

ISSN 0755 3412

OCEANOGRAPHIE

Notes et Documents n° 38

1968

Étude d'une pêcherie artisanale de l'archipel des
Tuamotu (Polynésie Française).

Biologie, ethologie et dynamique des populations
d'une espèce caractéristique : *Naso brevirostris*
(Poisson Acanthuridae).

B. CAILLART

INSTITUT FRANÇAIS RECHERCHE SCIENTIFIQUE

POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

ORSTOM

ISSN 0755 3412

OCEANOGRAPHIE

Notes et Documents n° 38

1988

Étude d'une pêcherie artisanale de l'archipel des Tuamotu (Polynésie Française).

Biologie, ethologie et dynamique des populations d'une espèce caractéristique : *Naso brevirostris* (Poisson - Acanthuridae).

B. CAILLART

INSTITUT FRANÇAIS RECHERCHE SCIENTIFIQUE

POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPERATION

ORSTOM

Notes et Documents

N° 38

OCEANOGRAPHIE

ORSTOM
TAHITI
- 1989 -

POLYNESIE FRANCAISE

ORSTOM

ETUDE D'UNE PECHERIE ARTISANALE DE L'ARCHIPEL DES TUAMOTU
(POLYNESIE FRANCAISE). BIOLOGIE, ETHOLOGIE ET DYNAMIQUE DES
POPULATIONS D'UNE ESPECE CARACTERISTIQUE : *NASO BREVIROSTRIS*
(POISSONS-ACANTHURIDAE)

par B. CAILLART *

* Centre ORSTOM de BREST, B.P. 70, 29263 PLOUZANE, FRANCE

CAILLART (B.), 1989 - Etude d'une pêcherie artisanale de
l'archipel des Tuamotu (Polynésie Française). Biologie,
éthologie et dynamique des populations d'une espèce
caractéristique : *Naso brevirostris* (Poisson-Acanthuridae).
ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Oceanogr., 38 : 235 p.

AVANT PROPOS

Le travail présenté dans ce numéro des Notes et Documents d'Océanographie du centre ORSTOM de Tahiti a fait l'objet d'une thèse de Docteur-Ingénieur en Sciences Agronomiques, option Halieutique, soutenue le 21 juillet 1988 devant l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, en association avec l'université de Rennes I.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier tout particulièrement Messieurs INTES et MORIZE pour leur confiance et leurs encouragements. Il remercie également Messieurs ANTOINE, COLLINON, CONAND, DENIEL, GALZIN, GASCUEL et LE GUEN pour leurs critiques du manuscrit.

ETUDE D'UNE PECHERIE ARTISANALE DE L'ARCHIPEL DES TUAMOTU (POLYNESIE FRANCAISE). BIOLOGIE, ETHOLOGIE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'UNE ESPECE CARACTERISTIQUE : *NASO BREVIROSTRIS* (POISSONS-ACANTHURIDAE)

RESUME

La pêche artisanale d'un atoll de l'archipel des Tuamotu (Polynésie Française) a été étudiée sur une période de 4 ans. Sur les 200 tonnes annuellement débarquées, 10 espèces rentrent de façon significatives dans les prises. Elles appartiennent aux familles des Lethrinidae, Lutjanidae, Carangidae, Mullidae et Acanthuridae. Une approche globale montre que l'on pourrait exploiter davantage le stock du lagon avec toutefois un risque de déséquilibre de la composition trophique de la population ichtyologique si les espèces piscivores continuaient à former la majorité des captures. Les variations temporelles des prises par unité d'effort (PUE) indiquent qu'il existe deux cycles : le premier annuel avec une bonne saison lors de l'été austral (novembre à février), le deuxième est lunaire avec une augmentation des rendements vers la nouvelle lune. Une espèce d'Acanthuridae, *Naso brevirostris* a été plus particulièrement étudiée. L'étude biologique montre qu'il n'existe qu'une saison de reproduction par an, de décembre à février, pendant laquelle sont pondus environ 160 000 oeufs par femelle et en trois fois. Les larves pélagiques sont dispersées dans l'océan environnant l'atoll. Ce stade apparaît comme être extrêmement critique dans la vie du poisson et pourrait constituer une forme de dissémination vers les atolls voisins. La croissance de cette espèce a pu être modélisée grâce à la méthode de Petersen, après avoir constaté que la lecture des marques journalières sur les otolithes donnait des résultats erronés. Les deux sexes ont une croissance notablement différente. Pour les mâles, les paramètres de l'équation de von Bertalanffy sont : $L_{\infty} = 38,1$ cm, $K = 0,33$ a⁻¹, $t_0 = -0,39$ a et pour les femelles : $L_{\infty} = 35,0$ cm, $K = 0,26$ a⁻¹, $t_0 = -0,80$ a. Les coefficients de mortalité, obtenus par la méthode de l'analyse des cohortes type Jones, sont assez importants et indiquent que la pêche a un impact non négligeable sur la composition du stock. Une modèle analytique de production basé sur la structure en longueur des captures montre que le rendement par recrue actuel pourrait être sensiblement amélioré en augmentant l'effort de pêche. Une étude de la fécondité par recrue montre que la pérennité du stock ne serait pas mise en danger par une intensification de la pêche telle qu'elle est pratiquée aujourd'hui.

STUDY OF A SMALL SCALE FISHERY OF THE TUAMOTU ARCHIPELAGO (FRENCH POLYNESIA). BIOLOGY, ETHOLOGY AND POPULATION DYNAMICS OF A CHARACTERISTIC SPECIES : *NASO BREVIROSTRIS* (PISCES-ACANTHURIDAE)

ABSTRACT

A small scale fishery of an atoll of the Tuamotu Archipelago (French Polynesia) was studied for four years. Out of the 200 metric tons landed yearly, ten species are significantly present in the catches. They belong to the families of Lethrinidae, Lutjanidae, Carangidae, Mullidae and Acanthuridae. A global approach shows that the ichthyological stock of the lagoon could be more exploited. However, an imbalance in the trophic composition of the population could occur if piscivorous species kept being the main part of the catches. Temporal variations of catch per unit effort (c.p.u.e.) show two cycles : a first annual one with a good fishing season during the Austral summer (November to February) and a second lunar one with an increase of c.p.u.e. around the new moon. An Acanthurid species, *Naso brevirostris* was studied in more details. The biological study shows that there is only one spawning season a year, from December to February, during which a female spawns about 160 000 eggs in three batches. The pelagic larvae are dispersed in the ocean surrounding the atoll. This stage appears to be very critical in the life history of the fish and could be a form of dissemination towards the neighbouring atolls. Growth of *Naso brevirostris* was modelled using the Petersen method. It was observed that counting daily patterns on the otoliths gave wrong results. The two sexes have a significantly different growth. For the male, parameters of the von Bertalanffy growth curve are $L_{\infty} = 38.1$ cm, $K = 0.33$ y⁻¹, $t_0 = -0.39$ y. For the female, those parameters are : $L_{\infty} = 35.0$ cm, $K = 0.26$ y⁻¹, $t_0 = -0.80$ y. Fishing mortality coefficients were calculated using the Jones Virtual Population Analysis. The coefficients are rather high and show that fishing exerts a significant influence on the stock composition. An analytical model of production using the length composition data of the catches shows that the present yield per recruit could be improved by increasing fishing effort. A study of the fecundity per recruit shows that a moderate increase in fishing effort would not endanger future recruitments.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	7
A : PRESENTATION DU MILIEU	
1. ELEMENTS MORPHOLOGIQUES	13
2. ELEMENTS DE CLIMATOLOGIE	17
2.1. La température	17
2.2. Le vent	17
2.3. Les précipitations	17
2.4. L'hydroclimat	18
2.4.1. Dynamique des eaux	
2.4.2. La température	
2.4.3. La salinité	
2.4.4. La turbidité	
3. FACTEURS BIOTIQUES	21
3.1. Le milieu pélagique	21
3.1.1. Le phytoplancton	
3.1.2. Le zooplancton	
3.1.3. Les poissons pélagiques	
3.2. Le milieu benthique	23
3.2.1. La pente externe	
3.2.2. Le platier récifal	
3.2.3. Les formations du lagon	
3.2.4. Les discontinuités morphologiques	
4. L'ENVIRONNEMENT HUMAIN	29
4.1. La population de Tikehau	29
4.2. La pêche dans le lagon	30
5. CONCLUSION	33
B : LA PECHERIE DE TIKEHAU	
1. PRESENTATION DE LA PECHERIE	37
1.1. Le mode de pêche	37
1.1.1. Le parc à poissons	
1.1.2. La pêche	

1.2. Le commerce du poisson	44
1.3. Remarques	45
2. LA PRODUCTION DE LA PECHERIE	46
2.1. Matériel et méthode	46
2.2. Les espèces capturées	46
2.3. L'effort de pêche	52
2.3.1. Définitions	
2.3.2. Commentaires	
2.4. La production	53
2.4.1. Choix de l'unité de temps	
2.4.2. Les tonnages	
2.4.3. Les rendements	
2.4.4. La production par parc à poissons	
2.4.4.1. La production totale	
2.4.4.2. Ventilation par espèce	
2.5. Composition trophique des captures	61
2.5.1. Méthode	
2.5.2. Résultats	
2.6. La pêche de <i>Naso brevirostris</i>	63
2.6.1. Les tonnages	
2.6.2. Les rendements	
2.6.3. Variations des prises par parc à poissons	
2.6.4. Composition en longueur des captures de <i>N. brevirostris</i> , sex-ratio des prises	
2.6.4.1. Matériel et méthode	
2.6.4.2. Résultats	
3. DISCUSSION	73
3.1. La spécificité de la pêcherie	74
3.2. La pêche dans le milieu corallien	75
3.3. La périodicité des prises	78
3.4. Production primaire et production de la pêcherie	82
4. CONCLUSIONS : PRINCIPAUX RESULTATS OBTENUS	83

C : BIOLOGIE DU NASON

1. PRESENTATION DE L'ESPECE	89
1.1. Caractères morphologiques	89
1.2. Répartition, habitat	90
1.3. Régime alimentaire	91
1.3.1. Méthode d'étude	
1.3.2. Résultats	
1.3.3. Discussion	
2. REPRODUCTION, SEXUALITE	93
2.1. Matériels et méthodes	93
2.1.1. Le prélèvement	
2.1.2. Etude du cycle de la reproduction	
2.1.2.1. Les stades sexuels	
2.1.2.2. Les indices	
2.1.2.3. Structure fine des gonades	
2.1.3. Taille à la première maturité	
2.2. Sexualité du Nason	96
2.3. Etude de la reproduction	97
2.3.1. Structure macroscopique des gonades	
2.3.1.1. Echelle de maturité des gonades femelles	
2.3.1.2. Le cas des gonades mâles	
2.3.1.3. Evolution saisonnière des différents stades sexuels	
2.3.2. Le rapport gonado-somatique	
2.3.3. Le coefficient de condition	
2.3.3.1. Cas des femelles	
2.3.3.2. Cas des mâles	
2.3.3.3. Variations comparées mâles-femelles	
2.3.4. Fécondité, structure fine des gonades	
2.3.4.1. Relation nombre d'oeufs-poids/longueur	
2.3.4.2. Fécondité apparente relative	
2.3.4.3. Estimation de la fécondité réelle	
2.3.5. Taille à la première maturité	
2.4. Synthèse des informations : la saison de ponte	117

2.5. Stratégie de la reproduction	118
2.6. Larves et juvéniles	119
2.7. Discussion	123
2.7.1. La saison de ponte, facteurs de variation	
2.7.2. Relations reproduction-environnement, réponses adaptatives de l'espèce	
2.7.3. Le recrutement larvaire	
2.7.4. La fécondité	
3. RELATION TAILLE-POIDS	135
3.1. Matériels et méthodes	135
3.2. Résultats	136
4. CROISSANCE	137
4.1. Généralités	137
4.2. Le modèle de croissance	139
4.3. Matériels et méthodes	140
4.3.1. La méthode directe : lecture des otolithes	
4.3.2. La méthode indirecte : analyse des structures de taille	
4.4. Résultats	143
4.4.1. L'ostéochronologie	
4.4.2. La méthode de la progression modale	
4.4.2.1. La croissance en longueur	
4.4.2.2. La croissance pondérale	
4.4.2.3. Calcul d'une courbe de croissance moyenne	
4.5. Discussion : comparaison avec d'autres données de croissance	151
5. RECAPITULATION ET CONCLUSION	155
D : ETHOLOGIE DU NASON	
1. TECHNIQUE D'ETUDE	159
2. REGROUPEMENT ET RELATIONS AVEC L'ICHTYOFAUNE	161
3. ETHOLOGIE ALIMENTAIRE	162
4. COMPORTEMENT DE LA REPRODUCTION	162

5. DISCUSSION	164
5.1. Valeur adaptative de la formation de bancs	164
5.2. Le comportement de la reproduction	165
5.3. Comportement et c.p.u.e.	167
6. CONCLUSION	167
E : PARAMETRES DE LA DYNAMIQUE DE LA POPULATION EXPLOITEE	
1. RECAPITULATION DES DONNEES DISPONIBLES	171
1.1. Les paramètres biologiques	171
1.2. Les débarquements	171
1.3. L'effort de pêche	171
1.4. La structure démographique des captures	171
1.5. Conclusion	172
2. MORTALITES	172
2.1. Généralités	172
2.2. Cas de la mortalité naturelle	173
2.3. Calcul de la mortalité totale par la méthode des courbes de capture	176
2.3.1. Le principe	
2.3.2. Le calcul	
2.3.3. Résultat	
2.4. L'analyse des cohortes	179
2.4.1. Bases mathématiques	
2.4.2. Mise en oeuvre	
2.4.3. Résultats	
2.4.3.1. Test de la convergence	
2.4.3.2. Le vecteur mortalité par pêche F	
2.5. Comparaison de deux méthodes	185
2.6. La méthode de Beverton et Holt	187
3. TAILLE A LA PREMIERE CAPTURE	187
3.1. Méthode	187

3.2. Résultats	189
4. CONCLUSION	190
F : LA PRODUCTION DU STOCK		
1. MODELISATION DE LA PRODUCTION	195
1.1. Choix d'un modèle	195
1.2. Description du modèle	196
1.2.1. Equations de base		
1.2.2. Effet d'un changement de la taille à la première capture et d'une modification de l'effort de pêche		
1.3. Résultats	199
1.3.1. Diagrammes généraux		
1.3.2. Exploitation du stock de <i>Naso brevirostris</i>		
1.4. Rendement par recrue	203
2. IMPACT DE LA PECHE SUR LE POTENIEL REPRODUCTIF DU STOCK	204
2.1. Principe du calcul	204
2.2. Résultat	205
2.3. Interprétation	207
3. CONCLUSION : PROPOSITION D'AMENAGEMENT	207
CONCLUSION GENERALE	209
BIBLIOGRAPHIE	215

INTRODUCTION

Depuis la découverte de la Polynésie Française par les Européens à la fin du XVIII ième siècle, de nombreuses études ont été entreprises pour contribuer à une meilleure connaissance des écosystèmes récifaux et lagunaires des archipels Polynésiens.

Dés le début du XIX ième siècle, des scientifiques s'embarquaient vers la Polynésie, profitant des nombreuses expéditions qui partaient d'Europe. L'étude géomorphologique du milieu a commencé par les premières théories de DARWIN (1842), DANA (1886) et MURRAY (1895) sur la genèse des îles hautes et des atolls. MARSHALL (1915), LACROIX (1927), WILLIAMS (1933), OBELLIANE (1955) et AUBERT DE LA RUE (1958) ont complété ces théories dès le début du XX ième siècle. Les premières données sur la biologie des récifs coralliens datent de cette même époque avec les publications de DAVIS (1928), CROSSLAND (1928 et 1939), RANSON (1955a, 1955b) et NEWELL (1956).

D'un point de vue ichtyologique, on relève dès le 18 ième siècle les premières collectes de poissons lagunaires. Suivent, vers 1850, les premières descriptions d'espèces par GEOFFROY SAINT HILAIRE, CUVIER et VALENCIENNES. Des naturalistes français (JARDIN, 1859 et VAILLANT, 1886) et étrangers (HANDY, 1930, NORDHOFF, 1930, HERRE, 1931, 1932) complètent ces inventaires de poissons des lagons. Les techniques de pêche locales suscitent l'intérêt des chercheurs ROPITEAU (1947), LEGAND (1950), PETARD (1951), ANDERSON (1963) et OTTINO (1965). Depuis 1965, les axes de la recherche ichtyologique se sont multipliés. RANDALL (1961, 1964, 1973) s'est intéressé à la systématique des poissons coralliens polynésiens. BAGNIS travaille depuis 1967 sur le problème aigu de l'ichtyosarcotisme (BAGNIS, 1970). Il fut le découvreur de la toxine (un Péréridien : *Gambierdiscus toxicus*) responsable de la ciguatera, qui empoisonne la chair de certaines espèces de Polynésie.

Actuellement en Polynésie Française, les recherches sur les poissons sont conduites par plusieurs organismes nationaux et territoriaux.

- L'Institut Français de Recherche et d'Exploitation de la Mer (IFREMER) travaille sur l'aquaculture d'espèces importées ou autochtones.

- L'Institut Territorial de Recherches Médicales Louis Mallardé (ITRMLM) a pour principale préoccupation dans le domaine océanographique, le problème de la ciguatera.

- Le Museum d'Histoire Naturelle a débuté en 1971 un programme pluri-disciplinaire à orientation écologique avec notamment les travaux de GALZIN (1977, 1985), BOUCHON-NAVARO (1981), HARMELIN-VIVIEN (1985), HARMELIN-VIVIEN et BOUCHON-NAVARO (1983) sur la faune ichtyologique de Polynésie.

- La pêche et son développement sont sous la responsabilité de deux organismes territoriaux, l'Etablissement pour la Valorisation des Activités Aquacoles et Maritimes (EVAAM) et le Service de la Mer et de l'Aquaculture (SMA). L'EVAAM a pour mission le développement et la mise en application des techniques de pêche et aquacoles alors que le SMA s'occupe de l'administration de ce secteur avec en plus un recueil des statistiques de débarquement des produits de la mer en Polynésie.

- L'Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM) s'intéresse depuis longtemps aux ressources halieutiques du territoire. Dans le domaine de la pêche hauturière, un programme de concentration des thonidés par des radeaux flottants donne de bons résultats (CHABANNE et UGOLINI, 1983, DEPOUTOT, 1987).

L'étude des lagons d'atolls a débuté par des opérations ponctuelles. Avec la plupart des organismes présents sur le territoire, l'ORSTOM a été impliqué dans le programme MAB (*Man And Biosphere*) sous l'égide de l'UNESCO dont le site d'étude privilégié était l'atoll de Takapoto. Par ailleurs, le lancement des expériences nucléaires a exigé une bonne connaissance de certains sites et l'atoll de Mururoa a fait l'objet de nombreuses études, notamment au plan biologique auxquelles l'ORSTOM a activement participé (MICHEL, 1969, MICHEL et al., 1971). En 1982, un programme de recherche pluri-disciplinaire d'étude de la production lagonaire et de sa dynamique a été mis en place. Le programme ATOLL (ORSTOM-Département Terre, Océan, Atmosphère-UR 304) est structuré en huit opérations distinctes :

- ENVAT : Environnement lagonaire, caractéristiques physiques, chimiques et météorologiques des lagons.

- MOPAT : Flux et bilan de la matière organique particulaire planctonique ; étude des productions phytoplanctoniques, zooplanctoniques et bactériennes

- PROBAT : Flux et bilan de la production primaire benthique ; suivi de la matière organique particulaire et de la matière organique détritique dans le sédiment.

- BENTAT : Etude des biomasses et des biotopes du benthos lagonaire.

- NACRAT : Biologie et dynamique des populations d'huîtres perlières et nacrées (*Pinctada margaritifera* L.).

- HABAT : Caractérisation des habitats lagonaire, évaluation des dégâts dus aux cyclones de 1983.

- **SOCAT** : Environnement socio-économique de la pêche artisanale dans les Tuamotu.

- Enfin, l'opération **HALIAT**, cadre de la présente étude, a pour objet l'étude de la biologie et de la dynamique des populations ichtyologiques exploitées des milieux lagunaires. Les principales actions de ce programme de recherche sont :

- Le suivi des débarquements avec échantillonnage des captures et statistiques de pêche. Cette partie est efficiente depuis fin 1982, mais a été interrompue une grande partie de l'année 1983. Les six cyclones qui ont frappé la Polynésie à cette époque ont détruit la majeure partie des engins de pêche et perturbé le trafic maritime.

- Acquisition des principales données biologiques concernant les espèces les plus représentées dans la pêche. Classiquement, la croissance, la reproduction, le régime alimentaire et les migrations sont étudiés suivant des méthodes qui seront décrites par la suite.

Pour sa morphologie, la présence d'une pêcherie artisanale installée depuis plusieurs années et quelques facilités logistiques (desserte régulière), l'atoll de Tikehau a été choisi comme référence pour cette étude. Notons que la majeure partie des opérations du programme ATOLL s'y déroulent également.

Un écosystème lagunaire est un milieu diversifié au fonctionnement complexe. Une vue d'ensemble est nécessaire pour tenter d'en appréhender les mécanismes principaux. La production totale étant la somme des productions individuelles de chaque espèce, l'aspect plurispécifique de la pêche sera abordé dans la présente étude. Sur les 200 tonnes annuellement débarquées, 80 p. cent des prises sont constituées de dix espèces d'intérêt commercial appréciable. La production de celles-ci dépend des facteurs internes de l'espèce. Dans un laps de temps donné, il n'est pas possible de connaître complètement les facteurs biologiques propres de chaque constituant de la pêche. Aussi, une grande partie de ce travail traitera de l'étude biologique, ethologique et dynamique d'un des principaux éléments de la pêche : le nason, *Naso brevirostris* (Valenciennes). Ce choix se justifie par les faits suivants :

- il représente, suivant les années, de 5 à 14 % du tonnage débarqué. Il se trouve ainsi parmi les cinq premières espèces exploitées.

- le comportement d'Acanthuridae exploités par une pêche est peu connu.

- les poissons-chirurgiens sont des membres caractéristiques et abondants des communautés coralliennes. Peu d'études sur leur écologie ont été réalisées. Or, leur mobilité spatiale réduite facilite leur étude *in situ* et les observations peuvent être étendues avec certaines précautions aux espèces de comportement similaire.

Le travail présenté est découpé en six chapitres :

- Chapitre A : il traite de l'environnement de la pêcherie de Tikehau. Les données utiles à la compréhension de la structure de l'écosystème sont abordées : le climat, l'hydroclimat, l'hydrodynamisme et une description détaillée du milieu benthique.

- Chapitre B : les débarquements de la pêcherie de Tikehau sont analysés sur une période de quatre années consécutives. Les variations spatio-temporelles des prises totales par unité d'effort sont mises en évidence, puis la pêche de *Naso brevirostris* est plus particulièrement analysée

- Chapitre C : dans cette partie, la biologie de la reproduction et la croissance de *N. brevirostris* sont abordées.

- Chapitre D : ce chapitre traite brièvement de l'éthologie de *N. brevirostris* en mettant en évidence les perspectives en rapport avec l'exploitation.

- Les chapitres E et F traitent successivement des paramètres de la dynamique de la population exploitée de *N. brevirostris* (mortalités, taille à la première capture) et du rendement par recrue de cette espèce. Pour les calculs, nous avons utilisé des méthodes basées sur l'utilisation des distributions des longueurs des captures.

o o
o

A - PRESENTATION DU MILIEU

- 1. ELEMENTS MORPHOLOGIQUES**
- 2. ELEMENTS DE CLIMATOLOGIE**
- 3. FACTEURS BIOTIQUES**
- 4. L'ENVIRONNEMENT HUMAIN**
- 5. CONCLUSION**

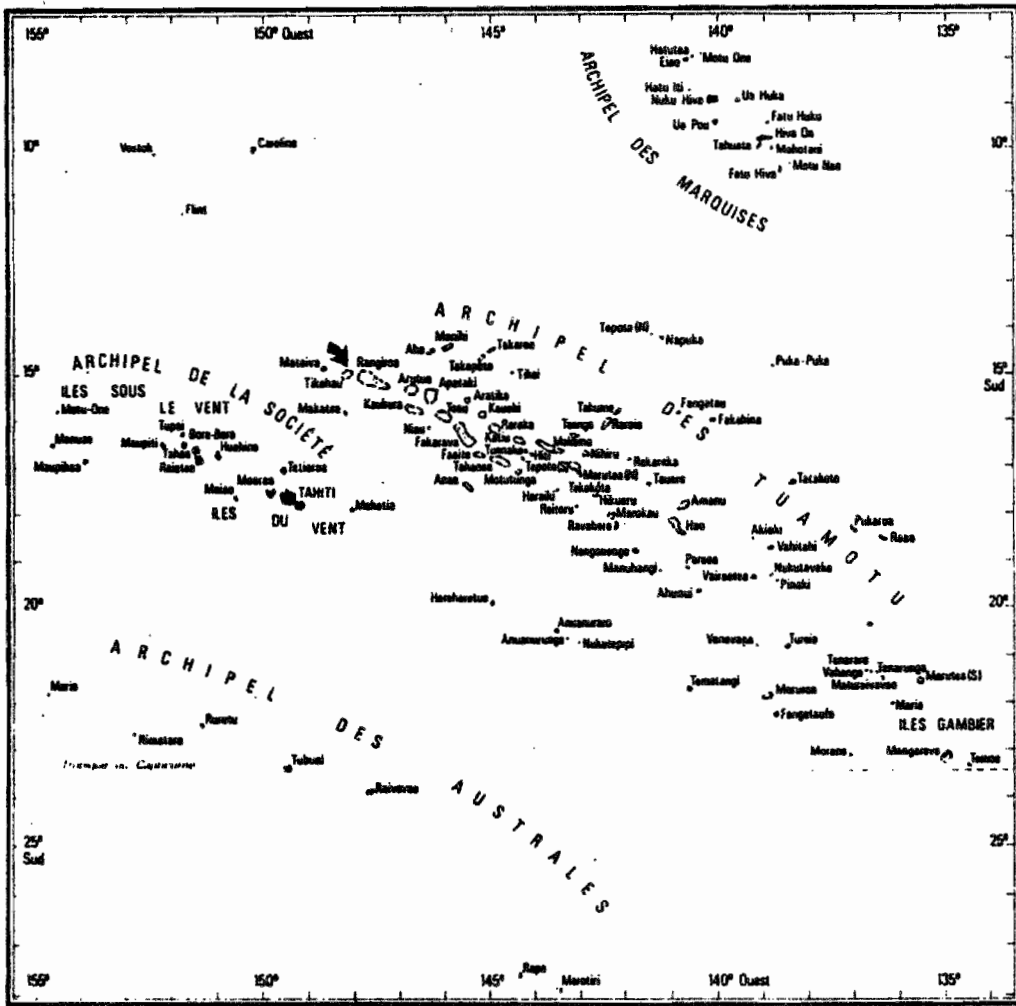


Figure 1 : Carte de la Polynésie Française (N.B. : les îles Vostok, Caroline et Flint ne font pas partie du territoire)

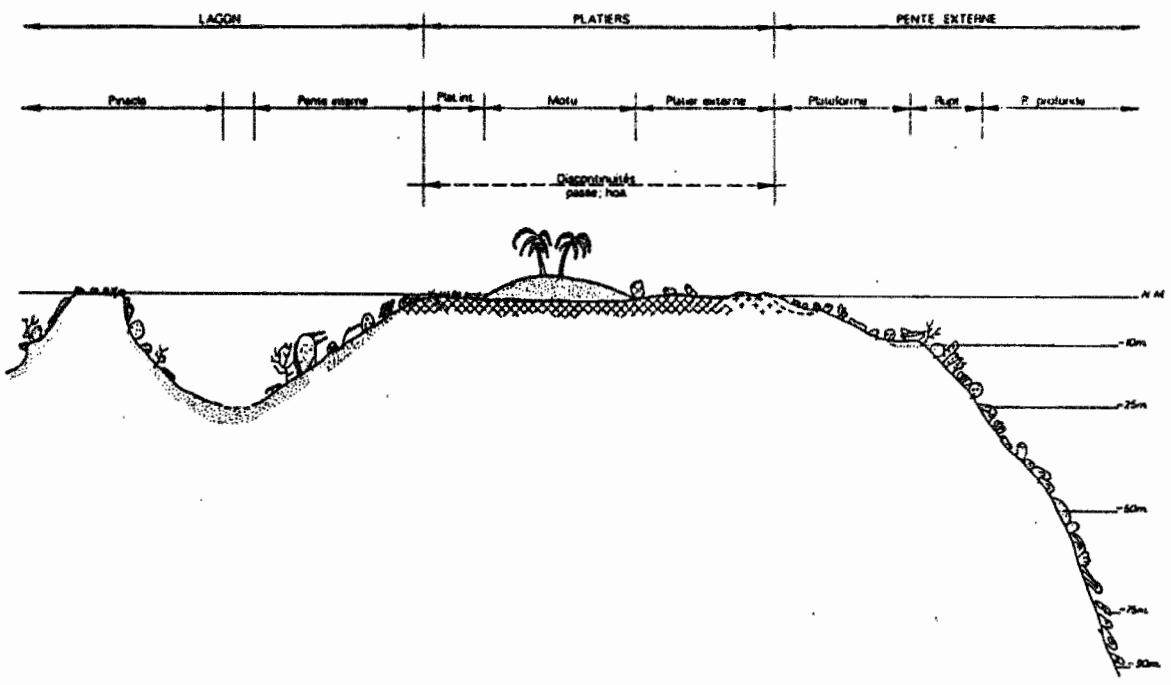


Figure 2 : Coupe schématique d'un atoll présentant les grandes unités récifales (pente externe, platier, lagon) et leurs sous-unités (d'après FAURE et LABOUE, 1984)

A mi-chemin entre la Californie et l'Australie, la Polynésie Française est constituée d'environ 130 îles, réparties en cinq archipels (Australes, Gambiers, Marquises, Société et Tuamotu). On y retrouve typiquement deux sortes d'îles : les îles hautes avec une partie d'origine volcanique (Tahiti, Moorea, Bora-Bora, etc ...) et les îles basses coralliennes ou atolls culminant à deux-trois mètres au dessus du niveau de la mer (par exemple Rangiroa, Mururoa, Tikehau).

Les îles de la Polynésie sont comprises entre les 8^{ème} et 27^{ème} parallèles Sud et les 130^{ème} et 155^{ème} méridiens Ouest (figure 1). Les terres émergées couvrent une surface d'approximativement 4000 km² et se répartissent sur une superficie comparable à celle de l'Europe.

1. ELEMENTS MORPHOLOGIQUES

L'archipel des Tuamotu est constitué de 76 îles, exclusivement des atolls, à morphologie variable. Il forme grossièrement une bande d'orientation NE-SE et les terres émergées couvrent une aire de 850 km². Classiquement, un atoll est constitué d'une couronne récifale relativement étroite encerclant un plan d'eau intérieur ou lagon. La forme obtenue est le plus souvent circulaire. Les îles sont de tailles inégales, allant de 3 à 4 km de diamètre pour les plus petites, à 80 km pour les plus grandes (Rangiroa).

Sur des bases morphologiques, le récif est divisé en trois grandes unités qui apparaissent sur la figure 2. Ce sont : la pente externe, le platier récifal et les formations lagonaires (BATTISTINI et al., 1975).

- La pente externe est divisée en trois zones :

- .La plate-forme récifale, située entre 0 et 10 m de profondeur.
- .La rupture de pente, de 10 à 25 m.
- .La pente externe profonde. Elle commence à partir de 25 m. Sa pente est très marquée, souvent supérieure à 45°.

- Le platier récifal est également découpé en trois zones :

- .Le platier récifal externe qui débute par la crête algale et va jusqu'au motu.
- .Le motu, îlot émergeant en permanence.
- .Le platier récifal interne qui assure, en arrière du motu, le raccordement avec les formations lagonaires.

- Les structures du lagon :

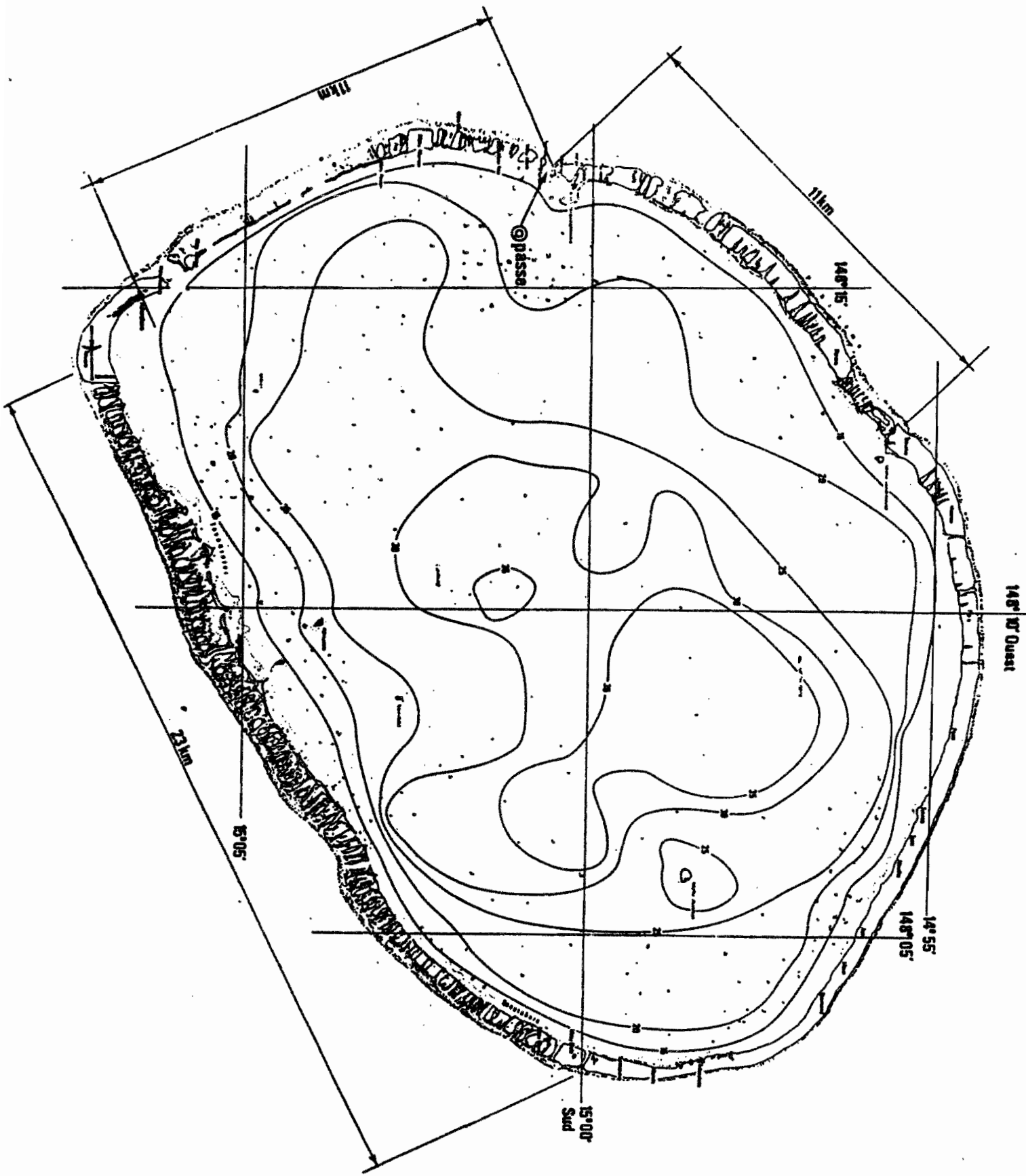


Figure 3 : Carte de l'atoll de Tikehau (archipel des Tuamotu) avec ses principales dimensions et bathymétrie de son lagon (— 20 — : isobathe 20 m)

après le platier, se trouve le talus de la pente interne qui descend jusqu'à 5-6 m. Au-delà, le fond du lagon est de forme plus monotone, constitué de sables coralliens. Il peut atteindre des profondeurs supérieures à 40 m. Disséminés dans l'ensemble du lagon, se trouvent les pinacles ou Karena. Ce sont des formations coralliennes verticales qui peuvent émerger de la surface.

On observe deux types de discontinuité morphologique : les passes qui coupent la couronne récifale sur plusieurs mètres de profondeur et les chenaux ou hoa qui n'interrompent que superficiellement les structures du platier. Les hoa sont soumis à une forte érosion et à une sédimentation importante qui modifie sans cesse leur forme. Ils mettent en communication les eaux du lagon et celle de l'océan en fonction des marées. Ils sont dit alors **ouverts** ou **fonctionnels**. Les hoa barrés par des blocs de récifs à l'extérieur ou des cordons sableux vers l'intérieur ne fonctionnent plus qu'aux très fortes tempêtes. Ils sont dits **fermés** ou **non fonctionnels**. En fonction du nombre de passes et de l'importance des hoa, qui conditionnent le renouvellement d'eau lagonaire, on classe les différents atolls comme indiqué dans le tableau 1.

Les dimensions respectives de toutes ces unités récifales sont très variables suivant l'atoll considéré et à l'intérieur même de cet atoll.

L'atoll de Tikehau est situé par 15° de latitude Sud et 148° de longitude Ouest, à 300 km au nord de Tahiti. C'est l'avant-dernier atoll au nord-ouest de l'archipel des Tuamotu, entre Mataiva et Rangiroa (figure 1). La figure 3 montre sa physionomie générale. L'atoll est presque circulaire. Son plus grand diamètre est de 28 km pour une superficie totale d'environ 350 km². A l'ouest de l'atoll, sur la côte sous le vent, la couronne récifale est coupée sur 300 m de largeur, par une passe dont le seuil est à 4 m (figure 4). Le nombre de Hoa est assez élevé ; on en dénombre plus de 150 dont les 2/3 sont situés sur la côte sud-est de l'atoll. Les Hoa non fonctionnels s'observent surtout sur la côte nord-ouest, alors que ceux de la côte sud-est sont presque tous fonctionnels. Leur profondeur est généralement faible au niveau du platier externe (20 à 50 cm) et devient importante au débouché sur le lagon, atteignant 50 cm à 2 m.

Le lagon atteint sa profondeur maximale dans sa partie Centre nord-est. La carte bathymétrique (figure 3) montre une décroissance rapide des fonds à partir de la bande côtière. La profondeur moyenne du lagon est d'environ 24 m (LENHARDT, 1987).

On recense plus de 300 karena affleurant la surface. Leur répartition est assez inégale puisque plus de la moitié sont situés

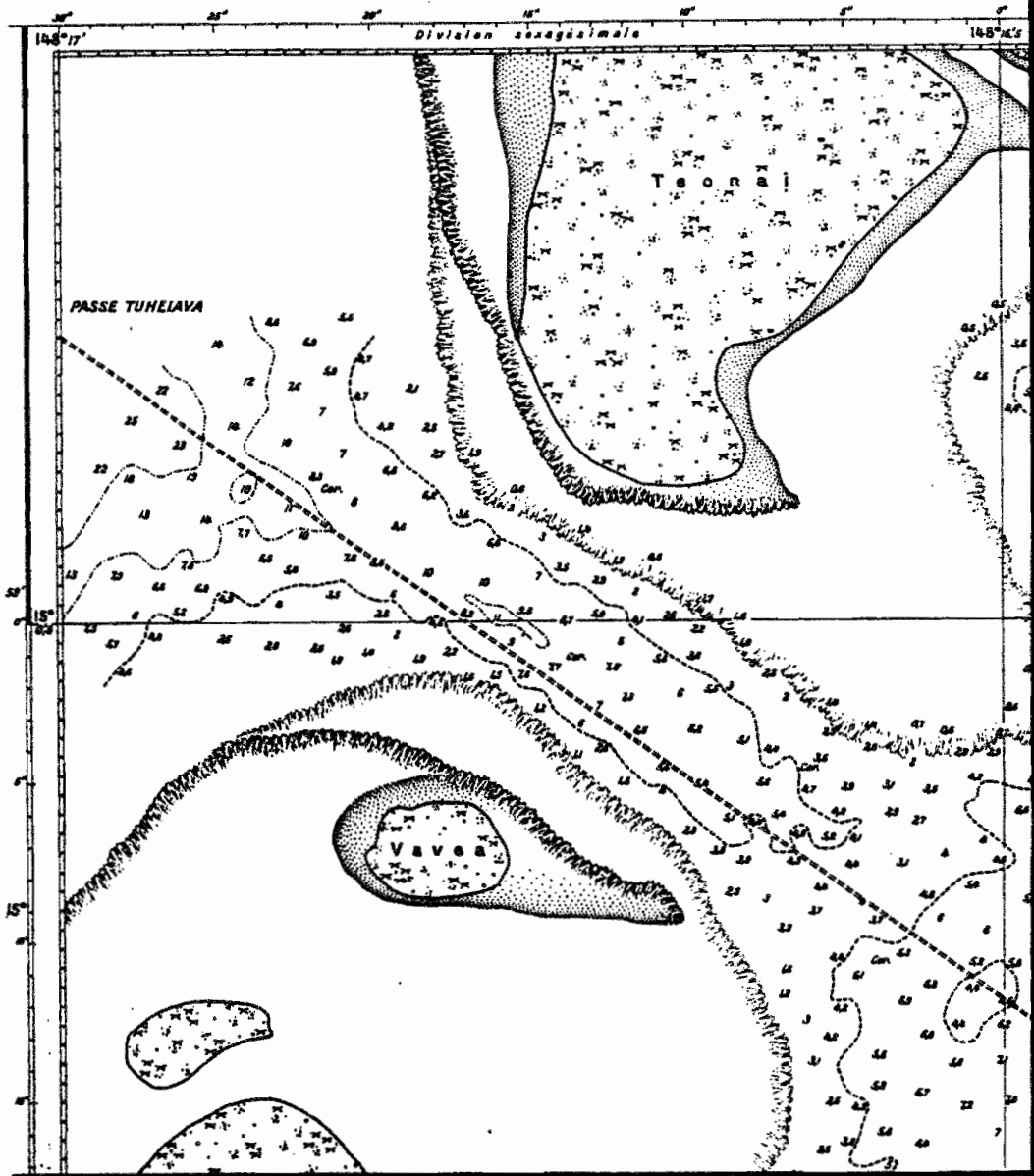


Figure 4 : Carte de la passe de l'atoll de Tikehau avec les différentes sondes (extrait de la carte SHOM n° 6363)

Tableau 1 : Classification des atolls de l'archipel des Tuamotu en fonction de leurs systèmes d'échanges avec l'océan

TYPE	CARACTERES	EXEMPLES
ATOLLS OUVERTS	Plusieurs passes	APATAKI FAKARAVA KAUKURA RANGIROA
	Passe unique	ARUTUA MANIHI MURUROA TIKEHAU
ATOLLS FERMES	Hoa fonctionnels	HEREHERETUE NUKUTIPITI REAO TAKUME
	Hoa occasionellement fonctionnels	TAIARO TAKAPOTO
	Hoa non fonctionnels	FAKAHINA MARIA
	Atolls en voie de comblement	AKI-AKI NIAU TIKEI

dans le quart sud-ouest de l'atoll.

2. ELEMENTS DE CLIMATOLOGIE

De façon générale, Tikehau est situé en pleine zone tropicale humide. On distingue une saison chaude pluvieuse allant de novembre à avril et une saison fraîche sèche qui s'étale de mai à octobre. Une station météorologique permanente est basée à Rangiroa, à 30 km à l'est de Tikehau. Les données présentées dans ce chapitre proviennent de ce centre.

2.1. La température

La figure 5 montre que la moyenne des températures journalières sous abri oscille entre 25,5 °C en août et 27,5 °C en mars. Il n'y a pas de gros écarts de température, le minimum absolu est de 18 °C et le maximum à 32 °C.

2.2. Le vent

Les vents dominants sont les alizés qui soufflent du secteur Est (figure 6). Ils représentent en fréquence des directions relevées plus de 70 %, soit environ 250 jours de l'année moyenne. Les alizés se renforcent durant la période juin-septembre. Leur force ne dépasse que rarement les six Beaufort. En raison de son relief très plat, l'atoll n'influence pratiquement pas la force et la direction du vent sur le lagon.

Les vents de secteur Ouest à Nord sont pratiquement absents lors de l'hiver austral (avril-septembre) mais mieux représentés en été quand passent des perturbations d'origine équatoriale. Ils peuvent, dans ce cas atteindre des forces importantes.

Notons que parfois des cyclones peuvent ravager l'archipel des Tuamotu avec leurs vents extrêmement violents. Ceci est arrivé en 1983 avec les passages de VEENA et ORAMA sur l'île de Tikehau. Ce phénomène reste toutefois assez rare puisque l'on doit remonter à 1903 pour trouver un précédent cataclysme.

2.3. Les précipitations

Comme l'indique la figure 7, le maximum des hauteurs des précipitations se situe au mois de Janvier avec 229 mm d'eau, le minimum en août avec 75 mm. Les précipitations sont de type tropical, c'est à dire très violentes : il peut ainsi tomber près de

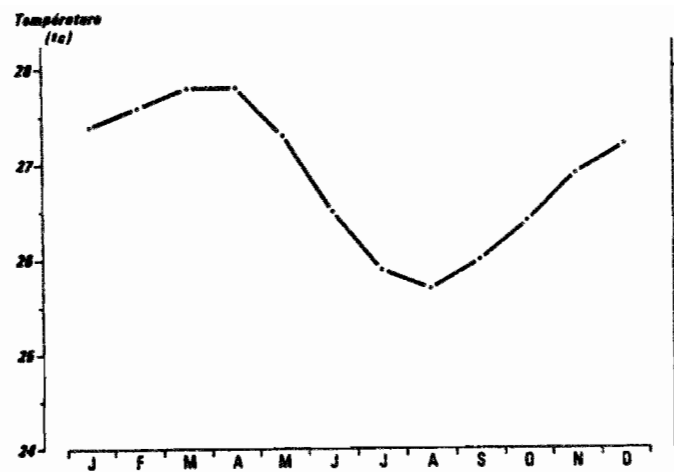


Figure 5 : Température de l'air sous abri à Rangiroa (moyenne sur la période 1972-1985 - source : météorologie nationale - Tahiti Faaa)

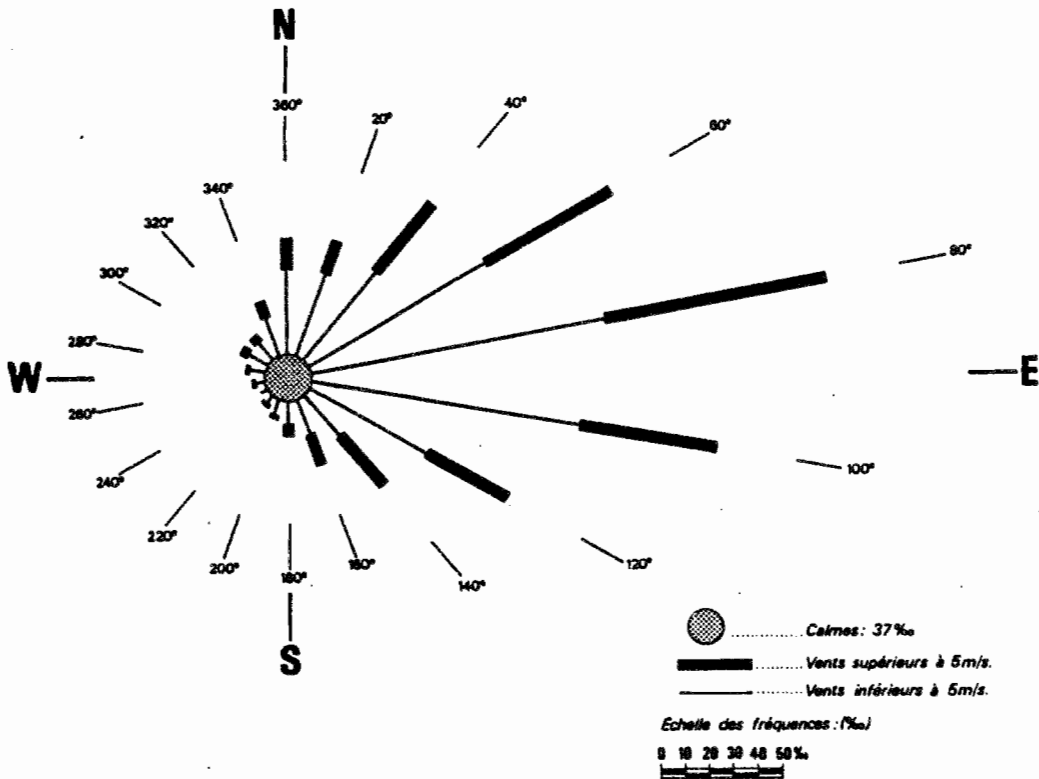


Figure 6 : Répartition des directions des vents au sol à Rangiroa (moyenne sur la période 1972-1985 - source : météorologie nationale - Tahiti Faaa)

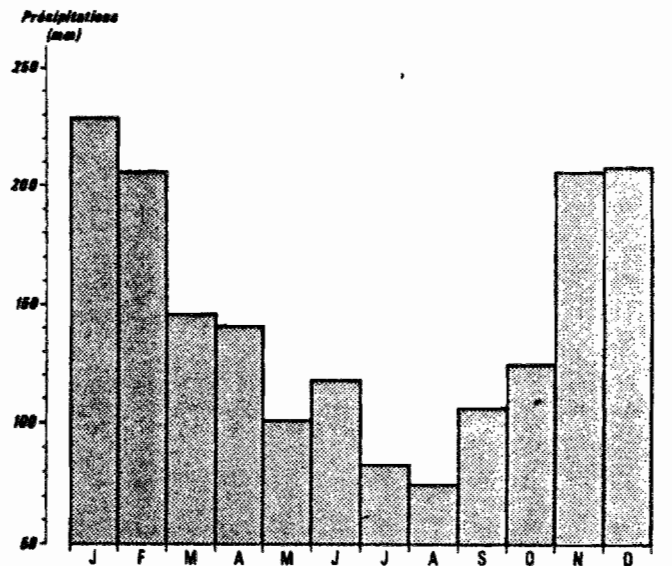


Figure 7 : Hauteurs mensuelles des précipitations à Rangiroa (moyenne sur la période 1972-1985 - source : météorologie nationale - Tahiti Faaa)

250 mm en 24 heures, entraînant ainsi des dessalures non négligeables de la couche superficielle du lagon.

Du fait de l'absence de relief, et donc de l'absence de bassins-versants, les apports terrigènes sont considérés comme nuls. Tout au plus, certains auteurs parlent d'un possible lessivage des feuilles de cocotier vers le lagon.

2.4. L'hydroclimat

2.4.1. Dynamique des eaux

L'archipel des Tuamotu est soumis à un régime de marées semi-diurnes de moins d'un mètre de marnage. Les basses mers ont plutôt lieu en début de matinée et en fin d'après-midi. La houle se brise sur le récif autour de l'atoll et ne pénètre pas dans le lagon. L'interaction entre les marées, la houle et le vent, plus que la marée seule, régissent la courantologie du lagon.

- Quand soufflent les alizés, le lagon se remplit par transfert d'eau au dessus de la couronne récifale, par les nombreux chenaux (hoa) de la côte Est et à un degré moindre de la côte Nord. L'eau s'évacue en grande partie par la passe située à l'ouest de l'atoll.

- Sous l'influence de systèmes dépressionnaires situés au nord (Alaska) ou dans les basses latitudes sud, de grosses houles (Nord ou Sud) peuvent atteindre l'atoll. Le lagon se remplit par les hoa et tend à s'ensacher.

- Enfin, quand les vents sont faibles et les entrées d'eau par les hoa réduites, le niveau d'eau s'équilibre par la passe avec celui de l'océan au rythme des marées : courant rentrant à marée haute, courant sortant à marée basse. Le courant dans les hoa est pratiquement toujours rentrant.

Ce dernier cas de figure est le plus fréquent. Quand le lagon est ensaché, on observe alors des courants rentrants au niveau de tous les Hoa fonctionnels (LENHARDT, 1988) et un fort courant sortant dans la passe, allant jusqu'à trois m/s, soit près de 6 noeuds. Dans certaines conditions de vent contre courant, cela lève un mascaret important qui devient une gêne réelle pour la pêche en menaçant de détruire les engins de capture du poisson.

De manière générale, le courant dans la passe est plus souvent sortant que rentrant. Il existe certainement un flux général des eaux de surface d'Est en Ouest. Une étude est en cours pour tenter d'en appréhender les finesses.

L'eau océanique rentrant dans le lagon y reste un certain temps, de l'ordre de 170 jours (LENHARDT, 1988). Pendant ce temps de résidence, l'eau océanique, assez pauvre, va voir se modifier ses caractéristiques et s'enrichir. Le lagon réagit donc comme une entité hydrographique particulière, bien individualisée de l'océan oligotrophe qui l'entoure.

2.4.2. La température

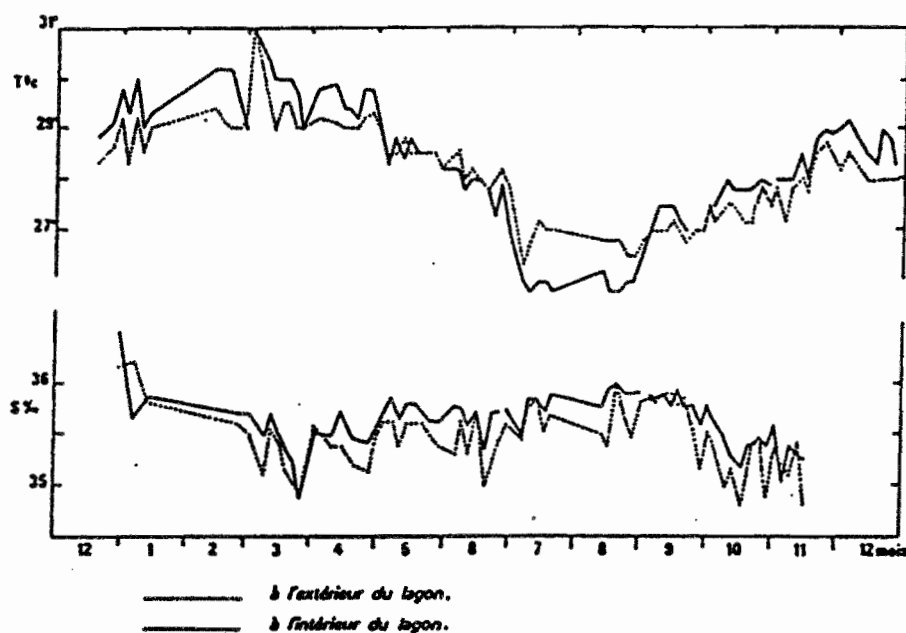


Figure 8 : Evolution de la température et de la salinité à l'intérieur et à l'extérieur du lagon de Tikehau en 1984 et 1985 (d'après CHARPY, 1985)

La température des eaux de surface du lagon de Tikehau suit un rythme saisonnier. Elle atteint son minimum de 26 °C en juillet - août et son maximum en février-mars à 30 °C (CHARPY, 1984). Comme le montre la figure 8, la température de l'eau lagonaire en pleine saison chaude est supérieure à celle de l'eau océanique environnante. En saison froide, on observe le phénomène inverse : c'est l'eau de l'océan qui est plus chaude que celle du lagon. Ces différences de température atteignent 2 °C. Les variations inter-annuelles sont réduites.

Il est important de noter la relative constance thermique du milieu lagonaire. L'amplitude moyenne entre les températures hivernales et estivales n'est que de 4 °C.

La température de l'eau est légèrement supérieure dans la couche de surface par rapport au fond, bien que la stratification des eaux soit peu sensible. Ce phénomène est surtout lié aux fortes insulations qui réchauffent la couche superficielle en l'absence de brassage.

2.4.3. La salinité

La figure 8 montre que la salinité est assez homogène entre l'intérieur du lagon et l'extérieur du récif (36,35 p.mille). Le renouvellement d'eau dans le lagon est suffisant pour que l'augmentation de la salinité normalement due à l'évaporation soit très faible, contrairement à ce que qui se passe dans les atolls fermés (CHARPY, 1984). Occasionnellement, lors de fortes pluies, on observe une légère déssalure des eaux du lagon par rapport à l'extérieur. En général, la salinité des eaux de surface est inférieure à celle des eaux avoisinant le fond du lagon.

2.4.4. La turbidité

La turbidité des eaux du lagon dépend de la quantité de matière en suspension. Dès que le milieu est agité ou même à l'occasion de blooms phytoplanctoniques, le pourcentage de transmission de la lumière à 15 m chute vers 79 % alors qu'il reste relativement constant à 97 % dans l'océan.

3. FACTEURS BIOTIQUES

3.1. Le milieu pélagique

On y trouve le phytoplancton, le zooplancton et le necton classiquement composé par les poissons.

3.1.1. Le phytoplancton

Le phytoplancton du lagon de Tikehau est étudié depuis 1982 par l'ORSTOM-Tahiti. Les eaux du lagon sont pauvres en azote et en phosphore minéral mais il en existe une réserve importante sous forme organique dissoute et dans le sédiment qui joue le rôle d'un réservoir de sels nutritifs (CHARPY-ROUBAUD, 1986). La biomasse phytoplanctonique, estimée par la concentration en chlorophylle-a se situe entre 0,14 mg/m³ et 0,18 mg/m³ et ne représente que 1 à 2 % du carbone particulaire (CHARPY, 1984, CHARPY, 1985, CHARPY et al., 1986). Les valeurs relevées, si elles sont relativement faibles, sont trois fois supérieures à celles relevées dans l'océan. Par

ailleurs, les concentrations et les pourcentages de chlorophylle-a sont homogènes le long de la colonne d'eau.

Le phytoplancton est constitué, en grande majorité, d'organismes de taille inférieure à 5 µm. Cet ultraplancton représente de 47 à 100 % de la biomasse phytoplanctonique suivant les profondeurs et suivant la station, avec une moyenne de 78 % (CHARPY, 1984). L'importance des particules de petite taille donne un métabolisme important avec des rapports production / biomasse (P/B) très élevés variant de 27,3 à 206,9 en surface et suivant les stations (CHARPY, 1985).

3.1.2. Le zooplancton

L'étude du zooplancton dans le lagon montre une concentration moyenne de 21,3 mg de poids sec/m³ (LEBORGNE et al., 1986). Cette biomasse est quatre fois et demie supérieure à celle mesurée dans l'océan. On retrouve un tel résultat dans d'autres îles de la Polynésie : à Mururoa (MICHEL, 1969), à Tahiti (RENON, 1978), à Rangiroa (MICHEL et al., 1971), pour des rapports allant de quatre à vingt. Les variations spatio-temporelles du zooplancton lagonaire sont importantes. La variation de la biomasse en une station est grande (rapport variance/moyenne = 3,95), sans qu'il n'apparaisse de tendance nette dans l'évolution des valeurs (LEBORGNE et al., 1986). On peut cependant penser qu'il existe une migration verticale nyctémérale du zooplancton. Par exemple, RENON (1977) montre à Takapoto que la concentration en zooplancton dans la couche de surface est dix fois supérieure la nuit à celle mesurée le jour.

La biomasse du zooplancton est constituée pour 2,6 % de microzooplancton (taille des organismes comprises entre 35 et 200 µm), 73,7 % de mésozooplancton (200-2000 µm) et 13,6 % de macrozooplancton (>2000 µm), alors qu'en effectifs ces valeurs deviennent respectivement 67,6 %, 18,8 %, 13,6 % (BLANCHOT et MOLL, 1986). D'un point de vue taxonomique, les Copépodes, les Salpes et les larves d'Echinodermes dominant. L'holoplancton est plus important que le méroplancton qui n'est bien représenté que dans le microzooplancton avec 30 % des effectifs (BLANCHOT et MOLL, 1986).

D'un point de vue énergétique, la production primaire planctonique couvre le double des besoins nutritifs du zooplancton. Par ailleurs, on a pu estimer que la production du zooplancton peut déboucher sur une production de planctonophages de 3,7 g de poids frais/m³/an (LEBORGNE et al., 1986).

3.1.3. Les poissons pélagiques

Dans les poissons typiquement pélagiques, on retrouve la

plupart des espèces de l'Indo-Pacifique inventoriées dans les écosystèmes coralliens. Parmi les petits poissons, on retrouve des espèces des genres *Stolephorus*, *Spratelloides*, *Sardinella*, *Decapterus* et *Selar* étudiées par CONAND (1987) dans le lagon néocalédonien. Pour les espèces de taille plus importante, on trouve en majorité des espèces de la famille des Carangidae, des Scombridae et des Carcarhynidae, toutes situées à des niveaux trophiques élevés. Nous rentrerons dans le détail au cours de la présente étude.

3.2. Le milieu benthique

Le milieu benthique d'un atoll est typiquement d'origine corallienne. Les récifs coralliens sont des bio-constructions marines dues à des organismes animaux (pour la majorité des madréporaires) et à des végétaux (essentiellement des algues rouges de la famille des Melobésiées, *in* GALZIN, 1985). Du fait de leurs exigences écologiques, les bâtisseurs de récif sont limités aux eaux tropicales peu profondes de l'Océan Indien, et à l'ouest des Océans Atlantique et Pacifique.

En reprenant la nomenclature de BATTISTINI *et al.* (1975) exposée dans le premier paragraphe, FAURE et LABOUTE (1984) ont étudié les peuplements de plusieurs radiales à Tikehau et proposé une description des différentes unités récifales.

3.2.1. La pente externe

- la plateforme récifale

Dans sa première partie, de 0 à 4 m, les Scléractinidés sont largement concurrencés par les algues calcaires, d'autant plus que la côte est exposée aux alizés. Le recouvrement en corail vivant varie de 5 % à 25 %. Le peuplement est caractérisé par des colonies à bouquets courts (*Pocillipora*), de formes massives de petite taille (famille des Favidae) et encroûtantes (*Montipora sp.*, *Acropora sp.*). On note également des grosses colonies d'algues vertes du genre *Halimeda* et *Caulerpa*.

Dans sa partie inférieure, de 4 à 10 m, la plateforme récifale présente un taux de recouvrement en Madréporaires plus important (40-60 %) et la diversité augmente. Aux espèces présentes dans la tranche bathymétrique supérieure, s'ajoutent des Acropores en bouquets courts et les premiers Fungidae. On y retrouve des algues molles des genres *Halimeda*, *Microdyction* et *Caulerpa*.

Le peuplement en poissons de cette zone est très riche. On rencontre des Carangidae, des Scaridae et un nombre élevé d'Acanthuridae dont les plus caractéristiques sont *Acanthurus*

achilles, *A. nigroris*, *A. guttatus*, *A. lineatus*. Autour des coraux, on trouve des Cirrhitidae, des petits Serranidae, des Chaetodontidae, des Labridae (*Thalassoma fuscum*) et des Balistidae (*Balistoides viridescens*, *B. undulatus*). Notons que ce biotope est un lieu de patrouille privilégié pour les adultes de *Carcharhinus melanopterus* (HARMELIN-VIVIEN, 1985).

- La rupture de pente

Vers 10 m, la pente s'infléchit jusqu'à 20-25 m. La pente de cette terrasse est très abrupte au sud et à l'ouest de l'atoll, plus douce au nord-ouest. Entre 10 et 15 m, on observe des dépressions tapissées de débris bioclastiques qui limitent la couverture en Madréporaires (essentiellement *Flavia stelligera*, *Pocillipora eydouxi* et *Asteropora* sp.) à 60 %. Entre 15 et 25 m, les *Porites lobata* dominent suivis de *Pocillipora eydouxi*. On trouve quelques algues calcaires encroûtantes et localement en abondance *Microdyction*, *Halimeda* et *Caulerpa*.

La cryptofaune mobile est peu importante, les groupes dominants sont les Polychètes et les Crustacés (PEYROT-CLAUSADE, 1984). Exceptés quelques Spongiaires, les invertébrés sessiles sont réfugiés sous les faces inférieures des coraux (MONNIOT et MONNIOT, 1984).

Le peuplement ichthyologique de cette zone atteint son maximum d'abondance et de diversité entre 15 et 25 m (HARMELIN-VIVIEN, 1985). Parmi la centaine d'espèces recensées, on observe des Holocentridae (*Holocentrus*, *Adioryx*, *Myripristis*) agglutinés autour des pâtés coralliens, des Lutjanidae isolés (*Lutjanus bohar*) ou en bancs de plusieurs centaines d'individus (*L. gibbus*, *L. kasmira*). Les Acanthuridae sont surtout représentés par *Ctenochaetus striatus*, *C. strigosus*, *Zebrasoma scopas*, *Acanthurus glaucopareius*, *A. nubilus* et des bancs de *Naso* (*N. brevirostris*, *N. hexacanthus*). On trouve également des Serranidae (*Epinephelus microdon*, *Variola*, *Gracilia*), des Chaetodontidae et certains Scaridae (*Scarus gibbus*, *S. jonesi*, *S. niger*, *Cetoscarus bicolor*).

- La pente externe profonde

Au delà de 25 m, la pente de l'atoll devient fortement déclive (> 45°), peu accidentée mais rehaussée par endroits de quelques colonies de Madréporaires. La couverture en corail est forte, de l'ordre de 50 à 75 %. La caractéristique de ce biotope est la dominance en *Pachyseris speciosa*, *Lobophyllia* puis *Leptoseris* et *Echinophyllia*. FAURE et LABOUTE (1984) notent que " le peuplement *Pachyseris-Leptoseris* se développe au delà de 90 m (profondeur à laquelle il demeure optiquement visible) avec la même vitalité ".

Les invertébrés sessiles sont peu diversifiés avec surtout des Spongiaires. On ne note que peu de Gorgoniaires, Antipathaires, grands Hydraires dont l'importance caractérise pourtant le bas de pente de beaucoup de récifs de l'indo-pacifique.

Le peuplement ichthyologique diminue sensiblement par rapport aux horizons supérieurs et change en espèces. Les Holocentridae sont moins nombreux alors que les Anthiinae, les gros Serranidae, des Labridae des genres *Bodianus*, *Cirrilabrus*, *Zanclus*, *Henochius* augmentent d'abondance. Pour les Acanthuridae, les espèces profondes sont surtout *Acanthurus bleekeri*, *A. pyroferus*, *A. xanthopterus*, *Ctenochaetus hawaiiensis*. On observe toujours de grands bancs de Lutjanidae et de gros *L. bohar*. La population en Scaridae diminue très fortement à partir de 30 m.

3.2.2. Le platier récifal

- La crête algale

A Tikehau, la crête algale est relativement peu développée. Elle est constituée d'algues calcaires des genres *Porolithon* et *Chevaliericrusta*. Dans la zone Est de l'atoll, au vent, elle est assez large (30 à 40 m) et émerge à marée basse de 40 cm. On n'y trouve que moins d'un p. cent de couverture corallienne. Dans la zone Ouest, elle est plus étroite, n'émergeant que de 10 à 20 cm à marée basse. Les coraux entrent dans sa construction pour un recouvrement d'environ 10 %. Les Madrepores représentés sont des formes adaptées à un hydrodynamisme élevé (*Porites lobata*).

On y trouve de nombreux Echinodermes enfoncés dans les trous, des Mollusques avec *Patella flexuosa* bien avancés sur la crête. La cryptofaune mobile est importante, constituée de Polychètes et de Crustacés.

- Le platier externe

Le platier externe est de largeur très variable allant de 20 m au nord-est de l'atoll, à 180 m au sud-ouest. Il est formé d'une dalle constituée d'anciens conglomérats récifaux. Le peuplement du platier est très pauvre avec moins d'un p. cent de corail. Les algues y sont rares.

On note la présence de quelques Mollusques et Echinodermes (*Echinotrix calamaris*). La cryptofaune mobile est rare (PEYROT-CLAUSADE, 1984) mais la partie sessile est abondante avec de nombreuses Ascidies (MONNIOT et MONNIOT, 1984).

La faune ichthyologique est peu variée, constituée surtout de petits poissons comme *Abudefduf sordidus*, *Glyphidodontops glaucus*, *Acanthurus triostegus*, *Thalassoma purpureum* (HARMELIN-VIVIEN, 1985).

- Le platier interne

A l'inverse du platier externe, le platier interne est peu développé dans les zones Est du lagon, car il est abrité des alizés. La bordure lagonaire se présente alors comme une pente douce et sableuse. Au contraire, dans la partie Ouest de l'atoll, le platier interne est bien développé. Sa partie sommitale est fortement nécrisée et seule la périphérie porte une couverture corallienne d'environ 25 %, constituée de Madréporaires. La partie interne est colonisée par des *Halimeda*, *Caulerpa*, et habitée par de nombreux Annelides Polychètes.

La cryptofaune mobile trouve dans cet environnement nécrisé un milieu favorable et développe une biomasse importante dominée par des Mollusques, alors que les Crustacés et les Polychètes ont une importance moindre.

L'ichtyofaune est dominée par des espèces herbivores : des Pomacentridae (*Stegastes nigriscans*), des Acanthuridae, des Scaridae dont la majorité est juvénile (HARMELIN-VIVIEN, 1984a). On observe également de nombreux Labridae, Mullidae, Chaetodontidae, Lutjanidae et des Serranidae où *Epinephelus microdon* et *E. merra* sont les plus représentés.

3.2.3. Les formations du lagon

- La pente du lagon

Faisant suite au platier interne, un talus détritique formé de sable et de gravelle s'étend jusqu'à 6m. On y trouve peu de Madréporaires (taux de recouvrement < à 10 %). Les colonies sont principalement constituées de *Pocillipora* puis de pâtés de *Porites*. Au pied du tombant, la bordure du lagon est parsemée de nombreux pâtés coralliens. Sur ces colonies vivent quelques bivalves fixés comme *Pinctada maculata* et rarement *P. margaritifera* (nacre).

Les poissons sont peu diversifiés et se concentrent autour des pâtés. Les Pomacentridae planctonophages sont abondants (*Chromis*, *Dascyllus*). On trouve des représentants des familles Mullidae, Labridae, Lethrinidae, Lutjanidae, Scaridae, Acanthuridae et Serranidae.

- Le fond du lagon

Au delà de quinze mètres, le lagon est constitué d'un sable à Foraminifères le plus souvent (INTES et ARNAUDIN, 1987). A partir de 20 m, il se dépose une vase corallienne blanche. De grandes surfaces sont recouvertes de Cyanophycées brunes en plaques. Quelques autres algues sont présentes, notamment *Halimeda opuntia*, *Caulerpa serrulata* et *C. urvillana*. Par endroit, la phanérogame *Halophila ovalis* forme un herbier assez lâche.

L'ichtyofaune est rare. On trouve quelques terriers de Gobiidae dont les principaux représentants sont *Vireosa hanae* et *Amblygobius phalaena*. Des Lethrinidae (*Lethrinus miniatus*) semblent s'accommoder de ce milieu monotone.

- Les pinacles

Les pinacles ou karena sont l'un des aspects les plus constants des formations de lagon. S'ils émergent ou non, selon leur situation géographique dans le lagon ou si l'on considère la face au vent ou sous le vent, les peuplements qu'ils hébergent varient sensiblement. On peut cependant distinguer trois horizons bathymétriques.

L'horizon supérieur (0-2 m) est formé par un platier qui peut émerger à marée basse. Sur les karena les plus grandes, le sommet est couvert en son centre de dépôts sédimentaires variés. Ce platier est largement colonisé par des gazons abondants en *Halimeda*, *Pocockiella*, *Caulerpa*. Au vent des karena, on voit s'installer des communautés à dominante de *Porites lutea* et *Millepora platyphylla* sous forme de super-colonies plurimétriques. La zone sous le vent est marquée par des peuplements à dominante branchue à *Acropora variabilis*, *A. hyacinthus*.

La cryptofaune mobile est très riche et dominée par les Mollusques. Les foreurs sont peu abondants contrairement à ce qui est observé dans les horizons inférieurs.

L'ichtyofaune est peu diversifiée mais remarquable par la quantité de juvéniles que l'on y trouve : ce sont essentiellement des Scaridae, Labridae, Acanthuridae et Pomacentridae.

L'horizon moyen (2-6 m) est souvent envahi par des épandages détritiques qui favorisent l'installation d'algues (*Halimeda*, *Caulerpa*) en compétition avec les coraux (*Montipora*, *Asteropora*, *Porites*).

La cryptofaune mobile diminue mais les mollusques dominent toujours. Les foreurs (Mollusques et Sipuncles) arrivent à constituer 40 % de la biomasse (PEYROT-CLAUSADE, 1984). La cryptofaune

sessile est très appauvrie et est surtout formée d'Eponges.

L'horizon inférieur (6-15 m) est constitué de pâtés de *Montipora* et de buissons d'*Acropora* qui colonisent des pentes douces sableuses ou détritiques .

La faune ichthyologique des pinacles est homogène de 3 à 15 m. Elle est variée (plus de 100 espèces) mais sa distribution horizontale est hétérogène. On remarque de nombreux Chaetodontidae, des Acanthuridae (en particulier *Ctenochaetus striatus*, *Zebbrasomasp.*, *Naso brevirostris* et *N. herrei*), de nombreux Scaridae (*Scarus harrid*, *S. ghobban*, *S. chlorodon*, *S. sordidus*), des Lutjanidae (*Lutjanus fulvus*, *L. gibbus*) et des Epinephelidae (*Epinephelus microdon*). La majorité des espèces présentes fréquentent plus volontiers la face au vent de la Karena.

3.2.4. Les discontinuités morphologiques

- Les hoa ont une faune assez réduite, qualitativement et quantitativement, et le plus souvent limitée à la partie la plus profonde située vers le lagon. On y a inventorié *Porites lobata*, *Leptastrea purpurea*, *Porites cf. andrewsi*. La cryptofaune est rare, peu abondante et dominée par les Crustacés et les Polychètes. L'ichtyofaune est une faune lagonaire appauvrie qui augmente en nombre et en espèces vers le lagon, en se concentrant autour des pâtés coralliens.

- La passe a son seuil à moins de quatre mètres. Dans l'axe, le fond se présente sous la forme d'une dalle arasée nue. La partie centrale supporte de chaque côté des échines bio-construites orientées parallèlement au grand axe. Elles se développent sur un à trois mètres de hauteur. Le peuplement de ces échines est marqué par un extraordinaire développement des *Pocillipora* dont le taux de recouvrement atteint 80 %.

La passe est un lieu privilégié d'échanges pour les poissons entre le lagon et l'océan . Les engins de capture de la pêche y sont installés. Le peuplement ichthyologique est très riche avec des bancs très importants de Lutjanidae, Acanthuridae, Carangidae, Lethrinidae, Sphyraenidae ... Nous reviendrons en détail sur le peuplement en poissons de ce milieu dans la présente étude.

