

THESE

présentée par

Jérôme BARON

pour obtenir le Grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE II

**CENTRE D'OCEANOLOGIE DE MARSEILLE
(OBSERVATOIRE DES SCIENCES DE L'UNIVERS)**

Spécialité : Océanographie Biologique

**BIVALVES D'INTERET ECONOMIQUE ET PEUPELEMENTS
BENTHIQUES ASSOCIES SUR LES SUBSTRATS MEUBLES
INTERTIDIAUX DE NOUVELLE-CALEDONIE**

Soutenue le , avril 1992 devant le Jury composé de :

Messieurs	F.	BLANC	Rapporteur
	P.	CHARDY	Rapporteur
	J.	CLAVIER	Examineur
	C.	LEVEQUE	Examineur
	P.	VITIELLO	Examineur
	B.A.	THOMASSIN	Directeur de thèse

Centre d'Océanologie
de Marseille
(O.S.U.)

Laboratoire d'Océanographie
Centre ORSTOM de Nouméa
Nouvelle-Calédonie

DOCTORAT NOUVEAU REGIME

A Maryline et Johanna

REMERCIEMENTS

C'est pour moi un grand honneur que d'être jugé par Monsieur le Professeur François BLANC, directeur du Centre d'Océanologie de Marseille. Je le prie de trouver ici l'hommage de ma très respectueuse gratitude.

Monsieur Bernard THOMASSIN a dirigé cette thèse avec un intérêt constant, et ce malgré la distance qui nous séparait. Nos trop rares entretiens ont toujours été pour moi extrêmement enrichissants; je désire ici lui exprimer ma sincère reconnaissance.

Monsieur Jacques CLAVIER a initié cette étude et a eu la charge de son encadrement. Ses connaissances en dynamique des populations et en écologie benthique ont été indispensables à la conception de ce travail; par la suite, il en a orienté la rédaction et la valorisation par ses remarques et ses critiques; qu'il trouve ici l'assurance de ma profonde gratitude.

Monsieur Pierre CHARDY, responsable du Département Environnement à l'IFREMER a accepté d'être rapporteur de cette thèse; je le prie de croire à ma réelle reconnaissance.

Monsieur Christian LEVEQUE, responsable du Département Eaux-Continentalles à l'ORSTOM, et Monsieur le Professeur Pierre VITIELLO, me font l'honneur de juger ce travail; je les en remercie vivement et désire les assurer de ma sincère reconnaissance.

Monsieur René GRANDPERRIN et Monsieur Robert LEBORGNE m'ont toujours fait bénéficier avec sympathie de leur grand savoir en écologie tropicale; ils ont par ailleurs accepté avec gentillesse la tâche ingrate de relire et de corriger ce manuscrit; je tiens ici à leur présenter mes sincères remerciements.

Monsieur François JARRIGE, responsable du Département Terre-Océan-Atmosphère, Monsieur Jean-René DURAND, président de la Commission Scientifique d'Hydrobiologie et d'Océanographie et Monsieur Jean FAGES, directeur du centre de Nouméa, ont représenté l'énorme soutien financier et logistique accordé par l'ORSTOM à la réalisation et l'aboutissement de ce travail; je désire ici leur exprimer ma sincère reconnaissance.

Monsieur le Professeur Marc TRAVERS, responsable de la formation doctorale du Centre d'Océanologie de Marseille, a appuyé ma candidature pour l'obtention d'une allocation. Je tiens à lui exprimer mes plus vifs remerciements.

Il m'est aussi agréable de remercier l'ensemble du personnel du centre ORSTOM de Nouméa. Je penserai particulièrement à Monsieur Pascal DOUILLET et à Monsieur Ramon HAMON, pour leur soutien en informatique, à Monsieur Jean PETARD, pour les dosages des carbonates et à Madame Claire GARRIGUE, pour les déterminations taxinomiques des végétaux. Je n'oublierai pas Monsieur Jean-Pierre MERMOUD, qui a assuré le tirage du présent document, Madame Marika LECORRE de l'atelier de cartographie, et Monsieur Philippe RIBERE, qui a réalisé les diapositives destinées à la présentation de ce mémoire. A Marseille, je désire remercier Madame Catherine FROGET, qui a toujours accepté avec gentillesse de prendre en charge les formalités administratives rencontrées durant mes trois années de Doctorat, et Madame Catherine BEZAC, qui a effectué les coupes histologiques présentées dans cette thèse.

Je ne saurai oublier deux personnages essentiels, Monsieur Angelo DI MATTEO, spécialiste ès granulométrie et ès chlorophylle, et Monsieur Gérard MOU-THAM, infatigable compagnon de terrain mais aussi cartographe de grand talent; ce travail n'aurait sans nul doute pu voir le jour sans leur concours et je tiens ici à leur exprimer mes plus vifs remerciements et ma sincère amitié.

Enfin, j'adresse une pensée émue à mes parents, qui m'ont soutenu tout au long de mes études. Mon épouse Maryline et ma fille Johanna savent tous deux l'affection que je leur porte; ce travail leur est dédié.

RESUME

Cette étude traite des bivalves *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* et *Anadara scapha* et des peuplements macrobenthiques dont ils font partie, sur la côte sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie. *A. striata* et *G. tumidum* ont une activité sexuelle pratiquement continue au cours de l'année; elle se traduit par un apport de juvéniles constant et faible. La reproduction d'*A. scapha* est plus tranchée, avec un repos sexuel en saison fraîche. La température et la disponibilité constante de la nourriture jouent un rôle prépondérant sur le cycle sexuel des bivalves. La croissance de *G. tumidum* est lente et constante. La croissance d'*A. scapha* est lente mais l'accroissement est supérieur en saison fraîche. Le rôle des facteurs de l'environnement sur la distribution des bivalves a été précisé : *A. striata* est surtout observé sur les plages dont le sédiment est un sable grossier; *G. tumidum* est plutôt rencontré sur des substrats sablo-vaseux découvrant lors des basses mers de grandes mortes-eaux; les adultes d'*A. scapha* sont trouvés sur des substrats découvrant lors des basses mers de vives-eaux, dans des sédiments comportant 20% de vase et 40% de sables fins à très fins. Sur le littoral sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie, *A. striata* ne présente d'intérêt que pour la pêche récréative. En revanche, les stocks de *G. tumidum* (270 tonnes) et d'*A. scapha* (418 tonnes) peuvent supporter une exploitation artisanale qui devrait couvrir les besoins du marché local. Le peuplement benthique de la plage de sable étudiée présente une richesse spécifique et une biomasse faibles, constantes au cours de l'année. Les peuplements de deux herbiers littoraux montrent une remarquable stabilité de structure et d'organisation, même lors des températures élevées et des pluies abondantes. *G. tumidum* et *A. scapha* interviennent peu dans le fonctionnement des herbiers, dont la microflore benthique est le moteur énergétique. Les deux systèmes côtiers sont excédentaires en énergie, ce qui suggère une importante exportation de matériel organique vers le lagon.

MOTS CLES : Tropical, Nouvelle-Calédonie, Intertidal, Bivalve, *Atactodea*, *Gafrarium*, *Anadara*, Stock, Ecologie, Biologie, Dynamique de population, Macrofaune, Organisation trophique, Flux d'énergie.

TITLE : Soft bottoms bivalves and macrobenthic communities on the coast of New Caledonia

ABSTRACT

This study deals with bivalves *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* and *Anadara scapha* and with macrobenthic communities which support them, on the south-west coast of New Caledonia. *A. striata* and *G. tumidum* have an extended breeding period during the year; it translates into a continuous and low arrival of juveniles. The reproduction of *A. scapha* is more clear-cut, with a resting phase during the cool season. Temperature and constant food availability play an important role in the sexual cycle of bivalves. Growth of *G. tumidum* is slow and continuous. Growth of *A. scapha* is slow but the increase is greater during the cool season. The effect of environmental factors on bivalves' distribution has been studied : *A. striata* is found on beaches with high coarse sand content; *G. tumidum* is preferentially distributed on sandy-muddy substrates located close to the lower limit of outgoing neap tides; *A. scapha* adults occur on substrates uncovered during outgoing spring tides, in sediments composed of 20% of mud and 40% medium, fine and very fine sand. On the south-west coast of New Caledonia, *A. striata* would seem to be of interest only for recreational fishing. On the other hand, stocks of *G. tumidum* (270 metric tonnes) and *A. scapha* (418 metric tonnes) can be able to sustain an artisanal type of fishery which can nevertheless be expected to meet the demand of the domestic market. The benthic community of the sandy beach studied shows low and constant species richness and biomass values during the year. The two littoral seagrass beds communities show a notable stability of structure and organization, even during high temperatures and important rains. *G. tumidum* and *A. scapha* have not an important role in the whole systems, in which benthic microflora is the energy source. The two coastal systems are in excess considering the energy, suggesting an important flow of organic material to the lagoon.

KEYWORDS : Tropical, New Caledonia, Intertidal, Bivalve, *Atactodea*, *Gafrarium*, *Anadara*, Stock, Ecology, Biology, Populations dynamics, Macrofauna, Trophic organization, Energy flow.

INTRODUCTION

En milieu tropical, les bivalves littoraux des substrats meubles sont une ressource importante pour les populations humaines défavorisées, en protéines et par les revenus qu'ils procurent. Beaucoup de pays dont la Chine, les Philippines, l'Indonésie, la Malaisie et l'Inde possèdent d'immenses zones littorales sur lesquelles les capacités de production maricole par récolte directe des bivalves ou par aquiculture semi-extensive sont énormes et loin d'être optimales (DAVY & GRAHAM, 1983). Pourtant, rares sont encore les études traitant des bivalves tropicaux et des peuplements macrobenthiques dont ils font partie.

Ce travail a été mené en Nouvelle-Calédonie où les bivalves littoraux ont représenté, par le passé, une part importante de l'alimentation des populations mélanésiennes. De nos jours, ils font encore l'objet d'une pêche à pied à basse mer mais celle-ci est devenue récréative. Les stocks sont pourtant réputés abondants. Il existe par ailleurs une demande non négligeable concernant les produits de la mer et plus particulièrement les bivalves, et il est apparu judicieux aux Structures Professionnelles et aux Autorités de la Nouvelle-Calédonie de définir les termes d'une mise en exploitation rationnelle des stocks locaux afin de les mettre en valeur.

Nous nous sommes plus particulièrement intéressés à trois espèces de bivalves, *Atactodea striata* (Mesodesmatidae), *Gafrarium tumidum* (Veneridae) et *Anadara scapha* (Archiidae). Ces espèces sont récoltées à des fins alimentaires dans de nombreux pays de la Province Indo-Pacifique mais n'ont, à notre connaissance, pas encore été étudiées. En Nouvelle-Calédonie, elles sont les seules à être parfois rencontrées sur les marchés locaux où elles bénéficient d'une "valeur alimentaire traditionnelle".

Dans une première partie, après une description générale de la Nouvelle-Calédonie, nous rappellerons de manière succincte les études passées et actuelles menées sur le lagon calédonien. Nous préciserons aussi l'intérêt général de nos travaux et les connaissances préalables concernant les bivalves de Nouvelle-Calédonie. Nous décrirons ensuite plus spécifiquement les espèces qui forment le centre d'intérêt de cette thèse, puis les sites choisis pour l'étude des bivalves.

Dans une seconde partie, nous rechercherons les facteurs de l'environnement influant sur la répartition spatiale des bivalves. La connaissance de tels facteurs est en effet nécessaire à la gestion des stocks naturels et à la mise au point de techniques d'élevage semi-extensif. Nous étudierons aussi la reproduction des trois espèces, puis la croissance et la mortalité de *G. tumidum* et d'*A. scapha*. Nous décrirons ensuite les caractéristiques instantanées des populations (densités et biomasses), afin de préciser si l'état actuel des stocks peut justifier l'ouverture d'une pêche. Enfin, nous mettrons en oeuvre pour *G. tumidum* et *A. scapha* les modèles de dynamique des populations pour proposer une première estimation de la production à l'équilibre d'une pêcherie.

Dans une troisième partie, nous nous intéresserons plus généralement aux peuplements macrobenthiques littoraux associés aux bivalves. La structure et l'organisation des peuplements au cours d'un cycle annuel seront précisées, ainsi que leur fonctionnement global et le rôle qu'y jouent les bivalves. D'une manière générale en milieu tropical, des travaux de ce type n'ont que rarement été menés, malgré l'importance considérable des zones littorales tant sur un plan biologique qu'économique.

PREMIERE PARTIE : GENERALITES

**LA NOUVELLE-CALEDONIE ET LE LAGON SUD-OUEST :
TRAVAUX ENTREPRIS, ESPECES ETUDIEES ET
SITES D'ETUDES**

**TABLE DES MATIERES DE
LA PREMIERE PARTIE**

	Pages
1. LA NOUVELLE-CALEDONIE : PRESENTATION GENERALE	11
1.1. Situation géographique	11
1.2. L'île principale ou "Grande Terre"	11
1.2.1. Géologie et orologie	11
1.2.2. Climatologie	13
1.2.3. Hydrographie	14
2. COMPLEXES RECIFAUX ET LAGONAIRES EN NOUVELLE-CALEDONIE	15
2.1. Présentation générale	15
2.2. Le lagon sud-ouest	16
2.2.1. Hydrodynamisme et hydrologie	16
2.2.2. Le benthos du lagon sud-ouest : historique et travaux actuels	17
3. ETUDES ENTREPRISES DANS LE PRESENT TRAVAIL	20
3.1. Structure générale et localisation géographique des substrats meubles sur le littoral de la "Grande Terre"	20
3.2. Les bivalves des substrats meubles littoraux	21
3.2.1. Intérêt général des études sur les bivalves en milieu tropical	21
3.2.2. Connaissances préalables sur les bivalves de Nouvelle-Calédonie	23
3.2.3. Présentation des espèces étudiées	24
4. PRESENTATION DES SITES D'ETUDE DES BIVALVES	27
4.1. Introduction	27
4.2. Matériel et méthode	27
4.3. Résultats	31
4.3.1. Caractéristiques générales des sites	31
4.3.2. Température, salinité et climatologie durant la période de l'étude	33
4.3.3. Sédimentologie	38
4.3.4. Chlorophylle microphytobenthique	43
4.4. Discussion et conclusions	45

1. PRESENTATION GENERALE DE LA NOUVELLE-CALEDONIE

1.1. Situation géographique

Le Territoire de Nouvelle-Calédonie est compris entre les longitudes 161°E, 167°E et les latitudes 18°S, 23°S, si l'on exclut les plateaux coralliens des Chesterfield et de Bellona à l'ouest, et deux îlots volcaniques, Matthew et Hunter, à l'est (figure 1).

L'île principale, appelée la "Grande Terre", mesure 400 km de long pour une largeur moyenne de 50 km. Sa superficie est de 16900 km².

Les proches dépendances de la "Grande Terre" sont par ordre d'importance croissante:

- l'île des Pins (au sud) et les îles Belep (au nord) qui font partie de l'île principale,
- les îles Loyauté (Ouvéa, Lifou et Maré), à l'est, qui sont des îles volcaniques.

1.2. L'île principale ou "Grande Terre"

1.2.1. Géologie et orologie

L'île principale est une partie émergée de la ride de Norfolk, qui prolonge la Nouvelle-Zélande vers le nord-ouest. Cet ensemble, à l'origine accolé au continent australien, s'en est détaché au début de l'ère tertiaire à la suite de l'ouverture de la mer de Tasman. Actuellement située sur la partie orientale de la plaque indo-australienne, la "Grande Terre" a subi durant son histoire de nombreux mouvements tectoniques qui ont provoqué son soulèvement par rapport aux îles Loyauté (PARIS, 1981; CABIOCH, 1988).

La "Grande Terre" est constituée par une étroite chaîne montagneuse d'orientation nord-ouest-sud-est, d'altitude moyenne de 1100 mètres. Cette chaîne montagneuse est fortement déportée vers l'est, ce qui induit une dissymétrie nette entre le côté oriental, abrupt, aux vallées encaissées, et le côté occidental, aux longs versants terminés par des plaines côtières larges (DANDONNEAU *et al.*, 1981).

