>Ptereleotris hanae</i>	indiff.	n	n	n
<i>Ptereleotris microlepis</i>	indiff.	n	n	n
<i>Ptereleotris</i> spp.	indiff.	n	n	n
<i>Valenciennea</i> spp.	indiff.	n	n	n
<i>Valenciennea longipinnis</i>	indiff.	n	o	n
<i>Valenciennea muralis</i>	indiff.	n	o	n
<i>Valenciennea puellaris</i>	indiff.	o	o	n
<i>Valenciennea strigata</i>	indiff.	o	n	n
<i>Vanderhorstia</i> sp.	craintif	n	n	o
<i>Yongeichthys nebulosus</i>	indiff.	n	n	o
Microdesmidae				
<i>Gunnellichthys curiosus</i>	craintif	o	o	o
<i>Gunnellichthys monostigma</i>	craintif	n	n	o
Acanthuridae				
<i>Acanthurus achilles</i>	indiff.	o	n	n
<i>Acanthurus mata</i>	indiff.	n	n	n
<i>Acanthurus albipectoralis</i>	indiff.	n	n	n
<i>Acanthurus dussumieri</i>	craintif	n	n	n
<i>Acanthurus nigricauda</i>	craintif	n	n	n
<i>Acanthurus nigricans</i>	indiff.	o	n	n
<i>Acanthurus guttatus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Acanthurus blochii</i>	indiff.	n	n	n
<i>Acanthurus lineatus</i>	indiff.	o	o	n
<i>Acanthurus nigrofuscus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Acanthurus nigroris</i>	indiff.	n	n	n
<i>Acanthurus olivaceus</i>	craintif	o	o	n
<i>Acanthurus pyroferus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Acanthurus triostegus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	craintif	n	n	n
<i>Ctenochaetus binotatus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Ctenochaetus striatus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Ctenochaetus strigosus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Naso annulatus</i>	craintif	n	n	n
<i>Naso brachycentron</i>	craintif	n	n	n
<i>Naso brevirostris</i>	indiff.	n	n	n
<i>Naso hexacanthus</i>	craintif	n	n	n

Espèce	Comportement	Couleur	Dessin	Crypticité
<i>Naso lituratus</i>	indiff.	o	n	n
<i>Naso tuberosus</i>	craintif	n	n	n
<i>Naso unicornis</i>	craintif	n	n	n
<i>Naso vlamingii</i>	craintif	o	n	n
<i>Paracanthurus hepatus</i>	indiff.	o	n	n
<i>Zebrasoma flavescens</i>	indiff.	o	n	n
<i>Zebrasoma scopas</i>	indiff.	n	n	n
<i>Zebrasoma veliferum</i>	indiff.	n	o	n
Siganidae				
<i>Siganus argenteus</i>	craintif	n	o	n
<i>Siganus fuscescens</i>	indiff.	n	n	o
<i>Siganus corallinus</i>	indiff.	o	o	n
<i>Siganus doliatus</i>	indiff.	o	o	n
<i>Siganus lineatus</i>	craintif	o	o	n
<i>Siganus puellus</i>	indiff.	o	o	n
<i>Siganus punctatus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Siganus spinus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Siganus vulpinus</i>	indiff.	o	o	n
Zanclidae				
<i>Zanclus cornutus</i>	indiff.	o	o	n
Scombridae				
<i>Rastrelliger kanagurta</i>	indiff.	n	n	n
<i>Scomberomorus commerson</i>	curieux	n	o	n
Bothidae				
<i>Bothus mancus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Bothus pantherinus</i>	indiff.	n	o	o
<i>Engyproson grandisquama</i>	indiff.	n	n	o
<i>Grammatobothus polyophthalmus</i>	indiff.	n	o	o
Monacanthidae				
<i>Acreichthys radiatus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Aluterus scriptus</i>	craintif	n	o	n
<i>Amanses scopas</i>	indiff.	n	n	n
<i>Cantherhines dumerili</i>	craintif	n	n	n
<i>Cantherhines pardalis</i>	craintif	n	o	n
<i>Oxymonacanthus longirostris</i>	indiff.	o	o	n
<i>Paramonacanthus japonicus</i>	indiff.	n	n	o
<i>Pervagor aspricaudus</i>	indiff.	o	n	n
<i>Pervagor melanocephalus</i>	indiff.	n	n	n
<i>Pseudalutarius nasicornis</i>	indiff.	n	n	o

Espèce	Comportement	Couleur	Dessin	Crypticité
Balistidae				
<i>Abalistes stellaris</i>	craintif	n	o	n
<i>Balistapus undulatus</i>	craintif	o	o	n
<i>Balistoides conspicillum</i>	craintif	o	o	n
<i>Balistoides viridescens</i>	craintif	n	n	n
<i>Melichthys vidua</i>	craintif	n	n	n
<i>Pseudobalistes flavimarginatus</i>	craintif	n	n	n
<i>Pseudobalistes fuscus</i>	craintif	n	n	n
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	craintif	o	o	n
<i>Rhinecanthus rectangulus</i>	craintif	o	o	n
<i>Sufflamen bursa</i>	craintif	n	n	n
<i>Sufflamen chrysopterus</i>	craintif	n	o	n
<i>Sufflamen fraenatus</i>	craintif	n	n	n
Ostraciidae				
<i>Ostracion cubicus</i>	indiff.	o	o	n
<i>Ostracion meleagris</i>	indiff.	n	o	n
<i>Tetrosomus gibbosus</i>	indiff.	n	o	n
Tetraodontidae				
<i>Arothron</i> spp.	indiff.	n	n	n
<i>Arothron stellatus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Arothron hispidus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Arothron immaculatus</i>	indiff.	n	o	n
<i>Arothron manilensis</i>	indiff.	n	o	n
<i>Arothron mappa</i>	indiff.	n	o	n
<i>Arothron meleagris</i>	indiff.	n	o	n
<i>Arothron nigropunctatus</i>	indiff.	o	o	n
<i>Canthigaster bennetti</i>	indiff.	o	o	n
<i>Canthigaster compressa</i>	indiff.	n	o	n
<i>Canthigaster coronata</i>	indiff.	o	o	n
<i>Canthigaster rivulata</i>	indiff.	o	o	n
<i>Canthigaster solandri</i>	indiff.	o	o	n
<i>Canthigaster valentini</i>	indiff.	o	o	n
<i>Canthigaster</i> spp.	indiff.	n	n	n
<i>Lagocephalus sceleratus</i>	indiff.	n	o	n
Diodontidae				
<i>Diodon hystrix</i>	indiff.	n	o	n
<i>Diodon liturosus</i>	indiff.	n	o	n

Annexe II.3

Liste des estimations de la largeur effective μ pour les 185 profils de détection.

Le libellé des colonnes est le suivant : Classe : indicatrice des classes issues de la CAH ; key : fonction clé ; serie : fonction d'ajustement ; μ : largeur effective ; %CV : coefficient de variation ; 95%CI : intervalle de confiance autour de l'estimation de μ ; N : nombre d'observations par profil ; Pobs : probabilité d'observer un individu dans l'aire échantillonnée.

Classe	key	serie	μ	%CV	95 % CI	N	Pobs
1	H-N	cos	3,39	9,68	2,8 - 4,12	57	0,31
	H-N	cos	3,42	9,95	2,8 - 4,17	54	0,31
	H-N	cos	3,56	8,44	3,02 - 4,22	75	0,32
	H-N	cos	3,64	7,84	3,12 - 4,25	87	0,33
	H-N	cos	3,66	7,94	3,13 - 4,29	85	0,33
	H-N	cos	3,67	10,25	2,99 - 4,51	51	0,33
	H-N	cos	3,68	7,63	3,17 - 4,29	92	0,33
	H-N	cos	3,69	7,18	3,21 - 4,26	104	0,34
	H-N	cos	3,70	7,99	3,16 - 4,34	84	0,34
	H-N	cos	3,75	9,23	3,12 - 4,51	63	0,34
	H-N	cos	3,75	8,52	3,17 - 4,45	74	0,34
	H-N	cos	3,79	5,61	3,39 - 4,23	171	0,34
	H-N	cos	3,84	5,94	3,42 - 4,32	153	0,35
	H-N	cos	3,84	6,00	3,42 - 4,33	150	0,35
	H-N	cos	3,90	11,93	3,07 - 4,97	38	0,35
	H-N	cos	3,90	10,10	3,19 - 4,78	53	0,35
	H-N	cos	3,96	4,85	3,61 - 4,37	231	0,36
	H-N	cos	3,99	7,23	3,47 - 4,61	104	0,36
	H-N	cos	4,08	4,33	3,75 - 4,44	292	0,37
	H-N	cos	4,09	6,08	3,64 - 4,62	148	0,37
	H-N	cos	4,10	9,64	3,39 - 4,97	59	0,37
	H-N	cos	4,10	7,19	3,56 - 4,73	106	0,37
	H-N	her	4,34	15,07	3,23 - 5,84	118	0,39
	H-R	cos	4,52	6,84	3,96 - 5,18	183	0,41
	Uni	pol	4,34	4,53	3,97 - 4,75	77	0,39
	Uni	pol	4,39	5,18	3,96 - 4,87	59	0,40
	Uni	pol	4,59	5,53	4,12 - 5,13	62	0,42
	Uni	pol	4,61	5,80	4,11 - 5,19	60	0,42
	Uni	pol	4,62	6,01	4,1 - 5,22	57	0,42
	Uni	pol	4,65	4,93	4,22 - 5,13	80	0,42
	Uni	pol	4,70	6,62	4,12 - 5,37	50	0,43
2	H-N	cos	3,85	11,47	3,06 - 4,86	41	0,35
	H-N	cos	4,13	7,03	3,6 - 4,75	111	0,38
	H-N	cos	4,15	8,74	3,49 - 4,94	72	0,38
	H-N	cos	4,19	6,54	3,69 - 4,78	129	0,38
	H-N	cos	4,22	10,12	3,45 - 5,18	54	0,38
	H-N	cos	4,28	7,24	3,72 - 4,95	106	0,39
	H-N	cos	4,30	4,87	3,91 - 4,74	235	0,39
	H-N	cos	4,40	6,96	3,84 - 5,05	116	0,40
	H-N	cos	4,41	9,69	3,64 - 5,36	60	0,40
	H-N	cos	4,42	9,46	3,67 - 5,35	63	0,40
	H-N	cos	4,43	8,15	3,77 - 5,21	85	0,40
	H-N	cos	4,44	6,33	3,92 - 5,03	141	0,40
	H-N	cos	4,45	8,93	3,73 - 5,32	71	0,40
	H-N	cos	4,47	7,11	3,89 - 5,15	112	0,41
	H-N	cos	4,50	5,04	4,08 - 4,97	224	0,41
	H-N	cos	4,50	8,23	3,83 - 5,31	84	0,41
	H-N	cos	4,50	6,42	3,97 - 5,12	138	0,41
	H-N	cos	4,61	8,09	3,93 - 5,41	88	0,42