CONCLUSION

Les peuplements benthiques et ichthyologiques du lagon sont riches et variés, sans dominance d'espèce particulière. Le taux de recouvrement en corail vivant dans le lagon de Tikehau est relati-

vement important, étant donnés les résultats de CHEVALIER (1979) obtenus dans d'autres îles de la Polynésie Française. GALZIN (1985) s'est intéressé à l'organisation spatiale des peuplements de poissons en Polynésie et notamment à la corrélation entre la couverture en corail vivant et la distribution des poissons dans le lagon de l'atoll de Mataiva. Il montre que le pourcentage de recouvrement en Madréporaires est un facteur capable de déterminer la structure des communautés. La relation du poisson avec le corail peut être directe (alimentation : HOBSON, 1974, REESE, 1977, HARMELIN-VIVIEN et BOUCHON-NAVARO, 1983), l'exemple le plus classique étant celui des Chaetodontidae. Dans d'autres cas, la relation est souvent inexplicée mais il n'empêche que certaines espèces évitent les zones sans corail vivant (HOBSON, 1980). Ce résultat était déjà pressenti par GOLDMAN et TALBOT (1976) qui trouvent un peuplement ichtyologique plus important dans la zone sous le vent de One Tree Island (plus riche en corail vivant) que dans la zone au vent de cette même île, à Guam par JONES et CHASE (1975) qui inventorient davantage d'espèces sur la pente externe riche en corail que sur les plateaux récifaux, et par HARMELIN-VIVIEN (1979) à Madagascar avec 228 espèces sur le platier extérieur riche en corail et seulement 131 sur la levée détritique composée de coraux morts.

Notons, pour conclure, que d'autres facteurs que les caractéristiques du milieu benthique peuvent intervenir sur la zonation de l'ichtyofaune. Ce sont notamment l'état de dégradation du milieu, sa géomorphologie, son agitation, la hauteur de la colonne d'eau et son éloignement des entrées d'eau océanique (passes ou hoa).

4. L'ENVIRONNEMENT HUMAIN

4.1. La population de Tikehau

Au dernier recensement de 1983, La population de Tikehau s'élevait à 279 personnes dont 52,7 % avaient moins de 20 ans. Le tableau 2 indique les variations historiques de cette population, ainsi que celles d'autres secteurs de la Polynésie Française.

La majorité des habitants de Tikehau résident au village de Tuherahera situé sur le grand motu Sud-Ouest de l'atoll. Les autres sont soit sur les motu Nord pour y exploiter le coprah, soit sur le motu situé à côté de la passe pour y pratiquer la pêche.

Tableau 2 : Evolution de la population de Tikehau comparée à celle d'autres secteurs de Polynésie Française (extrait de BLANCHET et al., 1985).

Recensement	1951	1962	1971	1983
Tikehau	259	275	246	279
Rangiroa	712	616	1026	1169
Tuamotu-Gambier	6679	9370	8226	11793
Tahiti urbain	23080	35514	65185	93294
Polynésie Française	62828	84551	119168	166753

- La récolte du Coprah est l'activité principale. En 1983, 34 % de la population active se déclaraient Agriculteurs ou Ouvriers agricoles. Depuis, avec le soutien des cours du coprah par le gouvernement territorial, cette proportion a augmenté au détriment de celle des pêcheurs.

- La pêche reste cependant la deuxième activité de l'atoll. En 1983, 9,6 % de la population, soit 14 personnes, ne vivaient que des revenus de la pêche. A coté de ceux là, un bon nombre d'habitants se sert de la pêche comme d'un revenu annexe à celui des autres activités qu'ils pratiquent déjà.

4.2. La pêche dans le lagon

Tout habitant de Tikehau et plus généralement des Tuamotu est pêcheur de nature. La pêche ne demande que peu de moyens et s'exerce tout près du littoral. Il suffit de posséder une simple embarcation, quelques lignes ou fusils sous-marins pour extraire la quantité de poisson nécessaire à sa consommation. La pêche commerciale se pratique à partir de pièges fixes ou parcs à poissons, disposés à plus ou moins faible profondeur sur les débouchés des hoa ou autour de la passe. C'est une activité très artisanale qui reste avant tout familiale.

La pêche commerciale à Tikehau est surtout l'affaire d'un exploitant. En effet, ce dernier possède plus des trois quarts des parcs à poissons et pêche plus de 80 % des poissons débarqués. Il emploie un nombre variable de travailleurs, allant de trois en basse saison jusqu'à huit-dix quand les rendements sont au maximum. Les autres pêcheurs de l'atoll ont des exploitations beaucoup plus modestes, de un à trois parcs à poissons. Ce faible nombre provient du fait que la qualité de l'entretien des pièges est déterminante dans ce genre de pêche, et sans suivi quotidien, les rendements ont vite fait de baisser dans des proportions importantes. La pêche commerciale au fusil ou à la ligne n'intervient que comme technique d'appoint pour compléter l'apport des parcs lors du passage des caboteurs ou goélettes (*) qui viennent acheter le poisson pour l'acheminer vers Papeete.

Le marché du poisson lagonaire en Polynésie Française tire la plupart de ses entrées de l'Archipel des Tuamotu. Six atolls (Apataki, Arutua, Kaukura, Mataiva, Rangiroa et Tikehau) représentent 85 % du poisson acheminé à Tahiti à partir des îles extérieures. Dans le tableau 3, nous voyons apparaître les niveaux de production de Tikehau et de l'Archipel des Tuamotu depuis 1960. Depuis cette date, les quantités ont régulièrement augmenté jusqu'au maximum de 478 tonnes en 1973, soit 39,3 % de la production des Tuamotu-Gambier. Ensuite, on enregistre un net reflux de la production avec un minimum en 1983 de 150 tonnes, explicable par les cyclones qui touchèrent la Polynésie cette année là. Depuis les tonnages remontent mais la période est trop courte pour confirmer cette tendance.

Citons pour mémoire les autres types de pêche pratiquée à Tikehau car ils ne rentrent pas de façon significative dans les débarquements.

- La pêche aux thons en eau profonde qui se pratique en pleine eau à l'extérieur du lagon, par 150 à 200 m de profondeur.

- La pêche aux vivaneaux (*Etelis* sp.) se fait sur les fonds de la pente externe vers 200 à 300 m, entièrement à la main.

(*) - Auparavant, les voyages inter-insulaires se faisaient à la voile sur des goélettes. Ce nom est resté pour désigner les caboteurs de taille variable (de 15 à 50 m) qui pratiquent le commerce avec les Archipels.

Tableau 3 : Evolution de la production commercialisée de poissons à Tikehau. (Source : Service de la Pêche, Service des Douanes)

ANNEE	PRODUCTION TIKEHAU (Tonnes)	PRODUCTION TUAMOTU (Tonnes)	PRODUCTION TIKEHAU (en % Tuamotu)
1960	33	214	15,5
1961	64	232	27,8
1962	66	372	17,7
1963	114	482	23,6
1964	..	600
1965	..	650
1966	173	712	24,3
1967	..	816
1968	..	736
1969	..	795
1970	237	931	25,5
1971	360	1349	26,7
1972	440	1292	34,1
1973	478	1231	38,9
1974	362	1059	34,2
1975	340	977	34,8
1976	384	1377	27,9
1977	253	1286	19,6
1978	277	1460	19,0
1979	196	1093	17,9
1980	153	993	15,4
1981	..	1295
1982	..	1514
1983	140	923	15,2
1984	240	1174	20,4
1985	178	1053	17,0
1986	196

- La pêche aux Langoustes compte davantage car elle injecte un minimum financier dans le circuit monétaire de l'atoll. Quelques habitants la pratique en activité annexe. Elle se fait à l'extérieur du lagon, juste avant la crête algale sur la plate forme récifale.

- La récolte de *Turbo setosus* (Maoa) se fait sur le platier récifal externe. Quelques quantités sont parfois envoyées à Tahiti mais la fin principale est l'autoconsommation.

5. CONCLUSION

Le milieu aquatique d'un atoll est caractérisé par de faibles variations au niveau climatique et hydroclimatique. La différence saison chaude-saison froide est peu marquée quant aux températures moyennes : amplitude de 2 °C des températures atmosphériques et de 4 °C des températures de surface lagonaire. Le régime des pluies et des vents caractérise davantage ces deux saisons. La photopériode naturelle est également relativement constante, allant de 11 heures de jour en juillet à 13 h au mois de décembre.

Un fait remarquable est la productivité primaire importante, à laquelle se rajoute une production paraprimaire élevée dans le lagon par rapport à celle de l'océan qui l'entoure. Les espèces animales ou végétales y sont nombreuses et paraissent abondantes. Ainsi, pour caractériser les lagons d'atoll certains auteurs ne parlent ils pas "d'oasis de production au milieu du désert de l'Océan Pacifique central" ? (ROUGERIE et WAUTHY, 1986)

Les édifices récifaux sont des écosystèmes d'une très haute complexité. L'organisation des peuplements ichtyologiques est également un problème éminemment difficile. Nous ne saurions rentrer dans le détail car c'est un sujet qui mobilise encore des dizaines de chercheurs. Toutefois, deux théories s'opposent sur l'agencement des communautés de poissons récifaux. SALE (1978) et SALE et WILLIAMS (1982) soutiennent que les mécanismes de colonisation de tel ou tel récif corallien sont essentiellement dus à des phénomènes aléatoires et en particulier à la dispersion des larves pélagiques à travers l'écosystème. Au contraire, SMITH (1978) pense que la structure des communautés est due à des réponses adaptatives proie / prédateur pour partager la ressource. Ces interactions déterminent ainsi quelles espèces peuvent vivre dans le même biotope. GALZIN (1985) confirme ce point de vue en constatant que les associations d'espèces relevées à Mataiva ne sont pas dues au hasard mais à une synergie de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques. Parmi ces facteurs, l'espace disponible pour s'abriter semble être le plus limitant (SMITH et TYLER, 1972, JOHANNES, 1978) sans doute à cause de la très importante pression de prédation dans le milieu récifal

(HOBSON, 1965, HOBSON, 1973, MUNRO, 1974, GOLDMAN et TALBOT, 1976). Plus récemment, LUCKHURST et LUCKHURST (1978), ROBERTS et ORMOND (1987) montrent que la richesse en espèces est hautement corrélée avec la rugosité du substrat, non seulement parce qu'elle fournit des abris pour le poisson et ses proies, mais aussi parce qu'elle développe une aire disponible pour les Algues et les Invertébrés.

Le succès d'une espèce dépendra donc des réponses adaptatives qu'elle pourra fournir à son environnement. Les poissons tropicaux sont assez souples pour cela, puisque la plupart du temps ils montrent une grande spécialisation dans la forme, la couleur de leur corps, leur comportement alimentaire, reproductif et social (SMITH, 1978, JOHANNES, 1978).

Pour l'ichtyofaune située à des niveaux trophiques plus élevés, le problème se pose en d'autres termes. Ces poissons sont moins inféodés à un biotope et se déplacent seuls ou en bancs à la recherche de nourriture. La prédation qui s'exerce sur eux est beaucoup plus faible que sur les organismes plus petits. Les pressions évolutives vont surtout dans le sens d'un perfectionnement de la fonction alimentaire : forme de la bouche, appareil digestif, rapidité (HIATT et STRASBURG, 1960, HOBSON, 1974).

La pêche dans le lagon est active et répartie dans l'espace de façon hétérogène. Deux secteurs du lagon sont plus exploités que les autres. Pour la pêche commerciale, les environs immédiats de la passe sont un lieu privilégié en raisons des nombreux passages lagon-océan de bancs de poissons. Pour la pêche vivrière, par opposition à la pêche commerciale, un aire contenue dans un cercle d'un à deux milles nautiques centré sur le village de Tuherahera, est l'endroit que choisissent plus volontiers les habitants pour y prélever leur nourriture, pour des raisons évidentes de proximité des lieux d'habitation. Ainsi certains secteurs du lagon ne sont que très rarement exploités et présentent un peuplement ichthyologique vierge de toute influence humaine, caractérisé par une abondance en gros poissons des niveaux trophiques supérieurs (Serranidae, Labridae, Lutjanidae ...) au détriment de plus petits (Acanthuridae, Chaetodontidae, Pomacentridae ...).

o o
o

B - LA PECHERIE DE TIKEHAU

- 1. PRESENTATION DE LA PECHERIE**
- 2. LA PRODUCTION DE LA PECHERIE**
- 3. DISCUSSION**
- 4. CONCLUSION**

1. PRESENTATION DE LA PECHERIE

1.1. Le mode de pêche

Comme dans la plupart des atolls de l'archipel des Tuamotu, la pêche commerciale des poissons lagunaires se fait au moyen de pièges fixes ou parcs à poissons. Cette technique est ancienne mais assez répandue en Polynésie Française. Elle est également signalée dès le début du XX^{ème} siècle à Hawaii, dans les îles Marshall, aux îles Cook, en Indonésie et aux Philippines.

1.1.1. Le parc à poissons

Au début du siècle, les parcs à poissons étaient constitués de murets faits de blocs de coraux empilés sur une hauteur inférieure à un mètre. Quelques poteaux de bois venaient parfois renforcer l'ouvrage. Du fait même de leur architecture, leur emploi se limitait à des zones peu profondes à courants modérés. Ainsi retrouvait on traditionnellement les parcs à poissons dans les hoas, à proximité des lieux d'habitation et au voisinage des passes. A cette époque, le commerce du poisson n'était pas organisé et la production ne servait qu'à des fins d'auto-consommation.

Dans les années soixante, un nouveau procédé de fabrication à partir de grillage est apparu, et correspond à ce que l'on peut voir de nos jours. Le grillage employé est fait de fer galvanisé. Les mailles hexagonales mesurent en moyenne 31 mm de haut. Il est maintenu à la verticale par des piquets de bois imputrescible ou des tuyaux de fer.

La construction d'un parc se fait de la façon suivante : dans un premier temps, on plante, à l'aide d'une barre à mine, les poteaux dans le corail suivant la forme du parc désiré. Les poteaux sont disposés avec le souci constant de laisser aussi souvent que possible leur aspect original aux couloirs, aux coraux, au fonds de platier. Ensuite, on y attache le grillage à l'aide de fil de fer ou de cuivre.

Le travail se fait le plus souvent avec un matériel de plongée libre mais si le parc est construit en eau profonde, il est nécessaire de s'équiper de bouteilles de plongée ou de narguilé. Ce dernier appareil est constitué d'un petit compresseur à la surface et capable d'envoyer de l'air comprimé à deux personnes jusqu'à dix mètres de profondeur.

La figure 9 montre la physionomie classique d'un parc à poissons tel que l'on peut en voir à Tikehau. Deux grands bras en forme d'entonnoir, les rauroa, aboutissent dans une première chambre

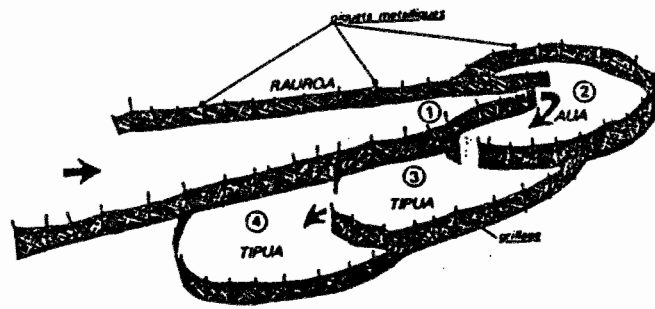


Figure 9 : Schéma d'un parc à poissons type

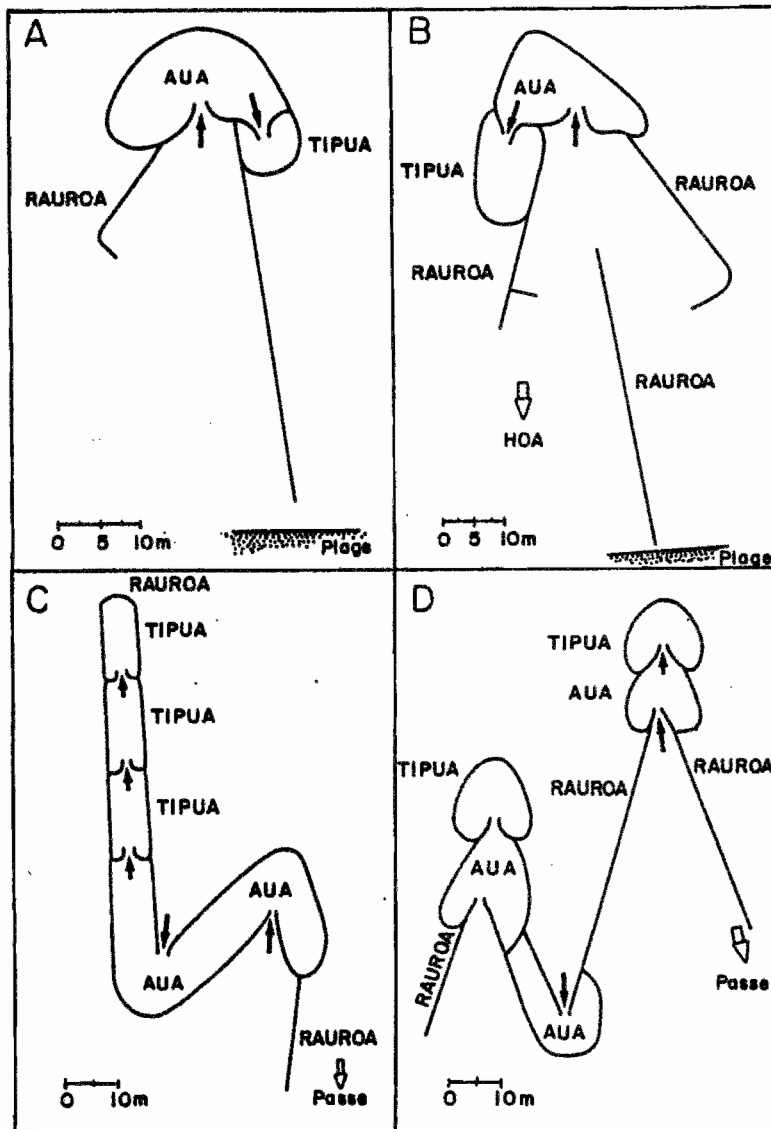


Figure 10 : Les différents types de parc à poissons rencontrés dans l'archipel des Tuamotu (A : parc de plage , B : parc de hoa , C : parc de passe , D : exemple d'organisation des parcs en batterie pour occuper le maximum de surface)

en forme de coeur, le aua. Cette partie communique avec le tipua, chambre secondaire qui ferme hermétiquement. Le piégeage du poisson se déroule de la façon suivante : guidé par les bras collecteurs, le poisson entre dans le aua. Une fois dans cette partie du parc, il est incapable, à court terme, d'en trouver la sortie. Il sera ensuite rabattu par les pêcheurs vers le tipua, dont l'accès aura préalablement été ouvert puis refermé une fois le poisson stocké. Le poisson est alors maintenu comme dans un vivier, sans apport de nourriture et parfois soumis à des charges importantes. On évalue à environ une dizaine de jours son espérance de vie.

A partir de ce schéma type, il existe de nombreuses variantes concernant la longueur des rauroa, la forme du aua et le nombre de tipua. Les dimensions et le nombre respectif de ces éléments sont liés à la morphologie du fond ou à la vocation particulière du parc. La figure 10 montre différentes physionomies de parcs à poissons relevées à Tikehau. Elles correspondent aux descriptions qu'en ont fait BROSSE (1974) à Rangiroa et GRAND (1983) dans d'autres atolls des Tuamotu.

- Le parc A est un piège de bord de plage, installé dans une zone sans courants violents et de faible profondeur. Sa caractéristique est un grand bras (rauroa) qui part du rivage et qui aboutit dans la chambre collectrice (aua) de dimensions très modestes par rapport à la longueur du rauroa. L'autre bras, tourné vers l'extérieur, est deux fois plus petit. Le tipua est accolé au bras orienté vers la rive mais l'est aussi parfois au bras extérieur ou à l'arrière de la première chambre dont il épouse la forme. Dans le cas présent, le tipua est de taille réduite. Ce genre de parc est plutôt spécialisé dans la pêche de subsistance. Les espèces capturées seront principalement des poissons fréquentant les zones peu profondes de bord de lagon : des Scaridae surtout, des petits Acanthuridae, des Mullidae, des Mugilidae.

- Le parc B est situé au débouché d'un hoa. Il possède un bras médian supplémentaire qui permet de mieux canaliser le poisson vers le centre du piège. Etant donné sa situation, ce parc peut être soumis à des courants assez forts. Il sera donc de construction plus robuste que le précédent. Sa prise au courant est déjà plus réduite du fait du raccourcissement des rauroa. La chambre de stockage est de dimensions plus importantes, en rapport avec celles de la chambre collectrice. Les prises de ce parc peuvent être nombreuses et utilisées à des fins commerciales. Outre les espèces citées précédemment, les poissons empruntant les hoa comme chemin pour rentrer dans le lagon seront capturés. Ce seront notamment des gros Scaridae (*Scarus gibbus*), des Carangidae, des Lethrinidae et quelques Lutjanidae.

- Le parc C, localement appelé "grand-parc", se trouve dans la partie médiane de la passe. Les courants y sont donc très violents et la mer peut y être forte. Ce site instable est très poissonneux. On observe un net raccourcissement des bras du parc et la multiplication des viviers de stockage. De par sa forme en Z, la chambre collectrice sert également à guider le poisson. L'entrée du aua est double : une étant tournée vers le lagon, l'autre vers l'océan. L'emprise au sol de ce parc est trois fois moindre que celle du parc A dit de plage (respectivement 1000 et 3000 m²). Ce piège est un des principaux engins de capture de la pêcherie que nous allons étudier. Les prises sont abondantes et diversifiées. Quelques cinquante espèces entrent dans la composition des captures, représentant une vingtaine de familles parmi lesquelles les Lethrinidae, les Lutjanidae, les Acanthuridae et les Carangidae sont les plus fréquemment pêchées. Nous reviendrons plus en détail sur les captures de ce parc dans la suite de la présente étude.

- Les parcs D sont un exemple de disposition des pièges en batterie dans la passe dans le but d'occuper la plus grande surface possible. Un des bras collecteurs est commun aux deux parcs. La position excentrée de cette installation par rapport à la passe fait que les courants y sont moins violents mais aussi que les prises y sont moins abondantes que dans le parc C. Cela se traduit par une diminution du nombre des chambres de stockage et de leurs surfaces. Les espèces capturées sont peu nombreuses. Ce sont en majorité des petits représentants des familles suivantes : Carangidae, Mulidae, Mugilidae.

Au mois de juillet 1984, BLANCHET *et al.* (1985) recensaient 22 parcs à poissons dont 9 localisés à la passe Tuheiava. Nous avons constaté qu'en 1987, ce chiffre avait nettement diminué et ceci pour plusieurs raisons :

- en fait, peu de parcs ont été reconstruits après les cyclones du début de l'année 1983 malgré l'aide reçue de l'Agence Territoriale pour la Reconstruction (ATR).

- la plupart des personnes qui possédaient un ou plusieurs parcs ont petit à petit abandonné cette activité car le temps que demande l'entretien d'un parc permet difficilement de pratiquer un autre métier.

- le marché du poisson sur l'atoll s'est bien organisé : les villageois commandent à l'exploitant principal les quantités dont ils ont besoin. Le prix modique du poisson et la possibilité de le conserver en congélation font que finalement, les gens trouvent plus simple d'acheter plutôt que de produire.

La situation en 1987 est la suivante : pratiquement tous les parcs situés dans la partie méridionale du lagon ont disparu. La presque totalité des pièges restants se trouvent aujourd'hui au voisinage de la passe Tuheiava et ceci pour deux raisons : cette zone de l'atoll est de loin la plus productive, et la goélette qui vient acheter le poisson mouille à la passe décourageant ainsi certains à parcourir les sept milles nautiques qui séparent le village de la passe.

Le nombre de parcs à poissons en 1987 est environ de 16 dont 9 sont localisés près de la passe. La figure 11 montre la répartition des pièges dans la passe avec leurs sens d'ouverture. Ceux de la pêcherie qui nous intéresse sont indiqués. Sur les quatre, deux sont ouverts vers le lagon, un vers l'océan et un (le grand parc) possède deux ouvertures.

Un engin de pêche annexe est utilisé quand les conditions courantométriques dans la passe sont bonnes (i.e. courants faibles) et la lune favorable. Il s'agit d'un filet cablé non maillant de 300 mètres de long et 5 mètres de haut dont la maille étirée est de 31 mm. Ce filet relie le grand parc au parc le plus sud (cf figure 11). Il est donc tendu de part et d'autre de la passe. La ralingue inférieure est fixée à une série de tuyaux galvanisés fixés sur les coraux du fond de la passe. La ralingue supérieure est équipée tous les quatre mètres de flotteurs en plastique. Les bords du filet sont arrimés aux derniers poteaux des bras collecteurs des parcs ainsi reliés. Il peut rester en place plusieurs jours, couché par le courant et n'est réellement opérationnel que lors des étales quand il est vertical.

1.1.2 La pêche

La principale exploitation de Tikehau est familiale. La succession s'est faite de père en fils depuis trois générations. Le propriétaire des parcs est aidé par un nombre changeant de travailleurs. Quand le travail est abondant, on peut avoir jusqu'à huit personnes employées à plein temps. En "routine", l'exploitation tourne avec cinq personnes.

La tâche quotidienne d'un pêcheur professionnel est variable. En gros, elle consiste à aller tous les jours dans les parcs pour chasser les poissons prisonniers dans la chambre collectrice vers le vivier, et éliminer au harpon les prédateurs - Carcarhinidae (requins), Sphyrnidae (barracudas), Muraenidae et Balistidae - capturés dans le piège et qui peuvent occasionner des dommages au grillage, aux captures et ... aux hommes. A ce travail s'ajoutent la réparation, la construction des parcs et l'entretien

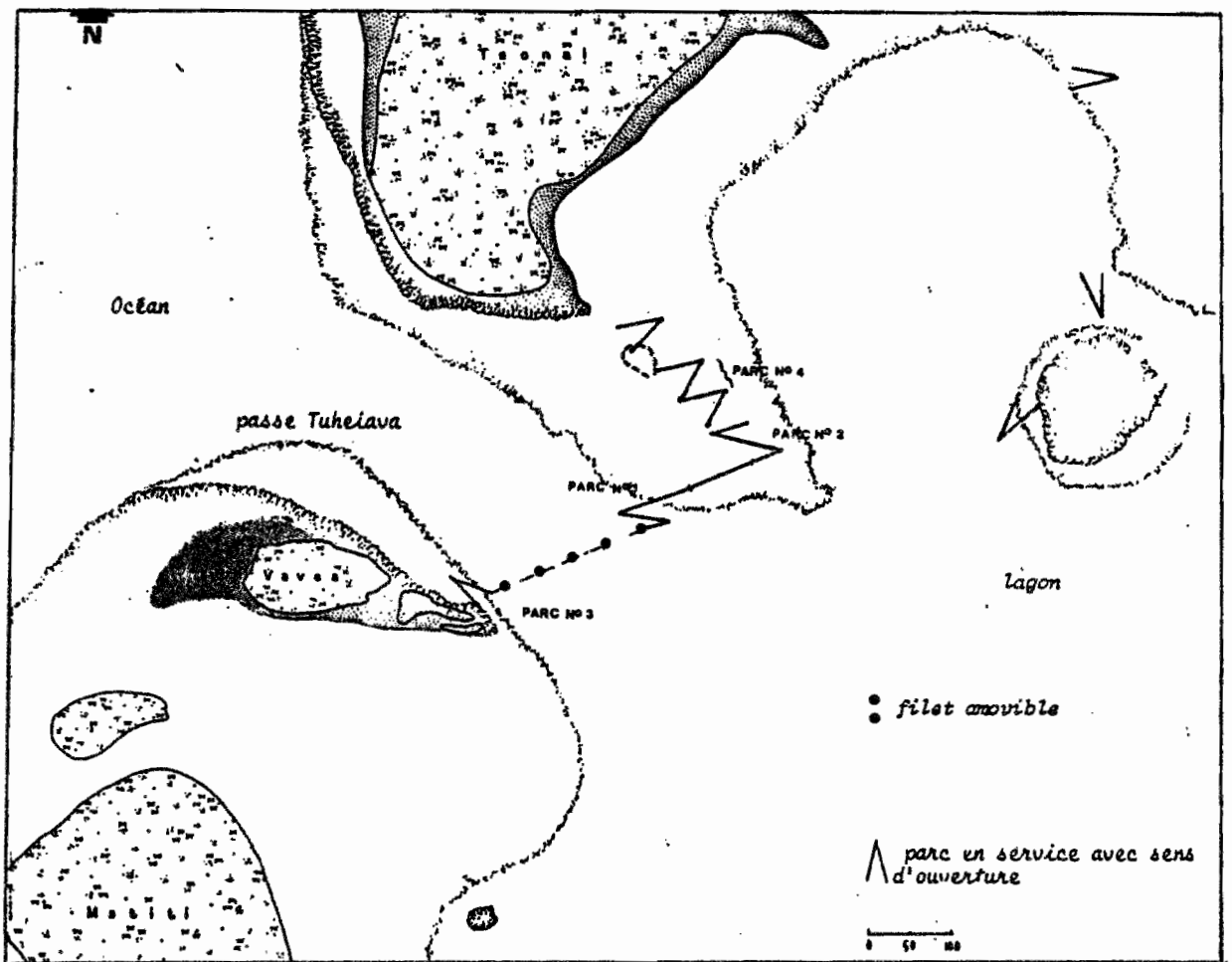


Figure 11 : Répartition des parcs à poissons dans la passe de Tikehau (les parcs numérotés 1, 2, 3 et 4 sont ceux de la pêcherie qui nous intéresse)

des moyens logistiques à terre.

La pêche *sensu stricto* a lieu les jours de passage des goélettes inter-insulaires. Les pêcheurs se rendent sur les parcs avec une embarcation d'environ quatre mètres de long, non pontée et propulsée par un moteur de 25 chevaux. Deux d'entre eux plongent dans le vivier en tenant chacun l'extrémité d'un filet de nylon, à maille étirée de 31 mm, d'environ 5 m de long et préalablement ligaturé en forme de poche. Ils se déplacent d'un bout à l'autre du tipua et une fois la poche du filet pleine de poissons, ils la transmettent aux deux-trois pêcheurs restés sur l'embarcation qui en déversent le contenu sur le plancher du bateau. Chargée au maximum d'une tonne et demie de poissons, l'embarcation se dirige vers la rive et s'arrête sous un hangar où l'attendent d'autres pêcheurs et leurs aides pour trier et conditionner les captures. L'opération se renouvellera autant de fois que nécessaire pour vider le parc. En pleine saison d'abondance, sept rotations peuvent être effectuées.

Le conditionnement consiste en ce que l'on appelle "mettre le poisson en paquets", forme sous laquelle il sera commercialisé. Placés de part et d'autre de l'embarcation dans cinquante centimètres d'eau, les pêcheurs se munissent d'une grosse aiguille de bois sur laquelle est enfilée une garcette de sisal de 50 cm de long. Le lien est inséré sous une ouïe du poisson et ressort par la bouche. Un noeud fixe le premier poisson qui sert d'arrêt pour les autres. Une fois la ficelle complète, elle est attachée en son extrémité avec une autre.

La mise en paquets s'effectue en même temps que le tri. Les poissons sont enfilés par espèces et les poissons non commercialisés ou toxiques sont rejetés à la mer. L'ichtyosarcotisme est peu répandu à Tikehau par rapport à des atolls comme Fakarava. Les poissons ciguatériques sont bien connus du savoir local. Ce sont principalement *Lutjanus bohar*, *Lutjanus monostigus*, les gros Napoléons (*Cheilinus undulatus*), quelques *Lethrinus* et une loche, *Cephalopholis argus*.

Un paquet contient un nombre variable d'individus, de façon à ce qu'il pèse environ trois kilos. Le tableau 4 donne le poids moyen des paquets mesurés par deux, ainsi que le nombre moyen de poissons observé sur une filoché. Pour les espèces présentant de faibles étendues de tailles lors de la capture, le poids moyen du paquet et le nombre de poissons sur celui-ci sont relativement constants. Pour les autres, le nombre de poissons par paquet peut varier du simple au double. Ainsi, pour *Caranx melampygus*, il peut y avoir soit un gros poisson par ficelle, soit cinq petits, *idem* pour *Lethrinus miniatus*.

Tableau 4 : Poids moyen de deux paquets et nombre de poissons constatés sur un paquet dans la pêcherie de Tikehau.

ESPECE	NOMBRE MESURES	POIDS MOYEN Kg	ECART TYPE	NOMBRE MOYEN P./paquet
<i>Lutjanus fulvus</i>	140	5,8	0,29	12
<i>Lutjanus gibbus</i>	30	6,9	0,72	8
<i>Lethrinus miniatus</i>	220	7,2	0,80	3
<i>Caranx melampygus</i>	30	7,1	0,86	3
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	20	7,5	0,50	2
<i>Naso brevirostris</i>	30	6,6	0,37	8
<i>Mulloidichtys</i> sp.	60	5,8	0,21	12
<i>Epinephelus microdon</i>	20	8,8	0,45	3
MOYENNE		7,0	0,52	6

1.2 Le commerce du poisson

Le propriétaire de la goélette achète dans la limite de sa capacité de stockage tout le poisson disponible au prix de 180 F.CFP (*) le paquet de Mullidae ou de Mugillidae et de 240 F.CFP pour les autres, sans distinction d'espèce (prix en vigueur au 1/01/87). Les paquets sont disposés dans des glacières avec une proportion glace/poisson d'environ 1/5-4/5. Ils seront mis en vente dès le lendemain sur le marché de Papeete. Le prix de vente au détail du poisson varie suivant la loi de l'offre et de la demande. Il se vend en moyenne six à dix fois plus cher que le prix d'achat, soit en moyenne de 1500 F.CFP à 2000 F.CFP le paquet. Notons que le poisson est vendu non éviscéré.

Tikehau est un atoll relativement bien desservi, les touchées de goélettes y sont nombreuses. Le "Rairoa-Nui" vient de façon quasi hebdomadaire, c'est le principal partenaire de la pêcherie. Il peut charger jusqu'à douze tonnes de poissons. Il ne pratique pas d'autres commerces comme celui du coprah par exemple. D'autres goélettes comme la "St Xavier Mari-Stella" ou la "Manava II" viennent de façon plus espacée. Elles sont surtout intéressées par le commerce du frêt et celui du coprah et ne prennent que des quantités limitées de poisson, moins d'une tonne, qu'elles conservent dans des réfrigérateurs.

(*) 1 F.CFP = 0,055 FF

Un marché du poisson secondaire existe sur l'atoll. C'est un marché interne qui s'établit entre les habitants du village et les pêcheurs de la passe. Les villageois communiquent par Talkie-Walkie leurs besoins qui sont acheminés en fin de semaine. Le prix de vente du paquet de poisson est de 250 F.CFP. Les quantités ainsi écoulées sont de l'ordre de quarante paquets par semaine.

En 1984, il a été tenté une expérience de commercialisation du poisson par voie aérienne. La motivation de cet essai était de fournir au marché un poisson frais, et plus fréquemment que les goëlettes. Un manque de compréhension entre les pêcheurs et le propriétaire de l'avion a fait qu'après un trimestre, l'opération a été arrêtée.

1.3. Remarques

Installés à demeure sur des emplacements déterminés, les parcs à poissons apparaissent comme des engins de pêche passifs où il suffirait de ramasser le poisson qui s'y est fait piéger selon ses besoins. Cette description vaut à la limite pour les parcs situés dans des endroits protégés auxquels leurs propriétaires ne consacrent qu'une partie de leur temps. En réalité, un parc à poissons demande une attention constante. Des visites quotidiennes sont nécessaires pour vérifier leur état de fonctionnement et assurer leur entretien : colmatage des trous dans le grillage, réparation des liens qui assurent la jonction grillage-poteaux, remise en place de ceux-ci. La moindre faiblesse dans la structure la rend vite vulnérable au courant et à ses effets dans la passe.

Le poisson ne peut pas rester trop longtemps dans la chambre collectrice car il peut finir par en trouver la sortie et guider le banc qui est entré avec lui. Les pêcheurs doivent le rabattre fréquemment vers le vivier, c'est en général leur première tâche de la journée.

Malgré la douceur du climat, les conditions de travail des pêcheurs sont difficiles. La réparation et la construction des parcs imposent des séjours prolongés dans l'eau à une profondeur allant jusqu'à cinq mètres et dans des conditions de courants violents et de houle ou de clapot importants. Un effort d'équipement a visé à rendre ce travail moins astreignant (combinaisons de plongée, scaphandre autonome) mais la majorité du travail se fait encore avec un simple équipement de plongée libre.

Selon ses caractéristiques, la valeur de remplacement d'un parc à poissons s'échelonne de 100 000 F.CFP pour un simple parc de plage, à 1 000 000 F.CFP pour le grand-parc. Ce dernier représente donc un véritable investissement qu'il faut sans cesse entretenir

car vu sa position, il est nécessaire d'en changer le grillage tous les six mois contre 8 à 12 mois pour les parcs situés en zones abritées.

Le prélèvement du poisson dans les parcs dure de 20 à 40 minutes. La mise en paquets est nettement plus longue, de 30 à 90 mn (MORIZE, 1984). Le poisson reste donc entre une heure et deux heures et demie hors de l'eau, ce qui n'altère pas sa qualité.

2. LA PRODUCTION DE LA PECHERIE

2.1. Matériel et méthode

Dès la fin de l'année 1982, un réseau d'enquêtes sur les débarquements de la principale pêcherie a été mis en place. Un enquêteur local est présent à terre lors de chaque pêche et note au moment de la mise en paquets les espèces pêchées, le nombre de paquets par espèces, le parc à poissons d'origine de la pêche et le numéro de la rotation quand il y en a plusieurs. A ceux-ci, d'autres renseignements sont ajoutés : le nom de la goélette acheteuse, l'état du courant dans la passe (faible-moyen-fort) et bien sûr lieu et date. Quand elle devient importante, la pêche à la ligne est également relevée. Ces enquêtes ont été réalisées en général avec sérieux. La ventilation par parc souffre de ce que l'enquêteur reste à terre et ne puisse donc fournir la donnée régulièrement. De plus, en fin de pêche et pour les parcs les moins productifs, plusieurs pièges sont vidés lors de la même rotation.

Les noms d'espèces sont indiqués en langue Tahitienne. Dans la plupart des cas, la correspondance avec le nom scientifique est immédiate mais il existe des poissons pour lesquels un même nom Tahitien englobe plusieurs taxons. Ainsi, presque toutes les espèces du genre *Caranx* sont désignées par le même nom local : Paaihere. Il en est de même pour le genre *Myripristis* appelé localement Iihi. Cela nous a amené à faire trois regroupements, les deux cités précédemment plus les poissons du genre *Scarus*. La désignation "assortis" est attribuée aux paquets multispécifiques

2.2. Les espèces capturées

GALZIN (1985) estime à environ 500 le nombre d'espèces de poissons présentes dans les lagons de Polynésie Française. Parmi ces poissons, seule une cinquantaine d'espèces entrent de façon significative dans les statistiques de débarquement de la pêcherie artisanale. Les requins, murènes, bien que pêchés en abondance, ne sont pas pris en compte car non conservés à des fins commerciales ni même alimentaires.

Les espèces représentées dans les débarquements sont toutes des poissons Téléostéens du super-ordre des Acanthopterygiens. La grande majorité appartient à l'ordre des Perciformes. Nous allons citer ces espèces d'après leurs classifications dans les ouvrages de BAGNIS et al. (1981) et FOURMANOIR et LABOUTE (1976). La longueur moyenne constatée des prises est donnée ainsi qu'à titre indicatif le nom vernaculaire Tahitien. Le nom français est volontairement omis car il n'est pratiquement jamais employé et n'a en général rien à voir avec ceux connus dans d'autres régions tropicales.

ORDRE DES BERYCIFORMES

Famille des Holocentridae

- *Adioryx spinifer* (Forsskål) Tahitien : apai
Poisson de roche aux moeurs plutôt nocturnes. Il se pêche surtout à la ligne. Sa longueur moyenne est de 20 à 30 cm.

- *Myripristis* sp. T : iihi
Ces poissons cohabitent à plusieurs dans des anfractuosités la journée, et se déplacent en bancs dans la nuit. Longueur moyenne 10 à 20 cm.

ORDE DES PERCIFORMES

Famille des Sphyraenidae

- *Sphyraena forsteri* Cuvier T : tiaene
Les bécunes vivent en bancs très importants au sortir de la passe. Leurs dents très coupantes font qu'elles ne peuvent être pêchées au filet, mais prises une par une au harpon.

Famille des Siganidae

- *Siganus argenteus* Quoy et Gaimard T : marava
Cette espèce de picot vit dans les gazons récifaux. Elle ne rentre que rarement dans les parcs. Longueur moyenne 20 à 30 cm.

Famille des Serranidae

- *Epinephelus merra* Bloch T : tarao
Petite loche habitant les massifs coralliens ou rocheux de faibles profondeurs. Longueur moyenne 20 à 30 cm.

- **Epinephelus microdon** Bloch T : hapuu
Loche à l'habitat assez large. On la trouve jusqu'à 200 m sur la pente externe. Elle est très abondante au niveau de la passe et autour de tous les massifs coralliens du lagon. Longueur moyenne 30 à 40 cm.

Famille des Priacanthidae

- **Priacanthus cruentatus** (Lacépède) T : kopa
Espèce nocturne vivant dans les anfractuosités le jour. Elle est abondante dans le lagon et se trouve jusqu'à 80 m sur la pente externe. Longueur moyenne : 15 à 25 cm.

Famille des Carangidae

- **Alectis indicus** (Rüppel) T : tapatai
Espèce pélagique qui se rencontre surtout à l'extérieur du récif. Elle rentre parfois dans le lagon pour s'y nourrir. Elle peut atteindre 1,50 m.
- **Carangoides orthogrammus** Jordan et Gilbert T : honae
Poisson pélagique de longueur moyenne 30 à 40 cm.
- **Caranx ignobilis** (Forsskål) T : uruati
Espèce pélagique fréquentant surtout l'extérieur du récif. Elle rentre parfois en bancs dans le lagon. Elle peut atteindre 1,50 m pour 90 kilos.
- **Caranx lugubris** Poey T : omuri
Individu qui peut atteindre une taille de 80 cm. On le retrouve dans toutes les mers tropicales.
- **Caranx melampygus** Cuvier T : paaihere
Cette carangue se retrouve sur les fonds moyens du lagon et à l'extérieur. Elle se déplace en bancs. Longueur moyenne : 30 à 50 cm
- **Caranx sp.** T : paaihere
Regroupe dans les enquêtes tous les autres poissons du genre **Caranx**.
- **Decapterus pinnulatus** (Eydoux et Souleye) T : operu
Cette espèce se déplace en bancs très importants dans le lagon. Elle est rarement commercialisée car sa chair est fragile. On l'utilise beaucoup comme appât. Longueur 20 cm.
- **Elagatis bipinnulatus** Quoy et Gaimard T : roeroe
Poisson pélagique qui se trouve surtout au voisinage de la

passee. Longueur moyenne : 40 à 50 cm.

- **Scomberoides lysan** (Forsskål) T : rai
Poisson assez aplati latéralement. Il se déplace sous la surface en petits bancs. Longueur moyenne 25-35 cm.

- **Selar crumenopthalmus** (Bloch) T : orare
Ce chinchard fréquente le lagon en bancs de plusieurs milliers d'individus. En Avril, il constitue l'essentiel des prises. A Tahiti, il est très pêché au grand filet. Longueur moyenne 20-25 cm.

Famille des Lutjanidae

- **Lutjanus fulvus** (Schneider) T : toau
On le trouve en bancs très importants sur des fonds du lagon d'une dizaine de mètres. Il est actif le jour mais se nourrit surtout la nuit. Longueur moyenne 20-30 cm.

- **Lutjanus gibbus** (Forsskål) T : taea
Cette espèce se trouve en bancs à l'extérieur du lagon comme à l'intérieur. On le pêche la nuit. Longueur 25-40 cm.

Famille des Sparidae

- **Monotaxis grandoculis** (Forsskål) T : mu
Poisson très quiescent le jour. On le trouve en bancs lâches au dessus des pâtés coralliens. Longueur : 20-40 cm.

Famille des Mullidae

- **Mulloidichtys flavolineatus** (Lacépède) T : vete
- **Mulloidichtys vanicolensis** (Cuvier et Valenciennes)
Ces petits surmulets se déplacent en bancs d'une centaine d'individus au dessus des fonds sableux du lagon. Ils sont achetés peu cher par les armateurs car abondants et peu recherchés.

- **Parapeneus barberinus** (Lacépède) T : ahuru tore
Ce poisson se déplace en petits groupes et fouille le sable à l'aide de ses barbillons. Il peut atteindre les 50 cm.

- **Upeneus vittatus** (Forsskål) T : raoa
C'est une espèce de petite taille qui vit sur les fonds sédimentaires du lagon. Longueur 10 à 20 cm.

Famille des Mugillidae

- *Mugil cephalus* (Linné) T : anae

- *Mugil vaigensis* Quoy et Gaimard T : nape

Ces deux espèces vivent sous la surface dans le lagon. Elles rentrent parfois dans les parcs en abondance. Longueur : 10-20 cm.

Famille des Chanidae

- *Chanos chanos* (Forsskål) T : pati (Ava)

Cette espèce se capture à l'unité ou par couple dans les parcs. Sa taille peut atteindre 1,50 m.

Famille des Albulidae

- *Albula vulpes* (Linné) T : ioio

Les captures de ce poisson peuvent être très importantes surtout dans les parcs situés dans des zones sédimentaires. Longueur : 30-50 cm.

Famille des Lethrinidae

- *Lethrinus mahsena* (Forsskål) T : tamure

Cette espèce est relativement peu abondante à Tikehau. Elle vit dans le lagon sur fonds coralliens et à l'extérieur du récif. Longueur : 30-40 cm.

- *Lethrinus miniatus* (Schneider) T : oeo uturoa

Le "bec de cane" constitue la majorité des prises des parcs à poissons. On le pêche également à la ligne dans la passe à la levée et à la tombée du jour. Longueur : 20-60cm.

Famille des Chaetodontidae

- *Chaetodon auriga* (Forsskål) T : corairai

- *Chaetodon* sp.

Ces petits poissons de récif ne sont que très rarement commercialisés en raison de leur petite taille. Longueur : 10-15 cm.

Famille des Kyphosidae

- *Kyphosus cinarescens* (Forsskål) T : nanue

Cette espèce préfère les zones battues de la pente externe. On en pêche peu dans les parcs. Dans d'autres îles du Pacifique (Ile de Pâques), c'est l'espèce la plus prélevée. Longueur 25-35 cm.

Famille des Scaridae

- **Scarus gibbus** Rüppell T : **manea**
Ce perroquet est le seul à être différencié correctement dans les enquêtes. Il se capture seul ou par couple. Longueur : 25-35 cm.
- **Scarus sp.** T : **eufu, kukina**
Ce terme générique regroupe les autres perroquets, notamment **Scarus ghobban, S. chlorodon, S. harrid.**

Famille des Acanthuridae

- **Acanthurus xanthopterus** Valenciennes T : **parai**
C'est une des plus grosses espèces de chirurgiens du lagon. Elle se concentre en bancs dans la passe vers les mois de Février et rentre dans les parcs en abondance. Longueur : 40-50 cm
- **Ctenochaetus striatus** (Quoy et Gaimard) T : **maito**
C'est une espèce extrêmement répandue. On la trouve dans toutes les régions coralliennes peu profondes. Longueur : 15-25 cm.
- **Naso brevirostris** (Valenciennes) T : **tatihi**
Cette espèce fera l'objet d'une étude plus approfondie dans la suite de ce document. Longueur 20-30 cm.
- **Naso lituratus** (Schneider) T : **tarei**
Ce nason se déplace par couple dans le lagon. Longueur 20-30 cm.
- **Naso unicornis** (Forsskal) T : **ume**
Cette espèce rentre dans les parcs mais se chasse surtout de nuit au fusil. Il peut atteindre les 50 cm.
- **Naso vlamingi** (Cuvier et Valenciennes) T : **karaua**
C'est une espèce habituée aux abords de la passe. Elle vit en bancs d'une centaine d'individus. Longueur : 20-30 cm.

ORDRE DES TETRAODONTIFORMES

- *Balistes viridescens* Schneider T : oiri

Du fait de sa réputation de toxicité, cette espèce n'est pas commercialisée. Elle est cependant abondante dans les parcs aux mois de Janvier-Février quand elle se concentre dans la passe. Elle est prélevée à des fins alimentaires. Longueur de 40 à 60 cm.

2.3. L'effort de pêche

2.3.1. Définitions

D'après la définition de POINSARD et LE GUEN (1975), l'effort de pêche doit mesurer l'ensemble des moyens mis en oeuvre par les pêcheurs sur un stock halieutique, pendant un intervalle de temps donné. Les parcs à poissons sont des engins de pêche fixes, efficaces 24 heures sur 24. La meilleure mesure de l'effort de pêche nominal développé est le nombre de jours de présence du parc dans la pêcherie. L'unité d'effort que nous choisirons sera le jour.

L'unité d'effort ayant été définie, il faut évaluer l'abondance du stock en la quantifiant par la capture par unité d'effort (c.p.u.e.) ou prise par unité d'effort (p.u.e.), ces deux termes étant équivalents (LAUREC et LE GUEN, 1981). A Tikehau, on ne prélève le poisson du parc que lorsque la goélette est sur place. La c.p.u.e. sera estimée par le rapport de la pêche totale enregistrée le jour du passage de la goélette au nombre de jours écoulés depuis son dernier passage (MORIZE, 1984). La donnée obtenue représente la prise par jour et montre bien l'abondance du poisson sur les lieux de pêche.

2.3.2. Commentaires

- En choisissant comme unité d'effort le jour de présence du parc sur le fond, nous supposons que tous les parcs pêchent de la même façon. En réalité, selon leurs positions dans la passe, les pièges capturent des quantités de poissons différentes car l'accessibilité de la ressource n'est pas la même en tous points de l'aire géographique considérée (i.e. la passe et ses alentours).

- Si les parcs ne sont pas complètement vidés le jour du passage de la goélette, la c.p.u.e. est entachée d'une certaine erreur qui tend à la sous-estimer. Sur de longues périodes ces erreurs s'atténuent et il est rare que la capacité de la goélette soit dépassée.

- Lorsque les pêcheurs utilisent le filet qui barre la

passee, il est très difficile de quantifier l'augmentation de l'effort de pêche. En effet, outre le fait que la passe soit en grande partie barrée, cela s'accompagne d'une chasse active du poisson qui consiste en un rabattage vers le filet à l'aide de projecteurs et de bouteilles de plongée (MORIZE, 1984).

2.4. La production de la pêcherie

2.4.1. Choix de l'unité de temps

Comme nous allons le voir par la suite, les maxima de production se situent entre les mois de novembre et de février. Prendre comme unité de temps l'année civile couperait la bonne saison en son milieu et ne permettrait pas de faire ressortir correctement les différences d'abondance inter-annuelles. En effet, les phénomènes biologiques et migratoires qui déterminent en grande partie l'entrée des poissons dans les parcs ne sont pas absolument stables dans le temps et peuvent avoir quelques mois de décalage d'une année sur l'autre. Au contraire, les mois de mai à août sont les mois les moins productifs. Ils coïncident d'ailleurs avec les congés des exploitants. Opérer la césure annuelle en cette période n'a donc que peu d'influence sur le reflet de la saison de pêche.

Aussi, dans la suite, nous préférons employer le terme de saison qui couvre la période allant du 1er juillet de l'année considérée au 30 juin de l'année suivante.

2.4.2. Les tonnages

Le tableau 5 montre pour les cinq saisons de pêche suivies (de 82-83 à 86-87) les débarquements par espèces. La conversion nombre de paquets/poids est obtenue en utilisant les données du tableau 4.

Mise à part la saison 1982-1983 très perturbée par les cyclones, les productions totales sont assez homogènes avec une légère tendance à la hausse : 120 tonnes en 1982-1983, 143 tonnes en 1983-1984, 152 tonnes en 1984-1985, 159 tonnes en 1985-1986 et 187 tonnes en 1986-1987.

Malgré la diversité des espèces capturées, la pêcherie de la passe de Tikehau est relativement spécifique. Pondéralement, les cinq premières espèces capturées totalisent en moyenne 68,6 % des captures (étendue : 59,8 % en 85-86 - 77,6 % en 86-87) et les dix premières 87,9 % (étendue : 84,3 % en 84-85 - 93,8 % en 82-83). Les autres espèces ne rentrent souvent qu'à hauteur d'environ 1 % et moins dans les tonnages débarqués.

Tableau 5 : Production de la pêcherie de tikehau par espèce et par saison de pêche
(une saison de pêche débute le 1er juillet et se termine le 30 juin)

ESPECE	82 - 83		83 - 84		84 - 85		85 - 86		86 - 87	
	Poids (kg)	% Total	Poids (kg)	% Total	Poids (kg)	% Total	Poids (kg)	% Total	Poids (kg)	% Total
HOLOCENTRIDAE										
<i>Adyoxipristis spinifer</i>			14	0,0					10	0,0
<i>Myripristis sp.</i>	4371	3,6	2397	1,7	1692	1,1	3419	2,2	2009	1,1
SPHYRAENIDAE										
<i>Sphyraena forsteri</i>	665	0,6	2835	2,0	2678	1,8	5085	3,3	3094	1,7
SIGANIDAE										
<i>Siganus argenteus</i>	141	0,1							15	0,0
SERRANIDAE										
<i>Epinephelus microdon</i>	440	0,4	160	0,1	740	0,5	4712	3,1	40572	21,7
PRIACANTHIDAE										
<i>Priacanthus cruentatus</i>	3780	3,2	2048	1,4	123	0,1	1561	1,0	632	0,3
CARANGIDAE										
<i>Alectis indicus</i>	301	0,3							133	0,1
<i>Caranxoides orthogrammus</i>	742	0,6	1134	0,8	180	0,1	63	0,0	730	0,4
<i>Caranx ignobilis</i>	84	0,1	2923	2,0	3983	2,6	3664	2,4	2957	1,6
<i>C. lugubris</i>							31	0,0	168	0,1
<i>C. melampygus</i>	16831	14,0	23901	16,7	20972	13,8	10070	6,6	10969	5,9
<i>Caranx sp.</i>										
<i>Decapterus pinnulatus</i>					1343	0,9	3580	2,4	1582	0,8
<i>Klagatis bipinnulatus</i>	203	0,2			2030	1,3	1050	0,7		
<i>Selar crumenophthalmus</i>	9762	8,1	9078	6,3	17125	11,2	18905	12,4	18385	9,8
<i>Scorpaenoides lysan</i>	1232	1,2	2321	1,6	651	0,4	245	0,2	1778	0,9
SPARIDAE										
<i>Hemirhamphus grandoculis</i>	147	0,1					235	0,2	287	0,2
LUTJANIDAE										
<i>Lutjanus fulvus</i>	27698	23,1	11255	7,9	17286	11,4	13500	8,9	7941	4,2
<i>Lutjanus gibbus</i>	5263	4,4	8034	5,6	11280	7,4	24717	16,2	25178	13,4
MULLIDAE										
<i>Mullidichthys sp.</i>	1351	1,1	9924	6,9	8433	5,5	11448	7,5	5239	2,8
<i>Upeneus vittatus</i>			10233	7,1	1060	0,7	7490	4,9	1309	0,7
MUGILIDAE										
<i>Mugil cephalus</i>	133	0,1	1702	1,2	98	0,1	3297	2,2	260	0,1
<i>M. vaigensis</i>	280	0,2					385	0,3		
CHANIDAE										
<i>Chanos chanos</i>	220	0,2	6	0,0	62	0,0	45	0,0	33	0,0
ALBULIDAE										
<i>Albula vulpes</i>	4746	4,0	12292	8,6	5863	3,8	6391	4,2	5099	2,7
LETHRINIDAE										
<i>Lethrinus masbena</i>			343	0,2	340	0,2				
<i>L. miniatus</i>	22035	18,4	34812	24,3	32532	21,4	14679	9,6	50169	26,8
CHAETODONTIDAE										
<i>Chaetodon sp.</i>	18	0,0							21	0,0
KYPHOSIDAE										
<i>Kyphosus anarescens</i>			24	0,0			1	0,0		
SCARIDAE										
<i>Scarus gibbus</i>	665	0,6	571	0,4	1386	0,9	1673	1,1	1767	0,9
<i>Scarus sp.</i>	532	0,5	1232	0,9	1386	0,9	3107	2,0	1466	0,8
ACANTHURIDAE										
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	12328	10,3	2057	1,4	1663	1,1	303	0,2	1605	0,9
<i>Ctenochaetus striatus</i>	10	0,0								
<i>Naso brevirostris</i>	5597	4,7	3036	2,1	14282	9,4	19374	12,7	2273	1,2
<i>N. lituratus</i>	7	0,0	46	0,0	133	0,1	248	0,2	553	0,3
<i>N. unicornis</i>	301	0,3	22	0,0					952	0,5
<i>N. vlamingi</i>							3	0,0	42	0,0
ASSORTIS	36	0,0	749	0,5	4977	3,3	199	0,1	138	0,1
TOTAL	119931		143149		152298		159482		187366	

Le tableau 6 indique le rang et la proportion pondérale du total des prises des principales espèces pêchées et ce, pour chaque saison considérée. En moyenne, *Lethrinus miniatus* est l'espèce la plus capturée, représentant 20,1 % des prises de la période étudiée. Viennent ensuite *Caranx melampygus* (11,4 %), *Lutjanus fulvus* (11,1 %), *Selar crumenophthalmus* (9,6 %), *Lutjanus gibbus* (9,4 %) et *Naso brevirostris* (6,0 %).

Suivant les années, la part de chaque espèce dans les tonnages peut changer dans des proportions sensibles. Ainsi *Lethrinus miniatus* a été peu capturé en 85-86 en comparaison à ce qui a été pris les années précédentes : 32 tonnes en 84-85, seulement 14 tonnes en 85-86 et plus de 50 tonnes en 86-87. En ce qui concerne *Naso brevirostris*, nous sommes passés de 19 tonnes en 85-86 à 2 tonnes en 86-87.

De manière générale, peu d'espèces restent à un niveau constant de capture d'une année sur l'autre. Des variations des tonnages spécifiques du simple au double sont fréquentes. Pour certains poissons (*Lethrinus miniatus* et *Lutjanus fulvus*), ceci est probablement directement lié à l'emploi de l'engin de pêche annexe : le filet qui barre la passe (MORIZE, 1985, CAILLART et MORIZE, 1986). En effet, ces deux espèces sont très sensibles à cet engin du fait de leurs grandes migrations nocturnes lagon-océan et océan-lagon. L'été austral 85-86 a vu s'établir de mauvaises conditions courantométriques dans la passe du fait d'un ensachage quasi-permanent du lagon. Dans ces conditions, le filet n'a pu être installé aux périodes favorables, ce qui explique sans doute le recul net des tonnages de ces deux espèces cette année là.

Pour les autres espèces, la relation avec le filet est moins évidente, voir inexistante. En effet, on n'observe pas de hausse significative des captures lors de l'emploi de cet engin. Il faut chercher les raisons de ces fluctuations dans d'autres domaines ; parmi eux, le recrutement doit jouer un rôle important.

2.4.3. Les rendements

La figure 12 montre les variations des captures par unité d'effort pour chaque saison étudiée. De façon générale, on observe dans tous les cas une augmentation nette des rendements lors de l'été austral ; c'est la "bonne saison". Si elle est relativement peu tranchée lors de la saison 83-84, elle apparaît très bien lors des autres années. On la situe de septembre à décembre en 82-83, de novembre à février en 83-84, de septembre à décembre en 84-85, de novembre à janvier en 85-86 et de octobre à décembre en 86-87. Les maxima atteints chaque saison sont 2985 kg/jour entre les 23 et 28

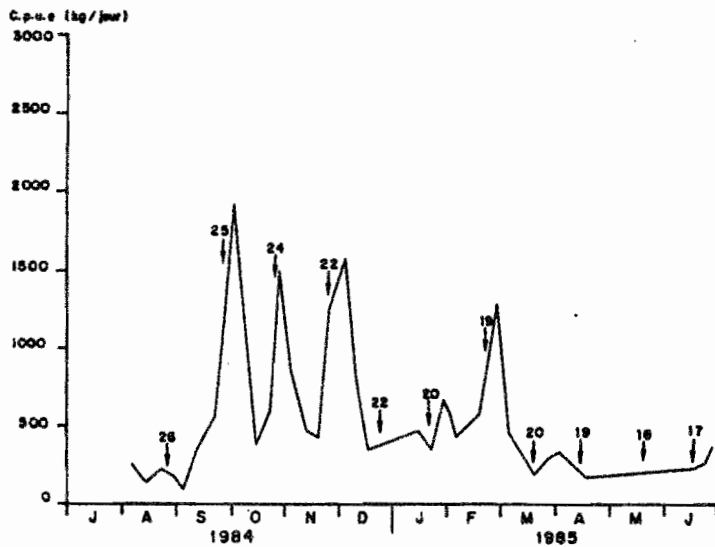
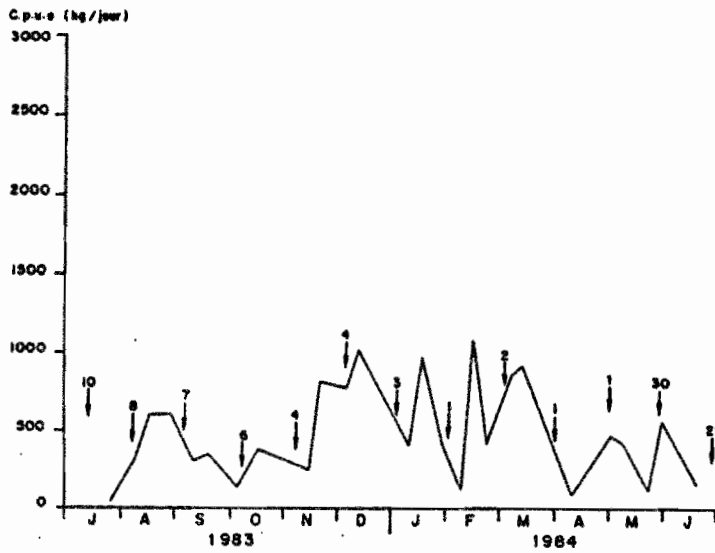
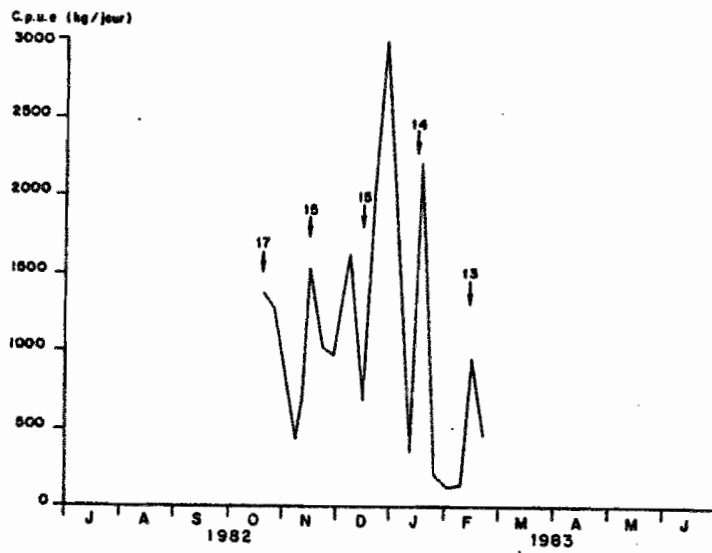


Figure 12 : Variations saisonnières des captures totales par unité d'effort (c.p.u.e. en kg/jour) à Tikehau pendant la période d'étude (nombre : jour de la nouvelle lune)

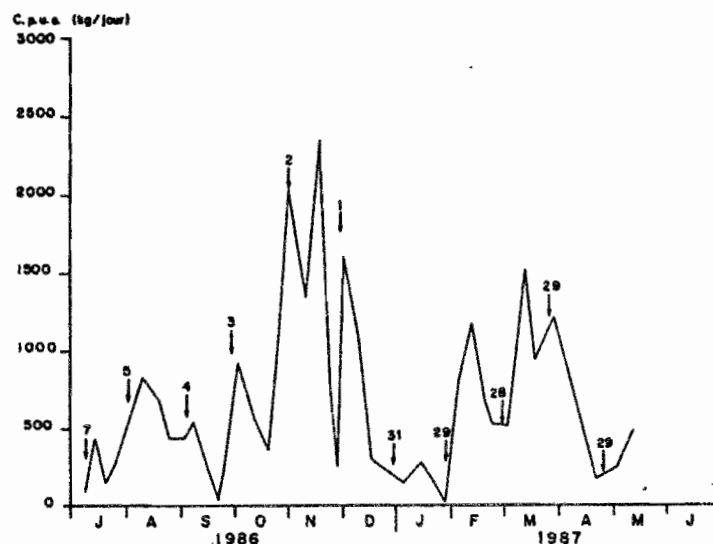
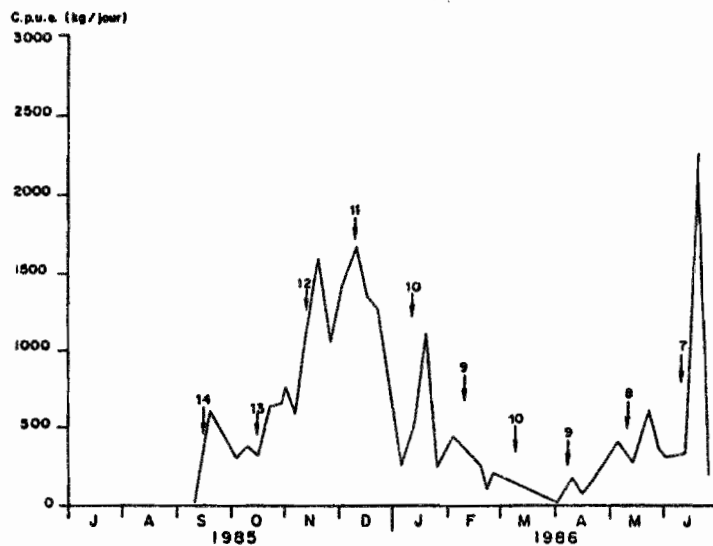


Figure 12 (suite) : Variations saisonnières des captures totales par unité d'effort (c.p.u.e. en kg/jour) à Tikehau pendant la période d'étude (nombre : jour de la nouvelle lune)

Tableau 6 : Rang et part dans les tonnages des principales espèces capturées par les parcs à poissons de Tikehau

ESPECE	82 - 83		83 - 84		84 - 85		85 - 86		86 - 87		SAISON MOYENNE	
	RANG	% Total	RANG	% Total	RANG	% Total	RANG	% Total	RANG	% Total	RANG	% Total
<i>Lethrinus miniatus</i>	2	18,4	1	24,3	1	21,4	4	9,6	1	26,8	1	20,1
<i>Lutjanus fulvus</i>	1	23,1	4	7,9	3	11,4	5	8,9	6	4,2	3	11,1
<i>Lutjanus gibbus</i>	7	4,4	8	5,6	6	7,4	1	16,2	3	13,4	5	9,4
<i>Caranx melampygus</i>	3	14,0	2	16,7	2	13,8	7	6,6	5	5,9	2	11,4
<i>Selar crumenoptalmus</i>	5	8,1	7	6,3	4	11,3	3	12,4	4	9,8	4	9,6
<i>Albula vulpes</i>	8	4,0	3	8,6	8	3,8	9	4,2	8	2,7	8	4,7
<i>Milloidichthys sp.</i>	>10	1,1	6	6,9	7	5,5	6	7,5	7	2,8	7	4,8
<i>Upeneus vittatus</i>			5	7,1	>10	0,7	8	4,9	>10	0,7	9	3,4
<i>Sphyrna forsteri</i>	>10	0,6	10	2,0	>10	1,8	10	3,3	9	1,9	11	1,9
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	4	10,3	>10	1,4	>10	0,2	>10	0,2	>10	0,9	10	2,8
<i>Naso brevirostris</i>	6	4,7	9	2,1	5	9,4	2	12,7	10	1,2	6	6,0

décembre 1982, 1926 kg/jour entre le 25 septembre et le 20 octobre 1984, 2261 kg/jour entre le 16 et le 19 juin 1986 et enfin 2346 kg/jour entre les 12 et 17 novembre 1986.

A côté de cela, des pics de productions plus ponctuels et sans rapports apparents d'une saison à l'autre apparaissent. Ainsi, durant la saison 84-85, nous avons une forte hausse des rendements fin février 1985 avec un maximum à 1287 kg/jour. En 85-86, la c.p.u.e. atteint son maximum absolu au mois de juin 1986 avec 2261 kg/jour. En 86-87, nous constatons une augmentation sensible de la production au mois de mars 1987 avec 1514 kg/jour. Ces augmentations sont dues pour la première à la pose du filet en travers de la passe avec des captures massives de *L. miniatus* et de *L. fulvus*. Le pic du mois de juin 1986 correspond à l'entrée dans les parcs d'un banc très important de *Selar crumenophthalmus* et des prédateurs de cette espèce (e.g. *Caranx sp.* et *Lethrinus sp.*). La forte c.p.u.e. enregistrée au mois de mars 1987 est due aux mêmes causes de celles de février 1985, c'est à dire à la pose du filet en travers de la passe.

La période allant du mois de mars au mois de septembre est caractérisée par de faibles rendements ; c'est la "mauvaise saison", ponctuée parfois des hausses que nous venons de décrire.

A coté de ce cycle d'environ six mois de période, il existe un deuxième cycle lié aux phases de la lune. En effet, nous constatons que les rendements augmentent de façon sensible quand on se situe de la nouvelle lune à son premier quartier. Cette progression est d'autant plus nette quand on se trouve en bonne saison. A l'inverse, les alentours de la pleine lune semblent être défavorables pour la pêche, à quelques exceptions près.

2.4.3. La production par parc à poisson

Du fait des problèmes énoncés dans le paragraphe 2.1., la ventilation des prises par parc n'a pu se faire correctement, la catégorie "origine inconnue" étant presque la plus utilisée. Toutefois, une partie de l'origine des captures est bien connue. Les cinq parcs de la pêcherie sont identifiés de la façon suivante :

- Le parc n° 1 ou grand-Parc est situé dans la partie médiane de la passe. Il possède deux ouvertures, l'une vers l'océan, l'autre vers le lagon.
- Le parc n° 2 se trouve dans la partie Est de la passe, il est ouvert vers l'océan.
- Le parc n° 3 ou "parc-Orare" est sur le bord Sud de la passe, ouvert vers le lagon.
- Le parc n° 4 regroupe en fait, deux petits parcs implantés sur le côté nord de la passe, ouverts vers le lagon.

La position de ces parcs est notée sur la figure 11. Rappelons que ce sont les parcs numéros 1 et 3 qui sont concernés par la pose du filet.

2.4.3.1. La production totale

Le tableau 7 indique la part de tonnage capturé par parc et pour chaque saison considérée. On remarque qu'il existe deux parcs de fortes productions : le parc n° 1 et le parc n° 3 situés tous les deux près de la partie la plus étroite de la passe. A eux deux, ils englobent plus de 60 % de la production totale soit environ 100 tonnes et sans doute plus car une partie des poissons dont l'origine est inconnue provient probablement de ces deux pièges. Le parc n° 2 est de production plus modeste en regard de celle des deux précédents (de 2 à 15 tonnes), mais supérieure à celle du parc n° 4 qui ne pêche que moins d'un pour cent des tonnages débarqués, soit suivant les années entre 1 et 1 tonne et demie.

Suivant les saisons de pêche, les statistiques de débarquement par parc sont à prendre avec précaution. La saison 82-83 a été courte, nous n'avons que 5 mois de données. En 83-84, plus de 80 % des captures avait une origine inconnue. En 84-85, le parc n° 1 est resté endommagé un certain temps, ce qui lui confère un niveau de capture anormalement faible (13,3 %). En 85-86, la part des indéterminés est encore assez élevée, (plus de 50 %). Par contre, la saison 86-87 a été bien suivie, c'est de celle-ci dont nous nous servons pour étudier la répartition des captures par espèces et par parcs à poissons.

2.4.3.2. Ventilation par espèce

Le tableau 8 montre la répartition des captures par parc pour chaque espèce considérée. Il se distingue trois grands ensembles d'espèce.

Le premier regroupe les poissons qui sont capturés plus fréquemment dans le parc n° 1, ce sont *Lethrinus miniatius*, *Caranx melampygus* et, *Lutjanus gibbus* et *Naso brevirostris*.

Le second concerne les espèces que l'on pêche davantage avec le parc n° 3 : *Albula vulpes*, *Selar crumenophthalmus*, *Lutjanus fulvus*.

Enfin, le troisième, constitué de *Sphyraena forsteri* et *Mulloidichtys sp*, contient les poissons capturés en quantités voisines dans les deux parcs 1 et 3.

Tableau 7 : Production des différents parcs à poissons de la pêcherie de Tikehau (en % du poids total débarqué)

PARC A POISSON	82 - 83	83 - 84	84 - 85	85 - 86	86 - 87
Non ventilés	28,0	80,2	10,7	52,1	18,6
Parc n° 1 (Grand parc)	30,8	5,5	13,3	21,3	42,9
Parc n° 2 (Parc Est)	9,9	3,7	18,8	2,6	1,9
Parc n° 3 (Parc Sud)	30,6	9,6	56,8	23,5	36,0
Parc n° 4 (Parc Nord)	0,7	0,9	0,5	0,6	0,6
TOTAL	100,0	99,9	100,1	100,1	100,0

Tableau 8 : Production (en nombre de paquets) par parc et par espèce pour la saison de pêche 1986-1987 à Tikehau

ESPECE	PARC N°1 (Grand-parc)	PARC N°2 (parc Est)	PARC N°3 (parc Sud)	PARC N°4 (parc Nord)
<i>A. vulpes</i>	127	3	806	346
<i>L. miniatus</i>	8099	41	4992	150
<i>S. crumenophthalmus</i>	380	0	4353	2
<i>C. nelampygus</i>	1340	48	564	6
<i>L. fulvus</i>	611	14	1558	122
<i>L. gibbus</i>	4013	553	975	152
<i>N. brevirostris</i>	296	22	175	38
<i>S. forsteri</i>	202	14	304	0
<i>Mulloidichtys sp.</i>	436	53	473	14

Les deux autres parcs n'interviennent que peu dans les captures, à trois exceptions près. *Albula vulpes* est l'espèce la plus capturée dans le parc n° 4, les prises dans celui-ci étant même supérieures à celles relevées dans le parc n° 1. Le parc n° 2 capture une quantité significative de *Lutjanus gibbus* alors que pour les autres espèces, il est peu pêchant, mise à part *Lutjanus fulvus* mais à un niveau moindre. Enfin, *Mulloidichtys sp* se capture dans tous les parcs.