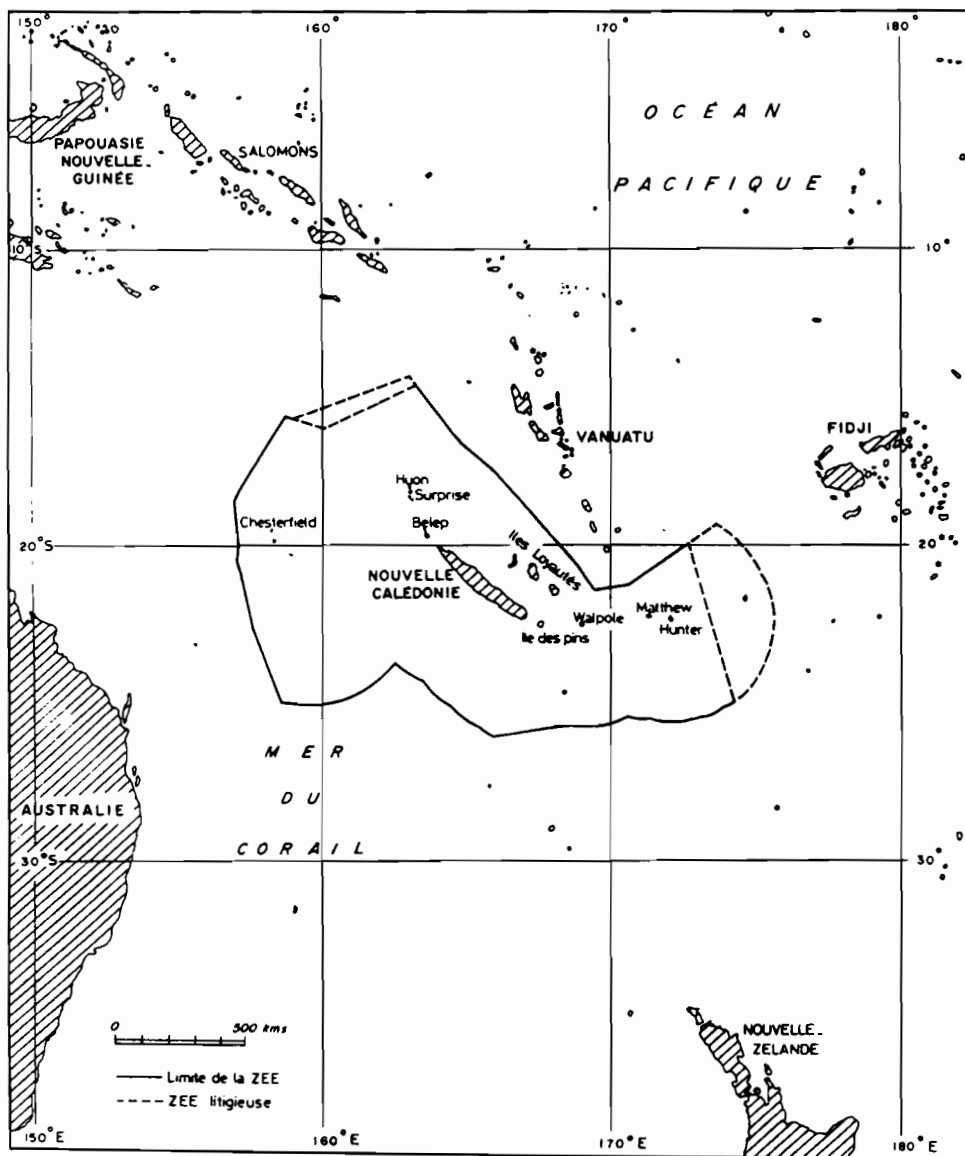


Figure 1.- La Nouvelle-Calédonie et ses dépendances : carte géopolitique.

1.2.2. Climatologie

La Nouvelle-Calédonie est située juste au nord du tropique du Capricorne, dans le courant des alizés. Son climat relativement tempéré est qualifié de "tropical océanique". Les variations annuelles conjuguées de la ceinture anticyclonique subtropicale, au sud, et de la zone intertropicale de convergence, au nord, déterminent au cours de l'année deux saisons : l'été austral de novembre à avril et l'hiver austral de mai à septembre. Ces deux longues saisons sont séparées l'une de l'autre par deux courtes périodes de transition (DANDONNEAU *et al.*, 1981).

En Nouvelle-Calédonie, la température moyenne est comprise entre 22 et 24 °C, avec un maximum en février (25 à 29 °C) et un minimum en juillet (18 à 21 °C). Les alizés d'est à sud-est constituent le régime dominant des vents. Leur vitesse moyenne varie entre 8 et 15 noeuds. Ils soufflent toute l'année mais se renforcent au début et en fin de saison chaude; ils dépassent alors fréquemment 20 noeuds l'après-midi. Ils affectent surtout le lagon sud-ouest dans son grand axe. Durant l'hiver austral, des coups de vent du secteur ouest peuvent dépasser 40 noeuds pendant quelques heures. Par leurs effets, ils remettent en suspension les sédiments meubles des fonds des baies de la côte ouest.

La moyenne des précipitations à Nouméa est de l'ordre de 1020 mm/an pour la période 1956-1975. Les mois de saison chaude ont la pluviométrie la plus forte, en raison du passage de nombreuses dépressions tropicales en cette saison. On observe toutefois une forte variabilité interannuelle des précipitations liée à la climatologie du Pacifique Occidental : les années où El Nino-Southern Oscillation (ENSO) est présent voient en effet l'absence ou la rareté des dépressions tropicales et sont le siège d'une sécheresse prolongée dans tout l'Ouest Pacifique, et plus particulièrement en Nouvelle-Calédonie (R. LEBORGNE, com. pers.). La Nouvelle-Calédonie jouit généralement d'une période sèche au printemps austral.

La répartition spatiale des précipitations (figure 2) montre une dissymétrie accusée entre l'est et l'ouest du territoire, dissymétrie induite par la disposition de la chaîne centrale, alliée au régime des vents dominants. Ainsi, la côte est, au vent, enregistre des hauteurs pluviométriques annuelles qui sont le double de celles de la côte ouest, sous le vent.

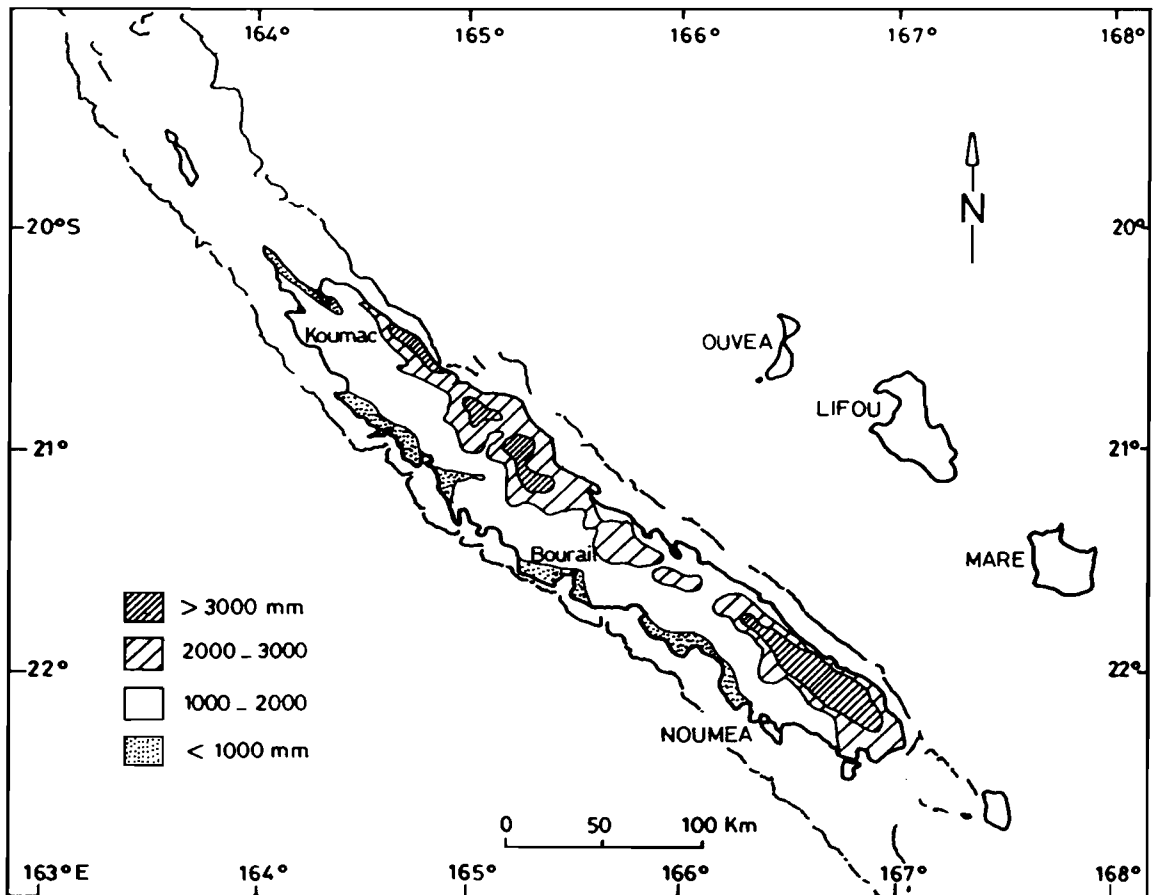


Figure 2.- Esquisse pluviométrique de la "Grande Terre", d'après CHEVILLON (1990).

1.2.3. Hydrographie

A l'exception des deux rivières Diahot, au nord, et Yaté, au sud, le réseau hydrographique est organisé perpendiculairement à l'axe de l'île. Les cours d'eau sont insérés entre des chaînons secondaires qui descendent de part et d'autre de la chaîne centrale. Les très nombreuses rivières de la côte est sont bien alimentées; elles s'écoulent dans des cours étroits et aboutissent soit en chutes ou cascades, soit en très larges embouchures (Tchamba, Tiwaka, Hienghene). Sur la côte ouest, les rivières sont groupées en éventail et convergent en général vers de grandes baies en un cours sinueux se terminant par une zone deltaïque souvent bordée de mangroves.

2. COMPLEXES RECIFAIUX ET LAGONAIRES EN NOUVELLE-CALÉDONIE

2.1. Présentation générale

La "Grande Terre" de Nouvelle-Calédonie, l'île des Pins et les îles Belep, sont bordées par une très longue barrière récifale d'environ 1600 km de long qui délimite un grand lagon de superficie globale de 23400 km² (figure 3). Ce lagon est subdivisé en plusieurs entités géographiques et morphologiques distinctes (TESTAU & CONAND, 1983; DEBENAY, 1985), la partie sud-ouest ayant été, du fait de sa facilité d'accès depuis Nouméa, la plus étudiée. Notre travail a porté sur la partie sud-ouest de la "Grande Terre". Aussi, nous décrivons de manière succincte les connaissances concernant le lagon sud-ouest, ainsi que les travaux actuels ayant trait à son benthos.

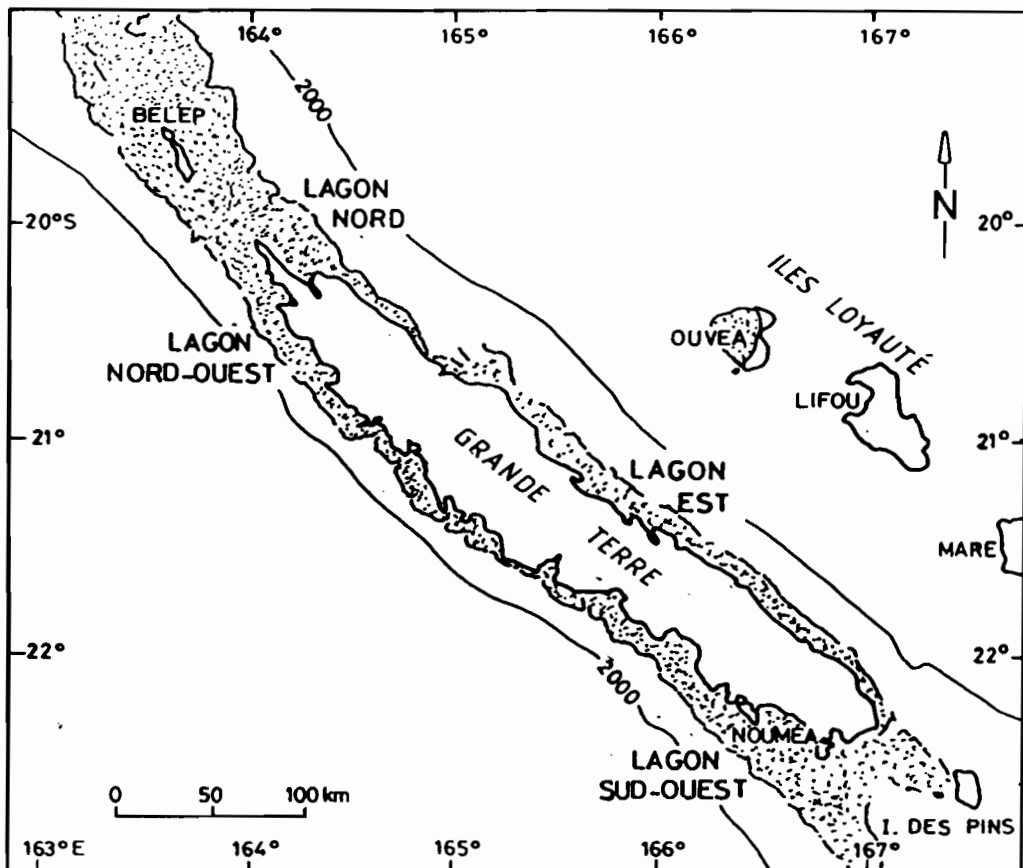


Figure 3.- Le complexe récifal et les lagons néo-calédoniens.

2.2. Le lagon sud-ouest

Nous retiendrons simplement sur le plan géomorphologique que le lagon sud-ouest est assez large et relativement peu profond (21 m en moyenne). Le lagon est parsemé d'îles et de récifs variés et ses fonds, qui présentent une continuité avec les plaines côtières, sont entrecoupés de vallées sous-marines s'ouvrant par les passes (DEBENAY, 1985).

2.2.1. Hydrodynamisme et hydrologie

Dans le lagon sud-ouest, la marée est de type semi-diurne à inégalité diurne. Le marnage n'excède pas 1.5 m, les pleines mers et les basses mers pouvant être respectivement de 1.6 et 0.1 m en période de vives-eaux, et de 1.1 et 0.8 m en période de mortes-eaux. Ces hauteurs théoriques sont définies pour des conditions climatologiques moyennes (absence de vent et pression atmosphérique de 1013 hpa). L'onde de marée arrive par le sud-est (JARRIGE *et al.*, 1975) et une éventuelle présence des alizés de sud-est favorise la propagation de l'eau au flot et s'oppose à son évacuation au jusant; par ailleurs, une baisse de pression atmosphérique de 10 hpa peut entraîner une élévation du niveau marin de 10 cm (ROUGERIE, 1986). Les hauteurs d'eau réellement observées dans le lagon et sur le bord de la côte sont donc la résultante de plusieurs phénomènes : coefficient de marée, direction et force du vent, pression atmosphérique.

La courantologie du lagon sud-ouest a été étudiée par JARRIGE *et al.* (1975) et ROUGERIE (1981, 1986). Le transport des eaux se fait généralement du sud-est au nord-ouest, parallèlement au rivage. Lorsque le vent est nul ou faible, les mouvements de la masse d'eau suivent l'alternance flot-jusant. En revanche, par fort alizé, la rotation des courants d'une marée sur l'autre ne s'observe plus. A marée montante, il se produit une accumulation d'eau à la côte; cet excès est alors évacué par un contre-courant de fond dirigé vers les passes. Dans le but de préciser les connaissances acquises, une modélisation numérique de la courantologie générale a été entreprise ces trois dernières années (P. DOUILLET, com. pers.). Les masses d'eaux ont été étudiées en tant que véhicules des éléments dissous et particuliers. Les modèles estimés permettront de préciser les trajectoires et la dispersion de divers éléments (polluants, nutriments, plancton) à travers les eaux lagunaires.

L'eau de mer, qui pénètre dans le lagon par-dessus la barrière récifale ou par les passes, subit, au cours de son transit dans ce milieu peu profond, des modifications liées d'une part aux

apports des rivières (eau douce, éléments minéraux dissous, particules terrigènes) et, d'autre part, à l'action de l'atmosphère par évaporation et échanges thermiques (DANDONNEAU *et al.*, 1981). De plus, les remontées d'eaux profondes par "endo-upwelling" qui pourraient se produire à travers la structure poreuse du récif barrière (ROUGERIE & WAUTHY, 1986), permettraient un éventuel enrichissement des eaux du lagon en sels nutritifs. L'ensemble de ces modifications explique la spécificité hydrologique des eaux lagunaires par rapport aux eaux océaniques environnantes (DANDONNEAU *et al.*, 1981).

2.2.2. Le benthos du lagon sud-ouest : historique et travaux actuels

Dès la fin du XIX^{ème} siècle, les organismes benthiques du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie ont fait l'objet d'études taxinomiques. Plus récemment, les travaux de SALVAT (1964) ont permis d'acquérir une meilleure connaissance de la macrofaune benthique des substrats meubles de la baie de Saint-Vincent; PLAZIAT (1974) s'est intéressé aux mollusques des mangroves; THOMASSIN (1981) et PICARD *et al.* (1981) ont décrit la faune benthique des différents types de substrats lagunaires et littoraux; LEDOYER (1984 a et b) en a étudié la faune vagile (amphipodes et carides des herbiers de phanérogames marines notamment). EMIG & THOMASSIN (B. THOMASSIN, com. pers.) ont par ailleurs précisé la distribution des phoronidiens et des lingules sur les substrats meubles et GOUT (1991) a décrit les peuplements sablo-vaseux du lagon et l'influence des apports terrigènes.

En 1984, l'initiation par le centre ORSTOM de Nouméa du programme "LAGON" a permis une continuation des travaux sur le benthos. Les récoltes et prélèvements en plongée, les dragages et les prélèvements à la benne ont été poursuivis. A partir de ces prélèvements, des études quantitatives (GARRIGUE, 1985; CHARDY *et al.*, 1987) et qualitatives (RICHER de FORGES *et al.*, 1987) du benthos ont été menées; ainsi, CHARDY *et al.* (1988) ont mis en évidence dans le lagon sud-ouest trois grands types de peuplements benthiques correspondant aux trois grands types de substrats meubles reconnus par SALVAT (1964), THOMASSIN (1981) et DEBENAY (1985): (1) les fonds envasés, (2) les fonds de sable gris, (3) les fonds de sable blanc (figure 4). L'activité microbienne dans ces sédiments a fait l'objet d'analyses dès 1981 (B. THOMASSIN, com. pers.). CHARDY & CLAVIER (1988a) ont défini la répartition des

biomasses des différents groupes trophiques du macrobenthos en fonction de ces types de fond et BOUCHER & CLAVIER (1990) ont estimé leurs métabolismes respectifs par des mesures de consommation d'oxygène et de flux de composés azotés à l'interface eau-sédiment.

Parallèlement, des travaux ont consisté en une modélisation des flux d'énergie dans le lagon. Les quantifications de la production primaire pélagique et des flux verticaux de carbone organique particulaire ont permis à CHARDY & CLAVIER (1988b) de définir un premier modèle de fonctionnement concernant les principaux flux d'énergie entre les compartiments fonctionnels du lagon (figure 5). Ces auteurs ont ainsi conclu à l'importance dans le système lagunaire des apports allochtones de matière; le rôle prépondérant joué par le compartiment des décomposeurs a par ailleurs été mis en évidence.