	H-N	cos	4,75	9,02	3,97 - 5,69	72	0,43
	H-N	cos	4,83	4,07	4,46 - 5,23	357	0,44
	H-N	cos	4,85	6,92	4,24 - 5,57	124	0,44
	H-N	her	4,96	13,24	3,83 - 6,44	154	0,45
	H-N	her	5,02	14,15	3,8 - 6,64	135	0,46
	H-R	pol	4,91	4,34	4,51 - 5,35	589	0,45
3	H-R	cos	5,07	4,09	4,68 - 5,5	537	0,46
	H-R	pol	5,36	6,71	4,7 - 6,13	157	0,49
	Uni	pol	4,69	4,61	4,29 - 5,15	102	0,43
	Uni	pol	4,72	4,70	4,31 - 5,19	94	0,43
	Uni	pol	4,78	6,88	4,16 - 5,49	45	0,43
	Uni	pol	4,80	5,96	4,27 - 5,41	63	0,44
	Uni	pol	4,85	6,32	4,28 - 5,51	56	0,44
	Uni	pol	4,89	8,36	4,13 - 5,8	35	0,44
	Uni	pol	4,93	6,96	4,3 - 5,68	50	0,45
	Uni	pol	5,18	7,44	4,47 - 6,02	49	0,47
	H-N	cos	4,74	6,89	4,14 - 5,43	123	0,43
	H-N	her	5,33	12,04	4,21 - 6,75	233	0,48
	H-R	pol	5,93	6,55	5,22 - 6,76	127	0,54
	H-R	pol	6,01	4,97	5,45 - 6,63	224	0,55
	H-R	pol	6,02	4,99	5,46 - 6,64	209	0,55
	H-R	pol	6,14	7,85	5,26 - 7,18	73	0,56
	H-R	pol	6,16	7,26	5,33 - 7,11	91	0,56
	H-R	pol	6,33	3,62	5,9 - 6,8	391	0,58
	Uni	cos	4,71	8,37	3,99 - 5,56	113	0,43
	Uni	pol	4,78	6,79	4,18 - 5,49	47	0,43
	Uni	pol	4,80	5,77	4,28 - 5,39	67	0,44
	Uni	pol	4,84	5,25	4,37 - 5,38	81	0,44
	Uni	pol	4,93	7,99	4,2 - 5,8	38	0,45
	Uni	pol	5,04	7,41	4,35 - 5,86	46	0,46
	Uni	pol	5,06	6,57	4,44 - 5,77	60	0,46
	Uni	pol	5,11	6,76	4,47 - 5,85	57	0,46
	Uni	pol	5,18	6,38	4,57 - 5,89	67	0,47
	Uni	pol	5,26	6,76	4,6 - 6,03	63	0,48
	Uni	pol	5,29	7,78	4,53 - 6,18	49	0,48
	Uni	pol	5,29	7,78	4,53 - 6,18	49	0,48
	Uni	pol	5,42	4,87	4,92 - 5,99	41	0,49
	Uni	pol	5,45	5,27	4,9 - 6,07	36	0,50
	Uni	cos	5,50	2,19	5,27 - 5,75	152	0,50
	Uni	cos	5,51	2,11	5,29 - 5,75	171	0,50
	Uni	cos	5,64	2,59	5,36 - 5,94	197	0,51
	Uni	pol	5,67	3,78	5,27 - 6,12	105	0,52
	Uni	pol	5,93	5,40	5,33 - 6,61	60	0,54
	Uni	pol	6,00	6,03	5,33 - 6,78	51	0,55
	Uni	pol	6,02	6,24	5,32 - 6,83	50	0,55
	Uni	pol	6,10	6,02	5,4 - 6,89	39	0,55
4	Uni	cos	5,55	3,64	5,17 - 5,97	71	0,50
	Uni	cos	5,60	4,41	5,13 - 6,12	60	0,51
	Uni	cos	5,72	3,52	5,34 - 6,14	134	0,52
	Uni	pol	6,65	3,81	6,17 - 7,17	112	0,60
	Uni	pol	6,66	2,59	6,34 - 7,02	252	0,61
	Uni	pol	6,77	3,98	6,26 - 7,33	108	0,62
	Uni	pol	6,86	6,96	5,97 - 7,9	39	0,62
	Uni	pol	7,04	5,37	6,33 - 7,84	70	0,64
	Uni	pol	7,08	3,75	6,58 - 7,63	153	0,64
	Uni	pol	7,11	4,18	6,55 - 7,72	119	0,65
5	H-N	cos	4,72	10,94	3,81 - 5,86	136	0,43
	H-N	cos	4,93	8,70	4,15 - 5,87	79	0,45
	H-N	cos	4,95	12,73	3,83 - 6,41	37	0,45
	H-N	cos	4,98	10,02	4,08 - 6,09	60	0,45
	H-N	cos	5,05	7,43	4,37 - 5,86	110	0,46

	H-N	cos	5,13	8,35	4,35 - 6,06	88	0,47
	H-N	cos	5,24	6,20	4,64 - 5,92	162	0,48
	H-N	cos	5,26	9,07	4,4 - 6,3	76	0,48
	H-N	cos	5,33	9,23	4,44 - 6,41	74	0,48
	H-N	cos	5,42	13,32	4,14 - 7,09	36	0,49
	H-N	cos	5,52	11,27	4,41 - 6,92	51	0,50
	H-N	cos	5,57	6,64	4,89 - 6,36	148	0,51
	H-N	cos	5,59	4,67	5,11 - 6,14	301	0,51
	H-N	cos	5,63	6,02	5,01 - 6,35	182	0,51
	H-N	cos	5,76	6,21	5,1 - 6,52	174	0,52
	H-N	cos	5,78	7,65	4,97 - 6,73	115	0,53
	H-N	cos	5,85	6,56	5,15 - 6,67	158	0,53
	Uni	cos	5,73	5,77	5,11 - 6,44	51	0,52
	Uni	cos	5,74	3,81	5,33 - 6,19	118	0,52
	Uni	cos	5,76	4,46	5,28 - 6,3	91	0,52
	Uni	cos	5,80	7,15	5,02 - 6,7	38	0,53
	Uni	pol	5,83	5,34	5,24 - 6,49	57	0,53
	Uni	cos	5,88	8,06	5 - 6,93	35	0,53
	Uni	pol	6,01	6,83	5,24 - 6,9	40	0,55
	Uni	cos	6,04	3,00	5,69 - 6,41	315	0,55
	Uni	cos	6,07	4,87	5,51 - 6,68	124	0,55
	Uni	pol	6,10	6,46	5,35 - 6,96	34	0,55
6	H-N	cos	6,05	8,93	5,08 - 7,23	88	0,55
	H-N	cos	6,30	11,94	4,96 - 8	51	0,57
	H-N	cos	6,43	12,06	5,05 - 8,19	51	0,58
	H-N	cos	6,44	7,62	5,54 - 7,49	128	0,59
	H-N	cos	6,53	4,34	6 - 7,12	400	0,59
	H-N	cos	6,55	7,56	5,65 - 7,61	132	0,60
	H-N	cos	6,62	6,30	5,85 - 7,49	192	0,60
	H-N	cos	6,65	13,50	5,08 - 8,73	42	0,60
	H-N	cos	6,68	12,79	5,17 - 8,64	47	0,61
	H-N	cos	6,85	9,74	5,65 - 8,31	83	0,62
	Uni	pol	6,05	5,13	5,46 - 6,71	49	0,55
	Uni	pol	6,70	3,93	6,19 - 7,25	48	0,61
	Uni	pol	7,43	3,29	6,97 - 7,93	182	0,68
	Uni	pol	7,48	5,61	6,7 - 8,37	69	0,68
	Uni	pol	7,51	6,58	6,59 - 8,57	52	0,68
	Uni	pol	7,51	4,05	6,94 - 8,14	138	0,68
	Uni	pol	7,57	2,36	7,23 - 7,93	443	0,69
	Uni	pol	7,60	2,40	7,25 - 7,97	445	0,69
7	H-N	cos	6,70	16,29	4,83 - 9,31	35	0,61
	H-N	cos	7,33	12,53	5,72 - 9,42	63	0,67
	H-R	cos	9,74	3,59	9,08 - 10,46	195	0,89
	H-R	cos	9,94	4,02	9,18 - 10,76	144	0,90
	H-R	cos	10,13	3,27	9,5 - 10,81	160	0,92
	Uni	pol	7,70	7,96	6,57 - 9,04	47	0,70
	Uni	pol	7,75	6,11	6,87 - 8,76	84	0,70
	Uni	pol	7,81	6,76	6,83 - 8,94	73	0,71
	Uni	pol	7,96	5,65	7,12 - 8,9	120	0,72
	Uni	pol	8,03	8,95	6,72 - 9,61	51	0,73
	Uni	pol	8,07	3,54	7,53 - 8,66	336	0,73
	Uni	pol	8,07	5,87	7,19 - 9,07	122	0,73
	Uni	pol	8,08	3,40	7,56 - 8,64	366	0,73
	Uni	pol	8,19	4,36	7,52 - 8,93	243	0,74
	Uni	pol	8,25	11,40	6,56 - 10,39	37	0,75
	Uni	pol	8,44	9,29	7,02 - 10,17	63	0,77
	Uni	pol	8,45	10,14	6,9 - 10,35	53	0,77
	Uni	cos	11,00	0,00	11 - 11	76	1,00
8	H-N	cos	7,92	9,71	6,54 - 9,6	114	0,72
	H-N	cos	8,92	8,65	7,52 - 10,58	159	0,81
	Uni	cos	6,49	9,16	5,41 - 7,8	58	0,59
	Uni	cos	6,97	10,03	5,71 - 8,51	68	0,63

	Uni	cos	7,60	11,87	6,01 - 9,63	68	0,69
	Uni	cos	7,61	5,15	6,88 - 8,43	362	0,69
	Uni	pol	9,73	6,64	8,54 - 11,09	228	0,88
9	Uni	pol	7,99	11,34	6,35 - 10,05	36	0,73
	Uni	pol	8,03	11,75	6,34 - 10,19	35	0,73
	Uni	pol	8,29	10,60	6,71 - 10,25	53	0,75
	Uni	pol	8,45	11,70	6,69 - 10,69	49	0,77
	Uni	pol	9,16	9,77	7,55 - 11,11	105	0,83
	Uni	cos	11,00	0,00	11 - 11	88	1,00
	Uni	cos	11,00	0,00	11 - 11	37	1,00
	Uni	cos	11,00	0,00	11 - 11	40	1,00
	Uni	cos	11,00	0,00	11 - 11	40	1,00
	Uni	cos	11,00	0,00	11 - 11	45	1,00

Annexe IV.1

Niveau trophique moyen (s.e.) des 115 espèces carnivores échantillonnées en Nouvelle-Calédonie (nombre d'estomacs $n \geq 5$).

Le contenu stomacal moyen de chaque espèce est indiqué (% volumétrique), ainsi que la taille moyenne (min.-max.) des individus disséqués. (1) algues, (2) crustacés planctoniques, (3) coraux, (4) éponges, (5) poulpes.

Espèce	n	Poissons	Crabes	Crevettes	Autres crustacés	Bivalves	Gastéropodes	Autres mollusques	Echinodermes	Vers	Autres	Taille	Niveau trophique
Dasyatidae													
Dasyatis kuhlii	6			21	4	8				63	4	34,0 (21 - 42)	3,23 (0,10)
Elopidae													
Elops machnata	11	80	9	2				9				33,9 (20 - 83)	4,31 (0,12)
Megalopidae													
Megalops cyprinoides	10	60	10	10	20							26,1 (19 - 47)	4,11 (0,17)
Albulidae													
Albula sp.	8	13	40		12	21				14		58,4 (52 - 66)	3,49 (0,17)
Synodontidae													
Saurida gracilis	9	100										15,7 (14 - 18)	4,50 (0,00)
Saurida undosquamis	236	92		8								20,9 (13 - 32)	4,43 (0,02)
Synodus dermatogenys	9	100										13,7 (11 - 17)	4,50 (0,00)
Belonidae													
Tylosurus crocodilus crocodilus	13	90	8			2						53,4 (43 - 88)	4,40 (0,08)
Holocentridae													
Neoniphon sammara	6	17	32	51								15,6 (11 - 19)	3,72 (0,18)
Sargocentron rubrum	85	13	74	5	7			1				14,6 (08 - 23)	3,64 (0,03)
Sargocentron spiniferum	35	7	60	11	9	3		6		3	1	24,9 (20 - 30)	3,57 (0,05)
Scorpaenidae													
Dendrochirus brachypterus	14		14	64	22							9,3 (07 - 11)	3,56 (0,01)
Platycephalidae													
Onigocia macrolepis	11		18	55	18		9					14,2 (11 - 16)	3,55 (0,02)
Cymbacephalus staigeri	5	100										41,3 (30 - 52)	4,50 (0,00)
Serranidae													
Cephalopholis boenak	5	78		20	2							16,2 (11 - 21)	4,30 (0,11)
Cephalopholis miniata	12	92		8								33,8 (27 - 42)	4,43 (0,05)
Epinephelus areolatus	13	38	46	12		4						29,0 (21 - 33)	3,88 (0,15)
Epinephelus coeruleopunctatus	8	20	60	20								32,4 (22 - 69)	3,72 (0,12)
Epinephelus coioides	8	37	37	13				13				56,0 (29 - 96)	4,01 (0,19)
Epinephelus cyanopodus	52	56	24	5	8	3	1	3				51,6 (24 - 67)	4,10 (0,07)
Epinephelus fasciatus	27	18	63	4	7				8			20,5 (12 - 33)	3,71 (0,08)
Epinephelus macrospilos	14	28	56	7	7			1		1		26,9 (20 - 37)	3,79 (0,12)
Epinephelus maculatus	121	36	29	3	13	5		11		3		36,4 (19 - 52)	3,89 (0,05)
Epinephelus malabaricus	40	24	62	8				6				40,8 (16 - 100)	3,80 (0,07)
Epinephelus merra	42	30	38	18	8	2		2		2		18,1 (11 - 24)	3,80 (0,07)
Epinephelus polyphekadion	60	43	47	2	1			5	2			42,9 (22 - 59)	3,98 (0,06)
Plectropomus leopardus	24	88	4		4			4				45,1 (24 - 79)	4,38 (0,07)
Variola louti	6	83			17							41,7 (32 - 50)	4,35 (0,16)
Teraponidae													
Terapon jarbua	21	55	30	5	5					5		20,0 (12 - 28)	4,04 (0,11)
Priacanthidae													
Priacanthus hamrur	10	10		70	20							30,5 (28 - 38)	3,67 (0,09)
Apogonidae													