Nous verrons par la suite comment relier le déterminisme de l'entrée d'un poisson dans tel ou tel parc en fonction de son comportement.

2.5. Composition trophique des captures

2.5.1. Méthode

Afin d'opérer cette classification, il convient tout d'abord de définir les différents types de régimes alimentaires rencontrés chez les espèces capturées. D'après HARMELIN-VIVIEN (1979 et 1984), trois grands types de régimes peuvent être distingués. Ce sont les herbivores, les omnivores et les carnivores. Chacun de ces grands types sont subdivisés en différentes catégories, en fonction de la nature des proies ingérées :

- Herbivores [
 - Brouteurs du gazon algal
 - Brouteurs de grandes algues molles

- Omnivores

- Carnivores [
 - Invertébrés
 - Invertébrés zooplanctoniques
 - Invertébrés benthiques
 - Invertébrés sessiles
 - Invertébrés vagiles
 - Piscivores

Les indications du tableau 9 nous permettent de classer les différentes espèces capturées dans leurs groupes trophiques respectifs.

2.5.2 Résultats

La figure 13 montre que la très grande majorité des individus capturés appartient à l'ensemble des carnivores avec en moyenne 93,6 % du tonnage débarqué (étendue : 88 % en 82-83 à 96,4 %

Tableau 9 : Ecologie des principales familles capturées par les parcs à poissons de l'atoll de Tikehau (A : Activité ; R : Régime alimentaire ; H : Habitat)

FAMILLE	ECOLOGIE	REFERENCES
Holocentridae	A : Nocturnes R : Zooplancton et crustacés H : Récifs et pâtés coralliens	5 - 8 - 12
Priacanthidae	A : Nocturnes R : Zooplancton et crustacés H : Récifs et pâtés coralliens	5 - 12
Sphraenidae	A : Diurnes et nocturnes R : Piscivores et invertébrés vagiles H : Eaux côtières variées et eaux du large	4 - 11
Siganidae	A : Diurnes R : Herbivores H : Récifs coralliens	13
Serranidae	A : Diurnes et nocturnes R : Piscivores et invertébrés vagiles H : Fonds rocheux ou coralliens	6 - 8 - 12
Carangidae	A : Diurnes R : Poissons de pleine eau isolés et crustacés H : Grande variété	1 - 2 - 12
Lutjanidae	A : Nocturnes R : Crustacés vagiles et quelques poissons H : Benthiques, associés aux récifs coralliens	3 - 8
Mullidae	A : Diurnes (<i>Parapeneus</i> sp.). Nocturnes (<i>Mullidichthys</i> sp.) R : Invertébrés benthiques enfouis H : Corail et espaces sédimentaires associés	6 - 12 - 16
Lethrinidae	A : Nocturnes R : Piscivores et invertébrés vagiles H : Récifs coralliens et espaces sédimentaires adjacents	15
Labridae	A : Diurnes R : Variés H : Variés	7 - 8 - 10
Scaridae	A : Diurnes R : Herbivores stricts : rapent les algues sur les coraux et les rochers H : Récifs coralliens	6 - 12
Acanthuridae	A : Diurnes R : Herbivores et zooplanctonivores (<i>Nasidae</i>) H : Récifs coralliens	9 - 14

---- REFERENCES ----

- | | |
|------------------------------|------------------------------|
| 1- RANDALL (1955) | 9- JONES (1968) |
| 2- HIATT et STRASBURG (1960) | 10- COLETTE et TALBOT (1972) |
| 3- RANDALL et BROCK (1960) | 11- de SYLVA (1973) |
| 4- de SYLVA (1963) | 12- HOBSON (1974) |
| 5- STARCK et DAVIS (1966) | 13- JOHANNES (1978) |
| 6- RANDALL (1967) | 14- ROBERTSON et al. (1979) |
| 7- HOBSON (1965) | 15- LEIS et REMNIS (1986) |
| 8- HOBSON (1968) | 16- SCHNITT (1986) |

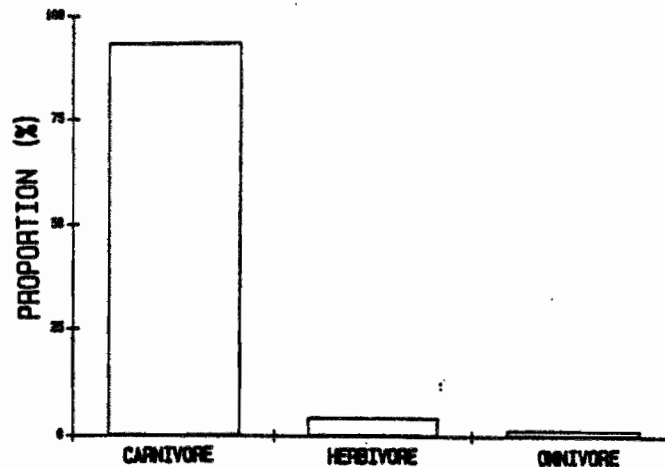


Figure 13 : Ventilation par compartiment trophique du tonnage total débarqué à Tikehau pendant une saison de pêche moyenne

en 86-87). Les herbivores constituent en moyenne 4,6 % des prises (étendue 0,8 % en 86-87 à 11,5 % en 82-83). Quand aux omnivores, ce ne sont que 1,7 % du poids total débarqué (étendue 0,5 % en 82-83 à 2,7 % en 86-87).

2.6. La pêche de *Naso brevirostris*

2.6.1. Les tonnages

Les prises annuelles sont récapitulées dans le tableau 5. Elles sont très variables, oscillant entre 2 et 19 tonnes. Nous avons successivement 5,6 tonnes en 82-83, 3,0 tonnes en 83-84, 14,3 tonnes en 84-85, 19,4 tonnes en 85-86 et 2,3 tonnes en 86-87.

2.6.2. Les rendements

La figure 14 montre l'évolution des captures par unité d'effort de *Naso brevirostris*. Comme pour la production totale, il existe une saison de pêche bien individualisée chaque saison, du mois d'octobre au mois de mars pour l'année 84-85 et des mois d'octobre à janvier les autres années, avec, à chaque fois, un maximum de c.p.u.e. en novembre. En valeur absolue, les maxima de c.p.u.e. sont respectivement 440 kg/jour en novembre 1982, 73.kg/jour en novembre 1983, 259 kg/jour en novembre 1984, 281.kg/jour en décembre 1985 et 51 kg/jour en novembre 1986.

La pose du filet en travers de la passe ne semble pas avoir d'influence positive sur le tonnage débarqué de *N. brevirostris*. En effet, on n'observe pas d'augmentation des prises lors de la pose de cet engin. Il se produit même l'effet inverse dans certains cas : le poisson, sans doute effrayé par les travaux des pêcheurs fuierait provisoirement les lieux de pêche.

L'effet d'un rythme lunaire est également apparent mais moins évident que pour la c.p.u.e. totale. Pour cerner les périodes de maximum de c.p.u.e., nous avons scindé le mois lunaire en quatre parties : la nouvelle lune du 27^{ème} jour au 4^{ème} jour du mois lunaire ; le premier quartier du 5^{ème} au 13^{ème} jour ; la pleine lune du 14^{ème} au 18^{ème} jour et le dernier quartier du 9^{ème} au 26^{ème} jour. Nous avons attribué à chaque valeur de c.p.u.e. relevée la phase lunaire qui lui correspond. Afin d'atténuer les variations inter-annuelles, les valeurs de la c.p.u.e. ont été réduites par la moyenne de chaque saison. Pour éliminer le biais apporté par les captures épisodiques de la mauvaise saison, seules les données recueillies pendant la bonne saison ont été prises en compte. Le tableau 10 donne les résultats de cette étude.

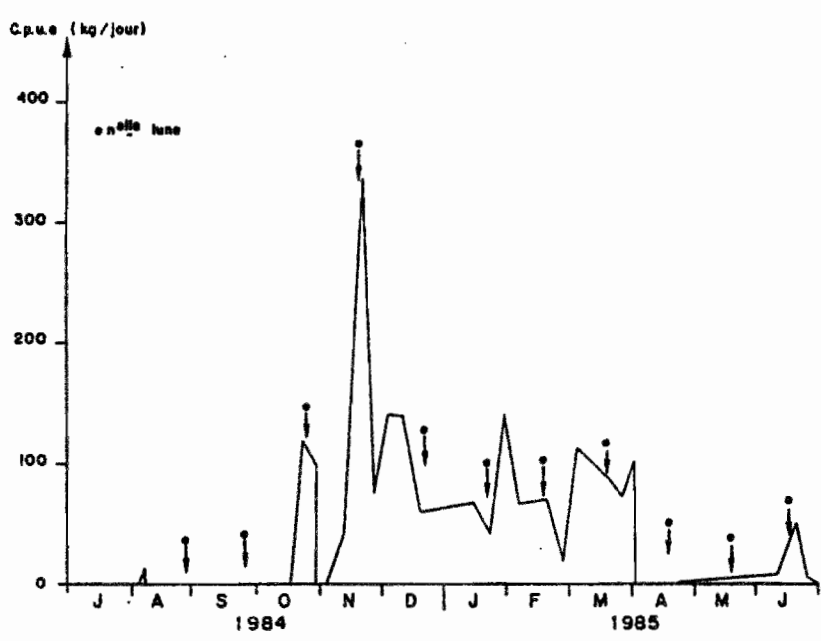
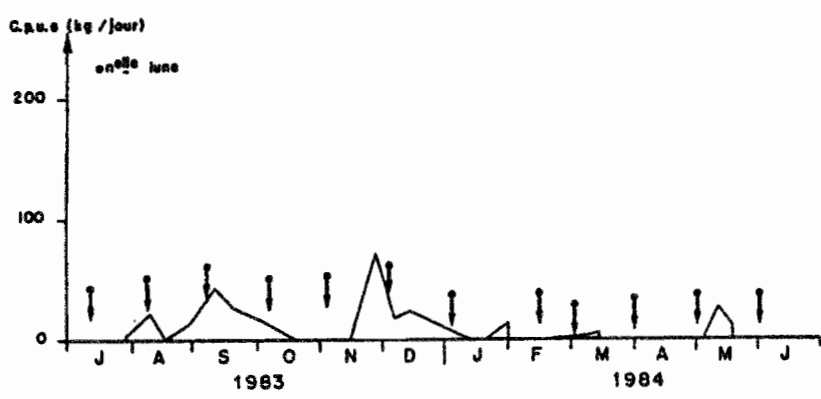
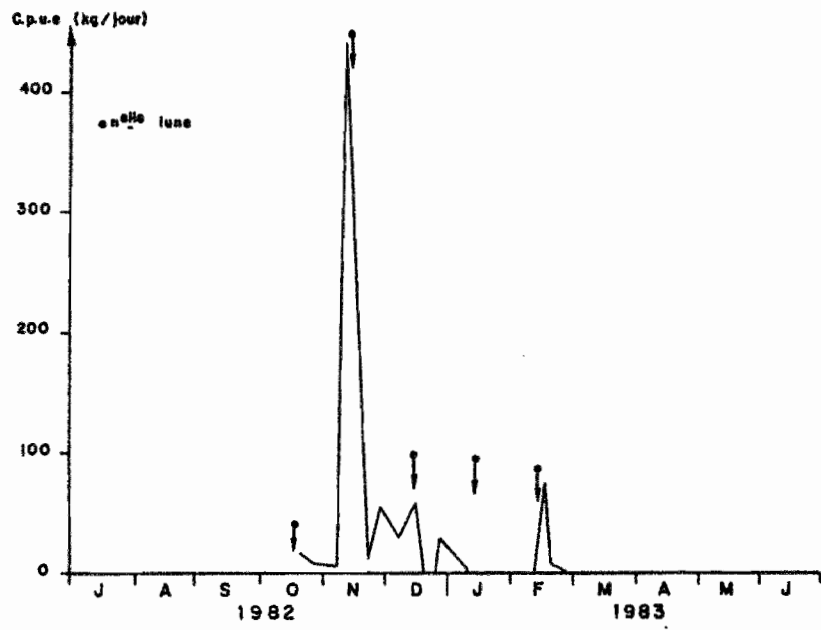


Figure 14 : Variations saisonnières des captures par unité d'effort (c.p.u.e. en kg/jour) de *Naso brevirostris* à Tikehau, pendant la période d'étude (● : nouvelle lune)

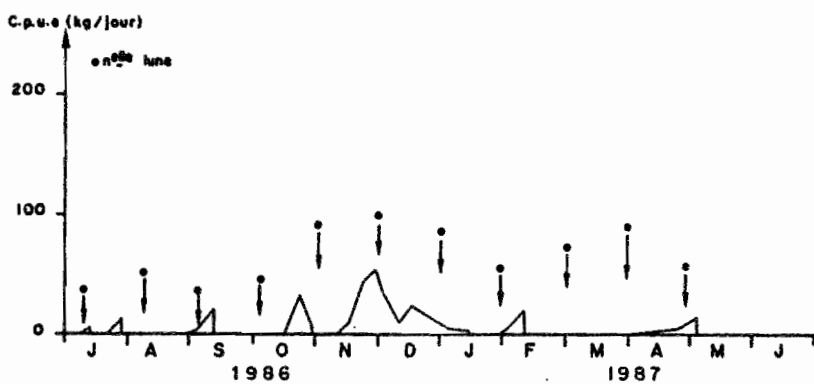
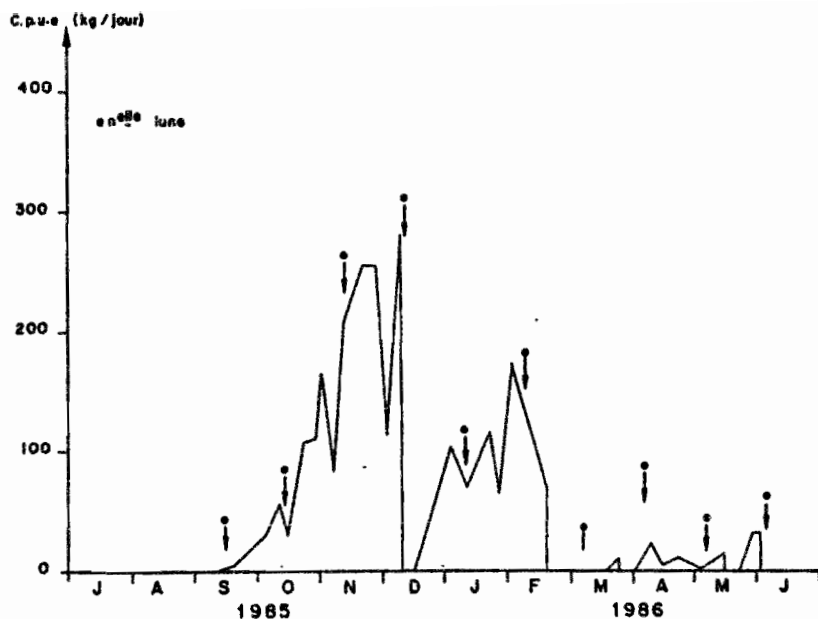


Figure 14 (suite) : Variations saisonnières des captures par unité d'effort (c.p.u.e. en kg/jour) de *Naso brevirostris* à Tikehau, pendant la période d'étude (● : nouvelle lune)

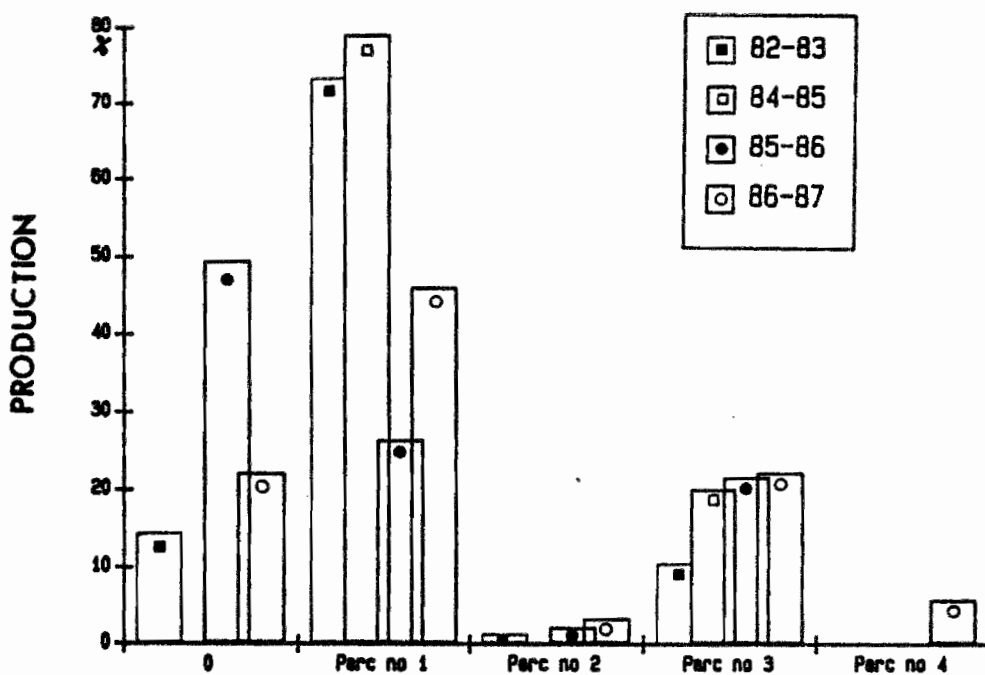


Figure 15 : Ventilation des prises de *Naso brevirostris* par parc à poissons à Tikehau

Tableau 10 : Valeur de la c.p.u.e. réduite de *Naso brevirostris* pour chaque phase lunaire, à Tikehau (période 1982-1987).

PHASE LUNAIRE	MOYENNE	ECART-TYPE	NOMBRE DONNEES
Nouvelle lune	1,41	1,02	20
Premier quartier	0,65	0,65	28
Pleine lune	0,71	0,67	17
Dernier quartier	1,43	1,58	19

Il ressort que, en moyenne, la période allant du dernier quartier à la nouvelle lune est nettement plus productive que les deux autres phases lunaires (différences significatives au seuil de 5 %). Toutefois, les coefficients de variation à l'intérieur de chaque cadran lunaire étant très élevés (de l'ordre de 100 %), il est difficile de conclure à un rythme régulier.

2.6.3. Variations des prises par parc à poissons

La figure 15 présente les résultats de chaque saison pour *N. brevirostris*, mise à part celle de 83-84 où 92 % des prises avaient une origine inconnue. La tendance décrite dans le paragraphe 2.4.3. se confirme. Le parc numéro 1 alias "grand-parc" est le plus productif des quatre. Les parcs 2 et 4 ont une production quasi-nulle.

Naso brevirostris est donc capturé le plus souvent dans la partie médiane de la passe. Il n'est pas pour autant un poisson migrateur extérieur - intérieur comme *Lethrinus miniatus* ou *Lutjanus fulvus* puisque nous avons vu que le fait de barrer totalement la passe avec un filet n'avait pas d'influence sur son niveau de capture. Nous tenterons par la suite de raccorder ces mouvements agrégatifs dans la passe avec des faits biologiques et éthologiques.

2.6.4. Composition en longueur des captures de *N. brevirostris*, sex ratio des prises

2.6.4.1. Matériel et méthode

Lors des débarquements, un échantillon de poisson est mesuré au moment du tri et juste avant la mise en paquets. La longueur mesurée est la longueur à la fourche (LF). Les longueurs sont ramenées

au centimètre inférieur et les poissons regroupés par classe de taille de 1 cm. Enfin, les individus mâles et femelles sont mesurés séparément.

Des échantillonnages aléatoires simples (EAS) les plus réguliers possibles ont été effectués du mois de décembre 1985 au mois de février 1987. Ce n'est pas toujours une tâche aisée car il faut être sur place, pouvoir opérer rapidement afin de ne pas gêner les pêcheurs et il faut que l'espèce soit bien représentée dans les captures du jour. Dans le meilleur des cas, un échantillon d'une centaine d'individus peut être mesuré. Au pire, la taille de l'échantillon ne dépasse pas quelques dizaines de poissons. Dans tous les cas, l'échantillon est jugé représentatif de l'état de la phase exploitable pendant le mois où il a été fait.

Au même moment, diverses observations sont effectuées : sex-ratio des captures (toujours par EAS), observations externes de l'état de maturation des gonades par pression abdominale.

2.6.4.2. Résultats

- Structure démographique

Les figures 16 et 17 représentent les histogrammes de fréquence des longueurs des prises pendant la période d'étude. L'intervalle de taille des *Naso* capturés par les parcs à poissons s'étend de 19 à 38 cm pour les mâles, et de 17 à 32 cm pour les femelles. En fait, 92,7 % des mâles mesurés sont compris entre 24 et 32 cm (9 classes de taille) et 90,7 % des femelles entre 23 et 28 cm (6 classes de taille). La longueur moyenne des prises est de 28,4 cm pour les mâles contre 25,4 cm pour les femelles.

Dans la plupart des cas, les distributions sont assez confuses et dissymétriques, en partie à cause de la faiblesse de la taille des échantillons à certaines périodes. Toutefois, on peut en tirer les grandes lignes de l'évolution en longueur de la phase exploitée.

Pour les mâles, on note une arrivée de petits poissons durant le premier trimestre de l'année, caractérisée par un mode autour de 24 cm. Ce mode tend ensuite à se mêler à la distributions des poissons plus gros mais on le retrouve aux alentours de 26 cm durant le dernier trimestre. L'essentiel des captures est constitué de poissons dont la longueur modale approche 26-27 cm au mois de janvier et 28-29 cm à la fin de l'année. De façon générale, les individus qui appartiennent aux classes de taille les plus élevées (34-38 cm) sont peu présents dans les captures, laissant présager une mortalité apparente importante.

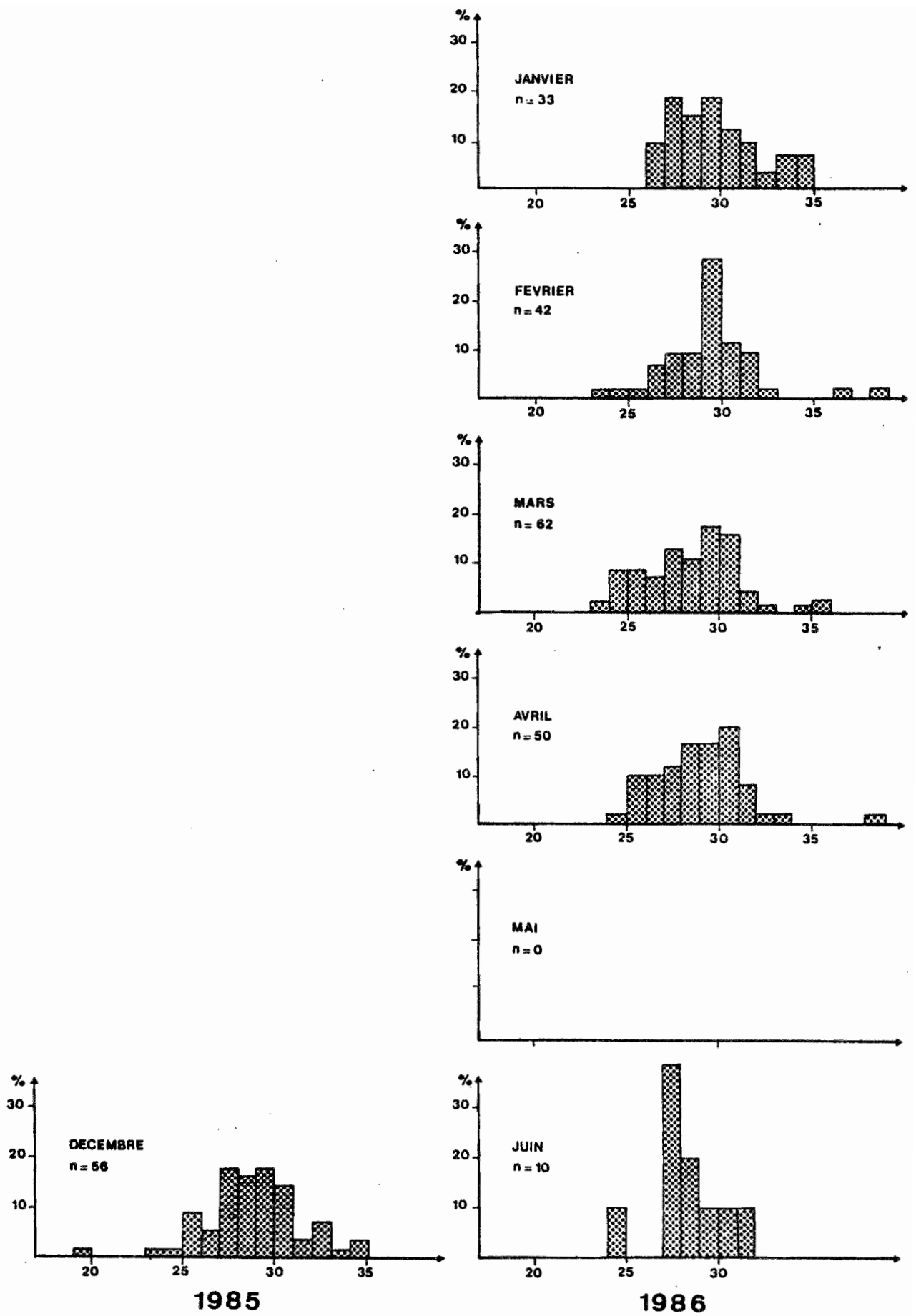


Figure 16 : Histogrammes de fréquence des longueurs de *Naso brevirostris* mâle débarqué à Tikehau entre décembre 1985 et février 1987

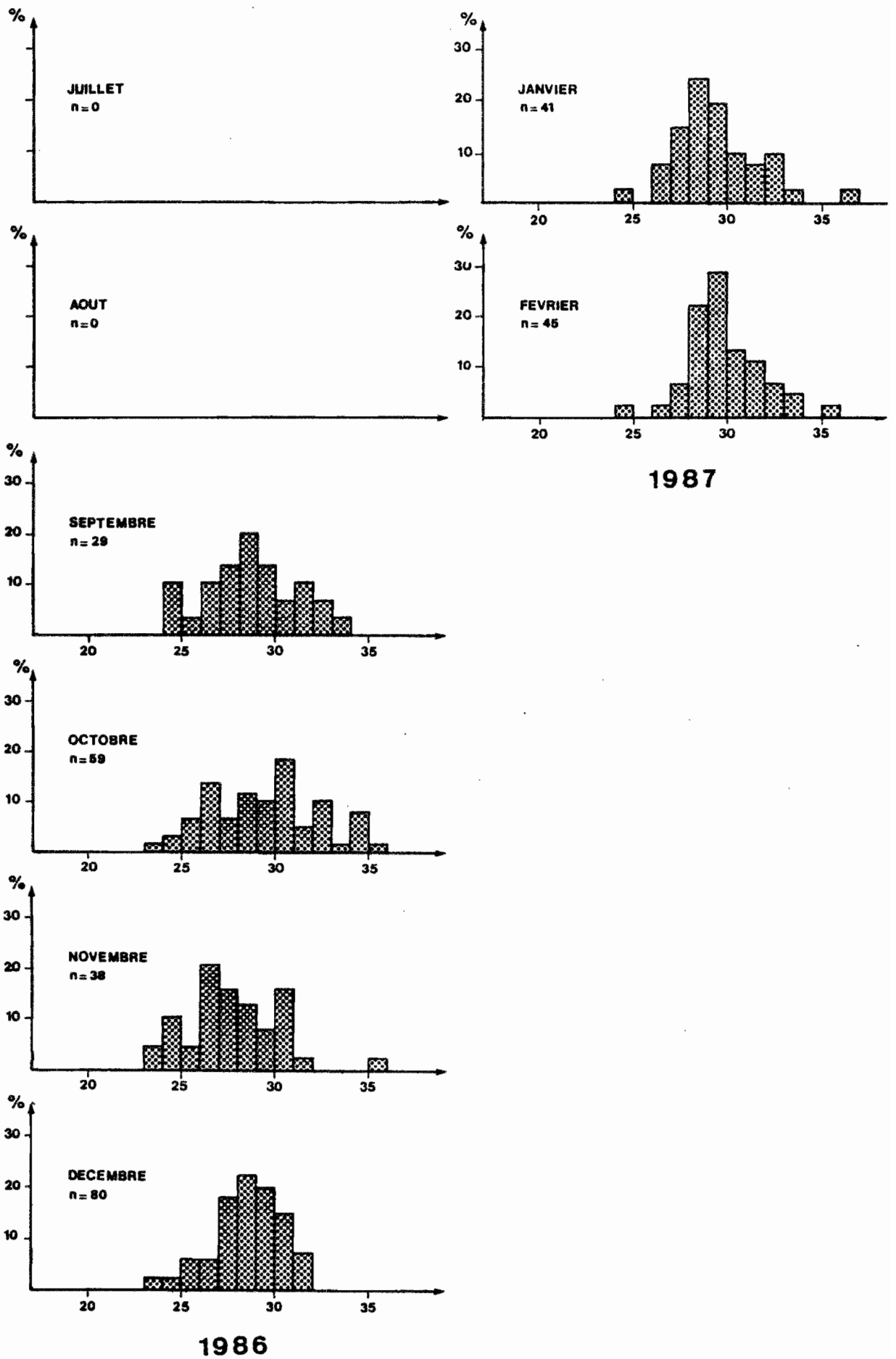
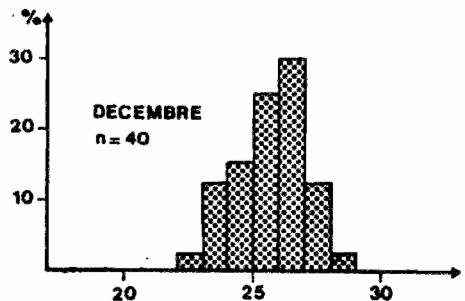
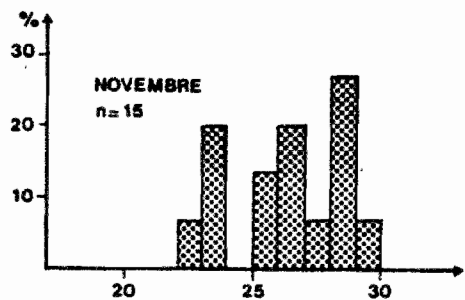
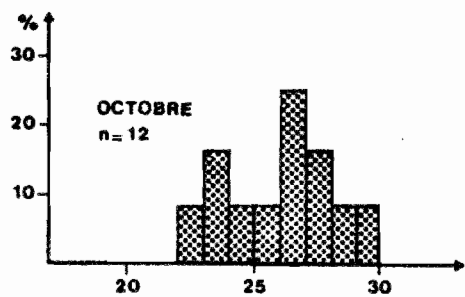
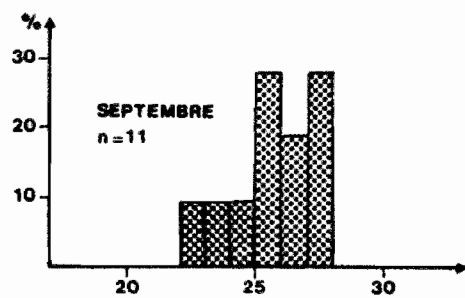
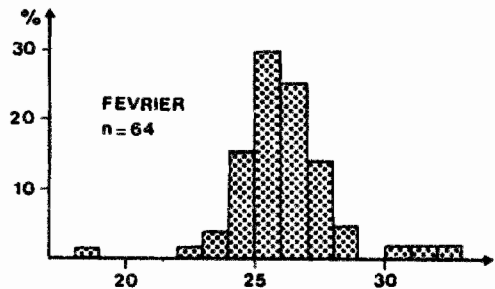
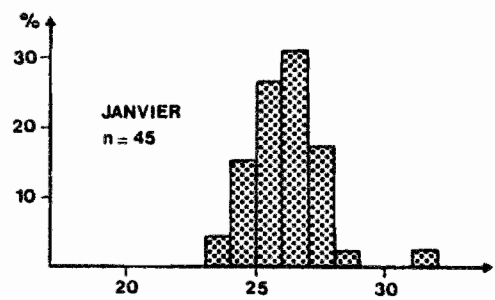


Figure 16 (suite) : Histogrammes de fréquence des longueurs de *Naso brevirostris* mâle débarqué à Tikehau entre décembre 1985 et février 1987



1986



1987

Figure 17 (suite) : Histogrammes de fréquence des longueurs de *Naso brevirostris* femelle débarqué à Tikehau entre décembre 1985 et février 1987

Tableau 11 : Evolution du sex-ratio de la phase exploitée de *Naso brevirostris* de Tikehau avec intervalle de confiance ($p > 95\%$) des proportions estimées, test de l'hypothèse H_0 (voir texte) :
 A : acceptée ; R : rejetée.

ANNEE	MOIS	Nb données	MALES			FEMELLES			MALES / FEMEL.	HO
			Prop. mâles (%)	Borne inf. (%)	Borne sup. (%)	Prop. femel. (%)	Borne inf. (%)	Borne sup. (%)		
1985	Décembre	140	40,0	31,8	48,2	60,0	51,8	68,2	0,67	R
	Janvier	62	39,3	27,1	51,4	60,7	48,6	72,9	0,65	A
	Février	98	24,5	16,0	33,0	75,5	67,0	84,0	0,32	R
	Mars	98	63,3	53,8	72,8	36,7	27,2	46,2	1,72	R
	Avril	79	63,3	52,6	73,9	36,7	26,1	47,3	1,72	R
	Mai	..								
1986	Juin	20	50,0			50,0				A
	Juillet	..								
1986	Aout	..								
	Septembre	40	72,5	58,7	86,3	27,5	13,7	41,3	2,63	R
	Octobre	51	84,3	74,3	94,3	15,7	5,7	25,7	3,28	R
	Novembre	53	71,6	59,5	83,7	28,3	16,2	40,4	2,53	R
	Décembre	81	50,6	39,7	61,5	49,4	38,5	60,3	1,02	A
1987	Janvier	45	44,4	29,9	58,9	55,5	41,0	70,0	0,80	A
	Février	109	40,3	31,2	59,4	58,7	49,6	67,8	0,68	R

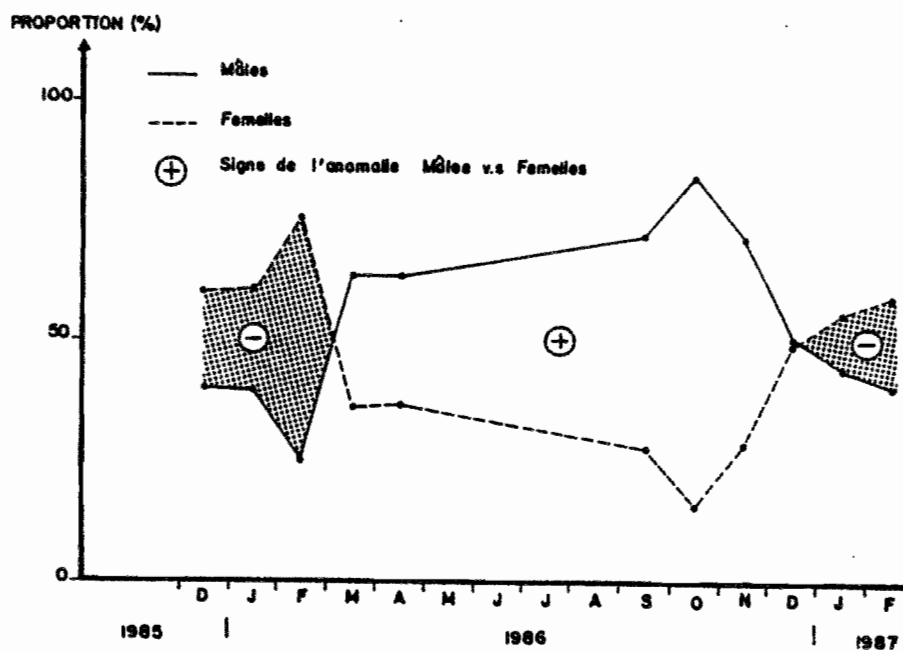


Figure 18 : Evolution saisonnière du sex ratio des poissons capturés par les parcs à poissons dans la passe de Tikehau

En ce qui concerne les femelles, la tendance décrite pour les mâles se confirme : arrivée dans la phase exploitée de jeunes individus durant le premier trimestre avec un mode à 20 cm que l'on retrouve à 23 cm en fin d'année. Le maximum des prises est constitué de poissons de 24-25 cm de longueur modale en janvier et atteignant 26-27 cm l'année suivante. Très peu de gros poissons sont pêchés, les classes de taille avoisinant les 30 cm n'apparaissent que rarement et plutôt en début d'année. Notons que l'interprétation est fortement gênée par les faibles nombres d'individus dans les échantillons mesurés en septembre, octobre, novembre 1986.

- Sex ratio des captures

La répartition numérique des sexes peut s'exprimer de différentes manières. Suivant les auteurs, le sex ratio ou proportion des sexes peut correspondre au pourcentage respectif de mâles ou de femelles présents dans les captures, ou rapport du nombre de mâles au nombre de femelles (KARTAS et GUIGNARD, 1984).

Dans notre cas, il sera défini comme la proportion, en pourcent, de mâles dans les captures, étant donné que le sexe de tous les poissons est distingué.

La figure 18 montre l'évolution du sex ratio au cours de la période suivie (décembre 1985 - février 1987). Dans le tableau 11 sont calculés pour chaque mois l'intervalle de confiance (seuil de 95 %) de la proportion estimée, et l'hypothèse H_0 : "Sex ratio estimé égal à 50 %" contre l'hypothèse H_1 : "Sex ratio estimé différent de 50 %" (test bilatéral) est testée au seuil de 95 %. Pour les calculs, la loi binômiale de paramètres $p = \text{sex ratio}$, $n = \text{taille de l'échantillon}$ est utilisée. En vertu du théorème central limite, on fait tendre cette loi vers une loi normale de paramètres p , $p(1-p)/n$, sans correction de continuité étant donnée la taille des échantillons.

On remarque que le sex ratio est le plus souvent en faveur des mâles, à l'exception de la période décembre-février où plus de femelles sont pêchées. Dans la majorité des cas, l'hypothèse H_0 est rejetée sauf aux mois de janvier 1986, janvier 1987 et février 1987 où commencent les phases d'inversion des proportions observées des différents sexes. Les valeurs extrêmes du sex ratio sont de 84,3 % au mois d'octobre et de 24,5 % en février. Le rapport nombre de mâles/nombre de femelles atteint pour ces dates respectivement 3,28 et 0,32.

3. DISCUSSION

3.1. La spécificité de la pêcherie

Dans la pêcherie de Tikehau, la part des carnivores dans les tonnages débarqués est d'en moyenne 93,6 %, celle des herbivores de 4,6 % et celle des omnivores de 1,7 %. Aucune étude des réseaux trophiques dans le milieu naturel n'a été entreprise à Tikehau. Les données obtenues sont comparées à celles d'autres études effectuées en milieu corallien dont les résultats sont consignés dans le tableau 12. On constate immédiatement qu'il est pêché beaucoup plus de poissons carnivores qu'il n'en est compté dans le milieu naturel (entre 60 et 74 %). De ce fait, la part des herbivores et omnivores dans les captures est faible par rapport à celle trouvée dans les biotopes récifaux (entre 9 et 25 %).

Par ailleurs, les principales espèces pêchées (*L. miniatus*, *L. gibbus*, *L. fulvus* et *C. melampygus*) qui représentent plus de la moitié du tonnage débarqué, sont situées aux échelons trophiques supérieurs avec des proies préférentielles constituées par des poissons ou des invertébrés vagiles.

D'après MUNRO et SMITH (1984), une pression de pêche importante sur les maillons supérieurs de la chaîne alimentaire doit conduire à moyen terme à un réarrangement de la ressource : des espèces peu désirées, à forte fécondité et possédant des caractères d'adaptation souples peuvent se retrouver parmi les principaux composants de la pêcherie. En Jamaïque, par exemple, la proportion de Serranidae, Lutjanidae et Carangidae est plus faible dans les eaux exploitées que dans les eaux vierges de toute pêche. On y observe en parallèle la prolifération d'un baliste *Balistes vetula* (MUNRO, 1980). RUSS (1985) propose d'ailleurs de considérer le taux d'abondance en Serranidae comme indicateur de pression de pêche aux Philippines.

À Tikehau, la période d'étude est trop courte pour que cette tendance puisse apparaître si tant est qu'elle existe. Cependant, par des recueils de témoignages, nous avons pu établir que durant ces dernières décennies le nombre de requins a fortement diminué dans les eaux du lagon. Ces derniers ont été depuis l'installation des parcs systématiquement éliminés lors des piégeages. En raison de leurs faibles fécondités, les squales n'ont pu rétablir leur population au niveau de ce que l'on peut observer dans des atolls non exploités comme Toau (Tuamotu centre-Ouest). Pour des espèces ichthyologiques, il est délicat d'établir un scénario de l'évolution des captures. Si les stocks de *Lethrinus* sp., *Lutjanus* sp. et *Caranx* sp. venaient à décroître dans des proportions sensibles, on peut imaginer que les stocks de planctonophages et petits pélagiques augmenteraient sans pour autant intéresser la pêcherie puisque celle-ci ne capture que des espèces effectuant au moins une migration vers le

secteur de la passe.

3.2. La pêche dans le milieu corallien

De nombreux auteurs se sont intéressés au potentiel de pêche que pourrait représenter les poissons récifaux. SMITH (1978) estime que si les récifs coralliens étaient exploités au maximum de leurs capacités, ils pourraient fournir six millions de tonnes de poissons, soit 9 % des quantités débarquées à l'échelle mondiale.

Paradoxalement, très peu de statistiques de débarquement détaillées dans ce milieu sont disponibles car l'enjeu économique est souvent faible ou mal apprécié et surtout, bien souvent une grande partie des récoltes échappe à tout contrôle car elle ne passe par aucune structure commerciale, ne servant qu'à des fins d'auto-consommation. Cette dernière remarque est valable dans beaucoup d'îles du Pacifique Sud (Nouvelle-Calédonie, Vanuatu).

En réunissant des informations fragmentaires, MUNRO et WILLIAMS (1985) signalent que les Lutjanidae (anglais : **snappers**), les Serranidae (a: **sea-basses**) et Carangidae (a: **jacks**) sont les poissons les plus capturés dans les pêcheries utilisant un engin de pêche sélectif comme l'hameçon. Dans d'autres pêcheries utilisant une technique de pêche beaucoup moins sélective, un autre éventail d'espèces constituera la majeure partie des prises. Ainsi, aux Philippines où une technique très destructrice est utilisée (**muro - ami**, voir CARPENTER, 1977, CARPENTER et ALCALA, 1977), des quantités importantes de planctonophages comme les Caesioidae (a: **fusiliers**) et de micro-prédateurs comme certains Sparidae (a: **breams**) sont capturées, en plus des familles citées précédemment (MURDY et FERRARIS, 1980).

La communauté scientifique a longtemps admis l'approximation de STEVENSON et MARSHALL (1974) qui indique que la prise maximale équilibrée (P.M.E.) - en anglais **maximum sustainable yield (M.S.Y.)** - serait de l'ordre de 5 tonnes/km²/an pour les pêcheries en écosystèmes coralliens. Ce chiffre doit sans doute être révisé à la hausse car on observe des rendements de 11 tonnes/km²/an (ALCALA et LUCHAVEZ, 1982), de 20 tonnes/km²/an dans différentes îles des Philippines et de 21 tonnes/km²/an aux Samoa Américaines (WASS, 1982). GALZIN (1985) calcule une P.M.E. de 26 tonnes/km²/an d'après une étude de dynamique des populations sur des poissons du récif de Moorea (Polynésie Française) (cf. tableau 13).

Ces chiffres sont toutefois à prendre avec la plus grande précaution. PAULY (1979) et GRIGG *et al.* (1984) indiquent que le niveau de surexploitation des stocks (**overfishing**) de poissons récifaux est très vite atteint d'une part à cause de la forte

Tableau 12 : Comparaison des proportions des différents échelons trophiques estimées en milieu corallien (en % biomasse totale sauf (*) en % nombre d'espèces)

LOCALITE	CARNIVORE	OMNIVORE	HERBIVORE
Iles vierges (RANDALL, 1963)	60	16	24
Porto Rico (*) (RANDALL, 1967)	74	15	11
Afrique orientale (TALBOT, 1965)	61	20	19
Madagascar (*) (HARME LIN-VIVIEN, 1979)	74	9	17
Enewetak (BAKUS, 1967)	70	14	16

Tableau 13 : Comparaison de différents rendements au km² de pêche artisanale à semi-industrielle en milieu corallien

LOCALITE	HABITAT	Tonnage annuel (Tonnes)	Rendement annuel (T/km ²)	Ref.
Tarawa (Pacifique)	Atoll	220	0.4	12
Porto-Rico (Antilles)	Plateau corail	2140	0,5	7
Otong-Java (Pacifique)	Atoll	79	0.6	2
Tikehau (Pacifique)	Atoll	250	0.6	14
Kapingamarangi (Pacifique)	Atoll	280	0.7	3
Jamaïque (Antilles)	Plateau corail	4496	1.4	4
Jamaïque (Antilles)	Plateau corail	5893	1.7	11
Ile Maurice (O. Indien)	Plateau corail	1645	4.7	1
Fiji (Pacifique)	Récif	42	5.0	2
Ifaluk (Pacifique)	Atoll	31	5.1	3
Philippines (Pacifique)	Plateau corail	27000	4.9	6
Philippines (Pacifique)	Récif	9	5.8	10
Philippines (Pacifique)	Récif	10	20.2	8
Samoa Amer. (Pacifique)	Platier	63	21.2	12
Moorea (Pacifique)	Récif	...	26.0	13

— REFERENCES —

- | | |
|---------------------------------|------------------------------|
| 1- WHEELER et OHMNEY (1953) | 8- ALCALA (1981) |
| 2- BAYLISS-SMITH (r.m.) | 9- ALCALA et LUCHAVEZ (1982) |
| 3- STEVENSON et MARSHALL (1974) | 10- WASS (1982) |
| 4- MUNRO (1977) | 11- SAHNEY (1983) |
| 5- HILL (1978) | 12- HARRIOT (1984) |
| 6- MURDY et FERRARIS (1980) | 13- GALZIN (1985) |
| 7- WEILER et al. (1980) | 14- CAILLART (p.é.) |

mortalité naturelle dans ce milieu, due à l'importante pression de prédation, et d'autre part parce que la production ichtyologique serait plus faible que ne le laisserait prévoir la production primaire (grosses pertes d'énergie entre les différents niveaux trophiques dues à la longueur de la chaîne trophique). Par ailleurs, GULLAND (1982) rappelle que le concept de prise maximale équilibrée doit être interprété avec prudence dans une pêcherie multi-spécifique en raison des changements probables de la structure du stock soumis à la pêche.

La principale pêcherie de Tikehau produit entre 120 et 190 tonnes suivant les années et à l'intérieur de la période étudiée. Pour obtenir la production totale de l'atoll, il faut majorer ces chiffres par deux données :

- la part des autres pêcheries : par comparaison avec les quantités totales vendues aux goélettes et nos statistiques de débarquement, la pêcherie suivie représente environ 80 % des tonnages mis sur le marché.

- l'autoconsommation : la consommation de poisson fait partie des habitudes alimentaires de tout habitant de l'atoll : les arrivages de Tahiti étant espacés, le poisson représente la seule source de protéines animales. MORIZE (1984) estime que chaque habitant de l'atoll consomme environ 150 kg de poisson par an (en poids frais). En comptant en moyenne 280 habitants, cela donne une récolte supplémentaire de l'ordre 40 tonnes par an.

Compte tenu de ces corrections, ce sont entre 190 et 280 tonnes de poissons qui sont exportées du lagon chaque année. Si l'on rapporte cette quantité à la surface du lagon (390 km²), nous arrivons à une production de 0,5 à 0,7 tonnes/km²/an et de 0,6 en moyenne.

Replacé dans le contexte général des pêcheries en milieu corallien (tableau 13), Tikehau apparaît parmi les rendements les plus faibles mais en rapport avec d'autres sites de morphologie comparable : l'atoll de Tarawa (Kiribati) avec 0,4 tonnes/km²/an, l'atoll d'Ontong Java (îles Salomon) avec 0,6 tonnes/km²/an et l'atoll de Kapingamarangi (îles Carolines) avec 0,7 tonnes/km²/an. Nous sommes donc loin des P.M.E. de 5,0 tonnes/km²/an de STEVENSON et MARSHALL (1974) et encore plus des 26 tonnes/km²/an de GALZIN (1985) à Moorea.

Pour MARSHALL (1979) un rendement si faible ne reflète pas une situation normale. Il doit y avoir soit une sous-exploitation, soit un trouble environnemental (environmental stress).

Cette première approche nous permet de dire que vraisemblablement, le stock ichtyologique de Tikehau dans son ensemble pourrait être exploité davantage. Dans l'état actuel des choses, seules quelques espèces cibles des échelons trophiques supérieurs sont concernés par la pêche, et qui plus est dans des aires géographiques restreintes. Si l'on pêche beaucoup de carnivores et que la structure trophique de la population naturelle est la même que pour d'autres atolls, on peut supposer que vraisemblablement, les herbivores sont sous-exploités. Vu de loin et sans tenir compte des problèmes inhérents à la socio-économie de la pêche, une solution serait de multiplier les parcs à poisson autour de la couronne récifale interne. Par exemple, mais sans informations précises sur cette époque, il a été pêché plus de 500 tonnes de poissons en 1973 (tableau 3) avec une estimation de trente parcs à poisson (source : Rapport annuel du service de la pêche -1976-Papeete, Tahiti) contre seize de nos jours. La réalité de terrain est autre. Comme cela a été signalé au paragraphe 1.1.1., il semble difficile d'augmenter le nombre de pêcheurs professionnels et d'opérer la réorganisation du transport de poisson au cas où des parcs seraient implantés autour de l'atoll.

Toutes ces comparaisons sont, rappelons le, construites sur des approximations. Seuls des calculs de P.M.E. plus précis pourront nous permettre d'affiner les potentiels de production de la pêcherie.

3.3. La périodicité des prises

Nous avons vu qu'il existe une grande variabilité saisonnière des rendements avec une arrivée pratiquement synchrone des espèces sur les lieux de pêche durant l'été austral. Ce phénomène semble être fortement lié aux cycles reproductifs des espèces car les poissons capturés lors des périodes de rendements maximum présentent des gonades fluantes par simple pression abdominale. De façon plus fine, des suivis du Rapport Gonado-Somatique (RGS) des principales espèces de la pêcherie de Tikehau (CAILLART, présente étude, MORIZE, à paraître) donnent une période de reproduction générale lors de l'été austral, le plus souvent entre novembre et février mais plus tard pour certains Serranidae (avril). Ce phénomène a été noté par JOHANNES (1978) et GOLDMAN *et al.* (1983). Par ailleurs, plusieurs travaux signalent dans le milieu naturel des abondances de poissons très saisonnières et largement corellées avec les activités de reproduction ; citons entre autres WATSON et LEIS (1974) aux îles Hawaii, LUCKURST et LUCKURST (1978) dans les Caraïbes, RUSSEL *et al.* (1977), TALBOT *et al.* (1978), WILLIAMS et SALE (1981) en Australie, KOCK (1982), MOLINA (1983) à Guam et GALZIN (1985) en Polynésie Française.

Le cycle lunaire observé était déjà connu par la tradition locale. Le calendrier tahitien présenté dans le tableau 14 indique des nuits poissonneuses du dernier quartier à la nouvelle lune et une relative dépression du premier quartier à la pleine lune. Nos résultats confirment ces données empiriques puisque la c.p.u.e. totale est maximale de la nouvelle lune à son premier quartier et minimale autour de la pleine lune, et la c.p.u.e. de *Naso brevirostris* maximale du dernier quartier à la nouvelle lune, minimale du premier quartier à la pleine lune. GALZIN (1985) trouve la même périodicité dans la biomasse ichtyologique des récifs de Moorea.

Là encore, il semble que ces variations soient en grande partie liées aux cycles reproductifs des poissons. L'importance du rythme lunaire a été mis en évidence dans le cycle de petites espèces de récifs par JOHANNES (1978), LOBEL (1978) et PRESSLEY (1980). En ce qui concerne les familles représentées dans la pêche, nous n'avons pu, faute de suivi suffisamment long, mettre en évidence l'influence du cycle lunaire dans la reproduction. En compilant les données de RANDALL et BROCK (1960) à Tahiti, RANDALL (1961a) à Hawaii, JOHANNES (1978) à Palau et ROBERTSON (1983) à Aldabra et Palau, il apparaît que les grandes familles comme les Lethrinidae, Carangidae, Lutjanidae, Serranidae et Acanthuridae présentent toutes un pic de reproduction autour de la nouvelle lune. Parmi les Carangidae, Lutjanidae et Acanthuridae, un deuxième pic est signalé autour de la pleine lune.

La ressource n'est donc présente sur les lieux de pêche qu'en certaines périodes de l'année. Cela nous amène tout naturellement à introduire le concept de capturabilité du poisson. D'après la définition de LAUREC et LE GUEN (1981), la capturabilité a plusieurs composantes résumées dans le tableau 15.

- L'accessibilité de la phase exploitée correspond à sa présence sur les lieux de pêche, en l'occurrence le secteur de la passe. Quand le poisson est dans cette zone, il peut ne pas entrer dans le parc à poissons, c'est le facteur vulnérabilité qui dépend de l'interaction engin de pêche-poissons. Tout ceci définit la disponibilité de la ressource.

Afin de quantifier tous ces concepts, il faut calculer en termes probabilistes la capturabilité, notée q , qui est ainsi "la probabilité d'être capturé par unité d'effort pour un poisson pris au hasard dans un ensemble" (LAUREC et LE GUEN, 1981).

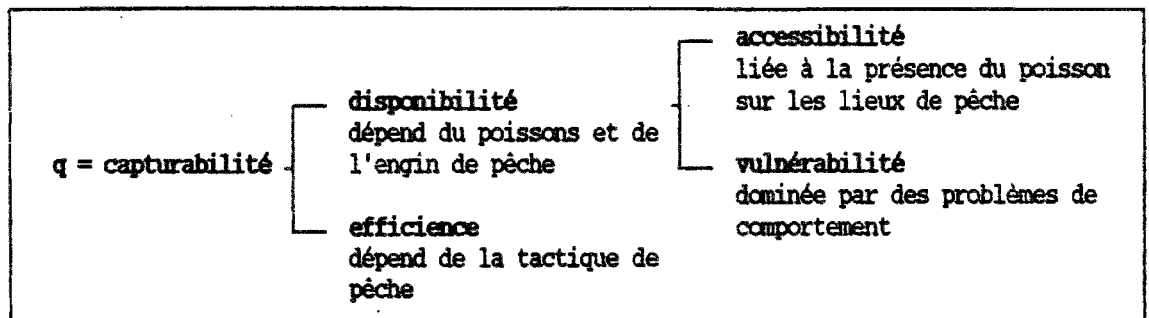
Dans notre cas, la capturabilité du poisson est très variable suivant la saison. On peut lui donner la forme mathématique suivante :

$$q = s \times m \quad (1)$$

Tableau 14 : Comparaison des connaissances empirique du calendrier traditionnel tahitien et de nos données concernant l'abondance en poissons (P/A : Présence + ; Absence -)

N. brevirostris	Total	P/A	Quantités Nombres	Nom des nuits l'oa e te mau po	Lune Avec	Explications
		+	1	Tiroe		NOUVELLE LUNE
		+	2	Nirahiti		Lune dévolée ... poisson également
		+	3	Neaia		Lune souriante, se montre aimable. Poissonneux
		+	4	Haniama		Elle grandit. Poissonneux
		+	5	Erotamama		Elle grandit par le dedans Poissonneux - Langoustes
		+	6	Efaotihaniama		Les deux cornes sont au diamètre. Poissonneux
		-	7	Oraotahi		1er QUARTIER ... pas de poisson
		-	8	Efaotiaora		Nuit de vent du nord
		-	9	Tamatae		Pas de Poisson. Lune éclairant poisson au coucher
		-	10	Huna		Le poisson reste invisible
		-	11	Rapu		Peste (à certaines époques) Pas de poisson
		-	12	Maharu		Nuit non poissonneuse
		+	13	Hua		Nuit de frai - Poissonneux
		-	14	Maitu		PLEINE LUNE (les femelles fuient)
		+	15	Hata		Excellente nuit pour planter Poissonneux
		-	16	Morai		Ombre comprime; arde diminue. Pas de poisson
		-	17	Turu		Poissons et crabes voisins
		-	18	Raouha		Nuit courte. Les revenants rôdent.
		-	19	Aauroa		Les semences germent. Pas de poisson
		-	20	Raoufaoi		Les germes sortent de terre
		-	21	Oraotahipiti		Pas de poisson DERNIER QUARTIER (nuit sans poissons)
		+	22	Erotiaora		Le poisson remonte des profondeurs
		+	23	Efaotiaipiti		Nuit extrêmement poissonneuse
		-	24	Etoitarae		Nuit divine et sacrée Pas de poisson
		+	25	Erotiaora		Pensée spéciale au dieu Taarua Poissonneux
		-	26	Ehaotiaora		Pensée fuyant Taarua Pas de poisson
		+	27	Tana		Nuit fructueuse en beaucoup de choses (Poissonneux)
		+	28	Raoua		Nuit "cassée" (jusqu'au lendemain). (Poissonneux)

Tableau 15 : Décomposition de la capturabilité (d'après LAUREC et LE GUEN, 1981)



avec - s : efficacité des engins de pêche : probabilité pour qu'un poisson se trouvant sur les lieux de pêche soit intercèpté par les pièges.

- m : coefficient de migration. Il mesure la présence de la ressource sur les lieux de pêche. L'effort de pêche étant resté constant, on peut écrire que ce terme est proportionnel à la c.p.u.e. ($m = k \times \text{c.p.u.e.}$ (2), k constante positive inférieure à $1/\text{c.p.u.e.}_{\text{max}}$ car $0 < m < 1$). En effet, les parcs à poissons sont fixes et la c.p.u.e. qu'ils produisent est directement liée à la présence du poisson notée m.

Si l'on formule l'hypothèse que les migrations ont lieu de façon uniforme dans la passe, c'est à dire que le poisson n'a pas *a priori* de zones de passage préférentielles, on peut approcher la sélectivité de l'engin de pêche par le rapport de la surface directement barrée par les pièges à la section de la passe à l'endroit où sont ces pièges. D'après les mesures de BLANCHET et al. (1985), le parc n°1 a une ouverture efficace de 32 m sur une profondeur moyenne de 5 m ; ce qui donne une surface d'interception de 160 m². Le parc n°3 a lui une ouverture de 46 m sur une profondeur de 1,50 m, soit une surface d'interception de 68 m². On peut donc considérer une surface totale d'interception d'environ 250 m². Les parcs n°2 et n°4 ne sont pas pris en compte du fait de leurs positions reculées par rapport à la passe et de leurs faibles productivités en regard de celle des deux autres.

La passe possède à l'endroit où sont installés ces deux parcs une section moyenne de 1000 m² (LENHARDT, 1987). Notre probabilité s sera donc de 250/1000 soit 25 %. En termes concrets, cela signifie que lors de leurs migrations vers la passe, un poisson sur quatre sera intercèpté par les parcs à poissons.

Les phénomènes de saturation et de sélectivité des engins de pêche peuvent être négligés car, étant donnée la conception d'un parc, la chambre collectrice d'un piège n'est jamais remplie puisque les pêcheurs emprisonnent quotidiennement les prises du jour dans les viviers. De plus, la maille du grillage employée étant petite, on peut considérer que tout poisson qui entre dans un parc ne peut en sortir.

L'hypothèse de départ peut être vérifiée dans certains cas : quand les pêcheurs barrent la passe avec le filet, la surface d'interception des pièges se confond avec la section de la passe. Si l'on compare pour la principale espèce concernée par ce genre de pêche (*Lethrinus miniatus*), la c.p.u.e. lors de cette opération et la c.p.u.e. quand seule la surface d'interception des pièges est efficace, on peut avoir une estimation de la proportion d'animaux

capturés.

Le tableau 16 indique les c.p.u.e. de *L. miniatus* lors de la pose du filet et celles relevées antérieurement et postérieurement pour une phase lunaire similaire. Les valeurs de comparaison manquantes sont dues à l'absence de pêche. Le ratio moyen calculé est de 0,22 (étendue 0,13 - 0,39, intervalle de confiance : 0,06 P > 95 %), et donc équivalent au chiffre de 0,25 calculé plus haut par une autre méthode.

L'efficacité des engins de pêche peut être ainsi approchée mais son calcul s'appuie sur une hypothèse discutable. En effet, il est peu probable que les migrations s'effectuent sur un front uniforme au travers de la passe. Suivant les espèces, différents tropismes physiques (courant, profondeur, agitation) vont orienter le poisson vers une zone de passage préférentielle. Nous avons d'ailleurs vu que tous les parcs ne captureraient pas les mêmes quantités et espèces. Toutefois, nos calculs peuvent représenter une situation moyenne et la méthode employée est la seule capable de fournir une approximation quant à l'efficacité des parcs à poissons.

La capturabilité aura donc la forme suivante :

$$q = 1/4 \times k \times \text{c.p.u.e.} \quad (3)$$

En ce qui concerne *Naso brevirostris*, l'étude du sex-ratio des captures nous montre que la capturabilité des mâles et des femelles n'est pas la même suivant la période envisagée. Pendant la mauvaise saison, les femelles disparaissent des captures et on ne pêche qu'une forte proportion de mâle. Par contre, en "bonne saison", la vulnérabilité des femelles augmente, les rendant mieux représentées dans les captures.

3.4. Production primaire et production de la pêcherie

La production primaire d'un écosystème est l'un des meilleurs indicateurs biologiques de potentiel de pêche. Il existe une corrélation positive entre la production primaire d'un écosystème et la production d'une pêcherie exploitant cet écosystème (MARTEN et POLOVINA, 1982). Ces auteurs ont recensé les PME et estimé la production primaire de plusieurs pêcheries sises en milieu corallien. L'étendue de la production primaire est de 180 gC/m²/an à 5000 gC/m²/an et celle des rendements est de 0,14 Tonne/km²/an à 10 T/km²/an. Le ratio calculé comme le rapport de la quantité de carbone exportée par les poissons pêchés à la production primaire s'étend de 0,00020 à 0,00080 avec une moyenne géométrique (i.e. moyenne des logarithmes) de 0,00040. Ces données sont résumées dans

la figure 19.

A Tikehau, la production primaire de la colonne d'eau et du sédiment est de 251 gC/m²/an (CHARPY-ROUBAUD, 1988). Le rendement de la pêcherie varie de 0,5 à 0,7 g/m²/an, soit 0,05 gC/m²/an à 0,007 gC/m²/an si l'on considère le poids de carbone comme le dixième du poids frais. Le ratio est donc compris entre 0,00019 et 0,00027, moyenne géométrique : 0,00022.

D'après ces calculs, il apparaît que le ratio, rendement en poissons sur production primaire, calculé à Tikehau se situe au bas de la fourchette donnée par MARTEN et POLOVINA (1982). Cela semble donc corroborer l'hypothèse émise dans le paragraphe 3.2, selon laquelle, le stock ichthyologique dans son ensemble pourrait être exploité davantage mais probablement pas jusqu'à la PME de 5 tonnes/km²/an proposé par STEVENSON et MARSHALL (1974). Il faut cependant moduler ces affirmations par plusieurs remarques :

- L'efficacité de la transformation de la production primaire en production ichthyologique semble être plus faible dans les écosystèmes où il existe une multispécificité des peuplements. La chaîne alimentaire en est d'autant plus longue. De plus, il y a une grosse perte d'énergie due à la prédation (MARTEN et POLOVINA, 1982). La prédation permettrait de maintenir le stock à un niveau en dessous duquel, il y a plus de nourriture qu'il peut effectivement en utiliser, provoquant ainsi des surplus de nourriture disponible. Toutefois, le potentiel d'aliments excédentaires ne tardera pas à être exploité par des espèces aux facultés d'adaptations ethologiques souples, de sorte que ces surplus ne pourront être que temporaires.

- SALE (*in* MARTEN et POLOVINA, 1982) signale que selon les taxons, la production primaire sera plus ou moins bien utilisée : certaines espèces sont plus efficaces que d'autres à transformer leurs nourritures en chair utilisable par l'homme. JONES (1982) cite l'exemple de planctonivores capables de digérer des algues inutilisables pour les autres poissons.

Ainsi, il est difficile de relier de façon précise production primaire et potentiel de pêche. Cela peut être un indice utile pour situer la pêcherie parmi d'autres mais suffisamment imprécis pour servir à l'aménagement d'un cas particulier en l'absence de données sur les pertes d'énergie entre les différents niveaux trophiques de la chaîne alimentaire.

4. CONCLUSIONS : PRINCIPAUX RESULTATS OBTENUS

Il existe à Tikehau une pêcherie relativement spécifique.

Tableau 16 : Comparaison des valeurs de la c.p.u.e. obtenues avec la pose du filet en travers de la passe et sans pour *Lethrinus miniatus* à Tikehau

CPUE AVEC FILET		CPUE SANS FILET		RATIO
DATE	CPUE (Kg/jour)	DATE	CPUE (Kg/jour)	
19/10/82	135	23/11/82	32	0,24
18/1/83	425	16/2/83	114	0,27
18/1/84	142	13/12/83	19	0,13
		14/02/84	39	0,27
29/10/84	164	09/10/84	64	0,39
		06/11/84	31	0,19
26/02/85	225	15/03/85	40	0,18
18/11/86	629	28/10/86	110	0,17
		09/12/86	96	0,15
				MOYENNE : 0,22

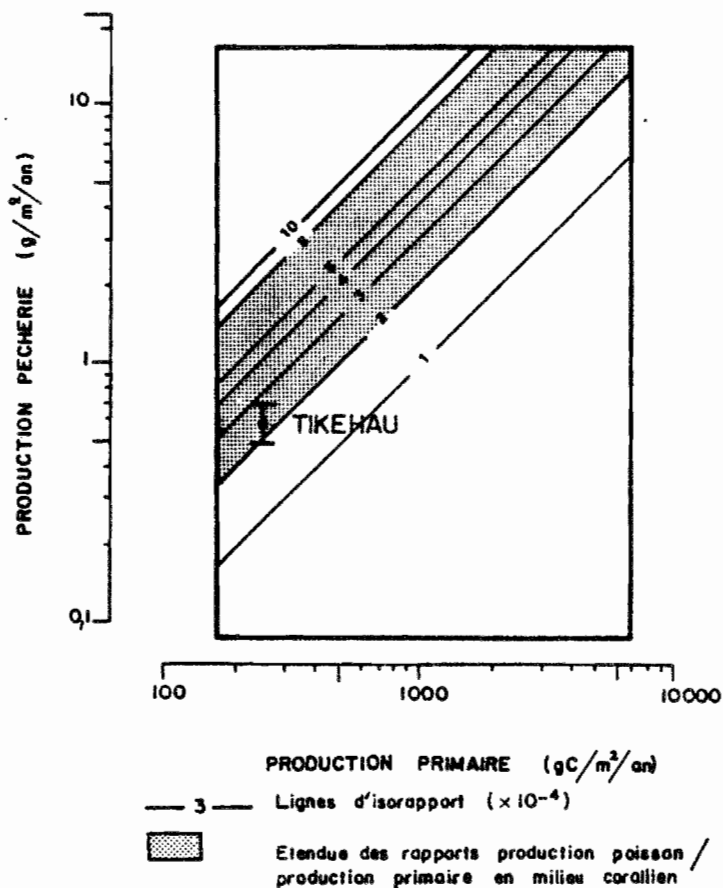


Figure 19 : Position de l'atoll de Tikehau dans la gamme de rapport production en poisson vs production primaire relevés en milieu corallien

Malgré l'apparente non-sélectivité des engins de pêche, seules quelques espèces sont capturées en proportions conséquentes. Les Lutjanidae, Carangidae, Lethrinidae qui composent d'une année sur l'autre entre 60 et 84 % des captures, sont situés aux échelons trophiques supérieurs avec des proies préférentielles constituées de poissons et invertébrés vagiles. Les Acanthuridae et Scaridae, principaux herbivores parmi les prises, ne représentent que de 4 à 15 % des tonnages débarqués. Nous avons vu qu'une pression de pêche importante sur les maillons supérieurs de la chaîne trophique peut conduire à un réarrangement spécifique de la ressource.

Avec un rendement moyen de la pêcherie de 0,6 T/km²/an, le stock ichtyologique de Tikehau semble devoir pouvoir supporter des prélèvements plus importants, à condition toutefois de multiplier les cibles en diversifiant les engins de capture ou la répartition actuelle des parcs à poissons. Cette hypothèse est étayée par le rapport, récolte ichtyologique vs. production primaire, plus faible à Tikehau que dans d'autres pêcheries en milieu corallien.

La présence de la ressource sur les lieux de pêche est saisonnière et corrélée aux phénomènes reproductifs tant pour le cycle annuel principal que pour le cycle lunaire secondaire ; que l'on se situe sur le plan global ou spécifique de *Naso brevirostris*. Nous verrons par la suite que la stratégie de reproduction qui fait quitter aux poissons leurs habitats lagunaires pour se concentrer dans la passe pour pondre et ainsi exporter leurs oeufs vers l'océan est la principale explication du déterminisme des prises.

On ne peut formuler d'hypothèses sur le fonctionnement du stock sans données biologiques et éthologiques concernant les espèces intéressant la pêcherie. Les connaître toutes en détails a été impossible étant donné le temps de travail considérable qu'il aurait fallu y consacrer. Aussi, dans le chapitre suivant, nous nous contenterons de préciser la biologie et l'éthologie d'une espèce exploitée du lagon : *Naso brevirostris* (Valenciennes) et de voir dans quelles mesures les espèces qui forment la majorité du stock exploité peuvent ressembler ou différer de celle-ci.

o o
o

C : BIOLOGIE DU NASON.

- 1. PRESENTATION DE L'ESPECE**
- 2. REPRODUCTION, SEXUALITE**
- 3. RELATION TAILLE-POIDS**
- 4. CROISSANCE**
- 5. RECAPITULATION ET CONCLUSION**

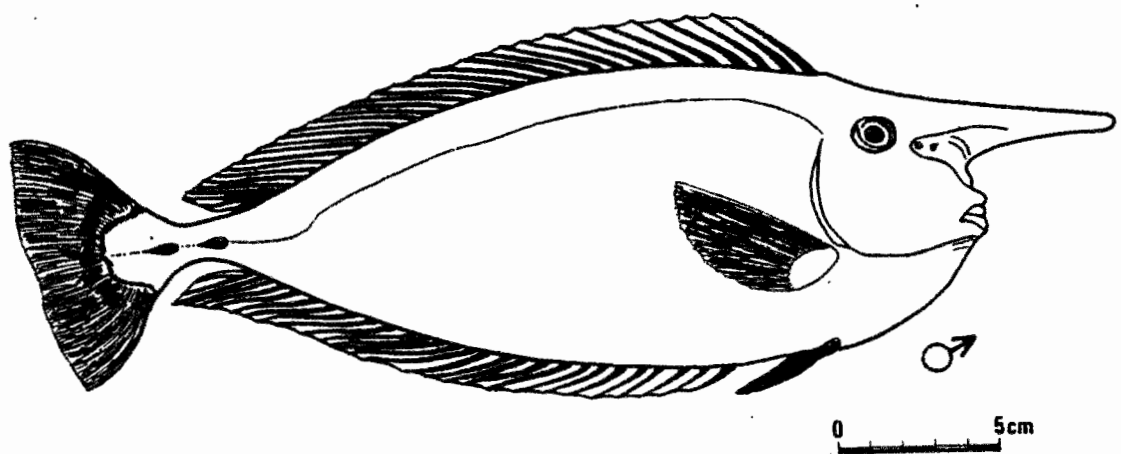
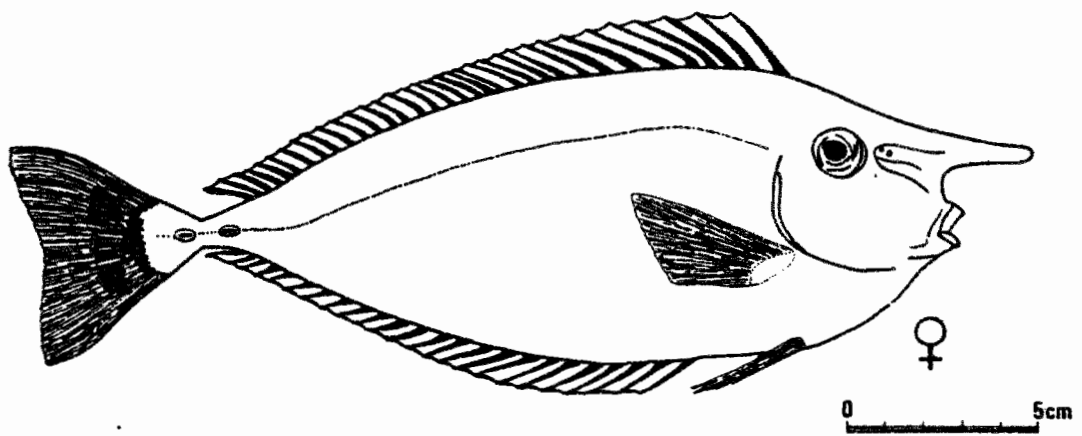


Figure 20 : Schéma de *Naso brevirostris* mâle et femelle (vue latérale)

1. PRESENTATION DE L'ESPECE

Les poissons de la famille des Acanthuridae doivent leur nom au véritable scalpel de chirurgien (une paire ou plusieurs) qu'ils arborent à la base de la queue. Ce scalpel peut être érectile et mobile (genre *Acanthurus*, *Ctenochaetus*) ou fixe (*Naso*). Peu de poissons sont aussi typiques des récifs coralliens. La plupart sont herbivores mais quelques espèces de *Naso* se nourrissent de zooplancton en pleine eau. RANDALL (1955b, 1956) indique qu'il existe six genres d'Acanthuridae dans l'Indo-Pacifique (*Acanthurus*, *Ctenochaetus*, *Naso*, *Paracanthurus*, *Prionurus*, *Zebrasoma*) qui totalisent environ 65 espèces. SPRINGER (1982) ne cite que cinq genres comprenant 64 espèces. En Polynésie Française, GALZIN (1985) inventorie trente espèces dont six *Naso* et quinze *Acanthurus*.

Plusieurs biologistes se sont intéressés à l'écologie de cette famille. Ce sont notamment les travaux de HIATT et STASBURG (1960), RANDALL (1961 a,b), JONES (1968), TYLER (1970), BARLOW (1974), ROBERTSON *et al.* (1979), ROBERTSON (1983), FISHELSON *et al.* (1987).

