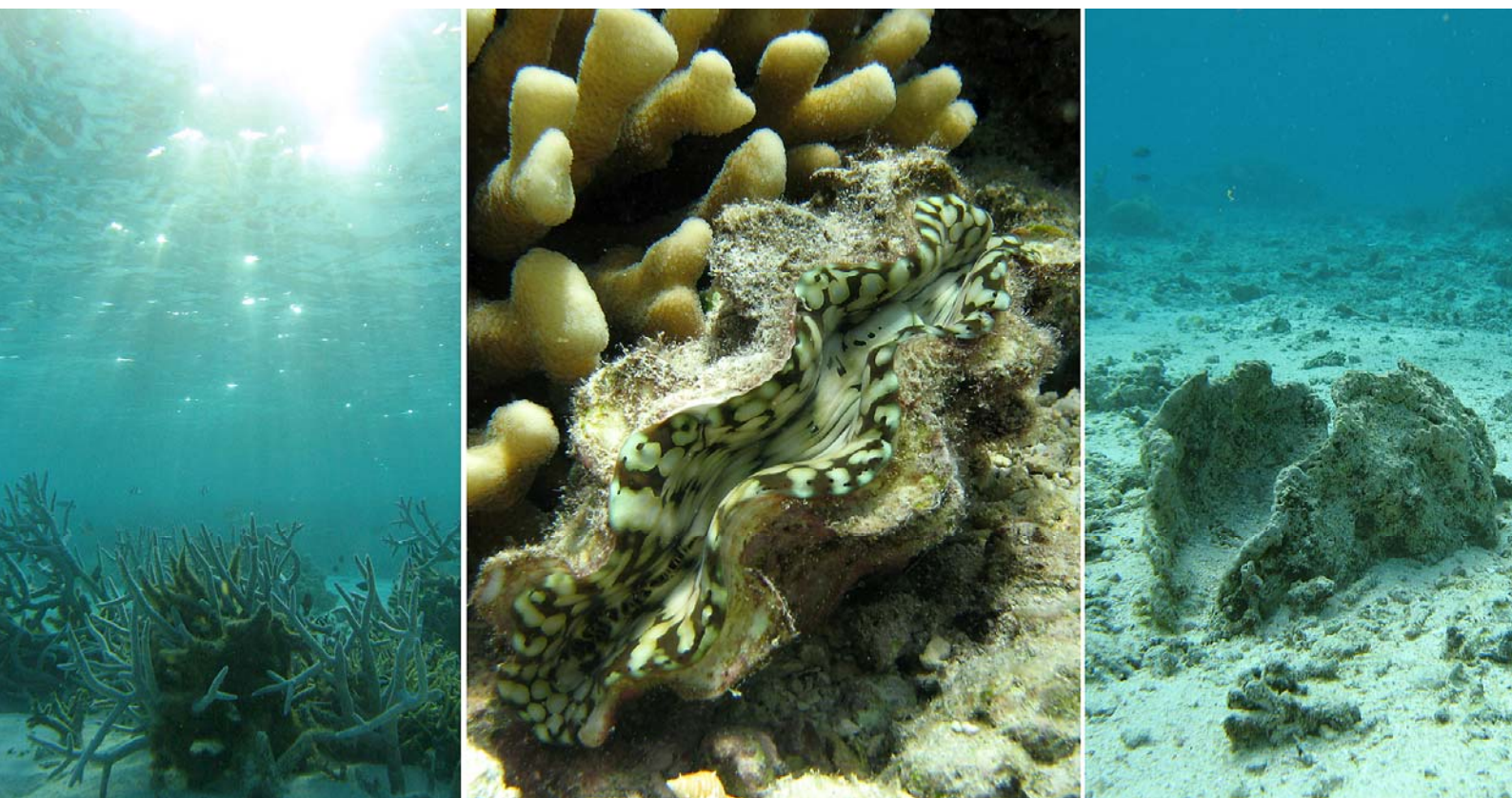


Les bénitiers en Nouvelle-Calédonie :

Volet statut des populations & habitat



P. Dumas, S. Andrefouët.

Les bénitiers en Nouvelle-Calédonie : volet statut des populations & habitat.

P. Dumas ⁽¹⁾, S. Andréfouët .

RESUME

*Pour répondre à la demande de la CITES et des Provinces de Nouvelle Calédonie, une étude de l'état des populations naturelles de Tridacnidae (*T. maxima*, *T. crocea*, *T. squamosa*, *T. derasa* et *H. hippopus*) a été réalisée à l'échelle du territoire. Sept sites (trois en province nord, 3 en province sud, un en province des îles) ont été retenus sur des critères de pression de pêche, d'abondance/diversité des habitats/populations et de données comparatives disponibles. 1310 stations correspondant à 2274 transects -soit une superficie totale de près de 23 ha de fonds récifaux- ont été échantillonnées. Au total, plus de 4 000 individus appartenant aux 5 espèces de Tridacnidae attendues ont été individuellement mesurés, avec des densités moyennes variant de 0 à 29 individus par station pour des tailles comprises entre 2.5 et 58 cm (toutes espèces confondues). En Nouvelle-Calédonie, les peuplements actuels de Tridacnidae des zones récifales peu profondes présentent un caractère globalement plurispécifique malgré une nette dominance de l'espèce *Tridacna maxima*, avec des populations contrastées dont la distribution spatiale actuelle résulte de la modulation par la pression de pêche d'une stratification naturelle liée à l'habitat. Quatre des cinq espèces recensées sur le territoire sont présentes à des densités moyennes faibles à très faibles, soulevant la question du renouvellement et du maintien de ces ressources dans un contexte de pression humaine croissante. Dans l'ensemble, les structures de taille observées confirment l'impact de la pêche à travers la raréfaction des individus de grande taille, de même que le caractère aléatoire du recrutement souligné par le déficit global de juvéniles observé à l'échelle des récifs de Nouvelle-Calédonie.*

Rappel – contexte

En Nouvelle-Calédonie, l'estimation précise de l'état de la ressource en bénitiers reste problématique : i) très peu d'études quantitatives ont été menées à grande échelle spatiale (échelle du territoire), ii) les données disponibles ont été généralement acquises à partir de méthodes/protocoles hétérogènes rendant les comparaisons hasardeuses, et iii) les facteurs environnementaux susceptibles d'influencer les distributions observées - en particulier l'habitat et la pression de pêche - sont rarement pris en compte.

L'objectif de ce volet est de présenter un état des populations de bénitiers à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie, en établissant pour chaque espèce une fourchette de valeurs représentatives en terme d'abondance, densité et structures de taille dans des contextes de pression de pêche fortement contrastés.

Ce volet cherchera également à préciser l'influence des paramètres de l'habitat sur la répartition des espèces/populations observée à l'échelle du territoire.

⁽¹⁾ pascal-paul.dumas@ird.fr
IRD – UR 128 CoReUS, Centre de Noumea.

Matériel & Méthodes

1. Sites d'étude

Au regard des dimensions du territoire et dans un souci pragmatique de faciliter l'acquisition de données les plus représentatives possibles à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie, les sites d'étude ont été sélectionnés sur les critères suivants :

- **Critère d'exploitation** : sites présentant un niveau d'exploitation contrasté au sein d'un gradient entre sites « témoins » (pression de pêche faible à nulle) et sites « impactés » (forte pression de pêche) ;
- **Critère d'abondance / diversité** : sites présentant un maximum d'habitats et d'espèces de bécotiers associées ;
- **Critère comparatif** : sites pour lesquels des données quantitatives sont déjà disponibles, ou au contraire sites d'intérêt particulier nécessitant l'acquisition de données (ex. Réserve Merlet) ;
- **Critère logistique** : sites minimisant les contraintes logistiques pour l'acquisition de données.

7 sites ont ainsi été retenus sur ces critères (cf. Fig. 1) :

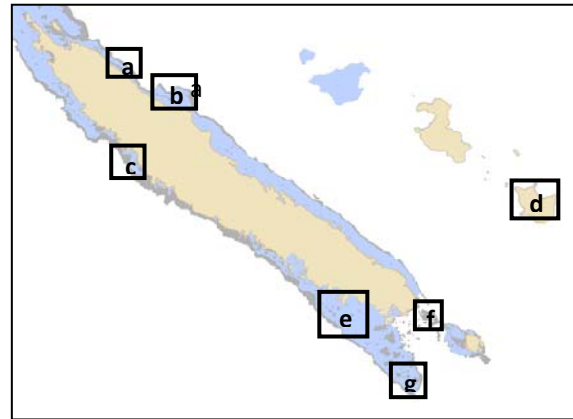


Figure 1. Sites du projet.