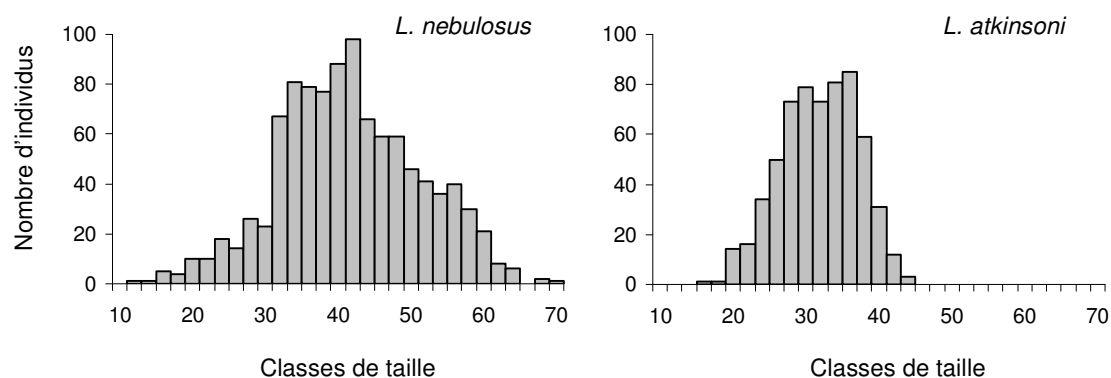
Espèce	n	Poissons	Crabes	Crevettes	Autres crustacés	Bivalves	Gastéropodes	Autres mollusques	Echinodermes	Vers	Autres	Taille	Niveau trophique
Apogon hyalosoma	8	10	52	38								11,8 (11 - 13)	3,64 (0,11)
Sillaginidae													
Sillago sihama	41	3	47	5	3	7			2	33		21,2 (15 - 28)	3,37 (0,04)
Sillago spp.	7		86							14		24,4 (23 - 27)	3,44 (0,06)
Echeneidae													
Echeneis naucratis	14	22			29	7			21	⁽¹⁾ 21		63,8 (52 - 78)	3,26 (0,24)
Carangidae													
Atule mate	16	75								⁽²⁾ 25		20,2 (14 - 27)	4,15 (0,17)
Carangoides chrysophrys	35	62	6	19	10			3				23,0 (13 - 60)	4,18 (0,07)
Carangoides ferdau	12	52	31		17							36,6 (29 - 56)	4,03 (0,15)
Carangoides fulvoguttatus	14	88	4	8								52,9 (16 - 81)	4,39 (0,06)
Carangoides orthogrammus	16	98	1	1								39,7 (29 - 62)	4,49 (0,01)
Carangoides spp.	6	67		33								32,5 (15 - 43)	4,20 (0,21)
Caranx ignobilis	22	65	20	13				2				50,1 (15 - 87)	4,18 (0,10)
Caranx papuensis	36	67	24	9								33,8 (10 - 65)	4,17 (0,07)
Pseudocaranx dentex	5	60	40									43,9 (27 - 53)	4,10 (0,27)
Scomberoides tol	29	86		10	4							17,2 (12 - 23)	4,37 (0,06)
Leiognathidae													
Gazza minuta	20	99		1								13,0 (10 - 16)	4,49 (0,01)
Lutjanidae													
Aprion virescens	40	46	7	7	14			16		8	2	63,8 (30 - 88)	4,07 (0,07)
Lutjanus adetii	69	29	41	16	6	4		1	2		1	28,9 (19 - 51)	3,83 (0,06)
Lutjanus argentimaculatus	139	11	81	8								28,4 (15 - 53)	3,62 (0,02)
Lutjanus bohar	97	61	9	1	4	2		17		3	3	45,9 (17 - 75)	4,16 (0,05)
Lutjanus fulviflammus	108	44	33	17	4					2		19,0 (07 - 33)	3,95 (0,05)
Lutjanus fulvus	91	15	72	9	2					2		21,4 (08 - 28)	3,65 (0,04)
Lutjanus gibbus	199	20	32	2	17	2	2	15	4	5	1	27,4 (17 - 39)	3,71 (0,03)
Lutjanus kasmira	14	13	43		10		9	25				18,6 (16 - 22)	3,69 (0,09)
Lutjanus quinquelineatus	149	17	33	10	11	3	1	10	3	12		17,2 (13 - 23)	3,68 (0,04)
Lutjanus russellii	35	57	13	30								16,9 (11 - 31)	4,11 (0,07)
Lutjanus sebae	18	26	38	3	27			6				62,5 (25 - 77)	3,85 (0,09)
Lutjanus semicinctus	5	40	20	40								28,0 (25 - 32)	3,94 (0,26)
Lutjanus vitta	121	47	21	18	10			2		2		24,0 (10 - 39)	4,00 (0,04)
Symphorus nematophorus	15	55	11	2	22			4	6			76,9 (45 - 92)	4,08 (0,11)
Gerreidae													
Gerres filamentosus	13		17	11	8	16	8			40		16,0 (14 - 19)	3,28 (0,06)
Haemulidae													
Diagramma pictum	81	8	12	3	10	21	3	23	9	11		56,6 (27 - 75)	3,44 (0,04)
Plectorhinchus gibbosus	6	11	85	2						2		30,0 (21 - 35)	3,61 (0,13)
Plectorhinchus obscurus	18	4	54	19		2		3	7	3	⁽¹⁾ 8	37,8 (29 - 56)	3,42 (0,09)
Plectorhinchus picus	5		30		20		30	20				51,8 (47 - 55)	3,49 (0,03)
Pomadasys argenteus	161	3	49	12	4	17		1	3	10	1	26,4 (13 - 42)	3,41 (0,02)
Sparidae													
Acanthopagrus berda	97		79	1	1	4	9	3	1		2	21,9 (12 - 36)	3,45 (0,02)
Lethrinidae													
Gymnocranius euanus	197	1	5		2	24	6	28	22	10	2	36,4 (20 - 49)	3,31 (0,02)
Gymnocranius grandoculis	88	7	8	1	4	17	4	29	9	12	⁽³⁾ 9	40,4 (16 - 68)	3,40 (0,04)
Gymnocranius sp.	62		3		2	28	1	41	15	9	1	36,1 (20 - 49)	3,36 (0,03)
Gymnocranius spp.	10		20			60			10	10		36,1 (07 - 44)	3,28 (0,12)
Lethrinus atkinsoni	613	14	15		6	19	3	17	21	5		31,1 (16 - 44)	3,58 (0,02)
Lethrinus genivittatus	145	13	22	9	9	9		10	11	15	2	15,8 (10 - 22)	3,54 (0,04)
Lethrinus harak	35	12	75		6	4			3			23,2 (13 - 32)	3,59 (0,06)
Lethrinus lentjan	86	5	64	1	6	7	2	5	10			26,6 (15 - 40)	3,48 (0,03)
Lethrinus miniatus	5	60	20						20			53,1 (38 - 86)	4,00 (0,36)
Lethrinus nebulosus	1023	4	12	1	5	47	11	9	7	4		41,0 (11 - 69)	3,31 (0,01)

Espèce	n	Poissons	Crabes	Crevettes	Autres crustacés	Bivalves	Gastéropodes	Autres mollusques	Echinodermes	Vers	Autres	Taille	Niveau trophique
Lethrinus obsoletus	7					4		53	12	31		25,3 (22 - 30)	3,35 (0,11)
Lethrinus olivaceus	77	50	16	1	9	5	2	7	9	1		50,6 (23 - 73)	3,96 (0,06)
Lethrinus rubrioperculatus	267	23	30	2	26	1	1	11	2	3	1	29,6 (17 - 40)	3,76 (0,03)
Lethrinus semicinctus	23	43	36	17		1		3				17,0 (12 - 29)	3,98 (0,10)
Lethrinus xanthochilus	25	18	39	2	24			6	10	1		44,2 (27 - 63)	3,69 (0,09)
Monotaxis grandoculis	7		7			50		14		29		27,8 (20 - 44)	3,20 (0,08)
Nemipteridae													
Nemipterus peronii	35	21	51	8	6	3		4	1	6		20,3 (18 - 25)	3,71 (0,07)
Nemipterus zysron	413	16	37	23	8	1		5	3	7		17,7 (12 - 26)	3,69 (0,02)
Scolopsis temporalis	167		6	6	4	17	2	7		58		14,7 (10 - 21)	3,23 (0,02)
Mullidae													
Mulloidichthys flavolineatus	22	27	23	27	1				17		5	13,4 (11 - 18)	3,83 (0,12)
Parupeneus ciliatus	5		72	28								19,7 (18 - 24)	3,53 (0,02)
Parupeneus heptacanthus	228	6	15	28	12					39		14,2 (09 - 2)	3,44 (0,02)
Parupeneus indicus	27	1	76	3		18				2		27,7 (19 - 36)	3,43 (0,03)
Upeneus moluccensis	162	17	20	36	5	3		2	2	15		13,4 (09 - 17)	3,64 (0,03)
Upeneus sp. 2	46		2	47	9	5			2	35		13,4 (09 - 18)	3,38 (0,04)
Upeneus sp. 3	6		16	17	67							11,2 (10 - 14)	3,38 (0,05)
Upeneus tragula	112	1	19	71	4	2		2		1		14,1 (08 - 24)	3,57 (0,01)
Upeneus vittatus	88	3	22	26	8	22		15	2	2		18,0 (15 - 24)	3,48 (0,03)
Monodactylidae													
Monodactylus argenteus	5	20	20	20		10				10	(3)20	15,0 (05 - 19)	3,34 (0,46)
Sphyraenidae													
Sphyraena barracuda	39	99		1								33,7 (22 - 60)	4,49 (0,01)
Sphyraena forsteri	17	80			3	3		14				43,1 (28 - 60)	4,43 (0,07)
Sphyraena obtusata	8	100										24,3 (21 - 27)	4,50 (0,00)
Sphyraena putnamae	39	95						3			2	40,1 (25 - 70)	4,44 (0,06)
Sphyraena waitii	6	100										22,3 (20 - 25)	4,50 (0,00)
Polynemidae													
Polydactylus microstoma	5	51		43	6							21,3 (19 - 25)	4,06 (0,18)
Labridae													
Bodianus perditio	177	1	2		5	18	10	58	6			43,2 (25 - 73)	3,45 (0,02)
Choerodon graphicus	9						17	72	6		5	37,6 (22 - 52)	3,52 (0,04)
Trichyuridae													
Trichiurus lepturus	6	100										79,1 (58 - 96)	4,50 (0,00)
Bothidae													
Asterorhombus intermedius	13	92		8								10,3 (10 - 13)	4,43 (0,07)
Engyprosopon grandisquama	9		3		13					84		9,4 (08 - 11)	3,17 (0,04)
Grammatobothus polyophthalmus	13	15	33	26	26							17,9 (15 - 21)	3,75 (0,11)
Monacanthidae													
Pseudalutarius nasicornis	16							9		1	(4)90	11,9 (11 - 13)	2,89 (0,05)
Balistidae													
Abalistes stellaris	28	9	43	4	17	13		8	4	2		41,9 (26 - 52)	3,57 (0,07)
Pseudobalistes fuscus	19		1		6	24		65	4			42,7 (34 - 56)	3,45 (0,05)
Sufflamen fraenatus	17		21		6			17	24		(3)32	26,9 (22 - 36)	3,40 (0,06)
Tetraodontidae													
Arothron hispidus	6		3			47		8			(4)42	37,8 (31 - 46)	3,03 (0,05)
Arothron manilensis	8		16		4	29	25	9			(5)17	17,6 (11 - 3)	3,33 (0,06)
Arothron stellatus	13		25			28	17		30			60,3 (39 - 75)	3,26 (0,06)
Lagocephalus scleratus	22	15	49	8	9	1		2	14		2	47,0 (11 - 72)	3,57 (0,08)

Annexe IV.2

Répartition par classes de taille des individus disséqués de *Lethrnius nebulosus* et *L. atkinsoni*.

Les classes de taille sont définies par intervalles de 2 cm et sont désignées par leur borne supérieure : par exemple, la classe 20 regroupe les individus dont la taille est strictement supérieure à 18 cm et inférieure ou égale à 20 cm.



Annexe IV.3

Taille moyenne ($\pm$ s.e.) de *L. nebulosus* et *L. atkinsoni* dans les zones lagonaires échantillonnées.