1.1. Caractères morphologiques

Naso brevirostris adulte possède deux paires d'éperons fixes carénés sur le pédoncule caudal. Il est en outre armé de 5 à 6 fortes épines dorsales, 2 épines anales et 3 robustes rayons aux nageoires ventrales. Ces épines sont enduites d'un venin très douloureux pour la personne qui se fait piquer. Le trait le plus marquant de cette espèce est la protubérance osseuse frontale que développent les adultes (figure 20). Peu d'espèces de *Naso* ont un rostre aussi long. Les juvéniles n'ont pas cette protubérance. On ne remarque qu'un simple renflement du museau au dessous du centre de l'oeil. Cette protubérance s'allonge progressivement et un rostre devient visible vers 10-15 cm.

La couleur du *Nason* est changeante et semble autant liée à des comportements sociaux qu'à une adaptation à la couleur du substrat. De façon générale, le corps du poisson est uniformément noir, mise à part la nageoire caudale qui reste grisée. En pleine eau, la couleur est gris uniforme. La partie antérieure du corps allant de l'opercule branchial au 6-7^{ème} rayon de la nageoire dorsale possède la faculté de changer de couleur indépendamment du reste du corps. Les tons de cette zone vont du gris au noir en passant par un bleu pâle. La couleur *post-mortem* est noire. La peau est épaisse et garnie de minuscules écailles soudées, pratiquement invisibles à l'oeil nu.

La longueur maximale observée durant la présente étude a été de 38 cm pour les mâles et 32 cm pour les femelles. FOURMANOIR et

LABOUE (1976) signalent une longueur bien supérieure (60 cm) en Nouvelle-Calédonie.

1.2. Répartition, habitat

Naso brevirostris a une large répartition, probablement dans la plupart des zones coralliennes inter-tropicales, excepté dans l'océan Atlantique où seul parmi les poissons chirurgiens, le genre *Acanthurus* est représenté (RANDALL, 1967). Il est signalé à Madagascar (HARMELIN-VIVIEN, 1979), Aldabra (ROBERTSON *et al.*, 1979) pour l'Océan Indien, aux îles Hawaii (HOBSON, 1974), à Palau (ROBERTSON, 1983), en Nouvelle-Calédonie et au Vanuatu (FOURMANOIR *et LABOUE*, 1976) et dans toutes les îles de Polynésie Française (BAGNIS *et al.*, 1981, GALZIN, 1985) pour l'Océan Pacifique. Cette liste n'est évidemment pas limitative.

Naso brevirostris se rencontre la plupart du temps au dessus de la pente externe (HARMELIN-VIVIEN, 1979, ROBERTSON *et al.*, 1979, HOBSON, 1974 et 1984, GALZIN, 1985) en bancs de plusieurs dizaines d'individus. Sa répartition verticale est probablement étendue puisque RALSTON *et al.* (1986) et RANDALL *et al.* (à paraître) signalent la présence du genre *Naso* entre 120 m et 175 m sur la pente externe de l'île Johnston. Dans les écosystèmes de type atoll avec un lagon large et profond, on les retrouve à l'intérieur en bancs dans la colonne d'eau au dessus ou à côté des constructions coralliennes du lagon. Ainsi à Tikehau, on observe des bancs de *Nasotout* autour de l'intérieur de la couronne récifale jusqu'à l'isobathe 20 m environ et à côté des karena du lagon, de préférence dans la zone au vent de celles ci. Sur la pente externe, il se situe vers 15 m de profondeur et probablement au dessous, au delà de 50 m. Cette ubiquité intérieur-extérieur est également remarquée par GALZIN (1985) dans l'atoll de Mataiva, Takapoto (archipel des Tuamotu) et l'atoll de Scilly (Société). Il faut cependant se garder de conclure hâtivement à une ubiquité au niveau de l'individu. Il se peut qu'un *Naso* installé à l'extérieur du lagon n'y rentre jamais et inversement. Ceci est fort probable pour les atolls de Takapoto et Scilly qui sont fermés, ne communiquant avec l'extérieur que par des hoa. Pour l'atoll de Tikehau, des échanges à travers la passe, relativement large et profonde, sont concevables. L'atoll de Mataiva se situant entre ces deux cas de figure avec une passe étroite. Notons par ailleurs que ce poisson est absent des lagons d'îles hautes : Moorea (GALZIN, 1985) et Tahiti.

En conclusion, le *Nason* a le plus souvent un comportement semi-pélagique, il ne s'approche du fond que pour s'y nourrir d'algues ou pour s'abriter en cas d'attaque de prédateurs. Il vit en bancs dont la taille s'étend d'une dizaine d'individus à plusieurs centaines.

1.3. Régime alimentaire

L'alimentation fait partie, avec la reproduction, des fonctions biologiques essentielles de tout être vivant. Cette fonction fondamentale conditionne la croissance, la maturité sexuelle et la mortalité de l'espèce. Elle détermine également la façon dont le poisson va s'adapter pour profiter au mieux de la ressource alimentaire choisie tout en évitant d'être à son tour pris comme proie par des prédateurs, omniprésents en milieu récifal. C'est en tenant compte de cela que nous avons effectué quelques observations.

1.3.1. Méthode d'étude

A la suite de prélèvements expérimentaux dans le milieu naturel, le tube digestif de quelques poissons a été extrait dans son entier puis conservé dans une solution à 10 % de formol dans l'eau de mer. Les poissons étaient le plus souvent capturés vers midi ou en début d'après-midi. Au laboratoire, l'estomac (de la partie postérieure de l'oesophage à la valve pylorique) était isolé puis ouvert dans le sens de la longueur. Le bol alimentaire ainsi prélevé était observé à la loupe binoculaire et trié suivant l'origine de ses composants.

1.3.2. Résultats

- Le régime alimentaire : les estomacs de *Naso brevirostris* contiennent deux grandes sortes de proies : du zooplancton et du matériel macrophytobenthique. Les taxons dominant le zooplancton trouvé dans les estomacs sont par ordre d'importance les copépodes, les ostrapodes, des euphausiacées, les sagitta, des polychètes et parfois des oeufs de poisson. Un échantillon de copépodes prélevé dans le bol alimentaire a été étudié : ce sont des animaux du genre *Undinula*, principalement de l'espèce *Undinula vulgaris*. La taille moyenne des proies est de 2,08 mm (écart-type : 0,27 54 ddl). Les algues retrouvées sont surtout des espèces calcifiées dures du genre *Halimeda*. On trouve également les genres *Microdyction*, *Liagora* et quelques espèces du genre *Caulerpa*. Sur un échantillon de cinq individus, nous avons comparé le bol alimentaire contenu dans l'estomac aux fécès de l'intestin postérieur. Il nous est apparu que le zooplancton de l'estomac avait été complètement digéré alors que la composante algale se retrouve pratiquement non dégradée dans l'intestin postérieur.

Il semble également que les mâles et les femelles se nourrissent différemment. Sur les poissons étudiés, le contenu stomacal de mâles est constitué d'une très grande proportion de zooplancton

alors que chez les femelles, on observe davantage d'algues et souvent seulement quelques traces de zooplancton. Etant donnée la faiblesse de la taille des échantillons étudiés, nous ne pouvons étayer ces affirmations par des calculs statistiques.

- La **morphologie du tractus digestif** : l'appareil digestif de *N. brevirostris* est caractéristique de son régime alimentaire qualifié de zooplanctonophage. Il comprend un oesophage assez court qui aboutit dans un petit estomac, étroit et musculeux dont la fonction est plus de broyer et compacter les aliments que d'effectuer une prédigestion des aliments. On compare ce type d'estomac au gésier des oiseaux (LAGLER *et al.*, 1977, FISHELSON *et al.*, 1985b). Après la valve pylorique, se trouve un intestin long et très circonvolé, renflé dans sa partie antérieure. D'après les travaux de FISHELSON *et al.* (1985b) sur de nombreux Acanthuridae, l'intestin serait le théâtre de symbioses bactériennes nécessaires à l'assimilation des aliments par l'organisme.

1.3.3. Discussion

Nous ne disposons que de peu de données sur le régime alimentaire de *Naso brevirostris* en d'autres localités. JONES (1968) aux îles Hawaii et Johnston, HARMELIN-VIVIEN (1979) à Madagascar classent cette espèce dans la catégorie des herbivores brouteurs (**browsers**) de grandes algues charnues. ROBERTSON *et al.* (1979) à Aldabra, décrivent le régime de ce poisson comme étant à base de zooplancton et de macroalgues tendres. Seuls JONES (1968) et surtout HOBSON (1974) ont décrit l'éthologie alimentaire d'Acanthuridae planctonophages (*Acanthurus thompsoni*, *Naso hexacantus*) ; la grande majorité des poissons chirurgiens étudiés étant herbivores racleurs de gazon algal (**grasers**) ou brouteurs d'algues (e.g. RANDALL, 1961, 1967, BOHLKE et CHAPLIN, 1968, JONES, 1968, ROBERTSON *et al.*, 1979, ROBERTSON, 1983, GALZIN, 1985, FISHELSON *et al.*, 1985b, 1987).

La différence apparente de régime entre mâles et femelles est probablement liée au coût énergétique de la maturation des gonades (WOOTON, 1979, 1982). L'ovogénèse demande à la femelle un surplus d'énergie et donc d'apports nutritionnels qu'elle peut ne pas trouver en quantité suffisante dans le zooplancton. Aussi la prise d'algue pourrait servir de source énergétique supplémentaire indispensable en milieu tropical où les saisons de reproduction sont étalées (KRAMER, 1978). L'algue en elle-même est apparemment peu utilisée mais elle abrite de nombreux protozoaires et autres micro-organismes sans doute plus digestibles (LOBEL, 1980). Une autre explication possible quant à la différence de régime alimentaire entre les deux sexes, peut être le résultat d'une compétition agonistique mâles-femelles, favorisée par des différences morphologiques (ROBERTSON, 1985). Nous détaillerons ce dernier point par la suite.

2. REPRODUCTION, SEXUALITE

2.1. Matériels et méthodes

2.1.1. Le prélèvement

Sur une période s'étalant de décembre 1985 à mai 1987, 350 individus ont été prélevés pour dissection, dans la mesure du possible suivant un rythme mensuel. En milieu tropical, un échantillonnage aussi régulier que fréquent est nécessaire car en l'absence de variations climatiques bien marquées au cours de l'année, les réponses physiologiques de l'individu à son environnement sont très sensibles. Ceci vaut surtout pour la reproduction dont il est nécessaire de connaître le déroulement pour situer les pics de ponte (CHABANNE, 1986). Les individus étudiés ont été pour la majorité pêchés par nos soins dans le milieu naturel. Plusieurs engins ont été essayés : ligne, nasse, parc à poissons expérimental, mais le seul qui se soit avéré efficace était le fusil sous marin. En utilisant la technique dite de "l'agachon", c'est à dire en se tapissant au fond et en laissant venir les poissons vers soi, il a été possible de tirer des quantités suffisantes pour un échantillonnage. Pour éviter un biais, les poissons étaient pris de façon aléatoire. Les pêches expérimentales se situaient en plusieurs points du lagon. Parfois, en certains mois, des échantillonnages des poissons des pièges étaient réalisés, sachant que ceux-ci risquaient d'être biaisés puisque les parcs à poissons ne capturent que les individus matures de la phase exploitable. Dans tous les cas une analyse de variance à une voie (AOV) était faite pour vérifier l'hypothèse d'homogénéité des phénomènes biologiques dans le lagon.

Sur chaque poisson prélevé, il a été pratiqué les mesures suivantes, soit sur le terrain au sortir de l'eau, soit en laboratoire après congélation :

- Longueur totale (Lt), les longueurs sont prises au demi centimètre près.
- Poids frais, non éviscéré (W), relevé au gramme près.
- Poids de la gonade (Pg) au décigramme près.
- Stade sexuel d'après une échelle établie par nos soins et basée sur l'observation macroscopique des gonades.

Enfin lorsque l'échantillon présentait des signes apparents de maturité, ses gonades étaient prélevées et conservées soit dans du liquide de Bouin, soit dans une solution d'eau de mer à 10 % de formol. Ceci assure normalement une conservation isométrique des oeufs, contrairement au liquide de Gilson connu pour provoquer une rétraction des ovocytes (CONAND, 1977, CAYRE et FARRUGIO, 1983,

CHABANNE, 1986).

2.1.2. Etude du cycle de reproduction

L'étude du cycle sexuel est basé sur le suivi de critères d'ordre morphologique (aspect macroscopique des gonades : stades sexuels), d'ordre pondéral (calcul d'indices à partir des données biométriques) et d'ordre microscopique (structure fine des gonades).

2.1.2.1. Les stades sexuels

L'observation mensuelle des variations de l'aspect morphologique des gonades et leur classification au sein d'une échelle de maturité permet, en suivant la proportion de chaque stade dans la population, de préciser les étapes successives du cycle et de localiser les périodes de ponte. Les testicules sont de petite taille et présentent une morphologie pratiquement invariable suivant l'état de maturation. Dans ce cas, seul le cycle de reproduction des femelles a pu être suivi par cette méthode. Ce critère qualitatif reste toutefois peu rigoureux et laisse une large part de subjectivité. Il doit être complété par des évaluations quantitatives, présentées ci dessous, qui permettent de chiffrer les transformations morphologiques

2.1.2.2. Les indices

L'activité sexuelle et l'état physiologique du poisson peut être suivis par plusieurs indices dont nous retiendrons les deux suivants :

- Le Rapport Gonado-Somatique (RGS)
- Le facteur de condition (K)

Le RGS est défini selon la formule :

$$\text{RGS} = 1000 \times \text{Poids de la gonade} / \text{Poids total}$$

Etant donné le poids de la gonade, faible devant le poids total du poisson et la relative constance du poids du bol alimentaire, il ne nous a pas paru utile d'utiliser le poids éviscéré. Le RGS a été calculé mensuellement, uniquement pour les femelles pour les raisons exposées précédemment.

FREON (1979) présente une revue des différents indices de condition utilisés en biométrie. Parmi ceux existants, celui dû à FULTON (1911) nous a paru le plus simple et son étendue d'utilisation en recherche halieutique permet d'établir des comparaisons.

Il s'écrit :

$$K = 1000 \times W/Lt^3$$

avec : W - poids du poisson plein en grammes
Lt - longueur totale en cm

Le choix d'une puissance cubique constante à l'avantage d'être indépendant de l'échantillonnage ; le biais avec l'exposant vrai de la relation d'allométrie reste constant. Comme pour le RGS, ce coefficient a été calculé chaque mois mais dans ce cas, séparément pour les deux sexes.

2.1.2.3. Structure fine des gonades, fécondité

Dans le but d'évaluer la fécondité et de suivre les progressions modales des oeufs dans les ovaires, une étude a été entreprise avec la méthodologie suivante : la gonade entière est lavée et les tissus conjonctifs éliminés par grattage. Le restant, c'est à dire les ovocytes, est dilué dans un volume d'eau de 200 ml. Le contenu est homogénéisé par les mouvements d'un piston largement perforé. Quand l'homogénéisation est suffisante, un échantillon de 0,5 ml est prélevé à la pipette automatique EPPENDHORF. Le prélèvement est ensuite déposé sur une lame quadrillée et observé à l'aide d'un lecteur de profil. Trois prélèvements sont faits pour les comptages et un pour les mesures de distribution des diamètres des ovocytes. La méthode est rapide et fiable (ABOUSSOUAN et LAHAYE, 1979, KARTAS et GUIGNARD, 1984). Les ovocytes transparents d'un diamètre inférieur à 100 μ m correspondent au stock de réserve ; ils ne sont ni mesurés ni comptés. Nous retiendrons pour définir la fécondité apparente, la définition de FONTANA et LE GUEN (1969) : le "nombre d'ovocytes dont le diamètre constitue la distribution modale la plus avancée au moment de chaque acte de ponte", la fécondité réelle totale étant la somme des ovocytes libérés à chaque ponte.

2.1.3. Taille à la première maturité

L'étude de la taille à la première maturité sexuelle des femelles (L_m) est basée sur l'évolution de la proportion de femelles présentant les caractéristiques de la maturité, par classe de taille de 1 cm. Il reste à préciser les bornes de l'intervalle d'étude.

- seules les femelles échantillonnées pendant la saison où la reproduction est la plus intense seront prises en compte car malgré sa longueur, la reproduction est saisonnière. En dehors de celle ci, les femelles sont au repos et on ne peut détecter d'individus matures.

- les femelles au stade préopente seront considérées comme matures.

La définition retenue pour la taille à la première maturité est celle la plus couramment utilisée en biologie des pêches, c'est à dire la taille où 50 % des femelles ont atteint ou dépassé le stade préopente.

2.2. Sexualité du Nason

La sexualité des poissons comprend une grande étendue de manifestations allant de l'hermaphrodisme synchrone, protandre, progyne au gonochorisme. Au sein des principales familles intéressant la pêche, plusieurs cas d'hermaphrodisme sont à signaler parmi les Lethrinidae (YOUNG et MARTIN, 1982), les Serranidae (REINBOTH, 1975, SHAPIRO, 1979), les Labridae (REINBOTH, 1975, WARNER et ROBERTSON, 1978) et les Scaridae (REINBOTH, 1968, ROBERTSON et WARNER, 1978). Parmi les Acanthuridae, seul *Acanthurus nigrofuscus* a été formellement identifié par FISHELSON et al. (1987) comme étant gonochorique, à l'aide d'examen cytologiques des gonades. ROBERTSON et al. (1979) et ROBERTSON (1983) remarquent l'existence d'un dimorphisme sexuel chez onze espèces de poissons chirurgiens, ce qui écarte a priori la possibilité d'un hermaphrodisme quelconque. Pour notre part, nous avons également mis en évidence un dimorphisme sexuel chez *Naso brevirostris* et même des caractères sexuels secondaires. Ce sont :

- la longueur : il existe au niveau de la taille une différence entre mâles et femelles, la longueur des mâles étant supérieure à celle des femelles. On parle alors de macroandrie. La longueur moyenne des mâles prélevés dans les captures a été comparée à celle des femelles. Pour les mâles, elle est de 262,4 mm (Ecart-type : 34,3 ; N = 122) et pour les femelles, elle est de 243,8 mm (Ecart-type : 22,6 ; N = 228). Un test t montre qu'avec une probabilité supérieure à 99 %, ces deux données sont significativement différentes ($t = 5,38$; $ddl = 348$). La même démonstration peut être faite pour le poids : poids moyen des mâles : 313,5 g, poids moyen des femelles : 247,3 g, différence significative à 99 % ($t = 5,69$; $ddl = 348$). Le rapport des poids moyens de chaque sexe est de 1,28. Il est comparé à ceux donnés par ROBERTSON (1985) pour d'autres espèces d'Acanthuridae macroandriques dans le tableau 17. Par ailleurs, ROBERTSON (1985) signale également l'existence d'espèces isomorphiques et macrogyniques parmi les genres *Zebbrasoma* et *Acanthurus* et nos données montrent que *N. lituratus*, *N. unicornis* et *N. vlamingi* sont également macroandriques.

- la longueur du rostre : c'est une particularité des *Naso* car c'est le seul genre d'Acanthuridae à posséder un tel caractère. Sur deux échantillons aléatoires de 25 mâles et de 25 femelles issus

des prises commerciales, nous avons mesuré la longueur du rostre de sa base inférieure à son extrémité. Cette longueur a été ensuite rapportée à la longueur totale de l'individu. Pour les mâles, le rostre fait en moyenne 11,9 % de la longueur du corps (Ecart-type : 3,7) contre 8,4 % pour les femelles (Ecart-type : 5,6). Un test t montre que ces deux quantités sont significativement différentes ($t = 2,6$; $ddl = 48$; $p > 99\%$). Les longueurs des rostres sont fortement corrélées avec les longueurs totales (mâles : $r = 0,81^{**}$; femelles : $r = 0,70^{**}$).

- la forme des "scalpels" : il s'agit là d'un caractère uniquement basé sur l'observation des poissons. Contrairement à la femelle, les éperons fixes qu'arborent les mâles sur leurs pédoncules caudaux sont développés, pointus, voire même tranchants. Ils ont la forme d'une serpette alors que ceux de la femelle sont peu développés et de forme arasée. Ce critère, nous a permis de distinguer immédiatement les deux sexes avec un taux de réussite proche de 100 %. Les applications sont grandes, notamment quand il s'agit de reconnaître un mâle d'une femelle en plongée ou au moment des échantillonnages en longueur des débarquements de la pêcherie.

En résumé, les mâles sont plus grands, ont un rostre plus long et possèdent des éperons plus larges que les femelles (*). Ceci ne vaut que pour les adultes car les juvéniles n'ont encore différenciés complètement ni rostres, ni scalpels. Pour identifier le sexe de ces derniers, il faut user des techniques d'examen microscopiques des gonades.

2.3. Etude de la reproduction

2.3.1. Structure macroscopique des gonades

Outre l'aide des caractères sexuels secondaires décrits dans le paragraphe précédent, les sexes sont facilement distingués dès le début de la formation des gonades. Ces dernières ont une morphologie commune à la plupart des poissons téléostéens, c'est à dire un organe bilobé s'ouvrant à l'extérieur par une papille génitale de petite taille. Les ovaires sont de section arrondie et leur volume varie en augmentant avec la maturation. Les testicules sont blancs, plus petits, aplatis latéralement et ne présentent que de faibles variations d'aspect au cours d'un cycle sexuel.

(*) : Il existe des théories évolutives qui tentent d'expliquer les différences morphologiques entre les deux sexes. Les hypothèses avancées sont quelques peu finalistes. Pour plus de détails, on pourra se rapporter à SELANDER (1966) et ROBERTSON (1985).

2.3.1.1. Echelle de maturation des gonades femelles

FONTANA (1969, 1979) décrit le processus de maturation des sardinelles du Congo par la succession de sept stades avec l'existence d'un cycle sexuel secondaire (figure 21). Cette échelle, reprise en plusieurs occasions pour l'étude de la sexualité de poissons tropicaux, implique une observation macroscopique des gonades très détaillée, laissant probablement quelque place à la subjectivité de l'observateur. Dans le cas de *N. brevirostris*, les observations devaient se faire rapidement sur le terrain. Il était surtout important pour nous de voir si les gonades observées étaient celles d'une femelle immature ou au repos, en voie de maturation, prête à pondre ou en cours de ponte. Nous avons ainsi défini une échelle de cinq stades qui s'est révélée suffisante pour la présente étude.

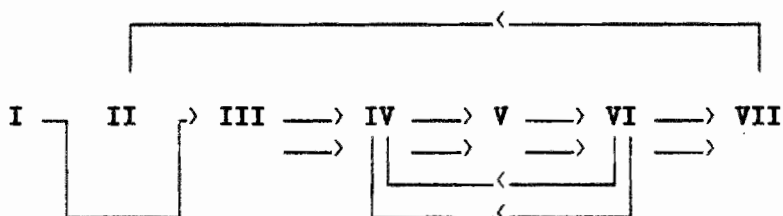


Figure 21 : Schéma du cycle sexuel observé chez les espèces de poissons intertropicaux (d'après FONTANA, 1979)

Echelle de maturité des femelles.

- **Stade I** : gonade inactive. Elle est de couleur blanche, ferme et non vascularisée. Les ovocytes sont invisibles. Ce stade correspond aux femelles immatures ou en repos sexuel.
- **Stade II** : maturation de la gonade. La gonade grossit, reste opaque mais des ovocytes commencent à être visibles à l'oeil nu.
- **Stade III** : fin de maturité. Les ovocytes sont bien visibles et le tissu conjonctif qui les entoure est plus translucide et finement vascularisé. Les oeufs sont blanchâtres à rosés. La taille des gonades commence à être importante.
- **Stade IV** : préonte et ponte. La gonade est turgescente, transparente et très vascularisée. Les ovocytes forment des plages hyalines. A ce stade, les oeufs sont évacués à la moindre pression abdominale.

- **Stade V** : post-ponte. La gonade est flasque, très rouge et quelques plaques d'ovocytes hyalins sont visibles. Ce stade a été rarement été observé.

Si l'on compare cette échelle à celle proposée par A. FONTANA, notre stade I correspond aux stades 1 et 2 ; le stade II au stade 3 ; le stade III au stade 4 ; le stade IV au stade 5 et enfin le stade V aux stades 6 et 7.

2.3.1.2. Cas des gonades mâles

Pour les raisons évoquées précédemment, il est difficile de distinguer des étapes dans la maturation des testicules. Une pression abdominale est finalement plus instructive qu'une observation macroscopique. Toutefois, nous pouvons distinguer trois stades.

Echelle de maturité des mâles.

- **Stade I** : Testicule immature ou au repos. Il est blanc, ferme et non-vascularisé.
- **Stade II** : Maturation, émission. Gonade fluante soit par pression sur l'organe lui même, soit par pression abdominale. Elle est de taille légèrement supérieure au stade précédent et présente quelques vascularisations.
- **Stade III** : Post-émission : la gonade est rose et flasque. Ce stade a rarement été observé.

Avec une telle échelle à trois stades, la reconnaissance des étapes dans la maturation est forcément trop vague. L'aspect macroscopique des testicules n'a pas été utilisée pour l'étude du cycle de la reproduction des mâles.

2.3.1.3. Evolution saisonnière des différents stades sexuels.

La figure 22 montre la proportion des différents stades pour chaque mois de l'étude et la figure 23 une situation moyenne, toutes années confondues. Le stade I, immaturité ou repos sexuel, est présent toute l'année excépté durant les mois de décembre et janvier. Il présente un maximum remarquable aux mois de février et mars 1987. Le stade II de maturation se retrouve en proportion notable de mai à novembre avec un maximum au mois d'août. Le stade III qui correspond à la fin de la maturation des gonades et à la préonte est présent

Tableau 17 : Rapport des poids moyens des deux sexes pour quelques espèces d'Acanthuridae macroandrique (localité : A = Aldabra, P = Palau, T = Tikehau)

Espèce	Mâles / Femelles	Localité	Référence
<i>Zebrasoma scopas</i>	1,34	A	ROBERTSON (1985)
<i>Zebrasoma scopas</i>	1,74	P	"
<i>Ctenochaetus strigosus</i>	1,47	A	"
<i>Ctenochaetus striatus</i>	1,63	P	"
<i>Ctenochaetus striatus</i>	1,25	A	"
<i>Naso lituratus</i>	1,44	A	"
<i>Acanthurus nigricaudus</i>	1,06	A	"
<i>Acanthurus nigrofuscus</i>	1,15	P	"
<i>Naso brevirostris</i>	1,28	T	CAILLART (Prés. ét.)

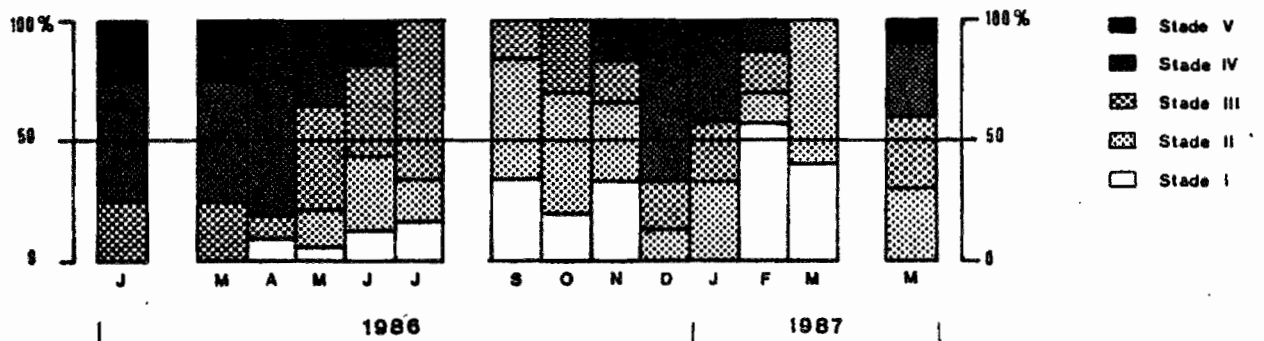


Figure 22 : Variations mensuelles des proportions des différents stades sexuels observés chez la femelle de *Naso brevirostris* entre janvier 1986 et mai 1987 à Tikehau

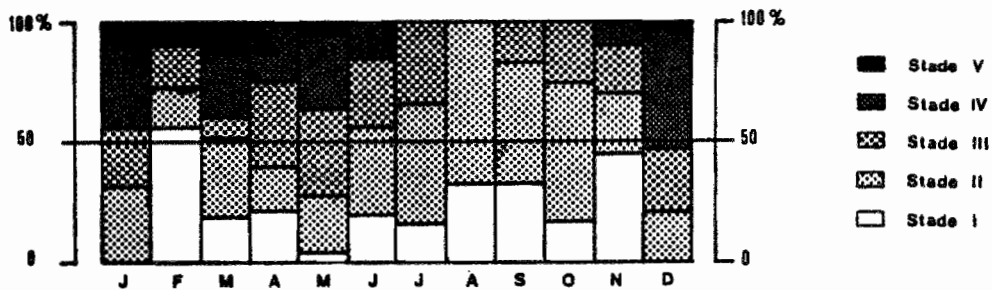


Figure 23 : Variations mensuelles des proportions des différents stades sexuels observés chez la femelle de *Naso brevirostris* à Tikehau sur une année moyenne

la majeure partie de l'année. Il est absent en avril 1986, mars 1987. Le maximum est enregistré en juillet 1986. Le stade IV qui représente les individus en état de se reproduire est absent des échantillons de juillet à octobre, mais bien représenté de décembre à avril. Le stade V est rarement observé. On ne retrouve que quelques femelles aux ovocytes atrétiques durant les mois de janvier 1986, mars 1986, mai 1986, janvier 1987, mai 1987 et dans de faibles proportions par rapport à la proportion du stade inférieur observé les mois précédents.

2.3.2. Le rapport gonado-somatique

La figure 24 montre l'évolution du rapport gonado-somatique de *N. brevirostris* au cours de la période d'étude. Le maximum mesuré se situe au mois de décembre 1986 avec un RGS de 23,8 p.mille. Le minimum est en août 1986 avec 4,9 p.mille. Les deux extrêmes absolus sont mesurés en décembre 1986 avec 50 p.mille et 0,8 p.mille. De façon globale, on observe une nette diminution du RGS du mois de mars 1986 au mois d'août de la même année, puis une augmentation rapide jusqu'au maximum de décembre. Après cette date, le RGS décroît lentement puis rapidement jusqu'en mars 1987. On note un nouveau pic de 20,4 p.mille au mois de mai 1987. Les variations inter-annuelles sont importantes : la décroissance du RGS est beaucoup plus lente après le pic de décembre 1985 qu'après le pic de décembre 1986, ce qui laisse présager une saison d'activité sexuelle plus étalée dans le temps en 85-86 qu'en 86-87. D'autre part, la forte valeur relevée en mai 1987 n'a pas son homologue pour la même période de 1986.

Pour avoir une situation moyenne, nous avons regroupé par mois les différentes valeurs du RGS obtenues au cours de plusieurs années. La figure 25 montre les variations de ce RGS ainsi calculé. On remarque un pic en décembre-janvier suivi d'une décroissance jusqu'en février-mars. En avril-mai, le RGS atteint un nouveau maximum mais d'amplitude moins marquée que celui de l'été austral. Il lui suit une décroissance rapide jusqu'au mois d'août où il remonte jusqu'au maximum de décembre. Les extrêmes sont de 23,0 p.mille en décembre et de 4,7 p.mille en août.

Il nous a semblé intéressant d'étudier la variabilité du RGS par le calcul du coefficient de variation C défini comme suit :

$$C = 100 \times \text{écart-type/moyenne}$$

L'utilité de cette mesure est que dans la série de points étudiés, la moyenne et l'écart-type varient dans le même sens, rendant problématique la comparaison de la dispersion des points

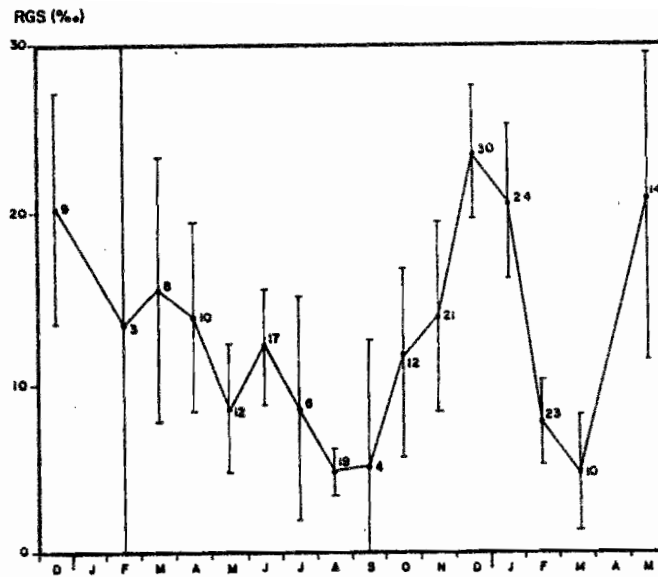


Figure 24 : Variations mensuelles du RGS des femelles de *Naso brevirostris* à Tikehau, entre décembre 1985 et mai 1987 (barre verticale : intervalle de confiance à 95 % ; nombre : taille de l'échantillon)

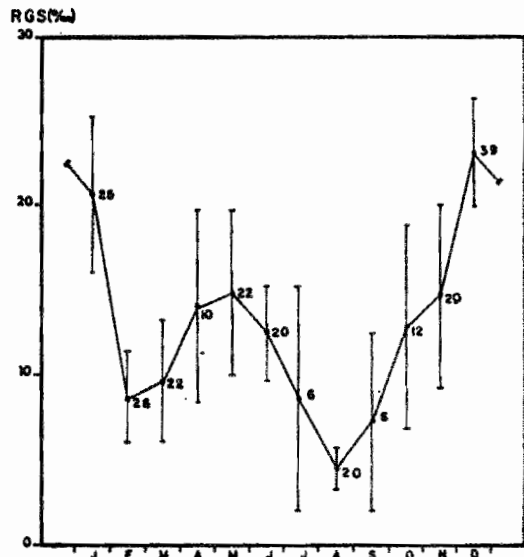


Figure 25 : Variations mensuelles du RGS des femelles de *Naso brevirostris* à Tikehau sur une année moyenne (barre verticale : intervalle de confiance à 95 % ; nombre : taille de l'échantillon)

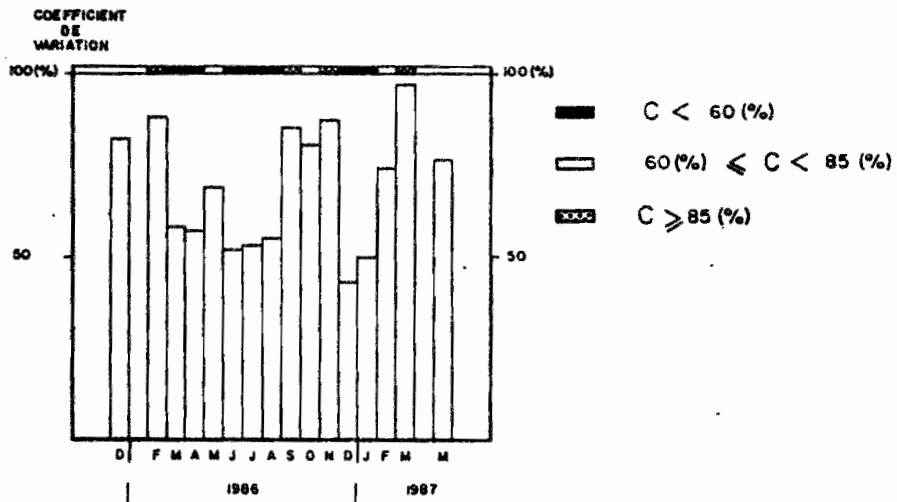


Figure 26 : Variations mensuelles du coefficient de variation du RGS de *Naso brevirostris* femelle à Tikehau

autour des différentes moyennes mensuelles. Le coefficient de variation permet de relativiser les écart-types à leur moyenne et ainsi de pouvoir comparer des quantités homogènes. La figure 26 rend compte de l'évolution de C au cours des années suivies. Il se dégage trois groupes : un premier où C est inférieur à 60 % ; ce sont les mois de décembre 1985 et janvier 1986, et les mois de mars à août (excepté mai) 1986. Le deuxième groupe contient les mois où C est compris entre 60 et 85 % : ce sont décembre 1985, mai, octobre 1986, février et mai 1987. Le troisième ensemble regroupe les mois de février, septembre, octobre 1986 et mars 1987 qui ont un coefficient de variation du RGS supérieur à 85 %. Le premier groupe présente une faible variabilité du RGS : la population échantillonnée ces mois-ci est relativement homogène au point de vue maturité des gonades. Cela correspond au pic de RGS de la fin de l'année 1986 et à la dépression de mars à août 1987. Il est intéressant de noter que avant et après ces périodes, on trouve des mois du troisième groupe où la variabilité du RGS est élevée, comme si à une situation homogène précédait une période de plus grand désordre. Sinon, en général, l'étendue des coefficients C calculés (44 % - 97 %) se situe dans une gamme de valeurs élevées et montre que quelle que soit la période de l'année, on aura une variance du RGS importante.

En conclusion, l'évolution du RGS semble traduire un maximum d'activité sexuelle en décembre-janvier. Cette hypothèse est appuyée par la chute brutale du RGS en février-mars; attestant que la plupart des femelles ont pondu. Les fluctuations observées de mars à juillet sont plus difficiles à interpréter : elles pourraient correspondre à une ponte d'une partie de la population alors qu'une autre est déjà en repos sexuel, ou bien à une phase de régénération des ovaires après que ceux-ci se soient vidés lors de la reproduction. La période juillet-septembre est une phase de repos sexuel, immédiatement antérieure à une maturation de la gonade jusqu'au pic de décembre.

2.3.3. Le coefficient de condition

2.3.3.1. Cas des femelles

La figure 27 montre les variations du coefficient de condition K pendant la période d'étude. Entre le maximum de 18,4 de décembre 1986 et le minimum de 14,7 d'août 1986, son évolution ne suit pas une ligne régulière : le coefficient alterne des périodes de maximum (décembre 1985, mars, juin, octobre, décembre 1986, mai 1987) et de minimum (février, mai, août, novembre 1986 et février 1987) mais d'amplitudes inégales, les variations observées entre décembre 1985 et février 1986 et entre novembre 1986 et février 1987 étant beaucoup plus accusées que les autres. Nous noterons que les pics des K sont synchrones aux pics du RGS, tout au moins entre les

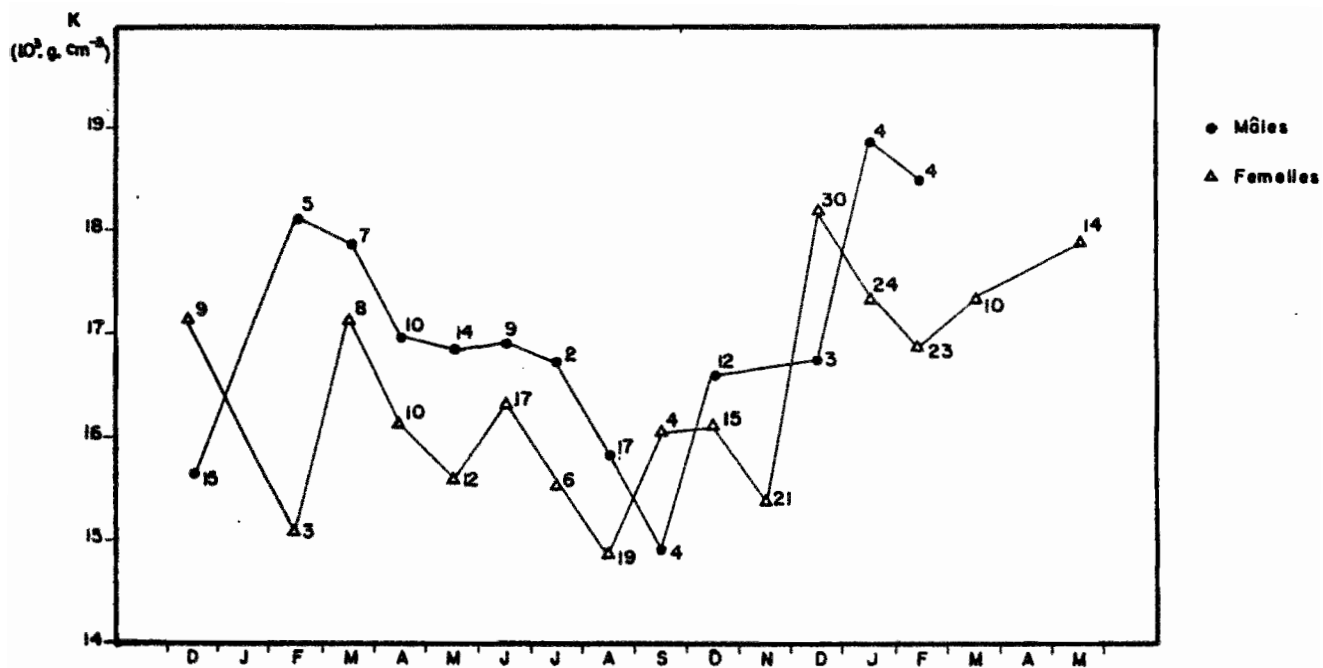


Figure 27 : Variations mensuelles du coefficient de condition de *Naso brevirostris* entre décembre 1985 et mai 1987 (nombre : taille de l'échantillon)

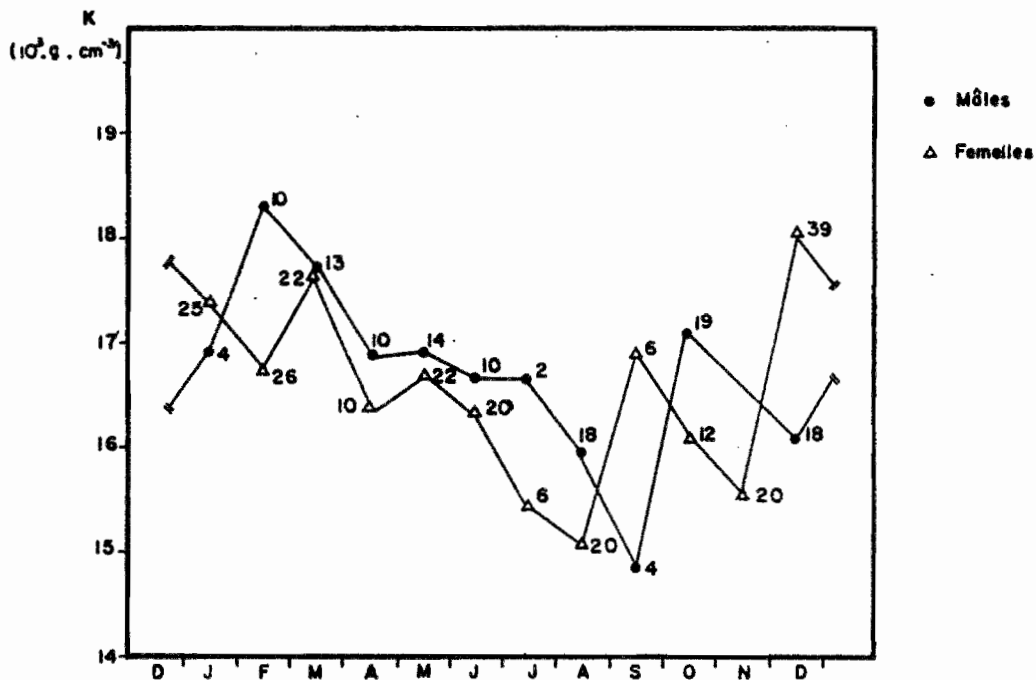


Figure 28 : Variations mensuelles du coefficient de condition de *Naso brevirostris* sur une année moyenne (nombre : taille de l'échantillon)

mois de novembre et mars. Les variations inter-annuelles sont importantes, tant en valeur absolue qu'en évolution. Les valeurs du coefficient de condition regroupées en une année moyenne (figure 28) montrent la même évolution en dents de scie, avec des valeurs plus fortes de novembre à avril.

2.3.3.2. Cas des mâles

Le coefficient de condition calculé pour les mâles suit une évolution plus régulière. Il est maximum en février 1986 ($K = 18,2$) et janvier 1987 ($K = 18,8$). Entre ces deux dates, il décroît lentement jusqu'à un minimum de 14,9 en août 1986 et augmente ensuite pour redécroître en février 1987. Sur l'année moyenne, il est maximum au mois de février, chute régulièrement jusqu'en septembre, et oscille en augmentant jusqu'en janvier.

2.3.3.3. Variations comparées mâles-femelles

La figure 27 montre qu'entre mars 1986 et août 1986, les facteurs de condition des mâles et des femelles évoluent ensemble en diminuant. De décembre 1985 à février 1986 et à partir de septembre 1986, ils commencent une série d'évolutions en dents de scie tout à fait asynchrones : quand l'un est maximum, l'autre est minimum et inversement. Ceci est d'autant plus net sur l'année moyenne (figure 28). Par ailleurs, la valeur de K chez les mâles est en moyenne supérieure à celle des femelles.

En conclusion, le coefficient de condition subit des variations assez marquées dans les deux sexes, alternant suivant la saison et se rapprochant des fluctuations du RGS chez la femelle.

2.3.4. Fécondité, structure fine des gonades

La détermination de la fécondité des poissons tropicaux se heurte à plusieurs difficultés dont la principale est le nombre de ponte par an et par individu. La plupart des auteurs, par exemple FONTANA (1979), FRANQUEVILLE (1983), évaluent la fécondité partielle en comptant le nombre d'ovocytes composant le dernier mode de la distribution en diamètre. La fécondité totale est obtenue en multipliant ce nombre d'ovocytes par le nombre de pontes. Ce dernier paramètre est difficile à évaluer et de plus il peut ne pas être constant avec l'âge de la femelle. Quelques auteurs ont réussi à l'estimer par des méthodes originales : HUNTER et GOLDBERG (1980) repèrent les follicules post-ovulatoires de *Engraulis mordax* et concluent qu'une ponte a lieu tous les 6-8 jours sans toutefois donner le nombre total d'émissions durant la saison de reproduction. CONOVER et KYNARD (1984) et CONOVER (1985) estiment par trois

méthodes : observations visuelles directes sur les frayères, élevage de femelles matures en bassins à terre et analyses des progressions modales des ovocytes dans les gonades, que les femelles de *Menidia menidia* pondent environ quatre fois dans la saison et suivant un rythme semi-lunaire. SARANO (1985) montre par une méthode mathématique originale (répartition des résidus de la régression du nombre d'ovocytes dans la gonade par rapport à la taille) que la ponte de *Merluccius merluccius* est fractionnée en 4-5 émissions sans que l'ovaire ne retourne au repos. Enfin, plusieurs auteurs, en comptant le nombre de vagues successives de cohortes larvaires ou par d'autres méthodes, ont estimé que suivant la localité, *Clupea harengus* émet ses gamètes en deux à quatre fois (revue dans LAMBERT, 1987). Ces études, qui ne concernent que des espèces des zones tempérées, n'ont à notre connaissance pas d'équivalent dans la zone inter-tropicale. Dans ce milieu, la multiplicité des périodes d'ovulation est mise en évidence par les nombreuses fluctuations du recrutement larvaire, sans que l'on ait pu indiquer en combien de fois tel ou tel poisson libère son stock de gamètes mûrs.

Dans le cas de *N. brevirostris*, nous avons estimé le nombre total d'ovocytes contenu dans la gonade, et mesuré, dans un sous-échantillon, la distribution des diamètres des ovocytes suivant un axe pris au hasard. Le programme NORMSEP (ABRAMSON, 1971) a ensuite été utilisé pour séparer les différents groupes modaux et estimer le diamètre moyen des ovocytes dans un mode donné, et approcher le nombre d'ovocytes contenus dans ce mode. La validité de cette étude repose sur l'hypothèse que les diamètres des ovocytes dans un mode sont normalement distribués autour de leur moyenne.

Avant de débiter l'exposé, il est nécessaire de définir les termes qui seront employés par la suite. Ainsi :

- la fécondité apparente (totale) est le nombre total d'ovocytes comptés dans la gonade, susceptibles d'être pondus dans l'année;

- la fécondité réelle est le nombre total d'ovocytes émis durant la saison de reproduction;

- la fécondité partielle est le nombre d'ovocytes dans le dernier mode de la distribution en diamètre des ovocytes dans l'ovaire;

- le stock d'ovocytes de recrutement est le nombre d'ovocytes dans les deux premiers modes de la distribution. Ainsi, fécondité partielle + stock de recrutement = fécondité apparente

Quand ces valeurs sont rapportées au poids frais du poisson, elles sont dites relatives.

2.3.4.1. Relation nombre d'ovocytes-longueur et poids

Sur un échantillon de 35 gonades prélevées sur des individus entre la maturation à la pré ponte, les régressions du nombre d'ovocytes total (fécondité apparente) en fonction du poids puis en fonction de la longueur ont été calculées. Les résultats sont présentés dans le tableau 18. Le plus petit individu étudié mesurait 210 mm, pesait 110 g et avait une fécondité apparente de 110 000 ovocytes. Le plus grand mesurait 300 mm, pesait 440 g et avait 295.000 ovocytes dans ses ovaires. Les six régressions calculées sont toutes significatives. Pour la relation établie en fonction du poids, la régression puissance ($N = bW^a$) est le modèle qui explique le mieux les variations du nombre d'ovocytes (F de Fisher = 136,3). Le modèle linéaire est peu différent (F = 110,0). Par souci de simplification et parce que les valeurs du nombre d'ovocytes ne sont obtenues qu'avec une précision d'environ 5 %, nous choisirons d'utiliser le modèle linéaire, représenté sur la figure 29 et qui s'écrit

$$N = 615,9 \times W + 30\ 944 \quad r = 0,89$$

avec N : Nombre d'ovocytes dans les ovaires (fécondité apparente)

W : Poids en grammes

De façon générale, les variations du nombre total d'ovocytes sont moins liées à la longueur qu'au poids (ceci se comprend par le fait que lors des mesures, la longueur totale du poisson est arrondie au demi-centimètre inférieur, d'où une perte de précision sur ce paramètre). En employant comme précédemment le modèle linéaire, la relation est :

$$N = 1877 \times Lt - 274\ 215 \quad r = 0,83$$

avec N : Nombre d'ovocytes dans la gonade

Lt : Longueur totale (mm)

2.3.4.2. Fécondité apparente relative

Le rapport du nombre d'ovocytes au poids est une donnée courante en biologie des pêches. Elle permet d'évaluer la fécondité apparente moyenne d'un stock donné. Afin de tester si la fécondité apparente relative est liée au poids ou à la longueur de l'individu, nous avons calculé la régression linéaire du nombre d'ovocytes par gramme en fonction du poids. La pente de la droite obtenue est de -0,41. Un test t montre que celle ci n'est pas significativement différente de 0 au seuil de 95 % (t = 1,89 ; 33 ddl). La même démonstration peut être faite pour la longueur (pente = -1,12 , t = 1,62 , 33 ddl). La fécondité relative (Fr) est donc indépendante du poids et de la longueur. Son calcul et celui de son intervalle de

Tableau 18 : Valeur des différentes régressions Nombre d'oeufs vs Poids et Longueur pour *Naso brevirostris* à Tikehau (W : poids frais, L : longueur totale, a et b : coefficients de la régression, r : coefficient de corrélation, F : F de Fisher calculé comme le rapport des carrés moyens de la régression au carré total résiduel - pour p=0,99 ; F(1,33)=7,5)

REGRESSION			a	b	r	F(1,33)
P O I D	Linéaire	$N=aW+b$	615,9	30944	0,88	110,0
	Puissance	$N=bW^a$	0,85	1604	0,89	136,3
	Exponentielle	$N=be^{aW}$	0,034	77350	0,87	108,3
L O N G	Linéaire	$N=aL+b$	1877,0	-274215	0,83	73,1
	Puissance	$N=bL^a$	2,56	0,137	0,84	79,1
	Exponentielle	$N=be^{aL}$	0,013	14328	0,83	75,0

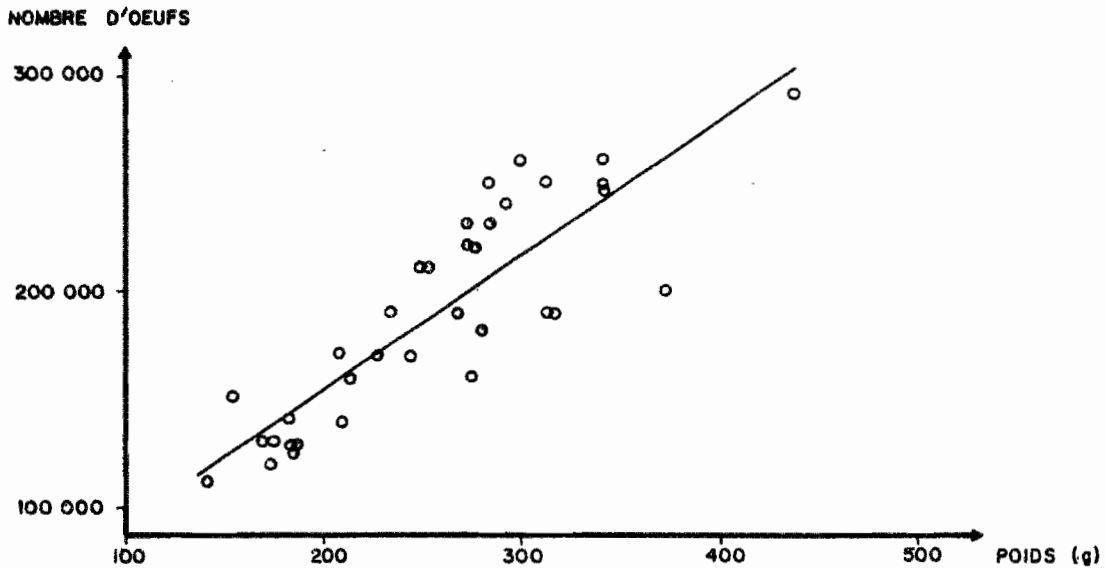


Figure 29 : Relation entre le nombre total d'ovocytes et le poids frais des femelles de *Naso brevirostris* à Tikehau (droite de régression : nombre d'ovocytes = 615,9.poids + 30944 ; r = 0,89)

confiance ($p < 0,05$) donne :

$$Fr = 745,4 \pm 29,3 \text{ ovocytes/g}$$

ou

$$Fr = 754,4 \pm 49,1 \text{ ovocytes/mm}$$

2.3.4.3. Estimation de la fécondité réelle

Dans le but de suivre l'évolution des distributions modales des ovocytes au cours de l'année, nous avons analysé 27 gonades femelles entre avril 1986 et mars 1987. Les gonades échantillonnées n'étaient pas choisies au hasard : seuls les ovaires les plus mûrs ont été retenus. Sur notre échelle, cela correspond à la fin du stade III de pré ponte et au stade IV de ponte. Les ovaires étaient le plus souvent turgescents et certains présentaient des plages hyalines à l'intérieur de l'organe. Comme l'a montré l'observation des stades sexuels, on trouve de telles gonades toute l'année.

a / Mesure des distributions des ovocytes

Comme le montre la figure 30, la distribution des diamètres des ovocytes est le plus souvent trimodale et parfois bimodale. Les calculs de décomposition des modes par le programme NORMSEP donnent les χ^2 (fréquences observées vs. fréquences théoriques obtenues par des lois normales) les plus petits pour une répartition des diamètres des ovocytes en deux ou trois groupes. Dans tous les cas de figure, le test est significatif au seuil de 95 %. Il y a donc dans un ovaire trois catégories d'ovocytes :

- les ovocytes immatures du premier mode (M1) ont un diamètre moyen compris entre 0,125 et 0,250 mm. Ils sont présents toute l'année mais leur diamètre varie suivant l'état de maturité de la femelle.

- les ovocytes en voie de maturation du deuxième mode (M2) ont un diamètre modal compris entre 0,175 mm et 0,350 mm.

- les ovocytes mûrs, ou sur le point de l'être, du troisième mode (M3) ont un diamètre modal variant de 0,500 mm à 0,650 mm.

Les distributions des deux premières catégories se recouvrent toujours plus ou moins partiellement si bien que le nombre d'ovocytes dans chaque groupe est difficile à discerner. Le programme NORMSEP donne bien l'effectif de chacun mais cela ne signifie pas grand chose au point de vue biologique puisque l'on peut supposer que le passage d'un ovocyte du premier vers le deuxième groupe se fait de façon progressive : il s'agit plus d'un continuum que d'une augmentation brutale du diamètre. Par la suite, ces deux caté-

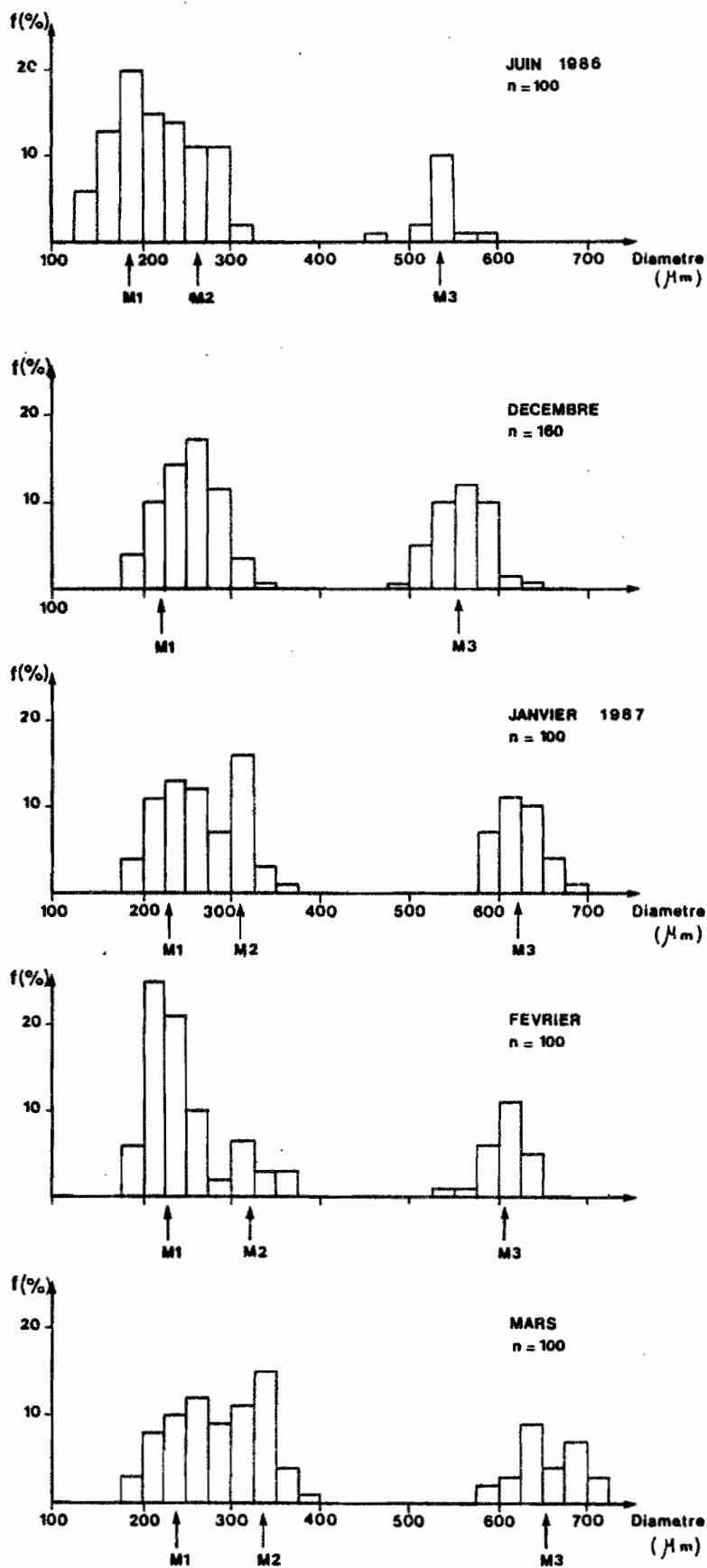


Figure 30 : Distributions des diamètres des ovocytes dans l'ovaire de *Naso brevirostris* (M1, M2, M3 : position des modes)

gories d'ovocytes correspondent à ce que nous appelons le stock d'ovocytes de recrutement puisque ce sont ces ovocytes qui en grossissant formeront la dernière composante de la distribution, c'est à dire la fécondité partielle.

La figure 30 montre l'évolution probable des différents groupes d'ovocytes dans la gonade : hors-saison de ponte (juin), la majorité des ovocytes sont de petite taille, le groupe d'ovocytes immatures (M1) étant le plus abondant. En outre il existe toujours un groupe détaché du reste de la distribution. En début de saison de reproduction (décembre), le nombre d'ovocytes en voie de maturation augmente au détriment de celui des ovocytes immatures. Les diamètres modaux de ces deux groupes progressent également. Le mois suivant, le mode du deuxième groupe se détache et augmente sensiblement en diamètre. Au mois de février, les ovocytes du deuxième mode ont fortement diminué en nombre, sans doute au profit des ovocytes du troisième groupe. Nous remarquerons que le passage de l'un à l'autre ne se fait pas de façon progressive. Les ovocytes ayant fini leur maturation, s'hydratent brusquement pour former des gamètes prêts à être pondus. Enfin, au mois de février-mars, il semble y avoir une régénération du stock des ovocytes des premiers groupes, le troisième mode est quant à lui toujours présent. Le diamètre moyen des ovocytes prêts à être pondus se situe autour de 0,650 mm.

Pour préciser l'évolution du contenu des ovaires pendant l'année, nous avons effectué une analyse des correspondances simples sur les données centrées-réduites. Les 27 observations de la matrice sont identifiées par les paramètres suivants : le nombre d'ovocytes dans le stock de recrutement (M1 + M2), la fécondité partielle (M3), les diamètres modaux des trois catégories d'ovocytes (ϕ M1, ϕ M2 et ϕ M3) et le poids de la femelle ; soit en tout 6 variables. Les trois premiers axes factoriels expliquent 85,5 % de la variance totale, les deux premiers 74,1 %, et l'axe I, 48,2 %. Les corrélations des variables avec les deux premiers axes sont représentées sur la figure 31. Il apparaît que l'axe I est plus sensible à la composition qualitative (diamètres modaux) et quantitative des ovocytes du stock de recrutement. Il est bâti sur l'opposition entre le diamètre modal des ovocytes et le nombre total d'ovocytes dans ces modes. L'axe II est quant à lui sensible aux variations de la fécondité partielle. Comme pour les ovocytes des premiers modes, les axes factoriels font ressortir une forte corrélation négative entre le nombre d'ovocytes et leur diamètre à l'intérieur d'un groupe. Ainsi, plus le diamètre modal d'une classe d'ovocytes est élevé, moins on compte d'ovocytes dans cette classe. Pour les ovocytes immatures, cela correspond au passage vers un état plus avancé sans régénération du stock de départ, pour les ovocytes du dernier mode, cela signifie l'acte de ponte lui même : les ovocytes qui ont atteint un certain diamètre (650 μ m en moyenne) sont émis.

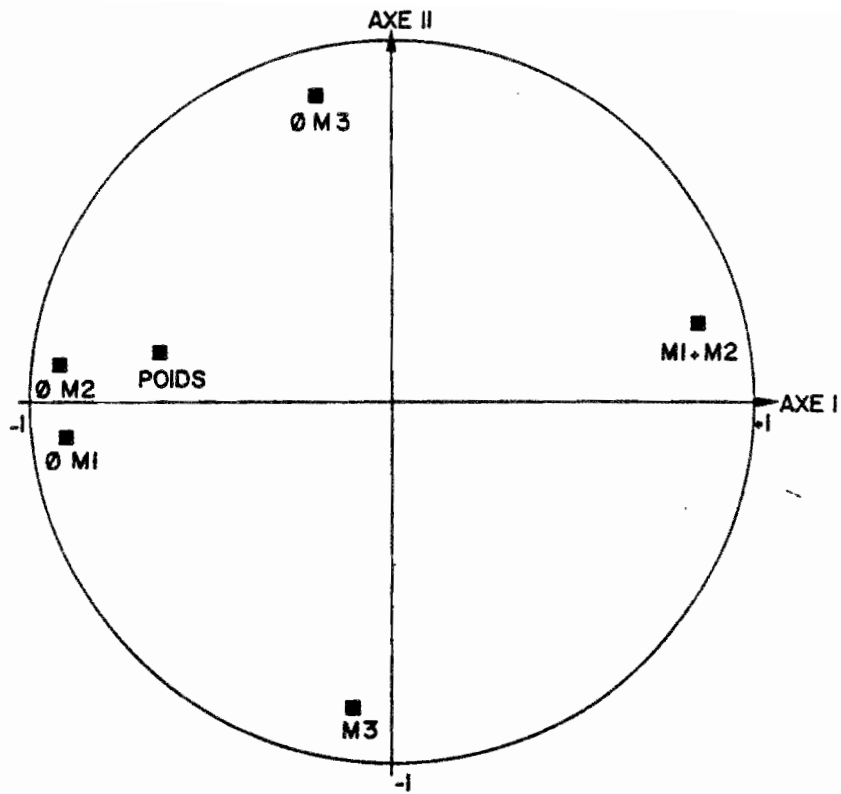


Figure 31 : Cercle des corrélations des différents paramètres mesurés dans la gonade de *Naso brevirostris* femelle et les axes factoriels I et II (voir texte) avec M3 : fécondité partielle, MI+M2 : stock d'ovocytes de recrutement, ϕ M1, ϕ M2, ϕ M3 : diamètres modaux des différents groupes d'ovocytes

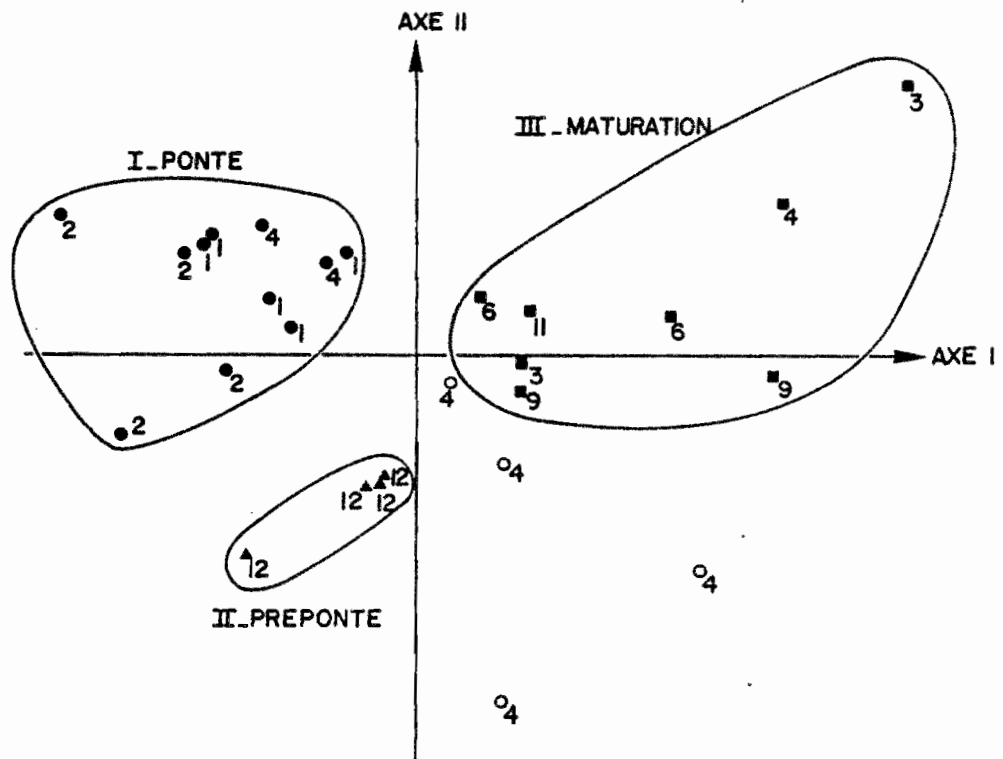


Figure 32 : Projection des individus dans le plan factoriel déterminé par les axes I et II (le nombre indique le mois où l'échantillon a été prélevé)

La projection des individus sur les deux axes factoriels est représentée sur la figure 32. On peut distinguer trois grands ensembles : le groupe I est caractérisé par des diamètres modaux des ovocytes du stock de recrutement élevés et un faible nombre d'ovocytes dans cette catégorie et dans la gonade dans son entier. Cela correspond à une situation de ponte. Comme l'indique la figure 32, les poissons de ce groupe ont été prélevés essentiellement pendant les mois de janvier et février. Le groupe II contient des poissons dont les gonades ont une fécondité partielle élevée, un diamètre modal de cette dernière distribution relativement faible, c'est un état de pré-ponte qui s'observe surtout au mois de décembre. Le groupe III a des diamètres modaux des deux premières distributions faibles et un assez grand nombre d'ovocytes dans ces modes. C'est la maturation de la gonade, observée durant les autres mois de l'année.

b / Suivi de l'effectif des groupes

Sur la figure 33, nous avons représenté pour la période allant d'avril 1986 à mars 1987, l'évolution des valeurs relatives de la fécondité apparente ($M1 + M2 + M3$), du stock de recrutement ($M1 + M2$) et de la fécondité partielle ($M3$). Du mois de mai au mois de novembre, les trois paramètres mesurés restent à un niveau à peu près constant qui est de 199 ovocytes/g pour la fécondité partielle, 532 ovocytes/g pour le stock de recrutement et de 730 ovocytes/g pour la fécondité apparente. Cette dernière valeur est comprise dans l'intervalle de confiance de la fécondité apparente relative calculée pour les gonades en voie de maturation (745 ovocytes/g). Au mois de décembre, la fécondité apparente augmente légèrement alors que le stock d'ovocytes de recrutement diminue au profit de la fécondité partielle qui progresse sensiblement jusqu'à 363 ovocytes/g. Ensuite, du mois de janvier au mois de février, tous les nombres d'oeufs diminuent jusqu'au minima de 103 ovocytes/g pour la fécondité partielle, 143 ovocytes/g pour le stock de recrutement et 246 ovocytes/g pour le nombre total d'ovocytes. Au mois de mars, la fécondité apparente augmente avec la quantité d'ovocytes dans le stock de recrutement. La fécondité apparente progresse plus lentement.

Les variations de ces trois différentes courbes peuvent être interprétées de la façon suivante. Du mois de mai au mois de novembre, l'état de la gonade change peu. Les proportions entre les différents groupes d'ovocytes restent constantes. La figure 30 montre qu'il y a pendant cette période des modifications des cellules germinales et éventuellement un remaniement constant du stock total d'ovocytes, la maturation de nouvelles cellules devant compenser les phénomènes d'atrésie si l'on en juge par la constance de la fécondité apparente. Au mois de décembre, la maturation de la gonade s'accélère avec un brusque passage des ovocytes d'une partie du stock de recrutement vers le dernier groupe d'ovocytes. L'augmentation simultanée du RGS confirme cette évaluation. Le fait que le

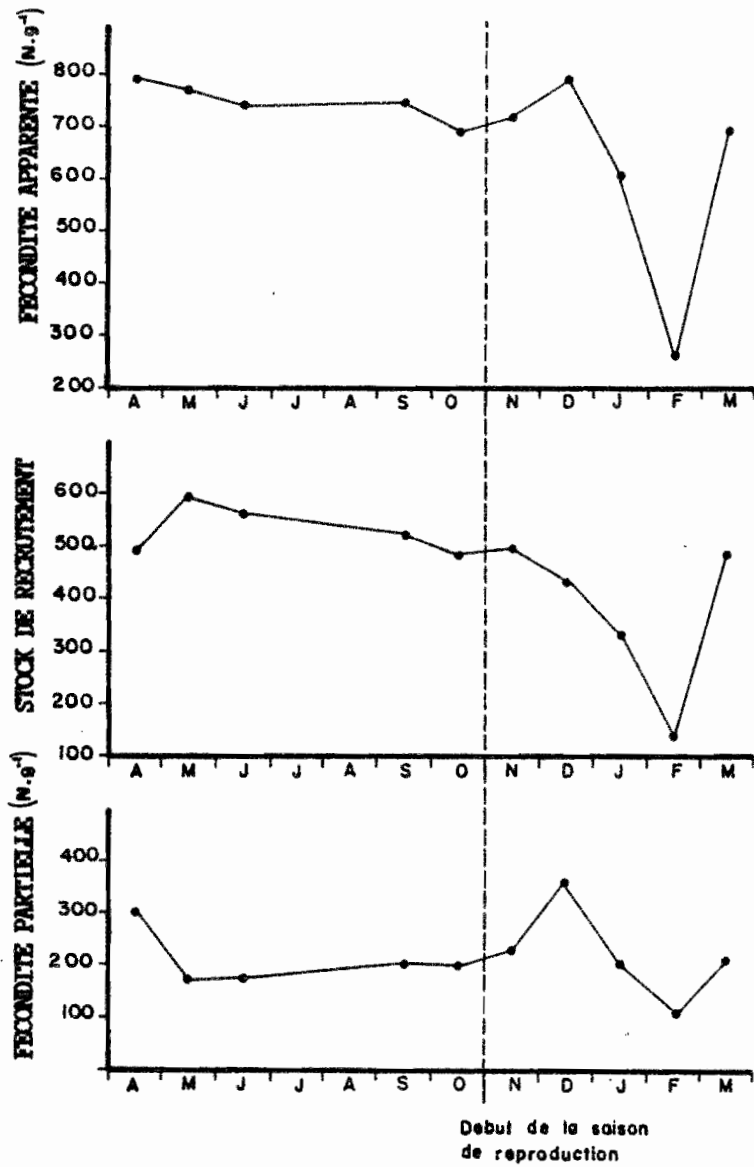


Figure 33 : Variations des valeurs relatives de la fécondité apparente, du stock de recrutement et de la fécondité partielle mesurées dans l'ovaire de *Naso brevirostris* à Tikehau

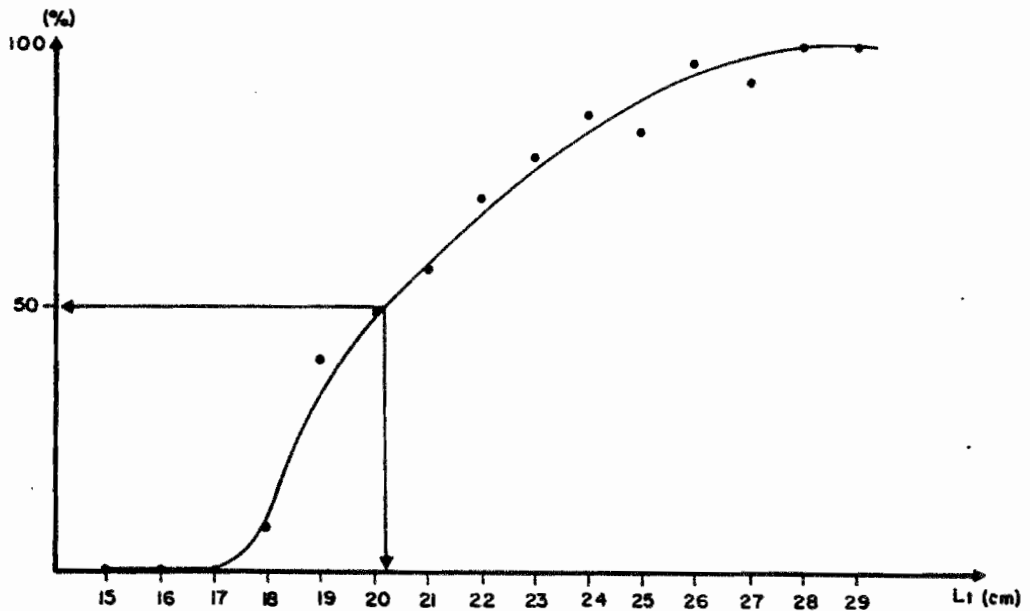


Figure 34 : Evaluation de la taille à la première maturité des femelles de *Naso brevirostris* à Tikehau

nombre total d'ovocytes dans la gonade reste constant montre que vraisemblablement il n'y a pas encore eu d'émission de gamètes. Aux mois de janvier et février, la ponte a commencé : les proportions d'ovocytes dans le stock de recrutement, de la fécondité partielle et apparente diminuent fortement. Des ovocytes du stock de recrutement deviendraient continuellement des ovocytes hyalins qui seraient pondus pendant cette période sans qu'il n'y ait de régénération du stock. Au mois de mars, le nombre d'ovocytes du stock de recrutement augmente et indiquant le début d'une nouvelle maturation de la gonade. Ainsi l'ovaire ne serait jamais en repos, ce qui est confirmé par la rareté des stades post-pontes dans les échantillonnages.

