

Réseaux trophiques et fonctionnement trophodynamique de l'ichtyofaune des mangroves de Nouvelle-Calédonie

Trophic analysis and food webs of mangrove fish assemblages from New Caledonia

Pierre Thollot^{a*}, Michel Kulbicki^b, Mireille Harmelin-Vivien^c

^aT&W Consultants, BP 9239, 98807 Nouméa cedex, Nouvelle-Calédonie

^bCentre Orstom de Nouméa, océanographie biologique, BP A5, 98848 Nouméa cedex, Nouvelle-Calédonie

^cCentre d'océanologie de Marseille, CNRS UMR 6540 Dimar, station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France

(Reçue le 5 novembre 1998 ; acceptée le 8 mars 1999)

Note présentée par Pierre Buser

Abstract — Fish communities from geomorphologically different mangrove forests showed distinct trophic structures. A mangrove area located near fringing reefs (Bouraké) was dominated by large invertebrate (> 2 mm) feeders (40.7 % of total wet weight of the fish fauna) and herbivores (26.7 %) whilst an estuarine mangrove (Ouenghi) was characterized by detritus feeders (28.2 %), piscivorous (18.2 %) and large invertebrate feeders (17.9 %). In spite of these differences in trophic structure, similar food webs occurred in both areas, whereas the intensity of fluxes between trophic compartments was different. Resident species were usually at the base of the trophic structure. This component of the fish fauna used available sources of energy, such as microalgae in Bouraké or detritus and phytoplankton in Ouenghi. In contrast, transient species were high level predators, mainly piscivorous and large invertebrate feeders. These species actively contributed to net exports of energy from mangrove areas to nearby coastal habitats. Food webs and energy fluxes associated with trophic migration of fishes were particularly important in non-estuarine mangrove forests because of hydrologic conditions (salinity and turbidity) which were more suitable to the invasion of numerous marine foraging species (carangids, lutjanids, sphyraenids). © Académie des Sciences / Elsevier, Paris

trophic analysis / food webs / fish communities / mangroves / New Caledonia

Résumé — Les communautés ichtyologiques de deux mangroves de la baie de Saint-Vincent (Nouvelle-Calédonie) présentent des structures trophiques différentes. Dans la mangrove de bordure côtière de Bouraké, les poissons macrocarnivores (40,7 % en biomasse) et les herbivores (26,7 %) dominent les peuplements alors que les groupes trophiques pondéralement les plus importants dans la mangrove d'estuaire de la Ouenghi sont les détritivores (28,2 %), les piscivores (18,2 %) et les macrocarnivores (17,9 %). Malgré ces différences, le schéma de fonctionnement trophodynamique de l'ichtyofaune est comparable dans les deux types de mangrove, mais l'importance des flux entre compartiments diffère. Lorsque le statut de résidence des espèces est pris en

* Correspondance et tirés à parts : thollotp@canl.nc



compte, le même schéma s'observe dans les deux sites. Les espèces résidentes participent à un cycle de la matière vivante interne à la mangrove en utilisant les différentes sources de carbone disponibles dans le milieu (microalgues à Bouraké, détritus et phytoplancton à la Ouenghi). En revanche, les migrations trophiques des espèces passagères, essentiellement des piscivores et des macrocarnivores, représentent une perte d'énergie pour les mangroves en ce qui concerne les niveaux trophiques supérieurs. Les flux sortants dus aux migrations trophiques des poissons lagunaires semblent être supérieurs dans les mangroves de bordure côtière où les conditions hydrologiques sont plus favorables à certaines espèces (Carangidae, Lutjanidae, Sphyraenidae). © Académie des Sciences / Elsevier, Paris

structure trophique / fonctionnement trophodynamique / ichtyofaune / mangrove / Nouvelle-Calédonie

Abridged version

Fish are one of the major components of mangrove ecosystems. In particular, they play an important role in energy transfers between the mangrove and adjacent ecosystems. However, the trophic organisation and functioning of mangrove fish assemblages is not accurately documented in the Indo-Pacific. As fish represent one of the major resources from mangroves, they are therefore submitted to important exploitation in most Indo-Pacific countries. Thus, it is important to assess their role in energy transfers between mangroves and adjacent ecosystems.

The fish assemblages from two mangroves located in the south-west lagoon of New Caledonia, one set near a fringing reef (Bouraké) and the other set in an estuary (Ouenghi), were sampled over a 12-months period. Each monthly sample was made using four gill net sets (each set comprised three nets, each net being 3 m high and 70 m long, with the following stretched meshes: 40, 60 and 80 mm, soaking time being 6 h per set) and two fyke net sets (cod end mesh of 15 mm, soaking time 12 h per set). The diets were determined by stomach content analysis and completed by a bibliographical search. Food items were classified into seven trophic groups resulting in seven trophic categories: nekton (piscivorous), macroinvertebrates ≥ 2 mm (macrocarnivorous), microinvertebrates < 2 mm (microcarnivorous), zooplankton (zooplankton feeders), phytoplankton (phytoplankton feeders), algae (herbivorous) and detritus (detritivorous). The weight contribution of a species to a trophic category was considered according to the importance of the corresponding food item in the diet of the species. The study of the trophic structure was based on the cumulated catch of the gill nets and fyke nets. These values were analysed using factorial analysis, first including both sites, then for each site. Species were also separated according to their residential status, species being considered resident if they spent at least 9 consecutive months on a site. Transient species spent less than 3 consecutive months on a site.

A total of 104 species, 9 687 fish and 379 kg were collected at Bouraké. The catch was dominated in weight by macrocarnivorous (40.7%) and herbivorous species (26.7%). The former were also more diverse and more abundant than herbivorous which were represented only by 12 species but their average size was larger than those from other trophic

categories. Detritus feeders represented only 7.2% of the catch in weight. In the Ouenghi delta, a total of 94 species, 24 115 fish and 638 kg were collected. The catch was more evenly distributed among trophic categories, the major contributors being detritivorous (28.2% in weight), piscivorous (18.2%) and macrocarnivorous (17.9%) species. Detritivorous species were relatively abundant (19.4% of numbers) and their size above average. Most trophic categories, in both sites, were dominated by a restricted number of species, usually gregarious and of large size (except for the Atherinidae).

A factorial analysis showed sharp differences between trophic structures of fish communities from Bouraké and Ouenghi, indicating that spatial variability was by far more important than temporal changes. The temporal variations of the trophic structure of each fish assemblage were also different. In the Ouenghi delta the trophic structure displayed distinct successions throughout the year, whereas at Bouraké temporal changes were less clear. At Bouraké, a period I (May to August) was characterized by the importance of macrocarnivorous species. Two other periods, separated by October which was similar to period I, showed temporal influxes of piscivorous species in April and December and of herbivorous species from December through March. At Ouenghi there was a succession in the dominance of trophic categories, macrocarnivorous in January, piscivorous and phytoplankton feeders in June–July, zooplankton and detritus feeders between September and November. In contrast to Bouraké, this succession was linked to peaks in the abundance of a restricted number of species.

The trophic structure of resident and transient species was markedly different. At Bouraké, herbivorous species were essentially resident species, piscivorous species were mainly transient and macrocarnivorous species were split between the two statuses. In the Ouenghi delta detritus feeders were essentially resident whereas macrocarnivorous and piscivorous species made the bulk (92.1% in weight) of transient species.

The results of this study indicate that differences in trophic structure between sites were larger than temporal variations within sites. Temporal variations of trophic categories could not be tested against variations in resource abundance which were not assessed. However, there are indications that the variations in plankton feeders probably coincide with in-

creases in plankton availability. Other sources of temporal variations such as population dynamics, reproductive behaviour or recruitment were not tested either, but are likely to be important. Furthermore, there were noticeable differences in the trophic structure according to the residence status of the mangrove fish fauna. These findings suggest that, in spite of spatial differences in trophic structures, similar food webs occur.

Mangrove fish communities from New Caledonia use three major sources of primary carbon: detritus, phytoplankton and algae. Despite the fact that much of the detritus in mangrove areas cannot be used directly by fish, detritus feeding fish were an important component of the fish assemblage, mainly in the Ouenghi delta. The extreme variability of phytoplankton through time makes it an unreliable resource for fish. All species which use this source of carbon showed complex diets involving other food items, in particular detritus. The indirect role of phytoplankton through zooplankton and filter feeders is difficult to assess. However, zooplankton feeders were more important at Ouenghi where phytoplankton feeders also made a larger contribution than at Bouraké. Algae were used in a very different way in the two sites studied. At Bouraké several types of herbivorous species were found and they made a major contribution to biomass, whereas in the Ouenghi delta only one type of herbivorous species was found and its contribution was much lower. Indirect use of algae through invertebrate grazers was probably more developed at Bouraké according to the importance of macrocarnivorous species on this site.