Lieu de pêche	<i>L. nebulosus</i>	<i>L. atkinsoni</i>
Lagon Est		32,5 $\pm$ 0,3
Lagon Nord	46,8 $\pm$ 0,8	34,1 $\pm$ 0,5
Lagon Nord-Ouest	49,7 $\pm$ 0,9	28,7 $\pm$ 0,9
Lagon Sud-Ouest	49,7 $\pm$ 0,6	31,9 $\pm$ 0,3
Ouvéa	37,0 $\pm$ 0,3	29,0 $\pm$ 0,8
Baie de St Vincent	34,4 $\pm$ 2,0	
Toutes zones	40,9 $\pm$ 0,3	31,1 $\pm$ 0,2

Annexe IV.4

Liste totale des niveaux trophiques (986 espèces).

TL : niveau trophique ; NC : Nouvelle-Calédonie ; FishBase, méthode « diet » ou « item » ; extr : extrapolation ; Groupe trophique (H : herbivores-détritivores, IS : prédateurs d'invertébrés sessiles, IM : prédateurs d'invertébrés mobiles, O : omnivores, P : piscivores confirmés, PF : piscivores facultatifs, Z : zooplanctonophages).

Espèce	TL	Source	Groupe	Espèce	TL	Source	Groupe
Chimaeridae				Rhynchobatus djiddensis	3,8	item	
Chimaera phantasma	3,5	item		Dasyatidae			
Hexanchidae				Dasyatis sp.	3,4	extr	IM
Heptanchias perlo	4,2	diet	PF	Dasyatis bennetti	3,6	item	IM
Hexanchus nakamurai	4,2	diet	PF	Dasyatis kuhlii	3,2	NC	IM
Odontaspidae				Pastinachus sephen	3,7	item	IM
Odontaspis ferox	4,2	item		Taeniura lymma	3,7	item	IM
Rhincodontidae				Taeniura meyeri	4,5	item	P
Rhincodon typus	3,6	diet	PF	Urogymnus asperrimus	3,5	item	IM
Orectolobidae				Myliobatidae			
Stegostoma fasciatum	3,1	diet	IM	Aetobatus narinari	3,2	diet	IM
Lamnidae				Mobulidae			
Alopias superciliosus	4,2	diet	P	Manta birostris	3,5	item	Z
Alopias vulpinus	4,2	diet	P	Elopidae			
Carcharodon carcharias	4,5	diet	P	Elops machnata	4,3	NC	
Isurus oxyrinchus	4,3	diet	P	Megalopidae			
Isurus paucus	4,5	item	P	Megalops cyprinoides	4,1	NC	
Sphyrnidae				Albulidae			
Sphyrna lewini	4,1	diet	P	Albula sp.	3,5	NC	IM
Sphyrna mokarran	4,3	diet	P	Albula vulpes	3,7	diet	IM
Carcharhinidae				Muraenidae			
Carcharhinus albimarginatus	4,5	NC	P	Muraenidae spp.	4,1	extr	PF
Carcharhinus amblyrhynchos	4,1	diet	P	Echidna nebulosa	4,0	item	PF
Carcharhinus falciformis	4,2	diet	P	Echidna polyzona	3,6	item	PF
Carcharhinus leucas	4,3	diet	P	Enchelycore bayeri	4,5	item	PF
Carcharhinus limbatus	4,5	diet	P	Gymnomuraena zebra	3,4	item	IM
Carcharhinus longimanus	4,2	diet	P	Gymnothorax buroensis	3,8	item	PF
Carcharhinus melanopterus	3,9	diet	P	Gymnothorax chilospilus	4,5	item	PF
Carcharhinus obscurus	4,5	diet	P	Gymnothorax eurostus	4,1	item	PF
Carcharhinus plumbeus	4,1	diet	P	Gymnothorax fimbriatus	3,9	item	PF
Carcharhinus sorrah	4,2	diet	P	Gymnothorax flavimarginatus	4,3	item	PF
Carcharhinus sp.	4,2	extr	P	Gymnothorax javanicus	4,1	item	P
Galeocerdo cuvier	4,1	diet	P	Gymnothorax margaritophorus	4,1	extr	PF
Mustelus manazo	3,6	diet		Gymnothorax meleagris	3,8	item	PF
Nebrius ferrugineus	4,1	diet		Gymnothorax pictus	4,5	item	PF
Negaprion acutidens	4,1	diet		Gymnothorax rueppelliae	4,1	item	PF
Prionace glauca	4,2	diet		Gymnothorax sp. 3	4,1	extr	PF
Triacodon obesus	4,2	diet	PF	Gymnothorax undulatus	4,5	item	P
Squalidae				Gymnothorax spp.	4,1	extr	PF
Centrophorus moluccensis	4,3	item		Thyrsoidea macrura	4,5	item	PF
Dalatias licha	4,2	diet		Ophichthidae			
Echinorhinus cookei	4,4	item		Leiuranus semicinctus	3,5	item	IM
Etmopterus lucifer	4,2	diet		Congridae			
Etmopterus princeps	4,2	diet		Congridae sp.	3,5	extr	
Hemitriakis japanica	4,2	item		Conger cinereus	4,2	item	PF
Isistius brasiliensis	4,3	diet		Conger wilsoni	3,5	diet	
Squalus megalops	4,3	diet		Muraenesox bagio	4,5	NC	
Squalus melanurus	4,5	item		Anguillidae			
Rhinobatidae				Anguilla mossambica	3,3	item	IM

Espèce	TL	Source	Groupe	Espèce	TL	Source	Groupe
Clupeidae				<i>Atherinomorus endrachtensis</i>	3,4	item	Z
<i>Clupeidae</i> spp.	3,4	extr	Z	<i>Atherinomorus lacunosus</i>	3,3	diet	Z
<i>Amblygaster clupeoides</i>	3,1	item	Z	<i>Hypoatherina temminckii</i>	3,4	item	Z
<i>Amblygaster sirm</i>	3,3	diet	Z	Lampridae			
<i>Anodontostoma chacunda</i>	2,8	item	Z	<i>Lampris guttatus</i>	4,2	item	
<i>Dussumieria acuta</i>	3,4	item	Z	Anomalopidae			
<i>Herklotsichthys</i>	3,6	diet	Z	<i>Anomalops katoptron</i>	3,4	item	Z
<i>Nematalosa come</i>	2,8	item	Z	Berycidae			
<i>Sardinella</i> spp.	2,8	extr	Z	<i>Beryx decadactylus</i>	4,2	item	
<i>Spratelloides delicatulus</i>	3,1	diet	Z	<i>Beryx splendens</i>	4,4	diet	
<i>Spratelloides gracilis</i>	3,0	diet	Z	<i>Centroberyx affinis</i>	3,8	item	
<i>Spratelloides</i> spp.	3,4	extr	Z	Holocentridae			
Engraulidae				<i>Myripristis adusta</i>	3,4	item	Z
<i>Encrasicholina devisi</i>	3,3	diet		<i>Myripristis amaena</i>	3,6	diet	Z
<i>Encrasicholina heteroloba</i>	3,3	diet		<i>Myripristis berndti</i>	3,6	item	Z
<i>Stolephorus indicus</i>	3,6	item		<i>Myripristis botche</i>	4,0	item	Z
Chirocentridae				<i>Myripristis hexagona</i>	3,1	item	Z
<i>Chirocentrus dorab</i>	4,3	NC		<i>Myripristis kuntze</i>	3,3	diet	Z
Chanidae				<i>Myripristis murdjan</i>	3,3	diet	Z
<i>Chanos chanos</i>	2,0	NC	H	<i>Myripristis pralinia</i>	3,5	item	Z
Plotosidae				<i>Myripristis</i> sp.	3,5	extr	Z
<i>Plotosus lineatus</i>	3,7	item		<i>Myripristis violacea</i>	3,5	item	Z
Synodontidae				<i>Myripristis</i> spp.	3,5	extr	Z
<i>Saurida gracilis</i>	4,5	NC	P	<i>Neoniphon argenteus</i>	4,0	item	PF
<i>Saurida nebulosa</i>	4,2	item	P	<i>Neoniphon opercularis</i>	3,6	item	IM
<i>Saurida undosquamis</i>	4,4	NC	P	<i>Neoniphon sammara</i>	3,7	NC	IM
<i>Synodus binotatus</i>	4,2	extr	P	<i>Neoniphon</i> spp.	3,6	extr	IM
<i>Synodus dermatogenys</i>	4,5	NC	P	<i>Plectrypops lima</i>	3,5	diet	IM
<i>Synodus hoshinonis</i>	4,5	NC	P	<i>Sargocentron caudimaculatum</i>	3,6	item	IM
<i>Synodus variegatus</i>	4,5	NC	P	<i>Sargocentron cornutum</i>	3,6	extr	IM
<i>Synodus</i> spp.	4,2	extr	P	<i>Sargocentron diadema</i>	3,8	NC	IM
<i>Trachinocephalus myops</i>	4,2	item	P	<i>Sargocentron punctatissimum</i>	3,4	diet	IM
Bregmacerotidae				<i>Sargocentron rubrum</i>	3,6	NC	IM
<i>Bregmaceros maclellandi</i>	3,3	item		<i>Sargocentron spiniferum</i>	3,6	NC	IM
Ophidiidae				<i>Sargocentron violaceum</i>	3,6	item	IM
<i>Brotula multibarbata</i>	3,7	diet	PF	<i>Sargocentron</i> spp.	3,6	extr	IM
Carapidae				Zeidae			
<i>Encheliophis homei</i>	3,8	item		<i>Cyttopsis rosea</i>	4,0	item	
Lophiidae				<i>Zenopsis nebulosus</i>	4,0	item	
<i>Lophiomus setigerus</i>	4,0	item	PF	Caproidae			
Antennariidae				<i>Antigonia capros</i>	3,6	item	
<i>Antennarius commerson</i>	4,2	item	P	Aulostomidae			
<i>Antennarius striatus</i>	4,2	diet	P	<i>Aulostomus chinensis</i>	4,3	item	P
Gobiesocidae				Fistulariidae			
<i>Diademichthys lineatus</i>	3,1	item	O	<i>Fistularia commersonii</i>	4,3	diet	PF
Hemiramphidae				<i>Fistularia petimba</i>	4,5	item	PF
<i>Hemiramphidae</i> spp.	3,0	extr	Z	Centriscidae			
<i>Hemiramphus far</i>	2,0	NC	Z	<i>Aeoliscus strigatus</i>	3,5	item	Z
<i>Hyporhamphus affinis</i>	3,5	item	IM	Solenostomidae			
<i>Hyporhamphus dussumieri</i>	3,4	item	IM	<i>Solenostomus cyanopterus</i>	3,5	item	IM
Belonidae				Pegasidae			
<i>Belonidae</i> spp.	4,4	extr	P	<i>Eurypegasis draconis</i>	3,1	item	IM
<i>Ablennes hians</i>	4,5	item	P	Syngnathidae			
<i>Platybelone argalus argalus</i>	4,5	diet	P	<i>Syngnathidae</i> spp.	3,5	extr	IM
<i>Strongylura incisa</i>	4,2	item	P	<i>Corythoichthys intestinalis</i>	3,3	item	IM
<i>Strongylura leiura</i>	3,9	item	P	<i>Doryrhamphus dactylophorus</i>	3,5	extr	IM
<i>Strongylura urvillii</i>	3,5	item	IM	<i>Doryrhamphus excisus excisus</i>	3,5	item	IM
<i>Tylosurus crocodilus crocodilus</i>	4,4	NC	P	<i>Hippocampus histrix</i>	3,4	item	IM
Atherinidae				<i>Syngnathoides biaculeatus</i>	3,6	item	IM
<i>Atherinidae</i> spp.	3,3	extr	Z	Dactylopteridae			

