

Université sciences et techniques du Languedoc

Master Sciences et Techniques

Mention « Ecologie Biodiversité »

Spécialité « Biodiversité Evolution »

Parcours « Ecosystèmes »

Structure démographique et génétique des bénitiers *Tridanca maxima* en Nouvelle-Calédonie

McREYNOLDS, Colin

Stage de M2

Pascal DUMAS et Cécile FAUVELOT

Chargés de recherche - écologie des invertébrés et génétique des populations

UR 227 COREUS 2

« Approche écosystémique des Communautés Récifales et de leurs Usages dans le Pacifique insulaire »

IRD NOUVELLE CALÉDONIE

Abstract

The biology and ecology of the giant clams *Tridacna maxima* (Röding 1798) is strongly influenced by their environmental. Here, we measured several environmental factors: sedimentation rate, hydrodynamics, and habitat composition and examined their effects on the population density, coefficient of variation (CV) and survival of 9 different transects over 3 reefs. Sedimentation rate was estimated with sediment traps, hydrodynamics was estimated using the “clod card” method, and habitat cover was determined using photographic data analysis. Ordination of the photographic data was necessary, and a Principal Component Analysis (ACP) was performed on the covariances of 18 different types of substratum. No significant link was found between the sedimentation rates and the population parameters. Density was found to be positively related to rock/dead coral covered seabed, whereas the CV was found to be positively linked to massive and tabulate-type coral cover. Genetic structure of one the reefs was also briefly examined, using genotype data from 9 microsatellite loci. A strong population structure, as measured by full and half-sibs was found, further work will determine the influence of environmental factors on the genetic scale.

Résumé

La biologie et écologies des bénitiers *Tridacna maxima* (Röding 1798) est sous influence de leur environnement. Ici, nous avons mesurés plusieurs facteurs environnementaux : taux de sédimentation, l'hydrodynamisme ainsi que la structure de l'habitat et avons examinés leur influence sur la densité, le coefficient de variation (CV) et le taux de survie des populations sur 9 transects et 3 récifs de la Nouvelle-Calédonie. Le taux de sédimentation a été estimé à partir de pièges à sédiments, l'hydrodynamisme avec la méthode des « clod cards » et la structure de l'habitat à l'aide d'analyses de données photographiques. L'ordination des données photographiques était nécessaire, pour ce faire nous avons employés un ACP sur les covariances de 18 types de substrats. Aucun lien significatif n'a été retrouvé entre le taux de sédimentation et l'hydrodynamisme tels que nous les avons mesurés et les paramètres des populations. La densité est positivement reliée à l'étendu du substrat rocheux et coraux morts, tandis que le CV est positivement lié à la présence de coraux massifs et tabulaires. La structure génétique de l'un des récifs a également a été examiné, à partir du génotypage de 9 loci de microsatellites. Une structuration forte, mesuré par les liens de « vrais » et « demi » frères-sœurs, a été retrouvée. Des travaux supplémentaires détermineront l'influence des facteurs environnementaux sur la génétique.

1. Introduction

Dotés de couleurs vives et atteignant des tailles parfois impressionnantes, les bénitiers (Tridacnidae) sont des bivalves emblématiques des récifs coralliens en la Nouvelle-Calédonie

(22°S, 160°E). Les récifs Calédoniens, joyaux de la biodiversité, hébergent 6 espèces : *Tridacna crocea*, *T. maxima*, *T. derasa*, *T. squamosa*, *T. tevoroa* et *Hippopus hippopus* (ZoNéCo 2012).

Parmi les bécotiés, *Tridacna maxima* (Röding, 1878) est l'espèce la plus cosmopolite, présente dans quasiment tout l'Indopacifique tropical, de la côte ouest Africaine jusqu'aux îles Tuamotu dans le Pacifique (bin Othman et al. 2010). C'est également l'espèce la plus présente sur l'ensemble des récifs Calédoniens (Zonéco 2012).

Tridacna maxima, tout comme les autres espèces de son genre, sont uniques parmi les bivalves par le fait qu'ils entretiennent une relation symbiotique avec des zooxanthelles, qui leur fournissent des nutriments essentiels à leur croissance (Norton et al. 1992). Ainsi, les bécotiés sont autotrophes « par extension », bien qu'ils peuvent également s'alimenter par filtration, surtout au cours de la phase juvénile (Norton et al. 1992(Klumpp et al. 1992). Les Tridacnidae sont caractérisées par un développement relativement lent, selon Bin et Othman (2010) avec une croissance initiale allant de 3 cm/an.

Etant des organismes sessiles, les bécotiés sont « soumis » aux variations de leur environnement proche (Gilbert et al. 2006). Les facteurs physicochimiques agissent sur la physiologie des zooxanthelles ou l'hôte lui-même. Ces facteurs incluent, mais ne sont pas limités à la température (Blidberg et al. 2000), l'intensité lumineuse, ainsi que la en nutriments (NH₃⁺ et autres éléments dissous) (Hean and Cacho 2003). Leur répartition et leur densité sur le récif sont modulées par la structuration 3D de leur habitat (Black et al. 2011; Dumas et al. 2013). C'est seulement lors de la reproduction que la dispersion des gamètes et/ou des larves permet la connectivité des populations. Les gamètes sont lâchés en pleine eau, et ce milieu devra donc assurer leur dispersion.

Les paramètres environnementaux semblent donc très influents sur la biologie et écologie de ces espèces. Un regard approfondi sur le stock Calédonien n'a été soulevé que très récemment (ZoNéCo 2012), faisant état globalement de faibles densités des populations de bécotiés (ZoNéCo 2011). Une réglementation plus stricte a été mise en place (2/sortie/bateau – Code de l'environnement de la Province Sud). Cependant, il est nécessaire d'adopter une gestion intégrée et efficace des populations de bécotier et des écosystèmes. Ainsi, il est important de pouvoir anticiper les effets environnementaux, tant au niveau des populations régionales qu'à une plus fine échelle spatiale (i.e. l'échelle d'un récif).

Pour appréhender la fragilité ou au contraire la capacité de résilience des populations, il apparaît nécessaire de développer une approche prenant en compte la dynamique des populations (i.e. croissance, recrutement et survie) mais également l'origine du recrutement (autochtone ou allochtone). De même, il est nécessaire de considérer les paramètres de l'habitat et de l'environnement qui peuvent influencer les paramètres de dynamique de populations.

La connectivité des populations est un paramètre important de leur dynamique et de ce fait doit être estimée pour évaluer l'origine du recrutement et l'intensité des échanges entre les

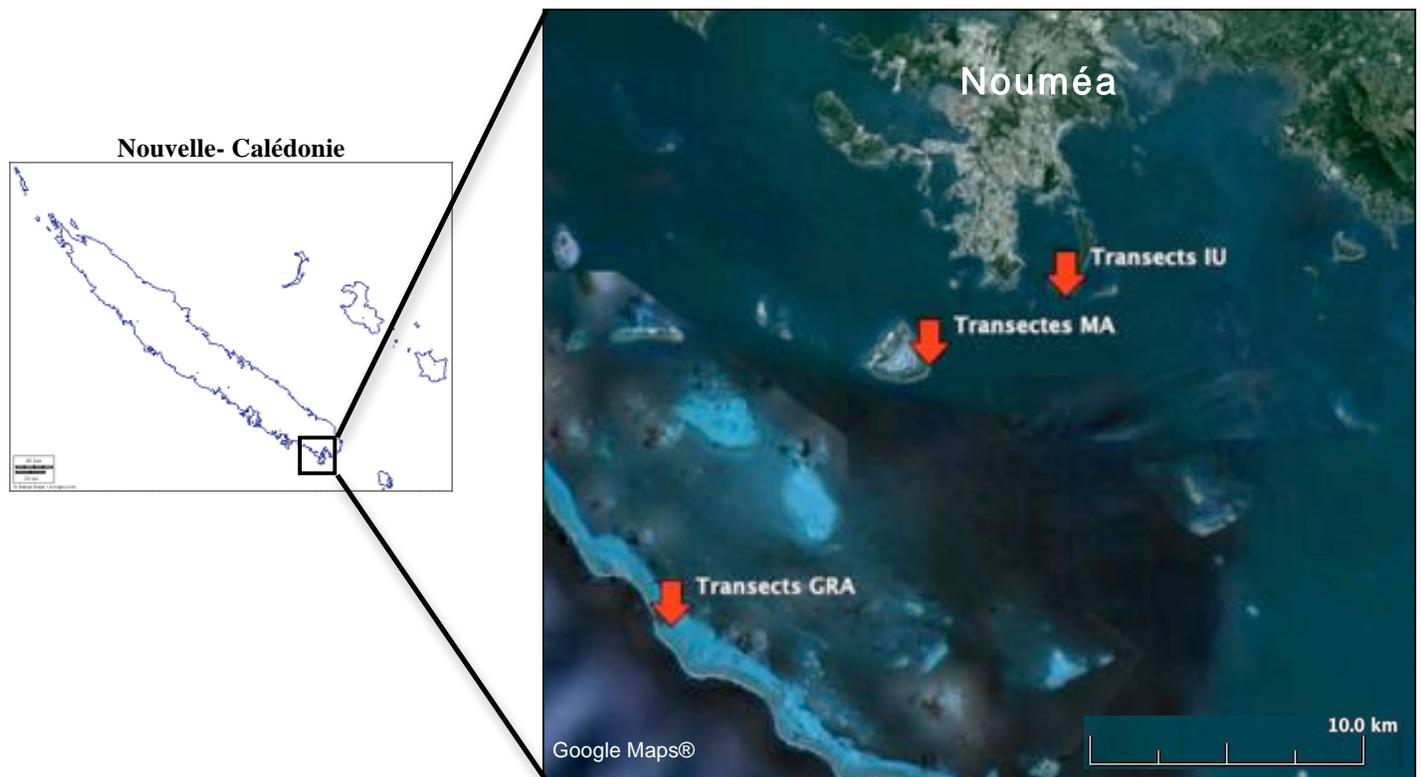


Figure 1. Localisation des sites dans le lagon Sud-Ouest de la Nouvelle Calédonie ; GRA = Grand Récif Aboré, MA = Maitre ; IU = Ilot Uéré



Figure 2. Localisation de la zone d'échantillonnage du récif de l'îlot Uéré. En jaune, les transects, en verts, localisation des bénitiers échantillonnés pour les analyses génétiques de parenté et en rouge, zone couverte lors de l'inventaire des bénitiers.

populations. En raison des difficultés pratiques que représente le suivi des larves en milieu naturel (petite taille, transparence, dilution, etc.), l'étude de la connectivité des populations peut être appréhendée par l'analyse des caractéristiques moléculaires, notamment génétiques (Hellberg et al. 2002). Chez les Tridacnidae, et principalement chez *Tridacna maxima*, la totalité des études se sont concentrées sur l'estimation de la connectivité des populations à des échelles régionales (Ayala et al. 1973; Benzie and Williams 1992; Benzie and Williams 1997). L'utilisation d'analyses génétiques de parenté pour déduire la dispersion de manière directe, approche récente et encore assez peu explorée, apparaît très prometteuse vis-à-vis des approches traditionnelles (Christie et al. 2010). Les relations de parenté ont ainsi été utilisés chez des poissons (Buston et al. 2009) ainsi que chez une espèce de corail (Ledoux et al. 2010), mais jamais sur les bivalves. Dans ce contexte, nous avons entrepris de décrire et mesurer l'effet des paramètres environnementaux sur la structure des populations de *T. maxima*, et éventuellement d'observer les ramifications de cette influence sur la structure génétique à petite échelle.