2. Etude des populations

Suite aux conclusions de l'étude bibliographique préliminaire et afin de disposer de données quantitatives fiables et comparables entre sites, **toutes les estimations réalisées dans le cadre de ce volet sont basées sur une méthode standardisée de type « belt transect ».**

Tableau 1. Sites retenues pour le projet IRD « Bécotiers NC ».

Site	Code	Localisation	Exploitation (estimée)
a. POUÉBO (dont récif de la Seine)	PB	Province Nord	Faible - modérée
b. HIENGHENE (dont récif Mengalia)	HG	Province Nord	Faible - modérée
c. KONE (plateau de Koniène)	KO	Province Nord	Modérée - forte
d. MARE	MAR	Province des Iles	Modérée - forte
e. LAGON SUD-OUEST	LSO	Province Sud	Forte
f. RESERVE MERLET	MER	Province Sud	Faible - nulle
g. CORNE SUD	CS	Province Sud	Faible

L'ensemble des opérations a été réalisé par une équipe de quatre compteurs opérant par équipes de deux depuis la surface, le long de transects standardisés de 100 m² (50m x 2m) se situant dans une gamme de profondeur de 0-5 m.

Le long de chaque transect, les bénitiers ont été activement recherchés ; tous les individus présents ont été identifiés à l'espèce, dénombrés et individuellement mesurés au demi-centimètre (largeur maximale des valves). Les coordonnées GPS de chaque transect ont été relevées (point de début et point de fin).

Sur le terrain, une « station » était ainsi définie par un ensemble de 1 à 3 transects répliqués (2 en moyenne) parallèles, espacés d'environ 5 m.

3. Détermination des habitats

Afin de disposer de données quantitatives fines concernant l'habitat, les stations ont été caractérisées quand cela était possible à l'aide de 17 variables de recouvrement obtenues à l'aide de la méthode photographique développée à l'IRD en 2007 (cf. Tableau 2). Pour chaque transect couvert, 25 clichés du substrat (un tous les deux mètres environ) ont été pris depuis la surface à l'aide d'un appareil 8 MPix placé dans un caisson étanche. Ces clichés ont été postérieurement traités à l'aide du logiciel CPCe suivant la procédure décrite par Dumas et al. (2009), en utilisant un ratio de 9 points par m² de substrat.

A plus large échelle spatiale, la caractérisation des habitats a été réalisée pour chaque station à partir de critères géomorphologiques issus de l'atlas des récifs (Andrefouët et al. 2005), suivant une classification à 2 niveaux (cf. Tableau 3).

Tableau 2. Variables d'habitat retenues pour la caractérisation des habitats à petite échelle.

Type de sédiment	Couverture
Vase	Corail massif
Sable	Corail digité
Débris (1-5 cm)	Corail tabulaire
Blocs (<100 cm)	Corail submassif
Dalle rocheuse	Corail branchu
Corail mort en place	Corail foliacé
	Corail encroûtant
	Coraux mous (Alcyonaires)
	Coraux de feu (Milleporidae)
	Herbier (phanérogames)
	Macroalgues

Tableau 3. Variables géomorphologiques retenues pour la caractérisation des habitats à large échelle.

Niveau 1	Niveau 2
Récif barrière externe	Pente externe
Récif barrière interne	Crête
Récif barrière imbriqué	Platier récifal
Récif frangeant	Escarpement
Massif corallien lagunaire	Terrasse
Massif corallien océanique	Terrasse avec escarpement
	Passé

Résultats

Sur l'ensemble du projet, **1310 stations** correspondant à 2274 transects ont été échantillonnées, soit **une superficie totale de près de 23 ha de fonds récifaux échantillonnés**.

Plus de 4 000 individus appartenant à 5 espèces de Tridacnidae ont été individuellement mesurés, avec des abondances variant de 0 à 29 individus par station pour des tailles comprises entre 2.5 et 58 cm (toutes espèces confondues).

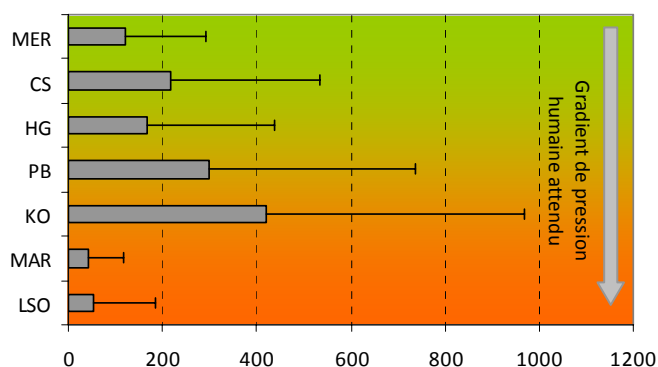


Figure 2. Densités moyennes par station pour les 7 sites échantillonnés, toutes espèces confondues. Densités exprimées en individus par hectare (moyennes + écart-types).

Tableau 4. Récapitulatif global des données d'abondance/densité par site et par espèce. TM *Tridacna maxima* ; TC *Tridacna crocea* ; TS *Tridacna squamosa* ; TD *Tridacna derasa* ; HH *Hippopus hippopus*.

Site	Nb stations	Surface totale (Ha)	Abondance totale (indiv.)	Densité moyenne par station (indiv.ha ⁻¹)					total
				TM	TC	TS	TD	HH	
CS	226	4.42	975	203.8	1.3	1.3	9.1	1.8	217.3
MER	156	3.79	471	104.7	1.1	6.2	8.7	5.5	120.8
KO	168	2.51	1047	406.3	0.3	3.6	4.5	4.5	419.2
PB	191	2.86	856	219.4	59.7	9.4	0.5	11.8	300.8
HG	191	2.86	458	143.7	17.5	4.7	0	0.5	166.4
LSO	142	1.58	87	44.4	0	7.5	0.7	0.2	52.8
MAR	236	4.72	198	39.8	0.2	1.1	0.8	0	41.9
<i>Total</i>	<i>1310</i>	<i>22.74</i>	<i>4092</i>						

1. Abondances et densité - généralités

A l'échelle des sites, les densités moyennes par station toutes espèces confondues varient entre 41.9 et 419.2 individus par hectare, avec une forte variabilité spatiale inter-sites (Kruskall-Wallis, N=1310, p<0.001).

Si les deux sites considérés comme subissant la plus forte pression de pêche (Lagon Sud-ouest, Maré) présentent effectivement les densités les plus faibles (Kruskall-Wallis, p<0.001), pour les autres les valeurs observées (non pondérées par l'habitat) ne reflètent pas forcément le gradient de pression humaine attendu.

De façon générale on observe une nette dominance quantitative de *T. maxima* par rapport aux autres espèces : sur l'ensemble de sites échantillonnés, les densités calculées varient en moyenne entre 39.8 et 406.3 individus par hectare. A l'échelle des sites, *T. maxima* représente ainsi 73 à 97% des individus observés sur les transects, tout habitats confondus.

La seconde espèce en terme d'abondance globale est *T. crocea*, dont les densités sont caractérisées par une variabilité spatiale très élevée due à une répartition géographique hétérogène. Cette espèce n'a été observée de façon significative que sur les deux stations échantillonnées sur la cote Est (PB et HG,

respectivement 59.4 et 17.5 individus par hectare).

Les trois autres espèces (*T. squamosa*, *T. derasa*, *H. hippopus*) présentent quant à elles des densités plus faibles, du même ordre de grandeur à l'échelle des sites (moins de 15 individus par hectare).