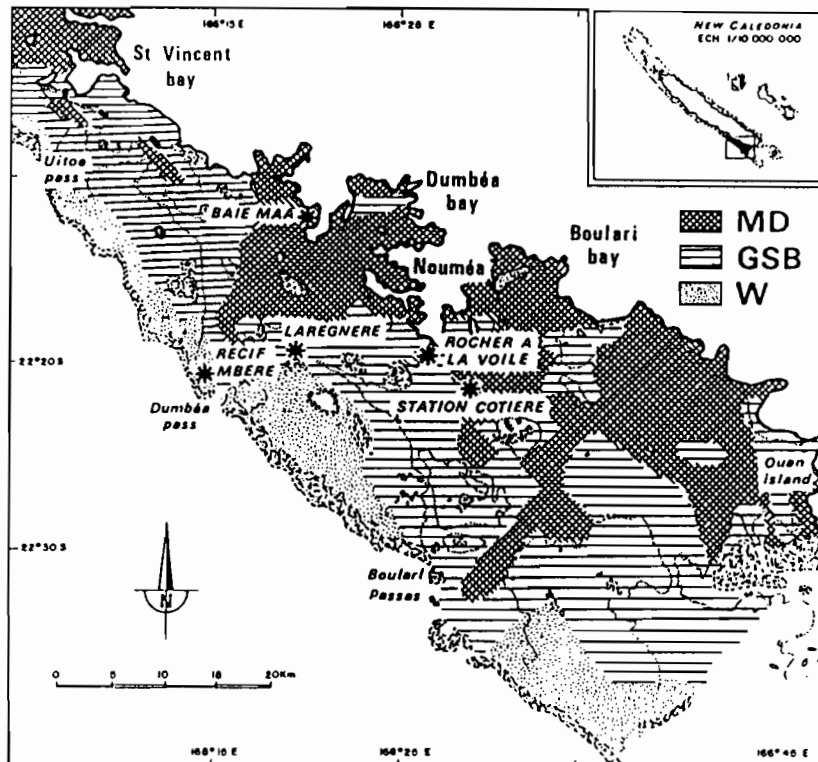


Figure 4.- Principaux types de fonds dans le lagon sud-ouest (d'après CHARDY *et al.*, 1988).

Ces études fondamentales, nécessaires à la compréhension du fonctionnement global du système lagunaire, ont été couplées à des études finalisées, selon la vocation de l'ORSTOM d'aide au développement et à la gestion des ressources. Ainsi, certains organismes benthiques d'intérêt économique dont le trocas *Trochus niloticus* (BOUR *et al.*, 1982; BOUR, 1988), les pectinidés (BUESTEL *et al.*, 1986; CLAVIER & LABOUTE, 1987; BALSAX, 1988; CLAVIER, 1991), diverses holothuries (CONAND, 1981, 1988) et le crabe de palétuviers *Scylla serrata* (DELATHIERE, 1990) ont fait l'objet de programmes de recherches spécifiques. Les travaux exposés dans cette thèse font partie de ce type d'étude; ils ont été entrepris sur la zone de balancement des marées de la côte sud-ouest de la "Grande Terre".

COMPARTIMENTAL FLOW DIAGRAM
of the S.W Lagoon of New Caledonia

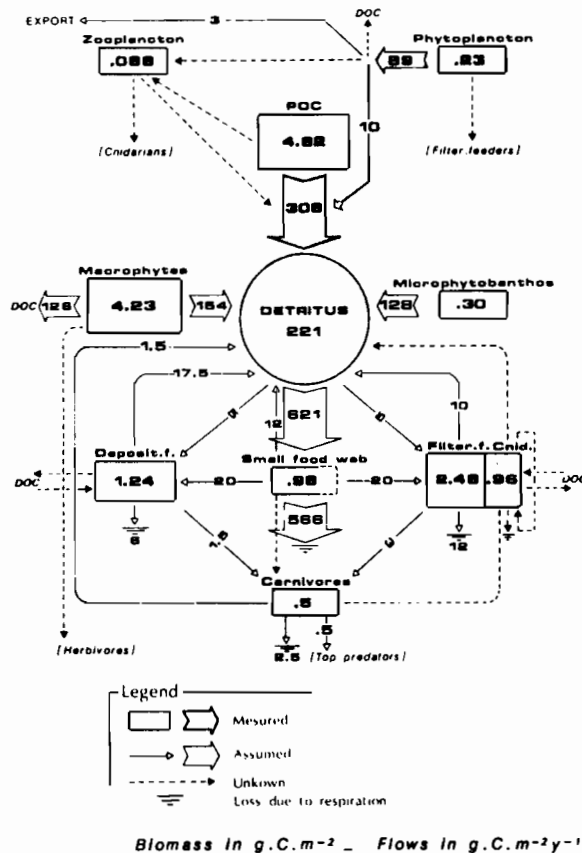


Figure 5.- Principaux flux d'énergie dans le lagon sud-ouest (d'après CHARDY & CLAVIER, 1988b).

3. ETUDES ENTREPRISES DANS LE PRESENT TRAVAIL

Le présent travail a consisté à étudier : (1) l'écologie, la biologie et la dynamique des populations des principaux bivalves des substrats meubles littoraux et (2) la dynamique des peuplements macrobenthiques qui leur sont associés. Pour des raisons pratiques, nos travaux ont uniquement porté sur le sud-ouest de la "Grande Terre". Un repérage des différents types de substrats meubles composant le littoral, puis une définition des espèces de bivalves rencontrées sur ces substrats, ont donc été un préalable indispensable au démarrage de nos travaux.

3.1. Structure générale et localisation géographique des substrats meubles sur le littoral de la "Grande Terre"

D'une manière générale, peu d'études ont été publiées sur les substrats littoraux de Nouvelle-Calédonie. PICARD *et al.* (1981) ont montré l'existence de trois types géomorphologiques de substrats meubles sur la zone de balancement des marées : (1) les levées détritiques, (2) les grèves sableuses et (3) les sédiments de mangroves et de marais salés. Nous avons pour notre part séparé plus simplement le domaine intertidal en (1) les plages de sable, (2) les zones sablo-vaseuses plus ou moins recouvertes de végétation et (3) les mangroves. Nos plages de sable se sont avérées correspondre à l'étage médiolittoral des grèves sableuses de PICARD *et al.* (1981), la partie infralittorale de celles-ci ayant été regroupée avec les levées détritiques sous la dénomination globale de zones sablo-vaseuses.

Les anciens travaux de bathymétrie effectués dans les lagons par le Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM) fournissent quelques indications sur la localisation respective des différents substrats. La présence d'un récif frangeant près du littoral a souvent gêné la cartographie de la zone côtière. Les récentes cartes marines du SHOM fournissent une localisation des différents types sédimentaires sur le littoral, mais ces cartes ne recouvrent pour l'instant qu'une faible partie du milieu lagonaire. Les cartes terrestres de l'Institut Géographique National donnent, elles aussi, quelques précisions sur la nature sédimentaire des côtes mais de manière fragmentaire. Nous nous sommes donc attachés à cartographier les substrats meubles de la zone de balancement des marées de la côte sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, notamment afin de pouvoir procéder aux estimations des stocks naturels de bivalves.

3.2. Les bivalves des substrats meubles littoraux

3.2.1. Intérêt général des études sur les bivalves en milieu tropical

Les mollusques bivalves sont une ressource marine importante dans tous les pays côtiers, et plus particulièrement dans les pays à forte démographie. En Chine par exemple, la production annuelle des bivalves (2×10^5 tonnes de chair fraîche) constitue 43% de la production maricole (DAVY & GRAHAM, 1983). Certaines familles, comme les ostréidés, les pectinidés et dans une moindre mesure, les mytilidés et les arciidés, font l'objet d'une exploitation et/ou d'une aquiculture depuis de nombreuses années. Contrairement aux espèces récoltées ou élevées en milieu infralittoral, pour lesquelles l'utilisation de moyens navigants s'avère nécessaire, les bivalves et certains brachiopodes littoraux représentent pour les habitants des pays en voie de développement une source de protéines à bon marché, servant d'appoint lorsque les activités de pêche ne peuvent avoir lieu. La récolte des organismes ne nécessite qu'un matériel rudimentaire et elle est souvent pratiquée par les femmes et les enfants. Par ailleurs, l'exportation des coquilles en vue d'une production industrielle de chaux est une activité rentable, pouvant générer, comme aux Philippines ou en Inde, des bénéfices substantiels (DAVY & GRAHAM, 1983). Enfin, certaines espèces sont importantes économiquement, dans la perliculture, et à un degré moindre, pour l'industrie des bijoux.

D'une manière générale, la demande en protéines à moyen ou long terme sera croissante, notamment en Asie du sud-est; beaucoup de pays de cette région ont favorisé le développement de l'aquiculture des bivalves par la création de structures d'exploitations artisanales à finalité économique. Ces pays sont bordés par d'immenses vasières littorales sur lesquelles la culture semi-extensive, par récolte du naissain puis transplantation en milieu vierge, se révèle relativement aisée et peu onéreuse. Pourtant, nombreux sont les planificateurs qui regrettent le manque d'études fondamentales concernant les bivalves tropicaux.

Ceux-ci sont un maillon important des chaînes alimentaires des milieux côtiers. Une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes littoraux doit donc s'accompagner d'études spécifiques concernant la biologie des bivalves, notamment lorsque ceux-ci représentent le groupe pondéralement dominant. Par ailleurs, les périodes de ponte, de fixation du naissain, les préférences des juvéniles et des adultes quant à la nature du substrat, sont des don-

nées importantes à considérer dans le cas d'espèces faisant l'objet de transplantations. Certains paramètres, comme la croissance et la mortalité, sont, de plus, essentiels à connaître si l'on veut arriver à une meilleure gestion des stocks naturels.

En Nouvelle-Calédonie, ces problèmes se posent d'une manière différente. Les bivalves de la zone de balancement des marées ont de tout temps constitué une ressource alimentaire pour les populations humaines littorales, comme l'atteste la présence d'importants amas de coquilles à proximité d'anciens emplacements de tribus (GIFFORD & SHUTLER, 1956). LO-CARD (1896) précise d'ailleurs à ce sujet : "... Si les Néo-Calédoniens ont fait ou font encore entrer dans leur alimentation pour une si large part les mollusques de toutes sortes, c'est, sans doute, plus encore par nécessité que par goût. Avant l'arrivée des européens, ils étaient privés de la plupart des ressources comestibles qui commencent aujourd'hui à ce répandre chez eux. L'absence de tout animal domestique ou sauvage devrait nécessairement les astreindre à tirer le plus utile parti des faibles ressources que la terre ou la mer pouvaient leur fournir...". Outre leur intérêt dans l'alimentation, les bivalves ont fourni, par l'intermédiaire de leurs coquilles, des outils (racloirs, grattoirs, polissoirs, couteaux), et dans une moindre mesure des objets de parure ou des insignes de pouvoir.

Actuellement, différents paramètres restreignent les activités de pêche sur les bivalves des substrats meubles en Nouvelle-Calédonie. Depuis quelques dizaines d'années, l'approvisionnement en produits de substitution est devenu de plus en plus facile. Par ailleurs, le développement de l'élevage bovin sur la côte ouest de la "Grande Terre" a conduit à une "privatisation" des terres, et donc une diminution du libre accès au littoral. Enfin, les bivalves des substrats meubles sont caractérisés par une faible valeur marchande, par rapport d'une part aux espèces rencontrées sur les substrats durs (ostréidés et tridacnidés) et d'autre part, aux autres produits de la mer faisant l'objet d'une exploitation (poissons, trocas ou holothuries). Pourtant, il existe en Nouvelle-Calédonie une demande non négligeable concernant les bivalves : en 1989, le Territoire a importé 173 tonnes de bivalves dont 115 tonnes d'ostréidés et 18.1 tonnes de vénérédés et de mésodesmatidés (Anonyme, 1990). C'est donc pour tenter de mettre en valeur les stocks locaux des lamellibranches les plus communs sur les substrats meubles, et préciser ainsi la faisabilité de la création d'une structure d'exploitation artisanale, qu'un programme de recherche, dont les résultats sont exposés dans ce mémoire, a été engagé.

3.2.2. Connaissances préalables sur les bivalves de Nouvelle-Calédonie

En Nouvelle-Calédonie, les bivalves et en particulier les espèces de la zone de balancement des marées, n'ont fait l'objet que de très peu de travaux. Ainsi, sur les 483 publications ayant trait aux mollusques recensées par RICHER de FORGES *et al.* (1989), seulement 27 concernent au moins en partie les bivalves. Parmi ces 27 publications, 12 sont des études paléontologiques sur des espèces du Crétacé ou du Jurassique et 9 sont d'anciens traités de systématique. Le faible nombre des travaux entrepris sur les bivalves est étonnant, compte tenu du fait que, d'après BOUCHET (1979), la Nouvelle-Calédonie recèle environ 1200 espèces de lamelli-branches dont certains sont importants économiquement.

Parmi les études en notre possession, le travail de LOCARD (1896) fournit quelques indications sur les espèces littorales ramassées au début du siècle par les mélanésien. Cet auteur cite ainsi *Lucina exasperata*, "dont la chair est fort recherchée", et d'autres genres de bivalves parmi lesquels *Tapes*, *Ostrea*, *Modiolus*, *Arca* et *Cardium*. GIFFORD & SHUTLER (1956) ont procédé en Nouvelle-Calédonie à des recherches archéologiques. Ils trouvent ainsi, à l'emplacement d'anciennes tribus mélanésiennes, des amas de coquilles comportant environ 100 espèces différentes, vraisemblablement ramassées sur le littoral et consommées par les populations locales. GIFFORD & SHUTLER (1956) précisent toutefois que les déterminations taxinomiques ne sont pas sûres; par ailleurs, la nomenclature de beaucoup de bivalves a depuis fait l'objet de révisions. Le travail de ces auteurs représente tout de même une intéressante base de départ pour la connaissance des lamelli-branches de la zone de balancement des marées de la Nouvelle-Calédonie. BOURRET (1968) a travaillé à la mise en place d'une exploitation ostréicole dans le nord de la "Grande Terre" et quelques informations fragmentaires concernant la biologie des espèces élevées (*Saccostrea* spp.) sont ainsi disponibles. PLAZIAT (1974), lors de son étude de la faune malacologique de plusieurs mangroves, a souligné la quasi-absence des bivalves dans ce milieu; si l'on excepte les espèces de substrat dur, le groupe n'est en effet représenté dans les mangroves que par une seule espèce, *Polymesoda coaxans*, qui serait plutôt *P. sinuosa* (R. VON COSEL, com. pers.). WANTIEZ (1988) a récemment travaillé sur les bivalves littoraux des substrats meubles de la "Grande Terre"; cet auteur s'est plus particulièrement intéressé à deux espèces, *Atactodea striata* et *Gafrarium tumidum*, connues pour faire l'objet d'une pêche récréative de la part des calédoniens, et pouvant quelquefois être rencontrées sur les marchés locaux.

Ces deux bivalves, *A. striata* et *G. tumidum*, sont, semble-t-il, les espèces les plus couramment consommées; notre programme de recherche a donc eu pour but d'estimer la biomasse des stocks de ces deux espèces et de préciser leur écologie, leur biologie et la dynamique de leurs populations. De manière à mieux comprendre le milieu dans lequel vivent ces mollusques, la dynamique des peuplements macrobenthiques dont ils font partie a aussi été abordée. Cette démarche est inverse de celle des travaux classiques de bionomie benthique (HILY, 1976; RETIERE, 1979; DAUVIN, 1984) dans lesquels la description des peuplements, abordée préalablement, permet de mettre en évidence les populations principales qui sont ensuite l'objet de travaux spécifiques. Nous avons pour notre part axé nos travaux sur la dynamique des populations; l'étude des peuplements est alors intervenue en tant que complément. Après quelques observations préliminaires, il est apparu qu'une troisième espèce, *Anadara scapha*, semblait assez abondante sur la zone inférieure de balancement des marées; elle a également été étudiée.

3.2.3. Présentation des espèces étudiées

Dans le présent travail, nous nous sommes donc plus particulièrement intéressés à trois bivalves, *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* et *Anadara scapha*.

Atactodea striata (Gmelin, 1791), dénommé localement "clovisse", est un bivalve mésodesmatidé dont la taille maximale est d'environ 3 cm. La Famille des mésodesmatidés comprend de nombreux genres et espèces, toutes inféodées aux plages de sables à la manière des donacidés. Les mésodesmatidés ont fait l'objet récemment de révisions taxinomiques (BEU, 1972; BEU & de ROOIJ-SCHUILING, 1982). Ainsi, BEU (1972) a défini *Atactodea* comme un sous-genre appartenant au genre *Paphies*. Peu de travaux ont, à notre connaissance, concerné spécifiquement *A. striata*. En fait, de nombreux auteurs ont signalé *A. glabrata* et *Mesodesma glabrata*. ABBOTT & DANCE (1986) distinguent quant à eux *A. striata* Gmelin 1791 et *A. striata* forme *glabrata* Gmelin 1791. Nous avons donc conclu à une seule et même espèce entre *A. striata*, *A. glabrata* et *M. glabrata*. En Nouvelle-Calédonie, PICARD *et al.* (1981) et THOMASSIN (1981) ont signalé *A. striata* sur les plages de sable médiolittorales. Enfin, le travail de WANTIEZ (1988) a apporté des précisions sur la biologie et l'écologie de cette espèce.