Si l'on fait l'hypothèse que le pool d'ovocytes de recrutement est complètement formé juste avant le début de la saison de ponte (e.g. décembre) et qu'il n'y a pas de phénomènes d'atrésie des oeufs mûrs durant cette période, une estimation du nombre d'oeufs émis entre décembre et février est possible. Etant donné qu'une partie des ovocytes du stock de recrutement reste au mois de février, la production totale d'oeufs peut être estimée par la différence entre le nombre total d'ovocytes dans la gonade juste avant la ponte (recrutement + fécondité partielle) et la quantité d'ovocytes immatures retenus dans la gonade à la fin de la ponte. D'après nos données, $722 - 143 = 579$ oeufs/g seraient émis durant la saison de reproduction, c'est notre estimation de la fécondité réelle (relative). Le poids moyen des femelles échantillonnées est de 276 g, ce qui fait un nombre total moyen d'oeufs pondus de 159.804. Pendant la ponte, il y a en moyenne 221 oeufs/g dans le dernier mode de la distribution. Si l'on suppose que les oeufs sont émis en quantités équivalentes à chaque acte de ponte, *N.brevirostris* pondrait son stock d'oeufs en environ $(579 / 221)$ fois, soit trois fois entre décembre et février.

2.3.5. Taille à la première maturité

La figure 34 représente l'évolution du pourcentage de femelles matures à l'intérieur d'une classe de taille donnée. La longueur où 50 % des femelles échantillonnées sont au stade III et plus est $L_m = 20$ cm. La plus petite femelle mature trouvée dans nos analyses mesure 18 cm.

La forme de la courbe est intéressante car elle présente une croissance rapide entre 17 et 20 cm, et une forme croissante beaucoup plus lente après L_m . Ceci peut s'interpréter de deux façons :

- il resterait dans la population une proportion notable d'individus immatures, proportion qui toutefois diminue avec l'âge.

- quelques femelles demeureraient certaines années en repos

Tableau 19 : Synthèse des informations sur la reproduction de *Naso brevirostris* à Tikehau (+ : indice favorable à une situation de ponte, - : indice défavorable)

Mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Stades sexuels	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
RGS	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+
CV	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Condition	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
Fécondité	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
CPUE	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
BILAN	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+

sexuel alors que l'autre partie du stock se reproduirait.

Comme le rappelle LOUBENS (1980), la taille à la première maturité peut être sensiblement différente de la taille à la première reproduction car il peut s'écouler plusieurs mois entre le début de la maturation de la gonade et la ponte.

Notons que du fait de sa dissymétrie, la longueur calculée (Lm) est celle ou 50 % des individus à l'intérieur d'une classe de taille sont matures et non la taille moyenne de maturité sexuelle.

2.4. Synthèse des informations : la saison de ponte

Le tableau 19 regroupe les observations et les divers indices obtenus précédemment. Pour chaque variable étudiée, nous avons mis le signe "+" quand sa valeur était favorable à un état de ponte, le signe "-" dans le cas contraire.

- La proportions des stades sexuels dans la population mature indique un état de reproduction quand on observe une part importante de stade III, IV, V. Le signe "+" a été arbitrairement choisi quand plus de 50 % des individus avaient atteint ces stades (figure 23).

- Pour le RGS, une ponte doit se manifester par un maximum suivi d'une décroissance plus ou moins rapide. Une montée du RGS ne signifie pas l'acte de ponte mais l'annonce. La variabilité du RGS peut aussi être un indice de maturité : quand elle est minimale, cela signifie un état homogène de la population. Si cela correspond à une période où le RGS est élevé, cela montre qu'à ce moment là, la majeure partie de la population est apte à se reproduire.

- L'indice de condition indique l'état physiologique du poisson. En période de reproduction, son augmentation due à l'accumulation de réserves lipidiques précède l'acte de ponte. Quand celui-ci se fait, l'indice de condition diminue du fait de l'utilisation de ces réserves comme appoint énergétique à la reproduction.

- La fécondité totale apparente, hors-saison de reproduction, reste constante. En situation de ponte, elle décroît, témoignant directement qu'une certaine quantité d'oeufs a été émise.

- Enfin, la capture par unité d'effort (c.p.u.e.) est également un bon indice de maturité. Nous avons vu dans le premier chapitre que les nasons échantillonnés durant les périodes d'abondance présentaient des signes de maturité très avancés. Ce phénomène est probablement lié à la stratégie de reproduction, comme nous en

discuterons après. Ainsi, un maximum de c.p.u.e. indique qu'une partie du stock est sur les lieux de ponte et donc a fortiori prête à se reproduire.

La compilation de ces données montre que sur la période allant de décembre 1985 à mars 1987, une saison annuelle de ponte peut être décelée, du mois de décembre au mois de février. L'étude du RGS seul ne suffit pas à la déterminer et cela était déjà apparu dans de précédentes études en milieu tropical. L'utilisation d'autres indices ne peut qu'aider à la détermination. L'étude de la structure fine des gonades a dans ce cas été riche d'enseignements.

Faute de n'avoir pu établir les indices classiques de maturité pour les mâles en raison des faibles variations d'aspect de leurs gonades, nous n'avons pas d'estimations de la saison de maturité de ceux-ci. Si il est parfaitement logique de penser que l'émission des spermatozoïdes est simultanée à celle des ovules, sans quoi il n'y aurait pas de fécondation possible, il peut cependant exister un décalage dans la maturation que CHABANNE (1986), par exemple, estime à un mois pour *Pseudupeneus prayensis*. Si l'on admet que comme pour la femelle, le facteur de condition évolue dans le même sens que la maturité des testicules, les variations croisées des deux indices (figure 28) indiqueraient que dans notre cas, le mâle serait en avance sur la femelle.

2.5. Stratégie de reproduction

Comme chez la plupart des poissons téléostéens, la fécondation chez *Naso brevirostris* est externe. Les gamètes mâles et femelles sont libérés dans le milieu et la rencontre ovule-spermatozoïde se fait de façon aléatoire. En fait, il y a peu de place au hasard et toute une stratégie existe pour donner aux gamètes les meilleures chances de survie et de réussite, tout en les préservant des agressions biotiques et abiotiques du milieu.

JOHANNES (1978) classe les poissons des zones côtières tropicales en cinq catégories selon leur stratégie de reproduction. Dans la première catégorie, il range les poissons qui migrent pour se reproduire et qui possèdent des larves pélagiques. Parmi ces poissons, beaucoup appartiennent aux principales familles pêchées à Tikehau. Ce sont : les Carangidae, les Sphyraenidae, les Serranidae, les Scaridae, les Lutjanidae, les Lethrinidae, les Mugilidae et certains Acanthuridae (ROBERTSON, 1983, FISHELSON et al., 1987). Dans la deuxième et la troisième catégorie, se trouvent des poissons qui ne migrent pas pour se reproduire et qui possèdent des larves pélagiques (certains Scaridae, Acanthuridae, Labridae) ou benthiques (Balistidae, Siganidae). Pour ces espèces, des moyens de protection de la progéniture peuvent être utilisés ; par exemple protection parentale (balistes) ou empoisonnement des oeufs (autres Tetraodon-

tidae, GLADSTONE, 1987). Les poissons qui se reproduisent ainsi sont surtout des petites espèces (exceptés les balistes) très sujettes à la prédation. Dans la quatrième catégorie, sont placées les espèces vivipares ou ovovivipares (Brotulidae, Clinidae). Enfin dans la cinquième catégorie, JOHANNES (op. cité) range les espèces dont on ne sait rien quant à leur stratégie de reproduction.

La migration des espèces de la première catégorie se déroule de telle façon que les oeufs fécondés sont disséminés dans les eaux océaniques environnantes. Les risques de prédation sur les oeufs et larves pélagiques par des zooplanctonivores friands de ces proies (COLIN, 1976, HOBSON et CHESS, 1978) s'en trouvent minimisés. Une autre conséquence est la dissémination des propagules (BARLOW, 1981). *Naso brevirostris* se concentre aux alentours de la passe lorsque la ponte est imminente et se retire quand elle est terminée ; les parcs à poissons sont pour cela un excellent indicateur. Cette région particulière du lagon est la seule où l'eau lagonaire sort pour se mêler à l'eau océanique, les hoas étant pratiquement toujours rentrants. *Naso brevirostris* se rattache donc à la catégorie des pondeurs-migrateurs. On note qu'il est présent sur les lieux de ponte avant la saison de reproduction (novembre). Cela peut s'expliquer par le fait qu'étant lui même zooplanctonophage, il est attiré dans cette région pour profiter des produits de la reproduction émis par des espèces au cycle plus précoce et à la stratégie de reproduction voisine.

2.6. Larves et juvéniles

Dès le mois de mars, lors d'observations en plongée, des larves de *N. brevirostris* se retrouvent dans le lagon. Nous avons pu prélever quatre petits individus dont la taille variait de 38 à 45 mm. A ce stade, le poisson n'a pas encore différencié ni rostre, ni épine sur son pédoncule caudal. Son corps est de forme oblongue, très aplati latéralement. Les individus observés étaient plutôt solitaires ; leurs habitats préférentiels étaient les espaces sédimentaires avec quelques coraux morts par 10-15 m de fond, à proximité des karens. Habitant un tel biotope, ils échappent à l'importante prédation des poissons de roche (Serranidae) mais sont à la merci des prédateurs errants (Carangidae, Lethrinidae) du fait de la rareté des abris. D'après nos observations, les juvéniles à ce stade sont peu mobiles et se contentent de petits déplacements pour brouter quelques algues.

Des larves de longueur inférieure à 38 mm n'ont pas été observées à Tikehau, mais LEIS et RENNIS (1986) décrivent le développement larvaire d'une espèce indéterminée du genre *Naso* collectée dans l'ichtyoplancton de la Grande Barrière de Corail en Australie. La figure 35, empruntée à l'ouvrage de ces auteurs, décrit l'évolution d'une larve de *Naso* de 2,2 mm à 14,0 mm. Les larves à ce stade

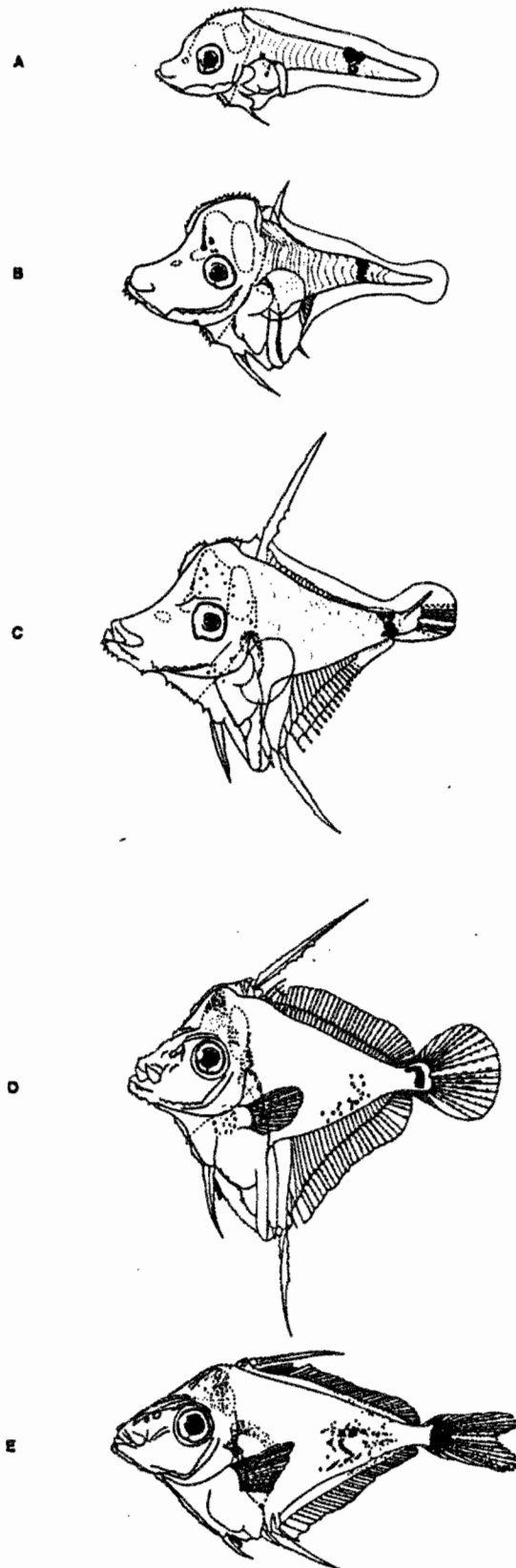


Figure 35 : Schéma des larves d'une espèce indéterminée du genre *Naso* à différents stades (d'après LEIS et RENNIS, 1986)

- A : larve de 2,2 mm
- B : larve de 3,0 mm
- C : larve de 3,5 mm
- D : larve de 8,3 mm
- E : larve de 14,0 mm

sont pélagiques. LEIS et RENNIS (op. cité) trouvent des individus pélagiques de 43,5 mm et RANDALL (1956) note des spécimens pélagiques jusqu'à 60 mm. En l'absence de précisions sur l'espèce, nous ne pouvons conclure mais il semble que pour *Naso brevirostris*, tout au moins à Tikehau, le passage de la vie pélagique à la vie demersobenthique se fasse avant la taille de 40 mm.

Le caractère remarquable de ces post-larves est la longueur disproportionnée des premières épines dorsales et anales qui sont supposées être une défense contre les prédateurs (FOURMANOIR et LABOUE, 1976) et une spécialisation à la vie pélagique (THRESHER, 1984). Par leur morphologie particulière, on a longtemps cru que ces larves appartenaient au genre *Acronurus*. Bien qu'il n'en soit rien, ce nom est resté pour les décrire.

La répartition des juvéniles dans le lagon ne semble pas due au hasard. Pour vérifier cela, une étude a été faite en avril 1987 suivant les modalités suivantes. Un total de 25 stations a été exploré en plongée avec bouteilles tout autour du lagon. L'emplacement des stations est pointé sur la figure 36. Chaque station était une karena ou un îlot corallien entouré d'un espace sédimentaire. Les paramètres suivant étaient relevés : le nombre d'adultes, le nombre de juvéniles et la taille de ces derniers. Les données obtenues constituent des données qualitatives car basées sur des observations visuelles de deux plongeurs. Les valeurs relevées étaient à chaque fois concordantes. Il a été trouvé deux grands groupes de juvéniles : un premier groupe dont la longueur moyenne était d'environ 8 cm et un deuxième de longueur voisine de 17 cm. Pour le premier, l'estimation de la taille a été faite directement à l'oeil car il était difficile d'en prélever des spécimens. Pour le deuxième groupe, 25 individus ont pu être prélevés au fusil sous marin ; la répartition des tailles est indiquée sur la figure 37. Les résultats obtenus sont indiqués dans le tableau 20.

A la simple observation du tableau 20, il apparaît que les grands juvéniles se trouvent dans les aires de concentration des adultes, alors que les petits semblent avoir une aire de répartition différente. Une classification ascendante hiérarchique sur des données qualitatives, avec comme distance utilisée la distance euclidienne et comme critère d'agrégation, la moyenne des distances pondérées, a été faite pour définir les grands ensembles. Le dendrogramme obtenu (figure 37) permet de scinder les données en deux groupes : un premier ensemble de stations caractérisé par un grand nombre d'adultes, peu de juvéniles et une taille moyenne de ces derniers élevée. Un deuxième ensemble où l'on compte peu d'adultes, plus de juvéniles que dans le premier groupe et une petite taille de ceux-ci. Si l'on place géographiquement ces ensembles, on remarque que le premier groupe correspond au tiers occidental du lagon et le deuxième, mise à part la station 11, au deux-tiers orientaux du lagon.

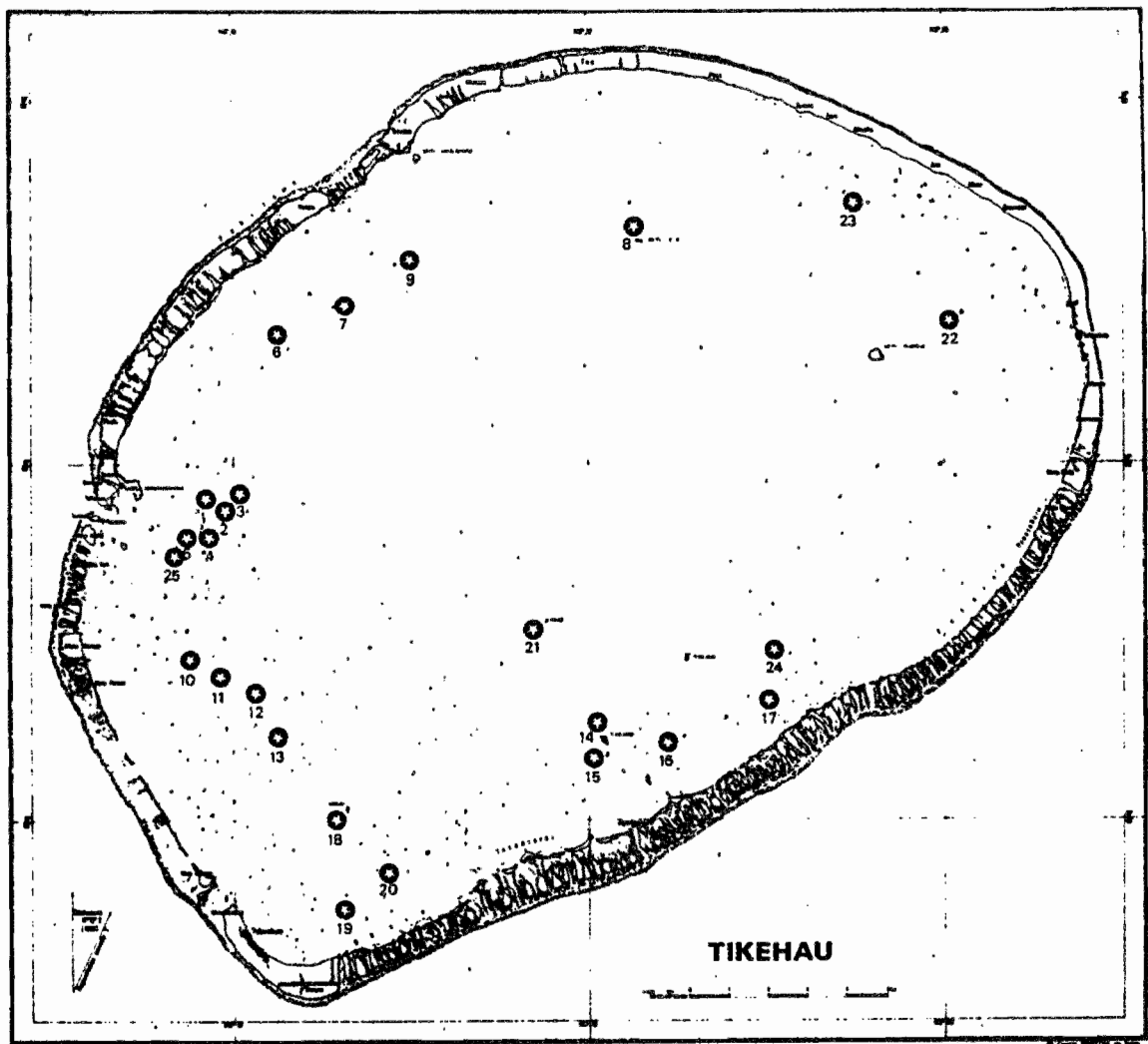


Figure 36 : Répartition des stations d'étude des juvéniles de *Naso brevirostris* dans le lagon de Tikehau

Tableau 20 : Nombre d'adultes, nombre et taille des juvéniles de *Naso brevirostris* observés aux 25 stations prospectées dans le lagon de Tikehau

STATION	ADULTES (nombre)	JUVENILES (nombre)	Lt JUVENILES (mm)
1	200	10	170
2	200	20	170
3	200	20	170
4	150	10	170
5	150	2	170
6	200	50	170
7	200	10	170
8	100	25	120
9	200	10	170
10	100	10	170
11	30	20	170
12	250	30	170
13	300	20	170
14	50	82	80
15	30	2	80
16	70	30	120
17	50	10	170
18	30	50	80
19	50	5	80
20	30	4	80
21	50	32	80
22	10	17	80
23	10	32	80
24	50	8	80
25	150	15	170

2.7. Discussion

2.7.1. La saison de ponte, facteurs de variation

Les poissons des récifs coralliens ont typiquement une saison de ponte étalée dans le temps (SALE, 1980), alors que les poissons des eaux tempérées se reproduisent dans un laps de temps beaucoup plus court et principalement à la fin de l'hiver (QASIM, 1955). Pour *Naso brevirostris*, nous avons montré que pour les années 1986-1987, la ponte s'est réalisée entre les mois de décembre et février. Rien ne montre que ce soit un phénomène constant d'une année sur l'autre et que bien au contraire, on doit s'attendre à des variations inter-annuelles importantes, tant en ce qui concerne la localisation du maximum de pontes que la durée effective de la saison de reproduction. Le seul indice valable dont nous disposons pour identifier les saisons antérieures à 1986-1987 est la courbe des variations de la c.p.u.e.. Nous avons vu en effet que les poissons sont pêchés au moment de leur présence sur les lieux de ponte. L'observation des figures montre qu'en 1982-1983, la ponte a dû commencer en novembre et se terminer en février. En 1983-1984, elle s'étale de novembre à mars. En 1984-1985, la présence de *Nason* sur les lieux de pêche va de novembre à mars. En 1985-1986, elle a lieu entre décembre et février. Ainsi, si en gros, la période de l'année est la même (été austral), la ponte dure de trois à cinq mois suivant les années.

Parmi les autres sources de variation du moment de la reproduction, la longueur de l'individu peut influencer. La taille de nos échantillons est trop faible pour que nous puissions vérifier cela mais il est connu que les individus les plus grands ont une saison de ponte plus étalée puisque la croissance se ralentissant, ils peuvent allouer davantage d'énergie à la fabrication de gamètes que les petits dont la croissance somatique exige encore une grosse part d'investissement énergétique (QUAST, 1968, GRIMES et HUNTSMAN, 1980, ROSS, 1984, CHABANNE, 1986). Cependant, il est possible qu'avec l'âge et la sénescence apparaissent des problèmes de viabilité des oeufs émis pour des raisons de maturation imparfaite et d'ovulations à problèmes.

La plupart des poissons tropicaux ont un rythme de ponte lunaire ou semi-lunaire, l'émission des oeufs ayant lieu à la période de la nouvelle lune et/ou de la pleine lune. Dans une récapitulation des données existantes en milieu corallien, JOHANNES (1978) montre que sur 71 espèces de poissons très étalées taxonomiquement, 23 pondent à la nouvelle lune, 34 à la pleine lune et 14 ont un rythme semi-lunaire. Parmi les Acanthuridae, il n'y a pas de règle : ROBERTSON *et al.* (1979) et ROBERTSON (1983) trouvent toutes sortes de rythme lunaire pour les onze espèces des genres *Acanthurus*, *Ctenochaetus*, *Paracanthurus* et *Zebrazoma* qu'ils ont suivis à Aldabra

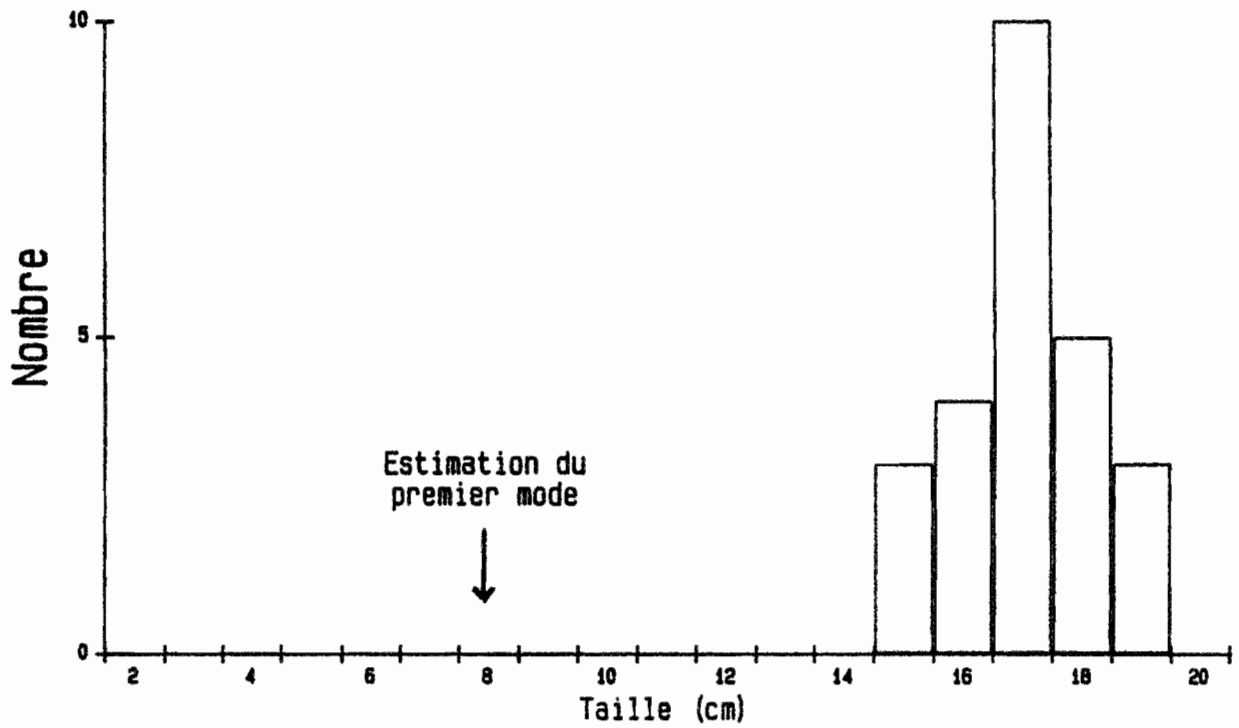


Figure 37 : Distribution des fréquences de taille des juvéniles de *Naso brevirostris* observé dans le lagon de Tikehau en mars-avril 1987

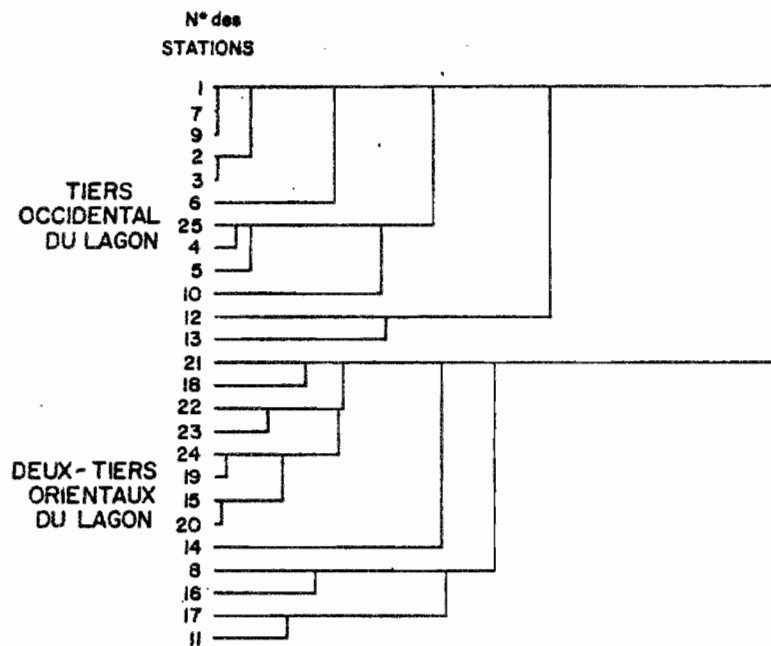


Figure 38 : dendrogramme obtenu après une classification ascendante hiérarchique sur les données de répartition des adultes et juvéniles de *Naso brevirostris* à Tikehau

et Palau. Dans le cas de *Naso brevirostris* à Tikehau, nous n'avons pas de données directes permettant de suivre l'évolution des indices classiques de maturité à l'intérieur d'un cycle lunaire. Toutefois, la c.p.u.e. est plus forte du dernier quartier à la nouvelle lune (cf. chapitre B). Si la corrélation ponte - c.p.u.e. est forte, cela nous permet de dire que vraisemblablement, *N. brevirostris* a un rythme de ponte lunaire, cette dernière se situant autour de la nouvelle lune. Pour la saison 1986-1987, le nombre de pontes déterminé par analyse du nombre d'ovocytes dans les ovaires correspond au nombre de cycles lunaires entre décembre et février (trois).

Enfin, la variabilité très importante du rapport gonadosomatique tout au long de l'année autorise à penser que si la période décembre-février est un pic de reproduction remarquable, il n'est pas exclu que d'autres individus émettent leurs gamètes en d'autres moments même si les chances de réussite des oeufs sont alors moins importantes.

2.7.2. Relations reproduction-environnement, réponses adaptatives de l'espèce.

En milieu tempéré, la localisation dans le temps de la saison de reproduction des poissons est fortement influencée par la température et la photopériode qui agissent par leur action sur les glandes endocrines (CRIM, 1982). En milieu tropical, les variations de ces deux facteurs au cours de l'année sont faibles et il est difficile de les relier directement à l'activité sexuelle. Toutefois, à Tikehau, *N. brevirostris* et plusieurs autres espèces pondent lors de l'été austral, c'est à dire quand la température du lagon est maximale, voisine de 29 °C (étendue annuelle : 26 °C en juillet à 29/30 °C en décembre) et quand la durée du jour est la plus longue, plus de 13 heures (étendue annuelle : 11 h en juin à 13h en décembre). Dans d'autres localités tropicales, JOHANNES (1978) indique que l'on observe des pics de ponte quand les températures sont à leur minimum (Jamaïque), à leur maximum (One Tree Island, Australie) ou entre les deux extrêmes (Hawaii et Madagascar).

A Tikehau, pendant les années 1986 et 1987, l'énergie lumineuse incidente a été mesurée en continu à terre. Ses variations représentées sur la figure 39, montre qu'elle varie du simple au double entre les mois de juillet et décembre (de 30 à 60 E/m²/jour). On pourrait y voir là un stimulus à la maturation des gonades.

Le vent et la courantologie ont retenu l'attention de plusieurs auteurs. Il a été noté qu'en plusieurs points du globe, la reproduction des poissons tropicaux se fait quand les courants sont favorables, avec par exemple l'apparition de gyres locaux (WATSON et LEIS, 1974) ou quand les vents dominants (e.g. alizés) sont à leur

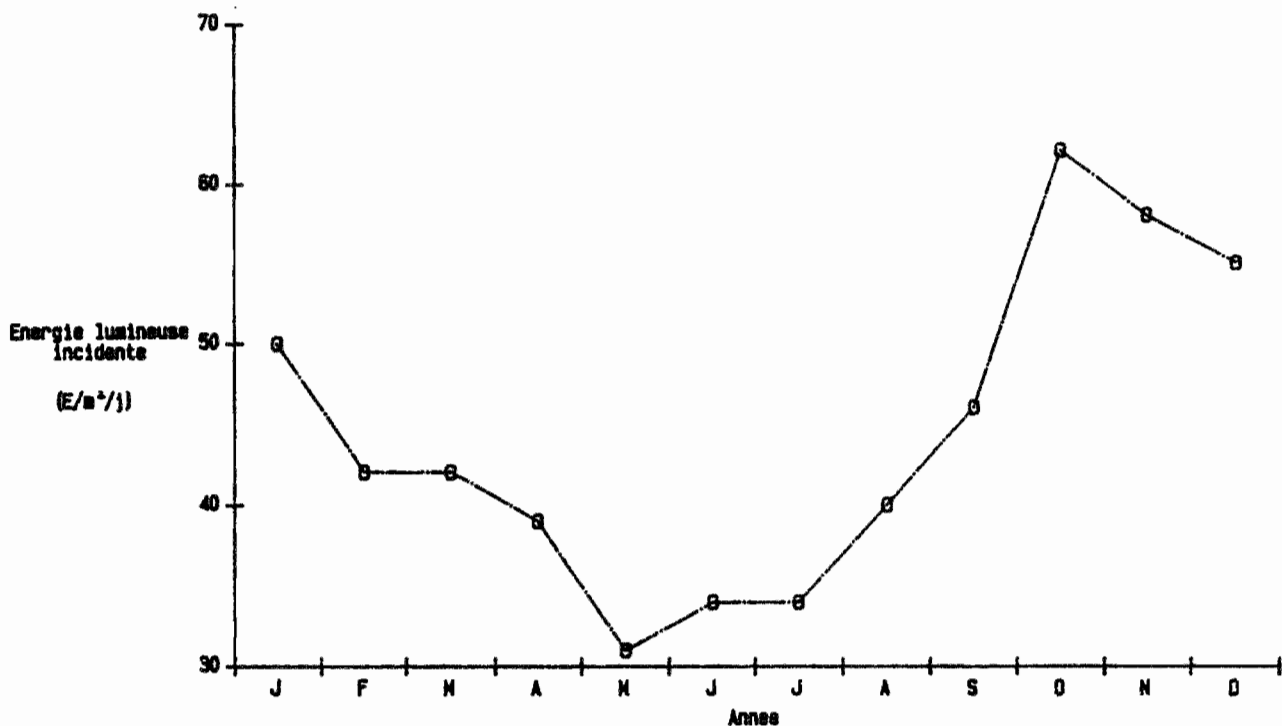


Figure 39 : Variations de l'énergie lumineuse incidente à terre mesurée sur l'atoll de Tikehau en 1986 et 1987 (CHARPY, non publié)

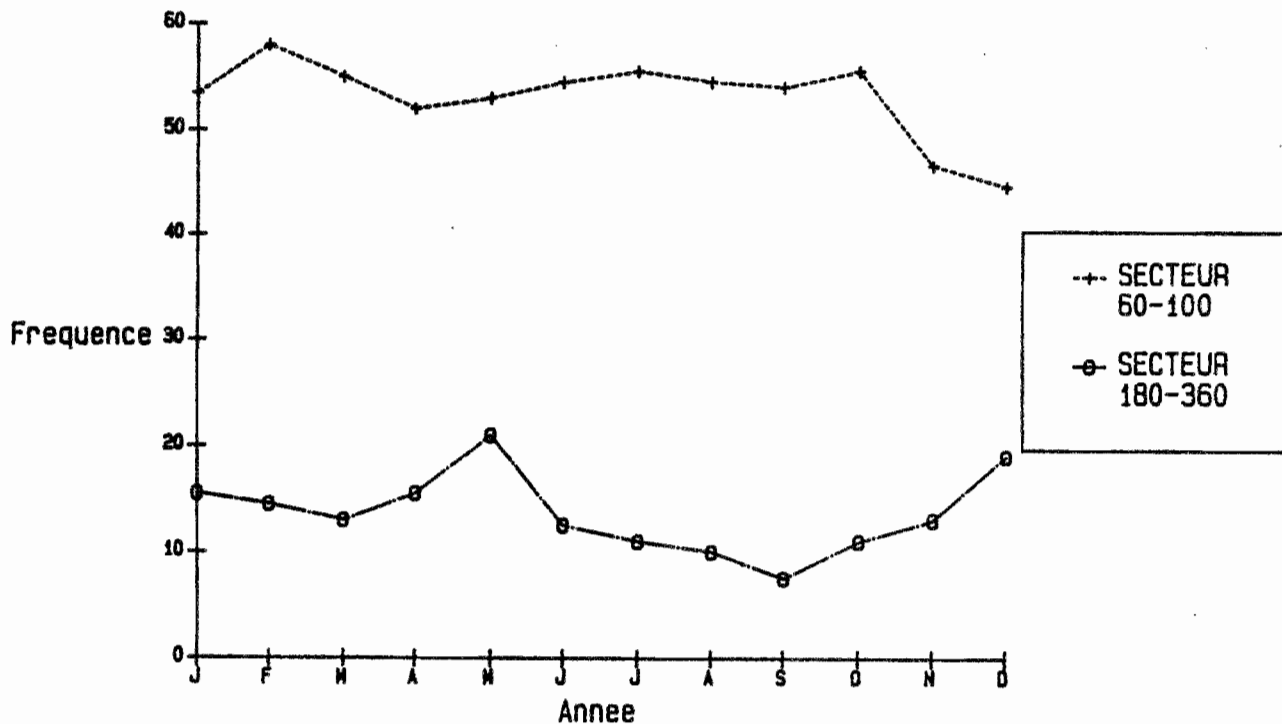


Figure 40 : Moyenne des fréquences mensuelles (période 1972-1983) des alizés (secteur 60°-100°) et des vents ayant une composante ouest (secteur 180°-360°) à Rangiroa (source : météorologie nationale, Tahiti-Faaa)

minimum. Ceci est vrai en Polynésie française car la plus grande partie des poissons se reproduit lors de l'été austral (GALZIN, 1985, CAILLART, pres. étude), c'est à dire quand les alizés d'est sont à leur plus faible intensité du fait de l'arrivée sur l'archipel de la zone de convergence du Pacifique Sud (ZCPS). La figure 40 montre la fréquence moyenne des vents suivant le mois de l'année pour la période 1976-1983. On observe que la saison de reproduction coïncide avec le moment où les alizés (secteurs 60 à 100 °) sont moins courants que sur l'année moyenne et quand les vents ayant une composante ouest sont les plus abondants. Cette dernière catégorie de vent est étudiée car c'est sous son influence que des larves exportées du lagon par les courants de la passe seront ramenées vers l'atoll. Bien qu'existant probablement, le rapprochement conditions météorologiques - ponte est difficile à établir de façon précise. Pour ce faire, il faudrait disposer de séries temporelles couvrant plusieurs dizaines d'années. A notre connaissance, aucun auteur n'a pu montrer avec succès qu'en milieu tropical il existe une corrélation entre le régime saisonnier des vents et la réussite du recrutement larvaire. En milieu tempéré, TAGGART et LEGETT (1987) ont réussi, par des méthodes mathématiques complexes, à montrer que sous une certaine conjonction de conditions de vent, de courant et de microzooplancton favorables, les larves de Capelan (*Mallotus villosus*) avaient une mortalité plus faible.

Parmi les facteurs biotiques, l'abondance en nourriture est un élément important. WOOTON (1973) et TOWNSHEND et WOOTON (1984) ont montré que chez deux espèces de poissons, le nombre de ponte en élevage est relié à la ration quotidiennement distribuée et que de faibles rations réduisent la proportion d'ovocytes à devenir vitellogéniques. Si la nourriture est importante pour les géniteurs, elle l'est également pour les larves pélagiques, particulièrement sensibles à ce facteur (CUSHING, 1972). A Tikehau, la concentration en phytoplancton et en zooplancton ne présente pas de cycle annuel régulier (CHARPY, non publié). Aussi, il est difficile d'établir une corrélation entre la reproduction et la quantité de proies disponibles. MUNRO et al. (1973) en Jamaïque et WATSON et LEIS (1974) à Hawaii n'ont également pas pu établir de liens entre la productivité planctonique et les pics de ponte observés.

La reproduction demande au poisson un effort énergétique important et surtout en milieu tropical où elle s'étale sur plusieurs mois. La réponse adaptative à cette demande en énergie se trouve dans une accumulation saisonnière de réserves qui, nous le verrons, prend un caractère particulier chez les Acanthuridae. De façon générale, le stockage de réserves lipidiques est un élément important du cycle des poissons et plus largement de beaucoup d'autres animaux (LOVE, 1970, SHUL'MAN, 1974, DERICKSON, 1976a). Ces réserves sont dites omentales car situées dans les replis du péritoine (l'épiploon). Leur utilisation est le plus souvent destinée à la fonction de reproduction (SHUL'MAN, 1974, WOOTON et EVANS, 1976,

HUNTER et LEONG, 1981) mais aussi à l'entretien métabolique (métabolisme de base plus éventuellement croissance somatique) quand on observe un appauvrissement saisonnier de la ressource en nourriture (DERICKSON, 1976b, GUILLEMOT et al., 1985) ou lors de migrations (DOTSON, 1978, GLEBE et LEGGETT, 1981). GUILLEMOT et al. (1985) montrent que de toutes façons, la limite n'est pas nette et que les graisses omentales accumulées par cinq espèces de Scorpaenidae servent autant à la reproduction qu'à l'entretien métabolique. Pour neuf espèces d'Acanthuridae, *Acanthurus glaucopariens*, *A. nigrofuscus*, *A. sohal*, *A. triostegus*, *A. xanthopterus*, *Ctenochaetus striatus*, *Prionurus punctatus*, *Zebrasoma veliferum* et *Z. xanthurum* de plusieurs zones coralliennes du monde, FISHELSON et al. (1985a) montrent que, outre les graisses omentales décrites ci-dessus, il existe chez ces poissons des réserves lipidiques directement associées aux gonades mâles et femelles et logées en arrière de la cavité abdominale (donc rétro-péritonéales), dans des poches triangulaires. Leur nature biochimique est particulière car on y trouve principalement des triacylglycéroles saturés ou mono-insaturés et pas de cholestérol. La composition de ces graisses (DWIR, in FISHELSON et al., op. cité), leur apparition juste avant la maturation et leur résorption au moment de la gamétogénèse indique que ce sont des appoints énergétiques destinés à supporter le stress reproductif à l'exclusion de toute autre fonction. Chez *Naso brevirostris* nous avons également remarqué l'existence de ces graisses ainsi que chez beaucoup d'autres espèces du lagon : des Lutjanidae (*Lutjanus fulvus*, *L. gibbus*), des Carangidae (*Caranx melampygus*, *Scomberoides lysan*, d'autres Acanthuridae et certains Serranidae (*Epinephelus microdon*), la liste n'est pas exhaustive. Pour mémoire, c'est lorsque les poissons sont les plus gras qu'ils sont appréciés des Polynésiens. Autrement, ils sont dits "maigres".

Le seul suivi du RGS et des stades sexuels montre des animaux matures jusqu'au mois de mai-juin alors que nous avons vu par l'étude du nombre d'ovocytes dans les ovaires, que la ponte était terminée au mois de mars. Cette observation nous permet d'introduire un concept original, celui de ponte-opportuniste. Présenter des gonades matures une bonne partie de l'année pourrait être une solution évolutive pour émettre le maximum de larves quand des conditions favorables se présentent. *Naso brevirostris* réagirait en ce sens car nous avons vu que sitôt la ponte terminée, les gonades étaient immédiatement régénérées comme pour pouvoir recommencer un nouveau processus. En l'absence d'un ou de plusieurs stimuli, la ponte ne s'est pas faite, et petit à petit, les gonades sont retournées à l'état de repos. Si l'on considère la saison 1984-1985, on constate que la présence des poissons sur les lieux de ponte a duré plus longtemps, vraisemblablement en raison de conditions favorables, plus tard dans l'année. Comme nous l'avons vu dans les premières lignes de ce chapitre, les conditions environnementales varient au cours de l'année même si c'est sur de faibles étendues. Montrer l'influence de certains facteurs abiotiques ou biotiques sur

le déterminisme de la reproduction des poissons en milieu tropical pourrait faire l'objet d'un nouvel axe de recherche et aiderait à la compréhension du fonctionnement des biocoenoses.

2.7.3. Le recrutement larvaire

La plupart des poissons des récifs coralliens ont un cycle vital constitué de deux parties : une première phase larvaire pélagique (LEIS et MILLER, 1976, SALE, 1980) puis une phase démersale où le poisson est associé au récif. La phase pélagique des Acanthuridae est peu connue. A partir d'observations sur des otolithes d'une espèce de *Naso* indéterminée de la Grande Barrière de Corail en Australie, BROTHERS et al. (1983) déterminent la durée de vie larvaire entre 11 et 12 semaines, à cinq jours près. Pour *Acanthurus triostegus*, RANDALL (1961a) estimait la durée de cette phase à 8 semaines. La vie pélagique d'autres familles de poissons récifaux s'étale de quelques semaines à plusieurs mois, avec de fortes variations à l'intérieur d'un taxon (JOHANNES, 1980, BROTHERS et al., op. cité, GOLDMAN et al., 1983, VICTOR, 1983). BARLOW (1981) indique que le poisson peut prolonger sa phase pélagique de quelques jours, voire de quelques mois, s'il ne rencontre pas de conditions favorables pour passer à la vie benthique. Si il n'a jamais été trouvé de larves dans le plein océan, SALE (1970) montre qu'à proximité des îles Hawaii (entre 5 et 50 km de la côte d'Oahu), les larves d'Acanthuridae se trouvent prises dans des gyres qui sans leur assurer un retour à la côte, les empêche de s'éloigner vers le Pacifique central. La limite inférieure de leur répartition bathymétrique est située à 150 m puisque l'on trouve fréquemment des larves dans les estomacs de *Katsuwonus pelamis* et *Thunnus albacares* qui se nourrissent respectivement au dessus des isobathes 50 et 150 m (REINTJES et KING, 1953, WALDRON et KING, 1963). Par contre, les larves de poissons-chirurgiens sont absentes des estomacs de thons qui se nourrissent sous cette limite de 150 m (*Thunnus alalunga* -IVERSON, 1962 et *T. obesus* -KING et IKEHARA, 1956). Les mécanismes du retour à la côte des larves est inconnu. Il doit se faire sous l'influence passive des courants et suivant les déplacements actifs de la larve. A Tikehau, les résultats obtenus lors de l'étude de la répartition des juvéniles dans le lagon, indique que ceux-ci rentrent probablement par les nombreux hoa de la côte Est (partie au vent de l'atoll) puisque c'est là qu'ils sont les plus nombreux. Au fur et à mesure de leur croissance, ils migrent vers les endroits du lagon où les conditions trophiques sont les meilleures. Plusieurs biologistes se sont intéressés aux modalités du recrutement larvaire d'espèces récifales et à leurs influences sur la population d'adultes. De façon générale, le recrutement est saisonnier et les larves arrivent sur le récif en plusieurs fois (WILLIAMS et SALE, 1981, VICTOR, 1983, WILLIAMS, 1983, MC FARLAND et al., 1985, MUNRO et WILLIAMS, 1985). Le plus souvent, le nombre de poussées est corréllé avec le nombre de pics de ponte. WILLIAMS (1983) remarque de très grandes

différences d'abondance de larves entre les diverses poussées de recrutement et conclut son travail en mettant en garde les chercheurs sur la grande variabilité du nombre de recrues arrivant sur le récif au sein d'une année donnée et entre les années. Ce résultat est confirmé par les études d'ECKERT (1984) et de SALE *et al.* (1984). Sur une série temporelle de 8 années, ROBERTSON (1988) montre que le nombre de recrues et le nombre d'adultes de plusieurs espèces d'Acanthuridae ne sont pas corrélés.

Quelles sont les conséquences pour la gestion de pêcheries, quels sont les facteurs qui contrôlent la taille de la population adulte ?

La première hypothèse avancée pour expliquer la composition de la population adulte est que le recrutement larvaire n'est pas limité par le nombre de larves, mais par les ressources disponibles pour celles-ci (revue dans SALE, 1980). Ce sont les interactions interspécifiques qui conditionneront l'abondance de poissons sur tel ou tel récif. Des études récentes ont suggéré que les recrues potentielles ne seraient pas en excès et que le milieu récifal ne serait pas limité en ressources (MUNRO *et al.*, 1973, WILLIAMS, 1980, DOHERTY, 1982, 1983, VICTOR, 1983, 1986, SHULMAN *et ODGEN*, 1987). Le recrutement serait donc le facteur limitant la taille de la population adulte et non pas la ressource disponible. MUNRO *et al.* (1973) ont notamment montré que sur des aires inexploitées par la pêche, la population d'espèces cibles variait considérablement d'une année à l'autre, conséquence probable de variations dans le nombre de recrues disponibles. Cette hypothèse est confirmée à Tikehau où, à effort de pêche égal, les quantités capturées varient parfois du simple au triple suivant les saisons et pour les principales familles exploitées (Lethrinidae, Lutjanidae, Acanthuridae, Serranidae). La première application pour le gestionnaire de la ressource halieutique est qu'une grande prudence sera de mise, au moment de l'utilisation des modèles déterministes et stochastiques dont l'hypothèse de travail est un recrutement constant et illimité. Si l'on fait le point des connaissances actuelles, la relation stock-recrutement en milieu tropical est encore inconnue et semble difficilement prévisible, étant liée à la fois à des phénomènes hydro-climatiques, climatiques et biologiques (revue dans RICHARDS *et LINDEMAN*, 1987). Comme nous l'avons signalé auparavant, il est très important de comprendre l'influence de ces paramètres sur le recrutement et sa variabilité pour pouvoir gérer efficacement les stocks. Allant plus loin, GETZ *et al.* (1987) suggèrent que l'estimation de la Prise Maximale Equilibrée est davantage influencée par la densité de la relation stock-recrutement, notamment par le taux de chute des recrues quand le stock est à un faible niveau, que par l'influence directe de la variabilité environnementale sur la procédure de recrutement.

Une autre question peut se poser. Un atoll réagit-il comme

un système clos ou y a-t-il des échanges entre les stocks de plusieurs atolls ? Si ceux-ci existent, ils doivent se faire durant la phase pélagique car un adulte benthique ne le peut pas. JOHANNES (1978) voit dans la libération des oeufs dans le plein océan une solution pour échapper à la prédation des planctonophages. LEIS (1981) confirme ce point de vue en montrant par échantillonnage que le lagon de Lizard Island (Australie) n'est pas un bon refuge pour les larves de plusieurs familles, notamment celles d'Acanthuridae, en dépit de certains avantages (abondance de nourriture, faible profondeur). BARLOW (1981) soutient que cette stratégie de reproduction est adaptée en priorité à la dissémination, plutôt qu'à la fuite des prédateurs. Ceci se conçoit dans le cas de Tikehau, car le lagon d'un volume d'environ 10 000 km³ forme une cuvette suffisamment vaste, profonde et avec de nombreux espaces sédimentaires, pour qu'une larve puisse s'y développer sans rencontrer de planctonophage. Du fait du relatif voisinage des atolls de l'archipel des Tuamotu et de la longue vie pélagique des larves (1 à 2 mois et demi), il n'est pas impossible que, poussées par des courants favorables, des larves puissent parcourir les 20 à 50 km qui séparent les îles entre elles. Etant donné le sens des vents dominants, la dispersion doit se faire de l'Est vers l'Ouest. Ainsi, à Tikehau, une partie des recrues peut provenir de l'atoll de Rangiroa, voisin de 25 km et situé à l'Est comme une partie des larves produites par les géniteurs de Tikehau peut aller coloniser les récifs d'îles voisines (i.e. Mataiva). Partant d'une base de réflexion identique, SHAKLEE (1984) a montré qu'il n'y a pratiquement pas de différenciations génétiques entre la même espèce (*Stegastes* sp.) prise dans différentes îles de l'archipel des Hawaii. Le problème est de connaître ces proportions et de voir si un atoll est un écosystème auto-régénéré ou si il est tributaire de la production de larves d'autres atolls. Actuellement, nous n'avons pas les moyens de répondre. Pour ce faire, il faudrait procéder à des études de variabilité génétique entre les différents peuplements ichtyologiques lagunaires des Tuamotu et opérer des prélèvements extensifs de zooplancton au moment où les larves sont supposées se disséminer (janvier - mars).

Sur une échelle beaucoup plus vaste, la spécialisation des larves des poissons récifaux à la vie pélagique et la relative homogénéité de la faune de la province Indo-Pacifique ont fait s'interroger certains auteurs sur l'occurrence d'une dissémination trans-Pacifique. LEIS (1984, 1985) émet l'hypothèse qu'il existe un potentiel de dispersion des larves pélagiques de l'Indo-Pacifique vers l'Est-Pacifique via le Pacifique Central. Cela n'a jamais été montré par la capture de larves en pleine mer avec, il est vrai, un très faible effort d'échantillonnage. Par contre, SCHELTEMA (1975) et SCHELTEMA et WILLIAMS (1983) ont prouvé la dispersion à grande échelle des mollusques en prélevant des larves très loin de toute côte. Par ailleurs, SPRINGER (1982) (in LEIS, 1985) fait remarquer que les taxons possédant des larves pélagiques sont bien distribués dans la province Indo-Pacifique, contrairement aux espèces à larves

benthiques. LEIS (1984) expose une deuxième théorie dite de vicariance pour expliquer la dispersion des genres : il y aurait eu colonisation de proche en proche d'îles coralliennes ayant existé il y a de ça quelques dizaines de millions d'années. Cette hypothèse est cohérente avec les événements géologiques survenus le long de certaines dorsales océaniques, mais en opposition avec les résultats de DANA (1975) qui indiquent que vraisemblablement, la faune de cette province serait relativement jeune car âgée de moins de 5 000 ans.

Les discussions développées ci-dessus posent davantage de questions qu'elles ne permettent d'en résoudre. Nous touchons là en effet à un point encore obscur de la biologie des poissons des récifs coralliens. La connaissance du déroulement de la vie pélagique des larves, de leur pouvoir de dissémination demeure un vaste champ d'investigations.

2.7.4. La fécondité

La détermination du nombre annuel d'oeufs émis chez les poissons à ponte multiple est un problème délicat. Il existe de nombreux exemples dans la littérature où, ignorant la multiplicité des pontes, la fécondité réelle a été largement méséstimée et a conduit à des erreurs importantes dans la gestion de stocks halieutiques.

La méthode employée pour déterminer la fécondité des femelles de *Naso brevirostris* avait déjà été utilisée par CONOVER (1985). Cet auteur a d'ailleurs pu vérifier *in situ* et en élevage sa validité. Il trouve dans chaque cas un même nombre de ponte, mais un nombre d'oeufs produit en laboratoire supérieur à celui obtenu en milieu naturel. Ce dernier point s'explique par la différence de rations alimentaires (WOOTON, 1973, 1979, 1982). La méthode indique que la fécondité annuelle peut être estimée par la différence entre le nombre total d'ovocytes (recrutement + matures) présents dans la gonade juste avant la saison de ponte, et le nombre d'ovocytes du stock de recrutement retenus vers la fin de celle-ci. Notons que la technique est, dans une certaine mesure, tributaire des dates d'échantillonnages et que l'on ne peut que gagner en précision en augmentant la fréquence des prélèvements. La division du nombre total d'ovocytes pondus par le nombre moyen d'ovocytes du dernier mode pendant la période de ponte, donne une estimation du nombre d'émissions d'oeufs.

Une de nos hypothèses de travail est que le stock d'ovocytes de recrutement est complètement formé juste avant la saison de reproduction, et que de nouveaux ovocytes ne sont pas générés et ajoutés à la réserve d'ovocytes de recrutement au fur et à mesure où des ovocytes matures sont émis. Le fait que cette réserve décroisse continuellement lors de la ponte nous conforte dans cette hypothèse.

Chez d'autres espèces de poissons, cela a été montré par des techniques fondamentales (JONES, 1978, BAGGERMAN, 1980, CONOVER, 1985). CLARK (1925) chez *Leuresthes tenuis* et TAYLOR et DiMICHELE (1980) pour *Fundulus heteroclitus* remarquent une proportion d'ovocytes de recrutement relativement constante, et concluent à une régénération régulière du stock de recrutement. Dans notre cas, la proportion d'ovocytes de recrutement dans le nombre total d'ovocytes était, respectivement, pour les mois de novembre, décembre, janvier, février de 0,66 ; 0,53 ; 0,52 ; 0,42 ; soit une diminution peu marquée alors que dans le même temps, le nombre total d'ovocytes a diminué d'un facteur de 2,9. Cela montre que la comparaison des proportions d'ovocytes dans les ovaires au cours de la saison de ponte peut ne pas refléter les changements en valeurs absolues.

Conclusion : de l'oeuf à l'adulte

Si la fécondité est une donnée utile, le nombre d'adultes qui resultera des fécondations en est une autre, beaucoup plus importante pour le gestionnaire. Dans le cadre de notre étude, quelle proportion des 160 000 oeufs émis par la femelle moyenne donnera des nouvelles recrues pour la pêcherie ?

Partant d'un modèle de calcul de mortalité conçu par PETERSON et WROBLEWSKI (1984), MC GURCK (1986a, 1987) suggère que la mortalité naturelle des oeufs et des larves pélagiques des poissons peut être reliée au poids sec de l'organisme suivant la formule empirique :

$$M = 2,2 \times 10^{-4} \times W^{-0,85}$$

avec M : Mortalité naturelle en jours⁻¹

W : Poids sec en grammes

Quand le poisson est passé au stade juvénile (après résorption du sac vitellin), sa mortalité naturelle peut s'expliquer par le modèle de PETERSON et WROBLEWSKI (1984) :

$$M = 5,26 \times 10^{-3} \times W^{-0,25}$$

Ces formules ne tiennent pas compte de la mortalité causée par l'absence irréversible de nourriture. Etant données les faibles conditions trophiques dans l'océan, nous prendrons pour l'estimer, la plus forte des valeurs proposées par MC GURCK (1986b), c'est à dire 25 %. Les calculs présentés dans le tableau 21 estiment qu'une fois la phase pélagique terminée, seuls restent en vie 7 750 jeunes sur les 160 000 oeufs produits, soit une première diminution d'environ 95 %. Comme les larves sont disséminées dans l'océan, il faut pour obtenir le nombre de jeunes arrivant effectivement sur le

Tableau 21 : Estimation des mortalités naturelles durant les différentes phase larvaires pélagiques : diminution du nombre de propagules entre les phases (Perte) et diminution totale (Cumul)

Phase	Durée (jours)	Réf	Poids sec (grammes)	Mortalité (jours ⁻¹)	Nombre d'oeufs	Perte (%)	Cumul (%)
					160 000		
Oeufs	2	A					
Larves	7	A	$3,0 \cdot 10^{-4}$	$2,2 \cdot 10^{-1}$	17 000	89	
Juveniles pélagiques	80	C			12 750	25	94
		B	$5,0 \cdot 10^{-1}$	$6,2 \cdot 10^{-3}$	7 750	42	95

Références : A - MC GURCK (1986a)
 B - PETERSON et WROBLENSKI (1984)
 C - MC GURCK (1986b)

Tableau 22 : Pourcentages de survie des larves après le recrutement, obtenus en milieu corallien

Espèce	Recrues survivantes après :		Localité	Référence
	un mois	un an		
Haemulidae				
<i>Haemulon flavolineatum</i>	10 %	0,1 %	Caraïbes	5
Pomacentridae				
<i>Pomacentrus</i> sp.	80 %	-	Australie	1
<i>Pomacentrus amboinensis</i>	80 %	-	Australie	1
<i>P. flavicauda</i>	-	20 %	Australie	2
<i>P. wardi</i>	-	75 %	Australie	3
Labridae				
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	28 %	2 %	Caraïbes	4

REFERENCES

- 1 - WILLIAMS (1980)
- 2 - DOHERTY (1982)
- 3 - DOHERTY (1983)
- 4 - VICTOR (1986)
- 5 - SHULMAN et OGDEN (1987)

récif, multiplier le nombre trouvé par la probabilité qu'a une larve de rencontrer un biotope favorable à son passage à la vie benthique. Cette probabilité nous est inaccessible et de plus, nous ne savons pas dans quelle mesure le stock ichtyologique de Tikehau est dépendant de celui des atolls voisins.

WILLIAMS (1980), DOHERTY (1982, 1983), VICTOR (1986) et SHULMAN et OGDEN (1987) se sont intéressés au taux de survie des jeunes recrues une fois la phase pélagique terminée. Les résultats indiqués dans le tableau 22 sont très disparates. Ainsi, après un mois de vie benthique, il ne reste que 10 % des jeunes de *Haemulon flavolineatum* (SHULMAN et OGDEN, 1987) contre 80 % de deux espèces de Pomacentridae (WILLIAMS, 1980). Un an plus tard, SHULMAN et OGDEN (op. cité) calculent que seuls 0,1 % des recrues demeurent et VICTOR (1986) estime une proportion de 2 % pour *Thalassoma bifasciatum*. Si l'on regarde les longueurs moyennes au moment de la fin de la phase pélagique, on note que *H. flavolineatum* mesure 5 mm (MC FARLAND et al., 1985) ; *T. bifasciatum*, 10 mm (VICTOR, 1986) et *Pomacentrus* sp. 14 mm (BROTHERS et al., 1983). La différence entre les taux de survie peut alors s'expliquer par ces différences de longueur : les poissons les plus petits conviennent à une gamme plus étendue de prédateurs, et leur taille les empêche de se prémunir efficacement de ceux-ci (vision, fuite). *Naso brevirostris* mesurant environ 30 mm à la fin de sa vie pélagique, on peut estimer que sa survie post-recrutement larvaire sera meilleure que les autres espèces étudiées, sans pour autant pouvoir préciser davantage.

3. RELATION TAILLE - POIDS

En biologie des pêches, la longueur est le paramètre le plus souvent utilisé pour caractériser un poisson. Sa mesure ne nécessite qu'un matériel restreint et même dans des conditions de stabilité précaires, on peut l'acquérir avec un minimum d'erreur. Pour les calculs de production, il faut pouvoir convertir cette mesure en poids.

3.1. Matériel et méthode

De décembre 1985 à février 1987, 350 couples de données longueur à la fourche - poids ont été mesurés. Les prélèvements de poissons étaient fait chaque mois pour atténuer les variations de la condition. Sur ces 350 couples, 122 provenaient de poissons mâles et 228 de femelles. La formule la plus utilisée pour décrire la relation entre la longueur et le poids est le modèle allométrique qui s'écrit :

$$W = b L^a \quad (6)$$

Vu le peu de différences entre les modèles allométriques mâles et femelles, nous pourrions utiliser pour décrire la relation taille - poids moyenne de *Naso brevirostris*, l'équation calculée à partir des échantillons mâles et femelles confondus :

$$W = 3,81.10^{-5}.L^{2,85} \quad (10)$$

Dans le tableau 24, la correspondance longueur - poids est indiquée par intervalle de taille de 10 mm, et à l'intérieur de l'étendue de nos données (de 180 à 350 mm). Malgré la valeur élevée du coefficient de corrélation (0,95), l'extrapolation sera toujours dangereuse en dehors de cette gamme de valeurs.

4. CROISSANCE

La connaissance de la croissance en poids moyenne individuelle des espèces exploitées est une donnée de base pour l'étude de la dynamique de ces populations car elle régit l'augmentation de biomasse d'un stock (DAGET et LE GUEN, 1978). Dans notre cas, il est impossible de déterminer directement la relation âge - poids. Aussi devons-nous d'abord expliciter la relation âge-longueur puis transformer celle-ci en relation âge - poids grâce à la clef taille - poids préalablement établie.

4.1. Généralités

De par l'absence de conditions du milieu bien tranchées, l'étude de la croissance est souvent délicate en milieu tropical. Pour déterminer ses lois, deux grands types de méthodes sont à la disposition du chercheur :

- La méthode directe qui consiste à lire des marques à périodes déterminées sur les structures dures du poisson (vertèbres, rayons de nageoire, écailles, otolithes,...), et ainsi obtenir directement des données âge-poids ou âge-longueur. Si en milieu tempéré l'alternance saison froide - saison chaude provoque des rythmes de dépôt bien marqués et à période connue sur les parties dures, il n'en est pas toujours de même sous les tropiques. Une des caractéristiques des lagons d'atolls est l'absence de variabilité des paramètres physico-chimique. Dans ce milieu, les marques sont confuses et leur interprétation est malaisée. L'application de cette méthode demande en outre des moyens matériels et en temps importants.

- La méthode indirecte utilise l'analyse des structures de taille et plus particulièrement la composition en longueur de la

Tableau 23 : Valeurs des paramètres de la relation taille (mm) - poids (g) de *Naso brevirostris* $W = bL^a$ (S_a : écart-type de a ; r : coefficient de corrélation).

	Nombre	Etendue (mm)	a	S_a	b (x 10^{-5})	r
Mâles	122	180-350	2,83	0,07	4,38	0,97
Femelles	228	180-320	2,84	0,07	3,98	0,93
Total (M+F)	350	180-350	2,85	0,05	3,81	0,95

Tableau 24 : Poids rétro-calculés à partir des longueurs de *Naso brevirostris* de l'intervalle d'étude, suivant la formule $W = 3,81 \cdot 10^{-5} \cdot L^{2,85}$

L (mm)	W (g)	L (mm)	W (g)	L (mm)	W (g)
180	102	240	231	300	436
190	119	250	260	310	479
200	137	260	290	320	525
210	158	270	323	330	573
220	180	280	359	340	624
230	205	290	396	350	677

population. En milieu tropical, ces études sont parfois gênées par le fait que la reproduction n'est pas localisée à un moment précis de l'année et s'étale sur plusieurs mois. Il devient ainsi difficile de distinguer des cohortes et l'intervalle de temps les sépare. Cependant, si une étude biologique préalable a permis de cerner les pics de ponte et leur répartition dans le temps, cette méthode est tout à fait applicable.

Citons encore deux autres méthodes utilisables pour déterminer la croissance, mais d'un coût élevé :

- le marquage : sa réussite dépend beaucoup du poisson étudié. Si le poisson est trop fragile et le matériel de marquage inapproprié, les essais échouent du fait d'un fort taux de mortalité lors de l'opération de marquage ou parce que la chair du poisson est trop tendre pour tenir une marque. Pour *Naso brevirostris*, nous n'avons pu expérimenter cette méthode car il était difficile de capturer des animaux vivants, les techniques habituelles (ligne, filet) étant inutilisables. ROBERTSON *et al.* (1979) et ROBERTSON (1983) ont réussi à marquer des Acanthuridae en les capturant au fusil sous marin, utilisant pour cela une flèche affinée et dépourvue d'ardillon. Le stress dû à cette capture est, d'après ces auteurs limité. Dans le lagon de Tikehau, une expérience de marquage-recapture est en place sur un Serranidae, *Epinephelus microdon*. Elle donne d'ores et déjà d'excellents résultats (MORIZE et CAILLART, 1987).

- l'élevage : cette méthode ne peut être utilisée qu'à titre comparatif car les contraintes qu'exercent la captivité sur la croissance sont inconnues. C'est pourquoi nous n'avons pas jugé utile de poursuivre une expérience dont les premières phases de son déroulement ont fait apparaître de grosses difficultés d'ordre logistique.

4.2. Le modèle de croissance

Le modèle choisi pour décrire la croissance de *N. brevirostris* pendant la phase exploitée est celui de Von BERTALANFFY (1938). Il s'écrit :

$$L(t) = L_{\infty}(1 - \exp(-K(t-t_0))) \quad (11)$$

où : $L(t)$: longueur à l'instant t
 L_{∞} : longueur théorique à un âge infini
 K : coefficient de croissance
 t_0 : âge théorique où la longueur est nulle

Ce modèle est très utilisé en biologie pour traduire la

croissance d'organismes appartenant à des groupes aussi divers que les Mollusques, les Arthropodes ou les Poissons. Les critiques les plus couramment formulées au sujet de ce modèle concernent la qualité de l'ajustement de la naissance à l'âge maximum (DURAND, 1978), en particulier pour les jeunes individus. Pour ces derniers, la courbe de GOMPERTZ (*in* DAGET, 1980) est généralement mieux adaptée.

Dans notre cas, comme dans la quasi totalité des études similaires, l'équation de Von Bertalanffy suffit pour décrire la croissance de la phase exploitée, en gardant bien à l'esprit les deux points suivants : les coefficients K , L_{∞} et t_0 sont des paramètres d'ajustement. En dépit de leurs appellations respectives (coefficient de croissance, longueur asymptotique), ce ne sont que des artefacts mathématiques dont la relation avec des faits biologiques ne peut être établie a priori. Ceci vaut en particulier pour le L_{∞} que nombre d'auteurs assimilent à la longueur maximale que le poisson peut atteindre dans ses dernières années. Le deuxième point concerne les limites d'études : l'extrapolation en dehors des longueurs observées et utilisées pour le calcul de la relation peut conduire dans certains cas, à des erreurs.

4.3. Matériels et méthodes

4.3.1. La méthode directe : lecture des otolithes

La technique utilisée consiste à compter les microstries sur des coupes fines d'otolithes et plus particulièrement de sagittae. On appelle microstrie une structure bipartite constituée d'une bande d'aspect clair composée d'une maille calcifiée de matière organique et d'une bande opaque plus fine composée de fibres organiques denses et non calcifiées. La sagitta est l'un des trois otolithes, pièces calcaires localisées de chaque côté de la tête du poisson, dans l'oreille interne, organe de l'équilibre. C'est l'otolithe de plus gros. Comme toutes les pièces osseuses, la sagitta croît pendant la vie de l'animal. Cette croissance se fait par le dépôt de couches concentriques s'appuyant sur un noyau. La formation des couches est périodique et liée au métabolisme du calcium. Ainsi, les facteurs biotiques (alimentation, reproduction) et abiotiques (température, salinité, pH, concentration en sels dissous) peuvent influencer directement ou indirectement la calcification. Le rythme circadien laisse également son "empreinte" sur la sagitta : il y a contraste entre la qualité chimique des dépôts effectués pendant les phases d'activité (à métabolisme important) et de repos.

PANNELLA (1971, 1974) fut le premier à suggérer qu'il existait une période de dépôt des stries journalière. Ce postulat a été repris par un grand nombre de chercheurs et redémontré moyennant la pose de certaines limites (revue dans CAILLART *et al.*, 1986) : l'hypothèse "une strie = un jour" n'a pu être établie que pour les

juvéniles d'un grand nombre d'espèces. A partir de la première maturité, seuls WILD et FOREMAN (1980) ont pu montrer, grâce à une méthode de marquage chimique des otolithes à la tetracycline, que le rythme de dépôt des microstries chez *Thunnus albacares* était quotidien. Pour d'autres espèces, certains auteurs ont pu vérifier que pour un poisson adulte, des arrêts de croissance peuvent amener à sous-estimer l'âge réel estimé par le comptage des microstries. Ainsi, en comparant les marques journalières aux marques saisonnières connues sur les otolithes de *Pseudotolithus elongatus*, LE GUEN (1976) a montré que l'âge des adultes peut être sous-estimé de plus de 30 %. BROTHERS et al. (1976) ont montré que par cette méthode, l'âge réel de *Merluccius angustimanus* adulte (entre 7 et 13 ans) pouvait être minoré de 2 à 3 ans.

En gardant à l'esprit ces restrictions, nous avons étudié 57 otolithes de *Naso brevirostris* de la façon suivante : le sagitta est prélevé en faisant une coupe transversale de la boîte crânienne, juste au dessus des globes oculaires. Une fois extrait, l'otolithe est lavé puis conservé sans précautions particulières jusqu'à son traitement. Plus tard, l'otolithe est inclus dans de la résine polyester et on procède ensuite à une coupe transversale en passant impérativement par le noyau. Une coupe fine d'environ 100 µm d'épaisseur est ensuite obtenue. Afin d'augmenter les contrastes entre les parties calcifiées et les parties organiques, une série d'attaques ponctuelles à l'acide chlorhydrique à 10 % est effectuée sous une loupe binoculaire. Les microstries sont comptées sous immersion au microscope optique, en grossissant la coupe 1000 fois. On trouvera davantage de détails sur cette méthode dans BROUARD et al. (1983) et CAILLART et al. (1986). Cette façon de procéder diffère de celle recommandée par PANNELLA (1971) par le fait qu'il n'y a pas emploi de papier acétate pour révéler l'empreinte des microstries "en négatif".

On obtient ainsi pour chaque poisson une donnée longueur-nombre de microstries qui, en supposant qu'une strie est déposée chaque jour, équivaut à une donnée longueur-âge.

L'ajustement du modèle de Von Bertalanffy aux données âge - longueur se fait par la méthode des moindres carrés, mise au point par TOMLINSON et ABRAMSON (1961) et reprise par PEREIRO (1977). Son principe est le suivant : pour estimer les paramètres L_{∞} , K et t_0 de l'équation de Von Bertalanffy, on minimise l'expression ϕ :

$$\phi = \sum_1^n (L_i - L_{\infty} (1 - \exp (-K (t_i - t_0))))^2 \quad (12)$$

où L_i est la longueur du poisson à l'âge t_i , i variant de 1 à n , n étant le nombre de couples de données pris en compte pour le calcul.

Pour ce faire, on annule les dérivées partielles de Φ par rapport au trois paramètres que l'on cherche à calculer (L_{∞} , K et t_0). On obtient ainsi un système de trois équations à trois inconnues que les moyens informatiques nous permettent de résoudre par itérations.

4.3.2. La méthode indirecte : analyse des histogrammes de fréquence de longueur.

Pour déterminer les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy à partir des structures de taille, nous avons utilisé la méthode de PETERSEN.

