

# Influence de la distance à l'océan sur les peuplements ichthyologiques des récifs frangeants de Nouvelle-Calédonie

## *Influence of reef to ocean distance on coral reef fish assemblages in New Caledonia*

Jean Grimaud<sup>a, b</sup>, Michel Kulbicki<sup>a\*</sup>

<sup>a</sup> Centre Orstom de Nouméa, BP A5, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, France.

<sup>b</sup> École pratique des hautes études, Ura 1453 CNRS, université de Perpignan, 66860 Perpignan cedex, France

(Reçu le 22 juin 1998, accepté après révision le 8 octobre 1998)

**Abstract** – Coral reef fish are bound to the pelagic environment throughout their larval stage, although they spend most of their adult life on reefs. Thus, the morphology of a lagoon and the location of a reef within the lagoon may influence the nature of its fish assemblage. Because of its asymmetrical shape, the SW lagoon of New Caledonia allows us to test such a hypothesis. Several fringing reefs located 4–34 km from the open ocean were compared with one another. No influence of the reef–ocean distance could be found on the global values of diversity, density or biomass. However, presence–absence data of the 343 taxa encountered are related to this distance. Similarly, ecological structures based on diet, size and mobility of fish present strong correlations with reef–ocean distance. Thus, the major effects of an increase in reef–ocean distance concern both taxinomial and ecological structures. Suggested explicative hypotheses are linked to the fish feeding habits closely related to the environment but also to their utilisation of space. Territorial behaviour seems indeed to be important in structuring reef fish assemblage. (© Académie des sciences / Elsevier, Paris.)

**coral reef fish assemblages / reef–ocean distance / trophic structure / size structure / mobility structure / fringing reef / New Caledonia**

**Résumé** – Les poissons qui vivent à l'état adulte sur les récifs coralliens sont également inféodés au milieu marin pélagique pendant leur phase larvaire, qui se déroule au large après dispersion des œufs. Ainsi, la morphologie même d'un lagon et la localisation du récif dans le lagon sont susceptibles d'influencer la nature finale du peuplement ichthyologique. Dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, il a été possible de tester cette hypothèse en comparant des peuplements de récifs frangeants localisés à des distances de 4 à 34 km de l'océan. Aucun effet de la distance station–océan n'apparaît sur la diversité, la densité ou la biomasse globale des récifs. Cependant, la composition spécifique des peuplements (présence–absence de 343 taxons) est en relation avec l'éloignement de l'océan. De même, les structures écologiques basées sur le régime alimentaire, la taille et la mobilité des poissons sont corrélées avec la distance récif–océan. Ainsi, les principales différences dues à l'augmentation de la distance récif–océan se traduisent dans les structures taxinomiques comme dans les structures fonc-

Note présentée par Claude Combes

\*Correspondance et tirés à part

Courriel : kulbicki@noumea.orstom.nc

C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie / Life Sciences  
1998. 321, 923–931

923

Fonds Documentaire ORSTOM



010020272

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote : Bx 20272 Ex : 1



tionnelles. Les hypothèses explicatives proposées s'appuient non seulement sur les régimes alimentaires des poissons en étroite relation avec l'environnement, mais aussi sur le mode d'utilisation de l'espace. Le comportement de territorialité apparaît en effet comme un facteur important dans la structuration des peuplements. (© Académie des sciences / Elsevier, Paris.)

peuplements de poissons / distance récif-océan / structure trophique / structure de taille / structure de mobilité / récif corallien frangeant / Nouvelle-Calédonie

## Abridged version (see p. 930)

### 1. Introduction

En milieu corallien, les comparaisons de peuplements ichtyologiques font l'objet de nombreuses études, en particulier en ce qui concerne leurs variations spatiales. À grande échelle, il s'agit de comparaisons entre îles ou même entre zones géographiques d'un océan [3–5]. À petite échelle ces comparaisons s'effectuent au niveau du lagon et les études de variations spatiales des peuplements de poissons le long de transects côte-océan prédominant [2, 6–9]. Par ailleurs, la très grande diversité spécifique que l'on rencontre sur les récifs coralliens a suscité de nombreuses interrogations sur l'existence et les mécanismes de structuration des peuplements [7, 10–13].

Chez les poissons récifaux, le cycle biologique comporte en général une phase larvaire pélagique et une phase adulte inféodée aux récifs. Lors du recrutement, les larves pélagiques franchissent le récif barrière et se retrouvent dans le lagon [14]. À partir de cet instant, elles sont destinées à migrer à travers le lagon jusqu'à atteindre l'habitat favorable à leur installation benthique, comme par exemple les récifs coralliens frangeants. Durant ce trajet, ces larves peuvent s'installer sur des récifs intermédiaires ou subir une mortalité par prédation ou simplement par stress lors du passage du milieu océanique au milieu lagunaire. Ainsi, la distance séparant le récif frangeant du récif barrière constitue probablement une variable forçante importante pour sélectionner les poissons vivant dans les récifs frangeants. Or le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie est un site tout à fait approprié pour tester une telle hypothèse en raison de son étendue et de sa forme asymétrique. Ce lagon d'environ 3000 km<sup>2</sup> s'élargit du nord-ouest au sud-est. Ainsi les récifs frangeants répartis le long de la côte sont éloignés de l'océan d'une distance variant progressivement de 4 à 34 km (*figure 1*).

Cette étude a donc pour objectif d'évaluer l'effet de la distance récif frangeant-océan sur les peuplements de poissons des récifs frangeants et de dégager les facteurs structurant ces peuplements en relation avec cette distance. Les peuplements de poissons adultes de ces récifs ont été abordés à l'aide de trois paramètres, la richesse spécifique, la densité d'individus et la biomasse de chaque espèce rencontrée. De plus, certains traits biologi-

ques tels que le régime alimentaire, la taille ou l'utilisation de l'espace (mobilité des poissons) complètent cette analyse.