Espèce	TL	Source	Groupe	Espèce	TL	Source	Groupe
Dactyloptena orientalis	3,8	NC	IM	Epinephelus malabaricus	3,8	NC	PF
Scorpaenidae				Epinephelus merra	3,8	NC	PF
Scorpaenidae spp.	3,6	extr	PF	Epinephelus ongus	4,3	NC	PF
Dendrochirus brachypterus	3,6	NC	PF	Epinephelus polyphekadion	4,0	NC	PF
Dendrochirus sp.	3,6	extr	PF	Epinephelus rivulatus	3,5	NC	IM
Ectreposebastes imus	3,1	item	Z	Epinephelus sp. 1	3,7	extr	PF
Inimicus didactylus	4,0	item	PF	Epinephelus sp. 2	3,7	extr	PF
Pterois antennata	3,6	item	PF	Epinephelus sp. 4	4,0	extr	PF
Pterois lunulata	3,6	NC	PF	Epinephelus tauvina	4,1	item	PF
Pterois radiata	3,6	item	PF	Epinephelus spp.	3,7	extr	PF
Pterois volitans	4,4	diet	PF	Gracila albomarginata	4,2	item	PF
Pterois spp.	3,6	extr	PF	Lipocheilus carnolabrum	3,9	item	PF
Rhinopias frondosa	4,0	item	PF	Plectropomus areolatus	4,5	item	PF
Scorpaenodes kelloggi	3,6	diet	PF	Plectropomus laevis	4,1	item	PF
Scorpaenodes guamensis	3,4	item	IM	Plectropomus leopardus	4,4	NC	PF
Scorpaenodes parvipinnis	3,6	item	PF	Plectropomus maculatus	4,2	item	PF
Scorpaenodes spp.	3,6	extr	PF	Pseudanthias hypselosoma	3,4	extr	Z
Scorpaenopsis gibbosa	4,2	item	PF	Pseudanthias pascalus	3,3	diet	Z
Taenianotus triacanthus	4,0	item	PF	Pseudanthias pleurotaenia	3,4	item	Z
Synanceiidae				Pseudanthias sp.	3,4	extr	Z
Synanceia verrucosa	4,2	item	PF	Pseudanthias squamipinnis	3,4	item	Z
Caracanthidae				Pseudanthias spp.	3,4	extr	Z
Caracanthus unipinnis	3,6	item	IM	Variola louti	4,4	NC	PF
Platycephalidae				Grammistidae			
Platycephalidae spp.	3,8	extr	PF	Diploprion bifasciatum	4,0	item	PF
Cociella crocodila	3,9	item	PF	Grammistes sexlineatus	4,0	item	PF
Cymbacephalus staigeri	4,5	NC	PF	Pseudochromidae			
Onigocia macrolepis	3,6	NC	PF	Pseudochromidae spp.	3,5	extr	IM
Papilloculiceps longiceps	3,8	extr	PF	Cypho purpurascens	3,5	extr	IM
Platycephalus sp. 1	4,0	extr	PF	Ogilbyina salvati	3,5	extr	IM
Suggrundus sp.	3,8	extr	PF	Plesiopidae			
Centropomidae				Assessor macneilli	3,6	extr	IM
Ambassis interrupta	2,8	diet	O	Plesiops coeruleolineatus	3,4	diet	IM
Ambassis miops	3,5	item	IM	Teraponidae			
Percichthyidae				Terapon jarbua	4,0	NC	PF
Doederleinia berycoides	4,0	item		Kuhliidae			
Serranidae				Kuhlia mugil	3,8	item	IM
Aethaloperca rogaa	4,2	item	PF	Priacanthidae			
Anyperodon leucogrammicus	4,5	NC	PF	Heteropriacanthus cruentatus	3,8	diet	IM
Cephalopholis argus	4,5	diet	PF	Priacanthus hamrur	3,7	NC	IM
Cephalopholis boenak	4,3	NC	PF	Priacanthus macracanthus	3,8	item	IM
Cephalopholis microprion	4,0	diet	PF	Apogonidae			
Cephalopholis miniata	4,4	NC	PF	Apogon angustatus	3,3	item	IM
Cephalopholis sexmaculata	4,5	diet	PF	Apogon apogonides	3,5	item	Z
Cephalopholis sonnerati	4,5	NC	PF	Apogon aureus	3,5	item	Z
Cephalopholis spiloparaea	4,2	extr	PF	Apogon bandanensis	3,4	extr	Z
Cephalopholis urodeta	4,1	item	PF	Apogon catalai	3,4	extr	Z
Cromileptes altivelis	4,5	item	PF	Apogon coccineus	3,5	item	IM
Epinephelus areolatus	3,9	NC	PF	Apogon compressus	3,5	item	Z
Epinephelus chlorostigma	4,0	item	PF	Apogon cookii	3,5	diet	IM
Epinephelus coeruleopunctatus	3,7	NC	PF	Apogon cyanosoma	3,4	diet	Z
Epinephelus coioides	4,0	NC	PF	Apogon doederleini	3,5	item	IM
Epinephelus cyanopodus	4,1	NC	PF	Apogon ellioti	3,6	NC	IM
Epinephelus fasciatus	3,7	NC	PF	Apogon exostigma	3,7	item	IM
Epinephelus fuscoguttatus	4,1	item	PF	Apogon fasciatus	3,6	diet	IM
Epinephelus hexagonatus	4,0	item	PF	Apogon fraenatus	3,5	item	Z
Epinephelus howlandi	3,9	NC	PF	Apogon fragilis	3,4	extr	Z
Epinephelus lanceolatus	4	item	PF	Apogon guamensis	3,3	diet	IM
Epinephelus macrospilos	3,8	NC	PF	Apogon hyalosoma	3,6	NC	IM
Epinephelus maculatus	3,9	NC	PF	Apogon kallopterus	3,5	diet	IM

Espèce	TL	Source	Groupe	Espèce	TL	Source	Groupe
Apogon lateralis	4,0	item	PF	Decapterus macrosoma	3,4	item	IM
Apogon leptacanthus	3,5	item	Z	Decapterus russelli	3,7	diet	PF
Apogon nigrofasciatus	3,6	diet	IM	Decapterus tabl	3,2	item	IM
Apogon norfolcensis	3,5	item	IM	Elagatis bipinnulata	3,6	item	PF
Apogon novemfasciatus	4,0	item	PF	Gnathanodon speciosus	3,8	item	PF
Apogon savayensis	3,3	item	IM	Megalaspis cordyla	4,4	diet	P
Apogon septemstriatus	3,4	item	IM	Naucrates ductor	4,0	item	P
Apogon sp. 2	3,4	extr	Z	Pseudocaranx dentex	4,1	NC	P
Apogon trimaculatus	3,5	item	IM	Scomberoides lysan	4,5	diet	P
Apogon spp.	3,4	extr	Z	Scomberoides tol	4,4	NC	P
Apogonichthys ocellatus	3,4	extr	IM	Selar crumenophthalmus	3,9	diet	PF
Archamia fucata	3,5	item	Z	Seriola dumerili	4,5	diet	P
Archamia leai	3,4	extr	Z	Seriola lalandi	4,1	diet	P
Archamia zosterophora	3,7	diet	IM	Seriola rivoliana	4,5	item	P
Cheilodipterus lachneri	3,4	extr	IM	Trachinotus baillonii	3,6	item	PF
Cheilodipterus quinquelineatus	3,8	diet	PF	Trachinotus blochii	3,7	item	PF
Cheilodipterus macrodon	4,0	item	PF	Coryphaenidae			
Cheilodipterus artus	3,8	extr	IM	Coryphaena equiselis	4,5	item	P
Foa brachygramma	3,5	diet	IM	Coryphaena hippurus	4,4	diet	P
Fowleria variegata	3,5	item	IM	Menidae			
Gymnapogon philippinus	4,0	item	PF	Mene maculata	3,5	item	
Rhabdamia gracilis	3,3	item	IM	Leiognathidae			
Rhabdamia spp.	3,3	extr	IM	Gazza minuta	4,5	NC	P
Siphamia versicolor	3,5	item	IM	Leiognathus bindus	2,4	diet	O
Sphaeramia nematoptera	3,2	item	IM	Leiognathus equulus	3,3	item	IM
Sphaeramia orbicularis	3,6	item	IM	Leiognathus fasciatus	3,3	item	IM
Sillaginidae				Leiognathus leuciscus	3,1	diet	IM
Sillago ciliata	3,7	NC	IM	Leiognathus lineolatus	3,5	item	IM
Sillago sihama	3,4	NC	IM	Leiognathus rivulatus	3,4	diet	IM
Sillago spp.	3,4	NC	IM	Leiognathus splendens	2,9	item	O
Malacanthidae				Secutor insidiator	3,4	item	IM
Hoplolatilus cuniculus	3,3	diet	Z	Secutor ruconius	3,4	diet	IM
Hoplolatilus starcki	3,5	diet	Z	Emmelichthyidae			
Malacanthus brevirostris	3,5	item	IM	Emmelichthys nitidus nitidus	3,6	diet	IM
Malacanthus latovittatus	3,5	extr	IM	Lutjanidae			
Echeneidae				Aphareus furca	4,1	item	PF
Echeneis naucrates	3,1	NC	Z	Aphareus rutilans	4,1	item	PF
Carangidae				Aprion virescens	4,1	NC	PF
Carangidae spp.	4,1	extr	PF	Etelis carbunculus	4,5	diet	P
Alectis indicus	4,2	item	PF	Etelis coruscans	4,5	diet	P
Alepes djedaba	3,3	item	IM	Etelis radiosus	4,5	item	P
Alepes vari	3,6	item	PF	Lutjanus adetii	3,8	NC	PF
Atule mate	4,2	NC	PF	Lutjanus argentimaculatus	3,6	NC	PF
Carangoides armatus	4,5	item	P	Lutjanus bohar	4,2	NC	PF
Carangoides caeruleopinnatus	4,5	NC	P	Lutjanus bouton	3,8	item	PF
Carangoides chrysophrys	4,2	NC	P	Lutjanus erythropterus	4,5	diet	PF
Carangoides dinema	4,0	item	P	Lutjanus fulviflammus	4,0	NC	PF
Carangoides ferdau	4,0	NC	P	Lutjanus fulvus	3,7	NC	PF
Carangoides fulvoguttatus	4,4	NC	P	Lutjanus gibbus	3,7	NC	PF
Carangoides gymnostethus	4,4	NC	P	Lutjanus kasmira	3,7	NC	PF
Carangoides hedlandensis	4,4	extr	P	Lutjanus lutjanus	4,0	item	PF
Carangoides orthogrammus	4,5	NC	P	Lutjanus malabaricus	4,5	diet	PF
Carangoides spp.	4,2	NC	P	Lutjanus monostigma	4,3	item	P
Caranx ignobilis	4,2	NC	P	Lutjanus quinquelineatus	3,7	NC	PF
Caranx lugubris	4,5	diet	P	Lutjanus rivulatus	4,1	item	PF
Caranx melampygus	4,5	diet	P	Lutjanus russellii	4,1	NC	PF
Caranx papuensis	4,2	NC	P	Lutjanus sebae	3,9	NC	PF
Caranx sexfasciatus	4,5	NC	P	Lutjanus semicinctus	3,9	NC	PF
Caranx tille	4,1	item	P	Lutjanus vitta	4,0	NC	PF
Caranx spp.	4,2	NC	P	Lutjanus spp.	4,0	extr	PF