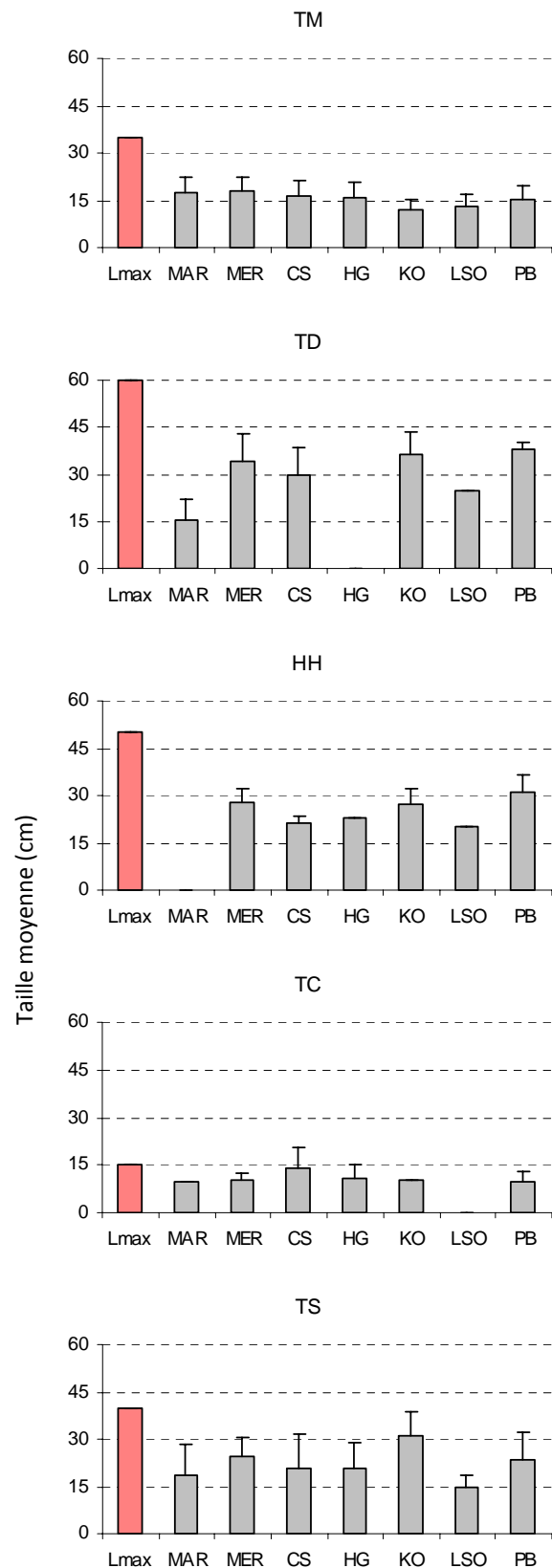
2. Tailles – généralités

Dans l'ensemble, la taille moyenne des individus par station présente des différences significatives entre les sites, plus ou moins marquée selon les espèces (ANOVAs, effet site significatif avec p variant de $p < 0.05$ à $p < 0.001$).

Pour les grande espèces préférentiellement ciblées par la pêche (*T. derasa*, *T. squamosa*, *H. hippopus*, effet site significatif avec $p < 0.001$, $p < 0.05$ et $p < 0.01$ respectivement) les tailles moyennes observées sont en général nettement inférieures aux tailles maximales rapportées dans la littérature, en particulier dans les sites considérés comme les plus exploités (Lagon Sud-ouest, Maré notamment, cf. Fig. 3).

TM montre également une distribution de taille présentant des variations spatiales marquées (ANOVA, $p < 0.001$), les individus les plus grands étant significativement trouvés dans les sites de Merlet, Corne Sud et Maré. Aucune différence significative n'a en revanche été observée pour TC.

Figure 3. Tailles moyennes (en cm) par station pour les 7 sites échantillonnés →
Tailles moyennes en cm (moyennes + écart-types) pour chaque espèce. L_{max} : taille maximale généralement considérée dans la littérature.



L'étude de la distribution des fréquences de taille des individus soulève la question du recrutement sur les sites échantillonnés. Dans l'ensemble, et malgré un effort d'échantillonnage considérable, très peu d'individus appartenant à des classes de tailles caractérisant des « juvéniles » ont pu être observés sur le terrain, quelle que soit l'espèce considérée.

Dans le cas de l'espèce dominante *Tridacna maxima*, seuls 3% des individus recensés mesurent moins de 4 cm, taille généralement considérée dans la littérature comme correspondant à la première maturité sexuelle de l'espèce pour la zone Pacifique Sud (cf. Fig. 3).

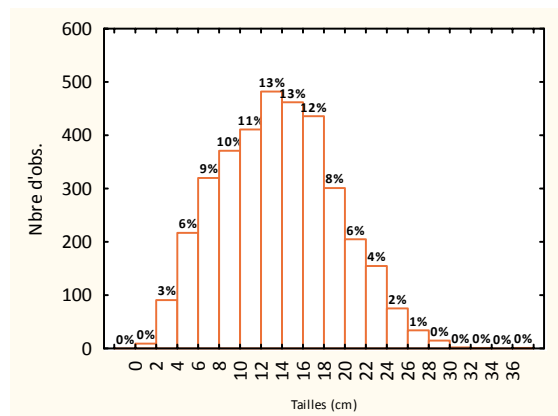
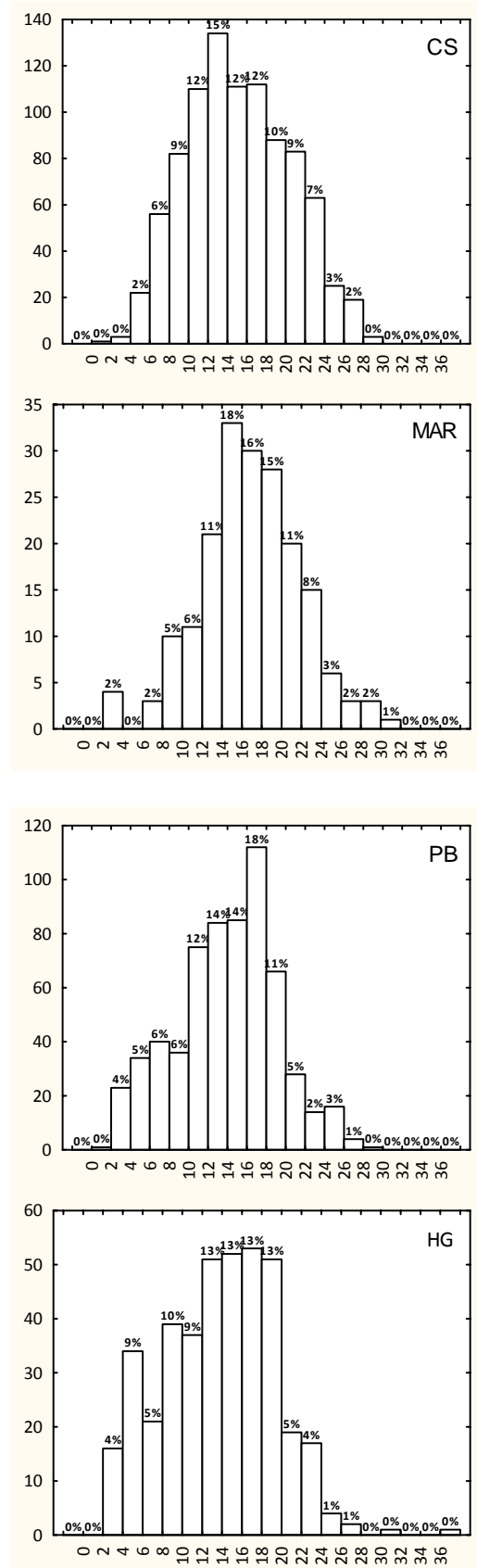


Figure 3. Distribution des fréquences de taille pour *T. maxima*, tout sites confondus (N = 3596 observations).

Dans l'ensemble, les populations échantillonnées apparaissent presque exclusivement constituées d'adultes potentiellement reproducteurs.

Ce déséquilibre démographique ne présente aucun caractère géographique marqué, étant très généralement observé sur l'ensemble des sites étudiés (Figures 4a à 4g).



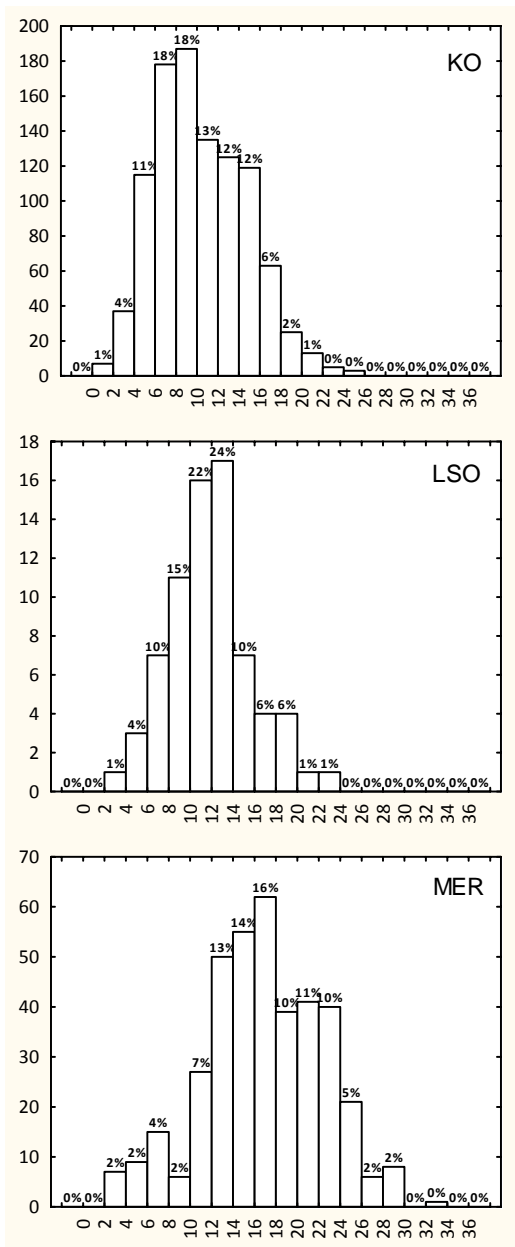


Figure 4a à 4g. Distributions de fréquence des taille de *T. maxima* par site. Axe x : classes de taille (en cm). Axe Y : nombre d'individus mesurés.