### 2. Matériel et méthodes

#### 2.1. Aire d'étude

La Nouvelle-Calédonie est située dans le sud-ouest de l'océan Pacifique entre 20° et 22°30' de latitude sud et 164° et 167° de longitude est. L'ichtyofaune particulièrement riche de la Nouvelle-Calédonie comporte au total 1 659 espèces lagunaires dont environ 1 100 espèces dans le lagon sud-ouest [15]. Ce lagon présente près de 250 km linéaires de côtes dont approximativement 150 bordés par des récifs frangeants.

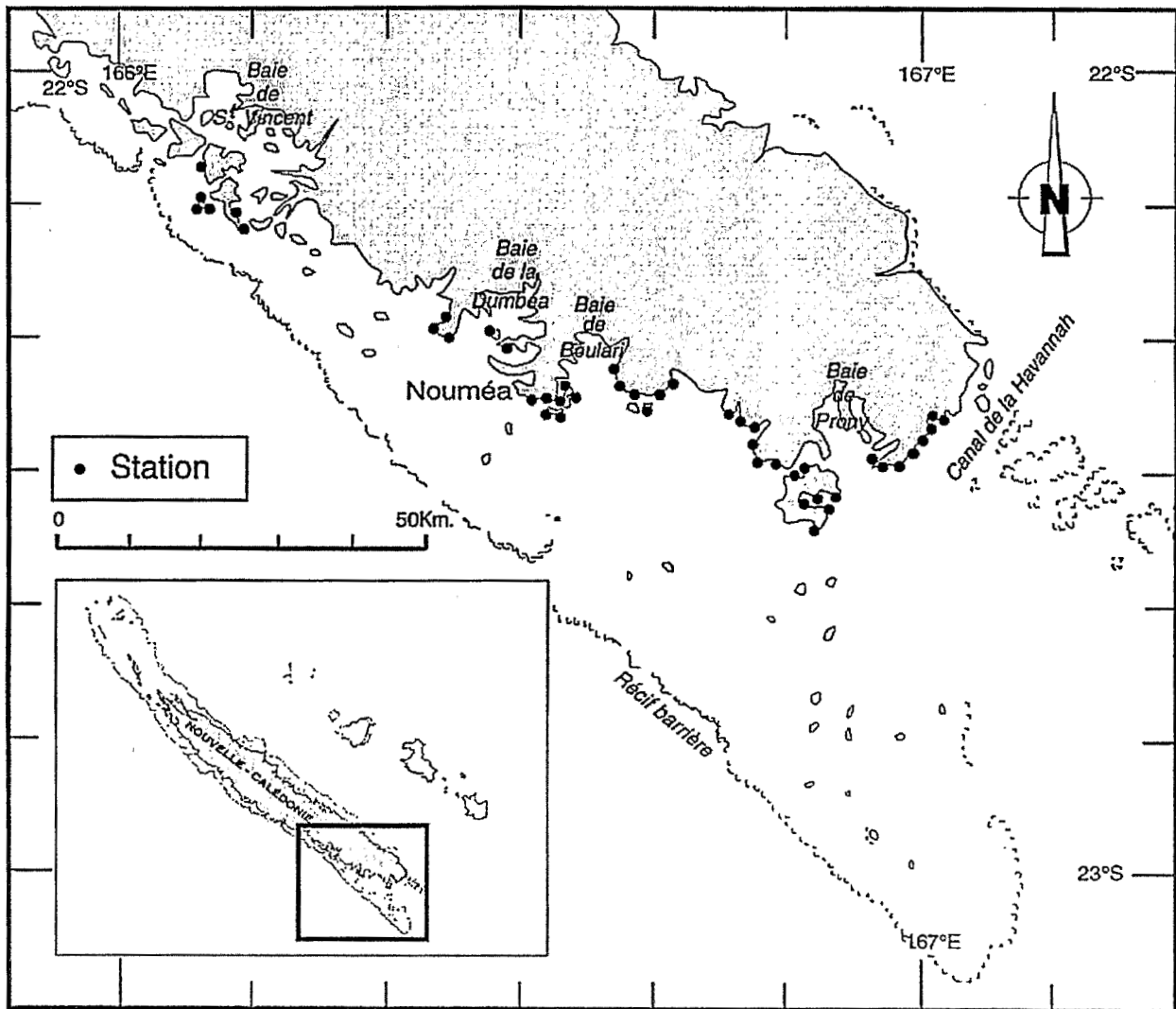
Pour le présent travail, 45 stations de comptage de poissons ont été sélectionnées sur les récifs frangeants (*figure 1*). Chaque station est repérée par sa distance minimale à l'océan. La frontière océanique est matérialisée par le récif barrière, à l'exception des stations situées à l'extrémité sud de la Grande Terre pour lesquelles le canal de la Havannah représente la source principale d'eau océanique.

Sur chaque station, l'échantillonnage a été réalisé par comptage visuel en plongée le long de deux transects de 100 m disposés sur le tombant du récif frangeant parallèlement à la côte, les profondeurs variant de 1 à 8 m. Le détail des techniques utilisées et les algorithmes permettant l'estimation des densités et des biomasses sont développés par Kulbicki [8] et Kulbicki et al. [16, 17].

#### 2.2. Description des peuplements

Les espèces recensées ont été classées à partir de leurs traits biologiques suivant trois types de structures : la structure trophique, la structure de taille et la structure de mobilité. Pour chacune, on dispose de données sur la diversité (richesse spécifique), la densité et la biomasse. Les analyses ont été effectuées sur ces trois critères séparément.

La plupart des espèces présentent un régime alimentaire varié, plusieurs catégories d'aliments pouvant intervenir simultanément. Huit types d'aliments ont été considérés chacun déterminant une classe trophique :



**Figure 1.** Carte du lagon sud ouest de Nouvelle-Calédonie présentant les 45 stations de comptage de poissons échantillonnées sur les récifs frangeants.