2. Matériels et méthodes

1. Zone d'étude

La zone d'étude se situe dans le lagon Sud-Ouest de la Nouvelle-Calédonie (-22.31 S ; 166.45 O), à proximité de la ville de Nouméa. Pour la partie concernant le suivi démographique, nous avons sélectionné 3 stations se situant respectivement au niveau de la partie interne du Grand Récif Aboré (GRA), la partie au vent du platier de l'Ilot Maitre (MA) et le platier de la face sud de l'Ilot Uéré (IU), voir figure 1. Deux des trois stations, Grand Récif Aboré et l'ilot Maitre, sont situées dans des Aires Marines Protégées (AMP). Il s'agit de stations suivies depuis 2012 dans le cadre de la thèse de Josina TIAVOUANE, représentatives d'un gradient « côte-large » au sein du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Ces stations sont soumises à des campagnes d'observations trimestrielles depuis 2012. Cette étude concernera donc les données des campagnes d'Octobre 2012, Février 2013 et Mai 2013. Les bénitiers de la zone environnant les transects d'IU ont également été mis à l'étude pour la partie concernant les analyses moléculaires (figure .2)

2. Suivi biologique

*2.1 Structure démographique des populations de *T. maxima**

Sur chaque station, 3 transects de 50 m x 4 m et distant d'au moins 4 mètres ont été mis en place selon la méthode de suivi du « belt transect » (Loya 1978). Pour chaque transect, l'ensemble des bénitiers situés dans un couloir de 4 m ont été décomptés par un plongeur sous-marin, ainsi que mesurés au millimètre près à l'aide d'un pied à coulisse. Ces données permettront d'évaluer différents traits de vies telles que la croissance, taux de survie, et le recrutement.

2.2 Structure de l'habitat

Une évaluation quantitative de la structure de l'habitat a été réalisée pour chaque transect, afin d'en évaluer l'influence sur la structure et la dynamique des populations de bénitiers. Les

Tableau 1. Différentes catégories de substrat considérées pour la description de l'habitat (à noter que les points de la catégorie « Autres » ne sont pas incluses dans l'analyse)

Corail		Substrat Rocheux	Macrophytes
Coraux branchants	Massif	Blocs	Algues
Digité	Mou	Morts	Herbier
Encroutant	Submassif	Débris	
Corail de feu	Tabulate	Roche/ substrat corallien mort	
Foliose		Sédiments fins	Autres
		Boue	Tape
		Sable	Ombre

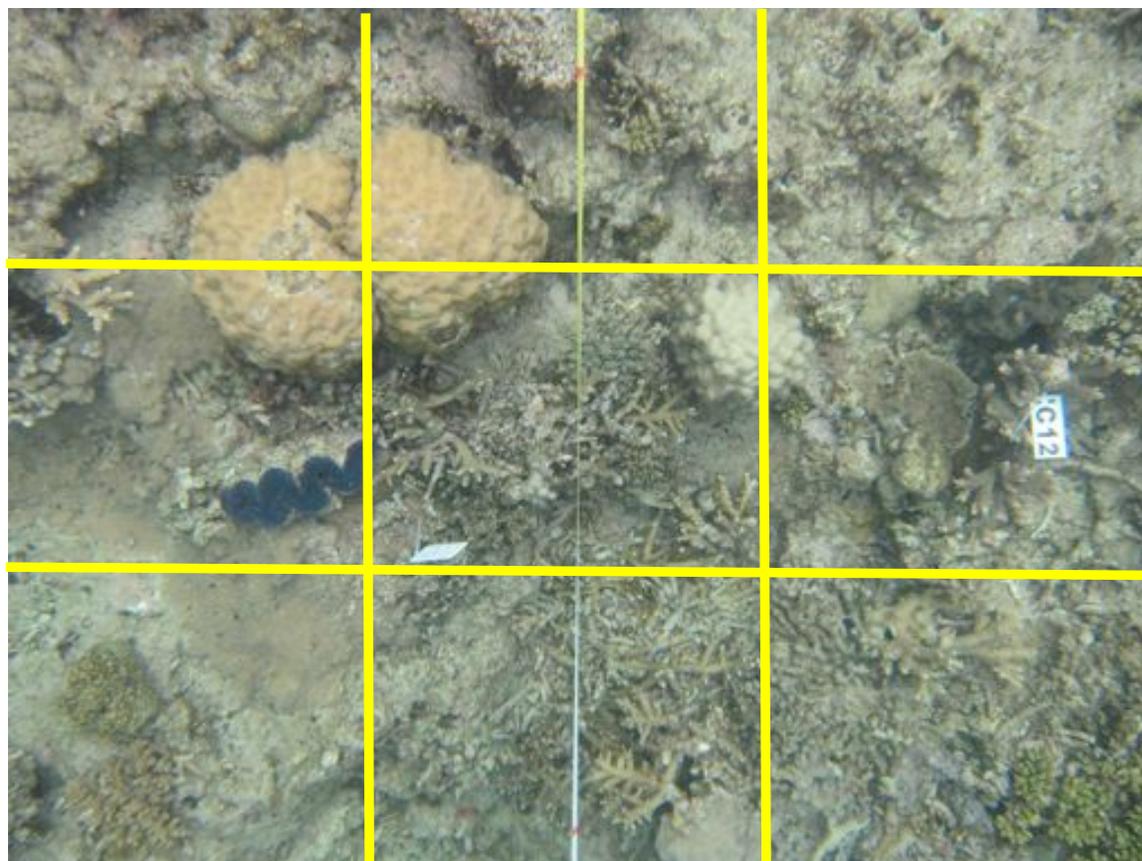


Figure 3. Exemple d'une photo analysée dans CPCe. Un point est placé de manière aléatoire dans chaque carré (Les traits jaunes sont rajoutés pour l'illustration).

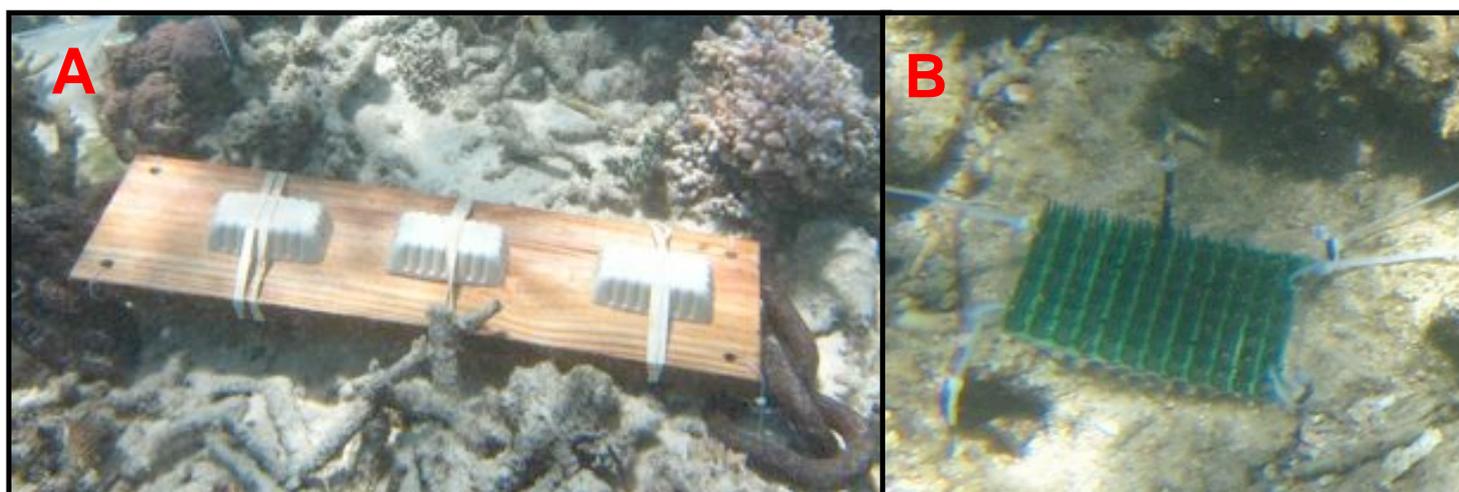


Figure 4. Dispositifs mis en place pour quantifier l'hydrodynamisme et la sédimentation, A : blocs de plâtre « clod cards » ; B : Piège à sédiments.

données (% de recouvrement) pour 18 variables relatives aux principaux morphotypes coralliens, types de sédiment et algues/phanérogames associées (cf Tableau 1) ont été acquises à l'aide d'une méthode basée sur la réalisation de phototransects (Dumas et al. 2009). Pour couvrir la totalité du transect, une photo par mètre a été prise par un observateur en surface en utilisant un appareil photo Canon S80 dans un caisson étanche. L'analyse des photos est réalisée à l'aide du logiciel CPCe (Kohler & Gill 2006) paramétré avec un ratio de 9 points par m² pour chaque photo unitaires de 1m². Le logiciel superpose une matrice de points distribués de manière semi aléatoire : les images sont divisées en 3 rangées et 3 colonnes, et un point est placé de manière aléatoire dans chaque carré (figure 3). A chaque point est attribué une des catégories préalablement définies par l'utilisateur (cf. Tableau 1).

3. Estimation des paramètres environnementaux

Afin de mettre en évidence une éventuelle influence de l'hydrodynamisme et de la sédimentation, paramètres caractéristiques de chaque récif, sur les populations de bénitiers, nous avons mis en place un protocole de mesure semi-quantitatif de ces paramètres.

Pour l'hydrodynamisme, il s'agit d'attribuer une valeur arbitraire représentative de « l'agitation » observée au niveau de chaque transect, à l'aide de la technique des « clod cards » (dissolution de blocs de plâtre, (Doty 1971). En effet, la perte de poids du plâtre immergé dans l'eau est linéaire, et fonction de l'hydrodynamisme environnant jusqu'à 30% du poids original (Jokiel and Morrissey 1993). Le coulage de blocs de plâtre se fait dans un moule de 15x5 cm avec un mélange 5:3 plâtre-eau. Ceux-ci sont mis à l'étuve pour sécher à 60°C pendant 3 jours. Au cours des missions de Février et Mai 2013, sur chaque transects, 3 réplicas de 3 blocs de plâtre ont été fixés à l'aide d'élastiques sur des planches de bois lestées, et installés sur le substrat corallien, afin d'approcher au plus près l'environnement hydrodynamique des bénitiers (Figure 4A). Ils ont été immergés 24 heures, période représentative d'un cycle de marée, afin d'éviter une dissolution trop importante. Une fois sortis de l'eau, les blocs ont été mis de nouveau à l'étuve pendant 3 jours, et la perte de poids a été estimée à l'aide d'une balance de précision.