Espèce	TL	Source	Groupe	Espèce	TL	Source	Groupe
<i>Macolor macularis</i>	4,0	item	Z	<i>Lethrinus rubrioperculatus</i>	3,8	NC	IM
<i>Macolor niger</i>	4,0	item	Z	<i>Lethrinus semicinctus</i>	4,0	NC	PF
<i>Paracaesio xanthura</i>	3,4	item	IM	<i>Lethrinus xanthochilus</i>	3,7	NC	IM
<i>Pristipomoides argyrogrammicus</i>	4,2	item	PF	<i>Lethrinus spp.</i>	3,5	extr	IM
<i>Pristipomoides auricilla</i>	3,5	diet	IM	<i>Monotaxis grandoculis</i>	3,2	NC	IM
<i>Pristipomoides filamentosus</i>	3,6	diet	PF	<i>Wattsia mossambica</i>	3,6	item	IM
<i>Pristipomoides flavipinnis</i>	3,6	item	PF	Nemipteridae			
<i>Pristipomoides multidens</i>	3,8	item	PF	<i>Nemipterus peronii</i>	3,7	NC	IM
<i>Pristipomoides sieboldii</i>	3,9	diet	PF	<i>Nemipterus zysron</i>	3,7	NC	IM
<i>Pristipomoides typus</i>	4,2	item	PF	<i>Parascolopsis inermis</i>	3,5	item	IM
<i>Pristipomoides zonatus</i>	3,8	diet	PF	<i>Pentapodus caninus</i>	3,6	item	IM
<i>Symphorus nematophorus</i>	4,1	NC	PF	<i>Pentapodus nagasakiensis</i>	3,4	item	IM
Caesionidae				<i>Scolopsis bilineata</i>	3,6	item	IM
<i>Caesio caerulea</i>	3,4	item	Z	<i>Scolopsis ciliatus</i>	3,7	item	IM
<i>Caesio cuning</i>	3,4	item	Z	<i>Scolopsis lineatus</i>	3,2	item	IM
<i>Caesio lunaris</i>	3,4	item	Z	<i>Scolopsis temporalis</i>	3,2	NC	IM
<i>Caesio xanthonota</i>	3,4	item	Z	<i>Scolopsis trilineatus</i>	3,5	extr	IM
<i>Caesio spp.</i>	3,4	extr	Z	<i>Scolopsis spp.</i>	3,5	extr	IM
<i>Pterocaesio trilineata</i>	3,4	item	Z	Mullidae			
<i>Pterocaesio digramma</i>	3,4	item	Z	<i>Mulloidichthys flavolineatus</i>	3,8	NC	IM
<i>Pterocaesio pisang</i>	3,4	item	Z	<i>Mulloidichthys pfluegeri</i>	3,9	item	IM
<i>Pterocaesio tile</i>	3,3	item	Z	<i>Mulloidichthys vanicolensis</i>	3,6	item	IM
Lobotidae				<i>Parupeneus barberinoides</i>	3,4	item	IM
<i>Lobotes surinamensis</i>	4,0	item	PF	<i>Parupeneus barberinus</i>	3,2	diet	IM
Gerreidae				<i>Parupeneus bifasciatus</i>	3,7	diet	IM
<i>Gerres sp.</i>	3,5	extr	IM	<i>Parupeneus ciliatus</i>	3,5	NC	IM
<i>Gerres filamentosus</i>	3,2	NC	IM	<i>Parupeneus cyclostomus</i>	4,2	diet	PF
<i>Gerres oblongus</i>	3,5	item	IM	<i>Parupeneus heptacanthus</i>	3,4	NC	IM
<i>Gerres ovatus</i>	3,5	item	IM	<i>Parupeneus indicus</i>	3,4	NC	IM
<i>Gerres oyena</i>	3,1	diet	IM	<i>Parupeneus pleurostigma</i>	3,4	diet	IM
Haemulidae				<i>Parupeneus spilurus</i>	3,6	diet	IM
<i>Haemulidae spp.</i>	3,5	extr	IM	<i>Parupeneus trifasciatus</i>	3,5	diet	IM
<i>Diagramma pictum</i>	3,4	NC	IM	<i>Parupeneus spp.</i>	3,5	extr	IM
<i>Plectorhinchus chaetodonoides</i>	3,3	NC	IM	<i>Upeneus moluccensis</i>	3,6	NC	IM
<i>Plectorhinchus lessonii</i>	3,5	extr	IM	<i>Upeneus sp. 1</i>	3,5	extr	IM
<i>Plectorhinchus flavomaculatus</i>	4,0	item	PF	<i>Upeneus sp. 2</i>	3,4	NC	IM
<i>Plectorhinchus gibbosus</i>	3,6	NC	IM	<i>Upeneus sp. 3</i>	3,4	NC	IM
<i>Plectorhinchus goldmanni</i>	3,8	item	IM	<i>Upeneus sulphureus</i>	3,2	diet	IM
<i>Plectorhinchus obscurus</i>	3,4	NC	IM	<i>Upeneus tragula</i>	3,6	NC	IM
<i>Plectorhinchus orientalis</i>	3,8	item	IM	<i>Upeneus vittatus</i>	3,5	NC	IM
<i>Plectorhinchus picus</i>	3,5	NC	IM	<i>Upeneus spp.</i>	3,5	extr	IM
<i>Pomadasys argenteus</i>	3,4	NC	IM	Monodactylidae			
Sparidae				<i>Monodactylus argenteus</i>	3,3	NC	O
<i>Acanthopagrus berda</i>	3,5	NC	IM	Pempheridae			
Lethrinidae				<i>Parapriacanthus ransonneti</i>	3,4	item	Z
<i>Gnathodentex aureolineatus</i>	3,3	diet	IM	<i>Pempheris oualensis</i>	3,6	item	Z
<i>Gymnocranius euanus</i>	3,3	NC	IM	Kyphosidae			
<i>Gymnocranius grandoculis</i>	3,4	NC	IM	<i>Kyphosus bigibbus</i>	2,0	diet	H
<i>Gymnocranius sp.</i>	3,4	NC	IM	<i>Kyphosus cinerascens</i>	2,0	item	H
<i>Gymnocranius spp.</i>	3,3	NC	IM	<i>Kyphosus vaigiensis</i>	2,0	NC	H
<i>Lethrinus atkinsoni</i>	3,6	NC	IM	Ephippidae			
<i>Lethrinus erythracanthus</i>	3,4	item	IM	<i>Drepane punctata</i>	3,3	item	IM
<i>Lethrinus genivittatus</i>	3,5	NC	IM	Platacidae			
<i>Lethrinus harak</i>	3,6	NC	IM	<i>Platax orbicularis</i>	2,4	NC	O
<i>Lethrinus lentjan</i>	3,5	NC	IM	<i>Platax pinnatus</i>	3,1	NC	IM
<i>Lethrinus miniatus</i>	4,0	NC	PF	Scatophagidae			
<i>Lethrinus nebulosus</i>	3,3	NC	IM	<i>Scatophagus argus</i>	2,0	NC	
<i>Lethrinus obsoletus</i>	3,4	NC	IM	Chaetodontidae			
<i>Lethrinus olivaceus</i>	4,0	NC	PF	<i>Chaetodon auriga</i>	3,2	diet	O
				<i>Chaetodon baronessa</i>	3,3	item	IS

Espèce	TL	Source	Groupe	Espèce	TL	Source	Groupe
Chaetodon bennetti	3,3	item	IS	Abudefduf spp.	2,8	extr	O
Chaetodon citrinellus	3,1	diet	O	Amblyglyphidodon aureus	2,7	item	O
Chaetodon ephippium	3,0	item	O	Amblyglyphidodon curacao	2,6	diet	O
Chaetodon flavirostris	3,3	item	O	Amblyglyphidodon leucogaster	3,4	item	Z
Chaetodon guentheri	2,8	item		Amblyglyphidodon ternatensis	2,7	item	O
Chaetodon kleinii	2,7	diet	IS	Amphiprion akindynos	2,6	item	O
Chaetodon lineolatus	3,3	item	IS	Amphiprion chrysopterus	2,8	diet	O
Chaetodon lunula	3,3	diet	IS	Amphiprion clarkii	2,9	diet	O
Chaetodon lunulatus	3,3	diet	IS	Amphiprion melanopus	2,8	diet	O
Chaetodon melanotus	3,3	diet	IS	Amphiprion perideraion	2,6	diet	O
Chaetodon mertensii	2,9	item	O	Amphiprion tricinctus	2,8	diet	O
Chaetodon ornatissimus	3,3	item	IS	Amphiprion spp.	2,9	extr	O
Chaetodon pelewensis	3,3	item	IS	Cheiloprion labiatus	3,3	diet	IS
Chaetodon plebeius	3,3	diet	IS	Chromis agilis	3,0	item	Z
Chaetodon quadrimaculatus	3,3	diet		Chromis amboinensis	2,7	item	Z
Chaetodon rafflesii	3,3	diet	IS	Chromis atripectoralis	3,1	diet	Z
Chaetodon reticulatus	2,6	item	IS	Chromis atripes	2,6	item	Z
Chaetodon semeion	2,7	item	IS	Chromis chrysur	3,0	item	Z
Chaetodon speculum	3,6	diet	IS	Chromis flavomaculata	3,0	item	Z
Chaetodon trifascialis	3,3	diet	IS	Chromis fumea	3,4	item	Z
Chaetodon ulietensis	3,3	extr	IS	Chromis iomelas	2,7	item	Z
Chaetodon unimaculatus	3,1	diet	O	Chromis lepidolepis	3,4	item	Z
Chaetodon vagabundus	2,7	item	O	Chromis leucura	3,1	diet	Z
Chaetodon spp.	3,2	extr	IS	Chromis margaritifer	3,0	item	Z
Coradion altivelis	3,3	extr	IS	Chromis nitida	2,7	item	Z
Forcipiger flavissimus	3,1	diet	IS	Chromis notata	3,4	item	Z
Forcipiger longirostris	3,5	item	IS	Chromis retrofasciata	2,6	item	Z
Hemitaenichthys polylepis	3,1	diet	Z	Chromis ternatensis	3,4	item	Z
Hemitaenichthys thompsoni	3,0	diet	Z	Chromis vanderbilti	3,2	diet	Z
Heniochus acuminatus	3,3	extr	Z	Chromis viridis	2,5	item	Z
Heniochus chrysostomus	3,3	diet	IS	Chromis weberi	3,4	item	Z
Heniochus monoceros	3,5	item	IS	Chromis xanthura	3,4	item	Z
Heniochus singularius	3,6	item	IS	Chromis spp.	3,0	extr	Z
Heniochus varius	3,2	diet	IS	Chrysiptera biocellata	2,0	item	H
Heniochus spp.	3,3	extr	IS	Chrysiptera taupou	2,6	item	O
Microcanthus strigatus	2,8	item	O	Chrysiptera glauca	2,4	diet	O
Pomacanthidae				Chrysiptera hemicyanea	2,4	item	O
Apolemichthys trimaculatus	2,6	item	IS	Chrysiptera leucopoma	2,7	diet	O
Centropyge bicolor	2,8	extr	H	Chrysiptera rex	2,5	diet	O
Centropyge bispinosus	2,8	item	H	Chrysiptera rollandi	2,7	item	O
Centropyge flavicauda	2,8	item	H	Chrysiptera starcki	2,8	item	O
Centropyge flavissimus	2,8	item	H	Dascyllus aruanus	2,5	diet	Z
Centropyge heraldi	2,8	item	H	Dascyllus melanurus	3,0	item	Z
Centropyge loriculus	2,8	item	H	Dascyllus reticulatus	3,1	item	Z
Centropyge tibicen	2,8	item	H	Dascyllus trimaculatus	2,8	item	Z
Centropyge vrolikii	2,8	item	H	Dascyllus spp.	3,1	extr	Z
Centropyge spp.	2,8	extr	H	Hemiglyphidodon			
Chaetodontoplus conspicillatus	2,6	item	O	plagiometopon	2,0	item	H
Pomacanthus imperator	3,0	item	O	Lepidozygus tapeinosoma	3,4	item	Z
Pomacanthus sexstriatus	2,6	item	O	Neopomacentrus azyron	3,4	item	Z
Pygoplites diacanthus	2,7	item	O	Neopomacentrus nemurus	3,1	NC	Z
Cichlidae				Neopomacentrus sp.	3,4	extr	Z
Oreochromis mossambicus	2,0	diet	H	Neopomacentrus violascens	3,4	item	Z
Pomacentridae				Neopomacentrus spp.	3,4	extr	Z
Abudefduf saxatilis	3,2	diet	O	Neoglyphidodon melas	3,0	diet	O
Abudefduf septemfasciatus	3,0	item	O	Neoglyphidodon nigroris	3,0	item	O
Abudefduf sexfasciatus	2,4	diet	O	Neoglyphidodon polyacanthus	2,7	item	O
Abudefduf sordidus	2,8	diet	O	Parma polylepis	2,7	item	O
Abudefduf vaigiensis	2,6	diet	O	Plectroglyphidodon dickii	3,4	diet	Z
Abudefduf whitleyi	2,6	item	O	Plectroglyphidodon johnstonianus	3,4	diet	Z