La distance récif-océan prise en compte est la distance minimale entre la station de comptage et le récif barrière ou le canal de la Havannah.

1) necton (poissons), 2) macro-invertébrés (taille supérieure à 20 mm), 3) micro-invertébrés, 4) plancton (essentiellement du zooplancton), 5) macroalgues, 6) microalgues, 7) détritiques et 8) coraux [16]. La participation d'une espèce à une classe trophique est fonction du pourcentage de l'aliment correspondant dans sa consommation totale.

Les structures de taille ont été établies à partir des tailles adultes des espèces ; les poissons sont répartis dans six classes de taille dont les bornes inférieures respectives sont 0, 7, 15, 30, 50 et 80 cm.

La mobilité des espèces a été évaluée selon quatre catégories : 1) territoriales, 2) sédentaires, 3) mobiles à petit rayon d'action et 4) mobiles à grand rayon d'action.

### 2.3. Analyses et tests statistiques

Des analyses factorielles des correspondances (AFC) ont été réalisées à partir des données de présence-absence et d'abondance des taxons répertoriés. Cela permet de visualiser les similarités spécifiques entre les 45 stations étudiées. Afin de mettre en relation cette distribution avec la distance à l'océan, une régression multiple pas à pas sur les quatre premiers axes factoriels a été effectuée. La significativité du coefficient de régression multiple a été vérifiée par un test de Student.

La mise en relation de la distance station-océan avec les valeurs de richesse spécifique, densité et biomasse globales a été effectuée par régression linéaire simple et la significativité du coefficient de corrélation vérifiée par un test de Student.

Pour les analyses basées sur les structures trophique, de taille et de mobilité les données de richesse spécifique, densité et biomasse ont été exploitées en proportions afin de pouvoir comparer les 45 stations par leurs structures, indépendamment du nombre total d'espèces, d'individus ou de la biomasse impliquée. Des régressions linéaires ont été ensuite effectuées pour chaque classe de chaque structure avec la distance station-océan comme variable explicative. La significativité du coefficient de corrélation a été vérifiée par un test de Student.

### 3. Résultats

Un total de 343 taxons, dont 300 identifiés jusqu'à l'espèce, a été répertorié sur l'ensemble des 45 stations. La richesse spécifique moyenne est de 77 taxons par station, la densité moyenne de 4,8 individus/m<sup>2</sup> et la biomasse moyenne de 110 g/m<sup>2</sup>. Seulement 4 % des espèces sont présentes dans plus de 90 % des stations tandis que 25 % n'apparaissent que dans une seule station.

Les stations les plus proches de l'océan forment un groupe marginal sur le premier plan factoriel de l'AFC réalisée avec les données de présence-absence des espèces (figure 2). Cela est confirmé par la régression multiple sur les axes factoriels 1, 2 et 4 ( $R = 0,867, p < 10^{-6}$ ). Ainsi, les stations les plus proches de l'océan (de 4 à 12 km) se distinguent par leur composition spécifique des autres stations (de 15 à 34 km de l'océan). Une telle distribution

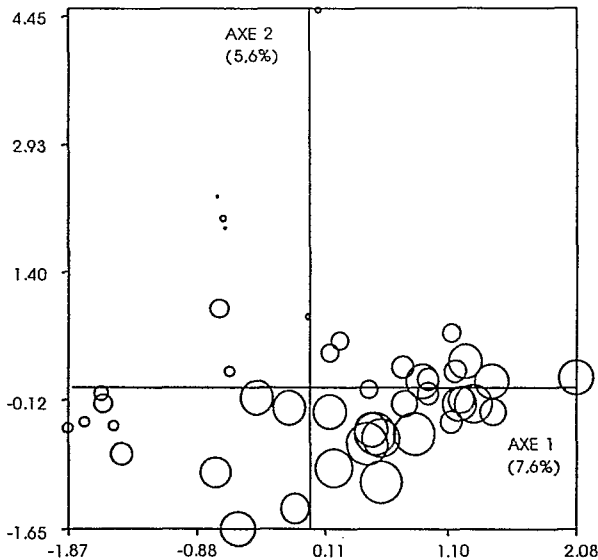


Figure 2. Analyse factorielle des correspondances (AFC) réalisée sur 45 stations à partir des données de présence-absence de 343 taxons. Le pourcentage d'inertie associé aux axes factoriels est indiqué. La taille des cercles est proportionnelle à la distance station-océan. La plupart des stations proches de l'océan (petits cercles) sont en marge du nuage de points, cela mettant en évidence leur composition spécifique particulière.

n'est pas observée avec les données d'abondance des espèces.

La diversité (richesse spécifique), la densité et la biomasse totales par station ne sont pas corrélées à la distance station-océan. En revanche, des corrélations significatives existent entre densité ou biomasse et distance à l'océan pour certaines familles. Ces corrélations sont principalement négatives (famille des Scaridae, Labridae, Nemipteridae, Pomacanthidae, Balistidae, Mugiloidae, Tetraodontidae, Acanthuridae) et parfois positives (famille des Chaetodontidae). À l'inverse, d'autres familles telles que les Pomacentridae ou les Apogonidae rencontrées dans de nombreuses stations et en grand nombre ne présentent pas de corrélation avec la distance à l'océan.

Du point de vue structurel, les corrélations des classes trophiques, des classes de taille et des classes de mobilité avec la distance à l'océan sont importantes (tableau 1). La comparaison des colonnes de ce tableau montre que les corrélations avec la distance station-océan sont plus ou moins apparentes selon le descripteur employé : sur un total de 18 relations testées, 14 sont significatives en densité, 8 en richesse spécifique et seulement 4 en biomasse.