Afin de faire une estimation de la sédimentation au niveau de chaque site, nous avons construit des pièges à sédiments. Ces pièges sont constitués d'un morceau de paillason en plastique (20 cm * 10 cm) fixés sur une barquette en plastique à l'aide de colliers en plastique type « Colson » (Pini et al. 2011). Trois barquettes de sédimentation ont été disposées par transect, fixées sur le fond (substrat dur) et laissées entre 3 et 4 jours (figure 4B).

Une fois les tapis à sédiments récupérés dans des pochettes plastiques étanches. Les sédiments ont été tamisés à 50 µm, et ainsi collecter tous les sédiments à partir de la classe des sables fins. Les sédiments ainsi obtenus ont été placés dans des piluliers et mises en étuve à 60°C pendant trois jours. Une fois les échantillons séchés, ils ont été pesés à l'aide d'une balance de précision ($\pm 0,001$ g). Ces mesures ont été prises à deux reprises lors des suivis biologiques de

Tableau 2. Loci et amorces utilisés pour les réactions de PCR. T_a : température de recombinaison utilisé ; Fluo : marqueur fluorescent utilisé ; Mix : mélange d'amorces; [C]_m : concentration en amorce dans la réaction de PCR; Locus^{#H} Hui et al. 2012 ; Locus^{#D} loci caractérisé par DeBoer et al. 2010

Locus	Séquences amorces	Motif répété	T _a	Fluo	[C] _m	Taille	Mix
<i>Tm B12</i>	F : ATGGGATCCGATCTTGTCAG	(TG)6TT(TG)2AG(TG)4	55	6-FAM	0.1*	120-140	1
	R : TTGAGAAAAACAGCGCAATG				0.1		
<i>Tm E4</i>	F : AACAAATCGTTGGTCCTTTGG	(TC)22	55	VIC	0.06*/0.04	158-198	1
	R : GGGGGAGTCACAGAGAGAAAG				0.1		
<i>Tm E5</i>	F : CCGACTGCCGAACCTAAAGT	(CA)16CG(CA)4	55	NED	0.1*	135-157	1
	R : GAAGTGGGTGTGTCTGCTTG				0.1		
<i>TmG1</i>	F : CAACATTCAAAACCAAGCAAA	(GA)14	55	PET	0.06*/0.04	151-173	1
	R : ACAGGGTCCAACGTTCTGTG				0.1		
<i>Tcro7^H</i>	F : CTTTGCTTACATTGGAGACG	(AG)25	55	6-FAM	0.08*/0.02	168-212	1
	R : CCATGTATTTCAACACTCTAGC				0.1		
<i>Tc160^D</i>	F : TGCTTTATTGTCTTAACTGCCATT	(AGAT)9	55	NED	0.1*	146-204	1
	R : CGGAAGGTTGGGTAGGTAGA				0.1		
<i>Tc074^D</i>	F : CCAAAAACAGTCTTCCTTGACA	(AGTG)10	57	PET	0.2*	202-266	2
	R : AGACTGCTCGCTGACCTTTT				0.2		
<i>TmB11</i>	F : GTTTGATGTTATAAGCATGGATTTC		57	NED	0.12*/0.08		2
	R : GAAGATTTATGGTTGCTGATGG				0.2		
<i>TmH2</i>	F : GCCCGTAAAACGAGGCTTA		57	PET	0.2*		2
	R : CGGCTCTGTCCATGTCAGT				0.2		
<i>Tm H8</i>	F : CTGGGCAAGAAGTCAATGGT	(GT)9(CT)8TT(CT)16	57	VIC	0.2*	107-159	2
	R : ATTTTCATCATTTCATAGCATTTTG				0.2		
<i>TmD5</i>	F : CAAAATAAAGCCCCTCTCTCC	(CT)15GT(CT)4GT(CT)3TT(CT)5	57	VIC	0.12*/0.08	160-200	2
	R : TCGGTATTGCAATCTGGTTTC				0.2		
<i>Tcro9^H</i>	F : GGTAGAACATTGTAGGCTGG	(CTGA)7...(ATGT)6	57	6-FAM	0.24*	170-210	2
	R : GTATACAGAACCTAAGGTAT				0.24		

$$\hat{S}(t) = \prod_{t_i < t} \frac{n_i - d_i}{n_i}$$

Figure 5. Formule utilisé pour déterminer le taux de survie. S(t) = taux de survie au temps t, n_i : individus vivants au temps t, d_i = nombre de morts à t_i

février et Mai 2013. Un taux de sédimentation moyen journalier a été calculé à partir de ces données.

4. Prélèvements d'échantillons pour les analyses moléculaires

Dans la zone présentée dans la figure 2, les *T. maxima* recensés pendant la durée de cette étude (N=325) ont été mesurés et géolocalisés à l'aide d'un GPS (GARMIN GSMAP62). Un prélèvement de manteau (partie visible de l'animal) a été réalisé par biopsie sur chaque individu afin pour les analyses génétiques. Pour ce faire, un plongeur en scaphandre autonome coince une pinoche dans la coquille du bénitier pour l'empêcher de se refermer, puis un morceau de manteau est découpé à l'aide d'une pince et d'un scalpel. Ces morceaux de tissu sont par la suite conservés dans de l'alcool à 80% en attendant l'analyse moléculaire. Les juvéniles (N=93) de taille inférieure ou égale à 5 cm n'ont pu être biopsés par cette méthode étant donné leur taille et ont donc été prélevés entièrement (Autorisation N°2432-2012/ARR/DENV - Province Sud de Nouvelle-Calédonie).

5. Analyses moléculaires

L'extraction des échantillons (N=325, 50 µg de tissu) a été réalisée à l'aide du Kit Qiagen® DNeasy Blood & Tissue. La concentration d'ADN obtenue est comprise entre 75 et 150 µg/L. Les extraits ont par la suite été conservés à -20°C.

Les marqueurs microsatellites utilisés dans cette étude sont issus des travaux de (Dumas et al. 2009; Pini et al. 2011; Tiavouane 2011) ainsi que des travaux sur *T. crocea*, (DeBoer and Barber 2010; Hui et al. 2012). Les microsatellites sont des motifs de 2 à 4 paires de bases répétés en tandem un grand nombre de fois (variable selon les individus) et généralement localisés dans les régions non-codantes de l'ADN (Selkoe and Toonen 2006). Douze loci microsatellites ont été multiplexés, c'est-à-dire amplifiés ensemble pour diminuer le nombre de réaction de polymérase en chaîne (PCR). Ainsi deux mix de 6 loci chacun, présentant des tailles de fragments amplifiés non chevauchantes ont été créés (cf Tableau 2). Sur ces 12 loci microsatellites, seulement 9 (Mix1 : TmB12, TmE4, TmE5, TmG1, Tcro7, Tc160 et Mix2 : Tm B11, TmH2, Tc074) ont montrés des profils interprétables et ont donc été retenus pour la suite des analyses. Les locus TmB11 et TmH2 ont été utilisés ici pour la première fois.

Les réactions de PCR ont été faites dans un thermocycleur (GeneAmp® PCR System 9700 ; Techne® TC-5000) en utilisant un kit d'amplification spécifique pour microsatellites (Microsatellite Type-it PCR kit, Qiagen). Chaque amplification de PCR a été effectuée dans un volume total de 5 µl avec du Master Mix à la concentration 1X (Type-it Multiplex PCR Master Mix), de la solution Q à la concentration 1X, chaque amorce (selon le mix) à la concentration de 0,2 µM et environ 75 à 150 ng d'ADN. Le programme d'amplification utilisé est le suivant : 5 min de dénaturation initiale à 95°C, 28 cycles avec une dénaturation de 30 s à 95 °C, une hybridation des

Tableau 3. Locus retenus pour les analyses de parentés par maximum de vraisemblance (COLONY, Wang 2004) ; Allèles uniques : nombre de polymorphisme détecté; Lmin : Longueur minimale ; Lmax : Longueur maximale ; %NA : pourcentage non amplifiants

Locus	# Allèles uniques	Mix	L _{min}	L _{max}	% NA
<i>Tc160</i>	12	1	150	210	0.13
<i>Tcro7</i>	17	1	165	207	0.00
<i>TmB12</i>	13	1	120	150	0.00
<i>TmE4</i>	24	1	159	227	0.02
<i>TmE5</i>	15	1	134	162	0.03
<i>TmG1</i>	14	1	153	182	0.02
<i>Tc074</i>	19	2	236	286	0.00
<i>TmB11</i>	3	2	129	143	0.10
<i>TmH2</i>	23	2	123	179	0.00

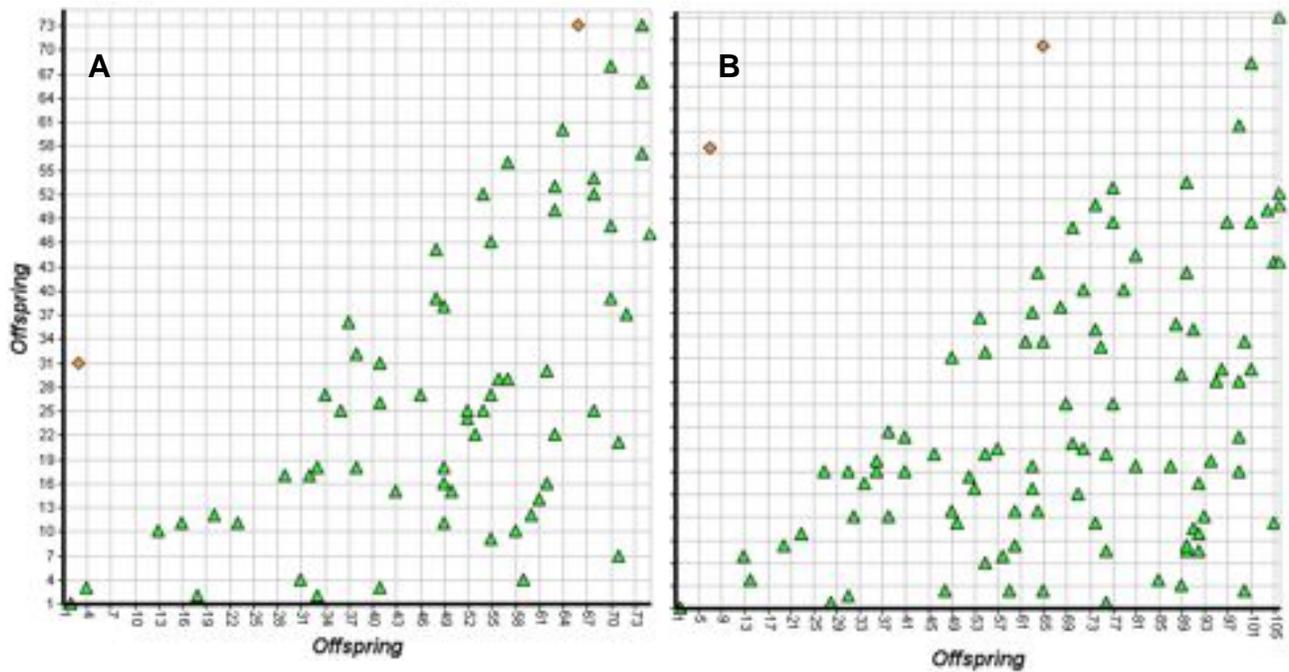


Figure 6 Maximum de vraisemblance entre les recrues de l'Îlot Uéré (A) et entre les recrues et les adultes de l'Îlot Uéré et de l'Îlot Maître (B) ; ◆ « Vrais » vs. ▲ « Demi- » frères/sœurs ;

amorces de 90 s à 55°C (Mix1) ou 57°C (Mix2), une phase d'élongation de la molécule d'ADN de 30 s à 72°C et enfin une élongation finale de 30 min à 60°C.