Espèce	TL	Source	Groupe	Espèce	TL	Source	Groupe
Plectroglyphidodon lacrymatus	2,2	diet	H	Polynemidae			
Plectroglyphidodon leucozonus	2,0	diet	H	Polydactylus microstoma	4,1	NC	PF
Pomacanthus semicirculatus	2,4	diet	O	Polydactylus plebeius	3,8	item	PF
Pomacentrus adelus	2,0	NC	H	Labridae			
Pomacentrus amboinensis	2,4	diet	O	Labridae spp.	3,5	extr	IM
Pomacentrus bankanensis	2,0	diet	H	Anampses caeruleopunctatus	3,3	item	IM
Pomacentrus brachialis	2,6	item	O	Anampses femininus	3,3	extr	IM
Pomacentrus chrysurus	2,6	item	O	Anampses geographicus	3,2	diet	IM
Pomacentrus coelestis	3,2	item	Z	Anampses neoguinaicus	3,5	item	IM
Pomacentrus imitator	2,7	extr	O	Anampses twistii	3,5	item	IM
Pomacentrus lepidogenys	3,4	item	Z	Anampses spp.	3,5	extr	IM
Pomacentrus moluccensis	2,4	diet	O	Bodianus anthioides	3,4	item	IM
Pomacentrus nagasakiensis	2,3	diet	O	Bodianus axillaris	3,4	item	IM
Pomacentrus pavo	3,0	item	O	Bodianus bilunulatus	3,4	item	IM
Pomacentrus philippinus	2,7	item	O	Bodianus bimaculatus	3,5	item	IM
Pomacentrus smithi	2,7	item	O	Bodianus diana	3,5	item	IM
Pomacentrus sp. 1	2,7	extr	O	Bodianus izuensis	3,4	item	IM
Pomacentrus taeniometopon	2,0	item	H	Bodianus loxozonus	3,6	item	IM
Pomacentrus tripunctatus	2,0	item	H	Bodianus mesothorax	3,2	item	IM
Pomacentrus vaiuli	3,1	item	O	Bodianus perditio	3,5	NC	IM
Pomacentrus wardi	2,0	item	H	Bodianus sp. 1	3,5	extr	IM
Pomachromis richardsoni	3,0	diet	Z	Cheilinus chlorourus	3,5	NC	IM
Pristotis obtusirostris	3,4	item	Z	Cheilinus fasciatus	3,4	item	IM
Stegastes apicalis	2,2	extr	H	Cheilinus oxycephalus	3,5	extr	IM
Stegastes fasciolatus	2,2	diet	H	Cheilinus trilobatus	3,5	diet	IM
Stegastes gascoynei	2,2	extr	H	Cheilinus undulatus	3,7	NC	IM
Stegastes lividus	2,0	diet	H	Cheilinus spp.	3,5	extr	IM
Stegastes nigricans	2,2	diet	H	Cheilio inermis	4,0	diet	PF
Stegastes sp.	2,2	extr	H	Choerodon anchorago	3,9	diet	IM
Cirrhitidae				Choerodon fasciatus	3,4	item	IM
Cirrhitichthys falco	4,0	extr	PF	Choerodon graphicus	3,5	NC	IM
Cyprinocirrhites polyactis	3,2	item	Z	Choerodon melanostigma	3,5	extr	IM
Oxycirrhites typus	3,3	item	IM	Cirrhilabrus cyanopleura	3,4	item	IM
Paracirrhites arcatus	3,6	diet	IM	Cirrhilabrus laboutei	3,4	item	IM
Paracirrhites forsteri	4,3	item	PF	Cirrhilabrus punctatus	3,4	extr	IM
Paracirrhites hemistictus	4,0	extr	PF	Cirrhilabrus scottorum	3,4	item	IM
Cheilodactylidae				Cirrhilabrus sp.	3,4	extr	IM
Goniistius vestitus	2,8	item	O	Cirrhilabrus temminckii	3,4	item	IM
Mugilidae				Coris aygula	3,5	NC	IM
Mugilidae spp.	2,2	extr	H	Coris dorsomacula	3,5	extr	IM
Liza macrolepis	2,7	item	O	Coris gaimard	3,5	item	IM
Liza melinoptera	2,3	item	O	Coris picta	3,5	extr	IM
Liza vaigiensis	2,2	item	H	Coris sp.	3,5	extr	IM
Mugil cephalus	2,1	diet	H	Coris variegata	3,5	item	IM
Valamugil buechanani	2,2	item	H	Epibulus insidiator	3,8	diet	IM
Valamugil cunnesius	2,0	item	H	Gomphosus varius	3,6	diet	IM
Valamugil seheli	2,3	item	H	Halichoeres argus	3,3	extr	IM
Sphyraenidae				Halichoeres bimaculatus	3,3	extr	IM
Sphyraena acutipinnis	4,5	item	P	Halichoeres biocellatus	3,3	extr	IM
Sphyraena barracuda	4,5	NC	P	Halichoeres chrysus	3,3	extr	IM
Sphyraena flavicauda	3,8	item	P	Halichoeres hartzfeldii	3,3	extr	IM
Sphyraena forsteri	4,4	NC	P	Halichoeres hortulanus	3,4	item	IM
Sphyraena japonica	4,2	item	P	Halichoeres margaritaceus	3,7	item	IM
Sphyraena jello	4,5	NC	P	Halichoeres marginatus	3,3	diet	IM
Sphyraena novaehollandiae	4,5	item	P	Halichoeres melanurus	3,2	diet	IM
Sphyraena obtusata	4,5	NC	P	Halichoeres nebulosus	3,4	diet	IM
Sphyraena putnamae	4,4	NC	P	Halichoeres ornatissimus	3,1	item	IM
Sphyraena genie	4,5	diet	P	Halichoeres prosopeion	3,3	extr	IM
Sphyraena waitii	4,5	NC	P	Halichoeres trimaculatus	3,5	item	IM
Sphyraena spp.	4,2	extr	P	Halichoeres spp.	3,3	extr	IM

Espèce	TL	Source	Groupe	Espèce	TL	Source	Groupe
Hemigymnus fasciatus	3,2	diet	IM	Scarus ghobban	2,0	diet	H
Hemigymnus melapterus	3,3	item	IM	Scarus globiceps	2,0	item	H
Hologymnosus annulatus	4,2	item	P	Scarus microrhinos	2,0	extr	H
Hologymnosus doliatus	3,8	item	PF	Scarus longipinnis	2,0	item	H
Hologymnosus spp.	3,8	extr	PF	Scarus niger	2,0	item	H
Labrichthys unilineatus	3,3	diet	IM	Scarus oviceps	2,0	diet	H
Labroides bicolor	4,0	item	PF	Scarus psittacus	2,0	item	H
Labroides dimidiatus	3,5	diet	IM	Scarus rubroviolaceus	2,0	item	H
Labropsis australis	3,9	item		Scarus schlegeli	2,0	item	H
Labropsis xanthonota	2,9	item	O	Scarus sp. 1	2,0	extr	H
Macropharyngodon kuiteri	2,9	extr	IM	Scarus sp. 2	2,0	extr	H
Macropharyngodon meleagris	2,9	diet	IM	Scarus spinus	2,0	item	H
Macropharyngodon negrosensis	2,9	extr	IM	Scarus spp.	2,0	extr	H
Macropharyngodon spp.	2,9	extr	IM	Mugiloididae			
Novaculichthys macrolepidotus	3,4	item	IM	Parapercis clathrata	3,5	extr	IM
Novaculichthys taeniourus	3,2	item	IM	Parapercis cylindrica	3,0	diet	IM
Oxycheilinus bimaculatus	3,5	item	IM	Parapercis millepunctata	3,5	diet	IM
Oxycheilinus digrammus	3,7	diet	IM	Parapercis hexophthalma	3,5	diet	IM
Oxycheilinus orientalis	3,8	item	IM	Parapercis snyderi	3,5	extr	IM
Pseudocheilinus evanidus	3,5	item	IM	Parapercis sp. 1	3,5	extr	IM
Pseudocheilinus hexataenia	3,2	diet	IM	Parapercis xanthozona	3,5	extr	IM
Pseudocheilinus octotaenia	3,4	item	IM	Parapercis spp.	3,5	extr	IM
Pseudocoris yamashiroi	3,4	item	IM	Clinidae			
Pseudodax moluccanus	2,8	item	O	Heteroclinus roseus	3,8	extr	IM
Pseudojuloides elongatus	3,3	extr	O	Blenniidae			
Pteragogus cryptus	3,5	item	IM	Aspidontus dussumieri	2,0	item	H
Stethojulis bandanensis	3,2	diet	IM	Aspidontus taeniatus taeniatus	3,8	item	IM
Stethojulis interrupta	3,5	item	IM	Atrosalarias fuscus fuscus	2,5	extr	O
Stethojulis sp.	3,3	extr	IM	Cirripectes polyzona	2,8	item	O
Stethojulis strigiventer	3,2	diet	IM	Cirripectes sp.	2,8	extr	O
Stethojulis trilineata	3,2	diet	IM	Cirripectes variolosus	2,0	item	H
Suezichthys gracilis	3,3	extr	IM	Ecsenius bicolor	2,0	item	H
Thalassoma amblycephalum	3,1	diet	IM	Ecsenius midas	2,6	item	O
Thalassoma hardwicke	3,6	diet	IM	Ecsenius sp.	2,5	extr	O
Thalassoma janseni	3,3	diet	IM	Exallias brevis	3,0	diet	IS
Thalassoma lunare	3,5	item	IM	Istiblennius edentulus	2,0	item	H
Thalassoma lutescens	3,4	diet	IM	Meiacanthus atrodorsalis	3,4	item	IM
Thalassoma purpureum	3,6	diet	IM	Meiacanthus ditrema	3,4	item	IM
Thalassoma quinquevittatum	3,6	item	IM	Meiacanthus sp.	3,4	extr	IM
Thalassoma trilobatum	3,6	item	IM	Petroscirtes breviceps	2,1	diet	H
Thalassoma spp.	3,5	extr	IM	Petroscirtes lupus	2,0	extr	H
Wetmorella nigropinnata	3,5	item	IM	Petroscirtes mitratus	2,0	diet	H
Xiphocheilus typus	3,3	extr	IM	Petroscirtes spp.	2,0	extr	H
Xyrichtys pavo	3,5	item	IM	Plagiotremus laudandus	4,4	item	P
Scaridae				Plagiotremus rhinorhynchos	4,5	item	P
Bolbometopon muricatum	2,7	item	O	Plagiotremus tapeinosoma	3,8	diet	P
Calotomus carolinus	2,0	item	H	Plagiotremus spp.	4,4	extr	P
Calotomus spinidens	2,0	item	H	Salarias fasciatus	2,0	diet	H
Cetoscarus bicolor	2,0	item	H	Salarias sp.	2,0	extr	H
Chlorurus bleekeri	2,0	item	H	Callionymidae			
Chlorurus pyrrhurus	2,0	item	H	Calliurichthys japonicus	3,3	item	IM
Chlorurus sordidus	2,0	item	H	Eleotrididae			
Hipposcarus longiceps	2,0	item	H	Eleotris fusca	4,0	item	PF
Leptoscarus vaigiensis	2,6	item	H	Repomucenus huguenini	3,4	item	IM
Scarus altipinnis	2,0	item	H	Repomucenus richardsonii	3,2	item	IM
Scarus chameleon	2,0	item	H	Repomucenus sp.	3,3	extr	IM
Scarus flavipectoralis	2,0	item	H	Synchiropus rameus	3,4	item	IM
Scarus rivulatus	2,0	diet	H	Synchiropus sp.	3,3	extr	IM
Scarus forsteni	2,0	item	H	Synchiropus splendidus	3,3	extr	IM
Scarus frenatus	2,0	item	H	Gobiidae			