Quand elles sont significatives, les corrélations sont du même signe en densité, en richesse spécifique ou en biomasse, ce qui est cohérent avec le fait que ces trois descripteurs sont généralement corrélés positivement entre eux. La comparaison des lignes du tableau 1 fait apparaître que seules les classes des corallivores et des sédentaires présentent une corrélation significative avec les trois descripteurs à la fois, tandis que les classes des poissons très mobiles et les deux classes de taille supérieures à 50 cm semblent être indépendantes de la distance station-océan.

D'une manière générale, dans la structure trophique du peuplement, les proportions (de densité, de richesse spécifique ou de biomasse) de piscivores, planctonophages, corallivores et détritivores augmentent en fonction de la distance station-océan tandis que les proportions des macro- et microcarnivores, macro- et microherbivores diminuent. En ce qui concerne la structure de mobilité, la proportion de poissons sédentaires augmente tandis que celles des espèces territoriales et mobiles à petit rayon d'action diminuent en fonction de la distance station-océan. Enfin la plus petite classe de taille (0-7 cm) est positivement corrélée à la distance station-océan alors que les classes 8-15, 15-30 et 30-50 cm le sont négativement. Il convient de noter que ces différentes structures ne sont pas toujours indépendantes. En particulier, les zooplanctonophages sont essentiellement représentés par des poissons de petite taille, grégaires et sédentaires. Vu l'importance de ce groupe trophique, il est normal que les trois autres structures réagissent dans le même sens. Les corallivores sont le seul autre groupe trophique relativement homogène en fonction de la taille, mobilité et grégarité. Ce groupe trophique est cependant de faible



**Tableau I.** Corrélations entre les structures écologiques et la distance station-océan.

r : coefficient de corrélation de Pearson entre la proportion (en densité, richesse spécifique ou biomasse) d'une classe et la distance station-océan. Signe et significativité de r : ++ et -- a < 1 % ; + et - a < 5 % ; ns : non significatif. La colonne Global indique le sens de la corrélation (positive, négative ou nulle) pour chaque classe, obtenu à partir des colonnes Densité, Richesse spécifique et Biomasse. La ligne Score indique le nombre total de corrélations significatives pour les trois structures écologiques. Les proportions de chaque classe calculées pour les 45 stations cumulées sont données dans les colonnes %.

Structures	Densité		Richesse spécifique		Biomasse		Global
	%	r	%	r	%	r	
<i>Structure trophique</i>							
Piscivores	3	+	6	ns	9	+	+
Macrocarnivores		--	20	--	22	ns	-
Microcarnivores	10	ns	15	-	7	ns	-
Planctonophages	53	++	16	++	18	ns	+
Macroherbivores	1	--	2	ns	2	ns	-
Microherbivores	23	--	28	ns	36	ns	-
Corallivores	2	+	11	++	3	++	+
Detritivores	3	++	2	++	3	ns	+
<i>Structure de taille</i>							
0-7 cm	64	++	22	ns	19	+	+
8-15 cm	17	-	42	ns	24	ns	-
16-30 cm	8	--	30	ns	48	ns	-
30-50 cm	1	--	6	ns	8	ns	-
50-80 cm	0	ns	0	ns	0	ns	ns
> 80 cm	0	ns	0	ns	1	ns	ns
<i>Structure de mobilité</i>							
Territoriaux	14	--	11	--	6	ns	-
Sédentaires	70	++	51	++	32	+	+
Mobiles	14	--	32	--	52	ns	-
Très mobiles	2	ns	6	ns	10	ns	ns
Score		14/18		8/18		4/18	

importance et joue donc probablement un rôle mineur dans les corrélations des autres structures.

#### 4. Discussion

Les particularités morphologiques du lagon sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie permettent de tester de manière simple l'effet de la proximité de l'océan sur les peuplements de poissons des récifs frangeants. Contrairement au cas de nombreuses îles hautes polynésiennes, le lagon néo-calédonien est d'une part très étendu et d'autre part s'élargit de telle sorte que certains récifs frangeants sont situés très près de l'océan (4 km) tandis que d'autres en sont assez éloignés (34 km). Contrairement au cas de la Grande Barrière d'Australie le lagon néo-calédonien présente des récifs frangeant développés et ses dimensions (longueur, largeur, profondeur) sont beaucoup plus modestes. Ainsi dans ce lagon, la distance entre le récif frangeant et l'océan est simple à déterminer sans ambiguïté et présente une gamme de variation suffisamment importante pour tester son effet sur les peuplements de poissons. La distance station-océan constitue probablement une variable forçante importante pour sélectionner les peuplements des récifs frangeants. Bien qu'elle ne résume pas l'ensemble des conditions environnemen-

tales, il est très probable que cette variable soit déterminante pour de nombreux facteurs du milieu (couverture corallienne, turbidité par exemple), eux-mêmes directement susceptibles d'influencer les peuplements de poissons. Par ailleurs, les stations les plus proches de l'océan sont celles qui sont soumises aux courants les plus importants, ces courants provenant pour ces stations essentiellement des passes [18]. Pour les stations éloignées de l'océan les courants sont essentiellement liés aux alizés et dirigés SE-NW, ce qui augmente considérablement le trajet qu'aurait à suivre une larve pour venir de l'océan jusqu'à ces stations [18]. Il existe aussi des courants tourbillonnaires pour les stations les plus éloignées de l'océan, qui permettent d'envisager des cycles larvaires intra-lagunaires pour certaines espèces.

La question de l'effet de la proximité de l'océan sur les peuplements de poissons des récifs frangeants n'a que rarement été abordée dans la littérature. Bien que le modèle d'étude néo-calédonien soit un exemple unique, il est intéressant de mettre en parallèle nos résultats avec ceux d'études basées sur des transects côte-océan dans lesquelles sont échantillonnés des récifs de plus en plus proches de l'océan. Seront ensuite successivement discutés a) l'éventualité du hasard dans l'organisation du peuplement, b) l'incidence de l'environnement sur le régime alimentaire des poissons, c) l'intérêt d'envisager le mode

d'utilisation de l'espace par la mobilité des poissons et d) l'efficacité d'emploi de certains descripteurs des peuplements.