Son principe repose sur le suivi temporel du déplacement des modes des histogrammes de fréquence de tailles. On attribue un âge relatif à chaque mode, ce dernier étant supposé correspondre à une cohorte. En mesurant la vitesse de déplacement des modes, on obtient une estimation de la croissance moyenne des individus de la cohorte dans la période étudiée. La mise en oeuvre du calcul se fait en plusieurs étapes :

a - décomposition des histogrammes de fréquences en longueur. Dans notre cas, les distributions des captures de la pêche sont plurimodales, en général trimodales. En supposant à l'origine que la distribution de chaque cohorte est normale, le programme NORMSEP (ABRAMSON, 1971) permet d'individualiser les sous-distributions assimilées à des cohortes, à l'intérieur de la distribution totale. La distribution théorique est ensuite comparée à la distribution originale par un test du χ^2 qui, dans le cadre de notre étude, a confirmé à chaque fois l'hypothèse de départ (seuil de risque : 95 %).

b - une fois les modes isolés, il faut les rattacher à des cohortes. Pour cela, nous sommes amenés à faire des hypothèses quant à l'intervalle de temps qui sépare les modes, puis pour donner un âge absolu aux cohortes, à donner une date de naissance moyenne aux poissons. Les résultats présentés dans le chapitre sur la biologie de la reproduction nous permettent de fournir ces données :

Nous avons vu que la ponte est un phénomène saisonnier. Elle se déroule une fois par an, sur une période de trois mois et en trois séquences. Il en résulte probablement une cohorte issue de trois vagues de recrutement larvaire. Au début de la vie benthique du poisson, les différences de longueur entre ces trois cohortes dont la date de naissance est espacée d'un mois peuvent être sensible mais la croissance se ralentissant ensuite, ces trois groupes auront des distributions qui se recouvrent pour ne former plus tard qu'un groupe modal. On peut donc s'attendre à ce qu'à partir de l'âge de un an environ, la structure démographique de la population

soit composée de plusieurs modes, plus ou moins étalés et espacés d'un an.

La reproduction est étalée sur trois mois, de décembre à février. Nous pouvons envisager comme date de naissance moyenne le 15 janvier.

Une fois ces hypothèses établies, nous avons traité les échantillons en longueur des captures mesurés entre décembre 1985 et février 1987, soit 12 distributions mâles et femelles (figures 16 et 17 - chap. B). A ces échantillons provenant de la pêche commerciale, nous avons ajouté, pour le traitement, des échantillons provenant de pêches expérimentales de juvéniles. Pour ces derniers, le sexe n'est pas discernable. En nous appuyant sur le fait que pour ces jeunes âges les différences en longueur inter-sexuelles sont vraisemblablement faibles, ces distributions ont été prises en compte pour le calcul de la croissance des mâles et pour celui des femelles.

Après le traitement préliminaire des échantillons, nous disposons de couples de données âge - longueur auxquels seront ajustés un modèle de Von Bertalanffy par la méthode des moindres carrés décrite dans le chapitre précédent (minimisation de Φ , équation (12)).

L'application de la méthode de PETERSEN impose une certaine part de subjectivité et fait appel au discernement du chercheur. En effet, il est souvent difficile de distinguer les modes dans les distributions de fréquence. Ceci vaut en particulier pour les classes d'âge les plus anciennes. En général, la progression des jeunes classes sur l'axe des longueurs sera visible sans trop de difficultés. Par contre, étant donné que la vitesse de croissance diminue quand la taille augmente, la distance entre des cohortes des vieilles classes d'âge sera faible et l'on peut s'attendre à ce qu'elles se recouvrent de façon plus ou moins discernable. A ceci s'ajoute le fait qu'avec le temps, la variance de la distribution d'une cohorte augmente et accentue ainsi le phénomène de chevauchement des classes.

4.4. Résultats

4.4.1. L'ostéochronologie

Les résultats des lectures d'otolithes sont présentés dans le tableau 25. L'ajustement d'un modèle de Von Bertalanffy à ces couples âge - longueur donne les résultats suivants :

pour les mâles et pour des longueurs comprises entre 165 et 330 mm :

Tableau 25 : Résultat des lectures d'otolithes de *Naso brevirostris* à Tikehau (âge = Nb de stries / 365)

FEMELLES			MALES		
Longueur (mm)	Nb de stries	Age (a)	Longueur (mm)	Nb de stries	Age (a)
180	157	0,43	165	154	0,42
180	184	0,50	180	150	0,41
185	144	0,40	185	144	0,40
190	156	0,43	185	193	0,53
190	187	0,51	190	187	0,51
190	192	0,53	210	231	0,63
190	435	1,19	215	606	1,66
195	190	0,52	227	410	1,12
195	193	0,53	240	210	0,57
200	181	0,50	240	231	0,63
205	225	0,62	240	335	0,92
210	201	0,55	245	244	0,67
210	296	0,81	270	469	1,28
222	330	0,90	270	564	1,54
228	234	0,64	280	434	1,19
237	684	1,87	280	450	1,23
239	460	1,26	280	520	1,42
240	455	1,25	290	440	1,21
243	539	1,48	290	467	1,28
247	405	1,11	290	790	2,16
250	547	1,50	300	553	1,51
260	492	1,35	310	508	1,39
260	548	1,50	310	577	1,58
260	606	1,66	310	600	1,64
262	342	0,94	310	697	1,91
280	420	1,15	330	659	1,80
280	427	1,17			
280	471	1,29			
285	645	1,77			
305	825	2,26			

$$L(t) = 305,1 (1 - \exp(-1,81 (t + 0,07))) \quad (13)$$

pour les femelles dont la taille se situe entre 180 et 305 mm :

$$L(t) = 289,0 (1 - \exp(-1,20 (t + 0,42))) \quad (14)$$

Les intervalles de confiance ($p \geq 0,95$) des estimateurs L_{∞} , K , t_0 sont indiqués dans le tableau 26. Il s'agit d'intervalles de confiance établis ponctuellement pour chacun des estimateurs et qui ne tiennent pas compte des phénomènes d'auto-corrélation entre K et L_{∞} . Les longueurs trimestrielles, rétrocalculées à partir des équations (13) et (14), sont consignées dans le tableau 27.

Les résultats appellent plusieurs remarques : les paramètres K et L_{∞} obtenus sont probablement peu représentatifs de ce qu'est la croissance moyenne réelle dans la gamme de taille étudiée. Dans les deux cas (mâles et femelles), le K est très élevé et le L_{∞} relativement faible. Cela se concrétise par des courbes très redressées, atteignant rapidement la valeur asymptotique. Ainsi, le tableau 27 montre qu'après seulement six mois d'existence, *N. brevirostris* atteindraient 190 mm, soit environ la moitié de la valeur des tailles maximales relevées dans le lagon. La forte variabilité des mesures de l'âge conduit à augmenter la variance des estimateurs des coefficients de l'équation de Von Bertalanffy. Comme nous pouvons le constater à la vue du tableau 26, les intervalles de confiance ($p \geq 0,95$) de L_{∞} , K , t_0 sont grands et couvrent une gamme de valeurs si large que pratiquement toutes les valeurs raisonnables des coefficients sont satisfaisantes.

Il n'est donc pas réaliste de considérer ces courbes comme représentatives de la croissance en longueur. Dans l'absolu, de tels coefficients ne sont pas absurdes puisque de tels taux de croissance se trouvent notamment pour des petits pélagiques (CONAND, 1987). L'expérience acquise sur le terrain nous fait penser que la croissance de *Naso brevirostris* est largement surestimée par cette méthode. Toutefois, d'un échec, il ressort toujours des enseignements. Nous apprenons ainsi que :

- si l'âge à une longueur donnée est sous-estimé, cela signifie que le comptage des stries sous-estime l'âge réel (on compte moins de stries qu'il ne devrait y en avoir si réellement une strie était déposée chaque jour). Le rythme circadien de dépôt des stries est perturbé par des événements dont la nature est souvent inconnue. On sait cependant que la croissance est émaillée de plusieurs arrêts, marqués par des annuli particuliers. Nous ne pouvons que reprendre la recommandation de BROTHERS (1979) : le préalable à chaque étude de croissance par lecture de marques sur des pièces

Tableau 26 : Valeurs et bornes de l'intervalle de confiance ($P > 95\%$) des paramètres de l'équation de Von BERTALANFFY, calculés à partir des données otolithes de *Naso brevirostris*

Intervalle de confiance	L= (mm)	K (1/a)	To (a)
MALES			
Moyenne	305,1	1,82	-0,07
Borne inf.	265,6	0,12	-0,42
Borne sup.	344,6	3,52	0,17
FEMELLES			
Moyenne	289,6	1,20	-0,42
Borne inf.	229,2	-0,21	-0,69
Borne sup.	350,0	2,63	-0,23

Tableau 27 : Longueurs trimestrielles calculées à partir des données otolithes

Age (a)	Mâles (mm) *	Femelles (mm) **
0,5	197	193
0,75	236	218
1,00	262	236
1,25	277	250
1,50	287	260
1,75	294	268
2,00	298	273
2,25	301	277
2,50	302	280
2,75	303	283
3,00	304	284
3,25	304	284
3,50	305	286
3,75	305	287
4,00	305	288

* Mâle : $L=305,1$ mm ; $K=1,81$ a⁻¹ ; $To=-0,07$ a

** Femelle : $L=289,0$ mm ; $K=1,2$ a⁻¹ ; $To=-0,42$ a

Tableau 28 : Valeurs et bornes de l'intervalle de confiance ($P > 95\%$) des paramètres de l'équation de Von BERTALANFFY, calculés avec la méthode de la progression modale pour *Naso brevirostris*

Intervalle de confiance	L= (mm)	K (1/a)	To (a)
MALES			
Moyenne	381,1	0,33	-0,39
Borne inf.	347,6	0,25	-0,53
Borne sup.	414,6	0,41	-0,32
FEMELLES			
Moyenne	350,5	0,26	-0,80
Borne inf.	326,4	0,21	-1,00
Borne sup.	374,5	0,30	-0,70

dures doit être un contrôle de la fréquence de dépôt de ces marques.

- si l'on admet que la longueur des mâles et des femelles à un âge donné est surestimée dans des proportions voisines, nous constatons que la croissance est différente dans les deux sexes : les mâles croissent plus rapidement que les femelles et atteignent des longueurs supérieures (tableau 27). Cela correspond aux observations faites dans un chapitre précédent et qui présentaient les nasons comme une espèce macroandrique, c'est à dire avec un dimorphisme sexuel se caractérisant par des mâles plus gros que les femelles.

4.4.2. La méthode de la progression modale

4.4.2.1. Croissance en longueur

Les paramètres L_{∞} , K et t_0 obtenus par la méthode du suivi de la progression modale, ainsi que leurs intervalles de confiance ($p \leq 0.05$) sont indiqués dans les tableau 28. Les points expérimentaux et la courbe qui leur est associée sont représentés sur la figure 41.

Les modèles de croissance s'écrivent :

$$\text{mâles : } L(t) = 381,1 (1 - \exp (-0,33 (t + 0,39))) \quad (15)$$

$$\text{femelles : } L(t) = 350,5 (1 - \exp (-0,26 (t + 0,80))) \quad (16)$$

avec $L(t)$ longueur à la fourche (en mm) à l'âge t (année)

Les équations (15) et (16) nous permettent d'établir la correspondance temps - longueur. Ainsi, à 1 an, *Naso brevirostris* mâle mesurerait environ 140 mm ; à 2 ans, 210 mm ; à 3 ans, 260 mm ; à 4 ans, 290 mm ; à 5 ans, 320 mm ; à 6 ans, 330 mm et à 7 ans, 350 mm. Pour la femelle, ces longueurs seraient respectivement 130, 180, 220, 250, 270, 290 et 300 mm.

Comme il l'était pressenti empiriquement et comme l'indiquaient les données des otolithes, la croissance des mâles est supérieure à celle des femelles. Le modèle de Von Bertalanffy des mâles présente un L_{∞} et un K plus grands que ceux des femelles. Cela signifie que dans l'intervalle des longueurs considérées, les différences de taille entre les deux sexes et à un âge donnée seront en faveur des mâles et s'accroîtront au fil du temps.

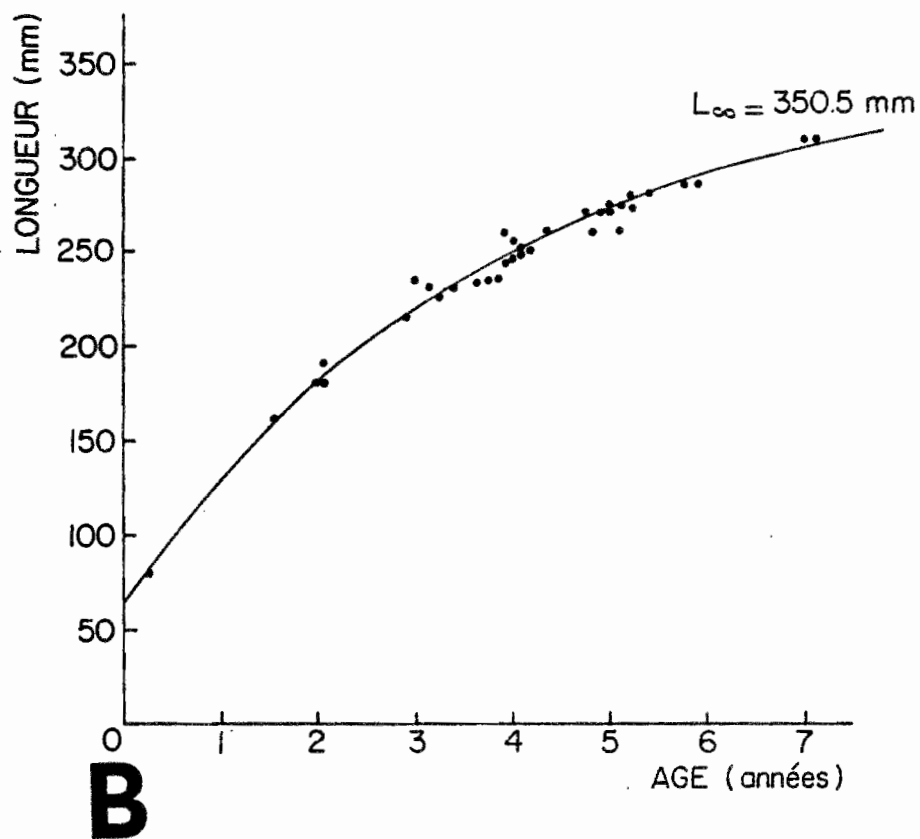
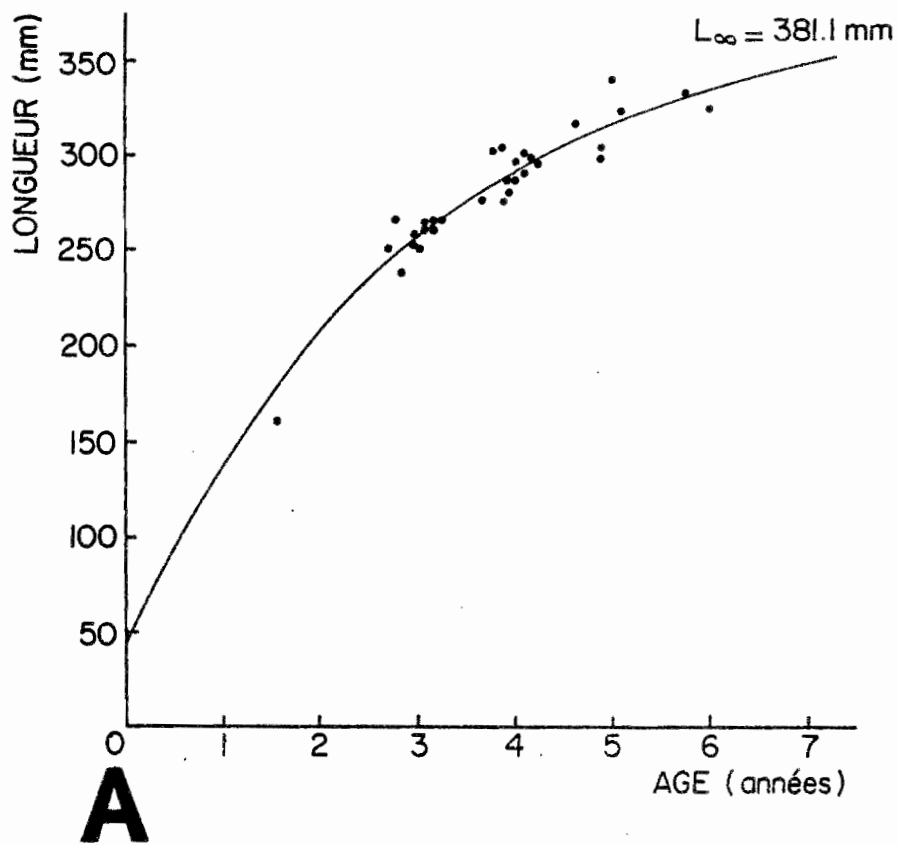


Figure 41 : Courbe de croissance en longueur de *Naso brevirostris* dans le lagon de Tikehau (méthode de Petersen A : mâles, B : femelles)

A partir de ces courbes, il nous est possible de fournir une estimation de la longévité minimale : ce sera l'âge où la longueur maximale moyenne (L_{max}) est atteinte. Pour estimer L_{max} , nous choisirons "la dernière taille significativement présente dans les captures annuelles" (FONTANA, 1979). Ainsi, L_{max} sera la taille maximale des poissons contribuant à plus de 99,5 % des effectifs totaux, soit pour notre étude 350 mm pour le mâle et 310 mm pour la femelle. La longévité minimale estimée est donc de l'ordre de 7 ans pour les deux sexes. Notons que la formule empirique proposée par PAULY (1980) estime la longévité maximale, mais en l'absence de pêche, à environ 9 ans pour le mâle et 10 ans pour la femelle. Cette formule s'écrit :

$$T_{max} = 3/K + t_0 \quad (17)$$

avec T_{max} : longévité maximale
 K, t_0 : Paramètres de Von Bertalanffy

4.4.2.2. La croissance pondérale

A l'aide des modèles de croissance (15) et (16) et de l'équation de la relation taille-poids : $W(t) = 3,81 \cdot 10^{-5} L(t)^{2,85}$, nous pouvons décrire la croissance pondérale moyenne. Son expression générale est :

$$W(t) = W_{\infty} (1 - \exp(-K(t - t_0)))^b$$

ce qui donne :

$$\text{mâles : } W(t) = 864,8 (1 - \exp(-0,33(t + 0,39)))^{2,85} \quad (18)$$

$$\text{femelles : } W(t) = 681,2 (1 - \exp(-0,26(t + 0,80)))^{2,85} \quad (19)$$

avec $W(t)$: poids (g) à l'instant t (année)
 W_{∞} : poids infini
 K, t_0 : coefficients de croissance
 b : coefficients d'allométrie

Les courbes correspondantes sont représentées sur la figure 42

4.4.2.3. Calcul d'une courbe de croissance moyenne

Dans les études de production, moins il y a de paramètres, plus les calculs sont légers. Il peut être intéressant de ne pas faire la distinction entre les mâles et les femelles et de calculer une courbe de croissance moyenne. Tout dépend en fait du degré de précision que l'on souhaite obtenir. Dans cet esprit, nous avons

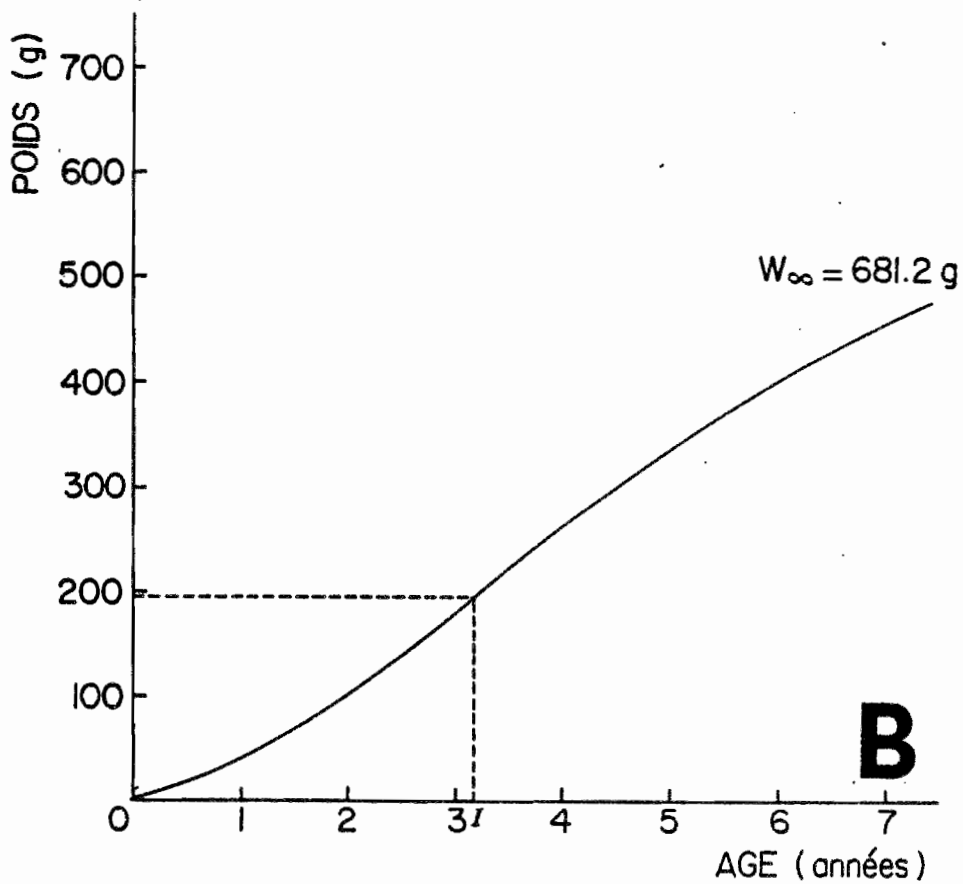
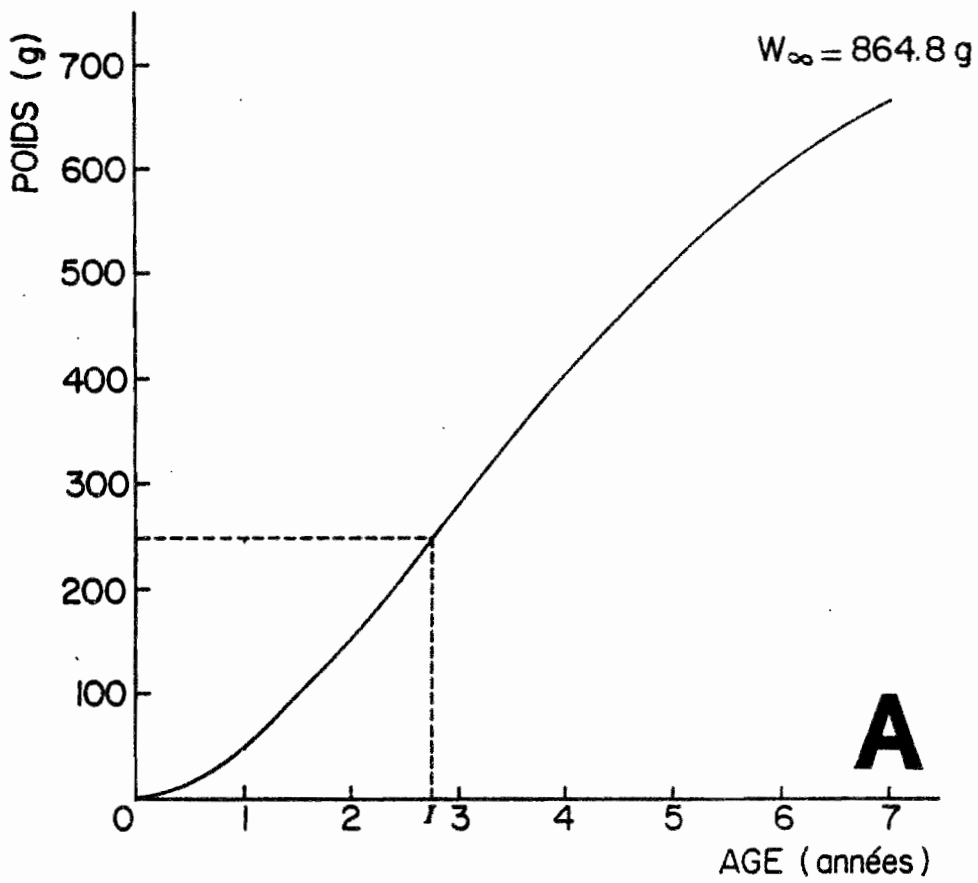


Figure 42 : Courbe de croissance pondérale de *Naso brevirostris* dans le lagon de Tikehau (I : point d'inflexion, A : mâles, B : femelles)

regroupé les données âge-longueur mâles et femelles obtenues par la méthode de Petersen et calculé une nouvelle courbe de croissance. Les paramètres de cette nouvelle équation sont :

$$\begin{aligned}L_{\infty} &= 365,9 \text{ mm} \\K &= 0,32 \text{ a}^{-1} \\t_0 &= -0,30 \text{ a}\end{aligned}$$

Le tableau 29 compare cette nouvelle courbe de croissance à celles établies pour chaque sexe. On constate que dans l'intervalle de taille qui nous intéresse, les longueurs rétrocalculées à partir de ce modèle et à un âge donné sont supérieures aux longueurs estimées pour les poissons femelles mais inférieures à celles calculées pour les mâles. La perte de précision peut être sensible mais on peut estimer qu'en première approximation, un tel modèle de croissance pourrait convenir pour décrire la croissance moyenne de la phase exploitée totale de *Naso brevirostris*.

4.5. Discussion : comparaison avec d'autres données de croissance

L'analyse de la progression modale a permis, en plusieurs occasions, de déterminer la croissance en longueur d'espèces ichthyologiques tropicales. La lecture des marques supposées journalières sur les otolithes a conduit à des résultats douteux qu'il a bien été utile de confronter avec ceux obtenus par une autre méthode, à défaut de pouvoir vérifier directement la périodicité de ces marques. L'ostéochronologie reste encore une technique à développer tant elle bute sur des problèmes d'incertitudes en ce qui concerne les âges avancés. Sur certaines espèces, BROTHERS (1982) pense que l'on ne peut espérer de résultats fiables que dans les 150 à 200 premiers jours de la vie du poisson. Il est probable qu'en utilisant des moyens d'investigations plus fins (microscopie électronique), les pièces dures des adultes révéleront davantage de choses, bien que le problème des arrêts de croissance persistera.

Il n'existe pas dans la littérature de données de croissance concernant *Naso brevirostris*. Toutefois, nous pouvons vérifier l'homogénéité de nos résultats avec ceux obtenus avec d'autres espèces issues de milieux similaires. A partir de la corrélation entre K et L_{∞} , PAULY (1979) remarque que les paramètres de croissance de 126 espèces distribuées en 978 stocks, peuvent être reliés suivant les relations :

$$\log_{10} K = a - 2/3 \log_{10} W_{\infty} \quad (20)$$

$$\text{ou} \quad \log_{10} K = a - 2/3 \log_{10} L_{\infty}^3 \quad (21)$$

Tableau 29 : Comparaison des longueurs rétrocalculées à partir d'une courbe de croissance moyenne (1) avec celles rétrocalculées à partir des courbes de croissance établies pour chaque sexe (2 - mâle ; 3 - femelle)

Age (a)	Modèle moyen (1) (mm)	Modèle mâle (2) (mm)	Modèle femelle (3) (mm)
3	238	258	219
4	273	292	248
5	299	317	271
6	318	335	288

Tableau 30 : Calcul de l'indice de potentiel de croissance Q pour plusieurs espèces d'Acanthuridae (localité : 1 = Iles vierges ; 2 = Polynésie Française)

ESPECE	LOCALITE	K (1/a)	W_{∞} (g)	Q	REF.
<i>Acanthurus coeruleus</i>	1	0,112	1571	2,25	1
<i>Acanthurus chirurgus</i>	1	0,141	936	2,12	1
<i>Acanthurus bahianus</i>	1	0,448	498	2,35	1
<i>Ctenochaetus striatus</i>	2	0,078	3987	2,49	2
<i>Naso brevirostris</i> m.	2	0,330	865	2,46	3
<i>Naso brevirostris</i> f.	2	0,260	681	2,25	3

REFERENCES : 1 - RANDALL (1962)
 2 - GALZIN (1985)
 3 - CAILLART (présente étude)

à partir de cela, PAULY (1980) définit un indice de potentiel de croissance Ω (*index of growth performance*) dont l'expression est :

$$\Omega = \log_{10} (K \times W_{\infty}) \quad (22)$$

Cet indice est supposé être relativement constant pour des espèces proches d'un point de vue taxonomique et écologique. Il peut ainsi servir de point de comparaison entre des espèces différentes de la même famille, voire même à établir des modèles de croissance en l'absence de données *ad hoc* (par exemple BROUARD et GRANDPERRIN, 1984). Dans le tableau 30, nous avons regroupé les données de croissance de plusieurs espèces d'Acanthuridae et calculé le Ω associé. L'étendue des indices Ω calculés va de 2,12 à 2,49. Les valeurs de Ω pour *Naso brevirostris* sont de 2,46 pour le mâle et de 2,25 pour la femelle. Elles sont donc cohérentes avec les résultats présentés par d'autres auteurs.

Une deuxième approche comparative a été faite par BUESCA (1987). Cet auteur s'est intéressé au rapport R_{lt} de la longueur à un âge donné à la longueur maximale observée (L_{max}). En étudiant la distribution des valeurs de la longueur relative (R_{lt}) de 53 espèces de poissons tropicaux demersaux, il montre qu'à un âge donné, les R_{lt} pour chaque espèce sont fortement corrélés et peuvent se modéliser par un équation de type puissance ($R_{lt} = a L_{max}^b$), moyennant l'emploi d'un facteur multiplicatif β , lié au régime alimentaire. Les coefficients des équations R_{lt} en fonction de l'âge, ainsi que la correction β due au régime alimentaire zooplanctonophage de *Naso brevirostris* sont indiqués dans le tableau 31. Pour chaque année, nous avons calculé les longueurs relatives R_{lt} (en % de L_{max}) d'après les équations de croissance obtenues par analyse de la progression modale, et d'après les équations de BUESCA (1987). Les résultats, présentés dans le tableau 32, montrent pour les deux sexes une bonne correspondance entre les R_{lt} observés et les théoriques. Un test des rangs de WILCOXON montre que l'hypothèse d'égalité peut être conservée ($p \leq 0,05$).

La généralisation de BUESCA (1987) nous paraît intéressante car contrairement à la méthode auximétrique de PAULY (1980), elle ne fait pas appel à la connaissance d'un des paramètres mathématiques K ou L_{∞} , mais simplement à une donnée perceptible sur le terrain comme la longueur maximale. Ainsi, dans les limites de sa validité - c'est à dire si le stock est peu exploité pour que L_{max} garde une signification biologique -, cette méthode permet d'obtenir rapidement des données âge-longueur sans avoir à mener de recherches particulières sur la croissance.

L'adéquation de nos résultats sur la croissance de *Naso*

Tableau 31 : Valeur (*) des coefficients de la régression $R_{lt} = a L_{max}^b$ et valeur du facteur correctif β (voir texte)

Age (a)	a	b	β
1	156,28	-0,4470	1,28
2	268,22	-0,4851	1,28
3	307,44	-0,4851	1,28
4	331,88	-0,4501	1,28
5	350,35	-0,4345	1,14
6	327,33	-0,3991	1,14

* d'après BUESCA (1987)

Tableau 32 : Comparaison des valeurs de R_{lt} calculées d'après nos données sur *Naso brevirostris* (obs.) et d'après les modèles de BUESCA (1987) (théo.)

AGE (a)		1	2	3	4	5	6	L_{max} (cm)
MALE	obs.	40	59	73	83	91	96	35
	théo.	41	61	74	85	86	90	
FEMELLE	obs.	44	61	73	83	91	97	31
	théo.	43	65	79	90	90	95	

brevirostris avec ceux obtenus sur d'autres espèces de milieux identiques permet de penser que le modèle de Von Bertalanffy, calculé par l'analyse de la progression modale, reflète de façon acceptable la croissance de *N. brevis* mâle et femelle.

5. RECAPITULATION ET CONCLUSION

Dans les chapitres précédents, nous avons vu que le régime alimentaire de *Naso brevis* est à dominante zooplanctonophage. Il vit en bancs qui sont le plus souvent agglomérés autour des karens du lagon. Vers le mois de décembre de chaque année, commence la reproduction. Les poissons migrent vers la passe où ils libèrent leurs gamètes, profitant du courant sortant pour les exporter vers l'océan environnant. Ce processus dure jusqu'au mois de février environ. Pendant cette période, une femelle de 28 cm pond en moyenne à peu près 160 000 oeufs en trois fois, en liaison avec le cycle lunaire. Après une phase pélagique, les juvéniles arrivent environ deux mois et demi plus tard sur le récif. On les retrouve surtout dans les deux-tiers orientaux du lagon, zone comptant de nombreux hoas par lesquels l'eau océanique pénètre. Il semble, en l'absence de limitation de la ressource alimentaire, que ce soit l'importance du nombre de recrues larvaires qui détermine la taille de la population adulte. On ne sait pas dans quelle proportion le stock ichtyologique de Tikehau est auto-régénéré ou si il dépend de la production de larves d'autres atolls. Ce point est d'une grande importance d'un point de vue gestionnaire car dans le cas d'aménagement de la pêche, il ne servirait à rien de limiter les prises si la quantité de recrues du stock exploité de Tikehau est liée à l'état d'un stock non contrôlé.

La croissance de ces poissons peut être modélisée par une courbe de Von Bertalanffy dont les paramètres sont les suivants :

pour le mâle $L_{\infty} = 381,1$ mm ; $K = 0,33$ a⁻¹ ; $t_0 = -0,36$ a

pour la femelle $L_{\infty} = 350,5$ mm ; $K = 0,26$ a⁻¹ ; $t_0 = -0,80$ a

A partir de la deuxième année de sa vie, la femelle est mature et se reproduit. Le phénomène se répète environ 5 années, soit jusqu'à l'âge de 7 ans qui est la longévité minimale estimée. Etant donné que 92,7 % des mâles capturés mesurent entre 24 et 32 cm et que 90,7 % des femelles capturées se situent entre 23 et 28 cm, on peut affirmer que l'essentiel des captures est constitué par les groupes d'âge 3⁺ et 4⁺. Ensuite, la décroissance rapide des effectifs laisse présager une forte mortalité.

D'un point de vue évolutif, si l'on considère comme critère

de succès le nombre de descendants survivants que les géniteurs produisent (CROW et KIMURA, 1970), une espèce donnée peut adopter deux stratégies de reproduction : soit le poisson alloue la plupart de son énergie à la reproduction et produit le plus grand nombre possible de larves (stratégie r), soit le poisson investit davantage dans son adaptation au milieu et optimise le nombre de larves en fonction des chances de réussite de ces dernières (stratégie K). Dans l'absolu, une espèce n'est pas strictement r ou K mais se place sur un continuum r, K . L'allocation du maximum d'énergie vers la reproduction (stratégie r) se répercute sur les paramètres biologiques habituellement mesurés de la façon suivante : un âge de première maturité faible, une valeur du coefficient K de Von Bertalanffy importante, un faible L_{∞} , un fort taux de mortalité naturelle et une longévité faible. Les paramètres biologiques associés à un poisson de stratégie K suivront des tendances exactement inverses.

Dans le lagon de Tikehau, la plupart des espèces capturées par les parcs à poissons, *Naso brevirostris* inclus, suivent une stratégie de type r . En fait, dans les lagons d'atolls, seuls les prédateurs supérieurs (Carcarhinidae) ou plus généralement les espèces disposant de moyens de protection de leur progéniture sophistiqués (viviparité, ovoviviparité) suivent une stratégie de type K . L'importance de la pression de prédation en milieu récifal entre probablement pour une grande part dans la sélection naturelle d'individus de type r . ROUGEGARDEN (1971) indique qu'une forte pression de pêche sur des espèces de type K peut provoquer le glissement de ces dernières vers une stratégie de type r . Les conséquences de ces types de stratégies sur la gestion de pêcheries a été étudié par ADAMS (1980). Par l'analyse théorique de la courbe de rendements par recrue de Beverton et Holt et du modèle de production de Schaeffer cet auteur montre que les pêcheries basées sur une majorité de poissons de type r sont plus productives. Les espèces peuvent être pêchées à des âges plus jeunes et supportent de forts niveaux de mortalité par pêche. En cas de surexploitation, les stocks reviennent relativement rapidement à un niveau qui pourra supporter une nouvelle exploitation. A Tikehau, les tonnages spécifiques annuels débarqués suivent des variations erratiques (par exemple : pour *Naso brevirostris*, 2,1 tonnes en 1982 - 1983 à 9,4 tonnes en 1983 - 1984 ; pour *Lethrinus miniatus* : de 9,6 tonnes en 1985 - 1986 à 26,8 tonnes en 1986 - 1987 ; pour *Lutjanus fulvus*, de 23,1 tonnes en 1982 - 1983 à 7,9 tonnes en 1983 - 1984. Cela montre que ces espèces de stratégie r peuvent subir de fortes mortalités liées à des événements physico-climatique notamment. Le stade larvaire pélagique est en cela un moment de la vie du poisson extrêmement critique.

o o
o

D : ETHOLOGIE DU NASON

- 1. TECHNIQUE D'ETUDE**
- 2. REGROUPEMENT ET RELATIONS AVEC
L'ICHTYOFAUNE**
- 3. ETHOLOGIE ALIMENTAIRE**
- 4. COMPORTEMENT DE LA REPRODUCTION**
- 5. DISCUSSION**

L'importance de la connaissance du comportement du poisson dans son milieu n'est plus à prouver. Elle permet de gérer efficacement les engins de pêche et de préciser des faits biologiques que les mesures d'indices divers sur un poisson mort ne laissent pas apparaître. Témoinant de l'utilité de l'éthologie, l'ICLARM (*) a consacré une conférence à ce problème.

Au sein de la famille des Acanthuridae, l'éthologie de diverses espèces a été étudiée par RANDALL (1961a,b), JONES (1968a, b), BARLOW (1974), HARMELIN-VIVIEN (1979) et surtout par ROBERTSON et al. (1979) et ROBERTSON (1983). La majeure partie de ces travaux porte sur des petites espèces au régime herbivore et surtout, aucune perspective en rapport avec l'exploitation anthropique n'en ressort. Chez les Thonidés par exemple, le caractère agrégatif des épaves sur les bancs a été relevé et ce trait particulier du comportement de ces poissons est maintenant utilisé par le biais de la pose de Dispositifs de Concentration de Poissons (DCP, en anglais *Fish Aggregating Device, FAD*)

Dans le cadre de la présente étude, nous avons étudié le comportement *in situ* de *Naso brevirostris* pour tenter de comprendre la structure sociale de cette espèce et de cerner le déterminisme des prises dans les parcs à poissons de la passe.

1. TECHNIQUE D'ETUDE

Entre les mois de novembre 1986 et mars 1987, il a été fait environ 70 heures d'observations du comportement. Du matériel de plongée libre était utilisé car les rejets de gaz des scaphandres autonomes maintenaient le poisson à distance. En procédant ainsi, il était possible d'approcher les poissons de près et de rester ainsi plusieurs heures en surface à côté du banc. Quelques heures d'études se sont déroulées sur les karena du lagon mais l'essentiel du travail a été fait dans le secteur de la passe où sont implantés les parcs à poissons. De façon générale, les observations se faisaient en trois fois : une le matin (8-10 heures), une en mi-journée (12-14 heures) et enfin une dernière avant le coucher du soleil (17-19 heures). Les événements remarquables étaient notés sur une plaque de plastique dur.

(*) "*Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes*", *International Center for Marine Resource Development (ICLARM) Conference proceeding*, 5 : 512 p. - 1980.

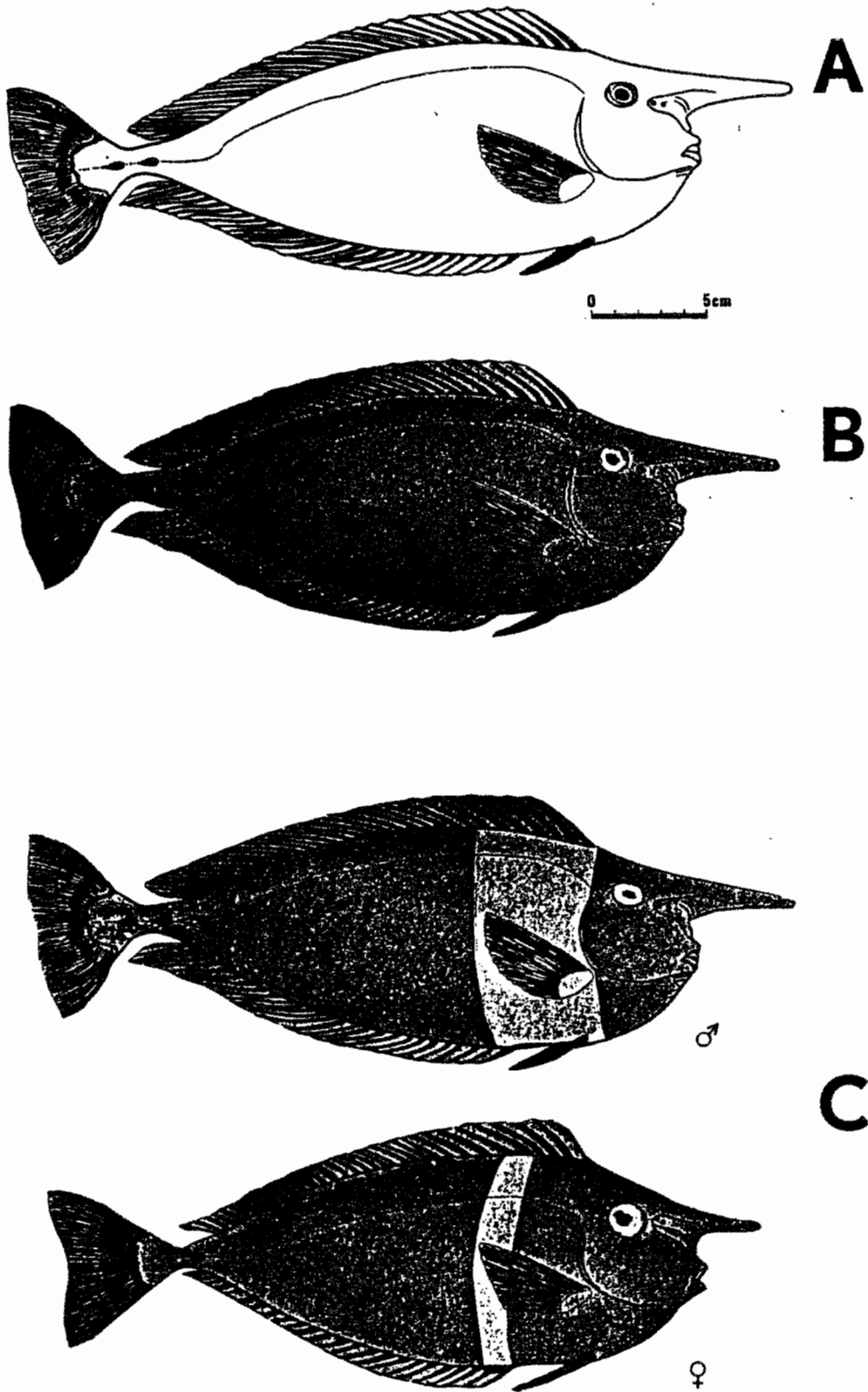


Figure 43 : Schéma des différentes pigmentations prises par *Naso brevirostris*

- A : gris clair - couleur en pleine eau
- B : noir - couleur au fond
- C : noir avec une raie bleue plus ou moins étendue : couleur de parade

2. REGROUPEMENT ET RELATIONS AVEC L'ICHTYOFAUNE

Durant toutes nos observations, *Naso brevirostris* montrait un comportement grégaire et formait des bancs. Le terme banc désigne tout groupe de poissons qui est le résultat d'une attraction bio-sociale entre les individus de ce groupe. Il se distingue ainsi de l'agrégation qui peut être définie comme un rassemblement de poissons dont l'origine est extrinsèque aux facteurs sociaux inhérents à l'espèce (MURPHY, 1980).

En général, le banc reste à proximité d'une karena ou au dessus de fonds durs. Pour les poissons au voisinage de la passe, nous avons remarqué que lors du flot, les poissons évitent les veines d'eau océanique plus claire et restent en général près du fond, dans l'eau lagonaire.

L'organisation sociale de ces bancs semble dominée par les mâles. Le sex-ratio observé en plongée (environ un mâle pour deux femelles) est en leur défaveur, mais ceux-ci se montrent beaucoup plus actifs. On observe fréquemment des joutes mettant aux prises deux ou plusieurs mâles. Ces affrontements se déroulent de la façon suivante : le mâle prend sa couleur de parade, (corps noir avec une bande latérale bleue, nageoires dorsales et anales déployées ; figure 43 -C) puis il s'élance à la rencontre de son adversaire suivant une course ascendante. Au moment de la rencontre, il s'incline sur le côté et amène sa nageoire dorsale au contact de l'autre. Les deux protagonistes redescendent ensuite vers le fond. Le vainqueur garde sa couleur de parade quelques secondes supplémentaires tandis que le vaincu reprend immédiatement une couleur uniforme. C'est en général le plus gros des deux qui l'emporte. Des agressions mâle-femelle ont également été observées. Elles se déroulent différemment car la femelle semble refuser le contact. Elle garde une couleur neutre et se contente de s'écarter du mâle au moment où celui-ci approche.

Mises à part ces agressions intraspécifiques, nous n'avons pas noté de défense de territoire par *Naso brevirostris* contre d'autres espèces. Nous avons pu observer des bancs de *N. brevirostris* mélangés avec d'autres espèces d'Acanthuridae : *Acanthurus bleekeri*, *Ctenochaetus striatus* et ou de poissons d'autres familles : *Scarus* sp., *Monotaxis grandoculis*, *Balistoides* sp..

Comme la plupart des petits poissons du lagon, *N. brevirostris* subit des attaques de la part de prédateurs piscivores, notamment de *Carcharhinus melanopterus*, espèce de requin encore assez abondante dans le lagon malgré les fortes mortalités qu'elle subit. De façon générale, à la vue d'un prédateur, le banc se désagrège lentement et le poisson se rapproche du fond sans pour autant s'y abriter. Ce n'est qu'en cas d'attaque subite que les poissons se

réfugient dans les cavités du substrat en prenant une couleur noire.

Les mâles semblent beaucoup moins liés que les femelles à l'unité sociale que constitue le banc. Il n'est pas rare de rencontrer des groupes plus ou moins importants de mâles solitaires alors qu'une femelle ne reste isolée que quelques instants et se dépêche de réintégrer un banc. L'isolement de certains mâles peut provenir de l'exclusion de ceux-ci du banc par d'autres mâles plus forts. Ainsi, si l'on considère les joutes mâles-mâles décrites précédemment, on peut conclure que *N. brevirostris* mâle se défend des autres mâles conspécifiques pour former des harems.

Quelques dizaines de minutes avant le coucher du soleil, le banc entre dans une phase d'activité particulière et au scénario immuable. Presque tous les mâles prennent leur couleur de parade et entrent en joutes. Les combats peuvent impliquer plusieurs mâles à la fois. Pendant ce temps, les femelles demeurent près du fond et subissent de temps à autre les agressions de mâles. L'objet de ce comportement est la recherche et la défense d'abris pour le repos nocturne. Parmi certaines espèces en milieu corallien, HOBSON (1972), DOMM et DOMM (1973), MYRBERG et THRESHER (1974), THRESHER (1976) et ROBERTSON et SHELDON (1979) ont également noté des interactions conspécifiques au moment de la tombée du jour, quand les poissons gagnent leurs abris. *Naso brevirostris* passe la nuit dans les infractuosités des coraux et bien qu'errante le jour, les poissons de cette espèce reviennent s'abriter au même endroit le soir.

3. ETHOLOGIE ALIMENTAIRE

Du matin jusqu'au soir, les bancs de *N. brevirostris* s'alimentent de zooplancton ou d'algues. Les poissons se trouvent en pleine eau, à environ mi-chemin entre le fond et la surface. Leur couleur est gris clair (figure 43- A). Le banc est très resserré et peu mobile. Chaque individu semble davantage préoccupé par la capture de proies que par les mouvements des autres poissons. Des comptages de prise manifeste de nourriture (mouvement brusque des nageoires et de la bouche) ont montré que le mâle et la femelle prenaient en moyenne 30 proies par 10 mn, soit une proie toute les 20 secondes.

De temps à autre, un groupe de 4 à 10 femelles s'écarte du banc, prend une couleur noire (figure 43-B) et descend vers le fond pour y prélever du matériel phytobenthique. Ces incursions sont brèves et les femelles reviennent rapidement dans le banc.

4. COMPORTEMENT DE LA REPRODUCTION

Lors de la saison de reproduction, le comportement de *Naso*

brevirostris se modifie. Des bancs plus larges se forment et on observe une certaine concentration de ceux-ci dans la région de la passe. Les bancs récemment arrivés sur ces lieux semblent procéder à une reconnaissance du terrain : le jour, en plusieurs occasions, nous avons pu observer des groupes de *Naso* rapprochés du fond, en train de visiter frénétiquement les cavités du substrat et en ressortir immédiatement pour une autre. Tout cela se passe comme si le poisson voulait préparer sa fuite en cas d'attaque d'un prédateur ou choisir un abri pour la nuit à venir.

Mis à part les événements décrits ci-dessus, le comportement diurne de *Naso brevirostris* est peu différent de celui observé hors saison de reproduction. Par contre, à partir du mois de novembre et jusqu'au mois de février, nous avons pu observer en plusieurs occasions et quelques minutes avant le coucher du soleil des manifestations inhabituelles qui peuvent correspondre à des approches pré-nuptiales : la femelle se tient immobile près du fond avec sa couleur de parade. Un mâle, également en couleur de parade, s'approche de la femelle et fait plusieurs passages autour d'elle en s'inclinant sur le côté. Soudain, le mâle s'arrête exactement sous la femelle et quelques secondes après, tous deux commencent une course ascendante irrégulière vers la surface, dans des mouvements absolument synchrones. Arrivée au sommet de sa course, à quelques dizaines de centimètres de la surface, la paire éclate et chacun regagne rapidement le fond. Parfois, un autre mâle vient briser la paire dans sa course ascendante en attaquant le mâle prétendant. Nous n'avons pu observer de libération de gamètes pendant l'accouplement présumé, soit qu'elle n'ait pas eu lieu, soit que la distance qui nous séparait des paires était trop importante.

Les appariements de ce genre concernent plusieurs couples, tous regroupés en un banc assez dense. Il est d'ailleurs impossible de dire si un individu est partie prenante dans un ou plusieurs accouplement. Pendant leurs activités de reproduction, les bancs sont entraînés par le courant sortant, parfois violent au voisinage de la passe. Peu à peu, ils s'engouffrent dans la passe elle même et nous avons observé à ce moment là qu'une certaine proportion des poissons sont pris à l'intérieur des bras collecteurs des parcs à poissons et acheminés vers le piège lui même. La présence de poissons déjà capturés attire d'autres individus vers le piège.

Lors de ces études, nous avons pu observer que d'autres espèces ont un comportement très ressemblant à celui décrit pour les nasons. Ainsi, *N. litturatus*, *Parupeneus barberinus* (Mullidae) forment également des paires et suivraient une stratégie d'accouplement identique à celle de *Naso brevirostris* (remontée synchrone de la colonne d'eau). Pour les espèces d'Acanthuridae de tailles plus réduites (*A. triostegus*, *Z. scopas*), la fécondation implique plusieurs individus à la fois, conformément aux observations de RANDALL (1961b) et ROBERTSON (1983) (opposition entre la ponte en

groupe et la ponte en paire).

5. DISCUSSION

5.1. Valeur adaptative de la formation de bancs

Chez les poissons, comme chez beaucoup d'autres espèces du règne animal, une des principales fonctions de la formation de bancs est la défense contre la prédation (ALLEE et al., 1949, BROCK et RIFFENBURG, 1960, NEILL et CULLEN, 1974, MAJOR, 1977). En effet, si pour un prédateur un banc forme une cible plus large qu'un poisson isolé, la distance de repérage est la même pour ces deux entités, du fait des qualités optiques particulières de l'eau. Dans l'eau de mer, un objet devient invisible à l'oeil du fait de l'atténuation des contrastes objet - environnement alors que dans l'atmosphère, un objet disparaît de la vue quand son image devient de taille inférieure au pouvoir de résolution de l'oeil. L'analogie entre le milieu terrestre et le milieu marin se ressent par temps de brouillard. La couleur que prennent les *Naso* en pleine eau (gris uniforme) atténue les contrastes avec l'environnement et diminue ainsi les chances d'être repéré par un prédateur errant. OLSON (1964) a proposé un modèle de calcul des probabilités(*) qu'a un banc d'être repéré par un prédateur nageant au hasard. Par le calcul, il montre qu'un poisson isolé à environ 200 fois plus de "chances" d'être détecté et mangé qu'un poisson intégré à un banc. A l'approche du prédateur, HALL et al. (1986) ont proposé un modèle d'évasion du banc (*the fountain effect*). Ces auteurs montrent que les réponses des poissons sont dictées par trois contraintes : la limite de leur champs visuel, la minimisation du coût énergétique de la fuite et la maximisation de la distance au prédateur. Ainsi, les individus fuieront le prédateur suivant un angle constant, déterminé de façon à le garder dans la limite postérieure de leur champs de vision. La longueur de la fuite est inversement proportionnelle à la turbidité de l'eau.

(*) : Formule d'OLSON (1964)

$$Ps = 1 - \exp((-2 (r + r') \cdot Vt/A))$$

avec Ps : probabilité d'être repéré ; r : champs de vision du prédateur ; r' : rayon du banc ; Vt : vitesse de nage du prédateur ; A : aire de recherche

Si un comportement en banc est une réponse à la prédation, c'est aussi une façon pour le poisson d'optimiser le temps passé à la recherche de proies. Pendant celle-ci, les bancs s'étendent, multipliant ainsi la probabilité de trouver une concentration de copépodes. Une fois la nourriture localisée, le banc se resserre sur l'essaim et une proie qui saute de côté pour échapper à un nason se trouve devant un autre. Chez les poissons diurnes côtiers, la vision est le sens qui domine dans la recherche de nourriture (BLAXTER, 1980). Le rostre de *Naso brevirostris*, poreux et richement irrigué, pourrait être un chémorécepteur destiné à la localisation des proies. Etant donné que cet appendice ne sert pas à la lutte ni à une autre fonction sociale, et gêne la préhension d'algues, c'est la seule raison d'être que l'on puisse lui donner.

5.2. Le comportement de la reproduction

La reproduction observée *in situ* ne se déroule pas au hasard mais est souvent très localisée dans un endroit particulier du lagon et dans une partie bien définie de la colonne d'eau. La plupart des poissons tropicaux qui possèdent des oeufs et larves pélagiques migrent et pondent dans des zones où il existe un courant allant de la côte au large. JOHANNES (1978) limite cette stratégie aux poissons de plus de 25 cm mais les données acquises dans diverses localités coralliennes tendent à montrer que même les poissons de petite taille adoptent cette stratégie. A Tikehau, *Naso brevirostris* se concentre aux alentours de la passe et relativement près de celle-ci. LENHARDT (1988) indique que dans une situation normale (lagon non ensaché), la masse d'eau qui sera exportée lors du jusant est circonscrite dans un demi cercle d'environ 700 m de rayon et centré sur la passe. Grossièrement, c'est à l'intérieur de cette aire que nous avons observé les concentrations de géniteurs.

La stratégie d'accouplement de plusieurs espèces d'Acanthuridae a été visualisée par ROBERTSON *et al.* (1979) et ROBERTSON (1983). Les observations de ces auteurs et les nôtres ont plusieurs points communs. Au début du processus, la femelle est relativement inactive par rapport au mâle. Ce dernier multiplie les approches par des mouvements particuliers qui peuvent être des montées et descentes rapides de la colonne d'eau (*Acanthurus nigrofuscus*), des cercles autour de la femelle (*A. lineatus*, *Naso brevirostris*) ou des stations un peu au dessus d'elle (*Ctenochaetus striatus*). Ensuite, dans tous les cas, la libération des gamètes se fait au sommet d'une remontée synchrone de la colonne d'eau, en général près de la surface. Ce comportement, connu également chez d'autres espèces récifales (EHRlich, 1975, JOHANNES, 1978), a pour avantage sélectif d'éviter les prédateurs zooplanctonophages qui restreignent leurs aires de chasse à la moitié inférieure de la colonne d'eau (HOBSON, 1974, HOBSON et CHESSE, 1978). En outre, la

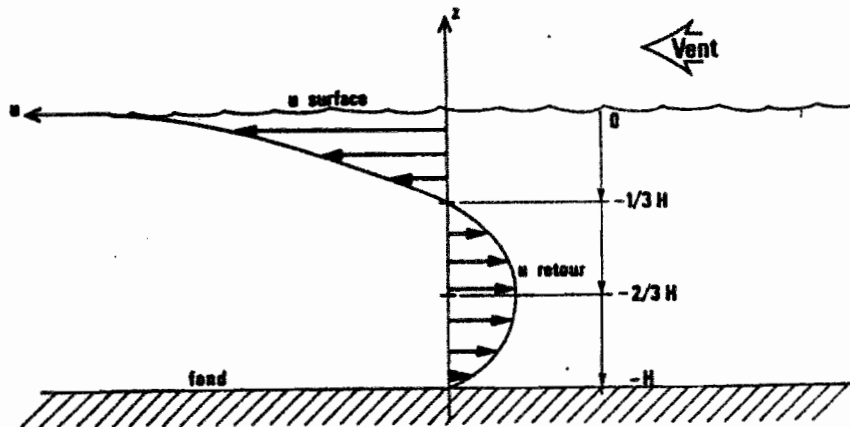


Figure 44 : Profil des vitesses u induites par le vent dans un lagon d'atoll (d'après LENHARDT, 1988)

vitesse du courant induite par le vent est maximale dans les couches d'eau superficielles (figure 44). Par conséquent, les oeufs dériveront plus rapidement hors du lagon, étant donné que les vents dominants sont en général de même direction que le courant (sortant) de jusant.

La localisation dans le temps du maximum d'activité sexuelle est également un point commun aux Acanthuridae. Il semblerait d'ailleurs que libérer les gamètes à la tombée du jour et plus tard dans la nuit, soit une tendance universelle des poissons téléostéens (DELSMAN, 1930, revues dans JOHANNES, 1978 et FERRARO, 1980). En milieu tropical, HOBSON et CHESS (1978) montrent qu'à Enewetok (îles Marshall), il y a 7 fois plus d'oeufs de poissons dans les collections de plancton réalisées la nuit que le jour. Cette limitation à une période restreinte du cycle quotidien peut être le résultat de plusieurs pressions adaptatives parmi lesquelles, celle de prédation est encore la plus importante. En effet, on constate que les contenus stomacaux des zooplanctonophages nocturnes ne contiennent pas d'oeufs de poisson alors que les zooplanctonophages diurnes en sont friands (HOBSON, 1974). De plus, HOBSON (1974) et HOBSON et CHESS (1978) signalent que l'activité des piscivores décline avec la lumière du jour. Les poissons auraient donc un avantage évolutif certain à pondre à partir de la fin du jour, évitant ainsi la prédation sur les oeufs et sur les géniteurs eux-mêmes. Pour FERRARO (1980), ce comportement particulier serait le résultat d'une pression évolutive environnementale : la libération des gamètes en fin de journée éviterait que les oeufs ne reçoivent le rayonnement solaire. En effet, MARINARO et BERNARD (1966) ont démontré que les premières heures du développement embryonnaire sont très sensibles à

l'effet léthal de la lumière et plus particulièrement à celui des ultra-violetts. Ces hypothèses restent toutefois discutables quand on sait que certaines espèces, tropicales ou non, pondent exclusivement le jour.

5.3. Comportement et c.p.u.e.

A l'aide des observations recueillies, il est possible d'expliquer le déterminisme des prises dans les parcs à poissons. Hors saison de reproduction, de mars à novembre, les c.p.u.e. sont faibles et on capture des proportions importantes de mâles. Pendant cette période, les bancs sont en "stabulation" dans le lagon et peu s'approchent de la région de la passe. Les poissons capturés sont des mâles errants, exclus de l'unité sociale que constitue le banc, à la suite de compétitions agonistiques avec des mâles conspécifiques. Du fait de passages dans la zone efficace des engins de pêche, ils sont intercèptés par les parcs à poissons. L'objet de ces déplacements peut être la recherche de nourriture et/ou la recherche d'une nouvelle unité sociale.

Entre décembre et février, soit pendant la période de reproduction, les quantités pêchées sont maximales et le sex-ratio des captures est nettement en faveur des femelles. Ceci est en relation avec le fait que les bancs ont migré vers la passe et que les géniteurs s'y reproduisent. Le sex-ratio mesuré est proche de celui estimé en plongée (environ 1 mâle pour 2 femelles), montrant que les deux sexes sont aussi vulnérables l'un que l'autre à la pêche. Lors de l'accouplement, sous l'influence passive du courant sortant, les poissons rentrent plus en avant dans la passe et sont pris dans les pièges. La localisation dans le temps de l'accouplement indique que vraisemblablement, les captures se feront en grande partie à partir de la tombée du jour.

CONCLUSION

Confirmant les présomptions acquises lors de l'étude de la biologie, l'étude éthologique de *Naso brevirostris* a montré que cette espèce n'est vulnérable aux engins de pêche que pendant la saison de reproduction, soit trois mois par an en moyenne. La relative inefficacité des parcs à poissons, tout au moins pour cette espèce, pendant le reste de l'année, incitera le gestionnaire à diversifier les métiers en proposant de nouveaux moyens de capture des bancs dans le lagon. Parmi ceux-ci, la pêche au fusil serait une solution mais sa pratique est trop éprouvante physiquement pour espérer obtenir de bons rendements. Toute pêche au filet maillant étant à exclure du fait de la présence importante de Carcarhinidae et Murraenidae, il reste à expérimenter la pêche à la nasse. Ce

métier est depuis longtemps employé dans les zones coralliennes peu profondes des Philippines, des Caraïbes et de l'océan Indien. Les résultats montrent qu'il existe un réel potentiel de capture des poissons herbivores, à condition que le casier ne soit pas appâté. A Tikehau, nous avons succinctement expérimenté ce mode de pêche sur *Naso brevirostris* avec une nasse très simplifiée, de forme cubique (1,5 m de côté) et possédant deux entrées latérales placées en vis à vis. Si l'on place quelques individus vivants dans la nasse au moment de son installation, le banc est attiré par ces conspécifiques "leurres" et certains poissons pénètrent dans le piège. Mouillés autour des karens du lagon, ces engins de pêche pourraient fournir de bons rendements pour un faible prix de revient. Une étude approfondie de leurs potentialités, telle que celle qui a été menée dans le lagon néo-calédonien (KULBICKI et MOU-THAM, 1987), est souhaitable.

o o
o

E : PARAMETRES DE LA DYNAMIQUE DE LA POPULATION EXPLOITEE

- 1. RECAPITULATION DES DONNEES DISPONIBLES**
- 2. MORTALITES**
- 3. TAILLE A LA PREMIERE CAPTURE**
- 4. CONCLUSION**

1. RECAPITULATION DES DONNEES DISPONIBLES

1.1. Les paramètres biologiques

Sont connues pour chaque sexe : les relations longueur - âge, taille - poids et par déduction, la relation poids - âge. L'étude de la biologie de la reproduction a montré qu'il existe une saison de reproduction par an et donc, une cohorte annuelle bien individualisée.

1.2. Les débarquements

Depuis 1982, un réseau d'enquêtes est en place sur l'atoll de Tikehau et les débarquements peuvent être considérés comme bien connus. L'unité de prise communiquée est le paquet. Dans le cas de *Naso brevirostris*, la conversion s'effectue en effectifs sachant que un paquet compte huit individus ; ou en poids, sachant qu'un paquet pèse en moyenne 3,3 kg.

1.3. L'effort de pêche

Avec les parc à poissons, il est extrêmement difficile de quantifier l'effort de pêche. Durant la période d'étude, l'effort de pêche calculé, à partir de l'unité d'effort choisie (le nombre de jours où le parc travaille), n'a pratiquement pas varié et il peut être considéré comme constant. Ainsi, les origines des variations des prises observées d'une année sur l'autre, seront à rechercher parmi d'autres facteurs tels que des variations de capturabilité liées à des modifications du comportement migratoire et des variations d'intensité du recrutement.

1.4. La structure démographique des captures

Pour la saison de pêche 1985-1986 (*), nous disposons d'échantillons mensuels en longueur et par sexe des débarquements (figures 16 et 17-chap. B), et de mesures mensuelles du sex-ratio des captures (tableau 11-chap. B). Combinées avec les captures totales mensuelles, ces mesures nous permettent de décomposer pour chaque mois les débarquements en classes de taille et par sexe, et de les regrouper pour avoir une situation annuelle moyenne. Le clivage du stock exploitable en un stock mâle et un stock femelle est rendu nécessaire par la différence notable qui existe entre les paramètres de croissance des deux sexes.

(*) : une saison de pêche va du 1er juillet au 30 juin (cf. chap.B)

Pour les autres saisons de pêche (1983-1984, 1984-1985, 1986-1987), nous ne disposons pas d'histogrammes de longueurs des poissons capturés. Pour estimer leurs structures démographiques, nous avons considéré que le sex-ratio des poissons capturés et leurs distributions de fréquences de longueurs étaient les mêmes que ceux relevés pendant la saison 1985-1986. Ainsi, grâce aux données de débarquements mensuels, il est possible de calculer les effectifs des captures par classe de taille pour les saisons 1983-1984, 1984-1985, 1986-1987. Les résultats sont présentés dans les tableaux 33 et 34. Cette estimation s'écarte probablement beaucoup de la réalité. Elle se base notamment (et entre autre) sur l'hypothèse d'un recrutement est constant. Les résultats obtenus n'auront qu'une valeur indicative et seront opposés à ceux obtenus pour la saison de pêche 1985-1986, dite dorénavant "saison de référence".

1.5. Conclusion

Les données recueillies permettent d'estimer normalement les taux de mortalités par des méthodes appropriées. Par contre, elles limitent le choix des modèles mathématiques de production utilisables. Les modèles globaux (ou synthétiques) type Schaeffer, Fox ou Pella et Tomlinson requièrent des données de prises et d'effort de pêche avec une capturabilité constante. Bien évidemment, ils sont inutilisables dans notre cas. Les modèles analytiques (ou structuraux) type Beverton et Holt, Ricker ou Jones font intervenir des données plus complexes concernant la croissance, les mortalités, l'âge de première capture. Nos données sont suffisantes pour pouvoir les mettre en oeuvre. Nous reviendrons en temps utile sur leurs conditions d'utilisation.

2. MORTALITES

2.1. Généralités

On admet généralement que le nombre dN d'individus disparaissant durant un cours laps de temps dt donné est proportionnel au nombre d'individus survivants, soit :

$$\frac{dN}{dt} = - Z.N(t) \quad (23)$$

avec

Z : coefficient instantané de mortalité totale
 $N(t)$: nombre de poissons survivants à l'instant t

Si on formule l'hypothèse que Z est constant sur l'intervalle de temps considéré, on obtient en intégrant l'équation (23) :

$$N(t) = N_0 \cdot \exp(-Z \cdot t) \quad (24)$$

où N_0 : Nombre initial d'individus

Le terme $\exp(-Z \cdot t)$ est défini comme le taux de survie S . Sa valeur, comprise entre 0 et 1, indique la proportion d'animaux restant et son complémentaire à 1 (noté A), la proportion d'animaux disparus.

En réalité, il est plus rigoureux de définir Z comme le taux de mortalité totale apparente car les variations d'effectifs observées peuvent correspondre à des comportements migratoires qui entraîneront des sous-estimations dans le cas d'immigrations et des surestimations dans le cas d'émigrations. Nous devons en tenir compte dans le cas de *Naso brevirostris*.

Le coefficient Z englobe toutes les causes de mortalité possibles. Dans la pratique, on le décompose en la somme de la mortalité naturelle M , due généralement à la prédation, aux décès par maladie et à la vieillesse, et de la mortalité par pêche F , directement liée à l'exploitation. Dans le cas de stocks exploités, il faut distinguer deux phases successives. Tout d'abord, une première période entre la naissance et l'âge de première capture (t_c), pendant laquelle la cohorte n'est soumise qu'à la seule mortalité naturelle. On a alors $Z_1 = M$. Ensuite, entre l'âge de première capture et l'âge maximum dans la phase exploitée (t_l), mortalité naturelle et mortalité par pêche interviennent simultanément et donc, $Z_2 = F + M$.

La mortalité naturelle et la mortalité par pêche ne sont pas nécessairement constantes tout au long de la vie de la cohorte. Ces deux paramètres varient en fonction de plusieurs facteurs tels que l'âge, le taux d'exploitation, etc ...

2.2. Cas de la mortalité naturelle

La mortalité naturelle est un paramètre qu'il est possible d'estimer directement dans deux cas de figure :

- Si le stock est inexploité, l'estimation de Z donne directement la valeur de M puisque dans cette situation de départ, $F = 0$.

- Si on dispose de statistiques fiables d'effort de pêche et de mortalité totale, M peut être estimé à partir de la relation $Z = F + M$, en substituant à F , $q \cdot f$, qui est le produit de la capturabilité q , supposée constante par l'effort de pêche f (LAUREC et LE GUEN, 1981). Outre une valeur de q donnée par la pente de la droite,

Tableau 33 : Effectifs annuels capturés par classe de taille pour *N. brevirostris* femelle (en gras : saison de référence)

CLASSE	SAISONS DE PECHE			
	cm	83-84	84-85	85-86
17	2	26	33	1
18	3	43	60	2
19	1	17	28	2
20	2	33	55	4
21	15	231	182	12
22	146	733	883	99
23	245	1691	2083	185
24	260	2114	2270	210
25	565	3080	4228	382
26	505	3298	4349	404
27	462	2099	2607	310
28	174	1193	2055	173
29	50	322	594	49
30	9	95	126	7
31	3	43	60	2
32	6	43	60	6

Tableau 34 : Effectifs annuels capturés par classe de taille pour *N. brevirostris* mâle (en gras : saison de référence)

CLASSE	SAISONS DE PECHE			
	cm	83-84	84-85	85-86
23	74	484	859	78
24	385	1174	1752	212
25	247	1058	1416	203
26	600	2143	3949	455
27	862	2817	4034	433
28	678	2828	4222	524
29	656	2913	4333	520
30	592	2847	3593	437
31	367	1108	1462	204
32	239	691	1027	161
33	29	223	332	33
34	121	357	554	96
35	45	326	483	49
36	3	48	64	3
37	-	-	-	-
38	9	31	47	9

la regression de Z en fonction de f permettra de calculer une valeur de M, représentée par l'intersection de la droite avec l'axe des mortalités totales.

Le contexte de la présente étude ne nous permet pas de nous placer dans l'un ou l'autre de ces deux cas. Quantifier la mortalité naturelle étant nécessaire pour les études de production, il reste le recours aux formules empiriques développées ces dernières années et qui utilisent des paramètres biologiques et environnementaux.

- La formule de PAULY :

En compilant des données obtenues sur 84 espèces de toutes latitudes et de plusieurs types d'écosystèmes, PAULY (1979) a corrélié la mortalité naturelle aux paramètres K, L_∞ de Von Bertalanffy et à la température T (°C) du milieu et propose la formule suivante :

$$\log M = -0,0066 - 0,279 \log L_{\infty} + 0,6543 \log K + 0,4634 \log T \quad (25)$$

où les logarithmes sont décimaux et L_∞ exprimé en cm

L'application de cette formule à nos données (avec T = 28 °C) donne pour les mâles M = 0,81 a⁻¹, et M = 0,71 a⁻¹ pour les femelles.

- La formule de HOENIG :

Plus la mortalité naturelle est élevée, plus la longévité de l'espèce doit être courte. A partir de cette donnée intuitive, HOENIG (1984) montre que pour les poissons, le logarithme de la longévité (T_{max}) serait significativement corrélié avec le logarithme de M suivant la relation :

$$\text{Log } M = 1,46 - 1,01 \cdot \text{Log } T_{\text{max}} \quad (26)$$

Nous avons vu que les mâles et les femelles de *Naso brevirostris* ont une longévité minimale de l'ordre de 7 ans. D'après la formule (26), M serait donc égal à 0,60 a⁻¹.

- Les autres formules :

S'il est logique de chercher à relier la mortalité naturelle aux paramètres de croissance, il l'est également de penser que mortalité naturelle et effort reproductif sont liés. En effet, l'allocation d'une part importante d'énergie à la reproduction (espèce de stratégie r), doit entraîner une moindre adaptation au milieu naturel et donc diminuer l'espérance de vie. En utilisant le RGS comme indicateur de l'effort reproductif, GUNDERSON (1980) et GUNDERSON et DYGERT (1988) ont montré que M et le RGS sont proportionnels mais

leurs modèles ayant été bâtis pour des espèces d'eaux tempérées, nous ne pouvons les adapter à nos données.

Les formules empiriques sont à prendre avec le recul nécessaire. Si elles sont en apparence d'un secours appréciable en l'absence de moyens pour estimer la donnée manquante, elle peuvent induire l'utilisateur en erreur si il y a une mauvaise adéquation entre la base de donnée utilisée pour le calcul de l'expression analytique et les données recueillies dans un cas particulier. Plus qu'une estimation, c'est comme un ordre de grandeur qu'il faudra utiliser les M calculés, d'autant plus qu'on ne peut pas les encadrer par un intervalle de confiance. Dans notre cas, les valeurs extrêmes de M, 0,6 et 0,8 indiquent que ce sont entre 45 % et 55 % des poissons d'une cohorte qui disparaissent chaque année sous l'influence des seuls facteurs naturels. Etant donnée l'importante pression de prédation dans le milieu lagonaire, ces chiffres ne sont pas invraisemblable mais c'est tout ce que l'on pourra en dire. Pour la suite des calculs, nous testerons plusieurs jeux de mortalités naturelles comprises entre les valeurs extrêmes estimées.

2.3. Calcul de la mortalité totale par la méthode des courbes de capture

2.3.1. Le principe

La méthode qui consiste à estimer Z à partir des courbes de captures a été largement développée par RICKER (1980). Nous nous bornerons à en rappeler les principales étapes.

Sur une année donnée, les prises sont décomposées en groupes d'âges. On obtient ensuite la courbe de capture en plaçant sur un graphique le logarithme des effectifs pêchés en fonction de l'âge. Les parties ascendantes et sommitales de la courbe ne sont d'aucune utilité pour le calcul car elles représentent les classes d'âge incomplètement recrutées dans la phase exploitée. La partie descendante seule sert à l'estimation de Z. En effet, si on linéarise l'équation (24), on obtient :

$$\text{Log } N = -Z.t + \text{Log } N_0 \quad (27)$$

La régression de Log N en fonction de t donne par la pente de la droite une estimation de Z, à condition que les hypothèses suivantes soient raisonnablement respectées :

- Le recrutement doit avoir été le même pour toutes les classes d'âge.
- La mortalité totale est invariable dans le temps.