Gafrarium tumidum Roding, 1798 est un bivalve de la Famille des vénérédés dont la taille maximale est de 4.5 cm. *G. tumidum* est localement connu sous la dénomination de "grissette". Il est signalé dans la Province Indo-Pacifique par de nombreux auteurs mais, à notre connaissance, la seule étude concernant spécifiquement *G. tumidum* est le travail d'ALAGARS-WAMI (1965) consacré à la présence de perles chez cette espèce. Des formations de ce type n'ont malheureusement pas été rencontrées dans les *G. tumidum* de Nouvelle-Calédonie... Sur la "Grande Terre", *G. tumidum* a été récolté par PICARD *et al.* (1981) et THOMASSIN (1981) au niveau des atterrissements littoraux sablo-vaseux. Enfin, WANTIEZ (1988) a précisé les relations de cette espèce avec le substrat.

Anadara scapha Meuschen, 1781 est un bivalve de la Famille des arcidés dont le nom vernaculaire en Nouvelle-Calédonie est "palourde". L'espèce atteint une taille de 6.5 cm. Elle a rarement été signalée dans la littérature. Toutefois LAMY (1904) et ROST & SOOT-RYEN (1955) précisent qu'*A. scapha* Meuschen pourrait être une variété d'*Anadara antiquata* (Linné, 1758). Nous avons donc considéré *A. scapha* et *A. antiquata* comme étant une seule et même espèce. *A. antiquata* a quant à lui été cité par de nombreux auteurs mais, d'une manière similaire à *A. striata* et à *G. tumidum*, cette espèce n'a fait l'objet que de très peu de travaux. TORAL-BARZA & GOMEZ (1985) ont toutefois étudié son cycle reproducteur aux Philippines. En Nouvelle-Calédonie, GIFFORD & SHUTLER (1956) ont signalé qu'*Arca scapha* était l'espèce la plus abondante dans les anciens amas coquilliers. Plus récemment, seul PLAZIAT (1974) a remarqué *A. antiquata* comme habitant des vasières littorales situées devant les mangroves de la côte sud-ouest de la "Grande Terre".

La figure 6 présente la répartition géographique générale des trois espèces, établie à partir de l'ensemble des documents en notre possession (tableau 1). D'une manière générale, *A. striata*, *G. tumidum* et *A. scapha* ont une dispersion très similaire, peuplant l'ensemble de la Province Indo-Pacifique des côtes africaines jusqu'au Pacifique sud-ouest. *A. scapha* présente toutefois une plus vaste dispersion, de la Mer Rouge aux îles Fidji.

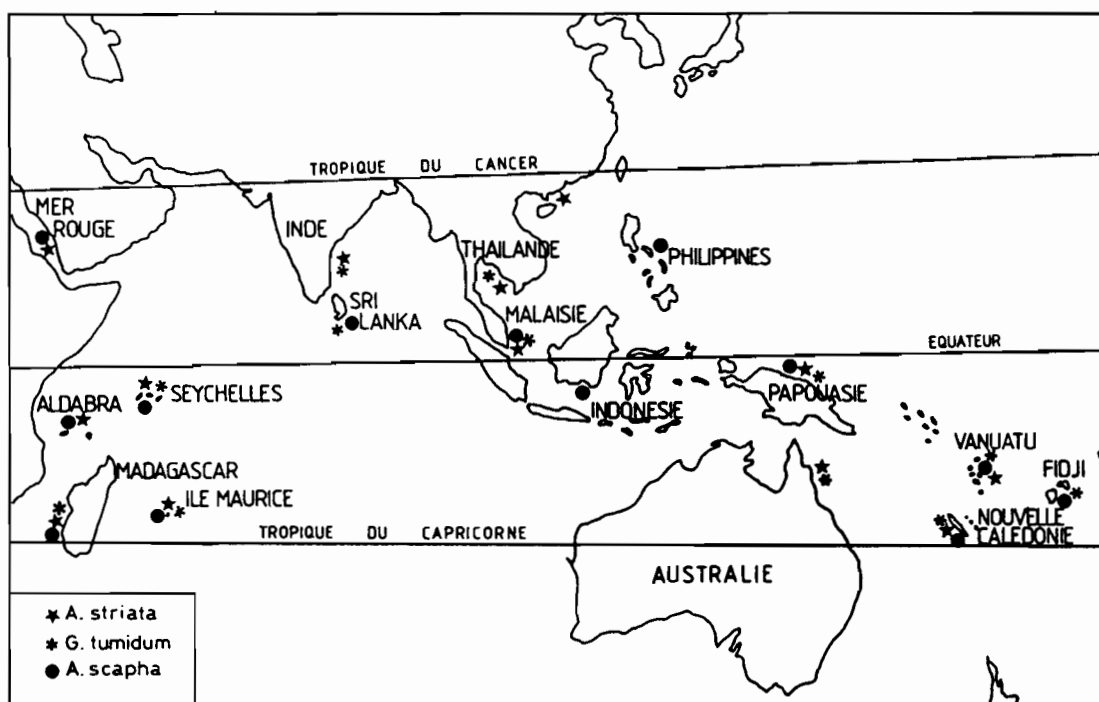


Figure 6.- Répartition géographique des 3 espèces étudiées, d'après l'ensemble des documents en notre possession.

Tableau 1.- Liste des signalisations d'*A. striata*, *G. tumidum* et *A. scapha* dans le monde.

Localisation géographique	Référence
Mer Rouge	LAMY, 1904, 1917; GRELET <i>et al.</i> , 1987
atoll d'Aldabra	HUGHES & GAMBLE, 1974
Madagascar	PICHON, 1962; THOMASSIN, 1978
Seychelles	ROST & SOOT-RYEN, 1955
île Maurice	de BAISSAC <i>et al.</i> , 1962
Sri Lanka	DAVY & GRAHAM, 1983
Inde	ALAGARSWAMI, 1965; NAYAR & RAO, 1985
Thaïlande	NIELSEN, 1976
Malaisie	PURCHON & PURCHON, 1981
Indonésie	DAVY & GRAHAM, 1983
Hong Kong	ANSELL, 1983a
Philippines	TORAL-BARZA & GOMEZ, 1985
Papouasie	SWADLING & CHOWNING, 1981
Australie NE	FISCHER, 1966; GIBBS, 1978
Nouvelle-Calédonie	PLAZIAT, 1974; PICARD <i>et al.</i> , 1981; THOMASSIN, 1981; WANTIEZ, 1988
Vanuatu	SOLEM, 1959
Fidji	DOUGHERTY, 1988

4. PRESENTATION DES SITES D'ETUDE

4.1. Introduction

Nous allons préciser les caractères généraux des sites choisis, pour l'étude de la biologie et de la dynamique des populations d'*Atactodea striata*, de *Gafrarium tumidum* et d'*Anadara scapha*, d'une part, et des peuplements macrobenthiques associés à ces bivalves, d'autre part. Pour chaque site, les expérimentations ont consisté en un suivi de la reproduction, de la croissance et de la mortalité des bivalves (cf. 2^{ème} partie), puis la structure, l'organisation et le fonctionnement des peuplements dont ils font partie ont été abordés (cf. 3^{ème} partie). Les variations temporelles de certains paramètres climatologiques et biotiques susceptibles d'influer sur la biologie des trois bivalves et, plus généralement, sur la biologie des différentes espèces composant les peuplements ont donc été recherchées dans le même temps; nous nous sommes tout d'abord intéressés à la température des eaux; leur salinité a aussi été précisée et mise en relation avec la pluviométrie. Ces facteurs environnementaux ont fait l'objet de relevés mensuels ou bimensuels. La granulométrie des substrats a par la suite été considérée. Enfin, nous avons précisé la richesse organique des sédiments, par l'estimation de leurs teneurs en matière organique et en chlorophylle microphytobenthique, indice de la nourriture des trois espèces plus particulièrement étudiées.

4.2. Matériel et méthodes

Le choix des stations d'échantillonnage repose sur plusieurs critères. Nous avons recherché en priorité des sites abritant une importante population de bivalves. Par ailleurs, nous avons sélectionné des sites d'accès relativement aisé, dans la mesure du possible non soumis aux perturbations anthropiques et situés le plus près possible de Nouméa, afin d'éviter de trop longs trajets.

Les niveaux bathymétriques ont été calculés par la règle des douzièmes à partir des coefficients de marée du SHOM, connaissant la hauteur d'eau et l'heure de la mesure. Les températures de l'eau de mer près du fond et de l'eau interstitielle (à environ 2 cm de profondeur) ont été mesurées à l'aide d'une thermosonde portable. Les moyennes mensuelles des tempéram-

res de l'air ont été fournies par le Service Météorologique de Nouvelle-Calédonie (SMNC). La salinité de l'eau de mer près du fond a été mesurée avec un salinomètre Atago. Les moyennes mensuelles des précipitations ont été fournies par le SMNC.

Les caractéristiques sédimentologiques des substrats ont été déterminées à partir d'échantillons d'environ 500 g, récoltés à la main sur 10 cm d'épaisseur. Les analyses granulométriques ont été effectuées selon le protocole classique décrit par WEYDERT (1976) et utilisé récemment en Nouvelle-Calédonie par CHEVILLON (1990). Le sédiment a été séché à l'étuve à 60 °C pendant 48 heures, puis pesé une première fois. Il a fait l'objet d'un tamisage humide et manuel sur un tamis de 63 µm de vide de mailles, afin d'éliminer la fraction dite "fine" (ou vase). Après un nouveau séchage, la fraction de taille supérieure à 63 µm, ou "fraction sableuse", a été pesée puis tamisée à sec dans une colonne granulométrique comportant des tamis de mailles 0.063, 0.25, 0.5, 1, 2.5 et 20 mm. Le poids du refus de chaque tamis a ensuite été déterminé par pesée, avec une précision de 0.01 g.

Les pourcentages des différentes fractions sédimentaires, c'est à dire les pourcentages de galets, graviers, sables grossiers, sables moyens, sables fins, sables très fins et vases (tableau 2) ont été calculés et les histogrammes de distributions de fréquences des fractions et les courbes cumulatives semi-logarithmiques ont été construits. Les mailles des tamis sont portées en abscisses logarithmique selon l'échelle phi (ϕ) de KRUMBEIN (1936, 1938). Elle correspond à une transformation des valeurs en mm par :

$$X(\phi) = (-\log_{10}(X_{mm})) / (\log_{10}(2))$$

Les valeurs en phi augmentent et la taille des particules diminue vers la droite du graphe. Les échantillons de sédiments ont été caractérisés par divers indices calculés sur la totalité des particules (fraction fine et fraction grossière) : la médiane ($Méd(\phi)$), la taille moyenne des grains ($Tm(\phi)$), le classement ($Cla(\phi)$), le triage ($Tri(\phi)$), l'asymétrie ($Asy(\phi)$), la normalité ($Nor(\phi)$) et l'hydrodynamisme ($Hyd(\phi)$). Ils sont définis comme suit :

$$Méd(\phi) = \phi_{50}$$

$$Tm(\phi) = (\phi_{16} + \phi_{50} + \phi_{84}) / 3$$

$$Cla(\phi) = (\phi_{75} - \phi_{25}) / 2$$

$$\text{Tri}(\phi) = [(\phi 84 - \phi 16)/4] + [(\phi 95 - \phi 5)/6.6]$$

$$\text{Asy}(\phi) = [((\phi 16 + \phi 84) - 2\phi 50) / 2(\phi 84 - \phi 16)] + [((\phi 5 + \phi 95) - 2\phi 50) / 2(\phi 95 - \phi 5)]$$

$$\text{Nor}(\phi) = (\phi 95 - \phi 5) / [2.44(\phi 75 - \phi 25)]$$

$$\text{Hyd}(\phi) = \text{Nor}(\phi) - \text{Cla}(\phi)$$

Les limites des classes des différents indices ont été décrites récemment par CHEVILLON (1990).

Tableau 2.- Limites et termes des fractions granulométriques théoriques; comparaison des échelles de WEYDERT (1976) et de WENWORTH (1922) (d'après CHEVILLON, 1990).

WEYDERT (1976)	(ϕ)	(mm)	WENWORTH (1922)
Petits blocs			Cobble
Galets	- 6	64	
Cailloux	- 4.32	20	
Gravelle	- 3.32	10	Pebble
Gravier	- 2.32	5	
Granule	- 2	4	
	- 1.32	2.5	Granule
Sable grossier	- 1	2	Very coarse sand
Sable moyen	0	1	Coarse sand
Sable fin	1	0.5	Medium sand
	2	0.25	Fine sand
Sable très fin	3	0.125	Very fine sand
Sablons	3.98	0.063	Coarse silt

L'origine organogène ou terrigène des sédiments a été précisée à partir de l'examen de leur teneur en carbonates. La quantité de carbonates a été déterminée sur la fraction fine, par décarbonatation acide au calcimètre Bernard selon la méthode décrite par CHAMLEY (1966). Pour les sédiments des plages, la teneur en fraction fine était trop faible. Le pourcentage de carbonates totaux a alors été calculé par décarbonatation acide selon la méthode dite des "insolubles" : un échantillon de sédiment sec de poids connu a été mis en contact avec du HCl en ex-

cès; il a ensuite été rincé afin d'éliminer les chlorures formés, puis séché et repesé. Le taux de matière organique du substrat a été évalué sur du sédiment sec par double pesée, avant et après passage au four à 550 °C pendant 3 h.

En ce qui concerne les paramètres biotiques, les teneurs en chlorophylle microphythobenthique ont été mesurées. Nous nous sommes intéressés à la chlorophylle a "brute", non dégradée, présente dans le sédiment. Pour cela, les concentrations en chlorophylle "a" fonctionnelle (Chl.a), utilisées comme un indice de la biomasse végétale du milieu considéré (PLANTECUNY, 1978), ont été estimées à l'aide d'un protocole mis au point par GARRIGUE & DIMATTEO (1991). Un certain nombre d'échantillons du premier centimètre de substrat a été prélevé avec une fréquence mensuelle ou bimensuelle pendant un cycle annuel sur les stations d'échantillonnage. Le sédiment, récolté à l'aide d'un carottier en matière plastique de surface 5.7 cm², a été conservé à l'abri de la lumière, puis congelé de retour au laboratoire.

Après lyophilisation, les pigments ont été extraits par 20 ml d'acétone à 90% à froid et à l'obscurité pendant 24 h. Les extraits ont été filtrés sur préfiltre Millipore et filtre GFC. Les densités optiques des filtrats obtenus ont été lues au spectrophotomètre à 750 et 665 nm, la lecture à 750 nm servant à corriger l'effet de la turbidité (STRICKLAND & PARSONS, 1972). Afin de transformer la chlorophylle en phéopigments, les filtrats ont ensuite été acidifiés à l'acide chlorhydrique 0.5 N jusqu'à une concentration de 0.003 moles/l, puis les densités optiques à 750 et 665 nm ont été lues à nouveau. Les concentrations Q, en chl.a et en phéopigments, ont été exprimées en mg par m² à partir de la relation :

$$Q = (C \times V) / S, \text{ avec}$$

C = concentration de pigment en mg par litre d'extrait,
V = volume (litre) d'acétone utilisé pour l'extraction,
S = surface (m²) du carottier,

et C est défini, d'après LORENZEN (1967), par :

$$C = \text{Chl.a} = A \times K \times (665o - 665a) / l, \text{ ou}$$

$$C = \text{Phéo} = A \times K \times [(R \times 665a) - 665o] / l, \text{ avec}$$

A = 11.0 = coefficient d'absorption de la Chl.a,

$K = 2.43$ = facteur destiné à rétablir la concentration en Chl.a à partir de la réduction d'absorption observée,
 665_0 = absorbance avant acidification,
 665_a = absorbance après acidification,
 $l = 1$ cm = largeur de la cuve optique,
 $R = 1.7$ = maximum du rapport d'acidification $665_0/665_a$ en absence de phéophytine.

Les éventuelles variations temporelles des teneurs en Chl.a ont été étudiées par des analyses de variance (ANOVA), après vérification, lorsque les échantillons à comparer présentaient des effectifs de taille égale, de l'homogénéité des variances par le test de Hartley (HARTLEY, 1962). Pour le site de Tomo, où les échantillons étaient de taille inégale, la non-normalité des distributions a été remarquée à l'aide du test de Shapiro & Wilk (SHAPIRO & WILK, 1965). Pour ce site, la transformation Log a été utilisée préalablement à l'ANOVA pour normaliser les données et homogénéiser les variances. Dans le cas de différences significatives entre les mois, les tests *a posteriori* de Welsch (WELSCH, 1977) ou de Tukey (TUKEY, 1977) ont été utilisés pour rechercher d'éventuels groupes de mois homogènes, les recommandations de SOKAL & ROHLF (1981) permettant de choisir le test en fonction de la nature et du nombre de données à tester.

4.3. Résultats

4.3.1. Caractéristiques générales des sites

Site à *Atactodea striata*

La plage de sable de Karikaté, située à environ 40 km de Nouméa (annexe 1), a été retenue pour l'étude d'*Atactodea striata* et du peuplement benthique associé à ce bivalve. Cette plage se trouve à la suite d'un grand lotissement privé du bord de mer et n'est théoriquement accessible que par les résidents. Entre le début de l'étage médiolittoral et la fin de l'étage supralittoral, la plage a une largeur de 10 m et une pente de l'ordre de 5%. D'orientation sud-ouest, elle est relativement bien protégée des houles et des vagues par la présence proche (120 m environ) d'un récif frangeant. En accord avec PICARD *et al.* (1981) et THOMASSIN (1981), *A. striata* a été rencontré dans la partie médiolittorale de la plage, entre le niveau des basses mers de mortes

eaux (+0.8 m) et le niveau des hautes mers de mortes eaux (+1.2 m). Les suivis mensuels de la population d'*A. striata* et du peuplement macrobenthique associé ont été menés de décembre 1989 à novembre 1990.