3. Récapitulatif par site

3.1 Pouébo

Sur la zone de Pouébo, 191 stations (286 transects) ont été échantillonnées, dont 48 avec couverture photographique détaillée.

Géomorphologie N1	Nbr stations
Massif Corallien Lagonaire	89
Récif Barrière Externe	88
Récif frangeant	14

A l'échelle de la zone, *T. maxima* est très largement dominant (93.7% des effectifs) et ubiquiste, avec d'importantes populations classant ce site en deuxième position en terme d'abondance et de densité (219.4 individus.ha⁻¹). L'originalité de la zone tient surtout à la présence de populations de *T. crocea* particulièrement abondantes par rapport aux autres sites (~60 individus.ha⁻¹, soit près de 20% des effectifs échantillonnés), essentiellement localisées au niveau des récifs frangeants de la zone.

T. squamosa a également été observé sur la zone, à de faibles niveaux de densités (9.4 individus.ha⁻¹).

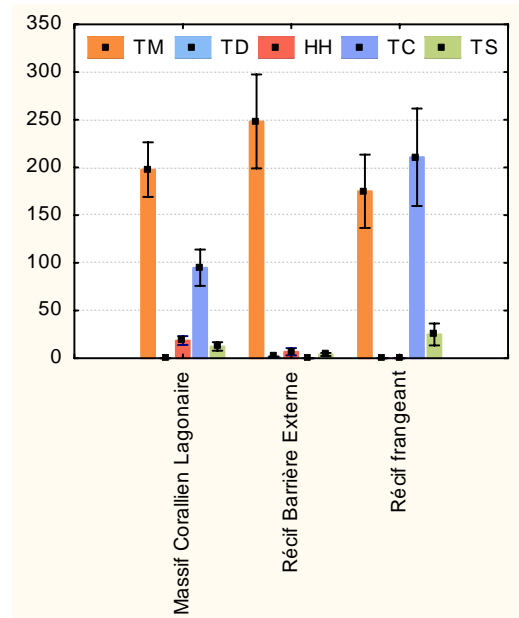


Figure 4a. Densités moyennes par station par espèce, site de Pouébo (individus par hectare, moyennes + erreurs-types).

Tableau 5a. Récapitulatif, site de Pouébo.

Abondances totales (individus), tailles / densité (moyennes + écart-types).

		HH	TC	TD	TM	TS
PB	Abondance	36	169	2	620	29
	Densité	11.8 (39)	59.7 (145.7)	0.5 (5.1)	219.4 (364.6)	9.4 (33.0)
	Taille	31.1 (5.5)	9.8 (3.0)	38.0 (2.0)	15.2 (4.5)	23.7 (8.5)



3.2 Hienghène

191 stations ont été échantillonnées sur la zone de Hienghène, dont 44 avec couverture photographique détaillée.

Géomorphologie N1	Nbr stations
non renseigné	2
Massif Corallien Lagonaire	20
Récif Barrière Externe	165
Récif Barrière Interne	4

De la même façon que pour Pouébo, ce site se démarque par la présence de populations de *T. crocea* (densité 17.5 indiv.ha⁻¹), presque exclusivement localisées au niveau du récif barrière. *T. maxima* est présent à des niveaux de densité intermédiaires (143.7 individus.ha⁻¹) et domine largement les peuplements (83.9% des effectifs) ; l'espèce se rencontre principalement au niveau des récifs barrière internes.

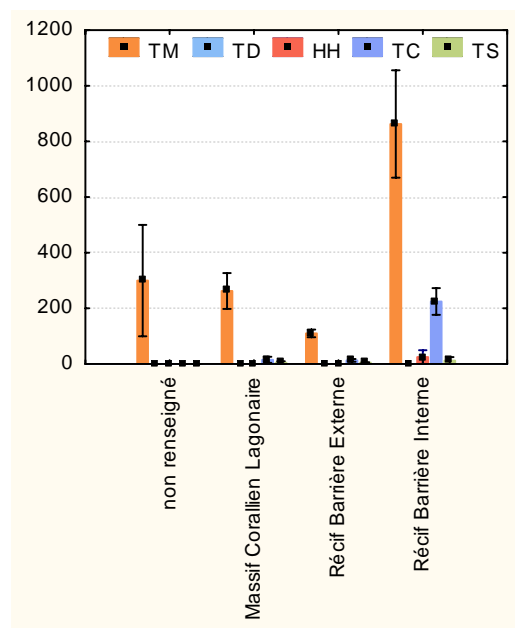


Figure 4b. Densités moyennes par station par espèce, site de Hienghène (*individus par hectare, moyennes + erreurs-types*).

Tableau 5b. Récapitulatif, site de Hienghène.
Abondances totales (individus), tailles / densité (moyennes + écart-types).

		HH	TC	TD	TM	TS
HG	Abondance	1	45	0	399	13
	Densité	0.5 (7.2)	17.5 (67.2)	0 (-)	143.7 (229.0)	4.7 (23.0)
	Taille	23 (0)	10.6 (4.3)	- (-)	15.6 (5.1)	21.0 (8.0)



3.3 Koné (plateau de Koniène)

168 stations ont été échantillonnées sur le site de Koné, principalement localisées autour de la zone du plateau de Koniène. En raison d'une panne de matériel, seules 17 stations ont fait l'objet d'une couverture photographique.

Géomorphologie N1	Nbr stations
non renseigné	1
Massif Corallien Lagonaire	9
Récif Barrière Externe	80
Récif Barrière Interne	78

Sur la zone, *T. maxima* est particulièrement abondant avec une densité moyenne de l'ordre de 400 individus.ha⁻¹, très largement supérieure aux valeurs observées sur les autres sites étudiés. L'espèce représente 96.9% des peuplements de Tridacnidae échantillonnés sur la zone, et est particulièrement abondante au niveau des massifs coralliens lagonaires et du récif barrière.

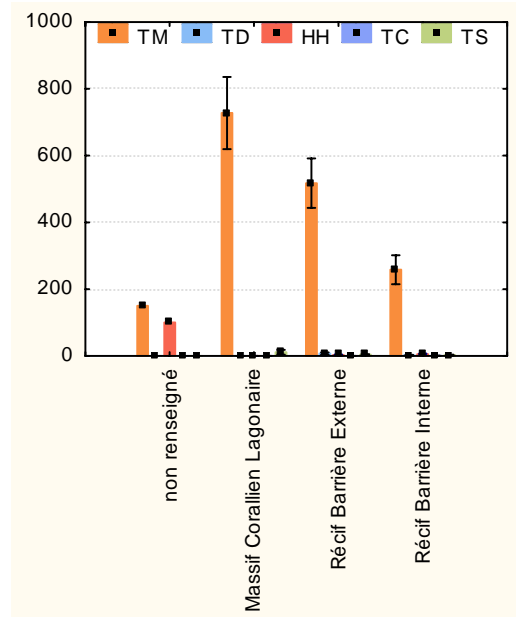
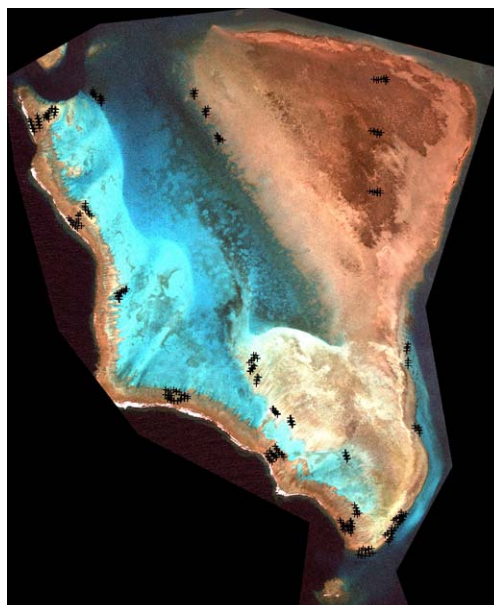


Figure 4c. Densités moyennes par station par espèce, site de Koné (individus par hectare, moyennes + erreurs-types).