Secondary sources of carbon include zooplankton, invertebrates and fish. Zooplankton feeders were abundant but constituted only a low percentage of biomass, which is in agreement with most studies on mangrove fish assemblages. The importance of invertebrate feeders was also in accordance with most other studies. In particular, this trophic category is more developed in clear waters with low variations in salt content than in turbid or estuarine areas. Piscivorous species are even more sensitive to these parameters but most likely for different reasons. These fish are most efficient in clear waters with little shelter for their prey. In addition, most piscivorous species are not mangrove residents but roam over large zones. This is an adaptation to the variability through time of their prey which are essentially small schooling species. Both macrocarnivorous and piscivorous species were represented by large fish.

On both sites most of the primary sources of carbon were used by resident fish, whereas most of the transient species fed on secondary sources of carbon. There is thus an energy transfer by these fish from the mangroves to adjacent areas, more so in coastal mangroves (Bouraké) than in estuarine ones (Ouenghi). Another means of energy transfer is through the growth of juvenile species in mangrove areas and the later migration of these fish to their adult habitat in the lagoon. However, this path seems minor and highly variable through time in the present study. Exportation of energy through metabolic and reproductive products from resident fish species is difficult to assess, and probably minor.

1. Introduction

La mangrove, localisée à l'interface du domaine terrestre et des eaux côtières, est l'un des écosystèmes tropicaux les plus productifs [1]. Elle est généralement soumise à une forte pression anthropique et subit d'importantes dégradations sur la plupart des rivages intertropicaux [2]. Il a longtemps été admis que la matière organique produite par les palétuviers était en grande partie transférée vers les écosystèmes adjacents [3], puis l'importance de la mangrove dans l'enrichissement des eaux côtières a été en partie remise en cause [4-6]. Les poissons contribuent aux flux d'énergie sortant de la mangrove par les migrations trophiques d'adultes venant se nourrir dans la mangrove et par l'exportation de juvéniles après leur grossissement dans la mangrove [2, 7]. Cependant, les analyses trophiques consacrées à l'ichtyofaune des mangroves permettent rarement d'identifier clairement les niveaux de production sur lesquels les poissons prélèvent leur énergie, car elles négligent l'aspect fonctionnel des réseaux trophiques. Certains auteurs se limitent à l'examen des contenus stomacaux [8], d'autres considèrent des groupes trophiques plus ou moins bien définis [9]. Bien que des modèles simplifiés des relations trophiques soient disponibles pour quelques communautés de poissons de mangrove [10-

13], il est généralement difficile d'en dégager un schéma précis de fonctionnement trophodynamique, ces descriptions ne tenant pas compte des variations spatio-temporelle des espèces.

La présente étude a pour objectif la description quantitative des structures trophiques et du fonctionnement des réseaux trophiques des peuplements ichthyologiques de deux mangroves de Nouvelle-Calédonie présentant des caractéristiques géomorphologiques différentes et l'évaluation de leur variabilité temporelle. Elle se propose d'identifier les sources de carbone utilisées par les poissons de ces mangroves et de schématiser les transferts d'énergie existant entre les divers niveaux trophiques. Les communautés ichthyologiques des mangroves de l'ensemble de la zone indo-pacifique présentent entre elles de fortes affinités faunistiques [14, 15]. Les mangroves de Nouvelle-Calédonie étant relativement préservées des effets des activités humaines [16], les résultats obtenus dans cette étude constituent un état de référence pour les pays de la région indo-pacifique dont les mangroves sont soumises à d'importantes perturbations anthropiques. De plus, la mise en évidence de l'importance des mangroves dans les flux énergétiques vers les écosystèmes côtiers adjacents est un préliminaire indispensable pour sensibiliser les décideurs et mettre en place une gestion rationnelle des littoraux à mangrove.

2. Matériel et méthodes

Les communautés ichtyologiques de deux mangroves situées dans la baie de Saint-Vincent (lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie), représentatives des différents types de communautés rencontrées dans cet écosystème [15], ont été échantillonnées de janvier à décembre 1989. Le premier site correspond à la mangrove de bordure côtière de la presqu'île de Bouraké (Bouraké) et le second à la mangrove estuarienne située à proximité de l'embouchure de la Ouenghi (Ouenghi) (figure 1). Des pêches ont été réalisées toutes les quatre semaines en 1989, au cours du dernier quartier de lune pour limiter les variations des prises associées au cycle lunaire. L'échantillonnage de chaque site consiste en quatre pêches successives de filets maillants (trois nappes de 3 x 70 m de maille étirée de 40, 60 et 80 mm respectivement) posés pendant le jusant et deux poses de capéchades (maille de 15 mm en fond de poche) pêchant pendant tout le cycle de marée. L'utilisation d'engins de capture complémentaires permet d'accéder aux différentes composantes des peuplements en termes de taille (adultes et juvéniles) et de statut de résidence des espèces (résidentes et passagères) [15]. Les filets maillants ont été posés parallèlement au rivage dans la façade externe de la mangrove à Bouraké, et en amont de la Nongoro à la Ouenghi (figure 1). L'aile de la capéchade était posée perpendiculairement au littoral dans la lagune à Bouraké, et en aval de la Nongoro à la Ouenghi (figure 1). Au total et pour chaque site, 48 poses de filets maillants et 24 poses de capéchades ont été réalisées au cours de l'année 1989.

Le régime alimentaire des espèces capturées a été déterminé par identification des contenus stomacaux, démarche complétée par une compilation bibliographique [15]. Le spectre alimentaire de chaque espèce a été défini en termes de pourcentages volumiques moyens des différentes proies consommées. Ainsi, chaque espèce peut être classée dans différents groupes trophiques en fonction de l'importance relative des types de proies consommées. Cette approche permet de limiter les biais de l'analyse en répercutant l'effet des espèces sur l'ensemble de leurs proies [17-19]. Elle évite également les approximations dues à l'utilisation d'une classe hétérogène, celle des omnivores. En effet, cette classe est couramment employée dans l'étude de l'ichtyofaune des mangroves alors que son interprétation dans les transferts d'énergie est très délicate [7]. En fonction des résultats de l'analyse des contenus stomacaux [15], sept groupes trophiques ont été retenus : piscivores, macrocarnivores (consommant des invertébrés benthiques de taille supérieure à 2 mm), microcarnivores (consommant des invertébrés benthiques de taille inférieure à 2 mm et incluant les corallivores qui sont très peu représentés dans l'ichtyofaune des mangroves de Nouvelle-Calédonie), zooplanctonophages, phytoplanctonophages, herbivores (consommant des micro et macrophytes benthiques) et détritivores.

L'importance pondérale d'un groupe trophique dans un échantillon, par exemple celle des piscivores, est estimée par la formule :

$$WP = \sum_{i=1}^{SR} wp_i = \sum_{i=1}^{SR} w_i \cdot fp_i$$

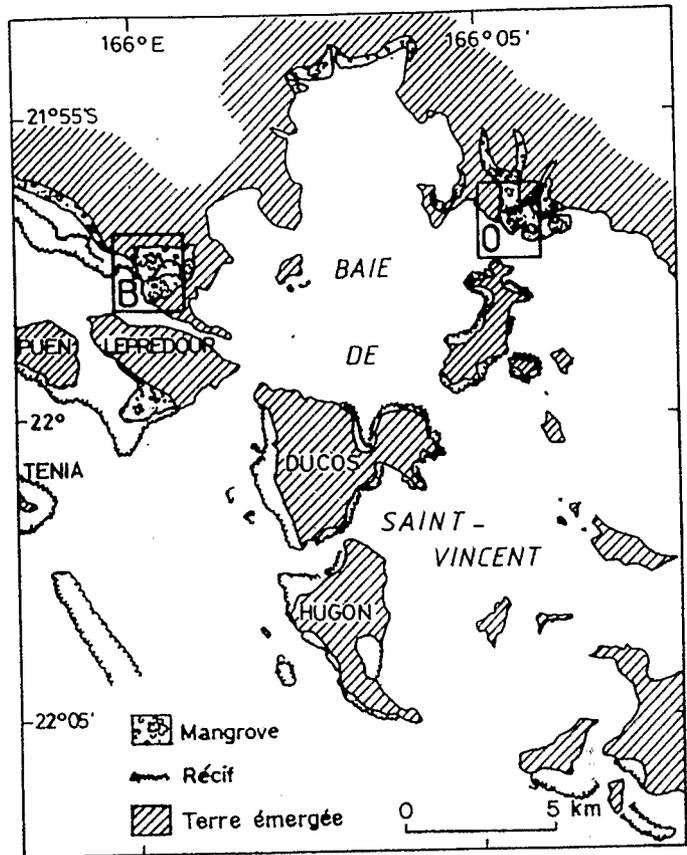
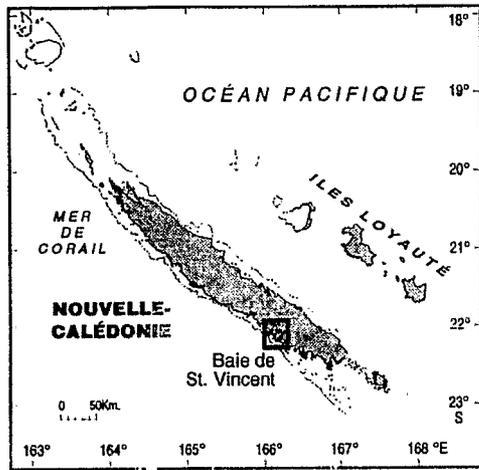
Avec Wp = poids des piscivores dans l'échantillon considéré de richesse spécifique SR ; wp_i = contribution de l'espèce i au poids des piscivores ; w_i = poids des captures de l'espèce i ; fp_i = fréquence de l'aliment poisson dans le spectre alimentaire de l'espèce i .