Site à *Gafrarium tumidum*

Gafrarium tumidum et le peuplement benthique qui lui est associé ont été étudiés sur l'atterrissement sablo-vaseux de Tomo, dans le fond de la baie sud de Saint-Vincent, à 60 km de Nouméa (figure 7 et annexe 1). La zone découvrante a une dimension totale de 300 x 300 m. Elle est accessible à marée basse par un sentier longeant le bord de mer, après une marche d'un km environ. Les suivis de la croissance et de la reproduction de *G. tumidum* ont été effectués entre juillet 1989 et juin 1990 au centre de la zone, dans un herbier de phanérogames (cf. 3^{ème} partie, à un niveau bathymétrique de +0.4 à +0.6 m découvrant lors des basses mers de grandes mortes-eaux. Le peuplement benthique a été échantillonné d'avril 1989 à avril 1990 (cf. 3^{ème} partie).

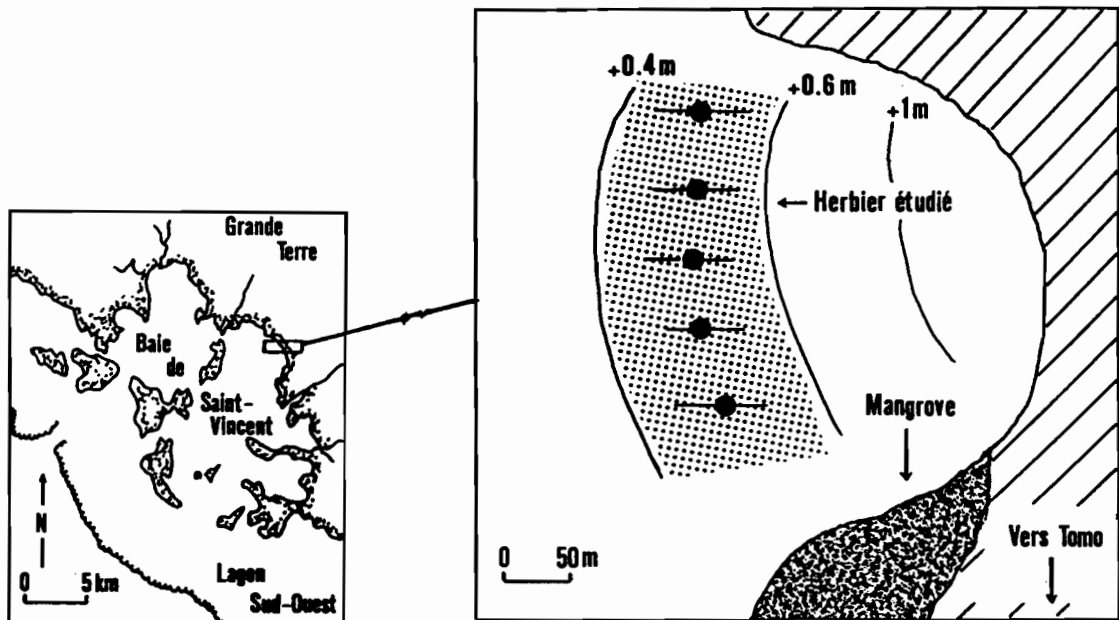
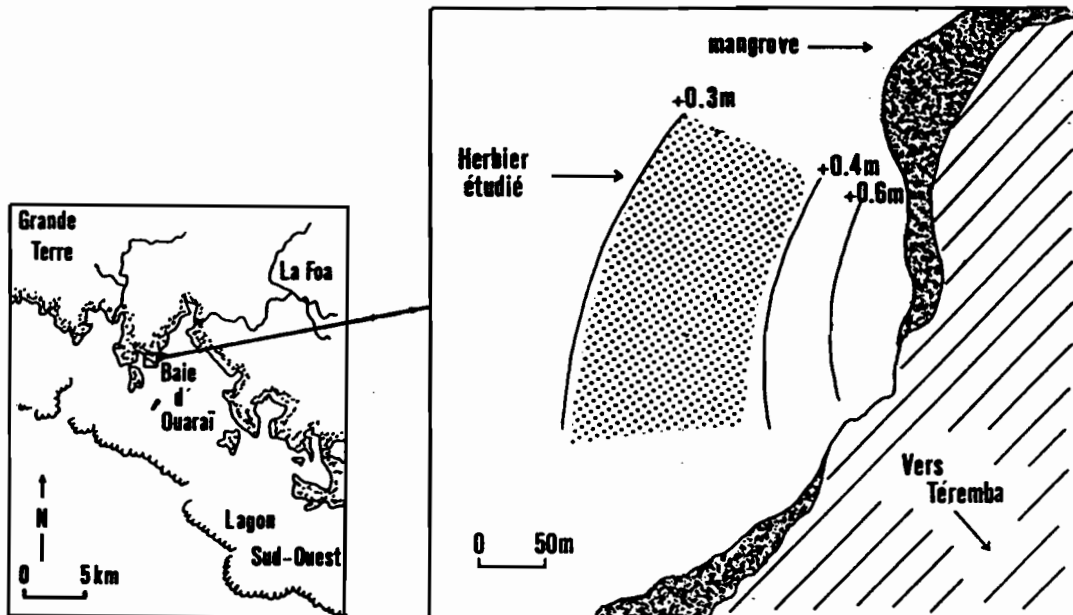


Figure 7.- Herbier de Tomo et position approximative des sites de prélèvement.

Site à *Anadara scapha*

Anadara scapha et le peuplement benthique associé ont été étudiés dans l'herbier de Térémba, à 110 km de Nouméa (figure 8 et annexe 1). Le site, localisé dans le fond de la baie de Déama, est directement accessible par un chemin en bon état, ouvert à tous. L'herbier, d'une dimension de 300 x 300 m, est situé dans la zone infralittorale découvrant en vives eaux, à un niveau bathymétrique de +0.4 à +0.3 m. Les suivis de la croissance et de la reproduction d'*A. scapha* ont été effectués dans la zone centrale de l'herbier, à environ 150 m du bord, de juillet 1989 à juin 1990. Le peuplement benthique a été échantillonné de juin 1989 à avril 1990.



4.3.2. Température, salinité et climatologie durant la période de l'étude

Les variations des températures de l'eau de mer et de l'eau interstitielle sur les trois sites d'étude sont présentées à la figure 9 (A, B et C). L'évolution des températures moyennes de l'air sous abri, pour l'ensemble des sites, est fournie à titre indicatif (figure 10). Les différentes courbes présentent une tendance similaire avec un profil plus tourmenté en milieu intertidal. L'amplitude thermique maximale enregistrée pendant l'année est de 8 à 10 °C. Les températures

les plus élevées (30 °C) se rencontrent de novembre à mars, durant l'été austral; les températures les plus basses (19 °C) sont notées en juillet et août.

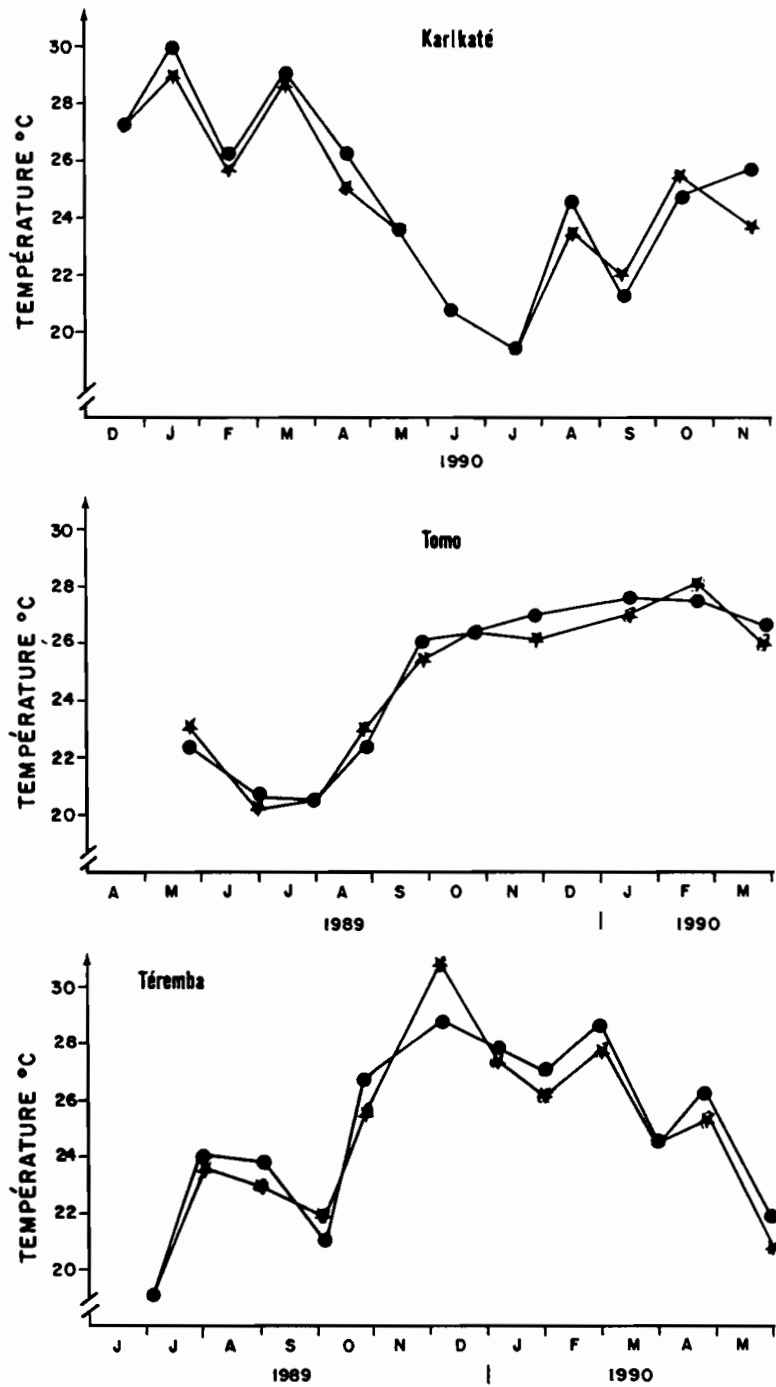


Figure 9.- Températures de l'eau de mer (●) et de l'eau interstitielle (▲) sur les trois sites considérés.

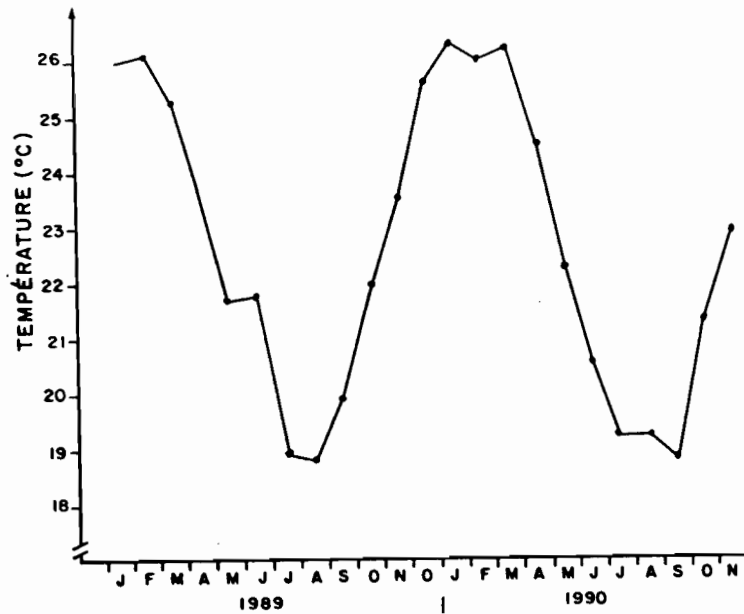


Figure 10.- Températures moyennes de l'air sous abri durant notre étude.

Les salinités mesurées sur les différents sites pendant notre période d'étude sont présentées à la figure 11. A Tomo et à Térémba, la salinité oscille entre 32 et 36 ‰, à l'exception des mois de janvier, février et mars 1990 où ont été observées de plus faibles valeurs. A Karikaté, la salinité reste entre 34 et 36 ‰ sauf en mars où une valeur de 30 ‰ est mesurée. Les trois sites ne sont pas à proximité directe de cours d'eau; dans le cas de crues importantes, les rejets des rivières Ouenghi et La Foa peuvent toutefois intéresser les zones de Tomo et de Térémba respectivement. Les figures 12 et 13 montrent la pluviométrie moyenne mensuelle sur les sites, au cours des années 1989 et 1990. A Térémba, de très fortes pluviométries ont été enregistrées en janvier 1989 et 1990. Les mois de février, mars et avril ont aussi présenté des pluies abondantes. A Tomo et à Karikaté, ces phénomènes se retrouvent, avec néanmoins de plus faibles quantités de pluies en janvier. Pour des quantités de pluie équivalentes, la baisse de salinité est moindre à Karikaté, le renouvellement des eaux étant vraisemblablement plus rapide sur ce site, plus ouvert sur le lagon.

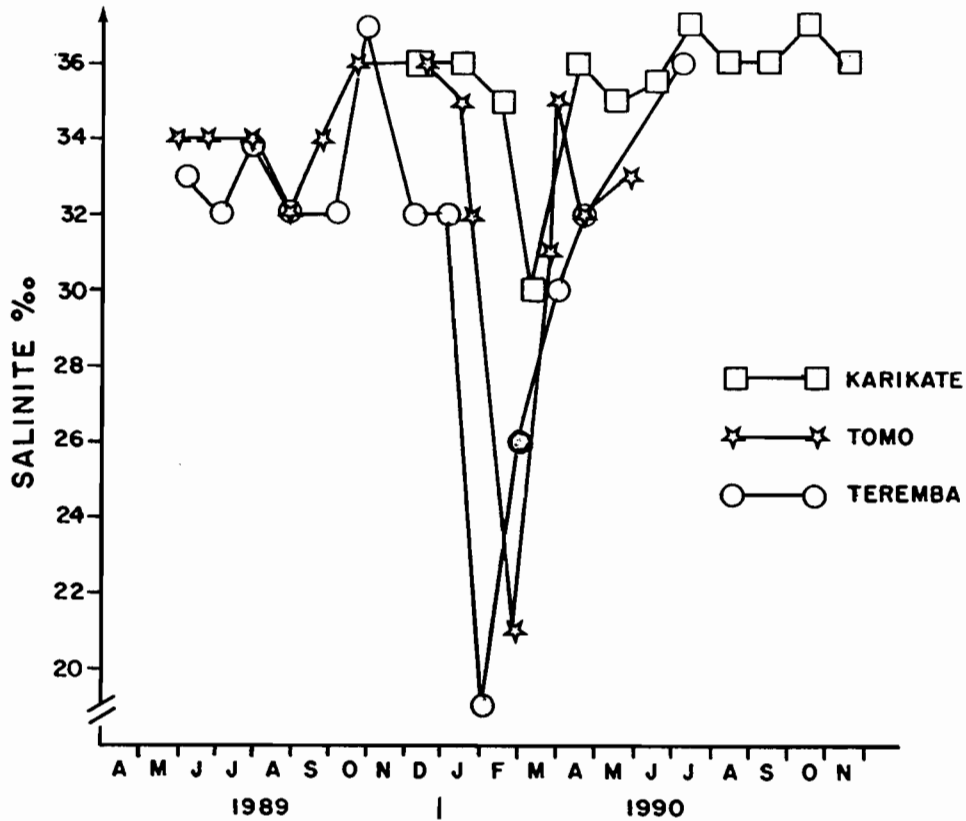


Figure 11.- Salinités mesurées sur les sites pendant notre étude.

Durant l'été 1989, le Territoire de Nouvelle-Calédonie a été touché par 3 cyclones, Delilah (2-3 janvier), Harry (10-11 février) et Lili (10-11 avril). Ces cyclones et les perturbations qui les ont accompagnés ont été à l'origine des importantes pluies enregistrées. En 1990, la pluviométrie élevée a surtout été le fait des dépressions tropicales fortes Nancy et Hilda qui ont traversé la Nouvelle-Calédonie respectivement le 2 février et le 6 mars. Les différences entre les moyennes mensuelles des pluies à Téremba et à Tomo, distants de 50 km, s'expliquent par l'existence de perturbations annexes aux cyclones ou aux dépressions tropicales, qui ont amené, durant la même période, de fortes pluies sur des zones localisées. Les pluviométries élevées se traduisent par une baisse de la salinité sur les sites. Nos prélèvements mensuels ne permettent toutefois pas de préciser la durée du maintien des faibles salinités.

Le cyclone Lili a atteint le Territoire en avril 1989, postérieurement à la première série de mesures concernant le peuplement de Tomo. Nous avons donc échantillonné ce site avec un pas de temps de 15 jours, puis d'un mois et ensuite avec une périodicité bimensuelle.

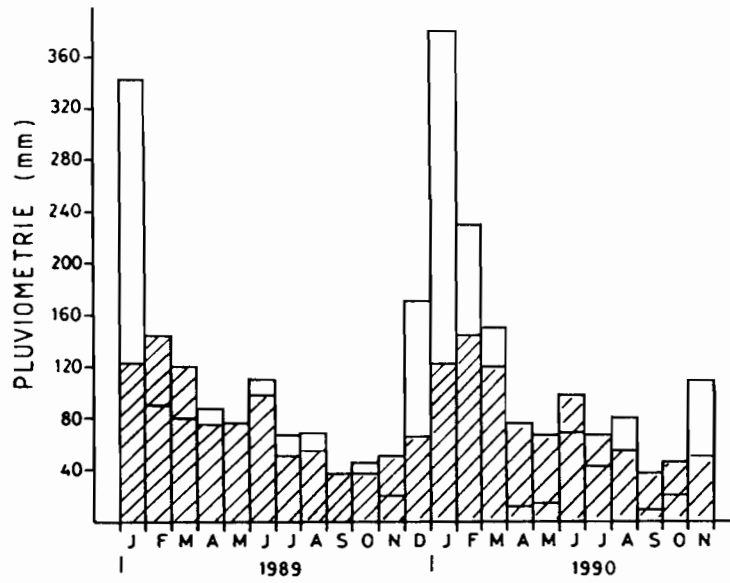


Figure 12.- Pluviométrie moyenne sur les sites de Karikaté et de Tomo et moyenne 1956-1985 (en hachuré).