- Les classes d'âges dont l'effectif est utilisé pour le calcul sont d'égale vulnérabilité à l'engin de pêche.

- L'échantillon des captures est suffisamment grand pour que toutes les cohortes, et notamment les plus anciennes, y soient représentées.

Si en première approximation, on s'écarte peu des trois derniers points, la première hypothèse est loin d'être respectée. Comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent, le recrutement larvaire, et donc *a fortiori* le recrutement dans la phase exploitée, semble très variable d'une année sur l'autre. Aussi, limiterons nous notre ambition à présenter des ordres de grandeur vraisemblables pour la mortalité totale apparente.

2.3.2. Le calcul

D'un point de vue pratique, si l'on dispose d'échantillonnages de la population en longueur (cas le plus courant), on peut utiliser des courbes de captures converties en longueur (*length-converted catch curves*) dont la prime utilisation revient à Van SICKLE (1977). Cette méthode consiste à multiplier le nombre de poissons dans chaque classe de taille par le taux de croissance moyen du poisson dans cette classe. Il en résulte une courbe de capture d'équation :

$$\text{Log} \left(N_i \cdot \frac{dL_i}{dt} \right) = -Z \cdot t_i' + \text{Log } N_0 \quad (28)$$

où $\frac{dL_i}{dt}$: taux de croissance à l'intérieur de la classe de taille i

et t_i' : âge médian de la classe de taille i

En estimant dL_i/dt par $L_{i+1}-L_i/t_{i+1}-t_i$ et en remplaçant $L_{i+1}-L_i$ par sa valeur (1 puisque le pas des classes est de 1 cm), l'équation (28) s'écrit :

$$\text{Log} \frac{N}{DT} = -Z \cdot t' + \text{Log } N_0 \quad (29)$$

avec DT : différence entre l'âge à la sortie de la classe de taille et l'âge à l'entrée de cette classe

Tableau 35 : Exemple de construction d'une courbe de capture de *N. brevirostris* femelle pour la saison 1985-1986 (A : partie ascendante non utilisée pour la régression, B : partie descendante utilisée pour le calcul de Z, C : point non utilisé car trop proche de L_{∞})

Classe Age cm	médian a	N	DT a	Log N/DT	
17	1,86	33	0,229	4,97	A
18	2,09	60	0,232	5,56	
19	2,33	28	0,249	4,72	
20	2,58	55	0,243	4,72	
21	2,86	182	0,297	6,42	
22	3,15	883	0,293	8,01	
23	3,47	2083	0,316	8,79	
24	3,82	2270	0,381	8,69	
25	4,20	4228	0,393	9,28	
26	4,63	4349	0,463	9,15	
27	5,10	2607	0,513	8,53	B
28	5,65	2055	0,600	8,14	
29	6,29	594	0,674	6,78	
30	7,05	126	0,831	5,02	
31	8,01	60	1,068	4,03	C
32	9,29	60	1,520	3,68	

Tableau 36 : Valeur (Z) et intervalle de confiance (Ic, $p \leq 0,05$) de la mortalité totale apparente de *N. brevirostris* pour chaque saison de pêche (en gras : saison de référence)

SAISON	FEMELLES			MALES		
	Z (1/a)	±	Ic	Z (1/a)	±	Ic
83-84	1,90		0,29	1,53		0,39
84-85	1,62		0,20	1,30		0,32
85-86	1,61		0,29	1,29		0,29
86-87	1,94		0,34	1,44		0,37

Le principal intérêt de ce calcul est qu'il permet de corriger le biais introduit par le fait que la croissance n'est pas linéaire et que les grandes classes de taille contiennent davantage de groupes d'âges que les petites. PAULY (1984) a quantifié ce biais et montre qu'il est de l'ordre de grandeur du coefficient K de Von Bertalanffy.

2.3.3. Résultats

Dans le tableau 35 est indiqué un exemple de construction des courbes de captures, en l'occurrence celle de *Naso brevirostris* femelle pendant la saison de pêche 1985-1986. Après avoir placé les points sur un graphique et sélectionné ceux qui serviront à l'estimation de Z (figure 45), le calcul de la régression de $\text{Log}(N/DT)$ en fonction de t' donne les résultats présentés dans le tableau 36. La mortalité totale des femelles est supérieure à celle des mâles. Les coefficients Z calculés varient entre 1,61 et 1,94 pour celles-ci alors que ceux des mâles se situent dans l'intervalle 1,29 - 1,44. Déduction faite de Z de la mortalité naturelle, le coefficient de mortalité par pêche F se place entre 1,01 et 1,34 pour les femelles et entre 0,66 et 0,84 pour les mâles si $M = 0,6$; entre 0,81 et 1,14 pour les femelles et 0,49 et 0,64 pour les mâles si $M = 0,8$. Pour la saison de pêche 1985-1986, le taux d'exploitation moyen E défini comme :

$$E = \frac{F}{F + M} = \frac{F}{Z} \quad (30)$$

est de $E = 0,63$ pour les femelles et $E = 0,55$ pour les mâles si $M = 0,6$. Si $M = 0,8$, on obtient $E = 0,50$ pour les femelles et $E = 0,38$ pour les mâles.

En toute première approche, ces résultats permettent de situer le niveau d'exploitation du stock de *N. brevirostris* comme étant proche de l'optimum puisque d'après GULLAND (1971), un stock peu exploité, placé dans des conditions d'exploitation optimales doit avoir une mortalité par pêche peu différente de la mortalité naturelle, soit $E \approx 0,5$. Ceci dit, cette affirmation mérite d'être approfondie au moyen de méthodes plus fines puisque l'on a montré (BEDDINGTON et COOKE, 1983, CADDY et CSIRKE, 1983) que l'approximation de Gulland est loin d'avoir une portée universelle, notamment pour les espèces placées au bas de la chaîne trophique et c'est le cas de *N. brevirostris*.

2.4. L'analyse des cohortes

L'analyse des cohortes ou analyse des populations virtuelles

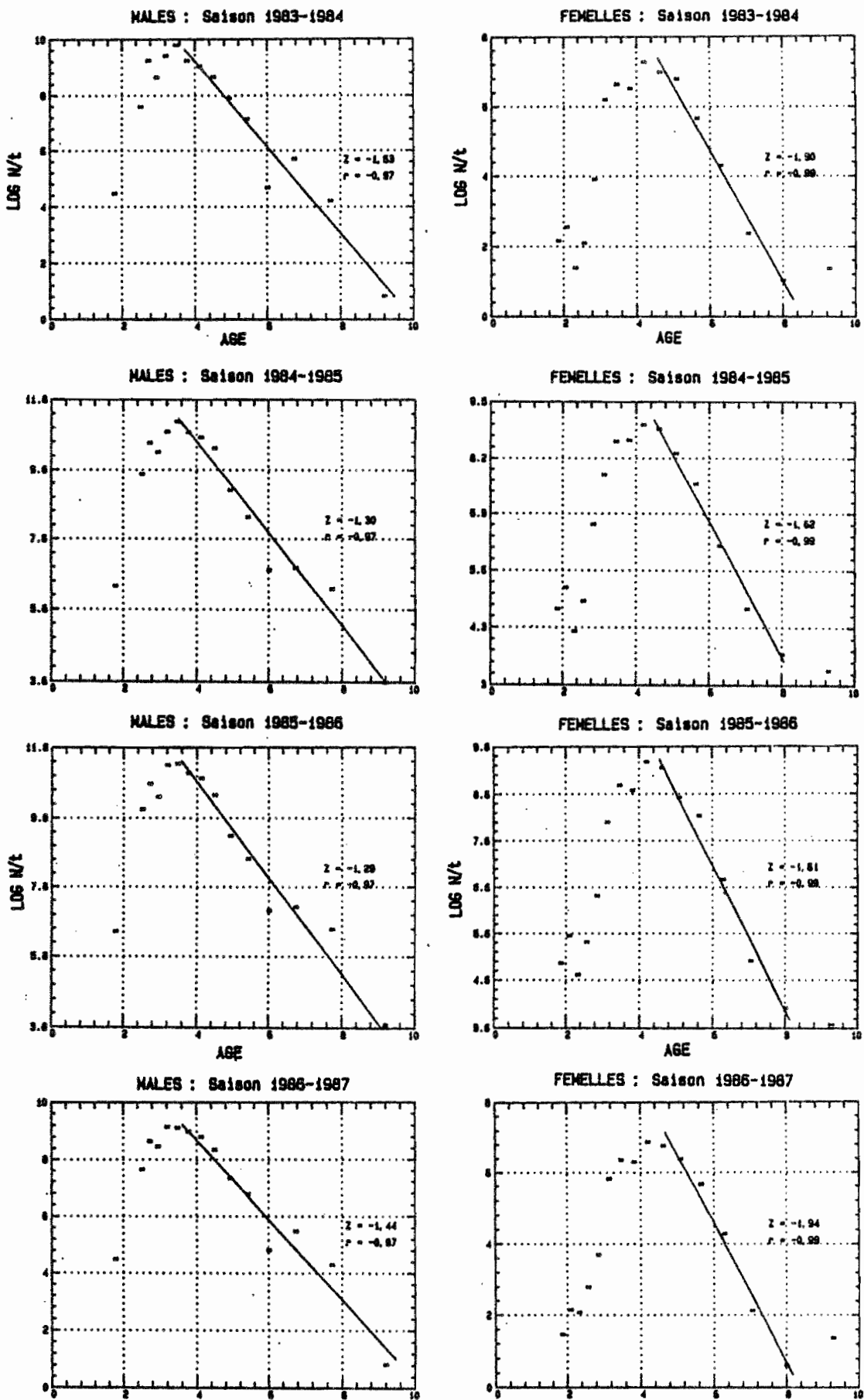


Figure 45 : Construction des courbes de captures pour *Naso brevirostris* (droite : droite de régression utilisée pour le calcul de la mortalité, Z : mortalité totale, r : coefficient de corrélation)

(VPA, *Virtual Population Analysis*) est l'un des outils les plus puissants de la dynamique des populations du fait de sa robustesse aux erreurs dans les évaluations des paramètres initiaux. Son emploi permet de ventiler les mortalités par pêche par cohorte et fournit une estimation des biomasses passées (donc virtuelles). Plusieurs modèles de calcul existent. Ce sont notamment ceux de Beverton et Holt, Gulland, Pope et Jones. De manière générale, les trois premiers modèles cités nécessitent la connaissance de la pyramide des âges des captures. Le modèle de Jones utilise la structure de taille des prises. Il sépare la vie de la cohorte en une succession d'intervalles de temps inégaux définis par la durée nécessaire à la traversée d'une classe de longueur. Nos données se prêtent parfaitement à une telle analyse et nous avons utilisé le modèle pour estimer les variations du taux d'exploitation avec la longueur et donc avec l'âge. Les hypothèses requises pour la mise en oeuvre de ce modèle sont un recrutement constant et une population en état d'équilibre. Les calculs ont été effectués à l'aide du logiciel JONYFEC, développé par l'équipe pêche de l'IFREMER.

2.4.1. Bases mathématiques

Les différentes étapes du calcul analytique ont été détaillées par JONES (1981). Nous ne ferons qu'en reprendre les principales étapes.

Beverton et Holt ont montré que les captures C_1 d'une population durant une unité de temps i sont égales au produit de l'effectif initial N_1 de la population au début de la période envisagée par le taux d'exploitation E_1 ($= F_1/Z_1$), soit :

$$C_1 = \frac{F_1}{Z_1} (1 - \exp(-Z_1)) N_1 \quad (31)$$

En remplaçant N_1 par $N_{i+1} \cdot \exp(Z_1)$ et en généralisant l'équation (31) à un intervalle de temps DT quelconque, l'équation des captures s'écrit encore :

$$C_1 = \frac{F_1}{F_1 + M} \cdot N_{i+1} (\exp((F_1 + M) \cdot DT) - 1) \quad (32)$$

sachant que :

$$DT = \frac{1}{K} \cdot \text{Log} \left[\frac{L_\infty - L_1}{L_\infty - L_{i+1}} \right] \quad (33)$$

Dans la présentation de sa méthode, Jones se sert de l'approximation de POPE (1972) pour résoudre l'équation des captures. Il considère que

$$N_1 \approx N_{1+1} \cdot \exp(M) + C_i \cdot \exp(M/2)$$

Le logiciel que nous avons employé n'utilise pas cette approximation, même si de fait elle est souvent excellente tant que $M \leq 0,3$ (POPE, 1972). Le programme résoud l'équation (32) par la méthode de Newton et approche la solution par itérations jusqu'au seuil de précision de 0,00001.

2.4.2. Mise en oeuvre

On utilise la méthode du rétrocalcul qui consiste à estimer le taux d'exploitation de la dernière classe de taille. L'analyse des cohortes requière les paramètres suivants :

- le K et le L_∞ de Von Bertalanffy
- la connaissance des débarquements par classe de taille
- un groupe final ou groupe + à partir duquel les captures seront cumulées.
- le taux d'exploitation du groupe +.

Les deux premières entrées sont généralement connues. Pour le choix du groupe +, LAUREC et MESNIL (1985) recommandent d'éviter une valeur au delà de 80 % de L_∞ . Ceci est sans doute possible pour des espèces dont la durée de vie dans la phase exploitée est de plusieurs années. Pour *Naso brevirostris*, choisir une telle valeur amènerait à former un groupe + dans lequel seraient incluses les classes de taille les plus exploitées, d'où une grande perte d'intérêt de la méthode. Nous avons choisi de former le groupe + des mâles à partir de 35 cm et celui des femelles à partir de 31 cm, après avoir vérifié par différents essais que dans notre cas, le choix de ce groupe ne change pas beaucoup la solution finale.

Les erreurs dues au choix du taux d'exploitation final E_+ sont minimisées par la propriété de convergence de l'analyse des cohortes (MESNIL, 1980). Pour le calcul, nous avons choisi un E_+ égal à 0,5, soit une mortalité par pêche du groupe + égale à la mortalité naturelle - 0,6 ou 0,8 selon les cas. En faisant varier E_+ , nous avons vérifié que les différentes valeurs de F étaient très proches à partir des classes d'âges centrales.

Tous ces paramètres fixés, le nombre de survivants à l'entrée du groupe + est calculé suivant la formule :

$$N_{1+} = C_+/E_+ \quad (34)$$

Le calcul des effectifs et des mortalités pour chaque classe de taille se fait ensuite par récurrence à l'aide de la formule (32).

2.4.3. Résultats

2.4.3.1. Test de la convergence

Dans les tableaux 37 et 38, les vecteurs mortalité par pêche ont été calculé pour différentes valeurs du taux d'exploitation terminal E+, et pour une mortalité naturelle fixée à 0,6. Les effectifs initiaux sont également reportés. Il apparaît que pour les femelles, la convergence des valeurs de F vers les "vraies" valeurs se fait dès la classe de taille 27 cm, soit quatre classes avant le groupe 31+. En ce qui concerne les mâles, la convergence est plus longue à se faire. Elle intervient à partir du groupe 29, soit six classes avant le groupe +. La propriété de convergence de l'analyse des cohortes est décrite par le fait qu'une variation des E+ (DE+) est liée à une variation des F₁ (DF₁) suivant l'approximation

$$\frac{DF_1}{F_1} \approx \frac{DE+}{E+} \exp(-Fc) \quad (35)$$

où Fc est la mortalité par pêche cumulée à partir du groupe +. Nous noterons au passage que contrairement à ce qui est généralement admis, la vitesse de convergence n'est pas fonction du nombre de classes. Le retard de la convergence des F calculés pour les mâles par rapport à ceux des femelles s'explique par le fait que leurs mortalités sont plus faibles et par conséquent les DF₁/F₁ plus élevés. Ainsi, pour ces derniers, le choix du taux d'exploitation terminal aura davantage d'importance. Un E+ égal à 0,5 pour les deux sexes semble conduire à une estimation raisonnable de la forme du vecteur mortalité par pêche. Pour ce qui est des effectifs initiaux, les variations sont faibles mais plus importantes chez les mâles (1 à 3% pour les femelles et 2 à 5 % pour les mâles).

2.4.3.2. Le vecteur mortalité par pêche F

Les valeurs des composantes du vecteur F sont indiquées dans le tableau 39 pour la saison 1985-1986, et pour les deux valeurs de la mortalité naturelle envisagée (0,6 - 0,8). Sur la figure 46, sont tracées les variations du taux d'exploitation F/Z selon la classe de taille. Il apparaît que pour les deux sexes, le taux d'exploitation E augmente régulièrement des petites classes de taille vers un maximum qui se situe à la classe 30 pour les mâles et à la classe 28 pour les femelles, et décroît ensuite. La remontée observée après ce maximum chez les mâles peut provenir du fait que le E+ fixé à 0,5 est probablement un peu fort. De façon générale, on constate que le taux d'exploitation est plus important chez les femelles (maxima

Tableau 37 : Test de la convergence de l'analyse des cohortes pour *N. brevirostris* mâle (E+ : taux d'exploitation final ; No effectif initial)

E+	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	No
0,3	0,0	0,1	0,1	0,2	0,3	0,3	0,4	0,5	0,3	0,2	0,1	0,2	114 076
0,4	0,0	0,1	0,1	0,3	0,3	0,4	0,5	0,5	0,3	0,3	0,1	0,4	104 841
0,5	0,0	0,1	0,1	0,3	0,3	0,4	0,5	0,6	0,3	0,3	0,1	0,3	99 289
0,6	0,1	0,1	0,1	0,3	0,3	0,4	0,5	0,6	0,4	0,3	0,2	0,4	95 580
0,7	0,1	0,1	0,1	0,3	0,3	0,4	0,6	0,7	0,4	0,4	0,2	0,5	92 925
0,8	0,1	0,1	0,1	0,3	0,3	0,4	0,6	0,7	0,4	0,4	0,2	0,5	90 929

Tableau 38 : Test de la convergence de l'analyse des cohortes pour *N. brevirostris* femelle (E+ : taux d'exploitation final ; No effectif initial)

E+	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	No
0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,2	0,5	0,7	0,7	1,1	0,7	0,3	123 671
0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,2	0,5	0,7	0,7	1,1	0,7	0,5	120 431
0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,2	0,5	0,8	0,8	1,2	0,8	0,4	118 473
0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,2	0,5	0,8	0,8	1,3	1,0	0,5	117 159
0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,2	0,5	0,8	0,8	1,3	1,0	0,5	116 215
0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,2	0,5	0,8	0,8	1,4	1,0	0,6	115 504

Tableau 39 : Valeur des composantes du vecteur mortalité par pêche suivant les saisons pour *N. brevirostris* à Tikehau

CLASSE	FEMELLES				MALES			
	85-86	83-84	84-85	86-87	85-86	83-84	84-85	86-87
17	0,0	0,0	0,0	0,0				
18	0,0	0,0	0,0	0,0				
19	0,0	0,0	0,0	0,0				
20	0,0	0,0	0,0	0,0				
21	0,0	0,0	0,0	0,0				
22	0,1	0,1	0,1	0,1				
23	0,1	0,2	0,2	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
24	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1
25	0,5	0,6	0,6	0,5	0,1	0,1	0,1	0,1
26	0,8	0,8	0,8	0,8	0,3	0,3	0,2	0,3
27	0,8	1,4	1,4	1,4	0,3	0,4	0,3	0,3
28	1,2	1,3	1,3	1,4	0,4	0,4	0,4	0,4
29	0,9	1,0	1,0	1,0	0,5	0,5	0,5	0,5
30	0,4	0,4	0,4	0,3	0,6	0,6	0,7	0,6
31					0,4	0,6	0,4	0,4
32					0,3	0,6	0,3	0,4
33					0,1	0,1	0,1	0,1
34					0,4	0,7	0,3	0,6

autour de 0,6) que chez les mâles (maxima vers 0,4).

Dans le tableau 39 sont également reportées les valeurs du vecteur F pour les autres saisons de pêche. Les estimations faites pour ces saisons sont peu différentes de celles faites pour la saison de référence (1985-1986) mais les maxima d'exploitation se portent sur la classe 27 pour les femelles, en 1983-1984 et 1984-1985.

Dans le tableau 40 sont indiquées les différentes valeurs des effectifs initiaux (i.e. du nombre de recrues) rétrocalculées. Les estimations changent beaucoup suivant les saisons et sont extrêmement sensibles aux valeurs de M. Par exemple, pour la saison de pêche 1985-1986, le nombre de mâles arrivant dans la phase exploitée est de 97 000 si $M = 0,6$, et de 119 000 si $M = 0,8$. Dans la logique, le sex-ratio des nouvelles recrues devrait être équilibré. Ceci est vrai pour les saisons 1983-1984 et 1986-1987 au recrutement très faible (environ 10 000 individus). Pour les deux autres saisons au recrutement plus conséquent ($\approx 100 000$ individus), le sex-ratio est en faveur des femelles montrant que des facteurs de sélection peuvent intervenir dès les plus jeunes âges.

2.5. Comparaison des deux méthodes

Pour pouvoir être comparées aux résultats obtenus par la méthode des courbes de capture, les composantes du vecteur mortalité totale de l'analyse des cohortes doivent être moyennées. Le Z moyen se calcule en faisant la moyenne des Z_i par classe de taille i , pondérée par les effectifs C_i des captures de la classe (CSIRKE et CADDY, 1983), soit :

$$Z = \frac{\sum Z_i C_i}{\sum C_i} \quad (37)$$

En tout état de cause, la moyenne ne se fera que sur les classes de taille pleinement recrutées, c'est à dire celles prises en compte par la première méthode.

Le tableau 41 donne les résultats de ce calcul. De manière générale, les valeurs obtenues par la méthode des courbes de captures sont supérieures à celles données par l'analyse des cohortes. Pour la saison de référence 1985 - 1986, le Z moyen calculé par l'analyse des cohortes avec $M = 0,8$ est compris dans l'intervalle de confiance du Z calculé par la première méthode. Ceci est également vrai pour les autres saisons de pêche. Si $M = 0,6$, les valeurs sont différentes.

La méthode des courbes de capture surestime probablement la

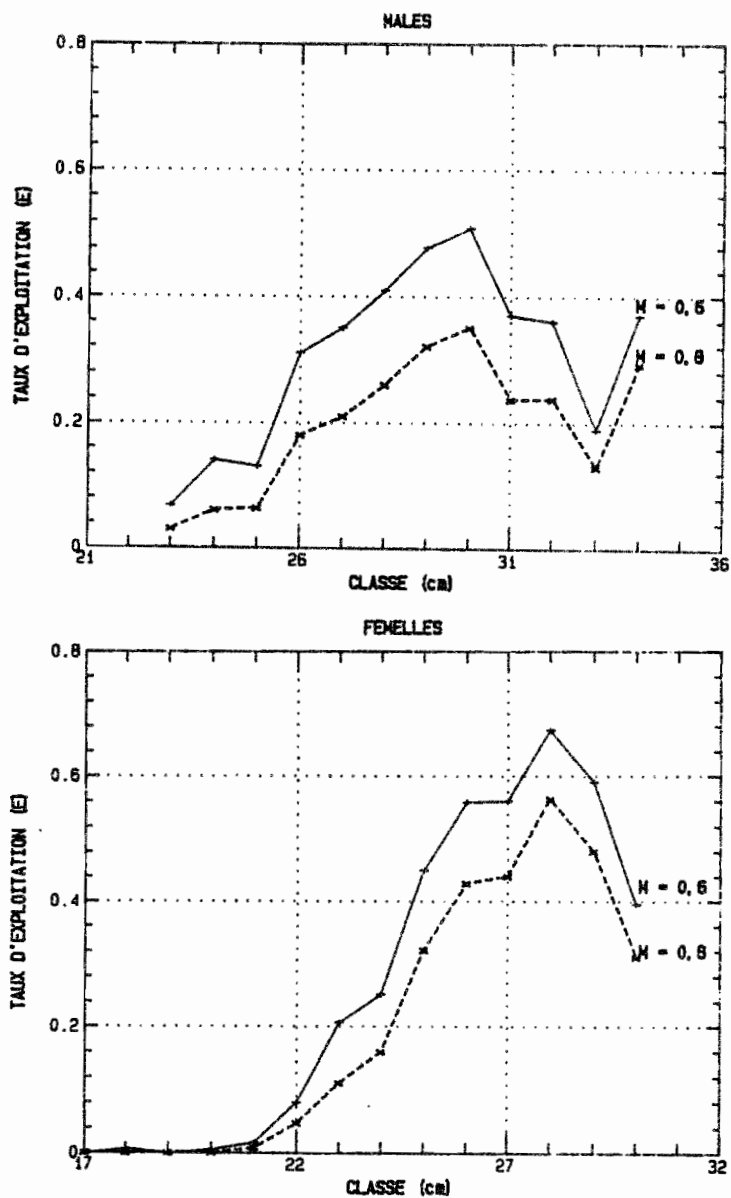


Figure 46 : Variations du taux d'exploitation E suivant la classe de taille pour *Naso brevirostris* à Tikehau

Tableau 40 : Estimation du nombre de recrues fournit par l'analyse des cohortes suivant les saisons de pêche et pour différentes valeurs de la mortalité naturelle

Saison	M = 0,6		M = 0,8	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
83-84	16 000	14 000	27 000	27 000
84-85	67 000	87 000	118 000	169 000
85-86	97 000	119 000	171 000	237 000
86-87	12 000	11 000	21 000	21 000

mortalité totale puisque l'on considère pour son calcul que la mortalité par pêche est la même pour toutes les classes de taille. L'analyse des cohortes a montré que cette approximation est très grossière et que bien au contraire, les valeurs de Z varient très sensiblement avec la longueur. Les petites classes sont peu affectées par la pêche et leur mortalité par pêche environ 100 fois moindre que pour les classes les plus exploitées.

2.6. La méthode de Beverton et Holt

Beverton et Holt ont montré que si la croissance individuelle est décrite par un modèle de Von Bertalanffy, la mortalité totale moyenne Z peut être reliée aux paramètres K et L^∞ de cette équation suivant la formule :

$$Z = K \frac{L^\infty - L_m}{L_m - L_c} \quad (38)$$

où L_m : longueur moyenne des captures
 L_c : longueur à la première capture

En général, si la longueur moyenne des captures est bien connue, la longueur à la première capture est difficile à estimer et est souvent entachée d'une grosse incertitude. Sur la figure 47, nous avons représenté les variations de Z en fonction de L_m et L_c . Il apparaît que tant que L_m est très supérieur à L_c , les estimations de Z sont peu sensibles aux erreurs sur ces paramètres. Par contre, quand L_c est proche de L_m , et c'est notre cas, les estimations de Z sont très différentes pour de faibles variations de L_c . Ainsi, dans le cadre de cette étude et dans toutes les études où L_c est proche de L_m , la méthode de Beverton et Holt est inopérante. Suivant LE GUEN (1971), la méthode est surtout intéressante pour estimer L_c , quand Z et L_m sont connus. Elle ne nous servira qu'à vérifier des ordres de grandeur trouvés par ailleurs.

3. TAILLE A LA PREMIERE CAPTURE

3.1. Méthode

L'estimation de la taille à la première capture L_c peut se faire suivant plusieurs méthodes. Dans notre cas, elle sera définie comme la taille L_{50} à laquelle le cumul des captures en nombre, à partir de la plus petite taille, atteint 50 % du total capturé. Cette estimation se fait en portant sur un graphique les variations du cumul des captures en fonction de la longueur. La taille L_{50} se lit directement sur le graphique, ou se calcule par interpolation linéaire.

Tableau 41 : Comparaison des mortalités totales obtenues avec la méthode des courbes de capture (Ricker) et l'analyse des cohortes (Jones)

		83-84	84-85	85-86	86-87	
F E M	Ricker	1,90	1,62	1,61	1,94	
	Jones	1,51 1,71	1,49 1,69	1,44 1,64	1,41 1,61	M = 0,6 M = 0,8
M A L	Ricker	1,53	1,30	1,29	1,44	
	Jones	1,13 1,33	0,96 1,16	0,94 1,14	1,07 1,27	M = 0,6 M = 0,8

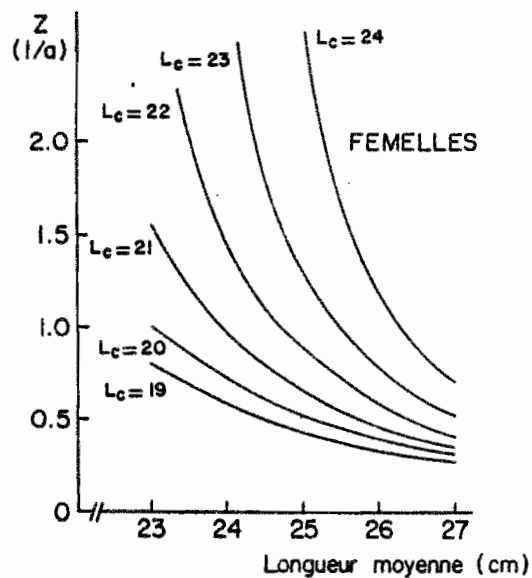
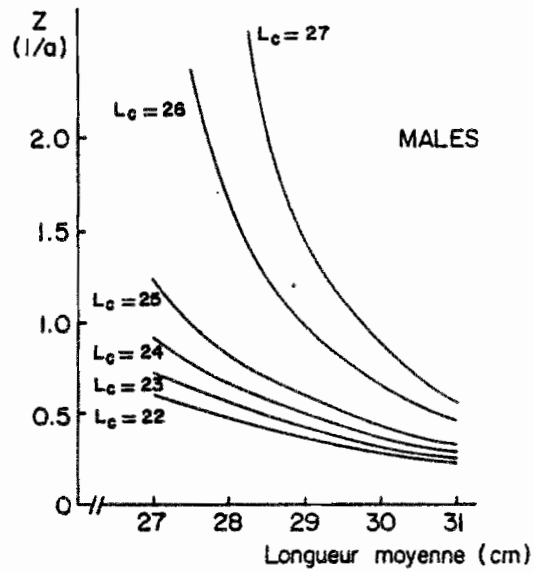


Figure 47 : Estimation de la mortalité totale par la méthode de Beverton et Holt quand plusieurs tailles à la première capture sont testées

3.2. Résultats

La proportion cumulée des captures en fonction de la longueur est représentée sur la figure 48. Pour les femelles, la longueur L_{50} (= L_c) est 25,12 cm, contre 27,53 cm pour les mâles. La forme très symétrique des deux courbes permet de les décrire par un modèle logistique dont l'expression générale est :

$$S_l = \frac{1}{1 + \exp(-\alpha (L - L_c))} \quad (39)$$

avec S_l : proportion cumulée à la longueur L . Pour le calcul de α , on linéarise la formule (39) en écrivant que :

$$\text{Log} \left(\frac{1}{S_l} - 1 \right) = -\alpha (L - L_c) \quad (40)$$

Après avoir éliminé les points extrêmes, la régression de $\text{Log}(1/S_l - 1)$ en fonction de $L - L_c$ permet de calculer α . La courbe de tri de l'engin de pêche ainsi modélisée s'écrit :

$$\text{pour les mâles} \quad S_l = \frac{1}{1 + \exp(-0,69 (L - 27,53))} \quad (41)$$

$$\text{pour les femelles} \quad S_l = \frac{1}{1 + \exp(-0,94 (L - 25,12))} \quad (42)$$

Le coefficient de corrélation entre $L - L_c$ et $\text{Log}(1/S_l - 1)$ est supérieur à 0,99 pour les deux sexes.

Le coefficient α des femelles (0,94), supérieur à celui des mâles (0,69), montre que chez celles-ci, l'entrée dans la phase exploitée se fait de façon plus tranchée, probablement du fait d'un comportement migratoire plus accusé.

4. CONCLUSION

Les mortalités par pêche atteignent des valeurs assez fortes, entre 0,5 et 1, montrant que de toutes façons la pêche a un impact non négligeable sur la biomasse du stock. D'après la détermination que nous avons faite de la taille à la première capture, *Naso brevirostris* mâle ne serait pleinement recruté dans la pêcherie

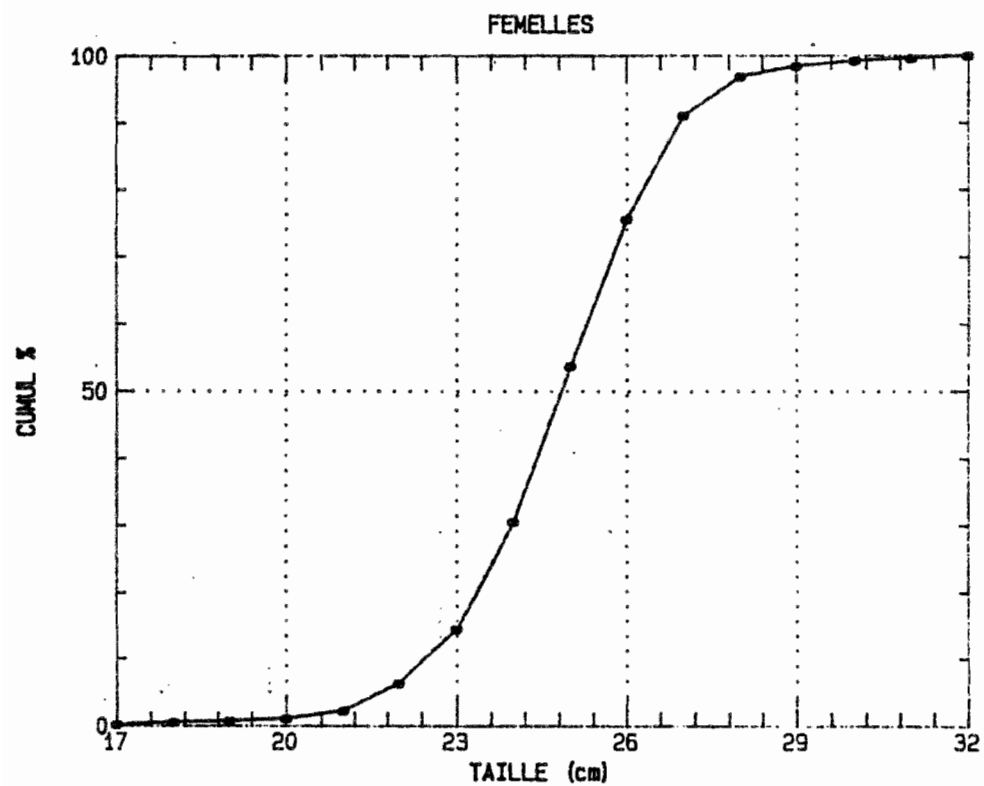
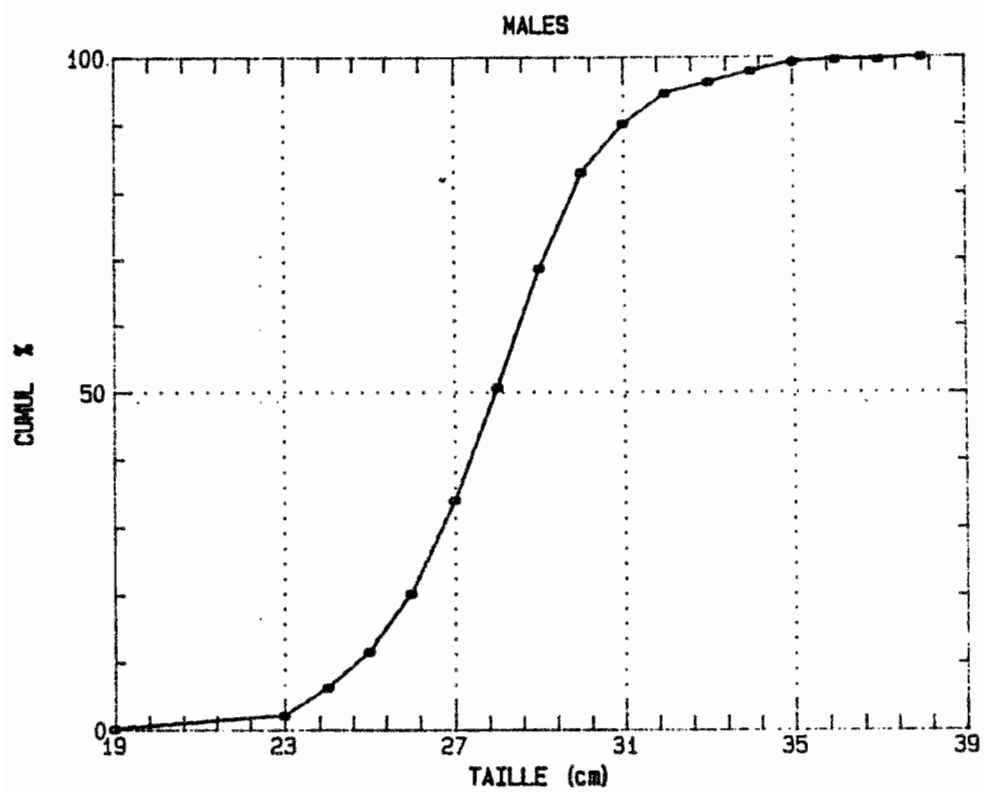


Figure 48 : Evolution de la proportion cumulée des effectifs capturés (en %) en fonction de la classe de taille pour *Naso brevirostris* à Tikehau

qu'à l'âge de 3 ans $\frac{1}{2}$ et les femelles, à 4 ans. Les maxima de taux d'exploitation se portent sur les poissons âgés de 4 ans $\frac{1}{2}$ pour les mâles et 6 ans pour les femelles. Cette différence est en partie liée au comportement migratoire relativement différent chez les deux sexes : les mâles sont pêchés une grande partie de l'année et subissent davantage l'influence de la pêche que les femelles qui ne sont pêchées que lors de la reproduction.

La mortalité naturelle est un paramètre clé. De l'exactitude de sa détermination dépend largement la justesse des évaluations et des prévisions. Ceci a d'ailleurs été récemment montré pour l'analyse des cohortes (HILDEN, 1988, PRAGER et Mac CALL, 1988). En prenant une fourchette de valeurs possibles assez large (0,6 - 0,8), nous espérons pouvoir encadrer la vraie valeur qui doit certainement varier suivant les groupes d'âges. Il serait donc utile de pouvoir consacrer à son calcul une partie des moyens investis dans un programme de recherche. En Polynésie Française, cela peut se concrétiser en étudiant, même de façon sommaire, la structure d'une population d'un atoll vierge de toute influence humaine - il en existe encore un certain nombre - et au caractéristiques morphologiques ressemblant à celle de l'atoll de Tikehau que nous étudions.

Dans le prochain chapitre, nous verrons comment intégrer ces données relatives à l'exploitation et les données plus inhérentes à l'espèce pour calculer et prévoir les quantités qu'il est possible d'extraire du stock.

° °
°

F : LA PRODUCTION DU STOCK

1. LA MODELISATION DE LA PRODUCTION
2. IMPACT DE LA PECHE SUR LE POTENTIEL REPRODUCTIF DU STOCK
3. CONCLUSION : PROPOSITION D'AMENAGEMENT

La production du stock et donc les quantités récoltables par l'homme, peuvent être décrites par des équations qui permettent de faire des prévisions à partir de situations observées. Pour traiter des stocks monospécifiques, il existe deux types de modèles. Nous avons vu que les modèles globaux sont inutilisables dans notre cas. Les modèles analytiques calculent la production en terme de rendement pour un recrutement donné. Ce dernier point est difficile à quantifier avec précision et le résultat s'exprime le plus souvent en terme de rendement par recrue. L'une des utilisations les plus fréquentes de ces modèles consiste à faire varier les paramètres de la pêcherie sur lesquels l'homme a une influence directe, c'est à dire la mortalité par pêche et la taille à la première capture. On obtient ainsi par simulation tout un éventail de régimes d'exploitation parmi lesquels le gestionnaire choisira le plus satisfaisant en fonction de contraintes biologiques ou socio-économiques (par exemple : préservation du stock, maximisation du rendement pour un effort de pêche donné).

Il existe plusieurs modèles dont on trouvera d'excellentes descriptions dans LAUREC et LE GUEN (1981). Leur utilisation implique la connaissance de paramètres spécifiques au stock et le respect d'un certain nombre d'hypothèses. Le choix de la méthode se fera en fonction de celles-ci.

1. LA MODELISATION DE LA PRODUCTION

1.1. Choix d'un modèle

Le modèle de Beverton et Holt a été longtemps très utilisé du fait de la relative simplicité des calculs à mettre en oeuvre. Les hypothèses de travail sont un recrutement constant, une mortalité totale constante et donc indépendante de l'âge, une relation taille-poids isométrique. Dans le cadre de cette étude, ces hypothèses ne sont pas raisonnablement respectées. Ce modèle n'est donc pas adapté pour décrire la production du stock de *Naso brevirostris*. Il est d'ailleurs probable qu'avec la banalisation de l'informatique, ce modèle au cadre très rigide sera de moins en moins utilisé.

Pour prendre en compte les modifications des paramètres d'exploitation avec l'âge, il est nécessaire de discrétiser le cycle vital du poisson en une succession d'intervalles à l'intérieur desquels les paramètres de mortalité peuvent être considérés comme constants. Le modèle de Ricker suit une telle démarche mais nécessite la connaissance des composantes du vecteur mortalité par groupe d'âges. Nous avons choisi d'utiliser une méthode introduite par JONES (1984), qui utilise la composition en longueur des captures et notamment les résultats de l'analyse des cohortes du même auteur développés dans les paragraphes précédents. Les hypothèses de cette

méthode (*) sont que le recrutement est constant d'une année sur l'autre et que la distribution en longueur des captures représente une situation d'équilibre stable.

1.2. Description de la méthode

1.2.1. Equations de base

La capture instantanée en poids Y , réalisée sur une cohorte au temps t est exprimée par l'équation de base :

$$dY = F(t).N(t).W(t) dt \quad (43)$$

ou $F(t)$: coefficient instantané de mortalité par pêche, $N(t)$: nombre d'individus, $W(t)$: poids moyen.

Si on divise le cycle vital en une succession d'intervalles de temps DT suffisamment petits pour que les F , W et N puissent être considérés comme constants, la production Y_i à l'intérieur d'un intervalle i s'écrit :

$$Y_i = F_i . W_i . N_i . DT_i \quad (44)$$

la production totale Y est alors :

$$Y = \sum_i Y_i$$

Par la suite, les DT_i seront choisis de façon à représenter le temps nécessaire à la traversée d'une classe de taille i , soit le même schéma de discrétisation que l'analyse des cohortes. Les composantes F_i du vecteur F sont ainsi celles calculées dans l'étude de la mortalité.

Si l'on reprend les équations de l'analyse des cohortes, le calcul du rendement par recrue se fait de la façon suivante : on injecte un recrutement connu puis une récurrence est opérée d'intervalles en intervalles. A chaque étape, l'effectif N_i entrant dans la classe de taille étant connu, on en déduit d'abord N_{i+1} par la formule :

$$N_{i+1} = N_i \exp(-Z_i . DT_i)$$

(*) Ce méthode n'est pas celle communément appelé "modèle de Jones" qui est une révision du modèle de Beverton et Holt où la croissance n'est pas forcément isométrique. Les équations de rendement y sont paramétrées par une fonction dite " β -incomplète".

avec

$$Z_1 = F_1 + M$$

si l'on considère la mortalité naturelle constante, et

$$DT_1 = \frac{1}{K} \text{Log} \left(\frac{L^\infty - L_1}{L^\infty - L_{1+1}} \right)$$

Les débarquements C_1 en nombre d'individus sur cet intervalle sont donnés par la formule:

$$C_1 = \frac{F_1}{Z_1} (N_1 - N_{1+1}) \quad (45)$$

Les captures en nombre sont ensuite converties en poids grâce à la relation taille - poids calculée dans un précédent chapitre :
($b = 3,81.10^{-5}$; $a = 2,85$ pour les deux sexes)

$$\bar{W}_1 = b.L_1^a \quad (46)$$

L_1 étant approché par la moyenne arithmétique des longueurs aux bornes de la classe de taille i , soit :

$$\bar{L}_1 = \frac{L_1 + L_{1+1}}{2}$$

La production de la classe i est alors :

$$Y_1 = \bar{W}_1 . C_1 \quad (47)$$

et la production totale :

$$Y = \sum_1 \bar{W}_1 C_1$$

Cette quantité rapportée au recrutement initial injecté, fournit la valeur du rendement pour une recrue arrivant dans la pêcherie.

1.2.2. Effet d'un changement de la taille à la première et d'une modification de l'effort de pêche

Un changement de la taille à la première capture L_c et de l'effort de pêche f sont supposés n'avoir d'effet que sur la mortalité par pêche, bien que la pêche intervient vraisemblablement de façon plus profonde sur la dynamique de la population (LE GUEN et

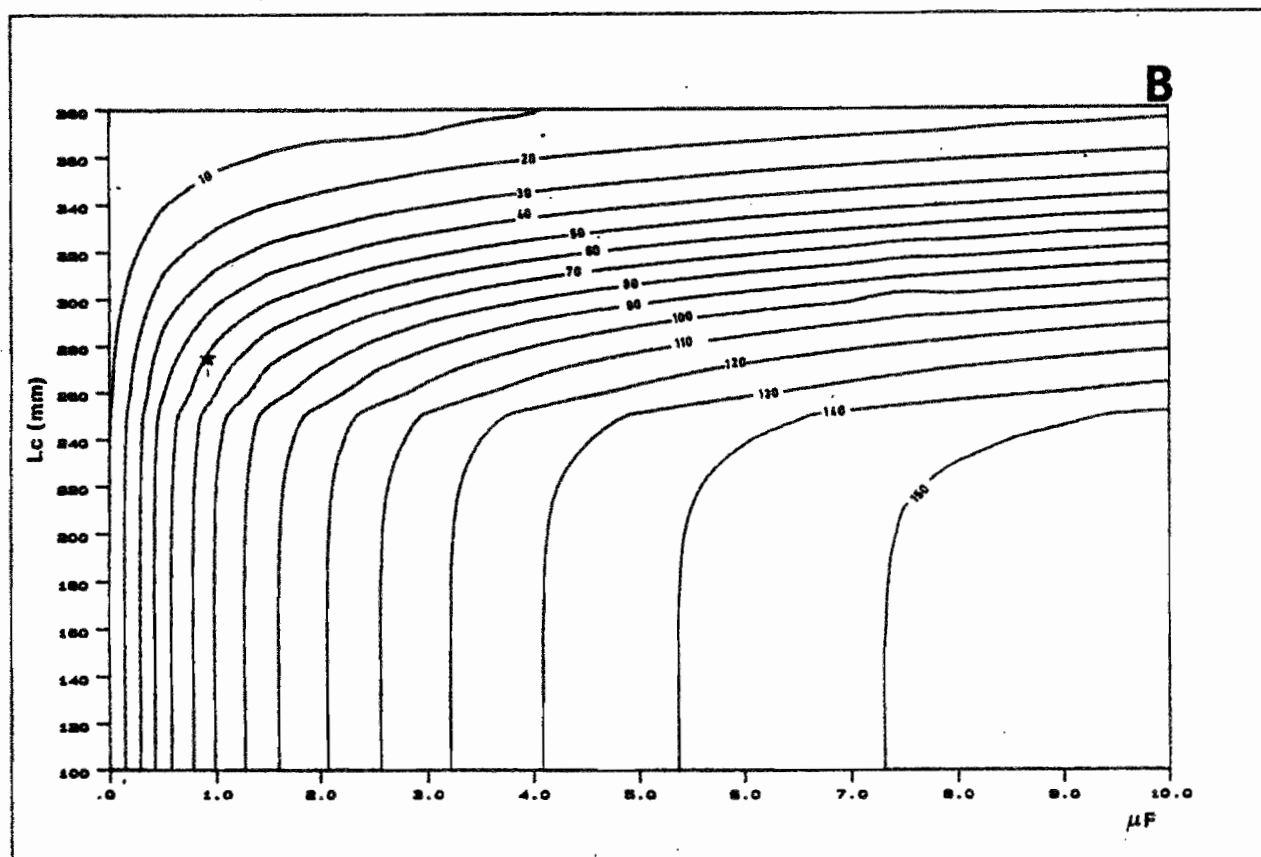
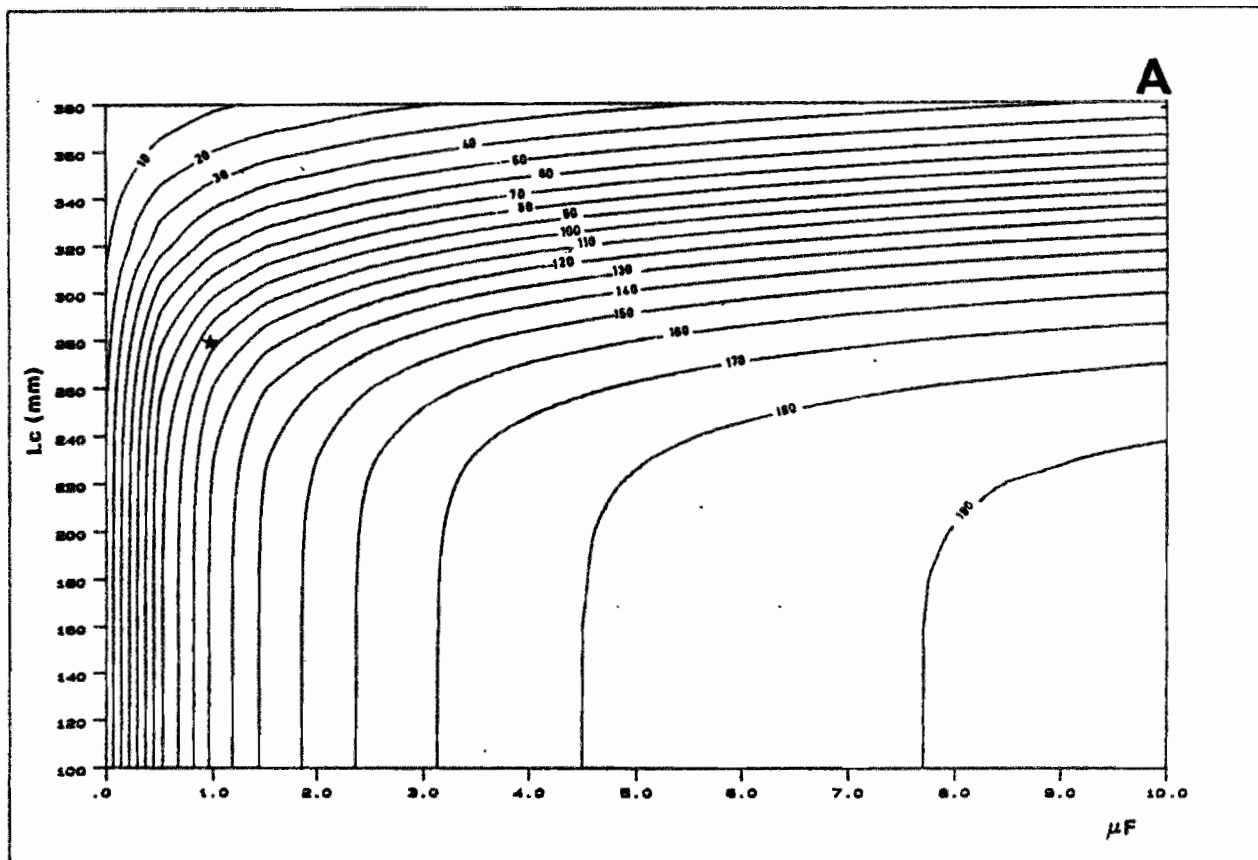


Figure 49 : Isoplèthes de rendement pour une recrue mâle de *Naso brevirostris* (en grammes) en fonction de la longueur à la première capture (Lc) et du multiplicateur de l'effort de pêche (μ) (A : cas où $M = 0,6$; B : cas où $M = 0,8$; * situation 1985-1986)

CHEVALIER, 1982). Si on formule l'hypothèse que la capturabilité de l'espèce reste constante, une modification de l'effort de pêche revient à multiplier le coefficient de mortalité par pêche par un multiplicateur d'effort μ . Pour ce qui est de la taille à la première capture, on suppose que l'on fait "glisser" la courbe logistique de tri de l'engin de pêche vers une nouvelle longueur L_{50} . La nouvelle mortalité par pêche est celle calculée précédemment, multipliée par Sl_1'/Sl_1 qui est le rapport de la nouvelle proportion de poissons capturés à l'ancienne. Les proportions Sl_1 sont calculées par les courbes logistiques (41) et (42). En équation, la nouvelle mortalité par pêche F_{n1} après modification du régime d'exploitation est calculée à partir de celle de référence par la formule :

$$F_{n1} = \mu \cdot F_1 \cdot \frac{Sl_1'}{Sl_1} \quad (48)$$

À mortalité naturelle constante, le nouveau taux d'exploitation de la classe de taille i est donc :

$$E_{n1} = \frac{\mu \cdot F_1 \cdot (sl_1'/Sl_1)}{\mu \cdot F_1 \cdot (Sl_1'/Sl_1) + M} \quad (49)$$

Le rendement par recrue est ensuite calculé avec ces paramètres d'exploitation simulés, suivant les formules développées au début de ce chapitre. Les résultats sont présentés sur un plan défini par les axes des F en abscisse et des L_c en ordonnée. Les rendements par recrue correspondant à chaque couple (F, L_c) sont figurés par des lignes (ou isoplèthes) joignant les Y/R de valeurs égales.

1.3. Résultats

1.3.1. Diagrammes généraux

Les figures 49 et 50 montrent les isoplèthes de rendement pour une recrue (Y/R) quand différents régimes d'exploitation sont envisagés et pour deux valeurs de la mortalité naturelle. Pour la saison de référence 1985-1986, les coordonnées des points sont les suivantes :

	L_c	μF	Y/R	
Mâles	275 mm	1	95,9 g	($M = 0,6$)
			50,6 g	($M = 0,8$)
Femelles	251 mm	1	43,6 g	($M = 0,6$)
			20,9 g	($M = 0,8$)

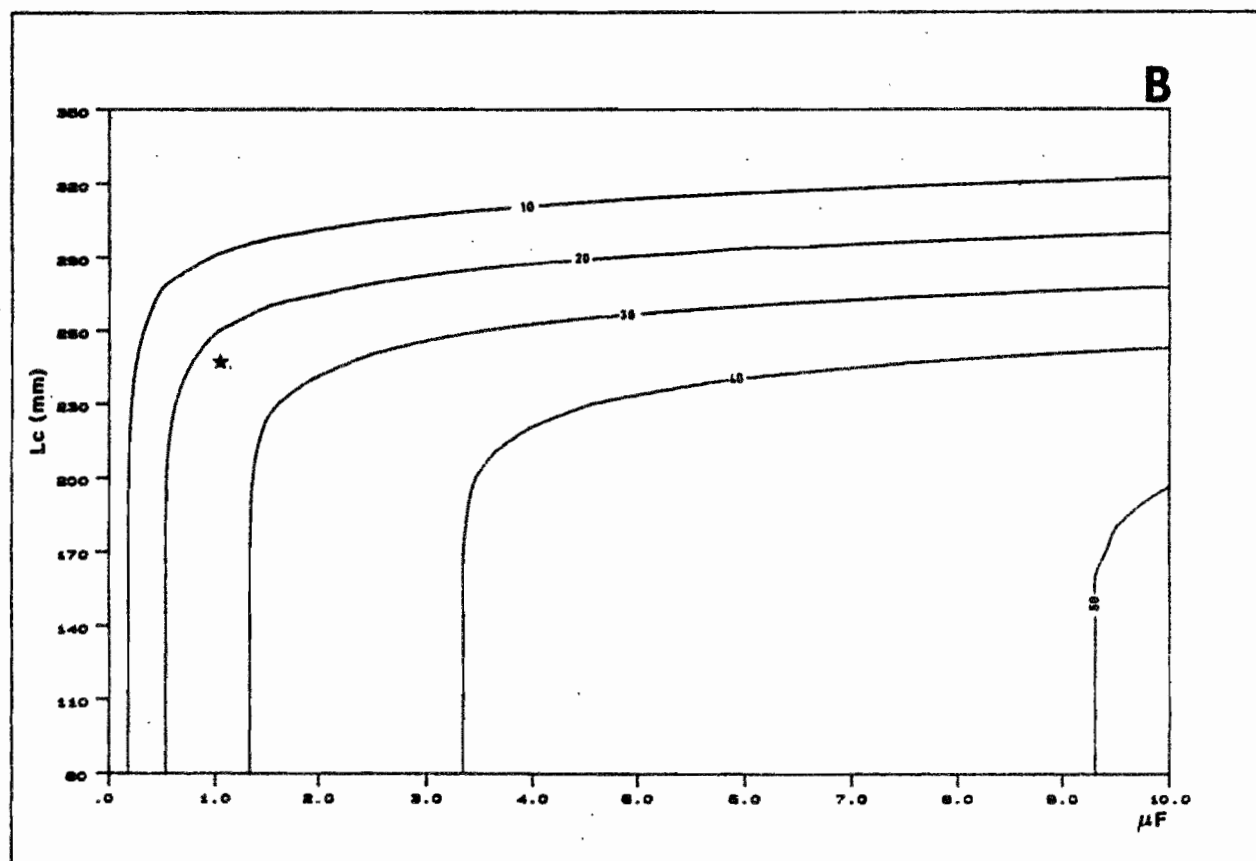
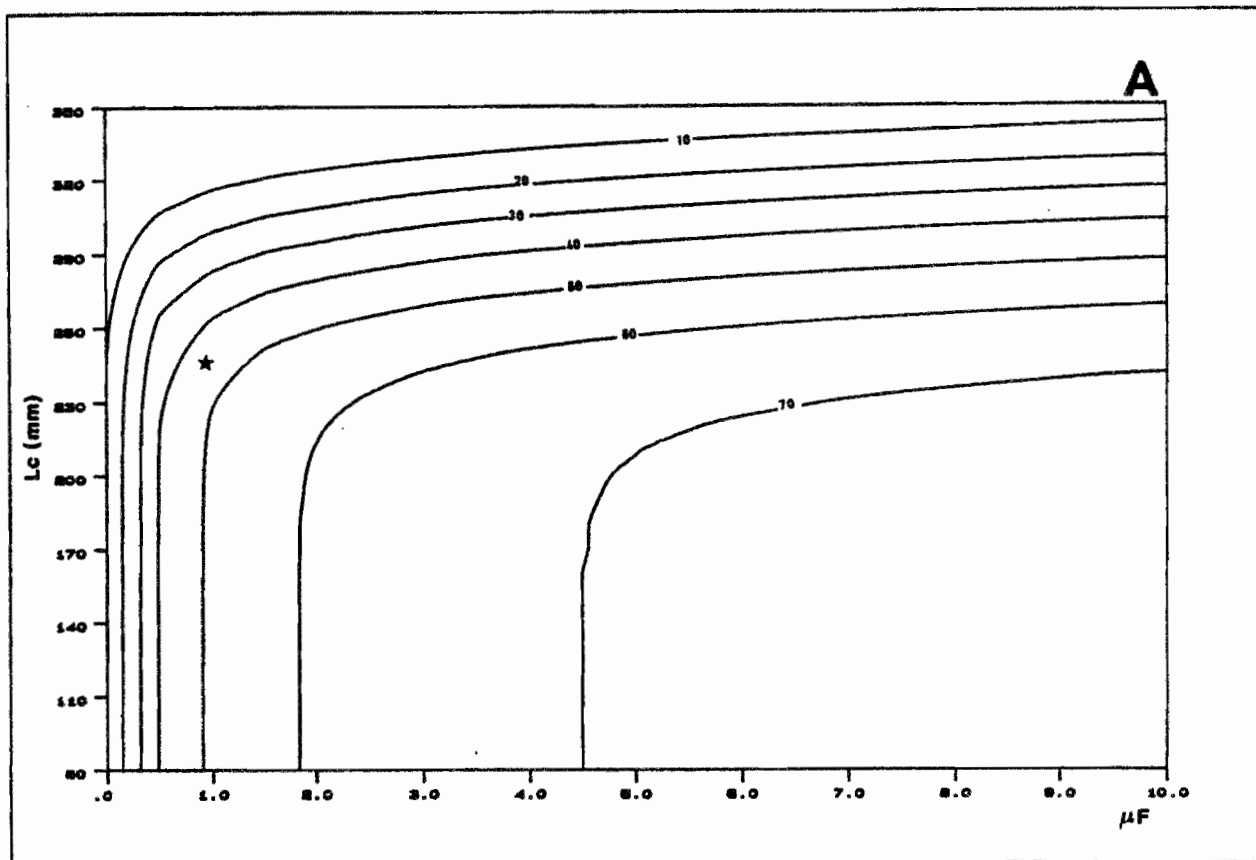


Figure 50 : Isoplèthes de rendement pour une recrue femelle de *Naso brevirostris* (en grammes) en fonction de la longueur à la première capture (Lc) et du multiplicateur de l'effort de pêche (μ) (A : cas où M = 0,6 ; B : cas où M = 0,8 ; * situation 1985-1986)

Dans le cadre très théorique où les exploitants de la pêche pourraient multiplier l'effort de pêche et changer la taille à la première capture à volonté, il apparaît que les rendements sont peu sensibles à une diminution de la taille à la première capture. En revanche, ils diminueraient rapidement si celle-ci était augmentée. Un accroissement de l'effort de pêche provoque une hausse rapide des rendements tant que L_c est inférieure à celle mesurée pour la saison 1985-1986. Au dessus de cette limite, les rendements atteignent vite une valeur quasi-asymptotique quand F augmente.

Chez les mâles, le rendement maximum théorique est de l'ordre de 190 g ($M = 0,6$) ou 150 g ($M = 0,8$), soit 2 à 3 fois celui obtenu lors de la saison de pêche 1985-1986. Il est atteint le plus rapidement quand L_c est inférieure à 200 mm. Chez les femelles, les rendements par recrue sont plus modestes du fait d'un taux de croissance inférieur à celui des mâles. Le rendement maximum théorique est de 70 g ($M = 0,6$) ou de 50 g ($M = 0,8$). Il correspond à environ 2 fois celui obtenu en 1985-1986.

1.3.2. Exploitation du stock de *Naso brevirostris*

Dans une pêche artisanale aux moyens financiers limités, l'effort de pêche ne peut être augmenté indéfiniment. On peut envisager, comme premier objectif, d'augmenter l'effort de pêche de 50 %, et au mieux, de le doubler. Par ailleurs, si les modalités d'exploitation du stock ne changent pas, la taille à la première capture sera un paramètre qui échappera toujours au contrôle de l'homme. En effet, le parc à poissons ne peut se rapprocher du cas classique des chaluts ou des dragues pour lesquels on fait varier les tailles des ouvertures pour diminuer ou augmenter la taille moyenne des captures. Le parc à poissons est un engin de pêche passif. Il ne concerne que la population des géniteurs lors de leurs migrations. La taille des mailles du grillage n'a aucune influence sur la taille des prises puisque théoriquement, elle est suffisamment petite pour retenir tout poisson (plus grand que 10 cm) qui rentre dans les pièges ; hors, nous avons vu que les plus petits poissons capturés ont largement dépassés ce seuil. En conséquence de quoi, afin de ne pas perdre de vue la réalité terrain, les rendements seront étudiés sans envisager de modifications de la taille à la première capture, par rapport à celle mesurée en 1985-1986. De même, nous limiterons le multiplicateur d'effort à 2. Concrètement, cela correspond aux situations suivantes. Actuellement, la pêche compte cinq parcs à poissons. Sur ces cinq parcs, seuls les deux placés dans la partie médiane de la passe sont efficaces, la production des autres étant négligeable. Augmenter l'effort de pêche de 50 % revient à envisager la construction d'un troisième parc dans la passe. De même, le multiplier par deux revient à construire un quatrième parc dans la même aire.

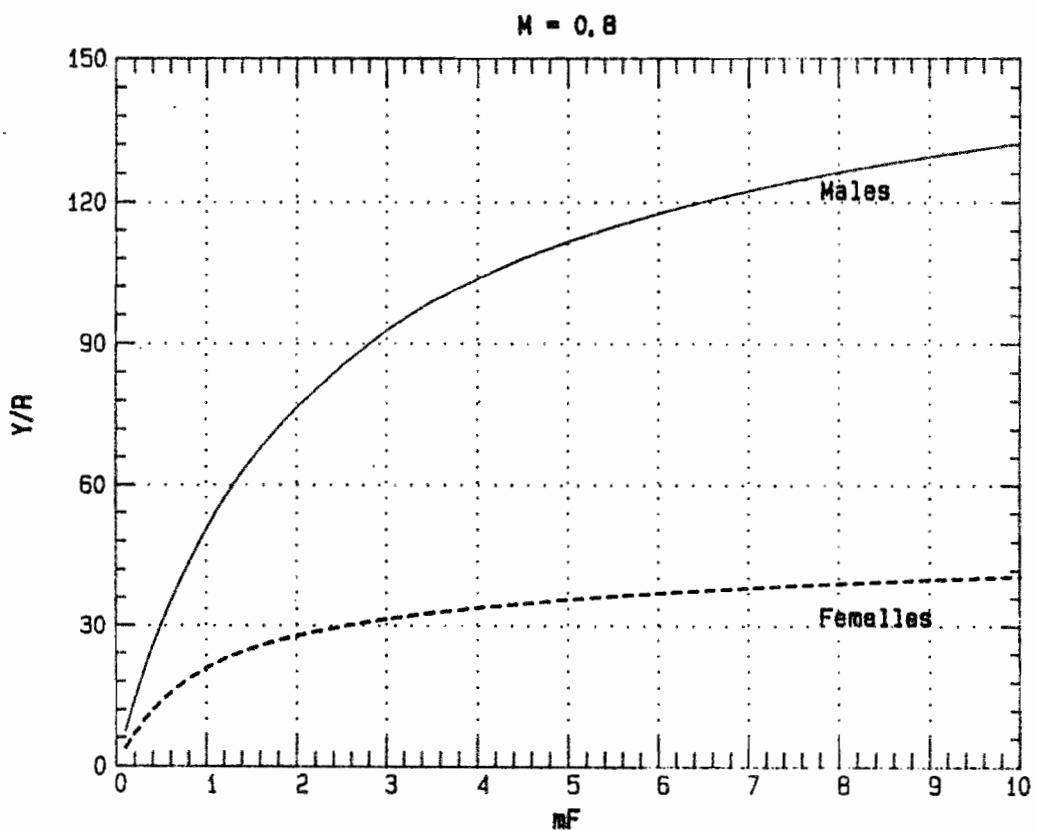
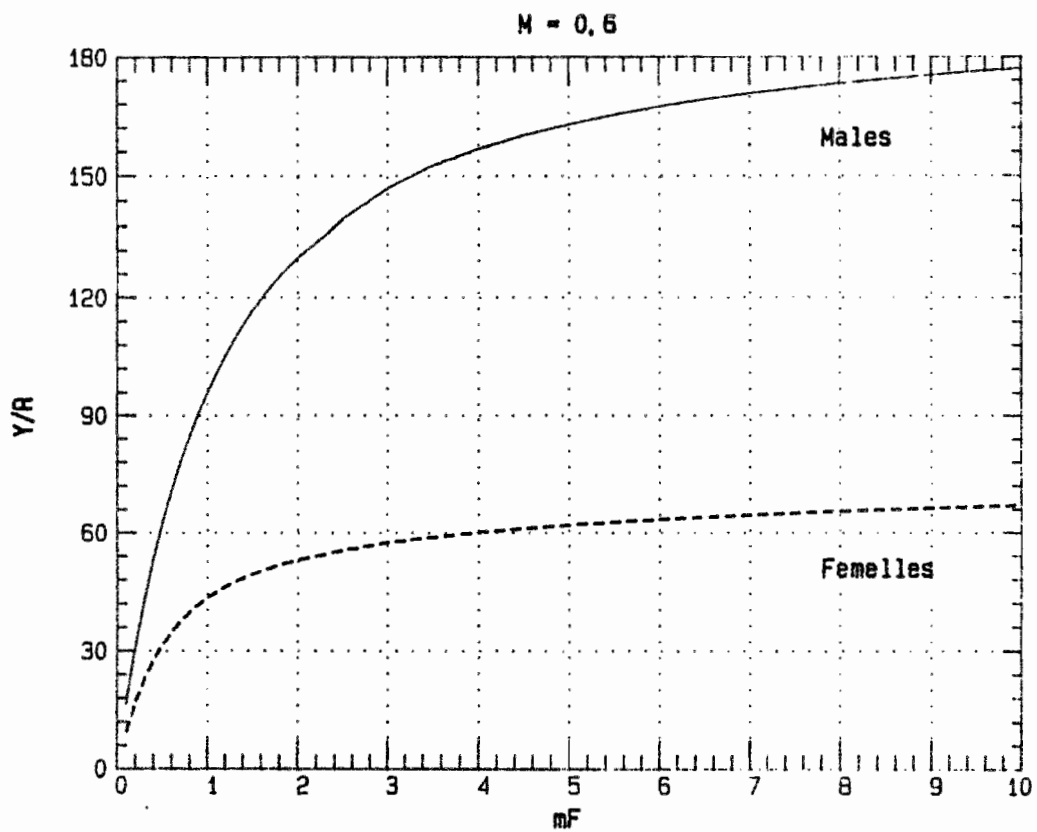


Figure 51 : Variations du rendement par recrue (Y/R) en grammes) de *Naso brevirostris* de la pêcherie de Tikehau en fonction d'une augmentation de l'effort de pêche

La figure 51 montre les variations du rendement par recrue mâle et femelle dans les deux cas de mortalité naturelle envisagés. Le prolongement de l'axe des abscisses jusqu'au dixième multiplicateur d'effort n'est représenté que pour indiquer la forme générale de la courbe de rendement. Il apparaît que dans la situation actuelle, une augmentation de l'effort de pêche conduirait à une progression sensible du rendement par recrue, en particulier si la mortalité naturelle est plus proche de 0,8 que de 0,6.

Dans le cas des mâles, une augmentation de 50 % de l'effort de pêche ($\mu F = 1,5$ - soit un parc supplémentaire) ferait progresser le rendement pour une recrue de 21 % ($M = 0,6$) ou 29 % ($M = 0,8$). Si l'effort de pêche était doublé ($\mu F = 2$ - soit deux parcs supplémentaires), le rendement augmenterait de 36 % ($M = 0,6$) ou de 51 % ($M = 0,8$). Pour les femelles, les variations de rendement sont beaucoup plus modestes. Si l'effort de pêche augmentait de 50 %, les rendements ne seraient en progression que de 14 % ($M = 0,6$) ou de 20 % ($M = 0,8$). Dans le cas où l'effort de pêche serait multiplié par 2, le gain pondéral par recrue n'est plus que de 28 % ($M = 0,6$) ou de 33 % ($M = 0,8$). Dans tous les cas de figure, les augmentations de rendement étant inférieures aux augmentations d'effort, on observerait à terme une diminution des prises par unité d'effort.

1.4. Rendement par recrue

Le calcul du rendement par recrue permet d'éviter le problème de l'estimation du nombre de recrues, le plus souvent inconnu. Si le recrutement n'est pas constant, on ne peut pas considérer que la prise totale évolue dans le même sens que le rendement par recrue.

Par ailleurs, le calcul du rendement par recrues se fait à partir d'une situation d'équilibre uniquement, c'est à dire sous des conditions d'exploitation stables et à recrutement constant. Si on décide de changer le régime d'exploitation du stock, les rendements ne vont pas forcément suivre, à court terme, la tendance espérée car on rentre dans une période de transition devant conduire à un nouvel état d'équilibre. Cette situation de transition peut être décrite au moyen de modèles de simulation dont l'intérêt n'est limité qu'au cas où le recrutement est connu avec précision. Ce n'est qu'une fois ce nouvel équilibre atteint que les rendements seront proches de ceux attendus. La durée de cette période de transition est variable, de l'ordre de plusieurs années. Elle est principalement liée à la longévité de l'espèce et à sa durée de vie dans la phase exploitée.

2. IMPACT DE LA PECHE SUR LE POTENTIEL REPRODUCTIF DU STOCK

Dans le chapitre précédent, nous avons vu comment augmenter les rendements de la pêcherie. Cependant, si on prélève trop de géniteurs, le stock va rapidement être incapable de se renouveler et il est évident que le stock sera amené à disparaître à brève échéance. C'est pourquoi, en corollaire de l'étude des rendements, il est nécessaire d'étudier l'influence de la pêche sur la quantité d'oeufs potentiellement produits (BOTSFORD et HOBBS, 1986). Pour ce faire, nous avons utilisé la notion de fécondité par recrue introduite par LE GUEN (1971) où la fécondité est exprimée en nombre d'oeufs prêts à être pondus par une recrue. C'est une mesure pratique dont l'expression théorique "par recrue" permet une présentation sous une forme graphique identique à celle de rendement "par recrue". Les variations de la fécondité potentielle par rapport à celle du stock vierge permettent de mesurer l'impact de la pêche sur le potentiel d'oeufs du stock sans être obligé d'avoir recours aux relations stock - recrutement, la plupart du temps impossible à mettre en évidence. L'hypothèse implicite à l'utilisation de cette méthode est que la production d'ovocytes, plutôt que la quantité de sperme, est le facteur limitant le nombre d'oeufs. Cela ne doit pas poser de problèmes particuliers puisque le *Naso* est gonochorique.

2.1. Principe du calcul

Pour chaque femelle, nous savons (chapitre C - 2.3.4.) que la fécondité réelle FE est proportionnelle au poids du poisson. Elle est de l'ordre de 579 ovocytes/g. Pour chaque classe de taille i, nous connaissons la proportion P_i de femelles matures (chapitre C - 2.3.5.). Ainsi, la fécondité individuelle O_i est assimilée à :

$$O_i = FE \cdot W_i \cdot P_i \quad (50)$$

avec $W_i = b L_i^a$, poids moyen de la classe de taille i (les notations, aux nouvelles variables près, sont les mêmes que pour le calcul du rendement par recrue. Ceci vaut également pour la suite).

La fécondité totale Ft_i développée entre les âges t_i et t_{i+1} , associés aux longueurs L_i et L_{i+1} est égale à :

$$Ft_i = \int_{t_i}^{t_{i+1}} N(t) \cdot O_i \cdot dt = N_i \cdot O_i \int_{t_i}^{t_{i+1}} \exp(-Z_i \cdot (t - t_i)) \cdot dt$$

soit après intégration,

$$Ft_1 = \frac{N_1 \cdot O_1}{-Z_1} (\exp(-Z_1 \cdot DT_1) - 1) = \frac{O_1 \cdot (N_1 - N_{1+1})}{Z_1} \quad (51)$$

La fécondité totale du stock femelle Ft est la somme des fécondités "partielles" de chaque classe de taille i, soit :

$$Ft = \sum_i Ft_i \quad (52)$$

Les calculs sont ensuite fait avec plusieurs valeurs de Z_1 , correspondant à plusieurs valeurs du multiplicateur du vecteur mortalité par pêche F. Pour la première étape du calcul, on injecte un recrutement connu et on rapporte le Ft final à cette quantité pour obtenir la fécondité théorique pour une recrue.