Les génotypes de chaque locus amplifiés ont été obtenus grâce au séquenceur ABI 3730 XL Genetic Analyser (Applied Biosystems) dans un volume total de 10µl contenant 0.5µl de produit PCR, 0.5 µl de marqueur de taille GeneScan® LiZ500 et 9.0µl d'eau milli-Q. Les génotypes ont été par la suite analysés (taille des différents allèles amplifiés) par le logiciel GENEMAPPER 3.7 (Applied Biosystems).

6. Analyses des données

6.1. Analyses génétiques

Les génotypes obtenus ont été convertis en format texte par GMCONVERT (Faircolth 2006) pour traitement subséquent par COLONY (Jones and Wang 2010). COLONY déduit les relations de fraternité (dit « sibship ») entre les individus, les classant par maximum de vraisemblance en Halfsibs (demi-frères/sœurs) ou Fullsibs (frères/sœurs). L'estimation d'erreur de génotypage/mutations a été fixée à 0,05.

Par contrainte de temps, seuls les juvéniles de l'Ilot Uéré ont été retenus pour la suite des analyses. Nous avons obtenu 75 individus juvéniles ayant un succès d'amplification et de génotypage avec un seul locus manquant au maximum. Sur ces mêmes critères, des analyses de parenté ont été effectuées entre les génotypes d'un sous-échantillon de 31 adultes (dont 27 de l'ilot Ueréet 4 individus de l'ilot Maitre) et les juvéniles de l'Ilot Uéré.

6.2. Analyses statistiques

Selon leur taille, les individus ont été regroupés en 4 cohortes : les recrues (longueur maximale des valves <3 cm), les juvéniles/immatures (<6 cm), « semi-adultes » (entre 6 et 12 cm), et adultes (≥12 cm) (Jameson 1976; McKoy 1979; Radtke 1985).

Des statistiques descriptives ont été réalisées sur les paramètres biologiques suivant : densité, coefficient de variation, probabilité de survie et la croissance.

La densité moyenne de bénitiers au mètre carré a été calculée sur chaque transect de 50 x4 m, pour chaque campagne de recensement. Cette valeur de densité moyenne est obtenue en divisant le nombre d'individus total par la surface total du transect (200m²). A noter que certains individus en dehors de la zone de 4 m centré sur la ligne de transect ont pu être recensés, cependant ceux-ci ont été exclus de ce calcul, mais inclus dans les calculs des paramètres suivants.

Le coefficient de variation (CV), indice de la régularité de recrutement (Ebert and Russell 1988) a été calculé pour chaque transect, à partir des données de la dernière campagne de recensement. Le CV correspond à l'écart-type des longueurs de valve sur la moyenne des longueurs de valve des individus de chaque transect.

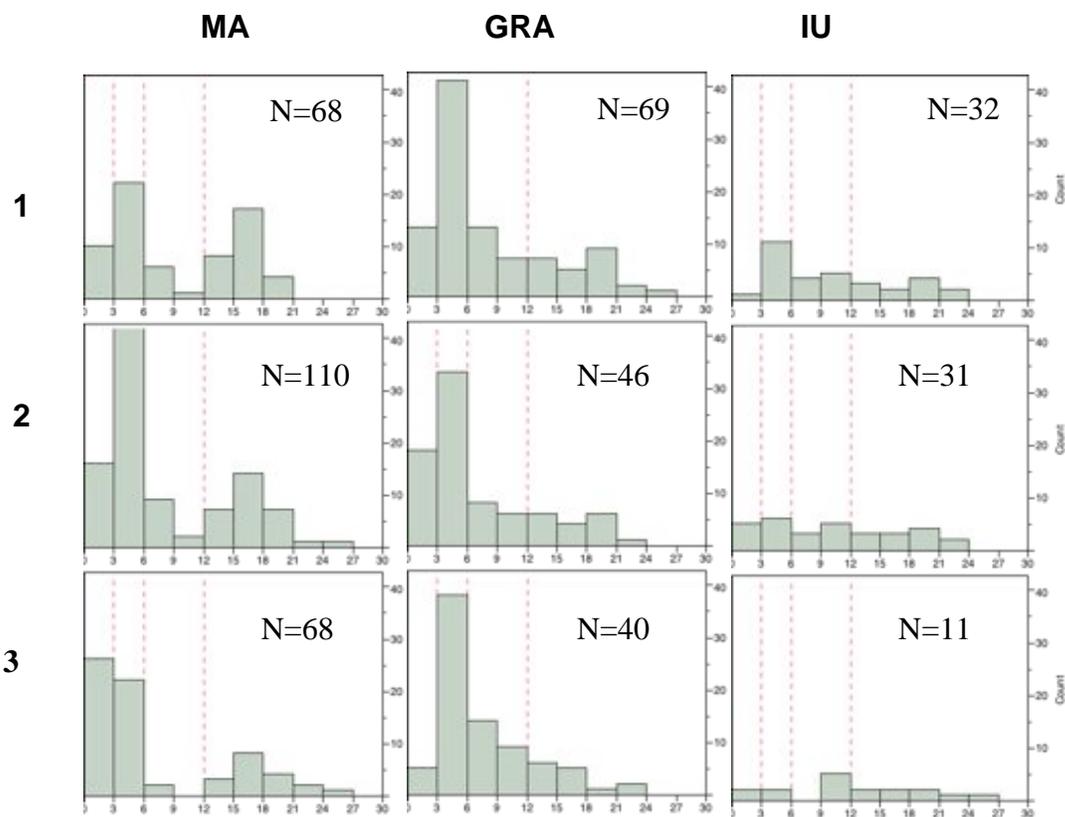


Figure 7. Structure démographique des populations de *T. maxima* – Transect entier. MA : Maitre ; GRA :Grand Récif Aboré ; IU : Ilot Uéré ; les pointillées rouges délimitent les cohortes retenus dans cette étude

Tableau 4. Récapitulatif des données de stations ; R : cohorte de recrues, J : Juvéniles, S : Semi-adultes ; A : Adultes. Total : nombre de bénitiers total par transect

	R	J	S	A	Total	CV	Densité
MA	52	97	20	77	246	81.02±15.97	0.41±0.13
GRA	21	67	34	33	155	69.73±4.18	0.38±0.09
IU	8	19	22	31	80	55.75±14.15	0.13±0.06

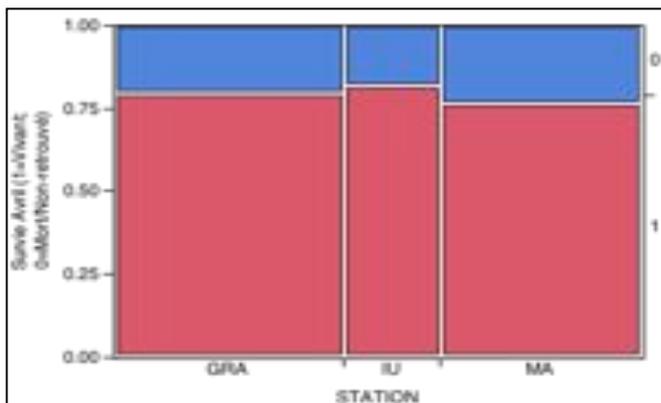


Figure 8. Graphique en mosaïque présentant la survie vs. station; $\chi^2=0.847$, $p=0.65$

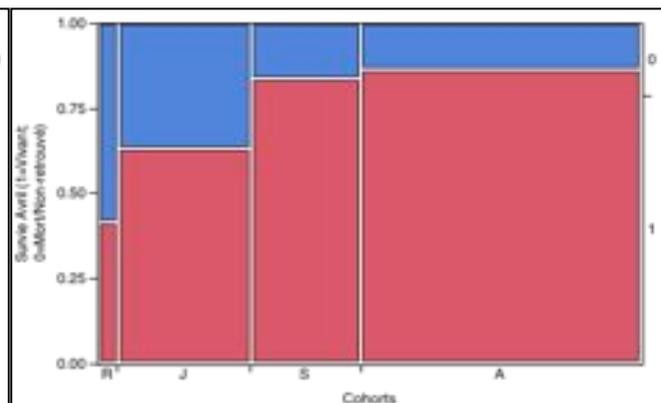


Figure 9. Graphiques en mosaïque présentant la survie vs. cohorte ; $\chi^2=26.02$, $p<0.0001^*$

Les taux de survie au niveau des populations de chaque site, des transects ainsi qu'entre les périodes sont estimés par rapport aux d'individus vivants recensés sur les transects en Octobre 2012, en faisant le rapport du nombre d'individus vivants total sur les individus morts. La probabilité de survie globale au niveau t3 est évaluée en utilisant l'indice de Kaplan-Meier : le produit des taux de survies de la campagne de Février et de Mai (figure 5). On utilise un test χ^2 de Pearson, pour tester l'hypothèse d'une distribution homogène des taux de survies entre les campagnes, puis entre les cohortes et enfin en fonction de la station.

Enfin, un modèle de régression linéaire simple a été employé pour déterminer l'effet de la densité initiale des adultes et semi-adultes (individus de taille supérieure à 6 cm) sur le recrutement. De même, un modèle linéaire simple a été employé pour examiner la relation entre la densité et le CV. Les modèles de régression linéaire suivent la corrélation entre un variable explicative X et une variable réponse Y.

6.3 Statistiques sur les paramètres environnementaux : hydrodynamisme et sédimentation

Afin d'étudier les paramètres environnementaux mesurés, plusieurs hypothèses ont été testées. Dans un premier temps, avant tout autre analyse, nous avons testé les hypothèses que a) les observations suivent une loi normale à l'aide du test de Shapiro-Wilkinson, et que b) la variance des données est égale. Dans le cas des mesures environnementales relevées, les conditions a et b n'ont jamais été remplies pour les 2 mesures, en même temps tout au moins. Ainsi on a utilisé des tests non paramétriques de Wilcoxon-Mann-Whitney pour étudier la variabilité inter-site ou inter-périodes des conditions d'hydrodynamisme et des taux de sédimentation. Pour comparer les observations au niveau de la station on fera appel donc à des analyses de variance (ANOVA) non paramétriques de Kruskal-Wallis (Kruskal and Wallis 1952), compare les différence de utilise la médiane. Si celui-ci est significatif, on utilise un test post-hoc de Tukey pour déterminer laquelle des moyennes est significativement différente des autres. Le test post-hoc de Tukey compare simultanément la moyenne d'un paramètre contre celle des autres, et identifie une différence plus grande que l'erreur standard.