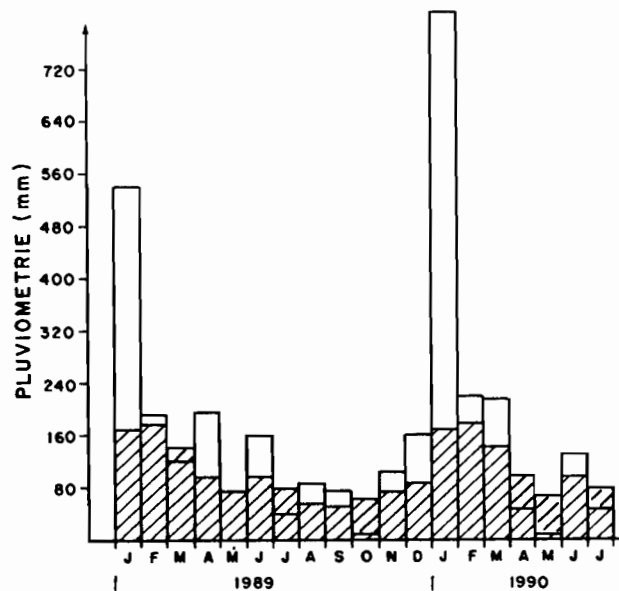


Figure 13.- Pluviométrie moyenne sur le site de Téremba et moyenne 1956-1985 (en hachuré).

4.3.3. Sédimentologie

Site de Karikaté

A Karikaté, les prélèvements ont été effectués à 2 m au-dessus du bas de la plage, à un niveau bathymétrique de +1 m. Les pourcentages des différentes fractions granulométriques sont présentés dans le tableau 3. Les histogrammes de fréquences et les courbes cumulatives semi-logarithmiques correspondants sont données dans l'annexe 2. Dans le tableau 3 sont aussi portées les teneurs en matière organique du sédiment de la plage. Enfin, les valeurs des indices granulométriques sont portées au tableau 4.

Tableau 3.- Pourcentages des différentes fractions sédimentaires sur la plage de Karikaté durant la période de l'étude (Gt : galets; Gv : graviers; Sg : sable grossier; Sm : sable moyen; Sf : sable fin; Stf : sable très fin; Va : vase; Mo : matière organique), moyenne et erreur standard (* : donnée manquante).

Date	%Gt	%Gv	%Sg	%Sm	%Sf	%Stf	%Va	%Mo
19/12/1989	0.00	7.11	28.15	45.44	13.93	4.26	1.07	2.90
16/01/1990	0.00	17.97	24.38	41.14	8.68	6.98	0.85	3.42
15/02/-	0.85	14.62	21.34	34.18	18.43	9.67	0.91	4.73
15/03/-	0.00	3.42	7.09	15.73	49.91	22.95	0.91	3.37
17/04/-	0.00	24.78	25.09	36.29	6.68	6.95	0.21	5.65
15/05/-	0.00	12.03	18.13	29.97	23.62	15.35	0.89	3.52
13/06/-	0.00	28.40	32.13	29.81	5.20	4.12	0.34	3.92
13/07/-	1.10	22.35	17.17	32.42	15.36	10.90	0.70	4.06
16/08/-	0.00	14.56	10.33	21.73	47.17	5.59	0.63	3.54
13/09/-	0.00	28.68	11.35	35.43	20.19	3.83	0.50	1.56
15/10/-	0.00	10.76	11.52	29.00	40.04	7.73	0.95	3.45
15/11/1990	*	*	*	*	*	*	*	3.64
Moyenne	0.17	16.78	18.79	31.92	22.66	8.94	0.72	3.64
ES	0.11	2.43	2.34	2.38	4.60	1.66	0.08	0.27

Globalement, le sédiment est un sable moyen terrigène, à teneur en carbonates totaux de l'ordre de 12 %. Il est caractérisé par une absence de vase et de galets, les graviers, les sables grossiers et les sables fins étant également représentés dans la population. L'asymétrie négative, le bon classement et la normalité accusée montrent que les sédiments sont en cours de transport et qu'ils sont soumis à un hydrodynamisme faible ou moyen. La structure sédimentaire de la

plage reste la même tout au long de l'année, sauf aux mois de mars et de juin. En mars, le pourcentage de particules de taille comprise entre 0.063 et 0.5 mm augmente fortement. Le mois de juin présente en revanche le pourcentage le plus élevé en particules grossières de taille comprise entre 1 et 20 mm. A l'exception de ces deux mois, la constance des conditions sédimentaires montre l'absence d'apports de sédiment fin par ruissellement, ou le renouvellement continu des sédiments du fait du mode battu modéré.

Tableau 4.- Valeurs des indices sédimentologiques sur la plage de Karikaté durant la période de l'étude (Méd(ϕ) : médiane; Tm(ϕ) : taille moyenne; Cla(ϕ) : classement; Tri(ϕ) : triage; Asy(ϕ) : asymétrie; Nor(ϕ) : normalité; Hyd(ϕ) : hydrodynamisme), moyenne et erreur standard (* : échantillon manquant).

Date	Méd(ϕ)	Tm(ϕ)	Cla(ϕ)	Tri(ϕ)	Asy(ϕ)	Nor(ϕ)	Hyd(ϕ)
19/12/1989	0.32	0.26	0.64	1.08	-0.08	1.23	0.59
16/01/1990	0.19	-0.11	0.81	1.54	-0.25	1.49	0.68
15/02/-	0.39	0.28	0.93	1.65	-0.15	1.32	0.39
15/03/-	1.48	1.40	0.53	1.07	-0.19	1.46	0.93
17/04/-	0.01	-0.42	1.00	1.68	-0.28	1.20	0.21
15/05/-	0.66	0.59	0.98	1.56	-0.14	1.15	0.17
13/06/-	-0.38	-0.69	1.05	1.66	-0.24	1.09	0.04
13/07/-	0.29	-0.15	1.12	2.04	-0.28	1.20	0.07
16/08/-	1.07	0.61	0.80	1.54	-0.53	1.42	0.62
13/09/-	0.28	-0.45	1.51	1.99	-0.45	0.78	-0.73
15/10/-	0.96	0.71	0.75	1.47	-0.35	1.54	0.80
15/11/1990 *							
Moyenne	0.48	0.18	0.92	1.57	-0.27	1.26	0.34
ES	0.15	0.18	0.08	0.09	0.04	0.06	0.13

Site de Tomo

A Tomo, 5 prélèvements de sédiment régulièrement espacés de 50 m et situés à un niveau bathymétrique de +0.4 à +0.6 m ont été effectués sur un transect parallèle au rivage. Les pourcentages moyens des fractions granulométriques sont donnés au tableau 5. Les histogrammes de fréquences et les courbes cumulatives correspondants sont présentés dans l'annexe 2. Les valeurs des indices granulométriques sont portées au tableau 6.

D'une manière générale, la structure sédimentaire reste stable au cours de l'année. Le sédiment est un sable grossier terrigène en cours de colmatage, d'origine détritique siliceuse, présentant une teneur importante en particules de taille supérieure à 2.5 mm avec une teneur en vase déjà prononcée. L'absence de classement, le très mauvais triage, la normalité peu accusée et la distribution symétrique des grains montrent l'absence de transport pour ces sédiments. Le site de Tomo, dans le fond de la baie sud de Saint Vincent, est bien protégé des houles et des vents dominants par les îles hautes situées au centre de la baie. Il est ainsi caractérisé par un faible hydrodynamisme, à action réduite sur le sédiment en place (mode calme).

Tableau 5.- Pourcentages des différentes fractions sédimentaires sur l'herbier de Tomo durant la période de l'étude (Gt : galets; Gv : graviers; Sg : sable grossier; Sm : sable moyen; Sf : sable fin; Stf : sable très fin; Va : vase; Mo : matière organique; Ca : carbonates), moyenne et erreur standard.

Date	%Gt	%Gv	%Sg	%Sm	%Sf	%Stf	%Va	%Mo	%Ca
07/04/1989	12.96	27.68	18.28	10.14	9.13	18.12	3.69	5.07	4.90
24/04/-	15.82	25.76	17.97	10.64	8.58	15.96	5.28	3.82	6.12
25/05/-	2.10	27.36	21.50	13.95	10.76	21.07	3.26	3.93	3.84
26/07/-	9.02	28.94	21.83	12.26	8.55	14.71	4.68	3.49	6.14
26/09/-	9.86	32.20	20.48	10.13	7.81	14.92	4.60	4.66	6.76
28/11/-	3.99	26.13	23.83	13.10	9.33	17.63	5.99	3.91	5.78
15/01/1990	14.03	28.73	18.49	10.53	7.85	14.63	5.75	3.83	5.46
26/03/-	8.15	31.57	24.52	11.40	6.90	12.55	5.92	3.86	4.52
Moyenne	9.49	28.55	20.86	11.52	8.61	16.20	4.90	4.03	5.44
ES	1.58	0.78	0.83	0.48	0.39	0.88	0.34	0.16	0.48

La stabilité de la structure sédimentaire observée notamment lors des périodes de vents forts et de pluies importantes est donc le reflet, d'une part du faible hydrodynamisme et du faible ruissellement touchant le site de Tomo et, d'autre part, de la protection du sédiment par l'herbier de phanérogames. Le passage du cyclone Lili, par exemple, n'a pas modifié les pourcentages des différentes fractions. Des vents instantanés de l'ordre de 100 km/h ont alors été mesurés à la station météorologique de La Tontouta, à 10 km de Tomo. Toutefois, les vents maximaux ont été enregistrés lors de la haute mer, dans la nuit du 10 au 11 avril. Ceci a vraisemblablement limité le lessivage du substrat. Les fortes pluies n'ont pas non plus provoqué de changement dans la structure sédimentaire du site, les particules entraînées par ruissellement étant vraisemblablement piégées par la proche mangrove.

Tableau 6.- Valeurs des indices sédimentologiques dans l'herbier de Tomo durant la période de l'étude (Méd(ϕ) : médiane; Tm(ϕ) : taille moyenne; Cla(ϕ) : classement; Tri(ϕ) : triage; Asy(ϕ) : asymétrie; Nor(ϕ) : normalité; Hyd(ϕ) : hydrodynamisme), moyenne et erreur standard.

Date	Méd(ϕ)	Tm(ϕ)	Cla(ϕ)	Tri(ϕ)	Asy(ϕ)	Nor(ϕ)	Hyd(ϕ)
07/04/1989	-0.63	-0.72	2.24	2.89	0.77	-0.01	-1.47
24/04/-	-0.67	-0.83	2.31	3.03	0.79	-0.00	-1.52
25/05/-	-0.06	0.02	1.80	2.46	0.89	0.01	-0.91
26/07/-	-0.61	-0.62	2.00	2.78	0.88	0.03	-1.12
26/09/-	-0.79	-0.70	2.04	2.81	0.86	0.07	-1.18
28/11/-	-0.22	-0.05	1.78	2.55	0.96	0.07	-0.82
15/01/1990	-0.78	-0.83	2.36	3.00	0.77	0.04	-1.59
26/03/-	-0.80	-0.72	1.81	2.75	0.99	0.09	-0.82
Moyenne	-0.57	-0.56	2.04	2.78	0.86	0.04	-1.18
ES	0.09	0.11	0.08	0.07	0.03	0.01	0.10

Site de Térémba

A Térémba, les échantillons de sédiments ont été prélevés à un niveau bathymétrique d'environ +0.35 m. Les pourcentages des fractions sédimentaires et les indices granulométriques sont présentés aux tableaux 7 et 8. Les histogrammes de distributions de fréquences et les courbes cumulatives sont montrés dans l'annexe 2.

Tableau 7.- Pourcentages des différentes fractions sédimentaires sur l'herbier de Térémba durant la période de l'étude (Gt : galets; Gv : graviers; Sg : sable grossier; Sm : sable moyen; Sf : sable fin; Stf : sable très fin; Va : vase; Mo : matière organique; Ca : carbonates), moyenne et erreur standard (* : donnée manquante).

Date	%Gt	%Gv	%Sg	%Sm	%Sf	%Stf	%Va	%Mo	%Ca
05/06/1989	21.02	20.53	7.02	12.00	10.96	12.40	16.05	7.82	18.50
07/07/-	28.35	10.79	8.38	12.96	13.16	15.23	11.14	6.00	18.10
02/10/-	0.00	17.16	9.17	15.79	15.59	20.75	21.52	8.25	13.90
05/12/-	6.61	20.68	7.66	13.68	13.26	17.90	20.22	8.29	13.20
05/01/1990	0.00	10.96	17.44	19.54	16.33	18.64	17.11	5.80	15.80
01/02/-	0.00	14.42	8.41	16.51	16.21	22.76	21.69	7.56	14.10
29/03/-	0.00	5.12	10.17	19.44	19.56	22.24	23.46	6.40	*
Moyenne	7.99	14.24	9.75	15.70	15.01	18.56	18.74	7.16	15.60
ES	4.14	1.99	1.24	1.06	0.98	1.32	1.49	0.37	0.84

De même que sur les deux sites précédemment étudiés, la structure sédimentaire montre une grande stabilité temporelle. Le sédiment est un sable terrigène fin à moyen d'origine détritico-siliceuse, à teneur déjà élevée en vase (15 à 20% qui en font un sable vaseux). Les différentes fractions, à l'exception des galets et des sables grossiers, sont également représentées dans le sédiment. Les indices granulométriques montrent, comme à Tomo, une absence de classement, un très mauvais triage, une distribution symétrique des grains et une normalité peu accusée. L'herbier de Téremba, en retrait dans la baie, est bien protégé des houles; c'est donc un milieu de basse énergie. Les particules grossières (coquilles de bivalves ou débris coralliens) sont d'origine autochtone. La proximité de la mangrove permet le piégeage des particules fines arrivant par ruissellement et évite un envasement trop prononcé du site. Comme à Tomo, la constance de la structure sédimentaire, lors des périodes de vents forts et de pluies abondantes, est le reflet, d'une part du faible hydrodynamisme et de l'absence d'arrivée de particules fines par ruissellement, et, d'autre part, de la protection du substrat par les phanérogames.

Tableau 8.- Valeurs des indices sédimentologiques dans l'herbier de Téremba durant la période de l'étude (Méd(ϕ) : médiane; Tm(ϕ) : taille moyenne; Cla(ϕ) : classement; Tri(ϕ) : triage; Asy(ϕ) : asymétrie; Nor(ϕ) : normalité; Hyd(ϕ) : hydrodynamisme), moyenne et erreur standard.

Date	Méd(ϕ)	Tm(ϕ)	Cla(ϕ)	Tri(ϕ)	Asy(ϕ)	Nor(ϕ)	Hyd(ϕ)
05/06/1989	0.12	-0.12	3.20	3.56	-0.06	0.61	-2.59
07/07/-	0.19	-0.51	3.26	3.31	-0.18	0.59	-2.67
02/10/-	1.50	1.39	1.78	2.66	-0.12	0.91	-0.87
05/12/-	1.10	0.76	2.51	3.21	-0.18	0.75	-1.76
05/01/1990	1.13	1.44	1.51	2.29	0.11	0.94	-0.57
01/02/-	1.66	1.65	1.69	2.48	-0.10	0.94	-0.74
29/03/-	1.78	2.04	1.60	2.00	0.08	0.79	-0.82
Moyenne	1.07	0.95	2.22	2.79	-0.06	0.79	-1.43
ES	0.24	0.33	0.27	0.20	0.04	0.05	0.32

4.3.4. Chlorophylle microphytobenthique

A Karikaté, les prélèvements de sédiment ont été effectués à 2 m au dessus du bas de la plage. La teneur moyenne en chlorophylle "a" fonctionnelle du premier cm de substrat de la plage est de 19.55 mg.m^{-2} ($ES=1.02$, $n=36$, 3 échantillons mensuels). La teneur moyenne en phéopigments est faible (environ 7.21 mg.m^{-2} , $ES=0.60$). Pour l'ensemble des mesures effectuées, le rapport $[\text{chl.a} / (\text{chl.a} + \text{phéo})]$, qui exprime la proportion de Chl.a fonctionnelle par rapport à l'ensemble des pigments chlorophylliens, est de 0.74 ($ES=0.17$). Sur la plage, le sédiment est peu chargé en pigments dégradés, les microphytes présentent donc un bon état physiologique. Les variations annuelles de la quantité de Chl.a sur le site sont représentées sur la figure 14. L'ANOVA montre globalement une différence significative entre les mois ($F=2.47$, $\alpha<0.05$, $ddl=35$). Le test *a posteriori* de Welsch permet seulement de préciser que la teneur en chlorophylle en avril est significativement supérieure à la teneur trouvée en octobre. Sur la plage de sable de Karikaté, aucune saisonnalité n'est donc mise en évidence au niveau des peuplements microphytobenthiques, même si la courbe semble suivre celle de la pluviométrie (cf. figure 12).