L'unité d'échantillonnage utilisée pour l'étude des structures trophiques correspond aux captures cumulées d'une pose de capéchade et des deux poses correspondantes de filets maillants, ce qui représente une image de la communauté ichtyologique échantillonnée sur une durée de 24 h. Les données utilisées correspondent aux biomasses afin de traduire au mieux les transferts d'énergie, aucune donnée de production n'étant disponible. Dans un premier temps, une caractérisation générale des réseaux alimentaires a été définie pour chaque site en regroupant l'ensemble des prises sur toute la durée de l'étude. Par la suite, la variabilité spatio-temporelle de la structure trophique a été analysée à l'aide d'analyses factorielles des correspondances (AFC) sur les moyennes mensuelles des biomasses de chaque groupe trophique dans chaque site. Une dernière analyse a pris en compte le statut de résidence des espèces afin de définir les rôles respectifs des poissons qui résident dans la mangrove et des poissons qui effectuent des migrations vers cet écosystème. Pour chaque site, la structure trophique globale a été définie en cumulant les prises sur toute la durée de l'étude, d'une part pour les espèces résidentes, c'est-à-dire présentes plus de 9 mois consécutifs sur le site considéré, et d'autre part pour les espèces passagères, c'est-à-dire présentes moins de 3 mois consécutivement [15].

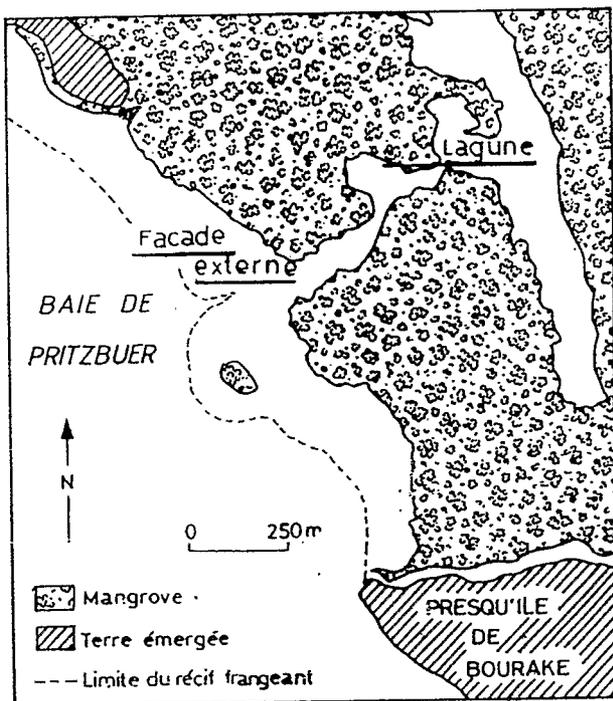
3. Résultats

3.1. Caractéristiques générales des structures trophiques

Dans la mangrove de Bouraké, 104 espèces ont été récoltées, représentant 9 867 individus pour un poids de 379 kg. La structure trophique de l'ichtyofaune de la mangrove de Bouraké (tableau 1) est dominée par les macrocarnivores (40,7 % du poids des prises) et les herbivores (26,7 %). L'importance des macrocarnivores est due aussi bien à leur diversité (plus de 34 espèces) qu'à leur abondance (plus de 1 130 individus). En revanche, les herbivores ne sont représentés que par une dizaine de taxons dont les plus importants sont *Siganus lineatus*, *Scarus ghobban* et *Siganus canaliculatus*. La faible diversité des herbivores est compensée par la taille généralement élevée des spécimens récoltés. Les piscivores représentent 12,9 % de la biomasse de poissons récoltés à Bouraké et la totalité des planctonophages seulement 6,8 %. Dans cette mangrove



B = BOURAKE



O = OUENGI

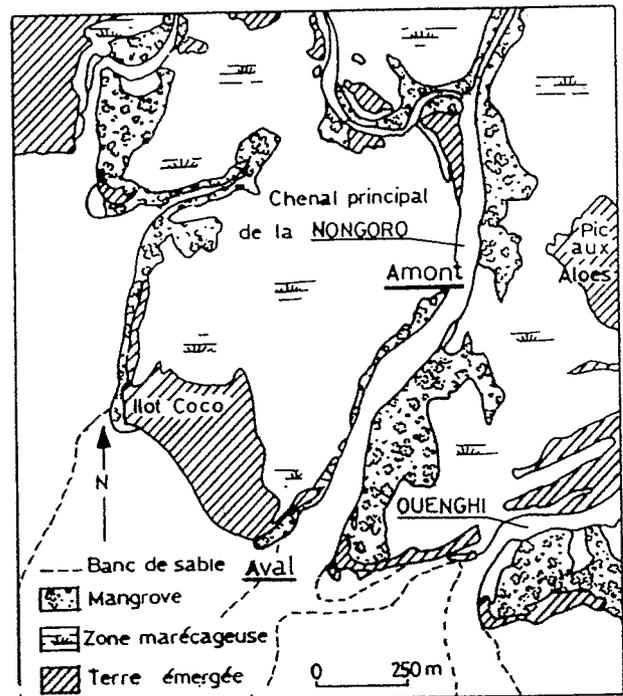


Figure 1. Localisation des stations échantillonnées pour l'étude de l'ichtyofaune des mangroves dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie.

de bordure côtière les détritvires ne constituent que 7,2 % du poids des prises et l'ensemble des consommateurs secondaires représente 64,2 % (tableau I). En revanche, l'ichtyofaune de la mangrove d'estuaire de la Ouenghi (94 espèces, 24 115 individus pour un poids de 638 kg) présente une structure trophique globale dominée par les détritvires (28,2 % de la biomasse récoltée) (tableau I). L'importance pondérale des détritvires dans cette mangrove est liée à leur abondance (plus de 4 700 individus) et à leur taille moyenne généralement élevée. Ce groupe trophique est dominé par des Mugilidae (*Valamugil buchani* et *Mugil cephalus*) et un Clupeidae (*Anodontostoma chacunda*) qui se déplacent en bancs dans l'estuaire. L'abondance de ces espèces entraîne une augmentation du groupe des phytoplanctonophages (14,2 %) dans la mesure où elles utilisent plusieurs sources de nourriture. Elles contribuent aussi au groupe des herbivores qui est faiblement représenté dans ce type de mangrove (7,8 %). L'ensemble des consommateurs secondaires représente 49,8 % des captures réalisées dans la mangrove d'estuaire de la Ouenghi. Ce sont essentiellement des piscivores (18,2 %) et des macrocarnivores (17,9 %) (tableau I).

Quel que soit le site, il convient de remarquer que certaines espèces principales interviennent dans plusieurs groupes trophiques (tableau I). *Liza melinoptera* et *Mugil*

cephalus dominent le groupe des phytoplanctonophages et des détritvires. *Liza macrolepis* figure parmi les principales espèces de zooplanctonophages, de phytoplanctonophages et de détritvires. *Valamugil buchani* joue un rôle important dans quatre groupes trophiques : les microcarnivores, les phytoplanctonophages, les herbivores et les détritvires. La plupart des groupes trophiques sont dominés par un petit nombre d'espèces, le plus souvent grégaires. Il s'agit de *Gerres ovatus* (Gerreidae) pour les microcarnivores, *Atherinomorus endrachtensis* (Atherinidae) pour les zooplanctonophages, *Anodontostoma chacunda* (Clupeidae) pour les phytoplanctonophages, de Mugilidae (*Liza* spp., *Mugil cephalus* et *Valamugil buchani*) pour les détritvires et de Siganidae (*Siganus* spp.) pour les herbivores.

3.2. Variations spatio-temporelles

Les projections des structures trophiques mensuelles des communautés ichtyologiques des mangroves de Bouraké et de la Ouenghi sur le premier plan factoriel de l'AFC (82,9 % de l'inertie) sont nettement distinctes (figure 2). Les projections des stations échantillonnées à Bouraké figurent sur la partie droite de l'axe I. Les structures trophiques observées dans cette mangrove sont associées essentiellement aux macrocarnivores pendant la plus grande partie de l'année et aux herbivores (*Scarus ghobban* et

Tableau I. Structure trophique globale de l'ichtyofaune des mangroves de Bouraké et de la Ouenghi.