La zonation côte-océan est actuellement un fait établi pour les communautés de poissons des récifs coralliens [1, 2, 6, 8]. Le pourcentage d'espèces communes au récif frangeant, au récif barrière et à la pente externe est toujours faible (de 5 à 10 %) tandis que celui d'espèces limitées à un seul habitat est élevé (environ 45 %) [7, 19, 20]. Cela montre bien qu'une importante structuration taxinomique se fait en fonction de la distance à l'océan. Des variations de la structure trophique ont également été mises en évidence entre ces trois habitats à Madagascar [21], à l'île de la Réunion [9] ainsi qu'en Nouvelle-Calédonie [22]. L'augmentation des Scaridae, Acanthuridae et Labridae en fonction d'un gradient terrigène, et donc de la distance à l'océan a déjà été montré dans le nord de la Nouvelle-Calédonie [23]. En revanche, nos connaissances actuelles sur les larves ne nous permettent pas d'expliquer à partir des caractéristiques de ces dernières (morphologie, comportement) les répartitions des adultes.

En revanche, pour un même type géomorphologique de récif, peu de travaux ont abordé l'importance de l'éloignement de la station d'échantillonnage par rapport à l'océan. Les transects côte-océan réalisés sur la Grande Barrière d'Australie par Williams [1] et Williams et Hatcher [2] offrent un échantillon de plusieurs récifs de même nature (récifs intermédiaires) présents sur le plateau continental, à environ 10, 50 et 100 km de la côte. Tout comme le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, le système récifal de la Grande Barrière d'Australie est unique et les conclusions de ces travaux ne peuvent être extrapolées à tous les récifs coralliens du monde. Néanmoins les résultats obtenus en Australie vont dans le même sens que ceux de Nouvelle-Calédonie. La structure taxinomique du peuplement de poissons change progressivement lorsque l'on traverse le plateau continental, c'est-à-dire que la présence et l'abondance de nombreuses espèces sont corrélées à la distance station-océan [1]. La structure trophique évolue également en fonction de l'éloignement à l'océan. Ainsi la proportion de planctonophages augmente en général avec la distance à l'océan tandis que la proportion d'herbivores diminue [2].

Le nombre important de corrélations des structures taxinomiques, d'une part et des structures écologiques, d'autre part, avec la distance station-océan suggère que les peuplements ne sont pas assemblés au hasard, au moins à l'échelle spatiale prise en compte (un relevé couvre approximativement 1 000 m<sup>2</sup>). Ceci avait déjà été montré par Galzin et Legendre [7] par un test statistique dont l'hypothèse nulle était une répartition aléatoire des espèces dans les différents secteurs d'un récif corallien à Moorea (Polynésie française). En revanche, à une échelle d'étude beaucoup plus fine, telle qu'une petite partie de récif ou un pâte corallien, les espèces semblent réparties au hasard et qu'aucune structuration taxinomique ou écologique n'apparaisse [24]. L'échelle d'étude choisie dans

le présent travail s'avère donc suffisamment grande pour considérer les peuplements ichtyologiques comme structurés et permet de proposer quelques hypothèses explicatives, quant à l'établissement et au maintien de structures dans les peuplements de poissons des récifs coralliens.

La structure trophique d'un peuplement est souvent conditionnée par la disponibilité des ressources du milieu. Ces ressources sont elles-mêmes en relation avec de nombreux facteurs du milieu dépendant de la distance qui sépare le récif de l'océan. Parmi ceux-ci, la turbidité ainsi que l'exposition aux vagues et aux courants semblent être déterminants [1, 25, 26].

Par exemple, dans les zones très agitées, les colonies coralliennes sont généralement plus massives que dans les zones calmes. Étant donné que la faune fixée représente un habitat à part entière pour la faune mobile, il n'est pas étonnant de rencontrer des relations entre les peuplements ichtyologiques et les peuplements coralliens [3, 27-29]. Bien que Bell et Galzin [30] aient montré que sur l'atoll de Mataiva (Polynésie française), le recouvrement en corail vivant était plus important que l'effet de la distance entre les stations et les passes communiquant avec l'océan, il n'est pas à exclure que ces deux facteurs agissent de manière concomitante. Grimaud et al. (en préparation) indiquent qu'il existe des corrélations positives entre le recouvrement, l'abondance et la diversité des colonies coralliennes et la distance station-océan dans le lagon sud ouest de Nouvelle-Calédonie. Cette observation est sans doute à mettre en relation avec les résultats obtenus sur le régime alimentaire corallivore. C'est en effet le seul régime alimentaire qui présente des corrélations positives significatives à la fois en termes de richesse spécifique, de densité et de biomasse. Parallèlement, la famille des Chaetodontidae est la seule pour laquelle la densité soit corrélée avec la distance station-océan de façon positive. En particulier *Chaetodon trifascialis* et *C. trifasciatus* au régime alimentaire essentiellement corallivore présentent des corrélations très significatives. Il convient de noter que les coraux dans les baies du lagon Sud Ouest (Port Boisé, Prony, Dumbéa, Saint Vincent) de Nouvelle-Calédonie atteignent parfois des abondances record, bien que ces baies soient soumises à des apports terrigènes très importants. Ce phénomène n'est pas encore expliqué, mais il concerne surtout des peuplements coralliens monospécifiques.