6.4 Structure de l'habitat

Au vu du grand nombre de variables concernant la couverture du substrat (18, cf tableau 2), une étape d'ordination des données a été indispensable car nous avons un nombre relativement restreint de variables réponses examinés ici (9 transects donc 9 mesures de densité et de CV). Pour ce faire, la méthode d'Analyse en Composante Principales (ACP) sur la covariance a été employée. L'ACP est une méthode rigoureuse pour regrouper un groupe de variables, en les ramenant à des composantes principales de variance. Chaque « composante principale » représente une recombinaison linéaire des variables originales (Jolliffe 1986). Ainsi, avec une ACP sur la covariance, le poids sera mis sur les variables ayant la plus grande variance

Tableau 5. Récapitulatif des données de Sédimentation (moy.mg/jr⁻¹) et d' Agitation (moyenne % de poids perdu) des 3 sites d'études et pour chaque transect.

Station	Transect	Fevrier		Mai	
		Taux de sédimentation	Agitation (%perdu)	Taux de sédimentation	Agitation (%perdu)
MA	T1	0.17±0	23.80±1.26	0.21±0.01	32.30±2.16
	T2	0.32±0	22.85±1.27	0.10±0.01	35.28±5.91
	T3	2.36±3.17	26.92±1.02	0.11±0.02	34.1±3.33
GRA	T1	1.68±2.78	21.58±2.01	2.81±0.79	29.42±0.72
	T2	11.00±17.19	28.77±0.91	1.26±0.35	35.40±1.26
	T3	0.77±0.77	32.17±0.58	0.67±0.23	36.65±2.17
IU	T1	0.69±0.11	39.49±3.11	3.49±1.02	37.71±3.82
	T2	0.43±0.23	39.01±1.69	1.98±0.29	41.11±0.77
	T3	0.20±0.09	39.44±2.45	0.31±0.06	33.17±1.51

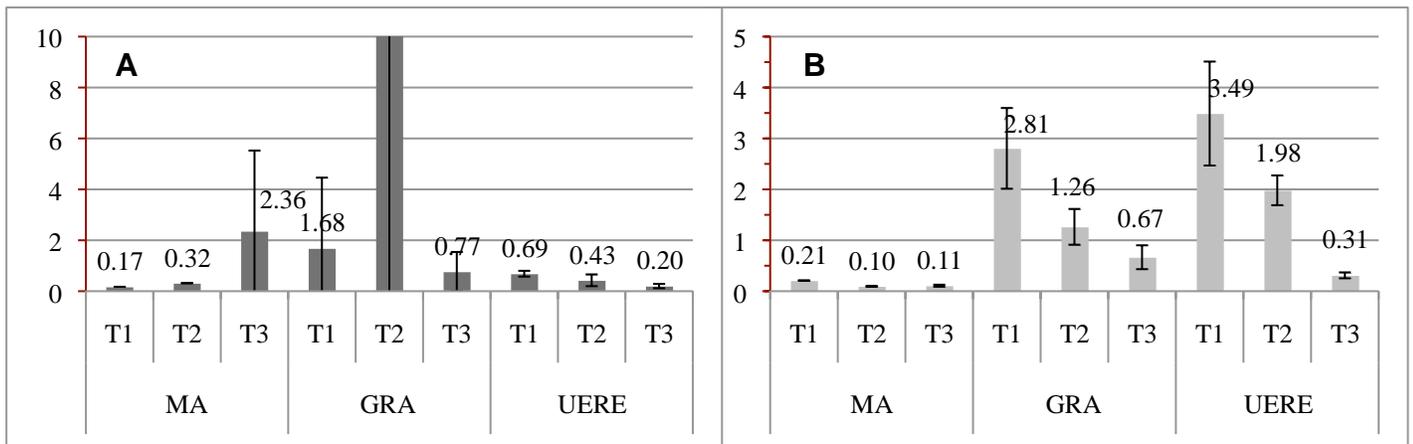


Figure 10. A : Taux de sédimentation mg/jr⁻¹ pour Février 2013 ; B : Taux de sédimentation en mg/jr⁻¹ pour Mai 2013

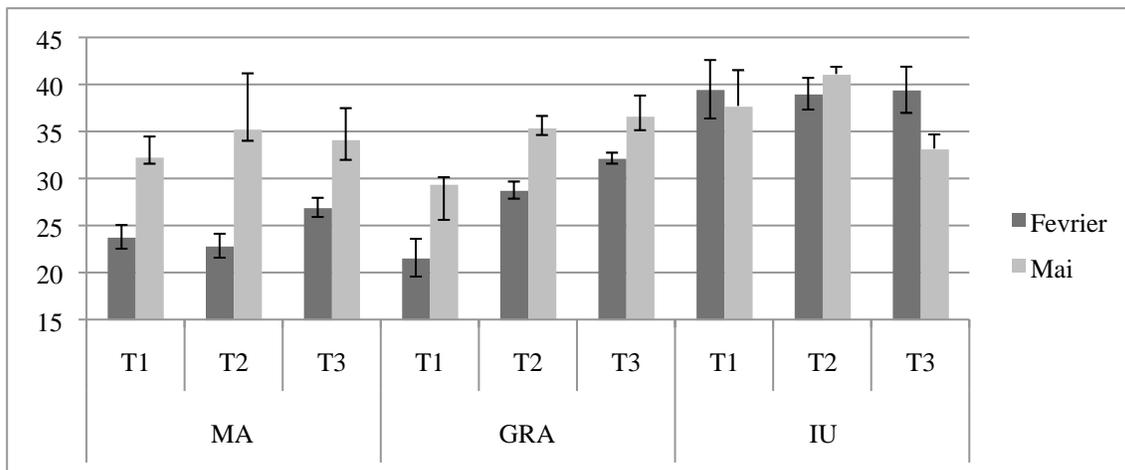


Figure 10. Hydrodynamisme. Pourcentage de perte de poids de chaque transect des 3 sites en Février et Mai 2013– Shapiro-Wilk test de la normalité : p<0.001* pour les 2 périodes

dans le jeu de données – les axes vont correspondre aux facteurs de substrat qui diffèrent le plus entre les différents transects.

Ensuite, les axes ont été extraits de cet analyse, afin d'utiliser un modèle de régression linéaire pour trouver les effets des paramètres environnementaux, tout d'abord sur le CV et la densité de la population globale. On a procédé par « backwards stepwise regression », c'est à dire que tous les paramètres environnementaux sont rentrés dans un modèle linéaire simple et éliminés une à une jusqu'à obtenir un R^2 le plus élevé possible en utilisant le Critère d'Information d'Akaike (AICc dans le texte), indice de la qualité relative des modèles statistiques égale à $2k - \ln(L)$, qui tend le plus possible vers $-\infty$. Etant donnée la quantité restreinte des données, à la fois de nombre de transects, et de nombre de répliques pour les expériences d'hydrodynamisme et de sédimentation, cela n'a été possible qu'à l'échelle de tous les sites confondus. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel JMP (SAS Institute 1989-2013).

3. Résultats

3.1. Structure génétique

Les 9 loci les plus facilement interprétables des 12 loci amplifiés, présentés dans le Tableau 3, ont été utilisés pour déterminer la parenté des recrues de l'îlot Uéré. Les analyses par maximum de vraisemblance du logiciel COLONY ont montré une très forte parenté entre les recrues étudiées, cf. figure 6. Nous avons obtenus deux résultats un peu différents selon que l'on a inclus des adultes de l'îlot Uéré et l'îlot Maître en tant que « parents potentiels » (figure 6A), ou bien en tant que frères/sœurs potentiels. Lorsqu'on ceux-ci sont rentrés dans le modèle en tant que parents potentiels, aucun lien de paternité ou de maternité n'a été retrouvé. De plus, 84% des recrues avait au moins un halfsib (74 dyades au totale), et il existait 2 paires ou (dyades) de fullsibs. Lorsque les adultes sont considérés comme frères/sœurs potentiels (figure B), on a retrouvé des halfsibs entre les recrues-adultes de IU, adultes-adultes de IU, recrues-recrues de IU, et entre adultes MA - recrues IU, . On a observé également 2 dyades de fullsibs entre les adultes et les recrues de l'îlot Uéré. Les tables de demi- et « vrais » frères/sœurs est inclus dans l'annexe.

3.2. Statistiques descriptives sur la structure démographique

Globalement, les 3 stations ont présenté des profils de démographie variables (figure 7). Des trois stations, le récif de l'îlot Maître présente le plus fort effectif ($N_e(MA)=236$; $N_e(GRA) = 155$; $N_e(IU) = 64$), par extension la plus forte densité, ainsi que le CV le plus élevé. Les transects de l'îlot Uéré ont présenté les densités les plus faibles, avec un nombre d'individus comptés environ deux à trois fois inférieur aux autres récifs (tableau 4).

La densité des adultes et semi-adultes initiale est significativement corrélée au nombre de recrues observé en Mai 2013 ($p=0.0033$, $R^2 = 0.68$). Le CV est donc naturellement lui aussi corrélée à la densité ($R^2=0.45$; $p>0.0478$).

Tableau 7. Paramètres habitat ; BR : Corail Branchant, DIG Digité, ENC : Encroutant, FI : Corail feu ; FOL : Foliose ; Mass : Massive ; MOU : Coraux mous ; SUBM :Submassif ; TAB : Tabulaire ; BOUE : Sédiments fins/Argiles ; SA :Sable ; BLOCS : Blocs rocheux meubles ; MORT : Corail mort ; DEB : Débris ; ROCHE : Substrat rocheux corallien ; ALG : Algues ; HERB : Herbier/Macrophytes

	BR	DG	ENC	FI	FOL	MASS	MOU	SUBMAS	TAB	BOUE	SA	BLOCS	MORT	DEB	ROCHE	ALG	HERB
MA 1	11.76	0.44	6.56	0.44	0.00	1.96	0.44	2.21	2.21	0.00	0.22	0.22	22.63	14.71	35.78	0.44	0.00
MA 2	4.35	0.41	5.99	2.88	0.00	1.23	0.00	1.03	3.91	0.00	0.00	0.00	13.01	5.63	61.34	0.21	0.00
MA 3	4.36	0.00	5.09	0.22	0.00	3.08	0.22	1.96	4.36	0.00	0.44	0.65	15.34	19.44	44.85	0.00	0.00
GRA 1	6.09	2.38	2.81	0.00	0.17	0.66	0.00	4.77	2.01	0.00	16.87	0.00	23.69	11.19	29.95	0.19	0.00
GRA 2	5.29	0.47	2.59	0.24	0.00	1.18	0.12	3.06	0.35	0.00	27.97	0.00	23.62	20.33	14.69	0.12	0.00
GRA 3	1.01	0.87	6.87	0.72	0.29	0.43	0.00	8.25	0.29	0.00	1.30	0.14	5.21	6.87	79.45	0.29	0.00
IU 1	13.70	0.52	8.79	1.84	0.26	4.94	1.03	4.68	4.65	2.58	16.09	6.01	4.91	12.66	15.79	0.00	1.55
IU 2	29.20	0.00	6.76	0.00	0.00	4.47	0.00	4.46	1.84	4.80	4.09	6.81	8.75	11.97	16.85	0.00	0.00
IU 3	17.65	1.62	3.73	0.00	0.00	11.86	0.23	2.11	9.95	4.40	1.85	2.81	10.27	17.97	14.84	0.46	0.23