Groupe trophique	Bouraké	Ouenghi
Piscivores	<i>Epinephelus lanceolatus</i> (16,4 %) <i>Suggrundus staigeri</i> (13,8 %) <i>Sphyræna barracuda</i> (11,7 %) Total : 49 kg	<i>Thyrsoidea macrura</i> (27,1 %) <i>Trichiurus lepturus</i> (23,7 %) Total : 116 kg
Macrocarviores	<i>Acanthopagrus berda</i> (17,7 %) Total : 154 kg	<i>Pomadasys argenteus</i> (28,9 %) <i>Lutjanus argentimaculatus</i> (14,4 %) <i>Epinephelus malabaricus</i> (11,5 %) Total : 114 kg
Microcarnivores	<i>Gerres ovatus</i> (66,3 %) Total : 22 kg	<i>Valamugil buchani</i> (55,4 %) Total : 40 kg
Zooplanctonophages	<i>Atherinomorus endrachtensis</i> (52,5 %) <i>Liza macrolepis</i> (21,7 %) Total : 18 kg	<i>Leiognathus equulus</i> (28 %) <i>Atherinomorus endrachtensis</i> (20,8 %) Total : 48 kg
Phytoplanctonophages	<i>Liza macrolepis</i> (42,1 %) <i>Valamugil buchani</i> (39 %) <i>Liza melinoptera</i> (13,9 %) Total : 7 kg	<i>Anodontostoma chacunda</i> (60,3 %) <i>Valamugil buchani</i> (32,5 %) Total : 91 kg
Herbivores	<i>Siganus lineatus</i> (35,9 %) <i>Scarus ghobban</i> (33,4 %) <i>Siganus canaliculatus</i> (20,1 %) Total : 101 kg	<i>Siganus lineatus</i> (25,8 %) <i>Mugil cephalus</i> (22,7 %) <i>Valamugil buchani</i> (14,7 %) <i>Valamugil engeli</i> (12,9 %) Total : 50 kg
Détritvires	<i>Liza macrolepis</i> (42,6 %) <i>Valamugil buchani</i> (30,7 %) <i>Liza melinoptera</i> (14,1 %) Total : 27 kg	<i>Valamugil buchani</i> (49,1 %) <i>Anodontostoma chacunda</i> (20,2 %) <i>Mugil cephalus</i> (10,5 %) Total : 180 kg

Dans chaque groupe trophique, les principales espèces de poissons ont été indiquées ainsi que leur pourcentage en poids au sein de chacun des groupes.

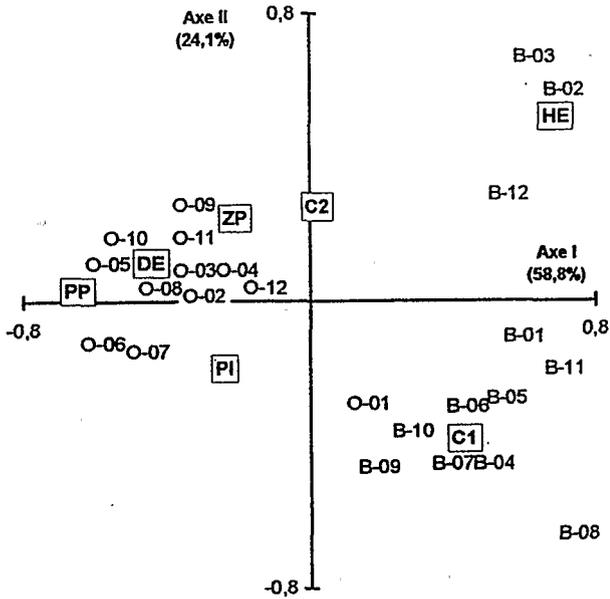


Figure 2. Analyse factorielle des correspondances des structures trophiques mensuelles pour l'ensemble des échantillons (Bouraké et Ouenghi) et projection des sept catégories trophiques. B-01 à B-12 structures trophiques moyennes à Bouraké, de janvier à décembre 1989. O-01 à O-12 structures trophiques moyennes à la Ouenghi, de janvier à décembre 1989. PI : piscivores. C1 : macrocarnivores. C2 : microcarnivores. ZP : zooplanctonophages. PP : phytoplanctonophages. HE : herbivores. DE : détritivores.

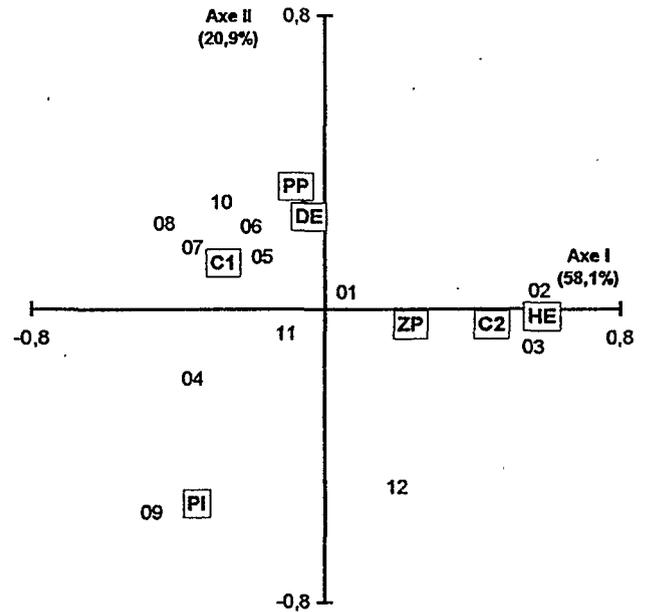


Figure 3. Analyse factorielle des correspondances des structures trophiques mensuelles observées dans la mangrove de bordure côtière de Bouraké et projection des sept catégories trophiques. 01 à 12 structures trophiques moyennes, de janvier à décembre 1989. PI : piscivores. C1 : macrocarnivores. C2 : microcarnivores. ZP : zooplanctonophages. PP : phytoplanctonophages. HE : herbivores. DE : détritivores.

Siganus canaliculatus) au cours de l'été austral. A l'inverse, les stations échantillonnées dans l'estuaire de la Ouenghi sont projetées sur la partie gauche de l'axe I. Les communautés ichthyologiques de cette mangrove estuarienne présentent une structure trophique assez homogène toute l'année, caractérisée par l'importance des détritivores et des phytoplanctonophages (*Mugilidae* et *Anodontostoma chacunda*).

Une deuxième série de traitements multivariés a été réalisée pour chacune des deux mangroves séparément afin de mieux étudier les variations temporelles de l'ichtyofaune dans cet écosystème. Les variations temporelles de la structure trophique des communautés échantillonnées à Bouraké, étudiées à l'aide d'une AFC (79,0 % de l'inertie sur le premier plan factoriel), montrent la présence de trois groupes de données (figure 3). Le premier ensemble de points correspond aux échantillonnages des mois de mai, juin, juillet, août et octobre. Ceux-ci sont caractérisés par l'importance des macrocarnivores et semblent correspondre à une situation régulière pour ces communautés. Les deux autres groupes s'écartent de ce schéma général en raison de l'importance ponctuelle des piscivores en avril et en septembre, et de la présence saisonnière des herbivores de décembre à mars. Sur le site de la Ouenghi, le premier plan de l'AFC (82,8 % de l'inertie) permet de distinguer trois structures trophiques, caractérisées par les macrocarnivores en janvier, par les piscivores et les phytoplanctonophages en juin et juillet, et

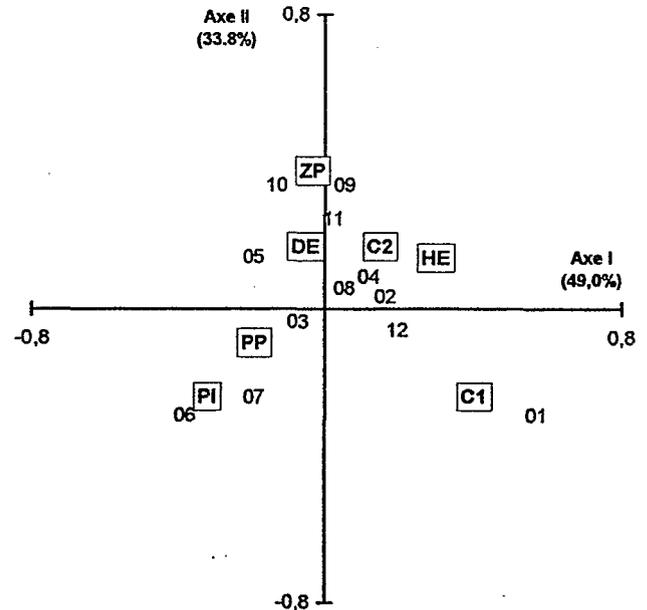


Figure 4. Analyse factorielle des correspondances des structures trophiques mensuelles observées dans la mangrove d'estuaire de la Ouenghi et projection des sept catégories trophiques. 01 à 12 structures trophiques moyennes, de janvier à décembre 1989. PI : piscivores. C1 : macrocarnivores. C2 : microcarnivores. ZP : zooplanctonophages. PP : phytoplanctonophages. HE : herbivores. DE : détritivores.

par les zooplanctonophages et les détritivores en septembre, octobre et novembre (figure 4). L'organisation trophique des communautés de poissons de l'estuaire est nettement marquée par la succession de trois périodes qui correspondent aux abondances maximales de différentes espèces : des zooplanctonophages *Ambassis myops* et *Atherinomorus endrachtensis* au printemps austral, des macrocarnivores *Sillago ciliata* et *Sillago sihama* en été et du phytoplanctonophage *Anodontostoma chacunda* en hiver.