La turbidité, quant à elle, est en relation avec la production primaire pélagique et les apports terrigènes. Le régime alimentaire le plus dépendant de la production primaire pélagique est sans doute le régime planctonophage. Ainsi, l'augmentation de la richesse spécifique et de la densité des planctonophages est probablement liée à une augmentation de l'influence terrigène avec la distance à l'océan. Plus le récif est loin de l'océan, plus l'influence océanique est faible, en termes de courants, de salinité ou de dilution dans une masse d'eau importante et, à l'inverse, plus la part de l'influence terrigène est



importante. Il convient de noter qu'il n'y a pas de changements dans la nature des planctonophages d'un récif proche à un récif éloigné de l'océan, les Pomacentridae dominant partout. En revanche la nature des planctonophages change entre les récifs barrière et frangeant [2, 8]. Au niveau du récif barrière ils sont essentiellement pélagiques (Caesionidae, certains Acanthuridae) alors qu'au niveau du récif frangeant il s'agit surtout d'espèces inféodées au substrat (Pomacentridae) qui nécessitent une forte couverture corallienne pour s'abriter des prédateurs. Par ailleurs, la diminution de la proportion des herbivores avec la distance à l'océan a été observée à de nombreuses reprises [2, 5, 8, 31]. D'un point de vue qualitatif, les herbivores côtiers sont généralement dominés par les Siganidae et les Pomacentridae alors que sur le récif barrière il s'agit surtout de Scaridae et d'Acanthuridae. Nos résultats montrent que la variation qualitative des herbivores est essentiellement due à la variation des Scaridae et des Acanthuridae. Ces derniers sont qualifiés de microherbivores car ils broutent le film algal qui se développe sur les substrats durs. Il est probable que ce film algal prospère d'autant mieux que l'eau est transparente, c'est-à-dire dans les récifs les plus proches de l'océan où la turbidité est moindre.

La taille et le comportement d'utilisation de l'espace selon les capacités de mobilité des poissons sont des traits biologiques plus rarement pris en compte que le régime alimentaire. Pour ces deux structures écologiques, contrairement à la structure trophique, les corrélations ne sont pas toujours existantes avec la distance station-océan. Dans la structure de taille les deux classes supérieures (plus de 50 cm) ne présentent jamais de corrélation avec la distance station-océan. La structure selon le critère de mobilité est très intéressante car elle rassemble deux cas de figure extrêmes. Le premier comprend les poissons mobiles à grand rayon d'action qui ne sont pas corrélés à la distance station-océan. Cela est satisfaisant dans le sens où ce sont les poissons à priori les moins inféodés au récif. Ce sont également des poissons appartenant généralement, mais pas exclusivement, aux grandes classes de taille. Le deuxième cas comprend les poissons sédentaires, non territoriaux, qui sont fortement positivement corrélés en diversité, densité et biomasse à la distance à l'océan. Curieusement, la proportion des sédentaires territoriaux varie en sens inverse. Il est très probable que le flux de post-larves et juvéniles qui recrutent diminue au fil de leur migration du récif barrière vers les récifs frangeants du fait de leur mortalité par prédation et de leur recrutement sur d'autres récifs. Ainsi, les poissons adultes sont vraisemblablement confrontés à un plus grand nombre de recrues sur des récifs proches que sur des récifs éloignés de l'océan. Chacune de ces recrues est susceptible de se loger dans le premier habitat disponible. Le comportement de territorialité est alors un atout pour garder sa place dans le récif où le nombre d'habitat est un facteur limitant. Dans les endroits où la pression d'invasion est grande (près de l'océan) les espèces possédant

l'avantage sélectif de la territorialité persisteront mieux (en nombre d'espèces et en nombre d'individus) que dans les endroits où la pression d'invasion est plus faible, c'est-à-dire loin de l'océan. Ainsi les sédentaires non territoriaux se trouvent plus nombreux sur les récifs éloignés que sur les récifs proches de l'océan et c'est l'inverse pour les territoriaux. Une autre explication possible pour ce phénomène serait un fort auto-recrutement de certaines espèces sédentaires avec bouclage complet de leur cycle dans le lagon. Ceci pourrait être envisagé pour des espèces à forte affinité terrigène telle que les *Neopomacentrus* spp., *Pomacentrus smithi* et les Nemipteridae. Cette hypothèse est soutenue par l'existence de courants tourbillonnaires côtiers à proximité des stations les plus éloignées de l'océan [18].

Nous avons déjà mentionné que des corrélations entre les peuplements de poissons et la distance station-océan apparaissent ou non selon le type de descripteur analysé. Les descripteurs les plus synthétiques sont les valeurs globales de richesse spécifique, de densité ou de biomasse par station. Ils ne montrent aucun lien avec la distance station-océan. Des descripteurs moins synthétiques, plus détaillés, sont obtenus par fractionnement du peuplement en sous-unités plus homogènes. Ce fractionnement fondé sur des réalités biologiques aboutit, d'une part, à des structurations taxinomiques et, d'autre part, à des structurations écologiques du peuplement. En conséquence les descripteurs initiaux uniques (richesse spécifique, densité, biomasse), sont multipliés par autant de catégories établies dans chaque structure. Après structuration taxinomique ou écologique nous observons dans cette étude l'apparition de relations entre les peuplements ichtyologiques et la distance station-océan. Ceci est particulièrement intéressant pour les structures taxinomiques envisagées et les différents descripteurs employés. L'analyse factorielle des correspondances pour 45 stations et 343 taxons (dont 300 identifiés jusqu'à l'espèce) a été réalisée, d'une part, à partir de données de présence-absence et, d'autre part, avec les effectifs d'individus de chaque taxon. Il est clair qu'un indice d'abondance est plus synthétique qu'un indice de présence-absence car le premier inclut le second. Or l'analyse de présence-absence met clairement en évidence le groupe marginal des stations proches de l'océan alors que ce n'est pas le cas de l'analyse basée sur les effectifs. Nous en concluons donc qu'à un niveau taxinomique aussi fin que celui de l'espèce, lorsqu'il s'agit de caractériser un site avec une variable du milieu telle que la distance station-océan utilisée ici, la simple présence (ou absence) d'une espèce sur le site prévaut sur les effectifs rencontrés. Il est par ailleurs possible de dégager la même conclusion en observant la représentation graphique adoptée par Williams [1] pour décrire les abondances de 32 espèces de Pomacentridae, 15 Chaetodontidae et 15 Acanthuridae à travers la Grande Barrière d'Australie. Les séparations entre les différentes zones du plateau continental sont la plupart du

temps marquées par l'apparition ou la disparition d'espèces.