Espèce	TL	Source	Groupe	Espèce	TL	Source	Groupe
Gobiidae spp.	3,4	extr		Valenciennea spp.	3,5	extr	IM
Amblyeleotris fontanesii	3,4	extr	IM	Valenciennea strigata	4,0	item	PF
Amblyeleotris japonica	3,4	extr	IM	Vanderhorstia ornatissima	3,4	extr	
Amblyeleotris periphthalma	3,4	extr	IM	Vanderhorstia sp.	3,4	extr	IM
Amblyeleotris sp. 1	3,4	extr	IM	Yongeichthys nebulosus	3,4	extr	IM
Amblyeleotris sp. 4	3,4	extr	IM	Microdesmidae			
Amblyeleotris steinitzi	3,4	extr	IM	Gunnellichthys curiosus	3,3	extr	IM
Amblygobius bynoensis	2,7	extr	O	Acanthuridae			
Amblygobius decussatus	2,7	item	O	Acanthurus achilles	2,0	item	H
Amblygobius hectori	2,1	diet	H	Acanthurus albipectoralis	3,4	item	Z
Amblygobius phalaena	2,7	item	O	Acanthurus blochii	2,0	NC	H
Amblygobius rainfordi	2,7	extr	O	Acanthurus dussumieri	2,0	item	H
Amblygobius sphynx	2,7	extr	O	Acanthurus guttatus	2,0	item	H
Amblygobius spp.	2,7	extr	O	Acanthurus leucopareius	2,0	item	H
Asterropteryx semipunctatus	2,3	diet	O	Acanthurus lineatus	2,0	diet	H
Bathygobius fuscus	3,4	diet	IM	Acanthurus mata	2,5	item	H
Bathygobius sp.	3,4	extr	IM	Acanthurus nigricans	2,0	item	H
Cryptocentrus cinctus	3,4	extr		Acanthurus nigricauda	2,6	item	H
Cryptocentrus fasciatus	3,4	extr		Acanthurus nigrofuscus	2,0	diet	H
Cryptocentrus leucostictus	3,4	extr		Acanthurus nigroris	2,0	item	H
Cryptocentrus singapurensis	3,4	extr		Acanthurus nubilus	3,4	item	Z
Cryptocentrus sp.	3,4	extr		Acanthurus olivaceus	2,2	item	H
Cryptocentrus strigilliceps	3,4	extr		Acanthurus pyroferus	2,0	item	H
Ctenogobius feroculus	3,4	extr		Acanthurus thompsoni	3,4	item	Z
Eviota bifasciata	3,4	extr		Acanthurus triostegus	2,8	item	H
Eviota nigriventris	3,4	extr		Acanthurus xanthopterus	2,4	item	H
Eviota sp. 1	3,4	extr		Acanthurus spp.	2,0	extr	H
Eviota sp. 5	3,4	extr		Ctenochaetus binotatus	2,0	item	H
Eviota sp. 7	3,4	extr		Ctenochaetus hawaiiensis	2,0	item	H
Exyrias belissimus	2,8	item	O	Ctenochaetus striatus	2,0	diet	H
Fusigobius sp. 3	3,4	extr	IM	Ctenochaetus strigosus	2,0	item	H
Fusigobius spp.	3,4	extr	IM	Naso annulatus	2,6	item	O
Glossogobius giuris	4,3	diet	PF	Naso brachycentron	2,7	item	O
Gnatholepis cauerensis	2,4	diet	O	Naso brevirostris	2,7	item	O
Gobiodon citrinus	3,4	diet		Naso hexacanthus	3,3	diet	Z
Gobiodon okinawae	3,4	extr		Naso lituratus	2,3	item	H
Gobiodon rivulatus	3,4	extr		Naso tuberosus	2,0	extr	H
Gobiodon sp. 1	3,4	extr		Naso unicornis	2,7	NC	H
Gobiodon spp.	3,4	extr		Naso vlamingii	3,4	item	Z
Istigobius decoratus	3,5	extr	IM	Naso spp.	2,3	extr	H
Istigobius ornatus	3,5	item	IM	Paracanthurus hepatus	3,4	item	Z
Istigobius spp.	3,5	extr	IM	Zebrasoma flavescens	2,0	item	H
Macrodonatogobius wilburi	2,8	diet	O	Zebrasoma rostratum	2,0	item	H
Mahidolia mystacina	4,0	item	PF	Zebrasoma scopas	2,0	item	H
Nemateleotris decora	3,1	item	Z	Zebrasoma veliferum	2,0	item	H
Nemateleotris helfrichi	3,4	item	Z	Siganidae			
Nemateleotris magnifica	3,1	item	Z	Siganus argenteus	2,0	diet	H
Oplopomus oplopomus	3,4	extr		Siganus corallinus	2,0	diet	H
Oplopomus sp.	3,4	extr		Siganus doliatus	2,0	item	H
Oxyurichthys papuensis	3,5	item	IM	Siganus fuscescens	2,0	NC	H
Oxyurichthys tentacularis	4,2	item	P	Siganus lineatus	2,0	NC	H
Paragobiodon sp.	3,4	extr	IM	Siganus puellus	3,0	item	O
Ptereleotris evides	3,0	item	Z	Siganus punctatus	2,4	NC	O
Ptereleotris hanae	3,2	extr	Z	Siganus spinus	2,0	extr	H
Ptereleotris heteroptera	3,4	item	Z	Siganus uspi	2,7	item	O
Ptereleotris microlepis	3,2	extr	Z	Siganus vulpinus	2,7	item	O
Ptereleotris spp.	3,2	extr	Z	Siganus spp.	2,0	extr	H
Valenciennea longipinnis	3,1	diet	IM	Zanclidae			
Valenciennea muralis	3,5	item	IM	Zanclus cornutus	2,9	item	O
Valenciennea puellaris	3,5	extr	IM	Gempylidae			

Espèce	TL	Source	Groupe	Espèce	TL	Source	Groupe
Diplospinus multistriatus	4,0	item	PF	Pervagor sp.	2,7	extr	O
Gempylus serpens	4,4	item	PF	Pseudalutarius nasicornis	2,9	NC	O
Lepidocybium flavobrunneum	4,3	item	PF	Balistidae			
Nealotus tripes	4,2	item	PF	Balistidae spp.	3,2	extr	IM
Neopinnula orientalis	4,2	item	PF	Abalistes stellaris	3,6	NC	IM
Nesiarchus nasutus	4,2	item	PF	Balistapus undulatus	3,4	item	IM
Promethichthys prometheus	4,2	item	PF	Balistoides conspicillum	3,3	item	IM
Rexea prometheoides	4,2	item	PF	Balistoides viridescens	3,3	item	IM
Ruvettus pretiosus	4,1	item	PF	Melichthys niger	2,4	diet	O
Thyrsitoides marleyi	4,2	item	PF	Melichthys vidua	3,4	item	IM
Trichyuridae				Odonus niger	3,2	item	Z
Benthodesmus elongatus	3,7	item	IM	Pseudobalistes fuscus	3,5	NC	IM
Trichiurus lepturus	4,5	NC	P	Rhinecanthus aculeatus	3,3	diet	O
Scombridae				Rhinecanthus rectangulus	3,1	diet	O
Acanthocybium solandri	4,5	diet	P	Sufflamen bursa	3,1	diet	IM
Euthynnus affinis	4,5	diet	P	Sufflamen chrysopterus	3,4	item	IM
Grammatoryncus bilineatus	4,3	item	P	Sufflamen fraenatus	3,4	NC	IM
Gymnosarda unicolor	4,5	item	P	Xanthichthys auromarginatus	3,0	item	Z
Katsuwonus pelamis	4,4	diet	P	Ostraciidae			
Rastrelliger kanagurta	4,5	diet	P	Lactoria cornuta	3,5	item	IS
Scomberomorus commerson	4,5	NC	P	Lactoria diaphana	3,5	item	IS
Thunnus alalunga	4,4	diet	P	Lactoria fornasini	3,5	extr	IS
Thunnus albacares	4,3	diet	P	Ostracion cubicus	3,4	item	IS
Thunnus obesus	4,5	diet	P	Ostracion meleagris	2,9	diet	O
Xiphiidae				Tetrosomus gibbosus	3,5	item	IS
Xiphias gladius	4,5	diet	P	Tetraodontidae			
Istiophoridae				Arothron hispidus	3,0	NC	IM
Istiophorus platypterus	4,5	item	P	Arothron immaculatus	2,5	item	O
Makaira indica	4,5	item	P	Arothron manilensis	3,3	NC	IM
Makaira mazara	4,5	item	P	Arothron mappa	2,8	item	O
Makaira nigricans	4,5	item	P	Arothron meleagris	3,4	diet	IS
Tetrapturus angustirostris	4,5	item	P	Arothron nigropunctatus	3,3	diet	IS
Tetrapturus audax	4,5	item	P	Arothron stellatus	3,3	NC	IM
Centrolophidae				Arothron spp.	3,0	extr	IM
Hyperoglyphe antarctica	4,0	item	P	Canthigaster bennetti	2,5	item	O
Bothidae				Canthigaster compressa	3,5	item	
Asterorhombus intermedius	4,4	NC	P	Canthigaster coronata	3,1	diet	IM
Bothus mancus	4,4	diet	P	Canthigaster epilampra	3,1	item	IM
Bothus pantherinus	3,5	item	IM	Canthigaster jactator	2,9	diet	O
Bothidae spp.	3,7	extr	IM	Canthigaster janthinoptera	3,1	item	IM
Engyprosopon grandisquama	3,2	NC	IM	Canthigaster rivulata	2,9	extr	IM
Grammatobothus polyophthalmus	3,8	NC	IM	Canthigaster solandri	3,0	item	IM
Pleuronectidae				Canthigaster valentini	2,8	item	O
Samaris cristatus	3,5	item	IM	Canthigaster spp.	2,9	extr	IM
Soleidae				Lagocephalus sceleratus	3,6	NC	IM
Aesopia sp.	3,5	extr	IM	Sphoeroides pachygaster	4,2	item	P
Pardachirus pavoninus	3,1	item	IM	Torquigener hypselogeneion	3,6	NC	IM
Monacanthidae				Diodontidae			
Aluterus monoceros	3,5	diet	IM	Cyclichthys orbicularis	3,5	item	IM
Aluterus scriptus	2,8	diet	O	Diodon holocanthus	3,3	diet	IM
Amanes scopas	3,0	extr	IM	Diodon hystrix	3,4	diet	IM
Cantherhines dumerili	3,1	item	IM	Diodon liturosus	3,4	diet	IM
Cantherhines pardalis	3,5	item	IM	Lophodiodon calori	3,5	item	IM
Oxymonacanthus longirostris	3,3	diet	IS				
Paraluteres prionurus	2,7	item	O				
Paramonacanthus japonicus	2,8	item	O				
Pervagor aspricaudus	2,7	extr	O				
Pervagor janthinosoma	2,7	extr	O				
Pervagor melanocephalus	2,7	extr	O				

LES POISSONS DES RECIFS CORALLIENS DE NOUVELLE-CALÉDONIE :

estimations d'abondance, relations habitat-poissons, interactions trophiques et indicateurs écologiques

Résumé. Ce travail capitalise 20 ans d'acquisition de données sur les poissons des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. Son objectif est d'étudier l'influence de facteurs environnementaux sur la structure des peuplements. Outre l'amélioration des connaissances, sa finalité est la formalisation d'indicateurs écologiques pour la surveillance des récifs coralliens. Un premier travail se concentre sur les estimations d'abondance obtenues par comptage visuel des poissons en plongée avec relevé des distances de détection (transects en ligne). L'analyse de ces distances montre que les méthodes fondées sur le dénombrement total des poissons sur une surface limitée (transects en bande) sous-estiment la densité réelle des poissons récifaux. On propose finalement une stratégie d'estimation de la densité par modélisation de la probabilité de détection des poissons. Les analyses écologiques sont ensuite menées à différents niveaux d'organisation biologique. A l'échelle des populations, une étude réalisée dans les baies anthropisées de Nouméa permet d'expliquer la répartition des poissons-papillons (famille : *Chaetodontidae*) en fonction d'un gradient de complexité architecturale du substrat et d'un gradient d'hétérogénéité dans le recouvrement benthique. Ces deux gradients sont utilisés pour expliquer le rôle fonctionnel de la structure de l'habitat sur les poissons récifaux. A l'échelle des peuplements, la structure trophique de l'ichtyofaune est analysée dans des contextes environnementaux contrastés. La comparaison de profils d'abondance par niveau trophique montre que la structure trophique de l'ichtyofaune est caractéristique des habitats du lagon Sud-Ouest. Dans les baies de Nouméa, la forme de ces profils varie suivant un gradient d'eutrophisation. Sur la réserve marine du récif Aboré, ces profils soulignent l'influence probable de la pêche sur la structure trophique des peuplements. Enfin, à l'échelle de l'écosystème, un modèle de réseau trophique permet d'étudier les interactions entre les poissons et l'ensemble de la biocénose dans le lagon de l'atoll d'Ouvéa. Le modèle montre notamment que la prédation exerce une pression majeure sur l'équilibre écologique des communautés. A chaque niveau d'organisation, des descripteurs de l'ichtyofaune sont mis en perspective pour la formalisation d'indicateurs écologiques dans un cadre opérationnel.

Mots clés : Indo-Pacifique, poissons récifaux, comptages visuels en plongée, structure de l'habitat, écologie trophique, indicateurs écologiques.

FISHES ON THE CORAL REEFS OF NEW CALEDONIA:

Abundance estimates, fish-habitat relationships, trophic interactions and ecological indicators

Abstract. This work takes advantage of a 20-years data collection on the coral-reef fishes of New Caledonia. The aim is to study the influence of environmental factors on the structure of fish assemblages. Apart from the improvement of scientific knowledge, the purpose of this work is to develop ecological indicators for an operational use in coral-reef monitoring. As a first step, we explore the distance sampling method applied to underwater visual census of reef fishes (line transects). The analysis of distance data shows that fish density is underestimated with usual sampling methods based on the total count of fish over a bounded area (belt transects). A strategy is developed for estimating fish density from the modelling of their probability of detection. The ecological analyses are then performed at various levels of the ecological organisation. At the population level, a study carried out in the urban bays of Nouméa allows to explain the spatial distribution of butterflyfishes (family: *Chaetodontidae*) according to a gradient of architectural complexity of the substratum and a gradient of heterogeneity in benthic cover. These two gradients are used to explain the functional role of habitat structure on coral-reef fishes. At the community level, the trophic structure of fish assemblages is studied in contrasted environmental conditions. Fish abundance profiles per trophic level exhibit a well-defined shape by habitat type in the South-West lagoon. In Nouméa bays, the shape of these profiles varies according to a gradient of eutrophication. In the marine protected area of Aboré reef, they underline the probable influence of fishing on the trophic structure of fish assemblages. At the ecosystem level, a food-web model applied to the lagoon of Ouvéa atoll allows to study the trophic interactions between fish assemblages and other biological communities. The model suggests that predation pressure is a major controlling factor on the ecological equilibrium of fish assemblages. For each level of the ecological organisation, the prospect of using fish descriptors as ecological indicators is addressed.

Keywords: Indo-Pacific, coral-reef fish, underwater visual census, habitat structure, trophic ecology, ecological indicators.