3.3. Structure trophique et statut de résidence des espèces

Les espèces résidentes et passagères constituent les composantes majeures des communautés ichthyologiques. Elles représentent 79,8 % (résidents : 24,0 % ; passagers : 55,8 %) des espèces recensées à Bouraké et 90,4 % (résidents : 44,7 % ; passagers : 45,7 %) des espèces recensées à la Ouenghi. Quel que soit le site, les structures trophiques des communautés des espèces résidentes et des espèces passagères sont très différentes (figure 5). À Bouraké, le principal groupe trophique est celui des macrocarnivores (40,3 % en poids des espèces résidentes et 45,8 % des espèces passagères), mais les importances relatives des herbivores et des piscivores présentent de fortes différences. Les herbivores (*Siganidae* et *Scaridae*) constituent 34,5 % de la biomasse des espèces résidentes et moins de 4 % de celle des espèces passagères. Ces dernières sont caractérisées par l'abondance des piscivores (45,1 %). Dans l'estuaire de la Ouenghi, les différences de structure trophique selon le statut de résidence de l'ichtyofaune sont encore plus nettes (figure 5). Les espèces résidentes sont dominées par les détritivores (30,3 %), les autres groupes trophiques constituant chacun entre 6,5 et 16,4 % de la biomasse. À l'inverse, les espèces passagères sont essentiellement des macrocarnivores (51,6 % de la biomasse) et des piscivores (40,5 %), l'ensemble des autres groupes trophiques représentant moins de 8 %.

La structure trophique des espèces résidentes diffère fortement entre les deux sites étudiés en raison de l'importance des herbivores à Bouraké et des détritivores et phytoplanctonophages à la Ouenghi (figure 5). En revanche, les espèces passagères présentent une structure trophique remarquablement identique quel que soit le site, les piscivores et les macrocarnivores dominant très largement cette composante des peuplements (90,9 à 92,1 % de la biomasse des espèces passagères).

3.4. Fonctionnement des réseaux trophiques

Si le schéma général des réseaux trophiques est comparable dans les deux types de mangrove, l'importance des flux d'un compartiment à l'autre diffère selon le site en fonction des importances relatives des différents groupes trophiques (figure 6). Les principales voies directes de transfert d'énergie dans la mangrove de Bouraké passent par les poissons herbivores qui broutent des algues et les poissons carnivores qui se nourrissent d'invertébrés ben-

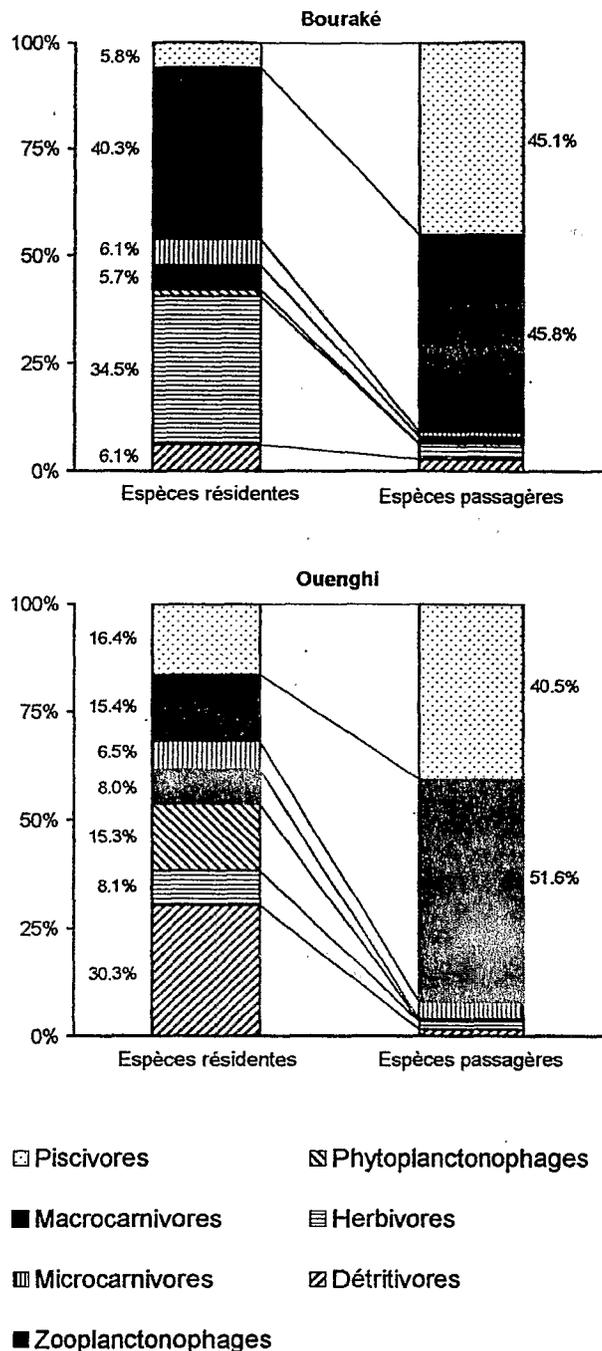


Figure 5. Structures trophiques de l'ichtyofaune résidente et passagère des mangroves de Bouraké et de la Ouenghi. Les contributions relatives supérieures à 5 % en biomasse des différents groupes trophiques sont précisées.

tiques. Dans l'estuaire de la Ouenghi, les flux passent surtout par les phytoplanctonophages et les détritivores, la voie passant par les carnivores étant, en pourcentages, deux fois plus faible qu'à Bouraké. En revanche, les relations entre structure trophique et statut de résidence des espèces montrent que les flux d'énergie sortant de la mangrove par l'intermédiaire des poissons sont principa-

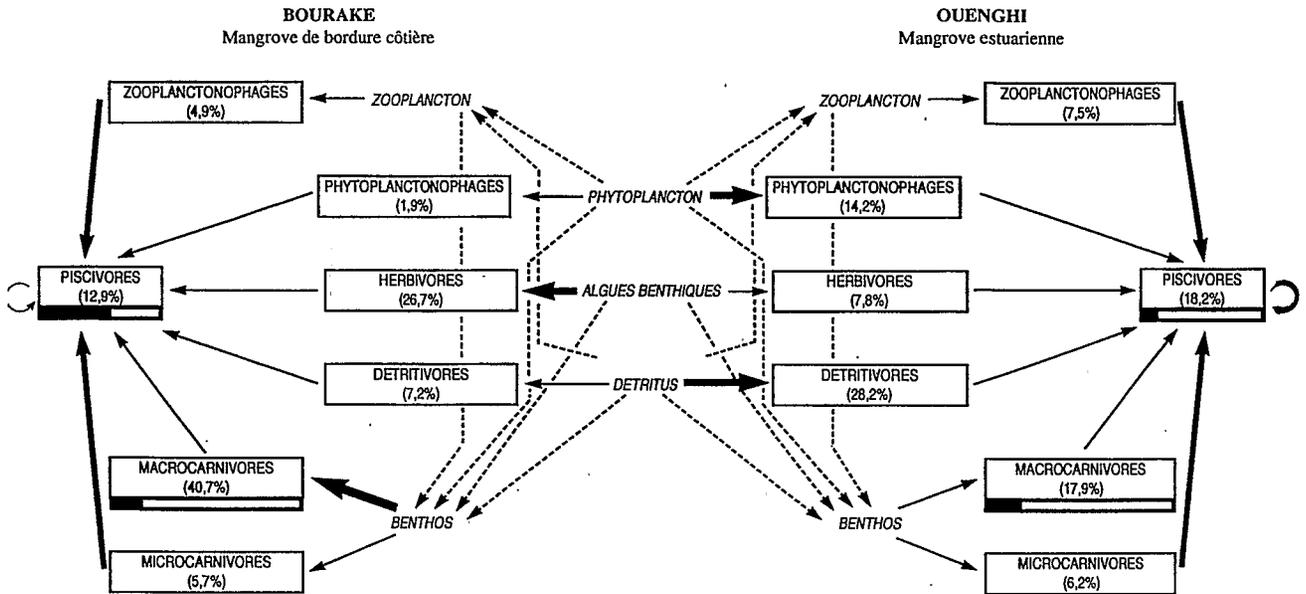


Figure 6. Schéma comparatif du réseau trophique des communautés ichthyologiques des mangroves de Bouraké et de la Ouenghi. Les données pondérales, exprimées en pourcentages, correspondent aux prises cumulées sur l'ensemble de l'échantillonnage: \longrightarrow : liens trophiques faisant intervenir les poissons. \dashrightarrow : liens trophiques ne faisant pas intervenir directement les poissons (non quantifiés). L'épaisseur des flèches est proportionnelle aux flux trophiques. L'importance relative des espèces passagères (en noir) et des espèces résidentes (en blanc) est donnée lorsque la part de l'ichtyofaune passagère dépasse 10 % du poids de la catégorie trophique considérée.