## 5. Conclusion

Un des principaux intérêts de cette étude est d'avoir envisagé aussi bien la structuration taxinomique du peuplement que sa structuration écologique. Nous pouvons conclure que la caractérisation du peuplement ichthyologique des récifs frangeants du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie par la distance station-océan dépend, d'une part, de sa nature spécifique et, d'autre part, de son fonctionnement écologique. Bien souvent le niveau taxinomique englobe le niveau écologique, c'est-à-dire que l'appartenance d'un poisson à une espèce, un genre ou une famille implique une écologie particulière, mais ce n'est pas toujours le cas dans des familles très diversifiées

par leurs traits biologiques telles que celle des Labridae. Enfin, les critères écologiques employés dans cette étude pour structurer le peuplement sont uniquement des traits développés chez les individus adultes. Une étude similaire employant des traits biologiques présent chez les larves ou juvéniles serait complémentaire de ce travail. En effet, la formation d'un peuplement de poissons dépend probablement autant d'événements ayant lieu pendant la phase adulte que pendant la phase larvaire du cycle de vie. Étant donné le nombre et l'importance des corrélations entre des traits biologiques adultes et la distance station-océan révélées ici, il serait intéressant de vérifier si ces observations se reproduisent avec les traits biologiques des recrues et pré-recrues ou des traits biologiques liés à la reproduction (fréquence et comportement de frai, devenir des œufs). Cela permettrait d'estimer l'importance relative de ces deux phases dans l'établissement d'un peuplement de poissons de récif corallien.

---

## Abridged version

This study deals with coral reef fish assemblages of the New Caledonian SW lagoon (165°N, 22°S). This very large lagoon becomes wider from its NW to its SE ends. This singular morphology allows us to study the influence of the distance between the fringing reef and the open ocean on fish assemblages living on fringing reefs.

On 45 stations, the number and size of all encountered fish species are recorded along two 100 m transects. This permits us to obtain species richness, density and biomass estimates of these fish assemblages. Species are classified according to three ecological structures: trophic structure, mobility structure and size structure. The reef-ocean distance considered is the minimal distance measured between the station and the barrier reef or the Havannah channel, a major source of oceanic water in the southern part of the lagoon. This distance varies from 4 to 34 km.

No influence of the reef-ocean distance was found on the global values of fish diversity (species richness), density and biomass, while a correspondance analysis on the presence-absence data (45 stations/343 taxa) indicates that the composition of the fish assemblages is a function of the reef-ocean distance. The proportion of each category in the three ecological structures was examined in relation to the reef-ocean distance. Categories for which proportions of species richness, density or biomass increase with the reef-ocean distance are: piscivorous, planktivorous, corallivorous and detritivorous fish, non-territorial sedentary fish and 0-7 cm fish. On the contrary, the categories negatively correlated to the reef-ocean distance are: macro- and micro-herbivorous, macro- and micro-carnivorous fish, territorial sedentary and mobile fish, and fish in the 8-15cm, 16-30cm and 30-50 cm

size categories. The very mobile species and those larger than 50 cm show no relationship with the reef-ocean distance.

Few studies are directly comparable to the present one, because of the very distinctive features of the SW lagoon of New Caledonia. However, the cross-shelf studies carried out by Williams [1] and Williams and Hatcher [2] on the Great Barrier Reef show that the location of a reef on the continental shelf is determinant for the species composition and the trophic structure of the fish assemblages encountered. We suggest several hypotheses to explain these results. The spatial scale used here is large enough to show that the fish communities are not randomly assembled. One station is approximately 1 000 m<sup>2</sup>. Diet is the structuring factor which is most often cited. The increase in (1) coral feeder and (2) plankton feeder proportions with the reef-ocean distance is assumed to be correlated respectively to (1) an increase in diversity and abundance of hard corals, and (2) an increase in terrigenous effects materialised by a greater primary production. Thus, the reef-ocean distance is likely to be a forcing variable on several environmental factors such as wave and current intensity or terrigenous inputs, which may have a strong effect on fish communities through coral cover or planktonic production. A second important structuring factor of fish assemblages is the use of space by reef fish. For instance the proportion of very mobile fish is never correlated to the reef-ocean distance. This is not surprising, considering their migration abilities. The proportion of territorial fish decreases with the reef-ocean distance while the proportion of sedentary but non-territorial fish increases. These opposite correlations could result from the fact that territorial behaviour is a selective advantage during the recruitment period. The larval flux is very likely to decrease on the way from the barrier reef to the fringing reef because of mortality and settlement. Thus, the invasive pressure of recruits may be higher

on reefs closer to the open ocean. Given that territorial behaviour is a selective advantage to keeping one's place on the reef, it seems logical that the higher the invasive pressure is (reefs close to the open ocean), the more numerous territorial fish should be.

Considering that in this study many correlations have been found between adult biological traits of reef fish and the reef-

ocean distance, one may expect that a similar study including pre-recruits, recruits and juvenile biological characteristics as well as the major features of reproduction (frequency, behaviour, egg characteristics, etc.) could give very interesting and complementary results. It would even allow an estimation of the relative importance of the adult and larval stages in the final structuration of a reef fish community at a large scale.

**Remerciements :** Les auteurs tiennent à remercier tout particulièrement le P<sup>r</sup> R. Galzin pour ses conseils et son implication dans la rédaction du manuscrit.