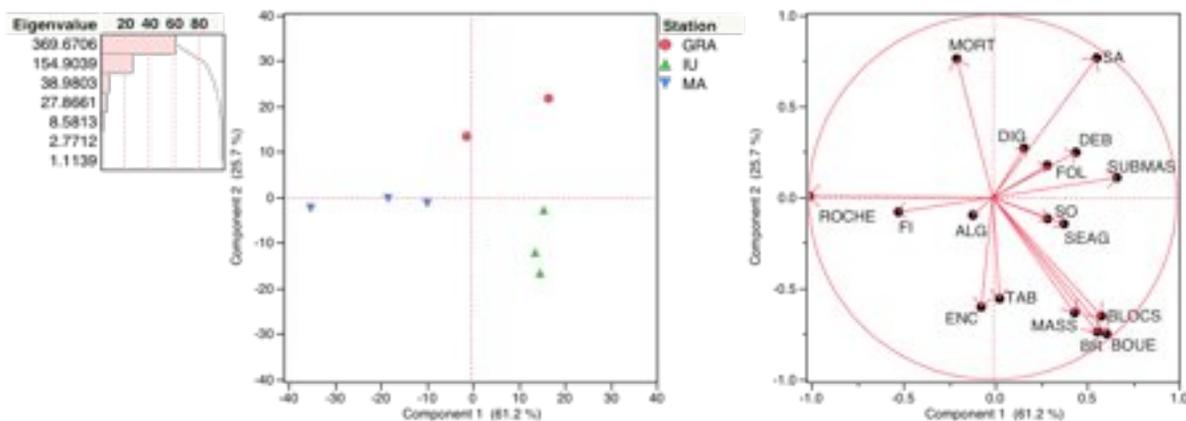


Figure 12. : Analyse en composante principale sans le transect 3 du Grand Récif

Tableau 7: Analyses en composante principale des axes extraits – en gras paramètres les plus corrélés aux axes

	Prin1	Prin2	Prin3	Prin4
BR	0.25669	-0.51487	-0.03104	-0.57652
DIG	0.0074	0.01821	0.01847	0.00531
ENC	-0.00749	-0.11112	-0.16483	0.00495
FI	-0.02856	-0.00686	-0.12206	0.04462
FOL	0.00156	0.00144	-0.00997	0.00326
MASS	0.0848	-0.18631	0.15542	0.33938
SO	0.0054	-0.00327	-0.01541	0.02818
SUBMAS	0.05043	0.01262	-0.09018	-0.08895
TAB	0.00568	-0.13111	0.09776	0.38132
BOUE	0.06848	-0.12792	-0.0266	0.0108
SA	0.30956	0.64876	-0.50536	0.02004
BLOCS	0.08761	-0.1492	-0.18984	-0.02019
MORT	-0.07466	0.44809	0.5674	-0.51431
DEB	0.1155	0.09821	0.51822	0.35599
ROCHE	-0.89228	0.01109	-0.17033	-0.042
ALG	-0.00106	-0.00147	0.01795	-0.00047
HERB	0.01092	-0.00629	-0.04986	0.047

Le taux de survie est restée quasiment homogène entre les deux campagnes, à $S_{Fev} = 0.886$ et $S_{Mai}=0.889$. La probabilité de survie est donc $p(S)_{S1 \cdot S2} = 0.89 \cdot 88 = 0.787$. La survie n'était pas significativement différent selon la station ($\chi^2 = 0.852$, $p=0.65$) (figure 8). La cohorte a un effet significatif sur la survie ($\chi^2 = 10.61$, $p=0.005$) avec les plus petits bënëtiers ayant les taux de survies les moins favorables (figure 9).

3.3 Paramètres environnementaux : Hydrodynamisme et sédimentation

Les mesures des paramètres environnementaux sont dans le tableau 5. Entre les deux campagnes d'observation, les données de la sédimentation (figure 10) ont montré un taux de sédimentation significativement inférieur au mois de Mai (Wilcoxon-Mann-Whitney, $N_{Fev}=N_{Mai}= 27$, $P<S=0.033$). Entre les stations, le taux de sédimentation ne varie pas significativement en Février (Kruskall-Wallis $\chi^2 = 5.18$, $p=0.0751$, $DL=2$) bien que les résultats du test soient proches du seuil de significativité. Au mois de Mai par contre le taux devient significativement différent entre les stations, MA présentant une sédimentation très inférieure à celui des deux autres sites ($\chi^2 = 6.67$, $p=0.04^*$, $DL=2$). Toutefois, lorsque les données des 2 campagnes ont été mises ensemble (moyennées), un test de Kruskall-Wallis n'a pas pu rejeter l'hypothèse de l'égalité des moyennes pour la sédimentation entre les sites ($\chi^2 = 5.53$, $p=0.0631$, $DL=2$). Les valeurs relativement proches de la significativité suggèrent que ces résultats doivent être considérés avec précaution, le faible nombre de mesures ne permettant pas de conclure de façon définitive.

L'hypothèse d'un hydrodynamisme constant au cours du temps a été largement rejeté par un Wilcoxon-Mann-Whitney test, ($N_{Fev}=N_{Avril} S=146$; $P>S=0.001$). Le taux de dissolution est passé de 30,34% à 35.3% entre les deux périodes, avec un hydrodynamisme au mois de Mai significativement plus élevé (figure 11). Au niveau des stations, IU a connu la plus forte agitation pendant l'échantillonnage de Février, cela a engendré un test de Kruskall-Wallis très significatif ($\chi^2 = 18.46$, $p<0.0001^*$, $DL=2$). Cette méthode a trouvé une différence dans les moyennes significatives, et un Test Ad-Hoc de Turkey a montrer que MA et GRA étaient similaires, mais Uéré se détache du lot. Lorsqu'on traite la moyenne des 2 campagnes d'observation, et que l'on teste l'égalité des moyennes par Kruskall-Wallis ($\chi^2 = 17.67$, $p<0.0001^*$, $DL=2$) et Wilcoxon-Mann-Whitney en post-hoc, IU se démarque des autres avec une agitation relativement forte. Les données météorologiques pendant les périodes de mesure sont présentées en Annexe.

4. Structure de l'habitat

Les données brutes en pourcentages décrivant l'habitat se trouvent dans le tableau 5. Chaque station se trouvent dans un type récifal géomorphologiquement différent, l'ordination des données a nettement séparé les 3 stations (figure 12) sauf un de GRA (exclu).

A noter que l'ACP a été fait à deux reprises : en effet les données photographiques du transect 3 de GRA sont peu représentatifs de l'habitat des bënëtiers recensés (la ligne de transect

Tableau 8. Résultats des modèles de régression linéaires

Densité[Prin1+Prin2]		R2=0.77	AICc=-3.57		
Term	Estimate	Std Error	t Ratio	Prob> t	
Intercept	0.2857673	0.030207	9.46	<.0001*	
Prin1	-0.004745	0.001255	-3.78	0.0092*	
Prin2	0.0063772	0.002533	2.52	0.0455*	
CV[Prin3 Prin4]		R2=0.55	AICc= 83.1		
Term	Estimate	Std Error	t Ratio	Prob> t	
INtercept	74.748038	4.415091	16.93	<.0001*	
Prin 3	0.8954679	0.553626	1.62	0.1569	
Prin 4	2.3340714	0.829567	2.81	0.0306*	

a été placé sur le « reef flat » et non pas sur la frange récifale à interface avec le sable). De ce fait, dans les analyses suivantes, la deuxième approximation des axes sera retenue (voir tableau 7).

Les (4) axes extraits de l'ACP permettent de distinguer 3 types majeurs de substrat : le premier axes isole les stations associées à un habitat de type « dalle corallienne », le deuxième axe sépare les habitats de type détritiques (coraux morts, sable et débris) des habitats de coraux vivants.

Afin d'étudier les relations entre la densité, le recrutement et les paramètres de l'environnement, nous avons fait un ensemble de régressions ou modèles linéaires en choisissant le modèle avec l'AICc le plus bas (Tableau 8). La densité est corrélée au premier axes 1 et 2 de l'ACP ($R^2=0.77$, AICc=-3.57). L'axe 1 a une influence négative sur la densité (-0.004), tandis que l'axe 2 a plutôt un effet positif (+0.006). Le CV est lui corrélé à l'axe 4 ($R^2=0.55$, AICc=83.1), et ce paramètre explique 82.5% de sa variabilité.

3. Discussion

L'étude sur les recrues a mis en lumière une structuration génétique possible de la population à l'îlot Uéré, avec un taux très important de liens de parenté. Cependant il y a de nombreux de relations de « vrais » et demi- frères/sœurs entre les cohortes, ce qui est *a priori* impossible. Les amorces utilisés soit ne sont pas assez polymorphes, soit ne sont pas assez nombreux. Les relations trouvées alors pourrait s'agir de liens plus complexes : oncles, grandparents, cousins etc., qui ne sont pas incluses dans les analyses. Il est important de remarquer qu'il existe au niveau global une corrélation positive entre la densité des adultes et les recrues. Ceci peut s'expliquer par un fort taux d'autorecrutement, et /ou par le fait que les larves s'installent préférentiellement à proximité des groupements d'adultes (P. Dumas et al. Soumis). Or, la densité est très souvent corrélé au recrutement (Caley et al. 1996). Etant donné la dispersion larvaire limité (9 jours environ - (Lucas 1988) de *T. maxima*, il est tout à fait plausible que la population de l'îlot Uéré acquiert une certaine structure, même en étant relativement proche des autres récifs (<10 km). D'autant plus que le temps de résidence de l'eau (temps qu'une molécule d'eau va rester dans un réservoir ou zone donnée) y est assez longue dans les environs d'IU jusqu'à 12 à 15 jours (Torréton et al. 2007). Supérieur donc à la durée de vie larvaire et qui pourrait induire un autorecrutement soutenu sur ce site

Nous n'avons pas détectés de relation entre l'hydrodynamisme et les paramètres démographiques étudiés ici. Cependant, il est certain qu'au delà d'un certain seuil l'agitation est défavorable aux bénitiers. C'est un facteur majeur qui pourrait expliquer les faibles densités sur les parties externes des récifs exposés à la houle du large par exemple (Radtke 1985; Hart et al. 1998; Smith 2011). Au sein du lagon, où il n'y a que des vagues de petite taille et courte période générées par le vent (1,2 par temps d'alizé modéré à fort - (Jouon et al. 2009).

En ce qui concerne la sédimentation, il faudrait déterminer à l'origine les types de sédiment qui prédominent sur chaque site – les eaux à proximité de la côte sont beaucoup plus chargées en matières organiques. Celle-ci a un poids sec forcément plus léger que les sables coralliens qui ont été collectés à Aboré, donc le taux de poids n'est pas un paramètre très indicatif, à moins de pouvoir caractériser les sédiments au niveau de leur composition minéralogique et/ou à une taille inférieure à 50µm. Un fort taux de matières organiques particulières pourrait favoriser la croissance des bénitiers, dans la mesure où elle fournit des nutriments et que la visibilité n'est pas trop réduite (Hart et al. 1998; Hean and Cacho 2003).