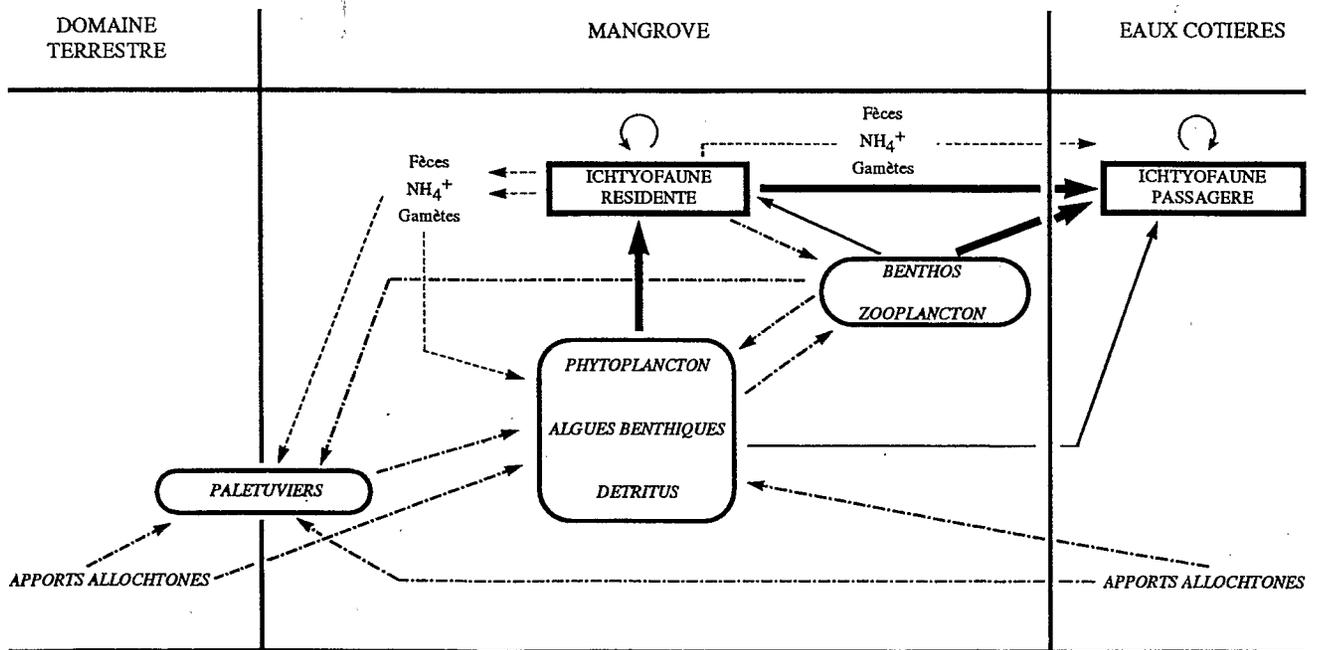


Figure 7. Rôle simplifié des poissons dans le cycle de la matière des mangroves du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie en fonction de leur statut de résidence. \longrightarrow : relation trophique concernant les poissons. \dashrightarrow : enrichissement du milieu dû aux poissons. \dashrightarrow : autre relation fonctionnelle de l'écosystème. En ce qui concerne l'utilisation des ressources alimentaires par les poissons, l'épaisseur des flèches est proportionnelle aux flux trophiques.

lement associés aux piscivores et aux macrocarnivores (figures 5, 6). Les espèces passagères représentent 56,2 % de la biomasse des piscivores à Bouraké (12,9 % à la Ouenghi) et 15,9 % des macrocarnivores sur ce site (16,8 % à la Ouenghi). Les peuplements ichthyologiques des mangroves interviennent donc dans un schéma de fonctionnement trophique général (figure 7). Dans chaque type de mangrove, les espèces résidentes utilisent principalement les sources de carbone autochtones disponibles dans le milieu : algues benthiques à Bouraké, détritus et phytoplancton à la Ouenghi. Les consommateurs primaires et les détritivores constituent entre 42,0 % et 53,7 % des espèces résidentes alors que ces groupes trophiques sont très faiblement représentés parmi les espèces passagères. En revanche, les visiteurs occasionnels sont des migrateurs de courte durée qui occupent les niveaux trophiques les plus élevés (piscivores et macrocarnivores). Pour la plupart, ce sont des poissons de grande taille (poids moyen de 150 à 207 g), fréquemment observés dans divers habitats lagunaires (Carangidae, Sphyraenidae, Lutjanidae).

4. Discussion

Les communautés ichthyologiques des mangroves du lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie présentent des structures trophiques différentes selon le type de mangrove, ce qui confirme des observations réalisées en Australie [20, 21]. Les consommateurs primaires sont fortement représentés dans la mangrove d'estuaire de la Ouenghi alors que les consommateurs secondaires dominent dans la mangrove de bordure côtière de Bouraké. Les variations temporelles des structures trophiques des peuplements ichthyologiques sont assez peu marquées, notamment à Bouraké où les conditions du milieu, proches de celles des eaux lagunaires, sont plus stables que dans l'estuaire [15]. Par ailleurs, les espèces résidentes sont peu nombreuses dans cette mangrove de bordure côtière qui est utilisée de façon temporaire par de nombreuses espèces lagunaires, ce qui rend délicat l'interprétation des variations temporelles. Dans l'estuaire de la Ouenghi, les variations saisonnières sont plus nettes, l'hiver austral étant caractérisé par l'abondance des phytoplanctonophages, le printemps par celle des zooplanctonophages et l'été par celle des macrocarnivores. Ces variations pourraient coïncider avec une disponibilité optimale des ressources pour chacun de ces groupes trophiques au cours de l'année. Dans le lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie, un bloom phytoplanctonique hivernal est suivi d'une prolifération de zooplancton vers la fin de l'année [22]. Des observations similaires ont été réalisées dans des mangroves d'Australie mais la dynamique des communautés planctoniques des estuaires tropicaux de la région reste méconnue, extrêmement variable et difficile à généraliser [23, 24]. D'autres facteurs, indépendants de l'alimentation des espèces, pourraient expliquer l'existence de cette évolution saisonnière, notamment des fluc-

tuations d'abondance liées à la dynamique des populations de poissons, comme celles liées au recrutement des juvéniles ou à la reproduction. Les variations temporelles des communautés de poissons observées dans les mangroves de Nouvelle-Calédonie restent donc délicates à interpréter dans la mesure où la série chronologique disponible n'est pas assez longue. Cependant, les fluctuations temporelles jouent un rôle plus faible dans l'organisation trophique des communautés que les différences spatiales observées entre les deux types de mangroves.

4.1. Sources de carbone

Les réseaux trophiques de l'ichtyofaune des deux types de mangroves de Nouvelle-Calédonie sont basés sur l'utilisation de différentes sources de carbone : détritus provenant principalement des palétuviers, algues benthiques et phytoplancton. Les détritivores représentent une composante importante de l'ichtyofaune des mangroves, notamment dans les estuaires, ce qui confirme d'autres observations réalisées dans la région indo-pacifique [25]. Les détritus proviennent d'une litière végétale faite de feuilles, de branches, de racines, de graines et de plantules de palétuviers en décomposition. La dégradation de ces matériaux par des bactéries et des champignons saprophytes est lente en raison de la présence de macromolécules, notamment les acides fulviques, et de tannins qui forment des complexes avec les protéines et inhibent leur décomposition [1, 26]. Toutefois, la reminéralisation de ces détritus ne peut être négligée, la mangrove étant un piège et un réservoir de carbone [4, 26, 27]: Les débris végétaux peuvent être consommés directement par les poissons détritivores ou intervenir indirectement dans la chaîne alimentaire. Deux voies de transfert sont alors envisageables, d'une part grâce à la chaîne trophique des coprophages décrite en Floride [11] qui représente la source principale de nourriture des poissons carnivores, d'autre part par l'intermédiaire de Sesarminae (crabes Grapsidae), mécanisme mis en évidence dans les mangroves du Queensland [28]. L'absence de concentrations élevées de Sesarminae en Nouvelle-Calédonie laisse supposer que les transferts énergétiques associés à ces crustacés sont faibles dans cette région. Pour les poissons détritivores, l'assimilation des détritus pourrait avoir une importance secondaire par rapport à celle des nombreux microorganismes associés à ceux-ci.