Tableau 5c. Récapitulatif, site de Koné. Abondances totales (individus), tailles / densité (moyennes + écart-types).

		HH	TC	TD	TM	TS
KO	Abondance	13	1	9	1015	9
	Densité	4.5 (18.8)	0.3 (3.8)	4.5 (22.4)	406.3 (548.5)	3.6 (16.0)
	Taille	27.1 (5.4)	10.5 (0)	36.4 (7.1)	12.0 (3.0)	30.8 (8.0)



3.4 Maré

236 stations ont été échantillonnées sur Maré, dont 110 avec couverture photographique détaillée.

Géomorphologie N1	Nbr stations
Massif Corallien Lagonaire	5
Récif Barrière Externe	226
Récif frangeant	2
Massif Corallien Océanique	3

T. maxima domine très largement les peuplements de Tridacnidae de la zone (94.9% des effectifs échantillonnés), mais les densités moyennes observées sont particulièrement faibles (de l'ordre de 40 individus.ha⁻¹ sur l'ensemble du site). A l'échelle des zones échantillonnées, les populations apparaissent très inégalement réparties spatialement et se concentrent majoritairement dans la partie nord-est de l'île (Cap Roussen, baie de l'Allier) et la partie sud-ouest (Wabao).

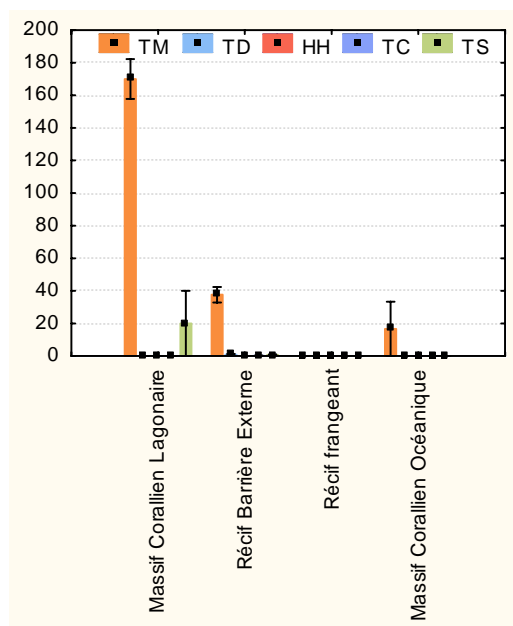


Figure 4d. Densités moyennes par station par espèce, site de Maré (individus par hectare, moyennes + erreurs-types).

Tableau 5d. Récapitulatif, site de Maré. Abondances totales (individus), tailles / densité (moyennes + écart-types).

		HH	TC	TD	TM	TS
MAR	Abondance	0	1	4	188	5
	Densité	0 (-)	0.2 (3.2)	0.8 (6.5)	39.8 (73.4)	1.1 (8.5)
	Taille	- (-)	10 (0)	15.6 (6.5)	17.6 (4.7)	18.4 (9.9)



3.5 Lagon Sud-ouest

142 stations ont été échantillonnées sur 6 sites accessibles à la pêche du lagon SO, dont 47 avec couverture photographique détaillée.

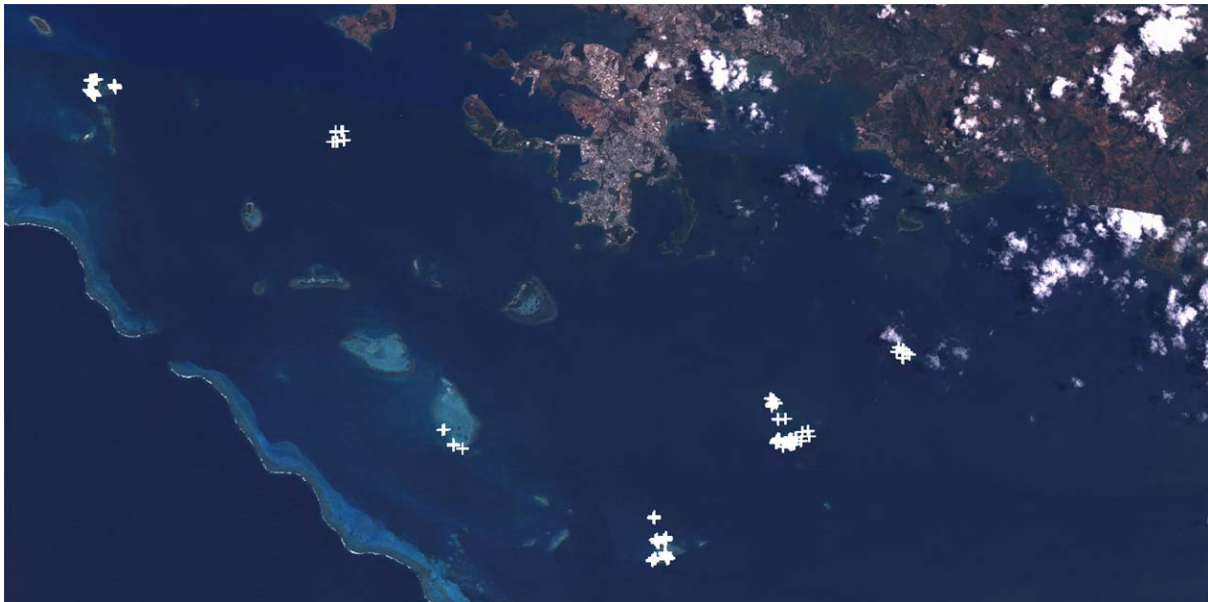
Zones	Nbr stations
Bancs du Nord	43
Bancs de l'Ouest	43
Mbo	36
Kae	6
Récif Goëlands	8
Récif du Prony	6

Dans l'ensemble, les abondances et les densités particulièrement faibles de Tridacnidae (toutes espèces confondues) confirment l'hypothèse d'une pression de pêche marquée sur la ressource en bénitiers dans la zone. 83.9% des individus observés appartiennent à l'espèce *T. maxima*, avec une abondance moyenne mesurée de l'ordre de 44 individus.ha⁻¹.

Quelques populations de *T. squamosa* ont également été observées sur la zone, à de faibles niveaux de densité (7.5 individus.ha⁻¹, soit 13.8% des effectifs échantillonnés).

Tableau 5e. Récapitulatif, Lagon Sud-ouest.
Abondances totales (individus), tailles / densités (moyennes + écart-types).

		HH	TC	TD	TM	TS
LSO	Abondance	1	0	1	73	12
	Densité	0.2 (2.8)	0 (-)	0.7 (8.4)	44.4 (128.4)	7.5 (30.7)
	Taille	20 (0)	- (-)	25 (0)	13.1 (3.8)	15.0 (3.3)



3.6 Merlet

156 stations ont été échantillonnées dans la réserve Merlet, dont 57 avec couverture photographique détaillée.

Géomorphologie N1	Nbr stations
non renseigné	6
Récif Barrière Externe	5
Massif Corallien Océanique	145

T. maxima domine les peuplements de Tridacnidae de la zone (82.1% des effectifs), avec des densités modérées comparées à l'ensemble des sites échantillonnés (100 individus.ha⁻¹). L'espèce de grande taille *T. derasa* représente 7.2% des individus, soit une densité moyenne de 8.5 individus.ha⁻¹ (la plus élevée de celles mesurées sur l'ensemble des sites).

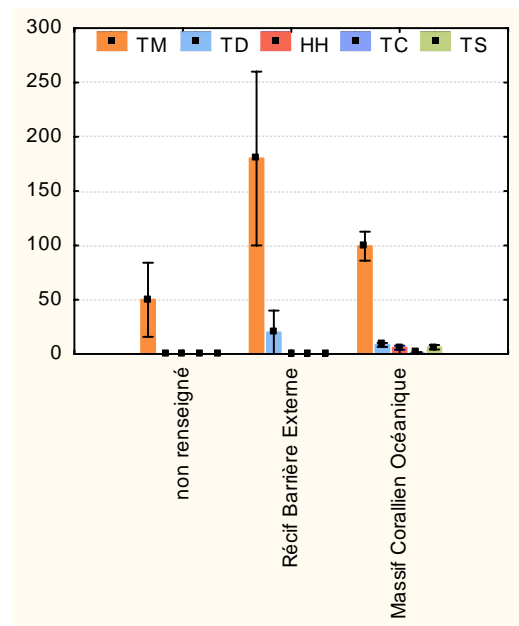
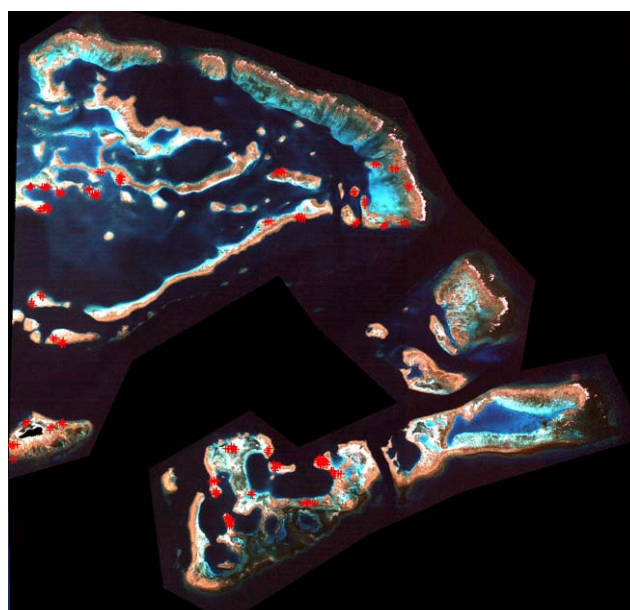


Figure 4e. Densités moyennes par station par espèce, Réserve Merlet (individus par hectare, moyennes + erreurs-types).