D'après l'homogénéité des taux de survie, et à la résolution temporelle utilisée dans cette étude, on peut avancer que le taux de mortalité observé correspond à la pression naturelle par les prédateurs ou autres, et est régie sur l'échelle du lagon. Il sera intéressant de poursuivre les suivis, étant donnée l'hiver austral approchant avec ses baisses de température, vents moyens et augmentation de la taille et fréquence de la houle du large. En effet, la station de GRA est affecté par l'influence du large par l'action de la houle (Bonneton et al. 2007) qui réduit le temps de résidence des eaux tandis que les récifs d'IU sont très proches des côtes, avec un temps de résidence des eaux beaucoup plus longue et situés à une interface complexe des baies sous influence urbaine et le lagon (Torréton et al. 2007).

La densité et le recrutement sont significativement corrélés aux paramètres étudiés ici, notamment aux habitats définis sur les axes d'ordination de l'ACP. La densité est affectée de manière positive par la présence de dalle rocheuse en étant négativement corrélé à l'axe 1 : en effet l'habitat de type « dalle corallien » est la composante principale de cet axe, et en est également négativement corrélé. La densité est également positivement corrélée à l'axe 2. Etant donné que l'ACP est une approximation dans l'espace de la covariance et sachant qu'il existe une corrélation négative avec l'axe 1, on peut faire une approximation graphique en trouvant le facteur le plus proche qui est a) positive sur l'axe 2 b) négative sur l'axe 2. L'optimum de densité sera situé en haut à droite de l'origine - un seul facteur remplit également ces critères : le corail mort. Le corail mort et la dalle corallienne sont donc les substrats les plus favorables pour soutenir des densités élevées de bénitiers. Nous avons aussi montrés que le CV est positivement corrélé à l'axe 4 ; la partie positive de cet axe est composé par le corail massif (type *Porites*) et les coraux tabulaires.

Ainsi les plus fortes densités se trouvent sur des substrats de type « dalle corallien » tel que c'est le cas à l'îlot Maitre. En effet, c'est un substrat favorable pour l'installation des recrues. Ailleurs, il a été démontré que l'ancrage des bénitiers dans le substrat a un effet significatif sur la survie – les individus faiblement encastrés et très fortement encastrés (surtout dans un substrat vivant) étant désavantagés (Apte et al. 2011). Par ailleurs, en Nouvelle-Calédonie, on a déjà trouvé une préférence de *T. maxima* pour les substrats de corail massif (Dumas et al. 2012), ce qui appuie la corrélation entre le CV et l'axe 4 de l'ACP.

Plusieurs sources d'erreur de mesure ont été relevées lors de cette étude. Les mesures de la taille des bénitiers sont problématiques (McMichael 1974; Black et al. 2011), avec plusieurs sources d'erreur possible : valves de longueur inégale, présence d'organismes, encrouants, etc. Ici ces erreurs sont les mesures se passent en milieu sous-marin ce qui complexifie la donne. Aussi, il est difficile de repérer les bénitiers, surtout les plus petits individus (inférieurs à 1cm) et certains ont certainement échappés à l'observation. De plus, plusieurs personnes ont été impliquées dans la mesure de la taille. De même, la mesure de la sédimentation est très sensible aux coups de palmes des observateurs. Les pièges à sédiment ont également attiré l'attention de poissons curieux qui n'ont pas hésité à les croquer. Il est très difficile de juger les différences d'hydrodynamisme que sur 2 cycles de marées tel que ca a été le cas ici. Une solution serait de modifier le protocole, et au lieu d'utiliser du plâtre de Paris, utiliser des « SLOD cards », à dissolution lente (20-30 jours) (Hart et al. 2002). Cela donnerait une image beaucoup plus pertinente qu'une mesure sur 24hrs, et permettrait de plus grande souplesse dans l'organisation logistique des sorties

5. Conclusion

La structure génétique d'un récif a été examinée en détail, et de nouveaux locus polymorphes, *TmCro160*, *Tc7* et ont été testés pour déterminer les liens de fraternité sur les individus de la face sud de l'îlot Uéré. Une forte structuration génétique est soupçonnée, avec un nombre important de demi-frères/sœurs recensés. Le polymorphisme observé est élevé, mais quelques anomalies soulèvent des doutes, dont la présence de « vrais » frères-sœurs entre individus de différentes cohortes. Il est donc nécessaire de refaire ces analyses en incluant de nouveaux marqueurs polymorphes afin d'éliminer tous « faux positifs » (individus apparaissant semblables par état, en raison d'un grand nombre d'allèles communs, mais non par descendance). Pour arriver à en déduire l'influence des paramètres environnementaux sur la structure génétique des populations de bénitiers, davantage de tests sont nécessaires, en incluant des populations provenant d'autres sites.

Les 3 stations ont des dynamiques de population variables. À l'échelle de temps considérée, l'hydrodynamisme ainsi que le taux de sédimentation ne jouent pas de rôle statistiquement significatif sur le CV et la densité des populations. Le taux de survie a été relativement constant pendant la période considérée, avec une probabilité de survie moins élevée pour les plus petits individus. Il existe un lien entre le type d'habitat, décrit de manière semi-quantitative par l'étude photométrique (CPCe) et ordonné sur les axes de l'ACP et entre le CV et la densité des populations. Les substrats rocheux et le corail mort supportent la plus forte densité de *T. maxima*, tandis que la présence de corail massif et autres coraux tabulaires est favorablement corrélée pour le CV, et donc la régularité du recrutement.

Bibliographie

- Apte, D., S. Dutta, et al. (2011). "Monitoring densities of the giant clam *Tridacna maxima* in the Lakshadweep Archipelago." Marine Biodiversity Records **3**(1).
- Ayala, F. J., D. Hedgecock, et al. (1973). "Genetic variation in *Tridacna maxima*, an ecological analog of some unsuccessful evolutionary lineages." Evolution: 177-191.
- Benzie, J. and S. Williams (1992). "No genetic differentiation of giant clam (*Tridacna gigas*) populations in the Great Barrier Reef, Australia." Marine Biology **113**(3): 373-377.
- Benzie, J. A. H. and S. T. Williams (1997). "Genetic structure of giant clam (*Tridacna maxima*) populations in the West Pacific is not consistent with dispersal by present-day ocean currents." Evolution: 768-783.
- bin Othman, A. S., G. H. Goh, et al. (2010). "The distribution and status of giant clams (Family Tridacnidae), A short review." Raffles Bull Zool **58**(1): 103-111.
- Black, R., M. S. Johnson, et al. (2011). "Evidence of large, local variations in recruitment and mortality in the small giant clam, *Tridacna maxima*, at Ningaloo Marine Park, Western Australia." Marine and Freshwater Research **62**(11): 1318-1326.
- Blidberg, E., T. Elfving, et al. (2000). Water temperature influences on physiological behaviour in three species of giant clams (Tridacnidae). Proceedings of the 9th International Coral Reef Symposium.
- Bonneton, P., J.-P. Lefebvre, et al. (2007). "Tidal modulation of wave-setup and wave-induced currents on the Abor√© coral reef, New Caledonia." Journal of Coastal Research **50**: 762-766.
- Buston, P. M., C. Fauvelot, et al. (2009). "Genetic relatedness in groups of the humbug damselfish *Dascyllus aruanus*: small, similar, A sized individuals may be close kin." Molecular Ecology **18**(22): 4707-4715.
- Caley, M., M. Carr, et al. (1996). "Recruitment and the local dynamics of open marine populations." Annual Review of Ecology and Systematics: 477-500.
- Christie, M. R., B. N. Tissot, et al. (2010). "Larval connectivity in an effective network of marine protected areas." PLoS One **5**(12): e15715.
- DeBoer, T. S. and P. H. Barber (2010). "Isolation and characterization of 9 polymorphic microsatellite markers for the endangered boring giant clam (*Tridacna crocea*) and cross-priming testing in three other Tridacnid species." Conservation Genetics Resources **2**(1): 353-356.
- Doty, M. S. (1971). "Measurement of water movement in reference to benthic algal growth." Botanica marina **14**(1): 32-35.
- Dumas, P., A. Bertaud, et al. (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.
- Dumas, P., C. Fauvelot, et al. (2012). Les bēnitiers en Nouvelle-Calēdonie : Statut des populations, impacts de l'exploitation & connectivite. P. d. ē. ZoNēCo, IRD Noumēa.
- Dumas, P., H. Jimenez, et al. (2013). "Small-Scale Habitat Structure Modulates the Effects of No-Take Marine Reserves for Coral Reef Macroinvertebrates." PLoS One **8**(3): e58998.
- Ebert, T. A. and M. P. Russell (1988). "Latitudinal variation in size structure of the west coast purple sea urchin: a correlation with headlands." Limnology and Oceanography **33**(2): 286-294.
- Gilbert, A., S. Andr√©fou√t, et al. (2006). "The giant clam *Tridacna maxima* communities of three French Polynesia islands: comparison of their population sizes and structures at early stages of their exploitation." ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil **63**(9): 1573-1589.