Les herbivores, sensu lato (micro et macrophytes), représentent une catégorie trophique importante, notamment dans les mangroves de bordure côtière, les moins sensibles aux influences terrigènes qui induisent un envasement du substrat et une forte turbidité de l'eau. La plupart des algues présentes dans les mangroves sont de petite taille et forment un gazon qui se développe sur tous les substrats durs immergés : troncs, racines échasses, pneumatophores, plantules et affleurements rocheux. Dans la mangrove de Bouraké, ces algues représentent la plus grande partie de la production primaire disponible pour les poissons. Elles peuvent également intervenir indirectement dans le réseau trophique de l'ichtyofaune en

étant broutées par les invertébrés herbivores dont des gastéropodes (Cerithidae, Littorinidae, Pomatididae). Cependant, cette voie de transfert semble réduite car ces gastéropodes sont rarement consommés par les poissons qui préfèrent les crustacés (crabes et crevettes) [15].

Le carbone phytoplanctonique ne constitue pas une source directe d'énergie importante pour les poissons de mangrove. Des résultats similaires ont été obtenus dans les mangroves de Malaisie où à peine 3 % de l'ichtyofaune est constituée d'espèces phytoplanctonophages [29]. Quelques espèces récoltées dans l'estuaire de la Ouenghi consomment du phytoplancton (*Anodontostoma chacunda*, certains Hemiramphidae et des Mugilidae), mais cet aliment figure rarement de façon majoritaire dans leurs contenus stomacaux. Il est probable que la productivité phytoplanctonique est élevée dans les estuaires en raison des enrichissements en sels minéraux autochtones (reminéralisation de la litière végétale) ou allochtones (apports terrigènes). Le principal facteur limitant la production primaire phytoplanctonique est sans nul doute la turbidité des eaux de l'estuaire de la Ouenghi qui peut être très élevée [15]. Le phytoplancton peut intervenir indirectement dans le réseau alimentaire des poissons en étant brouté par des copépodes et d'autres organismes planctoniques herbivores, et par des mollusques et des crustacés filtreurs qui seront consommés par des poissons.

4.2. Niveaux trophiques supérieurs

Les zooplanctonophages représentent de 4,8 % (Bouraké) à 7,4 % (Ouenghi) du poids des prises, en raison notamment de la présence d'*Atherinomorus endrachtensis*, mais de 58,4 à 62,4 % des effectifs [15]. Dans les mangroves de bordure côtière des Antilles les zooplanctonophages constituent 84,5 % des individus mais à peine 7,6 % de la biomasse des poissons échantillonnés [30]. En Australie, des observations similaires ont également été réalisées dans ce type de mangrove, où les zooplanctonophages représentent à peine 35 % de l'effectif et 0,4 % du poids de l'ichtyofaune [21]. En revanche, dans les mangroves estuariennes les communautés ichtyologiques semblent dépendre d'avantage des ressources alimentaires zooplanctoniques. Par exemple, les copépodes et les larves de brachyours sont activement recherchées par les juvéniles de poissons dans les estuaires d'Australie [20]. Cette tendance est d'ailleurs validée par l'importance maximale de ce groupe trophique dans l'estuaire de la Ouenghi.

Les espèces carnivores, surtout les macrocarnivores, représentent une composante majeure de l'ichtyofaune des mangroves de Nouvelle-Calédonie. Les carnivores, bien qu'euryhalins comme la plupart des espèces recensées au cours de cette étude [31], semblent préférer les eaux lagunaires peu dessalées comme celles de la mangrove de bordure côtière de Bouraké. Des observations similaires ont été réalisées dans un estuaire du Queensland, où l'importance des poissons carnivores est plus faible dans les chenaux du fleuve que dans les eaux côtières peu profondes proches [20]. L'importance des

carnivores benthophages dans les mangroves est d'ailleurs soulignée par de nombreux auteurs [8, 9, 29, 32]. En Nouvelle-Calédonie, leurs proies potentielles sont plus abondantes et diversifiées dans les mangroves de bordure côtière que dans les estuaires [15]. La faune benthique la plus riche est généralement localisée devant la mangrove et à la lisière des palétuviers où la majorité des poissons vient s'alimenter [33, 34].

Dans les mangroves de Nouvelle-Calédonie, les piscivores représentent entre 12,9 et 18,2 % de la biomasse. Dans d'autres mangroves de la région, les piscivores peuvent être faiblement représentés en raison de la forte turbidité et de la profondeur réduite de l'eau [20, 35]. Inversement, dans les eaux claires et peu dessalées de la mangrove de Dampier, au nord-ouest de l'Australie, les piscivores sont particulièrement abondants et dominent la communauté de poissons avec plus de 70 % du poids des prises [21]. La diversité et le nombre réduit des piscivores, représentés par des individus de grande taille, semblent être une caractéristique commune à la plupart des peuplements de poissons de mangrove [8, 30]. La plupart des poissons piscivores sont des migrants qui entrent dans la mangrove avec la marée montante et fréquentent principalement les chenaux [21, 36-38]. À l'exception de quelques espèces étroitement associées aux palétuviers (*Thyrsoides macrura*, certains Belonidae), ils séjournent peu de temps dans la mangrove. Au cours de leurs migrations, ces prédateurs se nourrissent souvent de façon hautement spécialisée, la taille de leurs proies étant généralement inférieure à 10 cm [8, 15, 36, 39]. Les juvéniles qui abondent dans les mangroves constituent des proies potentielles pour eux. L'intérêt et le rôle protecteur de ce milieu pour les post-larves sont alors directement liés à l'intensité et à l'efficacité de la prédation. Elle est intense dans des eaux très claires [21, 36], alors que des eaux turbides peu profondes et un habitat complexe assurent une protection maximale des juvéniles [20, 35].

4.3. Fonctionnement trophodynamique

Le schéma de fonctionnement trophodynamique de l'ichtyofaune est comparable dans les deux types de mangrove étudiées en Nouvelle-Calédonie, mais l'importance des flux entre compartiments diffère en fonction de la biomasse des différents groupes trophiques dans chaque site. Lorsque le statut de résidence des espèces est pris en compte, le même schéma de fonctionnement s'observe dans les deux sites avec une utilisation des niveaux trophiques inférieurs essentiellement par les espèces résidentes et un impact des espèces migratrices uniquement sur les niveaux trophiques supérieurs. L'intrusion de poissons piscivores dans les mangroves souligne le rôle des espèces migratrices dans les flux d'énergie sortant de la mangrove. De plus, de nombreuses espèces côtières viennent sporadiquement dans les mangroves pour s'alimenter au détriment de crustacés, notamment crabes et crevettes, et de poissons [8, 15, 21, 34, 36-38]. Cette voie de transfert d'énergie est plus développée dans la mangrove de bordure côtière de Bouraké, où les espèces migratrices repré-

sentent 12,4 % de la biomasse des poissons, que dans la mangrove d'estuaire de la Ouenghi où ces espèces ne forment que 5,6 % de la biomasse. Les poissons résidents participent au cycle énergétique interne des mangroves tandis que les espèces passagères exportent la majeure partie de la matière organique consommée dans les mangroves et vont enrichir les habitats côtiers d'où elles sont originaires. Ce schéma de fonctionnement trophodynamique met en évidence la perte d'énergie de l'écosystème mangrove due aux poissons et précise que cette perte d'énergie est indépendante des sources de carbone utilisées et de la structure trophique de l'ichtyofaune.

L'exportation de juvéniles après grossissement représente une autre voie de transfert énergétique sortant de la mangrove [7]. Les communautés ichthyologiques étudiées sont marquées par une forte instabilité temporelle [15]. Bien que les juvéniles soient abondants dans les mangro-

ves, surtout dans les formations estuariennes, les recrutements massifs ne concernent pas un grand nombre d'espèces lagunaires [15, 40]. Il est donc vraisemblable que les migrations de juvéniles quittant leur zone de grossissement constituent un gain limité d'énergie pour les systèmes récepteurs. À l'inverse, la composante passagère des peuplements appartient à des niveaux trophiques élevés et intervient activement dans les transferts de matière organique sortant des mangroves. Ces relations sont d'autant plus importantes que les échanges entre la mangrove et les habitats adjacents sont intenses comme à Bouraké. L'ensemble de ces flux, directs ou indirects, importants ou non, représente pour le milieu qui en bénéficie un gain net d'énergie. Quelle que soit la valeur de ces apports, ils ne peuvent qu'améliorer la productivité du système récepteur et favoriser le développement des populations de poissons côtiers [7].