Tableau 5f. Récapitulatif, Réserve Merlet.
Abondances totales (individus), tailles / densités (moyennes + écart-types).

		HH	TC	TD	TM	TS
MER	Abondance	21	5	34	387	24
	Densité	5.4 (21.1)	1.1 (6.7)	8.5 (22.6)	100 (158.4)	5.8 (24.0)
	Taille	27.7 (4.4)	10.4 (2)	34.1 (8.6)	18.2 (4.3)	24.4 (6.4)



3.7 Corne Sud

226 stations ont été échantillonnées en corne sud, dont 90 avec couverture photographique détaillée.

Géomorphologie N1	Nbr stations
Massif Corallien Lagonaire	95
Récif Barrière Imbriqué	41
Récif Barrière Externe	90

D'importantes populations de *T. maxima* ont été observées sur la zone (densité moyenne >200 individus.ha⁻¹), réparties spatialement entre les récifs barrière et les massifs lagonaire dispersés dans la zone.

Avec la réserve Merlet, ce site se démarque par la présence de populations (restreintes) de *T. derasa* sur la zone (densité moyenne 9.1 individus.ha⁻¹). Fortement ciblée par la pêche, cette espèce est virtuellement absente des autres zones échantillonnées.

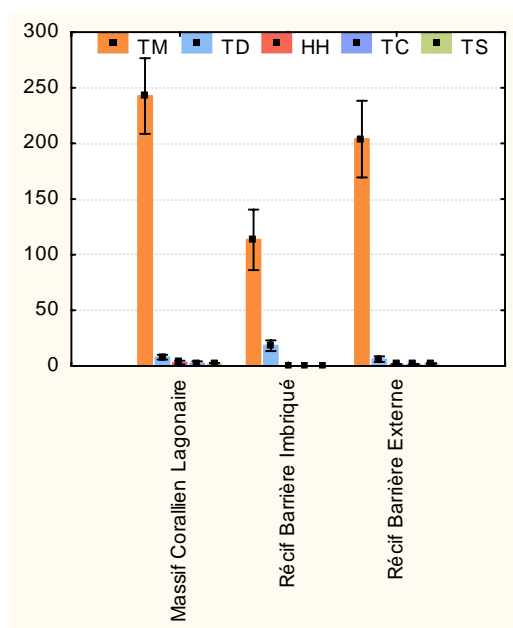
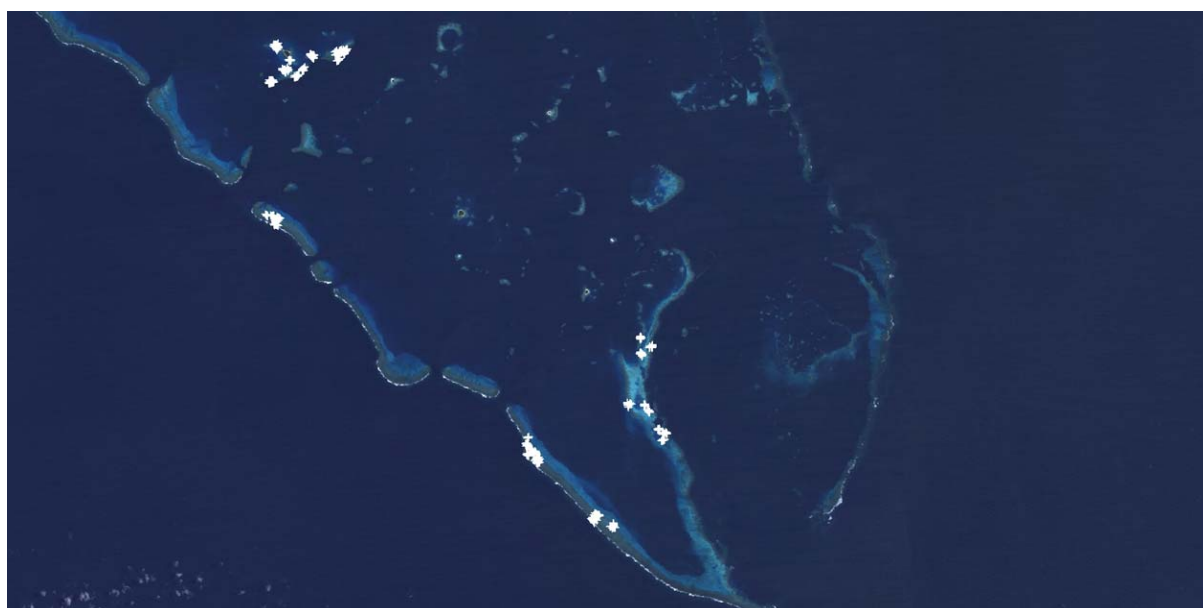


Figure 4f. Densités moyennes par station par espèce, Corne sud (individus par hectare, moyennes + erreurs-types).

Tableau 5g. Récapitulatif, Corne sud.
Abondances totales (individus), tailles / densités (moyennes + écart-types).

		HH	TC	TD	TM	TS
CS	Abondance	8	6	41	914	6
	Densité	1.8 (11.4)	1.3 (14.0)	9.1 (24.3)	203.8 (308.9)	1.3 (9.3)
	Taille	21.2 (2.4)	14.2 (6.2)	30.0 (8.3)	16.5 (4.5)	20.9 (10.8)



4. Influence de l'habitat

Remarque : l'étude des relations espèces/habitat a été effectuée en écartant les sites de Maré (MAR) et lagon sud-ouest (LSO), du fait de la pression de pêche marquée fortement susceptible de biaiser la distribution spatiale des populations échantillonnées.

A grande échelle spatiale (structure géomorphologique – Niveau N1), la classification des stations met généralement en évidence des différences de densité significatives entre les habitats pour l'ensemble des 5 espèces recensées. Ceci dit, ramenés par classe d'habitat les faibles effectifs observés pour la plupart des espèces à l'exception de *Tridacna maxima* ne permettent pas de généraliser les relations observées.

Pour *T. maxima*, si les résultats mettent en évidence des densités de population significativement plus élevées au niveau des massifs coralliens lagunaires, la forte variabilité observée par ailleurs ne permet pas de conclure à des préférences marquées en terme d'habitat récifal à cette échelle (Fig. 5).

Aux échelles géomorphologiques intermédiaires (croisement des niveaux N1 & N2), *T. maxima* apparaît relativement peu structuré spatialement, avec des populations distribuées dans de nombreux habitats récifaux (Fig. 6). En dépit d'effectifs limités pour certaines des classes étudiées, des densités significativement plus élevées sont cependant observées au niveau de la pente externe, de la crête et des escarpements de récifs barrière internes.

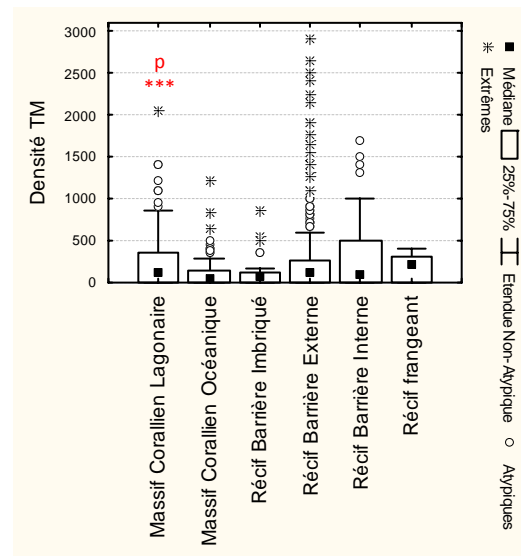


Figure 5. Densités moyennes de *T. maxima* par habitat géomorphologique (N1) (médianes + dispersion).