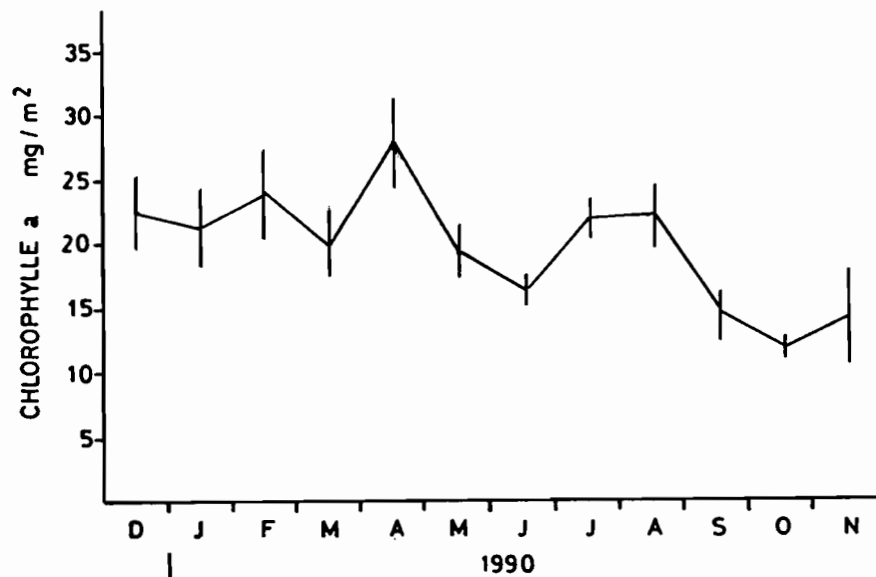


Figure 14.- Moyenne et erreur standard des teneurs en chlorophylle microphytobenthique sur la plage de Karikaté durant notre étude.

A Tomo, les échantillons ont été prélevés à chaque date sur les 5 stations déjà définies lors de l'étude sédimentologique, à un niveau bathymétrique de +0.4 à +0.6 m. La teneur moyenne en Chl.a atteint 38.55 mg.m^{-2} (ES=2.13, n=113, 15 échantillons par date environ). La quantité moyenne de phéopigments est de 55.47 mg.m^{-2} (ES=2.71). Le pourcentage de Chl.a par rapport aux autres pigments est de 0.41 (ES=0.11), montrant un quasi-équilibre entre la Chl.a fonctionnelle et les phéopigments. Les variations annuelles de la quantité de pigments sont reportées à la figure 15. L'ANOVA ne montre pas de différence significative entre les mois ($F=1.96$, $\alpha>0.05$, ddl=112), ce qui ne permet pas de conclure à une saisonnalité au niveau du peuplement microphytobenthique de Tomo. Les vents forts et les pluies importantes notées lors du passage du cyclone Lili n'ont pas provoqué de changement significatif.

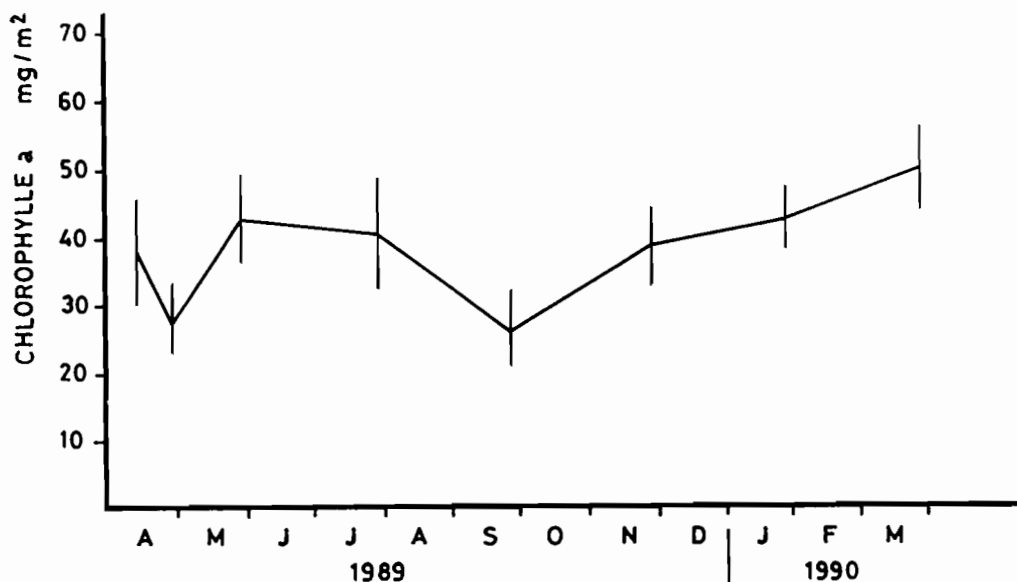


Figure 15.- Moyenne et erreur standard des teneurs en chlorophylle microphytobenthique sur le site de Tomo durant notre étude.

A Térémba, les prélèvements de sédiment ont été effectués dans la zone centrale de l'herbier, à un niveau bathymétrique de +0.35 m. La teneur moyenne en Chl. "a" fonctionnelle est de 164.16 mg.m^{-2} (ES=8.47, n=38, 3 échantillons mensuels environ), soit 4 fois plus qu'à Tomo. La quantité moyenne de phéopigments est élevée (250.99 mg.m^{-2} , ES=12.94), pour un rapport [chl.a / (chl.a + phéo)] de 0.39 (ES=0.09). Les variations annuelles des teneurs en Chl.a

sont illustrées par la figure 16. Une différence significative entre les mois est mise en évidence par l'ANOVA ($F=4.66$, $\alpha<0.05$, $ddl=37$). Le test de Tukey permet de préciser que la teneur trouvée en mars 1990 est significativement supérieure aux teneurs trouvées de juillet à décembre 1989 et d'avril à juillet 1990. Là encore, nous n'avons donc pu conclure à une saisonnalité marquée au niveau des peuplements microphytobenthiques, dans l'herbier de Téremba et durant notre période d'étude, bien que les teneurs semblent augmenter l'été, avec la température et la pluviométrie.

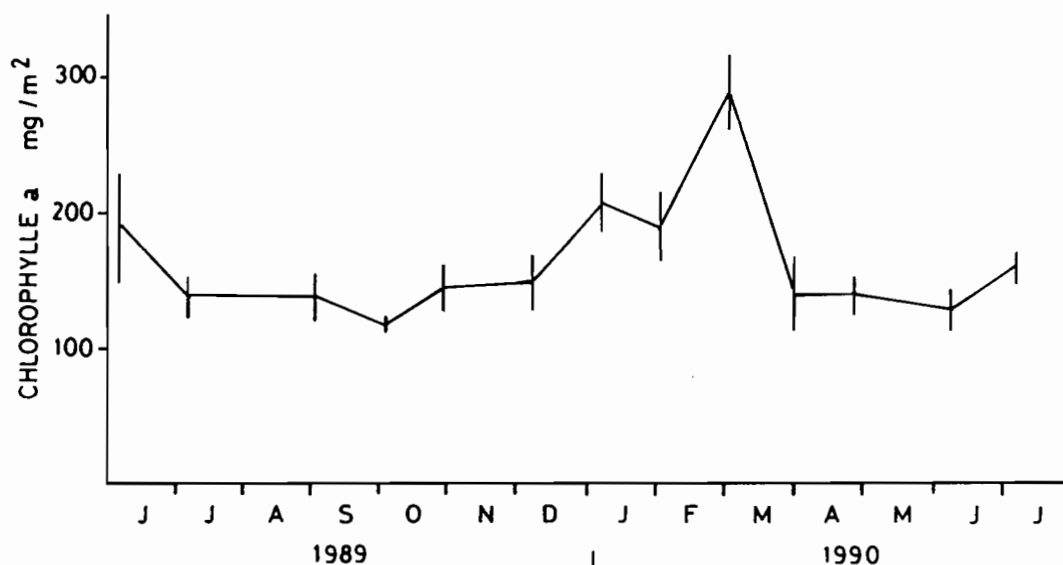


Figure 16.- Moyenne et erreur standard des teneurs en chlorophylle microphytobenthique sur le site de Téremba durant notre étude.

4.4. Discussion et Conclusions

En milieu intertidal, lors des basses mers diurnes, la mesure de la température à faible profondeur dans le substrat est assez aléatoire : elle dépend en effet fortement de l'heure de la prise et de l'ensoleillement. Lors des basses mers nocturnes, la température du substrat est aussi influencée par la température de l'air ; ses variations sont alors incontrôlables, à moins d'utiliser

un système d'enregistrement automatique. A marée haute, les températures du sédiment d'une part, et de l'eau à l'interface eau-sédiment, d'autre part, tendent à s'égaliser. Dans le cas de milieux peu profonds, un suivi précis de la température superficielle de l'eau de mer peut ainsi fournir de bonnes indications quant à la température du substrat, sans préjuger des variations journalières qu'il supporte. Nos relevés de températures ont été mensuels; ils ne peuvent donc fournir qu'une vue très incomplète des phénomènes globalement observés. L'ORSTOM enregistre tous les jours depuis une vingtaine d'année la température superficielle de l'eau de mer à l'Anse Vata à Nouméa, sur le bord de la côte. La figure 17 présente le tracé de l'année type, calculé à partir de l'ensemble des relevés. La température superficielle varie entre 20 °C, en juillet et en août, et 26 °C, de décembre à mars. Dans la suite du présent travail, nous utiliserons donc cette courbe lorsque nous ferons référence à la température du milieu, bien qu'elle ne traduise pas les brusques variations thermiques caractéristiques des milieux exondables.

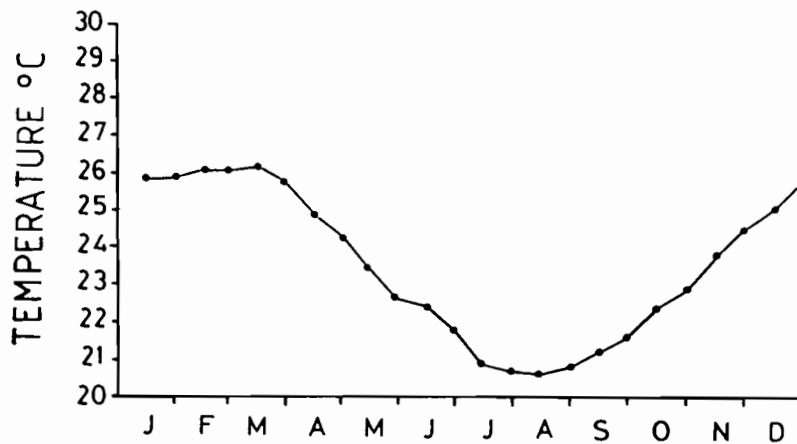


Figure 17.- Tracé des températures de l'année type à l'Anse Vata, Nouméa (1958-1979).

Les mesures de la salinité en milieu intertidal posent des problèmes similaires. Dans le cas de sites protégés des apports d'eau douce des rivières, tels que ceux qui nous intéressent, la salinité de l'eau au bord de la côte est un paramètre très variable, fortement lié à la pluviométrie et à la vitesse de renouvellement des eaux. Nos relevés ont, là encore, été mensuels. Ils ont malgré tout mis en évidence de fortes baisses pendant les périodes de pluies intenses. Le maintien ou non des faibles valeurs, qui est le point crucial pour la survie des organismes, n'a toutefois pu être précisé de manière définitive. A Téremba, de faibles salinités ont été rencontrées en jan-

vier. En février, lors du relevé suivant, la valeur était encore basse. Nous n'avons pourtant pu conclure à une constance durant cette période, le paramètre pouvant osciller de manière importante sur de courts intervalles de temps, en fonction du renouvellement des eaux et de l'insolation. D'une manière générale en Nouvelle-Calédonie, la salinité de l'eau côtière lagonaire varie peu, de 34.5 ‰, durant la saison pluvieuse, à 36 ‰, en fin de période sèche (figure 18). Ce type de variation correspond bien à ce que l'on observe sur une côte ouverte, comme à Karikaté, contrairement aux sites des fonds de baie qui présentent un plus faible hydrodynamisme et un renouvellement des eaux plus lent. Dans la suite du présent travail, lorsque nous ferons référence à la salinité du milieu, nous utiliserons donc la courbe de la figure 18 mais aussi les mesures ponctuelles effectuées.

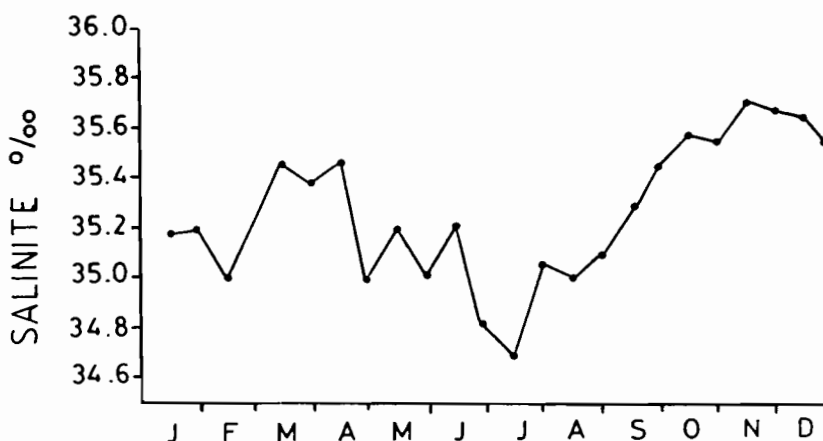


Figure 18.- Tracé des salinités de l'année type à l'Anse Vata, Nouméa (1976-1979).

En ce qui concerne la sédimentologie des substrats, les sites des fonds de baies fermées bordées de mangrove sont caractérisés par de faibles teneurs en carbonates. Ils sont donc à l'abri des apports en provenance du lagon, où les sédiments sont essentiellement carbonatés (DUGAS & DEBENAY, 1980). Le maintien des structures sédimentaires a globalement été remarqué pour chacun des sites. A Tomo et à Térémba, le sédiment est envahi d'herbiers de phanérogames (cf. 3^{ème} partie) qui le stabilisent mais qui jouent aussi un rôle de piège à particules. Bien que la production bioclastique autochtone se dissolvent en partie sur place du fait du pH acide des sédiments siliceux (B. THOMASSIN, com. pers.), la constance des structures nécessite une certaine exportation de matériel vers le lagon. En Nouvelle-Calédonie, les années 1989 et 1990 ont

été assez perturbées sur le plan climatique, du moins en ce qui concerne la pluviométrie (cf. figures 12 et 13). La stabilité des sédiments a été conservée lors des périodes de pluie et de vent intenses (cyclones et/ou dépressions tropicales). Dans les fonds de baie, après des pluies abondantes, la grande majorité des particules fines apportées par ruissellement est piégée dans la mangrove (BALTZER & TRESCASES, 1971) et de ce fait n'atteint pas les herbiers littoraux. Sur les sites exposés des côtes sans mangrove, les apports fins se maintiennent difficilement du fait de l'hydrodynamisme. Toutefois, à Karikaté, l'augmentation des teneurs en particules fines en mars est vraisemblablement liée à des apports par ruissellement à la suite de pluies importantes, comme l'atteste la diminution de la salinité mesurée dans le même temps. L'augmentation de la fraction grossière en juin pourrait être le fait d'un lessivage plus intense du sédiment par le vent, les grandes basses mers diurnes s'observant à cette période de l'année. Sur les côtes indiennes, en période de mousson, la pluie intense modifie le substrat des plages littorales (ANSSELL *et al.*, 1972; Mc LUSKY *et al.*, 1975). La faible pente de la plage de Karikaté ne permet pas l'existence d'un phénomène similaire. Par ailleurs, à Tomo, une augmentation de la fraction grossière du sédiment après départ des particules fines n'a pas été notée lors des vents cycloniques. RIDDLE (1988) a décrit un certain changement de la structure sédimentaire d'un lagon australien, après le passage du cyclone Winifred. Le changement, qui s'est traduit par une diminution de la teneur en particules fines, a toutefois été ponctuel, le sédiment s'étant reconstitué après 6 semaines. A Tomo, les effets du vent sur le sédiment ont vraisemblablement été limités par la haute mer. Sur le littoral de la Nouvelle-Calédonie, seuls des sites très bien exposés au vent et à la houle, et/ou situés à proximité de rivières importantes, peuvent donc subir des modifications durables de leur structure sédimentaire au cours de l'année.

Les teneurs en chlorophylle "a" fonctionnelle ont été évaluées sur le premier cm de substrat. Elles représentent une sous-estimation de la biomasse végétale totale, le microphytobenthos étant présent à des profondeurs supérieures (PLANTE-CUNY, 1978). Les bivalves étudiés sont des suspensivores à siphons courts. Ils se nourrissent vraisemblablement des particules en suspension près du fond. Grâce au courant de filtration créé, les mollusques sont aussi capables de prélever du phytoplancton dans la colonne d'eau. Nous avons toutefois considéré la chlorophylle microphytobenthique du premier cm de substrat comme indice de la nourriture disponible, après sa remise en suspension.

Les teneurs les plus élevées en Chl.a ont été rencontrées sur les substrats les plus vaseux (à Téremba), contrairement à ce qui est généralement observé en milieu meuble non exon-dable (PLANTE-CUNY, 1978). La plage de sable présente un haut niveau bathymétrique et un hydrodynamisme assez élevé, ce qui pourrait expliquer qu'on y trouve des concentrations pig-mentaires plus faibles que dans les herbiers (PLANTE-CUNY & BODOY, 1987). A Téremba, pour 20 % de vase, les teneurs en Chl.a sont plus élevées qu'à Tomo, dont le substrat est plus grossier. Le type d'herbier, différent sur les deux localités, et la profondeur, légèrement infé-rieure à Tomo, peuvent peut-être expliquer ce résultat. Les phéopigments sont toutefois beau-coup plus abondants à Téremba, ce qui correspond mieux au schéma général des relations pigments-granulométrie selon lequel la teneur en phéopigments augmente avec la teneur en vase des sédiments. Les rapports [chl.a / (chl.a + phéo)] sont identiques dans les deux milieux. Les populations présentent donc un état physiologique similaire, traduisant un même type d'hy-drodynamisme. Des teneurs en Chl.a de l'ordre de 40 mg.m⁻² ont été rencontrées couramment dans les fonds meubles du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie (C. GARRIGUE, com. pers.), de Madagascar (PLANTE-CUNY, 1978) et de Mayotte (B. THOMASSIN, com. pers.). Les valeurs relevées à Tomo, à la différence de Téremba, sont donc communes à de nombreux biotopes en milieu tropical.