Comme nous l'avons signalé, ces valeurs ne sont intéressantes que comparées à la valeur de Ft du stock vierge. Cette dernière quantité est calculée en annulant toutes les mortalités par pêche. On remplace donc dans les formules précédentes Z_1 par M, coefficient de mortalité naturelle supposé constant.

2.2. Résultats

La figure 52 montre les variations de la fécondité par recrue relative à celle d'un stock vierge, en fonction de multiplicateurs de l'effort de pêche. Pour information, la fécondité de référence (point $\mu F = 0$ - stock vierge) est égale à 154 000 oeufs ($M = 0,6$) ou 90 300 oeufs ($M = 0,8$). Dans la situation actuelle ($\mu F = 1$), la pêche réduit le potentiel de reproduction du stock à 60 % ($M = 0,6$) ou 75 % ($M = 0,8$) de celui qu'il serait en l'absence de pêche. Si on envisage une augmentation de 50 % de l'effort de pêche, la fécondité par recrue relative diminue jusqu'à 54,3 % ($M = 0,6$) ou 70 % ($M = 0,8$). Dans le cas où l'effort de pêche est doublé, le nombre théorique d'oeufs émis passe à 50,4 % ($M = 0,6$) de celui d'un stock vierge, ou à 67 % ($M = 0,8$). Enfin, on note que pour des accroissements d'effort élevés ($\mu F \approx 10$), les valeurs de la fécondité relative par recrue tendent à se stabiliser autour de 30 % si $M = 0,6$ ou de 40 % si $M = 0,8$. Ceci est probablement lié au fait que les taux maxima d'exploitation des femelles se portent sur les classes de taille 27 - 28 cm, alors que la première maturité n'intervient qu'à 20 cm. D'après la courbe de croissance, cela ferait un décalage temporel de deux ans pendant lesquels une partie du stock peut se reproduire sans trop subir l'influence de la pêche.

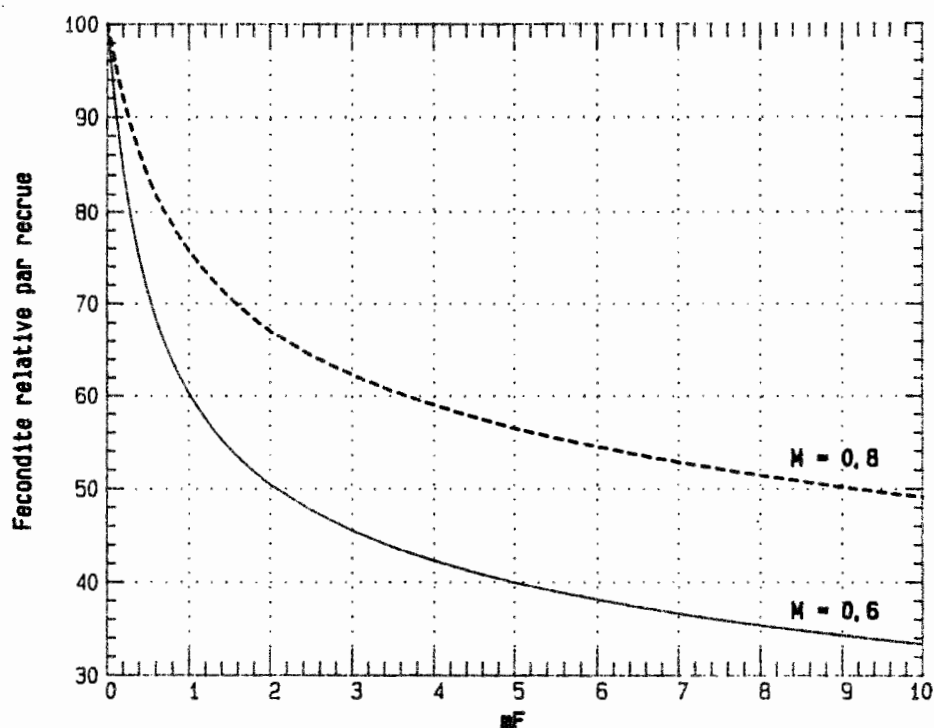


Figure 52 : Variations de la fécondité d'une recrue femelle de *Naso brevirostris* (en % de celle d'une recrue du stock vierge) en fonction d'une augmentation de l'effort de pêche

Tableau 42 : Synopsis des résultats obtenus lors de l'étude de la production du stock de *Naso brevirostris* à Tikehau (* : mortalité naturelle $M = 0,6$; ** : $M = 0,8$)

	REFERENCE	PREVISIONS		
	Situation 1985-1986	+ un parc à poissons	+ deux parcs à poissons	
Effort de pêche	$\mu F = 1$	$\mu F = 1,5$ + 50 %	$\mu F = 2$ +100 %	
Progression de la production, absolue et relative par rapport à la saison de pêche 1985-1986	19,4 T	23,2 T + 19,5 %	25,6 T + 32,0 %	* *
	19,4 T	24,6 T + 26,9 %	28,5 T + 47,1 %	** **
Potentiel reproductif du stock par rapport à celui du stock vierge	60 %	54,3 %	50,4 %	* *
	75 %	70,0 %	67,0 %	** **

2.3. Interprétation

Une fois établies les variations de la fécondité relative par recrue en fonction de l'effort de pêche, le problème est de pouvoir fixer un seuil critique à partir duquel on pourra juger le nombre d'oeufs suffisant ou non au renouvellement du stock. Dans les relations théoriques stock - recrutement classiques (Beverton et Holt, Ricker, Shepherd), le nombre de recrues est pratiquement proportionnel à la biomasse féconde (généralement exprimée par la biomasse de la population mâle et femelle adulte) pour de faible valeur de celle-ci. A partir d'une certaine abondance de géniteurs, le nombre de recrues n'augmente plus et diminue même suivant les modèles (Ricker, Shepherd quand $r \geq 1$). Le problème posé revient en fait à situer cette valeur particulière de la biomasse féconde. La solution n'a jamais été cernée mais certains auteurs ont pu vérifier qu'une certaine diminution de la fécondité relative du stock n'avait que peu d'influences sur le recrutement. Ainsi, LE GUEN (1971) montre que le recrutement du stock de *Pseudotolithus elongatus* du Congo est resté sensiblement constant alors que la fécondité par recrue relative ne descendait qu'au voisinage de 20 % de celle du stock vierge. Par contre, ce même auteur montre qu'une valeur de 0,1 % expliquerait l'effondrement du stock de la même espèce dans la pêcherie de Sierra Leone. DURAND (1978) montre qu'une fécondité par recrue relative de 30 à 40 % "présERVE de manière tout à fait satisfaisante le potentiel de reproduction du stock" d'*Alestes baremoze* du bassin Tchadien. Dans le cadre de cette étude, et d'après les conclusions de LE GUEN (1971) et DURAND (1978), la fécondité théorique d'une recrue femelle - 60 à 70 % sous les conditions d'exploitation actuelles et en envisageant une augmentation raisonnable de l'effort - devrait être largement suffisante pour maintenir un niveau de recrutement satisfaisant, à supposer que le stock du lagon soit l'unique responsable de la reproduction et du recrutement ultérieur. Cette conclusion a l'avantage de ne pas nécessiter la connaissance de la relation qui lie la biomasse de géniteurs au nombre de recrues.

3. CONCLUSION : PROPOSITION D'AMENAGEMENT

Du seul abord monospécifique, il semble possible de faire progresser la production de la pêcherie de *Naso brevirostris* en optant pour deux voies possibles :

- La première option d'aménagement est celle qui consiste à intensifier la pêche telle qu'elle est pratiquée actuellement. Au moyen de calcul analytique de rendement dont les résultats sont présentés dans le tableau 42, nous avons établi que construire un parc à poissons supplémentaire peut conduire à une augmentation de la production d'environ 20 %, soit une progression de 4 tonnes par

rapport à la saison de pêche 1985 - 1986. Construire deux parcs supplémentaires augmenterait les rendements de près de 40 %, soit environ 7 à 8 tonnes de poissons en plus. Nous avons vérifié que ces prélèvements ne sont pas dommageables pour la fécondité du stock. Si de nouveaux parcs devaient être bâtis, ils seront le plus proche possible de la partie médiane de la passe et seront situés dans une aire circonscrite dans un demi-cercle de 700 m de rayon et centré sur la passe puisque c'est là que se rassemblent les géniteurs.

- La seconde option d'aménagement consiste à diversifier les métiers. Le parc à poissons n'est efficace qu'en certaines périodes de l'année. Au lieu d'attendre les migrations des géniteurs, pourquoi ne pas aller vers ceux-ci quand ils sont en stabulation dans le lagon ? La nasse ou le casier à poisson sont des métiers déjà très utilisés dans les zones coralliennes des Caraïbes et l'Est de l'Indo-Pacifique. Non appâté, il capture une quantité importante de poissons du bas de la chaîne trophique dont *Naso brevirostris* fait partie. D'un investissement léger, cette nouvelle forme d'exploitation des stocks aurait le double avantage d'étaler la production dans le temps et de compenser les déséquilibres de la chaîne trophique induit par la pêche sélective (involontaire) de poissons carnivores par les parcs à poissons. Nous ne pouvons que souhaiter qu'une étude des potentiels de cette pêche soit réalisée dans les lagons d'atolls.

Une étude monospécifique ne constitue qu'une partie de l'étude d'une pêcherie multi-spécifique. Si on augmente l'effort de pêche dans les proportions recommandées, il est certain que, outre celle de *Naso brevirostris*, la production des autres espèces va augmenter. En l'état actuel d'avancement des recherches, nous ignorons si ces prélèvements supplémentaires de *Lethrinus miniatus*, *Lutjanus fulvus*, *L. gibbus*, *Epinephelus microdon* - en autres - ne seront pas suivis à terme d'une baisse de leurs stocks avec toutes les conséquences que cela comporte sur la composition des peuplements ichthyologiques du lagon. Cependant, au vu des premiers résultats sur ces espèces cibles (MORIZE et CAILLART, en prép.), il semble qu'aucune ne soit en situation de surexploitation, compte non-tenu des interactions interspécifiques susceptibles d'exister.

Les résultats biologiques étant connus, il est nécessaire d'étudier la viabilité socio-économique de ces options et surtout de voir si une augmentation des débarquements pourra être intégrée dans la filière pêche en tenant compte des contraintes sociales, et notamment du poids de la coutume en Polynésie Française (BLANCHET et al., 1985). Pour notre part, nous estimons qu'une augmentation des débarquements est compatible avec la pérennité des stocks.

o o
o

CONCLUSION GENERALE

A : LES PRINCIPAUX RESULTATS ACQUIS

Au cours de la présente étude, nous avons tenté d'apporter des éléments de réponse à un certain nombre de questions portant sur les mécanismes de fonctionnement des lagons d'atolls. Beaucoup de points n'ont pu être éclaircis, mettant en évidence la nécessité de poursuivre un travail de recherche succédant aux premiers résultats riches d'enseignements.

L'étude du milieu naturel a montré qu'un lagon d'atoll forme une enclave fortement productrice par rapport à l'océan oligotrophe qui l'entoure. Le processus d'enrichissement des eaux lagunaires n'est pas encore bien connu. L'hypothèse de l'endo-upwelling géothermique (ROUGERIE et WAUTHY, 1986) est séduisante et pourrait expliquer les fortes teneurs en nutriments (carbone, azote, phosphore) mesurées dans le lagon. L'écosystème lagunaire d'un atoll ouvert est très riche en espèces animales et végétales, moins si il est fermé. L'agencement des diverses communautés semble se faire en fonction d'interactions interspécifiques et d'exigences écologiques complexes.

Dans beaucoup d'atolls ouverts de l'archipel des Tuamotu, une pêcherie artisanale exploite les poissons coralliens. A travers l'exemple de Tikehau, nous avons vu que la population ichthyologique est loin d'être exploitée dans son ensemble. Il apparaît que l'engin de pêche utilisé - le parc à poissons - et sa localisation particulière au niveau de la passe font que parmi les cinquante espèces recensées dans les prises, seules une dizaine sont capturées en proportions importantes. Parmi celles-ci, les grandes familles habituellement cibles des pêcheries en milieu corallien sont représentées : ce sont les Acanthuridae, les Carangidae, les Lethrinidae et Lutjanidae. Une approche globale montre que l'on pourrait prélever davantage que les 200 tonnes actuellement débarquées. Ce résultat a été obtenu en comparant les rendements d'autres pêcheries en écosystème corallien à ceux de la pêcherie de Tikehau par deux voies possibles : la première méthode compare les rendements par unité de surface exploitée ; la deuxième compare les résultats de la pêche en fonction de la production primaire mesurée dans le milieu. En tout état de cause, nous avons établi qu'une augmentation des prises totales doit d'abord passer par une diversification des espèces exploitées et notamment une action de pêche accrue sur les espèces placées au bas de la chaîne trophique. Continuer à ne prélever que des espèces piscivores risque de déséquilibrer la population ichthyologique et de favoriser le développement d'espèces microphages de faible valeur marchande et qui ne sont pas forcément accessibles aux engins de pêche.

L'approche monospécifique ne doit constituer qu'une première étape de l'étude des potentiels halieutiques d'un lagon d'atoll. L'étude biologique de *Naso brevirostris* a cependant permis de

dégager les grands traits du déterminisme des prises, communs semble-t-il à la plupart des espèces cibles de la pêche : la population exploitée se confond avec la population adulte. Lors d'une saison de reproduction annuelle, les poissons migrent et se concentrent vers la passe pour y émettre les produits de la reproduction. A ce moment, une partie des géniteurs devient accessible et vulnérable aux parcs à poissons. La conséquence de cette stratégie de reproduction est que les oeufs fécondés sont exportés vers l'océan environnant l'atoll par le flux sortant dans la passe. Après une phase larvaire pélagique relativement longue, (2 à 3 mois), les poissons regagnent les récifs d'un atoll auquel ils resteront inféodés. Ce phénomène soulève une question clé : quelle est l'unité de gestion de la pêche d'un atoll ? A priori, les lagons étant parfaitement individualisés par un océan très pauvre, il est facile de conclure que la population d'un atoll fonctionne en circuit fermé et se renouvelle par elle-même grâce à des mécanismes encore mystérieux. Cependant, la dissémination des oeufs dans l'océan, la longue vie pélagique des larves, la proximité des atolls et le sens général du flux océanique dans cette région sont autant d'indices qui permettent d'appuyer la thèse d'échanges possibles entre les populations des différents atolls de l'archipel des Tuamotu. Cela n'a jamais été prouvé et le contraire non plus. Pour éclaircir ce point, il faudrait procéder à des traits extensifs de zooplancton entre les atolls quand les larves sont supposées se disséminer (novembre - mars), et/ou étudier la variabilité génétique des populations d'atolls voisins ou non. Du résultat d'une telle étude dépendront les grandes orientations de la gestion des stocks lagunaires en Polynésie Française.

Les données biologiques obtenues sur *Naso brevirostris* nous ont permis d'utiliser un modèle de production analytique. Le calcul s'est fait à partir de la distribution en longueur de captures car en l'absence d'informations sur la variabilité des longueurs à un âge donné, il ne nous était pas possible d'utiliser la distribution en classes d'âge des prises requise pour un modèle type Ricker. Cette méthode, mise au point par R. Jones, est encore peu employée mais attire de plus en plus l'attention des chercheurs opérant sur des pêcheries artisanales. Le résultat de l'étude montre que la pêche de *Naso brevirostris*, telle qu'elle est pratiquée aujourd'hui, peut être intensifiée sans dommages pour la pérennité du stock. Les premiers résultats sur les autres espèces devraient permettre d'aboutir à des conclusions identiques.

B : BILANS ET PERSPECTIVES

Les lagons d'atolls sont des lieux privilégiés pour l'étude des écosystèmes coralliens. L'étude des peuplements ichtyologiques lagunaires et de leur possibilité d'exploitation demeure un vaste champ d'investigations mais l'étude de la phase pélagique des

larves doit constituer un axe de recherche prioritaire. A ce propos, nous soulignons une des recommandations issue d'un séminaire tenu lors du 5^{ème} congrès sur les récif coralliens (MUNRO et WILLIAMS, 1985) : il doit s'établir plus de coordination entre les objectifs des chercheurs en biologie des pêches et ceux étudiant l'écologie des poissons récifaux. Ces derniers obtiennent des résultats limités à des petites espèces et qui plus est, sur des échelles spatiales très réduites. D'un intérêt théorique indéniable, les résultats de ces recherches peuvent être difficilement extrapolables pour l'étude dynamique de stocks exploités.

Dans les lagons, le nombre élevé d'espèces capturées fait qu'il n'y a pas une espèce cible mais plusieurs. Les lagons d'atolls formant des enceintes fermées dans lesquelles les populations adultes sont enfermées, ils peuvent constituer un excellent laboratoire pour le développement de modèles multispécifiques et ainsi dépasser le stade empirique des connaissances où nous sommes.

° °
°

BIBLIOGRAPHIE

- ABOUSSOUAN (A.), LAHAYE (J.) - 1979 - Les potentialités des populations ichtyologiques - Fécondité et ichtyoplancton. *Cybiurn 3^{ème} Sér.*, 6 : 29-46.
- ABRAMSON (N.J.) - 1971 - Computers programs for fish stock assesment. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 101 : 1-11. (1).2.10.
- ADAMS (P.A.) - 1980 - Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management. *Fish. Bull., U.S.*, 78 : 1-11.
- ALCALA (A.C.) - 1981 - Fish yield of coral reefs of Sumilon Island, central Philippines. *Nat. Res. Counc. Philipp. Res. Bull.*, 36 : 1-7.
- ALCALA (A.C.), LUCHAVEZ (T.) - 1982 - Fish yield of the coral reef surrounding Apo Island, Negros occidental, Central Visayas, Philippines. *Proceeding of the Fourth International Coral Reef Symposium*, 1 : 69-73.
- ALLEE (W.C.), PARK (O.), EMERSON (A.E.), PARK (T.), SCHMIDT (K.P.) - 1949 - Principles of animal ecology. In SAUNDERS (W.B.) & Co (eds), Philadelphie : 837 p.
- ANDERSON (E.) - 1963 - Tahitian bonito fishing. *Pap. Kroeber Anthro. Soc.* : 87-119.
- AUBERT DE LA RUE (E.) - 1958 - Observations sur le volcanisme tertiaire et quaternaire de quelques îles de la Polynésie française. *Bull. Volc. de l'Ass. de Volcanologie. Série II*, T 19.
- BAGGERMAN (B.) - 1980 - Photoperiodic and endogenous control of the annual reproductive cycle in Teleost fishes. In *Environmental physiology of fishes*, ALI (M.A.) (ed), Plenum Press, New York : 533-567.
- BAGNIS (R.) - 1970 - Recherches sur l'origine, la nature et l'action physiologique des toxines ciguatériques en certains biotopes coralliens de la Polynésie française. Thèse Université, Bordeaux :191 p.
- BAGNIS (R.), MAZELLIER (P.), BENETT (J.), CHRISTIAN (E.) - 1981 - *Poissons de Polynésie*. Les Editions du Pacifique, 4^{ème} Papeete.
- BAKUS (G.J.) - 1969 - Energetics and feeding in shallow marine waters. In *General and experimental zoology*, 4 (W.J.L. FELTS & R.J. HARRISON eds) New York : Academic Press : 275-359.
- BARLOW (G.W.) - 1974 - Contrasts in social behavior between central american cichild fishes and coral-reef surgeonfishes. *Amer. Zool.*, 14 : 9-34.
- BARLOW (G.W.) - 1981 - Patterns of parental investment, dispersal and size among coral-reef fishes. *Env. Biol. Fish.*, 6 (1) : 65-85.
- BATTISTINI (R.) et al. (23 auteurs) - 1975 - Eléments de terminologie récifale Indo-Pacifique. *Thetys*, 7 (1) : 1-111.

- BEDDINGTON (J.R.), COOKE (J.G.) - 1983 - The potential yield of fish stocks. *F.A.O. Fish. Tech. Pap.*, 242 : 47 p.
- BLANCHET (G.), CAILLAUD (L.), PAOAAFAITE (J.) - 1985 - Un aspect de la pêche artisanale en Polynésie Française : les pièges à poissons de TIKEHAU. *ORSTOM-Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 25 : 116 p.
- BLANCHOT (J.), MOLL (P.) - 1986 - Le zooplancton. Composition faunistique de la fraction 35-2000 µm. In Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau : II. *O.R.S.T.O.M. Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 28 : 169-180.
- BLAXTER (J.H.S.) - 1980 - Vision and the feeding of fishes. In Bardach (J.E.), (J.J.) Magnuson, (R.C.) May and (J.M.) Reinhart (eds) Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. *ICLARM Conference Proceeding*, 5 : 512 p. ICLARM, MANILA, PHILIPPINES.
- BOHLKE (J.E.), CHAPLIN (C.C.G.) - 1968 - *Fishes of the Bahamas and adjacent tropical waters*. Livingstone Publishing Co, Wynnewood, Pa. : 771 p.
- BOTSFORD (L.W.), HOBBS (R.C.) - 1986 - Static optimization of yield per recruit with reproduction and fishing cost. *Fish. Res.*, 4 : 181-189.
- BOUCHON-NAVARO (Y.) - 1981 - Quantitative distribution of the Chaetodontidae on a reef of Moorea island (French polynesia). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 55 : 145-157.
- BROCK (V.), RIFFENBURGH (R.) - 1960 - Fish schooling : a possible factor in reducing predation. *J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer.*, 25 : 307-317.
- BROSSE (Y.) - 1974 - Production des pièges à poissons de Rangiroa (archipel des Tuamotu). Thèse 3ème cycle, Paris IV : 156 p.
- BROTHERS (E.B.) - 1979 - Age and growth studies on tropical fishes. In Proceedings of a workshop on tropical small scale fishery stock" held at the university of Rhode Island, September 1979.
- BROTHERS (E.B.) - 1982 - Aging of reef fishes. In Proceeding of a workshop held October 7-10 at St Thomas, Virgin Islands of the U.S. NOAA : 3-23.
- BROTHERS (E.B.), MATHEWS (C.P.), LASKER (R.) - 1976 - Daily growth increments in otolith from larval and adult fishes. *Fish. Bull. U.S.*, 74 (1) : 1-8.
- BROTHERS (E.B.), WILLIAMS (D.Mc.B.), SALE (P.F.) - 1983 - Length of larval life in twelve families of fishes at "One Tree Lagon", Great Barrier Reef, Australia. *Mar. Biol.*, 76 : 319-324.
- BROUARD (F.), GRANDPERRIN (R.) - 1984 - Les poissons profonds de la pente récifale externe à Vanuatu. *ORSTOM-Vanuatu, Notes et Doc. Océanogr.*, 11 : 1-131.

- BROUARD (F.), GRANDPERRIN (R.), KULBICKI (M.), RIVATON (J.) - 1983 - Notes sur les lectures de stries journalières observées sur les otolithes des poissons demersaux profonds à Vanuatu. *Mission O.R.S.T.O.M. de Port-Vila, Notes et Doc. Océanogr.*, 8 : 9 p.
- BUESCA (R.J.) - 1987 - Growth rate of tropical demersal fishes. *Mar. Biol. Prog. Ser.*, 36 : 191-199.
- CADDY (J.F.), CSIRKE (J.) - 1983 - Approximations of sustainable yields for exploited and unexploited stocks. *Océano. Trop.*, 18 (1) : 3-15.
- CAILLART (B.), FRANC DE FERRIERE (M.), MORIZE (E.) - 1986 - Croissance de deux espèces de poisson du lagon de Tikehau, *Lethrinus miniatus* et *Lutjanus fulvus*, évaluée par la lecture des otolithes. In Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau, III, *ORSTOM-Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 30 : 1-44.
- CAILLART (B.), MORIZE (E.) - 1986 - La production de la pêcherie de l'atoll en 1985. In Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau, III, *ORSTOM-Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 30 : 45-71.
- CARPENTER (K.E.) - 1977 - Philippines coral reef fisheries ressources. *Philipp. J. Fish.*, 17 : 95-125.
- CARPENTER (K.E.), ALCALA (A.C.) - 1977 - Philippines coral reef fisheries ressources. Part II : Muro-ami and Kayakas reef fisheries, Benefit or Bane ?. *Philipp. J. Fish.*, 15 : 217-235.
- CAYRE (P.), FARRUGIO (H.) - 1983 - Biologie de la reproduction du Listao. *Doc. SKJ/Conf/83/12, Conférence Listao Tenerife, Juin 1983.*
- CHABANNE (J.) - 1986 - Le peuplement des fonds durs et sableux du plateau continental Sénégalais. Etude de sa pêcherie chalutière, biologie et dynamique d'une espèce caractéristique : le rouget (*Pseudupeneus prayensis*). Thèse Doctorat d'Etat, U.B.O. Brest : 355 p.
- CHABANNE (J.), UGOLINI (B.) - 1983 - La pêche bonitière en Polynésie française en 1982. *ORSTOM-Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 19 : 30 p.
- CHARPY (L.) - 1984 - Quelques caractéristiques de la matière organique particulière du lagon. In L'atoll de Tikehau (Archipel des Tuamotu, Polynésie Française) premiers résultats, *O.R.S.T.O.M. Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 22 : 13-20.
- CHARPY (L.) - 1985 - Matière organique et production phytoplanctonique du lagon. In Contribution à l'étude de Tikehau (Archipel des Tuamotu, Polynésie Française). *O.R.S.T.O.M. Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 24 : 51-63.
- CHARPY (L.), BONNET (S.), LEBORGNE (R.) - 1986 - Environnement, matière organique particulière et production phytoplanctonique. In Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau : II. *O.R.S.T.O.M. Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 28 : 81-114.

- CHARPY-ROUBAUD (C.J.) - 1986 - Le microphytobenthos .I. Biomasse. (Premiers résultats). In Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau : II. O.R.S.T.O.M. Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 28 : 1-50.
- CHARPY-ROUBAUD (C.J.) - 1988 - Production primaire des fonds meubles de Tikehau (atoll des Tuamotu, Polynésie française). *Oceanologica acta* : sous-presse.
- CHEVALIER (J.P.) - 1979 - La faune corallienne (Scléroractinidaires et Hydrocoralliaires) de la Polynésie Française. *Cahiers de l'Indo-Pacifique*, 1 (2) : 129-151.
- CLARK (F.N.) - 1925 - The life history of *Leuresthes tenuis*, an atherine fish with tide controlled spawning habits. *Calif. Fish. Game Comm., Fish. Bull.*, 10 : 51 p.
- COLIN (P.L.) - 1976 - Filter-feeding and predation of the eggs of *Thalassoma* sp. by the scombrid fish *Rastrelliger kanagurta*. *Copeia* 1976 : 596-597.
- COLLETTE (B.B.), TALBOT (F.H.) - 1972 - Activity patterns of Coral Reef fishes with emphasis on nocturnal-diurnal changeover. *Nat. Hist. Mus. Los Ang. Cty., Sci. Bull.*, 14 : 98-124.
- CONAND (C.) - 1977 - Contribution à l'étude du cycle sexuel et de la fécondité de la sardinelle ronde, *Sardinella aurita* : pêche sardinière dakaroise en 1975 et premier semestre 1976. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 15 (4) : 301-312.
- CONAND (F.) - 1987 - Biologie et écologie des poissons pélagiques du lagon de Nouvelle-Calédonie utilisables comme appât thonier. Thèse Doctorat d'Etat, UBO Brest : 235 p.
- CONOVER (D.O.) - 1985 - Field and laboratory assesment of patterns in fecundity of a multiple spawning fish : the Atlantic silverside *Menidia menidia*. *Fish. Bull., U.S.*, 83 : 331-341.
- CONOVER (D.O.), KYNARD (B.E.) - 1984 - Field and laboratory observations of spawning periodicity and behavior of a northern population of the Atlantic Silverside, *Menidia menidia* (Pisces : Atherinidae). *Env. Biol. Fish.*, 11 (3) : 161-171.
- CRIM (W.) - 1982 - Environmental modulation of annual and daily rythms associated with reproduction in Teleost fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 (1) : 17-21.
- CROSSLAND (C.) - 1928 - Corals reef of Tahiti, Moorea and Rarotonga. *J. Linn. Soc. London*, 36 : 577-620.
- CROSSLAND (C.) - 1939 - Further notes on Tahitian Barrier Reef and lagoons. *J. Linn. Soc. London, Zool.*, 40 : 459-474.
- CROW (J.F.), KIMURA (M.) - 1970 - *An introduction to population genetics theory*. Harper & Row (eds), New York, 591 p.

- CUSHING (D.H.) - 1972 - The production cycle and the number of marine fish. *Symp. Zool. Soc. London*, 29 : 213-232.
- DAGET (J.) - 1980 - Dynamique des populations de poissons. *La pêche maritime*, 1228 : 409-416.
- DAGET (J.), LE GUEN (J.C.) - 1975 - Dynamique des populations exploitées de poissons. In *Problèmes d'écologie : la démographie des populations de vertébrés*, LAMOTTE & BOURLIERE (eds), Masson, Paris : 395-443.
- DANA (J.) - 1886 - A dissected volcanic mountain (Tahiti), some of its revelations. *Amer. J. Sci.*, 32 (3) : 247-255.
- DANA (T.F.) - 1975 - Development of contemporary East Pacific coral reefs. *Mar. Biol.*, 33 (3) : 355-374.
- DARWIN (C.) - 1842 - The Structure and Distribution of Coral Reefs. Appleton Century Crofts, New York.
- DAVIS (W.) - 1928 - The coral reef problem. *Amer. Geogr. Soc. Spec. Publ.* 9 : 1-596.
- de SYLVA (D.P.) - 1963 - Systematics and life history of the great Barracudas, *Sphyræna barracuda* (Walbaum). *Stud. Trop. Oceanogr. Miami*, 1 : 179 p.
- de SYLVA (D.P.) - 1973 - Barracudas (Pisces : Sphyrænidae) of the Indian Ocean and adjacent seas - A preliminary review of their systematics and ecology. *J. Mar. Biol. Ass. India.*, 15 : 74-94.
- DEPOUTOT (C.) - 1987 - Contribution à l'étude des Dispositifs de Concentration des Poissons à partir de l'expérience Polynésienne. *O.R.S.T.O.M.-Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 33 : 170 p.
- DERICKSON (W.K.) - 1976a- Introduction to the symposium : lipids in animal life histories. *Am. Zool.*, 16 : 629-630.
- DERICKSON (W.K.) - 1976b- Lipid storage and utilization in reptiles. *Am. Zool.*, 16 : 711-723.
- DOHERTY (P.J.) - 1982 - Some effects of density on the juveniles of two species of tropical territorial damelfish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 65 : 249-261.
- DOHERTY (P.J.) - 1983 - Tropical territorial damelfishes : is density limited by aggression or recruitment ? *Ecology*, 64 : 176-190.
- DOMM (S.B.), DOMM (A.J.) - 1973 - The sequence of appearance at dawn and disappearance at dusk of some coral reef fishes. *Pac. Sci.*, 27 : 128-135.

- DOTSON (R.C.) - 1978 - Fat deposition and utilization in Albacore. In (G.D.) SHARP & (A.E.) DIZON (eds), *The physiological ecology of tunas*, Academ. Press, New York : 343-355.
- DURAND (J.R.) - 1978 - Biologie et dynamique des populations d'*Alestes baremoze* (piscie Characidae) du bassin Tchadien. *Travaux et Documents de l'O.R.S.T.O.M.*, 98 : 332 p.
- ECKERT (G.J.) - 1984 - Annual and spatial variations in recruitment of labroid fishes among seven reefs in the Capricorn/Bunker Group, Great Barrier Reef. *Mar. Biol.*, 78 : 123-127.
- EHRlich (P.R.) - 1975 - The population biology of coral reef fishes. *Ann. Rev. Ecology and Systematics*, 6 : 211-248.
- FAURE (G.), LABOUE (P.) - 1984 - Formations récifales : I-Définition des unités récifales et distribution des principaux peuplements de Scléractinidaires. In L'atoll de Tikehau (Archipel des Tuamotu, Polynésie Française) premiers résultats. *O.R.S.T.O.M.-Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 22 : 108-136.
- FERRARO (S.P.) - 1980 - Daily time of Spawning of 12 Fishes in the Peconic Bays, New York. *Fish. Bull., U.S.*, 78 : 455-464.
- FISHELSON (L.), MONTGOMERY (L.W.), MYRBERG (A.A.Jr) - 1985a- A new fat body associated with the gonad of Surgeonfishes (Acanthuridae, Teleostei). *Mar. Biol.*, 86 (2) : 109-112.
- FISHELSON (L.), MONTGOMERY (L.W.), MYRBERG (A.A.Jr) - 1985b- A unique symbiosis in the gut of tropical herbivorous surgeonfish (Acanthuridae, Teleostei) from the Red Sea. *Science*, 229 : 49-51.
- FISHELSON (L.), MONTGOMERY (L.W.), MYRBERG (A.A.Jr) - 1987 - Biology of Surgeonfish *Acanthurus nigrofuscus* with emphasis on changeover in diet and annual gonadal cycles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 39 : 37-47.
- FONTANA (A.) - 1969 - Etude de la maturité sexuelle des sardinelles *Sardinella eba* (Val) et *Sardinella aurita* C. et V. de la région de Pointe-Noire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 7 (2) : 102-109.
- FONTANA (A.) - 1979 - Etude du stock démersal côtier congolais. Thèse Doctorat d'Etat, Paris IV/Museum, 300 p.
- FONTANA (A.), LE GUEN (J.C.) - 1969 - Etude de la maturité sexuelle et de la fécondité de *Pseudolithus elongatus*. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 7 (3) : 9-19.
- FOURMANOIR (P.), LABOUE (P.) - 1976 - Poissons de Nouvelle Calédonie et des Nouvelles Hébrides. Les Editions du Pacifique, Papeete.
- FRANQUEVILLE (C.) - 1983 - Biologie et dynamique de population des Daurades (*Pagellus bellottii*, Steindachner 1882) le long des côtes Sénégalaises. Thèse de doct. d'état, Univ. Aix-Marseille II, 276 p.

- FREON (P.) - 1979 - Relation taille-poids, facteurs de condition et indice de maturité sexuelle : rappels bibliographiques, interprétations, remarques et applications. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, 68 : 144-171.
- GALZIN (R.) - 1977 - Richesse et productivité des écosystèmes lagunaires et récifaux. Application à l'étude dynamique d'une population de *Pomacentrus nigriscans* du lagon de Moorea (Polynésie française). Thèse 3^{ème} cycle, Montpellier : 109 p.
- GALZIN (R.) - 1985 - Ecologie des poissons récifaux de Polynésie française. Thèse Doctorat d'Etat, Montpellier : 195 p.
- GETZ (W.M.), FRANCIS (R.C.), SWARTZMAN (G.L.) - 1987 - On managing variable marine fisheries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44 : 1370-1375.
- GLADSTONE (W.) - 1987 - The eggs and larvae of the sharpnose pufferfish *Canthigaster valentini* (pisces : Tetraodontidae) are unpalatable to other reef fishes. *Copeia*, 1987 (1) : 227-230.
- GLEBE (B.D.), LEGGETT (W.C.) - 1981 - Temporal intra-population differences in energy allocation and use by American shad (*Alosa sapidissima*) during the spawning migration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38 : 795-805.
- GOLDMAN (B.), STROUP (G.), TALBOT (F.H.) - 1983 - Fish eggs and larvae over a coral reef : with habitat, time of day and moon phase. *Proceeding Inaugural Great Barrier Reef Conf.*, JCU Press, Townsville : 203-211.
- GOLDMAN (B.), TALBOT (F.H.) - 1976 - Aspects of the ecology of coral reef fishes. In *Biology and geology of coral reefs*, Vol. 3, Biol. 2, Ed. O.A. JONES and R. ENDEAN Acad. Press : 125-154.
- GRAND (S.) - 1983 - Exploitation des poissons récifo-lagonaires aux Tuamotu. *ORERO, Papeete*, 4 : 20 p.
- GRIGG (R.W.), POLOVINA (J.J.), ATKINSON (M.J.) - 1984 - Model of a coral reef ecosystem. III- Ressource limitation, community, regulation, fishery yield and ressource management. *Coral Reefs*, 3 : 23-27.
- GRIMES (C.B.), HUNTSMAN (G.R.) - 1980 - Reproductive biology of the vermilion snapper, *Rhomboplites aurorubens*, from North Carolina and South California. *Fish. Bull. U.S.*, 78 : 137-146.
- GUILLEMOT (P.J.), LARSON (R.J.), LENARZ (W.H.) - 1985 - Seasonal cycles of fat and gonad volume in five species of northern California Rockfish (Scorpaenidae : Sebastes). *Fish. Bull. U.S.*, 83 (3) : 299-311.
- GULLAND (J.A.) - 1971 - The fish resources of the oceans. *F.A.O., Fishing News Books Ltd, Surrey, England.*

- GULLAND (J.A.) - 1982 - The management of tropical multispecies fisheries. In Theory and management of tropical fisheries, PAULY (D.) & MURPHY (G.I.) (eds), *ICLARM conference proceeding*, 9, ICLARM, CSIRO, Cronulla : 287-297.
- GUNDERSON (D.R.) - 1980 - Using r-K selection theory to predict natural mortality. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 (12) : 2266-2271.
- GUNDERSON (D.R.), DYGERT (P.H.) - 1988 - Reproductive effort as a predictor of natural mortality rate. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 44 : 200-209.
- GUTHERZ (E.J.) - 1982 - Reef fish assessment - Snappers/Groupers stocks in the western North Atlantic, South of cape Hatteras, NC. *NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFC-80* : 124-141.
- HALL (S.J.), WARDLE (C.S.), LENNAN (D.N.Mc.) - 1986 - Predator evasion in a fish school : test of a model for the fountain effect. *Mar. Biol.*, 91 : 143-146.
- HANDY (S.C.) - 1930 - History and culture in the Society islands. *Bishop Mus. Bull.*, 79 : 1-110.
- HARME LIN-VIVIEN (M.L.) - 1979 - Ichtyofaune des récifs coralliens de Tulear (Madagascar) : Ecologie et relations trophiques. Thèse Doctorat d'Etat, Aix-Marseille II : 281 p.
- HARME LIN-VIVIEN (M.L.) - 1984a- Distributions quantitative des poissons herbivores dans les formations coralliennes de Tikehau (Polynésie française). *O.R.S.T.O.M.-Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 22 : 81-107.
- HARME LIN-VIVIEN (M.L.) - 1984b- Rôle de l'ichtyofaune dans les réseaux trophiques d'un édifice corallien (Tuléar, Madagascar). *Océanis*, 10 (1) : 111-121.
- HARME LIN-VIVIEN (M.L.) - 1985 - Présentation générale de l'atoll. In Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau (Archipel des Tuamotu, Polynésie Française). *O.R.S.T.O.M. Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 24 : 2 -27.
- HARME LIN-VIVIEN (M.L.), BOUCHON-NAVARO (Y.) - 1983 - Feeding diets and signifiacnce of coral feeding among chaetodontid fishes in Moorea (French polynesia). *Coral Reefs*, 2 : 119-127.
- HERRE (A.W.) - 1931 - A list of fishes collected at Moorea, one of the Society islands, being the first record from this island. *J. Pan. Pacif. Res. Inst.*, 6 (4) : 1-10.
- HERRE (A.W.) - 1932 - A check list of fishes recorded from Tahiti. *J. Pan. Pacif. Res. Inst.*, 7 (1) : 2-6.
- HIATT (R.W.), STRASBURG (D.W.) - 1960 - Ecological relationships of the fish fauna on Coral reef of the Marshall Islands. *Ecol. Monogr.*, 30 : 65-127.

- HILDEN (M.) - 1988 - Errors of perception in stock and recruitment studies due to wrong choices of natural mortality rate in virtual population analysis. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 44 : 123-134.
- HILL (R.B.) - 1978 - The use of nearshore marine life as food resource by American Samoans. *Pacific Island Studies Programm of the University of Hawaii* : 170 p.
- HOBSON (E.S.) - 1965 - Diurnal-nocturnal activity of some inshore fishes in the Gulf of California. *Copeia*, 1965 : 291-302.
- HOBSON (E.S.) - 1968 - Predatory behavior of some shore fishes in the Gulf of California. *U.S. Fish Wildl. Serv., Res. Rep.*, 73 : 92 p.
- HOBSON (E.S.) - 1972 - Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between daylight and darkness. *Fish. Bull., U.S.*, 70 : 715-740.
- HOBSON (E.S.) - 1973 - Diel feeding migrations in tropical reef fishes. *Helgolander Wiss. Meeresunters*, 24 (1/4) : 361-370.
- HOBSON (E.S.) - 1974 - Feeding relationships of Teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *Fish. Bull., U.S.*, 72 : 915-1031.
- HOBSON (E.S.) - 1980 - The structure of reef fish communities in the hawaiian archipelago : interim status report. *UNIHI-SEAGRANT-MR-80-04* : 57-70.
- HOBSON (E.S.) - 1984 - The structure of reef fish communities in the Hawaiian archipelago. *UNIHI-SEAGRANT-MR-84-01* : 101-122.
- HOBSON (E.S.), CHESS (J.R.) - 1973 - Feeding oriented movements of the Atherinid fish *Praenus pinguis* at Majuro Atoll, Marshall Islands. *Fish. Bull., U.S.*, 71 : 777-786.
- HOBSON (E.S.), CHESS (J.R.) - 1978 - Trophics relationships among fishes and plankton in the lagoon at Enewetak atoll, Marshall Islands. *Fish. Bull., U.S.*, 76 : 133-153.
- HUNTER (J.R.), GOLDBERG (R.S.) - 1980 - Spawning incidence and batch fecundity in Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull., U.S.*, 77 : 641-652.
- HUNTER (J.R.), LEONG (R.) - 1981 - The spawning energetics of female Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. U.S.*, 79 : 215-230.
- INTES (A.), ARNAUDIN (H.) - 1987 - Esquisse sédimentologique du lagon. *O.R.S.T.O.M.-Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 35 : 71-100.
- IVERSON (R.R.B.) - 1962 - Food of Albacore tuna, *Thunnus germon* (Lacépède), in the central and northeastern Pacific. *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.*, 62 (214) : 459-481.

- JARDIN (E.) - 1859 - Essai sur l'histoire naturelle de l'archipel de Mendana ou des Marquises, 3 ème partie, Zoologie. *Mém. Soc. Imper. Sc. Nat. Cherbourg*, 6 : 161-200.
- JOHANNES (R.E.) - 1978 - Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Env. Biol. Fish.*, 3 (1) : 65-84.
- JOHANNES (R.E.) - 1980 - Using knowledge of the reproductive behavior of reef and lagoon fishes to improve fishing yields. In Bardach (J.E.), (J.J.) Magnuson, (R.C.) May and (J.M.) Reinhart (eds) Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. *ICLARM Conference Proceeding 5*, 512 p. ICLARM, MANILA, PHILIPPINES : 247-270.
- JONES (R.E.) - 1978 - Ovarian cycles in nonmammalian vertebrates. In *The vertebrate ovary*, JONES (R.E.) (ed), Plenum Press, New York : 731-762.
- JONES (R.S.) - 1968a- Ecological relationships in Hawaiian and Johnston Island Acanthuridae (Surgeonfishes). *Micronesica*, 4 : 309-361.
- JONES (R.S.) - 1968b- A suggested method for quantifying gut contents in herbivorous fishes. *Micronesica*, 4 : 369-371.
- JONES (R.S.) - 1982 - Ecosystems, food chains and fish yields. In *Theory and management of tropical fisheries*, PAULY (D.) & MURPHY (G.I.) (eds), *ICLARM Conferences proceedings*, 9, ICLARM, CSIRO : 195-237.
- JONES (R.S.), CHASE (J.A.) - 1975 - Community structure and distribution of fishes in an enclosed high island lagoon in Guam. *Micronesica*, 11 (1) : 127-148.
- JONES (R.) - 1981 - The use of length composition data in fish stock assessments (with notes on VPA and cohort analysis) *FAO Fish. Circ.*, 734 : 55 p.
- JONES (R.) - 1984 - the effects of changes in exploitation pattern using length-composition data (with notes on VPA and cohort analysis). *FAO Fish. Tech. Pap.*, 256 : 118 p.
- KARTAS (f.), GUIGNARD (J.P.) - 1984 - La fécondité des poissons téléostéens. Coll. Biol. milieux marins, MASSON (ed), Paris : 121 p.
- KING (J.E.), IKEHARA (I.I.) - 1956 - Comparative study of food of Bigeye and Yellowfin tuna in the Central Pacific. *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.*, 57 (108) : 61-85.
- KOCK (R.L.) - 1982 - Patterns of abundance variation in reef fishes near an artificial reef at Guam. *Env. Biol. Fish.*, 7 (2) : 121-136.
- KRAMER (D.L.) - 1978 - Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. *Ecology*, 59 : 976-985.
- KULBICKI (M.), MOU-THAM (G.) - 1987 - Essai de pêche au casier à poissons dans le lagon de Nouvelle-Calédonie. Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa, *Rapp. Scien. Tech., Sciences de la mer, Biologie marine*, 47 : 22 p.

- LACROIX (A.) - 1927 - La constitution lithologique des îles volcaniques de la Polynésie australe. *Mém. Ac. Sc. Paris.*, T 59 : 1-82.
- LAGLER (K.F.), BARDACH (J.E.), MILLER (R.R.), PASSINO (D.R.M.) - 1977 - *Ichthyology*. 2nd ed. J. Wiley and Sons, New York : 506 p.
- LAMBERT (T.C.) - 1987 - Duration and intensity of spawning in Herring *Clupae harengus*, as related to the age structure of the maturation population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 39 : 202-220.
- LAUREC (A.), LE GUEN (J.C.) - 1981 - Dynamique des populations marines exploitées. Tome I, concepts et modèles. *Centre National pour l'Exploitation des Océans. Rapports scientifiques et techniques*, 45 : 118p.
- LAUREC (A.), MESNIL (B.) - 1985 - Rendement par recrue et analyse des cohortes de Jones, étude de sensibilité. *Cons. int. Explor. Mer.*, CM 1985 G : 23 réf K.
- LEBORGNE (R.), BONNET (S.), CHARPY (L.) - 1986 - Le zooplancton. Biomasse, composition élémentaire, respiration, excrétion et production. In *Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau : II. O.R.S.T.O.M. TAHITI, Notes et Doc. Océanogr.*, 28 : 115-152.
- LEGAND (M.) - 1950 - Contribution à l'étude des méthodes de pêche dans les territoires français du Pacifique Sud. *J. Soc. Océan.*, 6 (6) : 142-184.
- LE GUEN (J.C.) - 1971 - Dynamique des populations de *Pseudotolithus (Fonticulus) elongatus* (Bowd., 1825) Poissons-Scianidae. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 9 (1) : 3-84.
- LE GUEN (J.C.) - 1976 - Age reading of intertropical Sciaenids by otolith method, seasonal and daily patterns. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 14 (4) : 331-338.
- LE GUEN (J.C.), CHEVALIER (R.) - 1982 - Réflexions générales sur la gestion des stocks. Applications au chalutage. *Doc. G.S.G., Centre Océanologique de Bretagne*, 1 : 112 p.
- LEIS (J.M.) - 1982 - Distribution of fish larvae around Lizard Island, Great Barrier Reef : Coral reef lagoon as a refuge ? *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, Manila, 1981, Vol. 2* : 471-477.
- LEIS (J.M.) - 1984 - Larval fish dispersal and the East Pacific Barrier. *Océanogr. Trop.*, 19 (2) : 181-192.
- LEIS (J.M.) - 1985 - Ecological Requirements of Indo-Pacific Larval Fishes : A Neglected Zoogeographic Factor. In *Proceeding of the 2nd International Conference on Indo-Pacific Fishes held in Tokyo, August 1985*.

- LEIS (J.M.), RENNIS (D.S.) - 1986 - The larvae of Indo-Pacific coral reef fishes. University of Hawaii Press : 269 p.
- LENHARDT (X.) - 1987 - Etude bathymétrique du lagon de l'atoll de Tikehau. *O.R.S.T.O.M. Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 35 : 53-70.
- LENHARDT (X.) - 1988 - Hydrodynamique des lagons d'atolls et d'île haute en Polynésie Française. Thèse de doctorat, Museum National D'Histoire Naturelle - ORSTOM, à soutenir : 156 p.
- LOBEL (P.S.) - 1978 - Diel, lunar and seasonal periodicity in the reproductive behavior of the Pomacentrid fish, *Centropyge potteri* and some others reef fishes in Hawaii. *Pac. Sci.*, 32 (2) : 193-207.
- LOBEL (P.S.) - 1980 - Herbivory by Damelfishes and their role in coral reef community ecology. *Bull. Mar. Sci.*, 30 : 273-289.
- LOVE (R.M.) - 1970 - The chemical biology of fishes with a key to the chemical literature. Academ. Press. London : 547 p.
- LUCKHURST (B.E.), LUCKHURST (K.) - 1978 - Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fishes communities. *Mar. Biol.*, 49 (4) : 325-332.
- MAJOR (P.F.) - 1977 - Predator-prey interactions in shoaling fishes during periods of twilight : a study of the silverside *Pranesus insularum* in Hawaii. *Fish. Bull., U.S.*, 75 : 415-426.
- MARINARO (J.Y.), BERNARD (M.) - 1966 - Contribution à l'étude des oeufs et larves pélagiques de poissons méditerranéens. I - Note préliminaire sur l'influence léthale du rayonnement solaire sur les oeufs. *Pelagos*, 6 : 49-55.
- MARRIOTT (S.P.) - 1984 - A summary report on the south Tarawa artisanal fishery. *Mimeo Rept., Fisheries Division, Kiribati* : 1-21.
- MARSHALL (N.) - 1979 - Fishery yields of coral reefs and adjacent shallow-water environments. In Stock assessment for tropical small scale fisheries, ROEDEL (P.) & SAILA (S.B.) eds, Proc. Int. Work. at University R.I., 1979 : 103-109.
- MARSHALL (P.) - 1915 - The geology of Tahiti. *New Zealand Inst. Trans. and Proc.*, 47 : 361-376.
- MARTEN (G.G.), POLOVINA (J.J.) - 1982 - A comparative study of fish yield from various tropical ecosystems. In Theory and management of tropical fisheries", PAULY (D.) & MURPHY (G.I.) (eds), *ICLARM conference proceeding*, 9, ICLARM, CSIRO, Cronulla : 255-283.
- MC FARLAND (W.N.), BROTHERS (E.B.), OGDEN (J.C.), SHULMAN (M.J.), BIRMINGHAM (E.L.), KOTCHIAN-PRENTISS (N.M.) - 1985 - Recruitments patterns in young French Grunts, *Haemulon flavolineatum* (Family Haemulidae), at St Croix, Virgin Islands. *Fish. Bull. U.S.*, 83 (3) : 413-426.

- MC GURCK (M.D.) - 1986a- Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae : role of spatial patchiness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34 : 227-242.
- MC GURCK (M.D.) - 1986b- The role of starvation in the population of larval Pacific Herring, *Clupea harengus pallasi*. Ph. D. Thesis, University of British Columbia, Vancouver.
- MC GURCK (M.D.) - 1987 - Natural mortality and spatial patchiness : reply to Gulland. *Mar. Ecol. prog. Ser.*, 39 : 201-206.
- MICHEL (A.) - 1969 - Plancton du lagon et des abords extérieurs de l'atoll de Mururoa. *Cah. Pacif.*, 13 : 81-132.
- MICHEL (A.), COLIN (C.), DESROSIERES (R.), OUDOT (C.) - 1971 - Observations sur l'hydrologie et le plancton des abords et de la zone des passes de l'atoll Rangiroa (Archipel des Tuamotu, Océan Pacifique Central). *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, Vol. IX (3) : 375-402.
- MOLINA (M.E.) - 1983 - Seasonal and annual variation of coral reef fishes on the upper reef slope at Guam. Master of Sci., Guam : 96 p.
- MONNIOT (F.), MONNIOT (C.) - 1984 - La faune fixée de Tikehau. *Rapport interne EPHE-Muséum* : 5 p.
- MORIZE (E.) - 1984 - Contribution à l'étude d'une pêcherie artisanale et de la dynamique des populations des principales espèces de poissons exploitées. In L'atoll de Tikehau (Archipel des Tuamotu, Polynésie française), premiers résultats. *ORSTOM-Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 22 : 35-80.
- MORIZE (E.) - 1985 - Etude d'une pêcherie artisanale de l'atoll de Tikehau (Archipel des Tuamotu, Polynésie française). In Proceeding of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti, 1985, Vol. 5 : 501-506.
- MORIZE (E.), CAILLART (B.) - 1987 - Modélisation de la croissance de *Epinephelus microdon* obtenue à partir de marquages. *O.R.S.T.O.M. - Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 35 : 101-114.
- MUNRO (J.L.) - 1974 - Summary of biological and ecological data pertaining to Carribean reef fish. *Res. Rept. Zool. Dept 3, Part. Vm.*, University of West Indies : 24 p.
- MUNRO (J.L.) - 1977 - Actual and potential fish production from the coralline shelves of the Carribean Sea. *FAO Fish. Rept.*, 200 : 301-321.
- MUNRO (J.L.) - 1980 - Stock assessment models : Applicability and utility in tropical small-scale fisheries. In SAILA (S.B.) & ROEDEL (P.) eds, 1980 : 35-47.
- MUNRO (J.L.) - 1982 - Actual and potential fish production from the coralline shelves of the Carribean sea. *F.A.O. Fish. Rep.*, 200 : 33p.

- MUNRO (J.L.), GAUT (V.C.), THOMPSON (R.), REESON (P.H.) - 1973 - The spawnig season of Cariibbean fishes. *J. Fish. Biol.*, 5 : 69-84.
- MUNRO (J.L.), SMITH (I.R.) - 1984 - Management strategies in multispecies complexes in artisanal fisheries. *Proc. Gulf Caribbean Fish. Inst.*, 36 : 48-54.
- MUNRO (J.L.), WILLIAMS (D.Mc.B.) - 1985 - Assesment and management of coral reef fisheries. *In Proceeding of the fifth international coral reef congress, Tahiti, 1985, Vol. 4, Seminar C* : 35 p.
- MURDY (E.O.), FERRARIS (C.J.) - 1980 - The contribution of coral reef fisheries to Philippines fisheries production. *ICLARM Newsletters*, 3 (1) : 21-22.
- MURPHY (G.I.) - 1980 - Schooling and the ecology and management of Marine fish. *In Bardach (J.E.), (J.J.) Magnuson, (R.C.) May and (J.M.) Reinhart (eds) Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. ICLARM Conference Proceeding 5, 512 p. ICLARM, MANILA, PHILIPPINES* : 400-414.
- MURRAY (J.) - 1895 - A summary of the scientific results obtained at the soundind, dredging, and trawling stations of H.M.S. "Challenger". Report of the scientific research voyages, H.M.S. "Challenger, during the years 1872-1876, first part : XXXIII-LIII, pp 1-796 - second part : 797-1608.
- MYRBERG (A.A.Jr.), THRESHER (R.E.) - 1974 - Interspecific Agression and its Relevance to the Concept of Territoriality in Reef Fishes. *Amer. Zool.*, 14 : 81-96.
- NEILL (S.R.St.J.), CULLEN (M.J.) - 1974 - Experiments on wether shoaling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *J. Zool. Lond.*, 172 : 549-569.
- NEWELL (D.) - 1956 - Geological reconnaissance of Raroia (Kon Tiki) atoll. Tuamotu Archipelago. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 109 (3) : 311-372.
- NORDHOFF (C.) - 1930 - Some of the commoner fishes of Tahiti, with their natives names. *Bull. Soc. Etud. Ocea.*, 20 : 280-282.
- OBELLIANNE (J.) - 1955 - Contribution à l'étude geologique des Etablissements Français de l'Océanie. *Sciences de la Terre. T 3, n° 3-4* : 1-146.
- OLSON (F.C.W.) - 1964 - The survival value of fish schooling. *J. Cons. Cons., Cons. Int. Explor. Mer.*, 29 : 115-116.
- OTTINO (P.) - 1965 - La Pêche au grand filet à Tahiti. *Cah. ORSTOM Sci. Humaines*, 2 (2) : 75 p.
- PANNELLA (G.) - 1971 - Fish otoliths :daily growth layers and periodical patterns. *Science*, 173 : 1124-1127.

- PANNELLA (G.) - 1974 - Otolith growth patterns : an aid in age determination in tropical and demersal fishes. *In Ageing of fishes*, T.B. BAGENAL (ed), Urwin Bros Ltd. London : 28-39.
- PAULY (D.) - 1978 - A discussion of the potential use in population dynamics of the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 122 fish stocks. *ICES CM. 1978/G* : 28 Demersal Fish Committee : 36 p.
- PAULY (D.) - 1979 - Biological overfishing of tropical stocks. *ICLARM Newsletters*, 2 (3) : 3-4.
- PAULY (D.) - 1980 - A new methodology for rapidly acquiring basic information on Tropical Fish stocks : growth, mortality, and stock recruitment relationships. *In Stock assesement for tropical small scale fisheries, proceeding of a workshop held in Kingston, (P.M.) ROEDEL & (S.B.) SAILA (eds)* : 154-172.
- PAULY (D.) - 1984 - Fish population dynamics : a manual for use with programmable calculators. *ICLARM studies and Review*, 8 : 325 p.
- PEREIRO (J.A.) - 1977 - Estimation of growth. *Rec. Doc. Scient. CICTA* : 62-86.
- PETARD (P.) - 1951 - Plantes ichtyotoxiques polynésiennes. *Rev. Med. Trop.*, 3 : 498-511.
- PETERSON (I.), WROBLEWSKI (J.S.) - 1984 - Mortality rates of fishes in the pelagic ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41 : 1117-1120.
- PEYROT-CLAUSADE (M.) - 1984 - Cryptofaune mobile des formations récifales. *In L'atoll de Tikehau (Archipel des Tuamotu, Polynésie Française) premiers résultats. O.R.S.T.O.M. Tahiti, Notes et Doc. Océanogr.*, 22 : 137-146.
- POINSARD (J.), LE GUEN (J.C.) - 1975 - Observations sur la définition d'une unité d'effort de pêche applicable à la pêcherie de thon de l'Atlantique tropical africain. *Rapp. P V réunion Cons. int. Explor. Mer*, 168 : 39-43.
- POPE (J.G.) - 1972 - An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *Res. Bull. ICNAF*, 9 : 65-74.
- PRAGER (M.H.), Mac CALL (A.D.) - 1988 - Sensitivities and variances of virtual population analysis as applied to the mackerel, *Scomber japonicus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45 : 539-547.
- PRESSLEY (P.H.) - 1980 - Lunar periodicity in the spawning of yellowtail damelfish *Microspathodon chrysurus*. *Env. Biol. Fish.*, 5 (2) : 153-159.
- QASIM (S.Z.) - 1955 - Time and duration of spawning season of teleosts in relation to their distribution. *J. Cons. Int. Explo. Mer.*, 21 : 144-155.

- QUAST (J.C.) - 1968 - Observations on the food and biology of kelp bass, *Paralabrax clatharus* with notes on its sportfishery at San-Diego, California. In W.J. North and C.L. Hubbs (eds), utilization of kelp-bed resources in Southern California, *Cal. Fis. Game, Fish. Bull.*, 139 : 81-108.
- RALSTON (S.), GOODING (R.M.), LUDWIG (G.M.) - 1986 - An ecological survey and comparison of bottom fish resource assessments (submersible versus handline fishing) at Johnston Atoll. *Fish. Bull. U.S.*, 84 (1) : 141-155.
- RANDALL (J.E.) - 1955a- Fish of the Gilbert Islands. *Atoll Res. Bull.*, 47 : 243 p.
- RANDALL (J.E.) - 1955b- An analysis of the genera of Surgeonfishes (Family Acanthuridae). *Pac. Sci.*, 9 (3) : 359-367.
- RANDALL (J.E.) - 1956 - A revision of the Surgeonfish genus *Acanthurus*. *Pac. Sci.*, 10 (2) : 159-235.
- RANDALL (J.E.) - 1961a- A contribution to the biology of the Convict surgeonfish of the Hawaiian Islands, *Acanthurus triostegus sandvicensis* *Pac. Sci.*, 15 (2) : 215-272.
- RANDALL (J.E.) - 1961b- Observations on the spawning of Surgeonfishes (Acanthuridae) in the Society Islands. *Copeia*, 1961 : 237-238.
- RANDALL (J.E.) - 1963 - An analysis of the fish populations of artificial and natural reefs in the Virgin Islands. *Carib. J. Sci.*, 18 (3) : 281-296.
- RANDALL (J.E.) - 1964 - Notes on the groupers of Tahiti with description of a new serranid fish genus. *Pac. Sci.*, 18 (3) : 281-296.
- RANDALL (J.E.) - 1967 - Foods habits of Reef fishes of West Indies. *Stud. Trop. Oceanogr. (Miami)*, 5 : 665-847.
- RANDALL (J.E.) - 1973 - Tahitian fish names and a preliminary checklist of the fishes of the Society islands. *B. P. Bishop Mus. Oc. Paper*, 24 (11) : 167-214.
- RANDALL (J.E.), BROCK (V.E.) - 1960 - Observations on the ecology of epinepheline and lutjanid fishes of the Society Islands, with emphasis on food habits. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 89 : 9-16.
- RANDALL (J.E.), LOBEL (P.S.), CHAVE (E.H.) - in press - Annotated checklist of fish at Johnston island. *Pac. Sci.*
- RANSON (G.) - 1955a- Observations sur les principaux agents de la dissolution des calcaires sous-marins dans la zone cotière des îles coralliennes des Tuamotu. *C. R. Ac. Sc. (Paris)*. 240 : 806-808.
- RANSON (G.) - 1955b- Observations sur les îles coralliennes de l'archipel des Tuamotu (Océanie française). *C. R. Somm. Soc. Geol. Fr.*

- REESE (E.S.) - 1977 - Coevolution of corals and coral feeding fishes of the family Chaetodontidae. *Proceeding of the Third International Coral Reef Symp.*, 2 : 267-274.
- REINBOTH (R.) - 1968 - Protogynie pei papageifischen (Scaridae). *Z. Naturf.*, 23 (B) : 852-855.
- REINBOTH (R.) - 1975 - *Intersexuality in the animal kingdom*. Berlin & New-York, Springer-Verlag.
- REINTJES (J.W.), KING (J.E.) - 1953 - Food of Yellowfin tuna in the Central Pacific. *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.*, 54 (81) : 91-110.
- RENON (J.R.) - 1977 - Zooplancton du lagon de Takapoto (Polynésie Française). *Ann. Inst. Océanogr.*, 53 : 217-236.
- RENON (J.R.) - 1978 - Un cycle annuel de zooplancton dans un lagon de Tahiti. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 16 (1) : 63-88.
- RICHARDS (W.J.), LINDEMAN (K.C.) - 1987 - Recrutement dynamics of reef fishes : planktonic processes, settlement and demersal ecologies, and fishery analysis. *Bull. Mar. Sci.*, 41 (2) : 392-410.
- RICKER (W.E.) - 1980 - Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 191 F., 409 p.
- ROBERTS (C.M.), ORMOND (R.F.G.) - 1987 - Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 41 (1) : 1-8.
- ROBERTSON (D.R.) - 1983 - On the spawning behavior and spawning cycles of eight surgeonfishes (Acanthuridae) from the Indo-Pacific. *Env. Biol. Fish.* 9 (3/4) : 193-223.
- ROBERTSON (D.R.) - 1985 - Sexual size dimorphism in Surgeonfishes. *Proceeding of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti, 1985, Vol. 5* : 403-408.
- ROBERTSON (D.R.) - 1988 - Abundance of surgeonfishes on patch-reefs in Caribbean Panama : due to settlement, or post-settlement events. *Mar. Biol.*, 97 : 495-501.
- ROBERTSON (D.R.), POLUNIN (N.V.C.), LEIGHTON (K.) - 1979 - The behavioral ecology of three Indian Ocean surgeonfishes (*Acanthurus lineatus*, *A. leucosteron* and *Zebrasoma scopas*) : their feeding strategies, and social and mating systems. *Env. Biol. Fish.*, 4 (2) : 125-170.
- ROBERTSON (D.R.), SHELDON (J.M.) - 1979 - Competitive interactions and the availability of sleeping sites for a diurnal coral reef fish. *J. Mar. Exp. Biol. Ecol.*, 40 (3) : 285-298.

- ROBERTSON (D.R.), WARNER (R.R.) - 1978 - Sexual patterns in the Labroid fishes of Western Caribbean, II : The parrotfishes (Scaridae). *Smithon. Contr. Zool.*, 255 : 1-26.
- ROPITEAU (A.) - 1947 - La pêche aux thons à Maupiti. *J. Soc. Océan.*, 3 (3) : 12-21.
- ROSS (S.W.) - 1984 - Reproduction of the Banded Drum, *Larimus fasciatus*, in North Carolina. *Fish. Bull., U.S.*, 82 : 227-235.
- ROUGERIE (F.), WAUTHY (B.) - 1986 - Le concept d'endo-upwelling dans le fonctionnement des atolls-oasis. *Oceanol. Acta*, 9 (2) : 133-148.
- ROUGHGARDEN (J.) - 1971 - Density-dependent natural selection. *Ecology*, 52 : 453-468.
- RUSS (G.) - 1985 - Effects of protective management on coral reef fishes in the Central Philippines. *Proceeding of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti, 1985, Vol. 2* : 333.
- RUSSEL (B.C.), ANDERSON (G.R.), TALBOT (F.H.) - 1977 - Seasonality and recruitment of coral reef fishes. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 28 : 521-528.
- SAHNEY (A.K.) - 1983 - Sample survey of the fishing industry in Jamaica - 1981. *F.A.O. Fish. Rept.*, 278 : 255-275.
- SALE (P.F.) - 1970 - Distribution of larval Acanthuridae off Hawaii. *Copeia*, 1970 (4) : 765-766.
- SALE (P.F.) - 1978 - Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. *Env. Biol. Fish.*, 3 (1) : 85-102.
- SALE (P.F.) - 1980 - The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanogr. Mar. Biol. A. Rev.*, 18 : 367-421.
- SALE (P.F.), WILLIAMS (D.mcB.) - 1982 - Community structure of coral reef fishes are the patterns more than those expected by chance ?. *Am. Nat.*, 120 : 121-127.
- SALE (P.J.), DOHERTY (P.J.), ECKERT (G.J.), DOUGLAS (W.A.), FERREL (D.J.) - 1984 - Large scale spatial and temporal variations in recruitment to fish populations on coral reefs. *Oecology*, 64 : 191-198.
- SARANO (F.) - 1986 - Cycle ovarien du Merlu, *Merluccius merluccius*, poisson à ponte fractionnée. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 48 (1 et 2) : 65-76.
- SCHELTEMA (R.S.) - 1975 - The relationship of larval dispersal, gene flow and natural selection to geographic variation of benthic invertebrates in estuaries and along coastal regions. *In Estuarine Research, Vol. I : Chemistry, Biology and the Estuarine system*, L.E. CRONIN (ed), Academic press, New York : 372-391.

- SCHELTEMA (R.S.), WILLIAMS (I.P.) - 1983 - Long distance dispersal of planktonic larvae and the biogeography and evolution of some Polynesian and Western Pacific Mollusks. *Bull. Mar. Sci.*, 33 (3) : 545-565.
- SELANDER (R.K.) - 1966 - Sexual dimorphism and differential niche utilization in Birds. *Condor*, 68 : 113-151.
- SHAKLEE (J.B.) - 1984 - Genetic variation and population structure in the Damselfish, *Stegastes fasciolatus*, throughout the Hawaiian archipelago. *Copeia*, 1984 (3) : 629-640.
- SHAPIRO (D.Y.) - 1979 - Social behaviour, group structure and the control of sex-reversal in hermaphroditic fish. *Adv. Study Behav.*, 10 : 43-102.
- SHULMAN (M.J.), ODGEN (J.C.) - 1987 - What controls tropical reef fish populations : recruitment or benthic mortality ? an example in the Caribbean reef fish *Haemulon flavolineatum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 39 : 233-242.
- SHULMAN (G.E.) - 1974 - *Life cycles of fishes : Physiology and biochemistry*. Wiley (ed.), New York : 258 p.
- SMITH (C.L.) - 1978 - Coral reef fish communities : a compromise view. *Env. Biol. Fish.*, 3 (1) : 109-128
- SMITH (C.L.), TYLER (J.C.) - 1972 - Space resource sharing in a coral reef fish community. *Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Country*, 14 : 125-170.
- SMITH (S.V.) - 1978 - Coral reef aera and the contribution of reefs to processes and resources of the world's oceans. *Nature*, 273 : 225-226.
- SPRINGER (V.G.) - 1982 - Pacific plate biogeography with special reference to shore fishes. *Smithsonian Contr. Zool.*, 367 : 182 p.
- STARCK (W.A.II), DAVIS (W.P.) - 1966 - Night habits of fishes of Alligator reef, Florida. *Ichtyol. Aquarium J.*, 38 (4) : 313-356.
- STEVENSON (D.K.), MARSHALL (N.) - 1974 - Generalisation on the fisheries potential of coral reefs and adjacent shallow-water environments. *Proceeding of the Second International Coral Reef Symposium*, 1 : 147-156.
- TAGGART (C.T.), LEGGET (W.C.) - 1987 - Wind-forced hydrodynamics and their interaction with larval fish and plankton abundance : a time-series analysis of physical-biological data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44 : 438-451.
- TALBOT (F.H.) - 1965 - A description of the coral structure of Tutia reefs (Tanganika Territories, East Africa) and its fish fauna. *Proc. Zool. Soc. London*, 145 : 431-470.

- TALBOT (F.H.), RUSSEL (B.C.), ANDERSON (G.R.) - 1978 - Coral reef communities : unstable, high-diversity systems ? *Ecol. Monogr.*, 48 : 440-455.
- TAYLOR (M.H.), DiMICHELE (L.) - 1980 - Ovarian changes during the spawning cycle of *Fundulus heteroclitus*. *Copeia*, 1980 (1) : 118-125.
- THRESHER (R.E.) - 1976 - Field analysis of the territoriality of the three-spot damelfish, *Eupomacentrus planifrons* (Pomacentridae). *Copeia*, 1976 : 266-276.
- THRESHER (R.E.) - 1984 - *Reproduction in reef fishes*. T.F.h. Publ. Inc., Neptune city, New Jersey, USA.
- TOWNSHEND (T.J.), WOOTTON (R.J.) - 1984 - Effects of food supply on the reproduction of the convict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *J. Fish. Biol.*, 24 : 91-104.
- TYLER (J.C.) - 1970 - Habitat preferences of the fishes that dwell in shrub corals of the Great Barrier Reef. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 123 : 1-26.
- VAILLANT (L.) - 1886 - Materiaux pour servir à l'histoire ichthyologique des archipels de la Société et des Pomotous. *Bull. Soc. Philomatique Paris*: 14.
- Van SICKLE (J.) - 1977 - Mortality rates from size distributions : the applications of a conservative law. *Oecologia*, 27 : 311-318.
- VICTOR (B.C.) - 1983 - Recruitment and populations dynamics of a coral reef fish. *Science*, 219 : 419-420.
- VICTOR (B.C.) - 1986 - Larval settlement and juvenile mortality in a recruitment-limited coral reef fish population. *Ecol. Monogr.*, 56 : 145-160.
- VIVIEN (M.L.) - 1973 - Régimes et comportements alimentaires de quelques poissons des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar). *Terre Vie, Rev. Ecol.*, 27 : 551-557.
- WALDRON (K.D.), KING (J.E.) - 1963 - Food of Skipjack in the Central Pacific. *F.A.O. Fish. Rep.*, 6 (3) : 1431-1457.
- WARNER (R.R.), ROBERTSON (D.R.) - 1978 - Sexual patterns in the Labroid fishes of the western Caribbean, I : the wrasses (Labridae). *Smithon. Contr. Zool.*, 254 : 1-27.
- WASS (R.C.) - 1982 - The shoreline fishery of American Samoa : past and present. In *Marine and coastal processes in the Pacific : ecological aspects of coastal zones management* MUNRO (J.L.) (ed), UNESCO/ROSTSEA, Jakarta : 51-83.
- WATSON (W.), LEIS (J.M.) - 1974 - Preliminary report on marine biology study of Oahu Island. *Sea Grant Tech. Rep.*, UNIHI-SEAGRANT-TR-75-01, Honolulu : 178 p.

- WEILER (D.), SUAREZ-CAARBRO (J.A.) - 1980 - Overview of Puerto Rico small scale fisheries statistics, 1972-1978. *Corp. Dev. Adm. Mar. Lac. Flu. Res. Puerto Rico, Technical Report*, 1 (1) : 1-27.
- WHEELER (J.F.G.), OMMANEY (F.D.) - 1953 - Report on the Mauritius Seychelles fisheries survey, 1948-1949. *Colonial Off. Fish. Publ.*, H.M.S.O., London.
- WILD (A.), FOREMAN (T.J.) - 1980 - The relationship between otolith increments and time for yellowfin and skipjack tuna marked with tetracycline. *Inter-am. Trop. Tuna Comm. Bull.*, 17 : 509-560.
- WILLIAMS (D.McB.) - 1980 - Dynamics of the Pomacentrid community on small patch reef in One Tree Lagoon (Great Barrier Reef). *Bull. Mar. Sci.*, 30 : 159-170.
- WILLIAMS (D.McB.) - 1983 - Daily, monthly and yearly variability in a guild of coral reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10 : 231-237.
- WILLIAMS (D.McB.), SALE (P.F.) - 1981 - Spatial and temporal patterns of recruitment of juvenile coral reef fishes to coral habitats within "One Tree Lagoon", Great Barrier Reef. *Mar. Biol.*, 65 (3) : 245-253.
- WILLIAMS (H.) - 1933 - Geology of Tahiti, Moorea and Maiao. *Bernice P. Bishop Museum, Bull.* 105, Honolulu.
- WIN (H.E.), BARDACH (J.E.) - 1960 - Some aspects of the comparative biology of Parrotfishes at Bermuda. *Zoologica*, 45 (1) : 29-34.
- WOOTON (R.J.) - 1973 - The effect of size of food ration on egg production in the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L.. *J. Fish. Biol.*, 5 : 89-96.
- WOOTON (R.J.) - 1979 - Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in Teleost fishes. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 44 : 133-159.
- WOOTON (R.J.) - 1982 - Environmental factors in fish production. In *Reproductive physiologie of fish*, RITCHER (C.J.J.) & GOOS (H.J.Th.) eds, 210-219. Wageningen : Pudoc.
- WOOTON (R.J.), EVANS (G.W.) - 1976 - Cost of egg production in the three spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *J. Fish. Biol.*, 8 : 385-395.
- YOUNG (P.C.), MARTIN (R.B.) - 1982 - Evidence for protogynous hermaphroditism in some Lethrinid fishes. *J. Fish. Biol.*, 21 : 475-484.

o o
o

Centre ORSTOM de Tahiti
BP. 528 Papeete

© Copyright 1988