Tableau 6. Influence de la géomorphologie – N1

Densités (moyennes + écart-types) par classe.

Résultat des tests de Kruskal-Wallis (***) $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$.

Classification N1	Nbr stations	HH	TC	TD	TM	TS
Massif Corallien Lagonaire	213	9.2 (31.4)	42.0 (125.7)	3.5 (14.5)	246.2 (318.1)	6.8 (29.7)
Récif Barrière Imbriqué	41	0.0 (0)	0.0 (0)	18.3 (31.1)	113.4 (173.9)	0.0 (0)
Récif Barrière Externe	428	2.2 (17.8)	5.3 (38.6)	3.2 (18)	235.2 (425.7)	3.6 (18.2)
Récif Barrière Interne	82	6.1 (22.8)	11.6 (52.3)	1.8 (12.3)	287.8 (402.9)	3.0 (14.4)
Récif frangeant	14	0.0 (0)	210.7 (191.3)	0.0 (0)	175.0 (143.8)	25.0 (42.7)
Massif Corallien Océanique non renseigné	145 9	5.9 (21.9) 11.1 (33.3)	1.2 (6.9) 0.0 (0)	8.5 (22.1) 0.0 (0)	99.3 (160.4) 116.7 (162)	6.3 (24.9) 0.0 (0)
Test Kruskal-Wallis		***	**	***	***	***

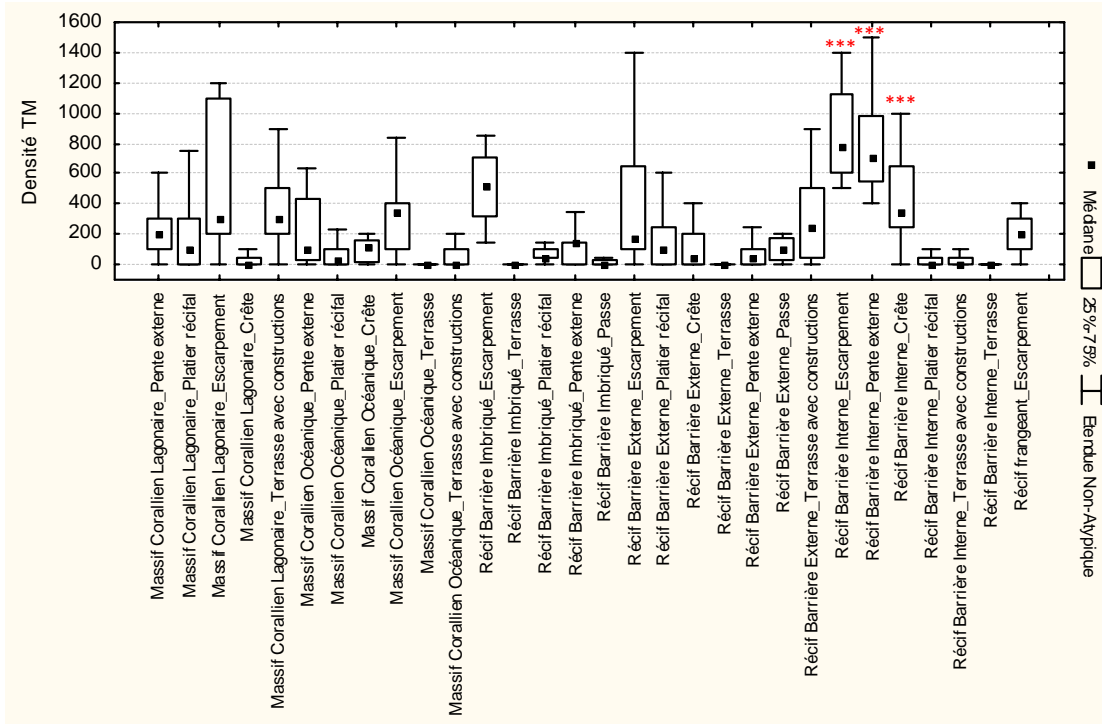


Figure 6. Densités moyennes de *T. maxima* par habitat géomorphologique, niveau « intermédiaire » (N1+N2) (médianes + dispersion).

A plus petite échelle (locale, <100m) également, les populations de *T. maxima* apparaissent partiellement structurées par l'habitat défini au niveau du transect.

Trois variables sur les 17 considérées influencent de façon significative la répartition spatiale de l'espèce : le recouvrement en corail massif constitue le facteur principal de structuration ($p < 0.001$, explique 15% de la variabilité globale), suivi de façon beaucoup moins marquée la présence de blocs ($p < 0.05$, 2% de la variabilité expliquée) et de coraux mous ($p < 0.05$, 3% de la variabilité) (modèle de régression multiple, $R^2 = 0.20$, $p < 0.0001$, cf. tableau 7).

Tableau 7. Influence de l'habitat à l'échelle du transect sur les densités de *T. maxima*. Variables retenues par un modèle de type régression multiple, 17 variables x 256 observations. (***) $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$.

	Bêta	B	Contribution
Corail massif	0.364	0.349	0.15 ***
Blocs	0.141	0.156	0.02 *
Coraux mous	0.123	0.125	0.03 *

Conclusion

Dans l'ensemble, les résultats obtenus sur les 1310 stations / 2271 transects des 7 zones échantillonnées confirment et complètent les tendances mises en évidence lors de la synthèse bibliographique de début de projet.

En moyenne, les densités les plus élevées sont observées pour les deux espèces de petite taille (*Tridacna maxima* et *Tridacna crocea*), vraisemblablement les moins ciblées par la pêche du fait de leurs caractéristiques écologiques spécifiques (encastrement dans les récifs rendant l'extraction plus difficile, petite taille des adultes).

opposant clairement la côte Est et la côte Ouest. Les populations apparaissent très majoritairement concentrées au niveau des stations de la côte Est, avec des densités moyennes de l'ordre de la centaine d'individus par hectare, pouvant cependant atteindre plusieurs milliers (voire dizaines de milliers pour certaines zones localisées) d'individus par hectare. Les préférences de *T. crocea* en terme d'habitat ne peuvent que très partiellement expliquer ce type de distribution, qui apparaît plutôt comme une conséquence directe de l'écologie de l'espèce, les individus fortement enchâssés dans le substrat présentant généralement un comportement grégaire assez caractéristique.

Tableau 7. Densités - synthèse globale.

Valeurs de densité (individus.ha⁻¹) par transect et par espèce (moyennes, extremums et écart-types).

¹ données de terrain acquises dans le cadre du projet ; ² données bibliographiques pour la NC

	(Densité/ha)	Tridacna maxima	Tridacna crocea	Tridacna squamosa	Tridacna derasa	Hippopus hippopus
DONNEES DU PROJET ¹ (2271 transects)	Moyenne	158.4	10	4.3	4	3.5
	Minimum	0	0	0	0	0
	Maximum	3500	1000	300	300	500
	Ecart-type	322.8	62.7	24.1	21.3	22.9
DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES ² (404 transects)	Moyenne	333	400	10	2	1
	Minimum	0	0	0	0	0
	Maximum	7 458	20 167	240	80	160
	Ecart-type	779	2 182	34	8	11

A l'échelle du territoire, *Tridacna maxima* est l'espèce la plus fréquemment rencontrée, dominant très généralement en nombre les peuplements de Tridacnidae présents sur la quasi-totalité des récifs des zones étudiées. Il s'agit d'une espèce clairement ubiquiste, dont les préférences assez larges en terme d'habitat expliquent la présence dans l'ensemble des sites et des habitats échantillonnés. Les densités s'expriment en moyenne en centaines d'individus par hectare dans la gamme de profondeurs retenue pour cette étude (0-5m, gamme considérée représentative de la grande majorité des activités de pêche ciblant les bénitiers sur le territoire).

La seconde espèce en terme de densités est *Tridacna crocea*, dont la répartition spatiale présente de fortes disparités géographiques

Les trois autres espèces recensées en Nouvelle-Calédonie (*remarque : Tridacna tevoroa, signalé en une seule occasion sur le territoire, n'a pas été observé durant ce projet*) présentent toutes des distributions spatiales globalement hétérogènes selon les sites/habitats étudiés, avec des densité sestimées inférieures à 10 individus par hectare en moyenne dans la gamme de profondeurs échantillonnée.