## 6. Références

- [1] Williams D.McB., Patterns in the distribution of fish communities across the central Great Barrier Reef, *Coral Reefs* 1 (1982) 35-43.
- [2] Williams D.McB, Hatcher A.I., Structure of fish communities on outer slopes of inshore mid-shelf and outer shelf reefs of the Great Barrier Reef, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10 (1983) 239-250.
- [3] Harmelin-Vivien M.L., Reef fish community structure: an Indo-Pacific comparison, in : Harmelin-Vivien M.L., Bourlière F. (éd.), *Vertebrates in Complex Tropical Systems*, Springer-Verlag, New York, 1989, pp. 21-60.
- [4] Kulbicki M., Present knowledge of the structure of coral reef fish assemblages in the Pacific, in : Unep (éd.), *Coastal Resources and Systems of the Pacific Basin: Investigation and Steps Toward Protective Management*, 147, 1992, pp. 31-53.
- [5] Letourneur Y., Kulbicki M., Galzin R., Harmelin-Vivien M. L., Comparaison des peuplements de poissons marins des récifs frangeants de trois îles océaniques de l'Indo-Pacifique (La Réunion, Moorea, la Nouvelle-Calédonie), *Cybiurn* 21 (1) (1997) 129-145.
- [6] Galzin R., Structure of fish communities of French Polynesian coral reefs. I. Spatial scales, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41 (1987) 129-136.
- [7] Galzin R., Legendre P., The fish communities of a coral reef transect, *Pac. Sci.* 41 (1987) 158-165.
- [8] Kulbicki M., Patterns in the trophic structure of the fish population across the SW lagoon of New Caledonia, *Proc. 6th. Int. Coral Reef Symp. Australia* 2 (1988) 89-94.
- [9] Letourneur Y., Dynamics of fish communities on Reunion fringing reefs in Indian Ocean. I. Patterns of spatial distribution, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol* 195 (1996) 1-30.
- [10] Sale P.F., Mechanisms of co-existence in a guild of territorial fishes at Heron Island, *Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp.* 1 (1974) 193-206.
- [11] Sale P.F., Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space, *Env. Biol. Fish.* 3 (1) (1978) 85-102.
- [12] Smith C. L., Coral reef fish communities - order and chaos, *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp. Miami* 1 (1977) XXI-XXII.
- [13] Smith C.L., Coral reef fish communities: a compromise view, *Env. Biol. Fish* 3 (1) (1978) 109-128.
- [14] Dufour V., Planes S., Doherty P., Les poissons des récifs coralliens, *La Recherche* 277 (1995) 640-647.
- [15] Kulbicki M., Rivaton J., Inventaire et biogéographie des poissons lagonaire et récifaux de Nouvelle-Calédonie, *Cybiurn* 21 (1) (1997) 81-98.
- [16] Kulbicki M., Bargibant G., Menou J.L., Mou Tham G., Thollot P., Wantiez L., Williams J., Évaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa. 3<sup>e</sup> partie : les poissons, *Conv. Sci. Mer Biol. Mar.. Orstom Nouméa*, 11, 1994.
- [17] Kulbicki M., Galzin R., Letourneur Y., Mou Tham G., Sarraména S., Thollot P., Wantiez L., Chauvet C., Les peuplements de poissons de la réserve marine du récif Aboré (Nouvelle-Calédonie) : composition spécifique structures trophique et démographique avant l'ouverture de la pêche, *Doc. Sci. Techn. Sci. Mer Océanogr. Biol. Orstom Nouméa*, 1, 1995.
- [18] Douillet P., Tidal dynamics of the south-west lagoon of New Caledonia: observations and 2D numerical modelling, *Oceanologica Acta* 21 (1) 69-79
- [19] Goldman B., Talbot F. H., Aspects of the ecology of coral reef fishes, in : Jones O. A., Endean R. (éd.), *Biology and Geology of Coral Reefs*, Academic Press, New-York, vol. 3 : *Biology* 2, 1976, pp. 125-154.
- [20] Harmelin-Vivien M.L., *Ichtyofaune des récifs coralliens de Tulear (Madagascar) : écologie et relations trophiques*, thèse de doctorat ès sciences, université Aix-Marseille-II, 1979.
- [21] Harmelin-Vivien M.L., Trophic relationships of reef fishes in Tulear (Madagascar), *Oceanol. Acta* 4 (3) (1981) 365-374.
- [22] Kulbicki M., Bilan de dix ans de recherche (1985-1995) par l'Orstom sur la diversité, la densité, la biomasse et la structure trophique des communautés des poissons lagonaire et récifaux en Nouvelle-Calédonie, *Cybiurn* 21(1) (1997) 47-79.
- [23] Letourneur Y., Kulbicki M., Labrosse P., Spatial structure of commercial reef fish communities along a terrestrial gradient in the Northern Lagoon of New Caledonia, *Environmental Biology of Fishes* 51 (1997) 141-159
- [24] Sale P.F., Douglas W.A., Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure, *Ecology* 65 (2) (1984) 409-422.
- [25] Amesbury S.S., Effects of turbidity on shallow-water reef fish assemblages in Truk Eastern Caroline islands, *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp. Manila* 1 (1981) 155-159.
- [26] Hilomen V.V., Gomez E.D., Distribution patterns of fish communities in some Philippine reefs, *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp. Australia* 3 (1988) 257-262.
- [27] Luckhurst B.E., Luckhurst K., Analysis of the influence of the substrate variables on coral reef fish communities, *Mar. Biol.* 49 (1978) 317-323.
- [28] Roberts C.M., Ormond R.F., Habitat complexity and coral reef diversity and abundance on Red Sea fringing reefs, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41 (1987) 1-8.
- [29] Chabanet P., Étude des relations entre les peuplements benthiques et les peuplements ichthyologiques sur le complexe récifal de Saint-Gilles / La Saline (île de la Réunion), thèse de doctorat, université Aix-Marseille-III, 1994.
- [30] Bell J.D., Galzin R., Influence of live coral cover on coral-reef fish communities, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15 (1984) 265-274.
- [31] Russ G., Distribution and abundance of herbivorous grazing fishes in the central Great Barrier Reef. II. Patterns of zonation of mid-shelf and outer-shelf reefs, *Mar. Biol.* 20 (1984) 35-44.