Acknowledgements: Cette étude a été réalisée au centre Orstom de Nouméa, dans le cadre d'une thèse de doctorat de l'université d'Aix-Marseille-II, financée par une allocation de recherche du Mres. Que tous ceux qui ont facilité l'accomplissement de ce travail en soient ici remerciés.

References

- [1] Birkeland C., Ecological interactions between tropical coastal ecosystems, UNEP Regional Seas Reports and Studies 73 (1985) 1-26.
- [2] Hatcher B.G., Johannes R.E., Robertson A.I., Review of research relevant to the conservation of shallow tropical marine ecosystems, *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 27 (1989) 337-414.
- [3] Twilley R.R., Coupling of mangroves to the productivity of estuarine and coastal waters, in : Jansson B.O. (éd.), *Coastal-Offshore Ecosystems Interactions*, Springer-Verlag, Berlin, 1988, pp. 155-180.
- [4] Lee S.Y., Mangrove outwelling: a review, *Hydrobiologia* 295 (1995) 203-212.
- [5] Newell R.I.E., Marshall N., Sasekumar A., Chong V.C., Relative importance of benthic microalgae, phytoplankton, and mangroves as sources of nutrition for penaeid prawns and other coastal invertebrates from Malaysia, *Mar. Biol.* 123 (1995) 595-606.
- [6] Primavera J.H., Stable carbon and nitrogen isotope ratios of penaeid juveniles and primary producers in a riverine mangrove in Guimaras, Philippines, *Bull. Mar. Sci.* 58 (1996) 675-683.
- [7] Parrish J.D., Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 58 (1989) 143-160.
- [8] Salini J.P., Blaber S.J.M., Brewer D.T., Diets of piscivorous fishes in a tropical Australian estuary, with special reference to predation on penaeid prawns, *Mar. Biol.* 105 (1990) 363-374.
- [9] Kimani E.N., Mwatha G.K., Wakwabi E.O., Ntiba J.M., Okoth B.K., Fishes of a shallow tropical mangrove estuary, Gazi, Kenya, *Mar. Freshwater Res.* 47 (1996) 857-868.
- [10] DeSylva D.P., Nektonic food webs in estuaries, in : Cronin L.E. (éd.), *Estuarine Research*, 1975, 1, pp. 420-447.
- [11] Odum W.E., Heald E.J., The detritus-based food web of an estuarine mangrove community, in : Cronin L.E. (éd.), *Estuarine Research*, 1975, 1, pp. 265-286.
- [12] Whitfield A.K., A quantitative study of the trophic relationships within the fish community of the Mhlanga estuary, South Africa, *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 10 (1980) 417-435.
- [13] Thollot P., Les poissons de mangrove de Nouvelle-Calédonie: caractérisation du peuplement et relations avec les autres communautés ichthyologiques du lagon. Résultats préliminaires: mangrove de Déama (avril-mai 1987), *Rapp. Sci. Tech., Sci. Mer, Biol. mar., Orstom Nouméa* 52 (1989) 1-58.
- [14] Thollot P., A list of fishes inhabiting mangroves from the South-West lagoon of New Caledonia, *Micronesica* 29 (1996) 1-19.
- [15] Thollot P., Les poissons de mangrove du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, *Études et thèses, Orstom, Paris*, 1996.
- [16] Thollot P., Wantiez L., Statut des mangroves de Nouvelle-Calédonie : menaces et protection, in : Symposium « L'écosystème mangrove : biodiversité, fonctionnement, restauration et gestion », 10-11 juillet 1997, université Paul-Sabatier, Toulouse, 1997, p. 22 (abstract).
- [17] Parrish J.D., Norris J.E., Callahan M.W., Callahan J.K., Magarifuji E.J., Schroeder R.E., Piscivory in a coral reef fish community, in : Simensstad C.A., Caillet G.M. (éd.), *Contemporary Studies on Fish Feeding*, Junk, La Haye, 1986, pp. 285-297.
- [18] Wantiez L., Réseaux trophiques de l'ichtyofaune des fonds meubles lagunaires de Nouvelle-Calédonie, *C. R. Acad. Sci. Paris, Sci. Vie/Life Sci.* 317 (1994) 847-856.
- [19] Kulbicki M., Bilan de 10 ans de recherche (1985-1995) par l'Orstom sur la diversité, la densité, la biomasse et la structure trophique des communautés de poissons lagunaires et récifaux en Nouvelle-Calédonie, *Cybiurn* 21 (1997) 47-79.
- [20] Blaber S.J.M., Fish of the Trinity Inlet system of north Queensland with notes on the ecology of fish faunas of tropical Indo-Pacific estuaries, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 3 (1980) 151-156.
- [21] Blaber S.J.M., Young J.W., Dunning M.C., Community structure and zoogeographic affinities of the coastal fishes of the Dampier region of north-western Australia, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 36 (1985) 247-266.
- [22] Binet D., LeBorgne R., La station côtière de Nouméa, dix ans d'observations sur l'hydrologie et le pelagos du lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie, *Arch. Sci. Mer., Biol. Mar., Orstom Nouméa* 2 (1996) 1-37.
- [23] McKinnon A.D., Klumpp D.W., Mangrove zooplankton of North Queensland, Australia. I. Plankton community structure and environment, *Hydrobiologia* 362 (1998) 137-143.
- [24] McKinnon A.D., Klumpp D.W., Mangrove zooplankton of North Queensland, Australia. II. Copepod egg production and diet, *Hydrobiologia* 362 (1998) 145-160.
- [25] Halliday I.A., Young W.R., Density, biomass and species composition of fish in a subtropical *Rhizophora stylosa* mangrove forest, *Mar. Freshwater Res.* 47 (1996) 609-615.
- [26] Alongi D.M., Boto K.G., Tirendi F., Effect of exported mangrove litter on bacterial productivity and dissolved organic carbon fluxes in adjacent tropical nearshore sediments, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56 (1989) 133-144.
- [27] Alongi D.A., The dynamics of benthic nutrient pools and fluxes in tropical mangrove forests, *J. Mar. Res.* 54 (1996) 123-148.
- [28] Robertson A.I., Leaf-burrying crabs: their influence on energy flow and export from mixed mangrove forests (*Rhizophora* spp.) in northeastern Australia, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 102 (1986) 237-248.

- [29] Thong K.L., Sasekumar A., The trophic relationships of the fish community of the Angsa bank, Selangor, Malaysia, in : Soepadmo E., Rao A.N., Macintosh D.J. (éd.), Proceedings of the Asian symposium on mangrove environment – research and management, Kuala Lumpur, 25-29 August 1980, 1984, pp. 385–399.
- [30] Sierra L.M., Claro R., Garcia-Arteaga J.P., Valdes-Munoz E., Estructura trofica de las comunidades de peces que habitan en diferentes biotopos del Golfo de Batabano, in : Asociaciones de peces en el Golfo de Batabano, Editorial Academia, La Havane, 1989, pp. 83–95.
- [31] Whitfield A.K., Blaber S.J.M., Cyrus D.P., Salinity ranges of some southern african fish species occurring in estuaries, *S. Afr. J. Zool.* 16 (1981) 151–155.
- [32] Morton R.M., Pollock B.R., Beumer J.P., The occurrence and diet of fishes in a tidal inlet to a saltmarsh in southern Moreton Bay, Queensland, *Austr. J. Ecol.* 12 (1987) 217–237.
- [33] Galzin R., Toffart J.L., Louis M., Guyard A., Contribution à la connaissance de la faune ichtyologique du Grand Cul de Sac Marin en Guadeloupe, *Cybium* 6 (1981) 85–99.
- [34] Louis M., Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Spatial and temporal variations of mangrove fish assemblages in Martinique (French West Indies), *Hydrobiologia* 295 (1995) 275–284.
- [35] Blaber S.J.M., Blaber T.G., Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish, *J. Fish Biol.* 17 (1980) 143–162.
- [36] Blaber S.J.M., Feeding selectivity of a guild of piscivorous fishes in mangrove areas of north-west Australia, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 37 (1986) 329–336.
- [37] Blaber S.J.M., Milton D.A., Species composition, community structure and zoogeography of fishes of mangrove estuaries in the Solomon Islands, *Mar. Biol.* 105 (1990) 259–267.
- [38] Laroche J., Baran E., Rasoanandrasana N.B., Temporal patterns in a fish assemblage of a semiarid mangrove zone in Madagascar, *J. Fish Biol.* 51 (1997) 3–20.
- [39] Blaber S.J.M., Milton D.A., Rawlinson N.J.F., Tiroba G., Nichols P.V., Diets of lagoon fishes in the Solomon Islands: predators of tuna baitfish and trophic effects of baitfishing on the subsistence fishery, *Fish. Res.* 8 (1990) 263–286.
- [40] Thollot P., Importance des mangroves pour la faune ichtyologique des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie, *Cybium* 16 (1992) 331–344.

4