Il s'agit de fait d'une situation préoccupante pour la conservation de ces espèces, dans la mesure où les recherches récentes ont clairement démontré l'influence directe des densités d'adultes reproducteurs sur le succès reproductif et le recrutement d'un nombre croissant de macroinvertébrés récifaux (ex. Ettinger-Epstein et al. 2008, Hadfield & Paul

2001). En effet, les signaux chimiques émis par les groupements d'individus semblent constituer un processus crucial pour la synchronisation des pontes et le succès de la reproduction en milieu récifal ouvert ; il en va de même pour l'attraction des larves et l'installation des jeunes recrues sur les habitats favorables à l'espèce. A l'extrême, cette situation pourrait à terme conduire à l'extinction des populations naturelles de Tridacnidae sur le territoire, en particulier si les densités tombent sous un seuil critique - actuellement non identifié - sous lequel le succès de la reproduction n'est plus garanti (phénomène connu sous le nom d'« effet Allee », ex. voir Stephens *et al.* 1999).

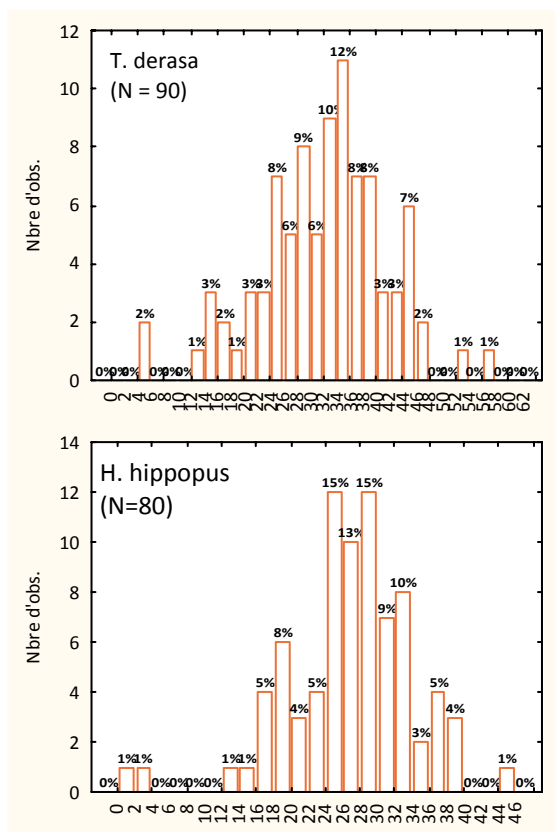


Figure 7. Distribution des fréquences de taille pour (a) *Tridacna derasa* et (b) *Hippopus hippopus*, tout sites confondus.

Il s'agit d'un scénario à prendre d'autant plus au sérieux que les distributions de taille observées pour l'ensemble des espèces concernées démontrent une absence quasi-totale de juvéniles au sein des populations échantillonnées (figure 7, voir aussi figure 3). L'hypothèse de juvéniles présents sur les

transects mais non détectés de façon systématique apparaît peu plausible, non seulement en raison des méthodes spécifiques employées (comptages visuels très proches du substrat, déplacement lent à la palme), mais aussi de l'expérience des compteurs recherchant spécifiquement les juvéniles.

Il importe néanmoins de relativiser ces conclusions dans la mesure où :

- i) les populations naturelles de ces espèces ne se limitent pas à la gamme de profondeurs ciblée dans ce projet (0 – 5m). A l'exception de *H. hippopus* inféodé aux zones sableuses et sablodétritiques peu profondes, la distribution verticale des Tridacnidae peut s'étendre jusqu'à une vingtaine de mètres de profondeur. La présence de populations naturellement « protégées » de la pêche dans ces zones plus profondes constitue de fait une certitude à l'échelle du territoire, même si elle n'est pas quantifiée.
- ii) A l'exception de *T. maxima* pour lequel le nombre élevé d'individus mesurés (N=3596) constitue un échantillonnage robuste et suffisamment représentatif, les très faibles effectifs enregistrés pour les autres espèces ne permettent pas de conclure avec la même certitude à l'absence généralisée de juvéniles (N<100 pour *T. derasa*, *T. maxima* et *H. hippopus*). Dans le meilleur des cas, il n'en reste pas moins que ces résultats confirment à minima le caractère hautement erratique et temporellement irrégulier du recrutement des bédouilles en Nouvelle-Calédonie, confirmant les tendances observées par ailleurs dans l'ensemble du Pacifique (ex. Lucas 1994).

En Nouvelle-Calédonie, les peuplements actuels de Tridacnidae des zones récifales peu profondes présentent donc un caractère

globalement plurispécifique, avec des populations contrastées dont la distribution spatiale actuelle résulte de la modulation par la pression de pêche d'une stratification naturelle liée à l'habitat. Quatre des cinq espèces recensées sur le territoire sont présentes à des densités moyennes faibles à très faibles, soulevant la question du renouvellement et du maintien de ces ressources dans un contexte de pression humaine croissante. Dans l'ensemble, les structures de taille observées confirment l'impact de la pêche à travers la raréfaction des individus de grande taille, de même que le caractère aléatoire du recrutement souligné par le déficit global de juvéniles observé à l'échelle des récifs de Nouvelle-Calédonie.

L'espèce majoritaire *Tridacna maxima*, jusqu'à présent abondante car peu attractive pour les pêcheurs, présente également les signes d'un début d'exploitation opportuniste lié à la raréfaction des espèces prioritairement ciblées par les pêcheurs (*T. derasa*, *H. hippopus*).

Du fait de leurs caractéristiques écologiques particulières (développement lent, maturité sexuelle tardive, recrutement aléatoire fortement dépendant de la présence de conspécifiques, détectabilité élevée, absence de mobilité), les bénitiers constituent un groupe d'espèces particulièrement vulnérable vis-à-vis des activités humaines. Autrefois largement distribuées dans l'ensemble du Pacifique, leur exploitation non maîtrisée se traduit aujourd'hui par un recul généralisé des populations de bénitiers de la totalité des pays insulaires de la région, avec des populations parfois au bord de l'extinction à l'échelle locale, voire régionale (ex. cas du bénitier *Tridacna gigas*) (Raymakers et al. 2004). Si en Nouvelle-Calédonie la situation de la ressource en bénitier apparaît préoccupante à l'heure actuelle, de nombreux facteurs positifs (superficie des récifs, diversité des habitats favorables, existence de mesures de gestion de la ressource, mesures de régulation de la pêche, présence de populations profondes préservées) permettent toutefois d'en nuancer les perspectives, à condition toutefois qu'un ensemble de mesures adaptées soit rapidement adopté afin d'enrayer le déclin de

cette ressource traditionnelle à forte valeur économique, culturelle et patrimoniale.

Remerciements

Ce projet n'aurait pu être réalisé sans la participation active de C. Peignon, A. Gilbert, G. Moutham, M. Dalleau, L. Maurel et S. Andrefouët pour les échantillonnages de terrain. Tous nos remerciements aux équipages des moyens côtiers navigants de l'IRD, en particulier S. Tereua pour les missions en côte Est. Nous adressons également notre gratitude à S. Faninoz (WWF / Province Nord de Nouvelle-Calédonie) ainsi qu'à Michel Falco (direction du service d'Etat de l'Agriculture, de la Forêt et de l'Environnement).

Ce travail a été réalisé au sein de l'UR CoRéUs (« Biocomplexité des Ecosystèmes coralliens de l'Indo-Pacifique »), centre IRD de Nouméa.

Bibliographie

Andréfouët Serge, Torres-Pulliza D., Dosdane M., Kranenburg C., Murch B., Muller-Karger F.E. & Robinson J.A. (2005). Atlas des récifs coralliens de Nouvelle Calédonie. IRD Nouméa. IFRECOR, 26 p. + 22 p.

Dumas, P., Bertaud, A., Peignon, C., Leopold, M. & Pelletier, D. (2009). A "Quick and Clean" Photographic Method for the Description of Coral Reef Habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 368 (2):161-168.

Ettinger-Epstein, P., Whalan, S., Battershill, C. N. & De Nys, R. (2008). A Hierarchy of Settlement Cues Influences Larval Behaviour in a Coral Reef Sponge. *Marine Ecology-Progress Series*. 365:103-113.

Hadfield, M. G. & Paul, V. J. (2001). Natural chemical cues for settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. McClintock, J. B. and Baker, B. J. *Marine chemical ecology*. Boca Raton: CRC Press; pp. 431-461.

Raymakers, C.; Ringuet, S.; Phoon, N., & Sant, G. (2004). Review of the Exploitation of Tridacnidae in the South Pacific, Indonesia and Vietnam. Brussels, Belgium: Technical report submitted to the European Commission, TRAFFIC Europe.

Stephens, P. A., Sutherland, W. J. & Freckleton, R. P. (1999). What Is the Allee Effect? *Oikos*. 87(1):185-190.