- Hart, A. M., J. D. Bell, et al. (1998). "Growth and survival of the giant clams, *Tridacna derasa*, *T. maxima* and *T. crocea*, at village farms in the Solomon Islands." *Aquaculture* **165**(3): 203-220.
- Hart, A. M., F. E. Lasi, et al. (2002). "SLODS: slow dissolving standards for water flow measurements." *Aquacultural engineering* **25**(4): 239-252.
- Hean, R. L. and O. J. Cacho (2003). "A growth model for giant clams *Tridacna crocea* and *T. derasa*." *Ecological modelling* **163**(1): 87-100.
- Hellberg, M. E., R. S. Burton, et al. (2002). "Genetic assessment of connectivity among marine populations." *Bulletin of Marine Science* **70**(Supplement 1): 273-290.
- Hui, M., M. Kochzius, et al. (2012). "Isolation and characterisation of nine microsatellite markers in the boring giant clam (*Tridacna crocea*) and cross-amplification in five other tridacnid species." *Marine Biodiversity* **42**(2): 285-287.
- Jameson, S. C. (1976). "Early life history of the giant clams *Tridacna crocea* Lamarck, *Tridacna maxima* (Roding) and *Hippopus hippopus* (Linnaeus)." *Pacific Science* **30**(3): 219-233.
- Jokiel, P. L. and J. I. Morrissey (1993). "Water motion on coral reefs: evaluation of the clod card technique." *Marine Ecology-Progress Series* **93**: 175-175.
- Jolliffe, I. T. (1986). *Principal component analysis*, Springer-Verlag New York.
- Jones, O. R. and J. Wang (2010). "COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data." *Molecular Ecology Resources* **10**(3): 551-555.
- Jouon, A., J. P. Lefebvre, et al. (2009). "Wind wave measurements and modelling in a fetch-limited semi-enclosed lagoon." *Coastal Engineering* **56**(5): 599-608.
- Klumpp, D., B. Bayne, et al. (1992). "Nutrition of the giant clam *Tridacna gigas* (L.) I. Contribution of filter feeding and photosynthates to respiration and growth." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **155**(1): 105-122.
- Kruskal, W. H. and W. A. Wallis (1952). "Use of ranks in one-criterion variance analysis." *Journal of the American statistical association* **47**(260): 583-621.
- Ledoux, J., J. Garrabou, et al. (2010). "Fine-scale genetic structure and inferences on population biology in the threatened Mediterranean red coral, *Corallium rubrum*." *Molecular Ecology* **19**(19): 4204-4216.
- Loya, Y. (1978). "Plotless and transect methods." *Coral reefs: research methods*. UNESCO, Paris: 197-217.
- Lucas, J. (1988). "Giant clams: description, distribution and life history." *Giant clams in Asia and the Pacific*. ACIAR Monograph **9**(274): 21-33.
- McKoy, J. L. (1979). *Giant Clams in Tonga Under Study*. Fisheries Research Division. Wellington, NZ.
- McMichael, D. (1974). *Growth rate, population size and mantle coloration in the small giant clam *Tridacna maxima* (Roding), at One Tree Island, Capricorn Group, Queensland*. Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium.
- Norton, J. H., M. A. Shepherd, et al. (1992). "The zooxanthellal tubular system in the giant clam." *The Biological Bulletin* **183**(3): 503-506.
- P. Dumas, J. Tiavouane, et al. (Soumis). "Evidence of early chemotaxis contributing to active habitat selection by the sessile giant clam *Tridacna maxima*." *Soumis à Plos One*.
- Pini, J., S. Planes, et al. (2011). "Genetic diversity loss associated to high mortality and environmental stress during the recruitment stage of a coral reef fish." *Coral Reefs* **30**(2): 399-404.
- Radtke, R. (1985). "Population dynamics of the giant clam *Tridacna maxima*, at Rose Atoll." *Hawaii Institute of Marine Biology, Univ. of Hawaii*.
- SAS Institute (1989-2013). JMP. Cary, NC.
- Selkoe, K. A. and R. J. Toonen (2006). "Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers." *Ecology letters* **9**(5): 615-629.

- Smith, S. D. (2011). "Growth and population dynamics of the giant clam *Tridacna maxima* (Rafinesque) at its southern limit of distribution in coastal, subtropical eastern Australia." Molluscan Research **31**(1): 37.
- Tiavouane, J. (2011). "Étude comparative de la connectivité des populations de du bénitier *Tridacna maxima* en Nouvelle-Calédonie et en Polynésie Française par une analyse du polymorphisme génétique. Rapport de Master 2 de l'Université de Perpignan." via Domitia: 36.
- Torréton, J.-P., E. Rochelle-Newall, et al. (2007). "Correspondence between the distribution of hydrodynamic time parameters and the distribution of biological and chemical variables in a semi-enclosed coral reef lagoon." Estuarine, Coastal and Shelf Science **74**(4): 766-776.

Données GPS des conditions météorologiques lors des missions (Source Windguru.cz) ; 1. Pose plaques le 4/02/2013, récupération le 5/04 (MA et GRA), bacs d'sédimentation posées le 4/02 (GRA et MA) récupération le 6/02. IU pose de blocs de plâtre le 5/02, récupération le 7/02, récupération le 8/02. 2. Pose des blocs de plâtre le 22/04, récupération le 5/04, pose de bacs d'sédimentation le 22/04, récupération le 26/04 (toutes stations)

1	GFS	Vitesse du vent (noeuds)								Direction du vent								Vagues (m)								Direction des vagues								Période des vagues (s)								Température (°C)							
		02h	05h	08h	11h	14h	17h	20h	23h	02h	05h	08h	11h	14h	17h	20h	23h	02h	05h	08h	11h	14h	17h	20h	23h	02h	05h	08h	11h	14h	17h	20h	23h	02h	05h	08h	11h	14h	17h	20h	23h	02h	05h	08h	11h	14h	17h	20h	23h
	04.02.2013	4	4	3	5	7	7	6	5									1.7	1.7	1.6	1.6	1.6	1.7	1.9	2	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	9	9	9	9	9	9	10	11	22	21	23	25	25	25	23	23
	05.02.2013	4	5	7	8	10	10	8	8									2.1	2.2	2.2	2.1	2.1	2	2	1.9	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	11	11	10	10	10	10	10	9	22	22	24	25	26	25	24	23
	06.02.2013	6	7	7	9	12	12	11	9	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	1.9	1.9	1.9	2	2	2.1	2.1	2.2	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	9	9	9	9	9	9	9	9	24	23	24	26	26	25	24	24
	07.02.2013	8	7	7	8	10	12	10	8	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	2.3	2.4	2.5	2.6	2.6	2.6	2.6	2.6	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	9	9	9	10	12	12	12	12	23	23	24	26	26	25	24	24
	08.02.2013	7	5	2	2	8	13	12	10	↙								2.6	2.7	2.8	3	3.1	3.1	3	2.9	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	11	11	10	10	10	10	10	9	23	23	25	26	26	26	24	24
2	GFS	Vitesse du vent (noeuds)								Direction du vent								Vagues (m)								Direction des vagues								Période des vagues (s)								Température (°C)							
		02h	05h	08h	11h	14h	17h	20h	23h	02h	05h	08h	11h	14h	17h	20h	23h	02h	05h	08h	11h	14h	17h	20h	23h	02h	05h	08h	11h	14h	17h	20h	23h	02h	05h	08h	11h	14h	17h	20h	23h	02h	05h	08h	11h	14h	17h	20h	23h
	22.04.2013	2	3	5	6	7	7	8	6									2.1	2.2	2.2	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	11	11	11	11	11	12	12	11	24	24	24	25	25	24	23	23
	23.04.2013	4	5	5	6	8	8	8	8									2.3	2.2	2.1	2	1.9	1.9	1.8	1.8	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	11	11	11	11	11	11	11	11	23	23	23	24	24	23	22	22
	24.04.2013	7	7	8	9	10	11	11	11	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	1.7	1.7	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	1.6	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	10	10	10	10	10	10	10	10	22	22	23	24	24	23	22	22
	25.04.2013	11	11	12	12	13	13	14	13	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	1.6	1.7	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	1.9	↑	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	10	9	9	5	5	5	5	6	22	22	23	24	23	23	22	22
	26.04.2013	13	13	14	15	16	16	17	17	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	2	2.1	2.1	2.2	2.2	2.3	2.5	2.6	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	↙	6	6	6	6	6	6	6	6	22	23	23	23	23	23	23	23

Tableau A3. « Halfsib » Dyade – Adultes et IM en parents potentiels

Tableau A3. « Halfsib » Dyade – Adultes et IM incl

OffspringID1	OffspringID2	Probability	OffspringID1	OffspringID2	Probability
R10E	R10F	1	R10E	R10F	1
R10F	R18D	1	R12E	R34D	1
R10F	R24D	1	R12E	R42F	1
R11E	R12E	1	R12E	R48F	1
R11E	R28F	1	R12E	254_IUD	1
R12E	R22F	1	R13E	219_IUC	1
R12E	R28F	1	R13F	211_IUC	1
R12E	R42F	1	R15D	R39F	0.981
R14E	R7E	1	R15E	R16E	1
R15D	R39F	1	R15E	R41F	1
R15E	R16E	1	R15F	R19F	1
R15E	R41F	1	R15F	201_IUC	1
R15F	R17E	1	R15F	220_IUC	1
R15F	R19F	1	R15F	223_IUC	1
R15F	R34F	1	R16D	R18F	1
R16D	R18F	1	R16D	R43F	1
R16D	R43F	1	R17D	R35F	0.947
R16F	R40F	1	R17D	222_IUC	0.947
R16F	R44F	1	R17E	R34D	1
R16F	R8F	1	R17E	R35F	1
R17D	R29F	1	R17E	R45F	1
R17D	R35F	1	R17F	R23D	1
R17D	R46F	1	R17F	R27D	1
R17E	R34F	1	R17F	225_IUC	1
R17E	R45F	1	R18D	R27D	1
R17F	R21E	1	R18D	R34F	1
R17F	R23D	1	R19D	R7E	1
R17F	R27D	1	R19E	R37D	1
R18D	R24D	1	R19F	R46F	1
R18D	R27D	1	R19F	223_IUC	1
R18D	R34F	1	R1F	R36F	0.944
R19D	R7E	1	R20D	R20E	1
R19E	R37D	1	R20D	R22F	1
R19E	R46F	1	R20D	R26D	1
R1F	R36F	1	R20D	R28F	1
R20D	R26D	1	R20D	253_IUD	1
R20D	R26F	1	R20F	R46F	1
R20F	R28F	1	R20F	207_IUC	1
R20E	R21D	1	R20F	215_IUC	1
R20E	R25D	1	R20E	R26D	1
R20E	R31D	1	R20E	226_IUC	1
R20E	R39F	1	R21D	R31D	1
R21D	R31D	1	R21D	R39F	0.999
R21D	R39F	1	R21E	R40F	1
R21E	R3F	1	R21E	R7F	0.962
R21E	R40F	1	R21F	R6F	0.958
R21F	R45F	1	R22F	R28F	1
R22F	R28F	1	R22F	253_IUD	1
R23D	R27D	1	R23D	R27D	1
R24D	R50F	1	R24D	R50F	0.986
R24D	R6F	1	R24D	R6F	1
R26D	R26F	1	R26F	R5F	0.999
R27D	R34F	1	R26F	202_IUC	0.999
R27F	R34D	1	R27D	R34F	1
R27F	R6F	1	R28F	227_IUC	1
R30D	R34D	1	R28F	253_IUD	1
R31D	R39F	1	R29D	219_IUC	1
R32D	R7F	0.901	R29F	228_IUC	0.999
R32D	R9E	1	R29F	255_IUD	1
R34D	R6F	1	R31D	R39F	0.999
R35F	R46F	1	R32D	R9E	1
R36F	R37F	1	R34D	R35F	1
R36F	R50F	1	R34D	R45F	1
R37D	R46F	1	R34D	R48F	1
R37F	R50F	1	R34D	254_IUD	1
R3F	R40F	1	R35F	R45F	1
R40F	R8F	1	R35F	221_IUC	1
R41F	R47F	1	R36D	218_IUC	1
R45F	R8F	1	R36F	R37F	1
R50F	R6F	1	R36F	R50F	0.952
R7F	R9E	1	R37D	R46F	1
R8E	R8F	1	R37F	R50F	0.962
			R40F	204_IUC	1
			R43F	R47F	1
			R46F	207_IUC	1
			R50F	R6F	0.996
			R5F	202_IUC	1
			R5F	251_IUD	1
			R5F	255_IUD	1
			R7E	IM25	0.998
			R8F	IM47	1
			201_IUC	220_IUC	1
			212_IUC	253_IUD	1
			251_IUD	255_IUD	1

Tableau A4. Dyades de « fullsibs »

	OffspringID1	OffspringID2	Probability
Adultes en freres	R14E	208_IUC	1
	R48F	254_IUD	0.932
Adultes en parents	R11E	R22F	1
	R49	R8E	1