En ce qui concerne les variations temporelles, nos estimations ont été bimensuelles à Tomo et à Téremba. Elles ne permettent donc pas d'appréhender de manière très précise l'évo-lution saisonnière des teneurs en pigments photosynthétiques. Le nombre d'échantillons analysé ne nous a pas permis de conclure à une saisonnalité des teneurs en pigments. Les quantités ont toutefois semblé légèrement supérieures en début de saison des pluies, vraisemblablement en raison d'une augmentation des apports de nutriments. A Madagascar, pour un milieu non exon-dable, PLANTE-CUNY (1978) a montré une diminution des teneurs en Chl.a microphytoben-thique à la fin de la saison des pluies, en raison de l'augmentation de la turbidité des eaux. Le phytoplancton subit dans ce milieu une évolution saisonnière, inverse de celle du microphyto-benthos (SOURNIA, 1968). Dans le lagon de Nouvelle-calédonie, ROUGERIE (1986) a mis en évidence une absence de périodicité dans les teneurs en chlorophylle phytoplanctonique. L'ab-sence de saisonnalité, ce que nous avons trouvé, est donc moins surprenante si l'on admet l'existence de relations phytoplancton-phytobenthos similaires en Nouvelle-Calédonie et à Ma-dagascar.

DEUXIEME PARTIE :

ETUDE DES BIVALVES

ATACTODEA STRIATA, GAFRARIUM TUMIDUM ET ANADARA SCAPHA

CHAPITRE 1

ECOLOGIE ET BIOLOGIE DES BIVALVES

**- TABLE DES MATIERES -
DU CHAPITRE 1**

	Pages
CHAPITRE 1.1 : ROLE DES FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LA DISTRIBUTION DES BIVALVES	54
1. Introduction	54
2. Matériel et méthodes	55
2.1. <i>Atactodea striata</i>	55
2.1.1. Echantillonnage	55
2.1.2. Codage et traitement de l'information	56
2.2. <i>Gafrarium tumidum</i> et <i>Anadara scapha</i>	58
2.1.1. Echantillonnage	58
2.1.2. Codage et traitement de l'information	59
3. Résultats	60
3.1. <i>Atactodea striata</i>	61
3.2. <i>Gafrarium tumidum</i>	63
3.3. <i>Anadara scapha</i>	65
4. Discussion et conclusions	67
4.1. <i>Atactodea striata</i>	67
4.2. <i>Gafrarium tumidum</i>	68
4.3. <i>Anadara scapha</i>	70
CHAPITRE 1.2 : REPRODUCTION DES BIVALVES	73
1. Introduction	73
2. Matériel et méthodes	74
3. Résultats	79
3.1. <i>Atactodea striata</i>	79
3.1.1. Taille à la sexualisation et taille de première ponte	79
3.1.2. Sex-ratio globale et relation entre le sexe et la taille	80
3.1.3. Cycle reproducteur	81
3.2. <i>Gafrarium tumidum</i>	82
3.2.1. Taille à la sexualisation et taille de première ponte	82
3.2.2. Sex-ratio globale et relation entre le sexe et la taille	83
3.2.3. Cycle reproducteur	86
3.2.4. Fécondité	89
3.3. <i>Anadara scapha</i>	89
3.3.1. Taille à la sexualisation et taille de première ponte	89
3.3.2. Sex-ratio globale et relation entre le sexe et la taille	91
3.3.3. Cycle reproducteur	92
4. Discussion et conclusions	93

	Pages
CHAPITRE 1.3 : CROISSANCE	97
1. Introduction	97
2. Matériel et méthodes	97
2.1. Relations entre la longueur et le poids	97
2.2. Croissance en longueur	98
3. Résultats	101
3.1. Relations entre la longueur et le poids	101
3.2. Croissance en longueur	102
3.2.1. <i>Gafrarium tumidum</i>	102
3.2.2. <i>Anadara scapha</i>	107
3.2.3. <i>Atactodea striata</i>	112
4. Discussion et conclusions	113
CHAPITRE 1.4 : MORTALITE	118
1. Introduction	118
2. Matériel et méthodes	118
3. Résultats	121
3.1. <i>Gafrarium tumidum</i>	121
3.2. <i>Anadara scapha</i>	122
4. Discussion et conclusions	123

CHAPITRE 1.1

ROLE DES FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LA DISTRIBUTION DES BIVALVES

1. INTRODUCTION

La connaissance des paramètres qui déterminent la distribution spatiale des espèces macrobenthiques présente un intérêt certain pour leur mise en valeur rationnelle, notamment par élevage semi-extensif (DAVY & GRAHAM, 1983). De nombreux stocks de bivalves sont exploités sur les zones intertidales du Pacifique sud-ouest (BROOM, 1985) mais les travaux concernant leur écologie restent rares. A l'occasion des sorties nécessaires aux estimations de stocks (cf. chapitre 2.1, 2^{ème} partie), nous avons collecté de nombreuses informations sur les populations d'*Atactodea striata*, de *Gafrarium tumidum* et d'*Anadara scapha*, ainsi que sur leurs environnements respectifs. Nous allons tenter, dans ce chapitre, de dégager et de hiérarchiser les principaux paramètres responsables de la distribution de ces espèces.

Nous nous sommes particulièrement intéressés à la granulométrie du substrat. L'importance de ce paramètre sur la répartition des organismes benthiques a été démontrée par de nombreux auteurs (SANDERS, 1958; RHOADS & YOUNG, 1970; BLOOM *et al.*, 1972; THOMASSIN, 1978). Les effets de la profondeur, de la teneur en carbonates des sédiments et d'une présence éventuelle de phanérogames ont aussi été évalués. Les influences des différents facteurs ont été appréciées par des analyses factorielles des correspondances. Nous considérerons successivement les cas d'*A. striata*, de *G. tumidum* et d'*A. scapha*.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. *Atactodea striata*

2.1.1. Echantillonnage

Les facteurs de répartition d'*A. striata* ont été étudiés en s'appuyant sur le plan d'échantillonnage mis en oeuvre pour notre estimation de stock (cf. chapitre 2.1, 2^{ème} partie). Les plages de sable de la côte sud-ouest de la "Grande Terre", considérées comme des ensembles linéaires, ont fait l'objet d'un échantillonnage aléatoire simple. Au total, 50 unités ont été étudiées; chacune a été définie comme une bande de sable de 0.5 m de large, perpendiculaire à la ligne de rivage et couvrant toute la hauteur de la plage. Les bivalves ont été collectés après tamisage du sédiment sur une maille de 5 mm.

Sur chaque unité d'échantillonnage (annexe 1), diverses informations concernant *A. striata* et la nature de son environnement ont été relevées. Les caractéristiques d'*A. striata* ont été décrites par deux catégories de paramètres : des paramètres globaux (densité et biomasse) et des paramètres démographiques (densités des jeunes et des adultes). La longueur antéro-postérieure de chaque coquille (L) a été mesurée au pied à coulisse avec une précision de 0.5 mm; les biomasses correspondantes (B) ont été ensuite calculées à partir de la relation allométrique $B = 4.5646 \times 10^{-4} L^{2.8124}$ (cf. chapitre 1.3, 2^{ème} partie). L'information disponible comprend donc la densité (N) et la biomasse (B) des individus pour chaque unité de 0.5 m, ainsi que leur répartition en classes de tailles. L'histogramme de distribution des fréquences des longueurs, qui fournit une représentation de la structure démographique de la population, a été simplifié; pour cela, les individus ont été regroupés en deux grandes classes correspondant d'une part aux individus jeunes sexuellement immatures (Je) et d'autre part aux individus adultes de taille supérieure à 20 mm (Ad)(cf. chapitre 1.2, 2^{ème} partie).

En ce qui concerne les paramètres du milieu, un échantillon d'environ 500 g de sédiment a été prélevé systématiquement sur chaque unité d'échantillonnage, à 2 m au-dessus du bas de la plage. Le sédiment a été récolté sur environ 10 cm d'épaisseur. Les analyses granulométriques ont été effectuées selon le protocole décrit dans la 1^{ère} partie.

Les fractions sédimentaires de chaque échantillon, définies à partir de la classification de WENTWORTH (1922) (cf. tableau 2), ont été regroupées en trois grandes classes :

- les "Graviers" (Gv), particules de taille supérieure à 2.5 mm;
- les "Sables grossiers et moyens" (Sm), particules de taille comprise entre 2.5 et 0.5 mm;
- les "Sables fins" (Sf), particules de taille comprise entre 0.5 et 0.063 mm;

Afin d'affiner l'interprétation des résultats, l'indice granulométrique "central" correspondant à la taille moyenne des grains ($T_m(\phi)$) a été calculé pour chaque échantillon selon la formule explicitée dans la 1^{ère} partie.

Les pourcentages de matière organique (Mo) et de carbonates totaux $H\text{CaCo}_3$ (Ca) ont par ailleurs été évalués pour chaque unité d'échantillonnage (cf. 1^{ère} partie). La teneur en fraction fine n'a pas été considérée comme jouant un rôle dans la répartition des bivalves étudiés; en effet, les pourcentages de vase de nos prélèvements ont toujours été très faibles, de l'ordre de 1 à 2%.

La population statistique définie dans notre plan d'échantillonnage nous a amené à travailler sur une surface de taille variable. Cela pouvait entraîner un biais important dans notre analyse, dans le cas d'une forte relation unissant la surface effective échantillonnée à la densité ou à la biomasse des individus. Nous avons donc relevé sur chaque unité d'échantillonnage la largeur totale de la plage (L_a), c'est à dire la longueur de plage tamisée.

2.1.2. Codage et traitement de l'information

Les variables de différentes natures (quantitatives et qualitatives) dont nous disposions ont été rendues homogènes. Pour cela, chaque paramètre a été codé en quatre classes définies de manière à obtenir, dans la mesure du possible, une représentation équilibrée de chacune. Les limites de classes concernant les paramètres de la population et ceux du milieu sont présentées aux tableaux 9 et 10.

Les méthodes classiques d'analyse d'inertie permettent la projection d'un nuage de points multidimensionnel dans quelques plans qui expliquent la plus grande part de l'inertie (ou variance) de ce nuage. En d'autres termes, ces méthodes reposent sur la décomposition de l'inertie d'un nuage de points selon des axes particuliers. La technique d'analyse que nous avons

retenue est une analyse d'inertie appliquée à un tableau de contingence multivariable "population-milieu". Le choix d'une telle méthode correspond au souci de préciser directement les relations structurelles entre les paramètres du milieu et ceux de la population (CLAVIER & CHARDY, 1989). L'emploi des tableaux de contingence est en outre particulièrement justifié dans le cas de l'analyse simultanée des données mixtes (LEGENDRE & LEGENDRE, 1984). Chaque paramètre est décrit par autant de descripteurs qu'il comporte de classes. Un tableau de contingence se rapportant à un couple de paramètres est défini par le nombre de concordances observées pour chaque paire de descripteurs.

Tableau 9. - Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de la population d'*A. striata*. Par exemple, Je3 correspond aux unités d'échantillonnage où l'effectif des individus d'une longueur inférieure à 20 mm est plus grand que 29. N: densité; B: biomasse; Je: jeunes; Ad: adultes.

Code	N	B	Je	Ad
	N/0.5 m	g/0.5 m	N/0.5 m	N/0.5 m
0	0 -5	0 -10	0 -2	0 -2
1	5 -13	10 -20	2 -10	2 -4
2	13 -35	20 -40	10 -30	4 -9
3	≥ 35	≥ 40	≥ 30	≥ 9

Tableau 10. - Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de l'environnement d'*A. striata*. Gv: Graviers; Sm: Sables grossiers et moyens; Sf: Sables fins; Ca: Carbonates; Mo: Matière organique; La: Largeur; Tm(ϕ): Taille moyenne.

Code	Gv(%)	Sm(%)	Sf(%)	Ca(%)	Mo(%)	La(m)	Tm(ϕ)
0	0 -2	0 -50	0 -15	0 -10	0 -3.5	0 -8	-1.32-0
1	2 -3	50 -65	15 -25	10 -15	3.5-4.0	8 -10	0 -1
2	3 -8	65 -75	25 -40	15 -20	4.0-5.0	10 -11	≥ 1
3	≥ 8	≥ 75	≥ 40	≥ 20	≥ 5.0	≥ 11	-

Dans ce contexte, l'analyse des correspondances (BENZECRI *et al.*, 1973) ou analyse factorielle des correspondances (ESCOFIER-CORDIER, 1969), tout d'abord développée pour l'analyse des tableaux de contingence, apparaît la technique d'ordination la plus appropriée. Nous rappellerons simplement que la méthode est basée sur le calcul d'une distance du χ^2 entre

les lignes et les colonnes puis sur la comparaison des profils de ces lignes et ces colonnes. Les calculs complexes ont été effectués à l'aide d'un logiciel spécialisé et nous renvoyons le lecteur à l'ouvrage d'ESCOFIER & PAGES (1988) pour un exposé complet sur la méthode.

2.2. Gafrarium tumidum et Anadara scapha

2.2.1. Echantillonnage

Les facteurs déterminant les répartitions spatiales de *G. tumidum* et d'*A. scapha* ont également été étudiés à partir du plan d'échantillonnage mis en oeuvre pour notre estimation de stock (cf. chapitre 2.1, 2^{ème} partie). Les substrats meubles intertidaux sablo-vaseux de la côte sud-ouest de la "Grande Terre" ont fait l'objet d'un échantillonnage aléatoire simple. Au total, 100 unités d'échantillonnage de 0.5 m² ont été examinées. Les bivalves ont été récoltés par tamisage du sédiment sur une maille de 5 mm.

Sur chaque unité d'échantillonnage et en analogie avec la méthode utilisée pour *A. striata*, divers paramètres concernant à la fois les populations de bivalves et la nature de leur environnement, ont été relevés. Les longueurs des bivalves (L) ont été estimées avec une précision de 0.5 mm et les biomasses correspondantes (B) ont été calculées à partir des relations allométriques $B = 1.8502 \times 10^{-4} L^{3.1966}$ pour *G. tumidum* et $B = 3.4862 \times 10^{-4} L^{2.9621}$ pour *A. scapha* (cf. chapitre 1.3, 2^{ème} partie). L'information disponible sur chaque échantillon comprend la densité (N) et la biomasse (B) de chaque espèce par unité de 0.5 m². Les effectifs des jeunes sexuellement immatures (de taille inférieure à 20 mm pour *G. tumidum* et 22 mm pour *A. scapha* [cf. chapitre 1.2, 2^{ème} partie]) et des adultes, ont aussi été considérés.

Les paramètres du milieu étudiés sont principalement de nature sédimentologique. La texture a été définie comme précédemment sur chaque unité d'échantillonnage, à partir d'un échantillon de 500 g de sédiment prélevé sur environ 10 cm de profondeur. La quantité de carbonates a été déterminée sur la fraction fine des sédiments, selon le protocole décrit dans la 1^{ère} partie. Le niveau bathymétrique (Ba) de chaque unité a été calculé comme explicité dans la 1^{ère} partie. Enfin, l'existence d'un herbier de phanérogames et, le cas échéant, la nature des espèces végétales le composant, ont été relevées.

2.2.2. Codage et traitement de l'information

Pour les deux espèces, chaque paramètre a été codé en deux, trois ou quatre classes à représentations équilibrées. Les limites de classes concernant les paramètres des populations et ceux du milieu sont présentées aux tableaux 11 et 12 pour *G. tumidum*, 13 et 14 pour *A. scapha*.

Tableau 11. - Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de la population de *G. tumidum*. Par exemple, Je2 correspond aux unités d'échantillonnage où l'effectif des individus d'une longueur inférieure à 20 mm est plus grand que 1. N: densité; B: biomasse; Je: jeunes; Ad: adultes.

Code	N	B	Je	Ad
	N/0.5 m ²	g/0.5 m ²	N/0.5 m ²	N/0.5 m ²
0	1-2	0-15	0	0-2
1	2-6	15-50	1	2-6
2	≥ 6	≥ 50	> 1	≥ 6

Tableau 12. - Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de l'environnement de *G. tumidum*. Gv: Graviers; Sm: Sables grossiers et moyens; Sf: Sables fins; Va: Vase; Ca: Carbonates; Ba: Bathymétrie; He: Herbier (Simple (1): *Halophila ovalis*; Simple (2): *Halodule uninervis* ou *H. pinifolia*).

Code	Gv(%)	Sm(%)	Sf(%)	Va(%)	Ca(%)	Ba(m)	He
0	0-5	0-28	0-35	0-3.5	0-3	0.00-0.35	Nul
1	5-15	28-40	35-50	3.5-7	3-20	0.35-0.45	Simple (1)
2	≥ 15	≥ 40	≥ 50	≥ 7	≥ 20	0.45-0.55	Simple (2)
3	-	-	-	-	-	≥ 0.55	Mixte

Les bivalves étaient absents sur la majeure partie des unités d'échantillonnage (cf. tableau 24, chapitre 2.1, 2^{ème} partie); ainsi, *G. tumidum* n'a été repéré que sur 26 unités et *A. scapha* sur 19. Un grand nombre de valeurs nulles provoque dans l'analyse des correspondances l'apparition d'un axe dit "trivial", expliquant un très fort pourcentage de variance et masquant les phénomènes recherchés. Nous n'avons donc retenu pour les calculs que les unités d'échantillonnages où les bivalves étaient présents. L'interprétation des structures portera plus sur les facteurs induisant l'abondance relative des espèces que sur ceux qui déterminent leur répartition spatiale.

Tableau 13. - Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de la population d'*A. scapha*. Par exemple, Je0 correspond aux unités d'échantillonnage où l'effectif des individus d'une longueur inférieure à 22 mm est nul. N: densité; B: biomasse; Je: jeunes; Ad: adultes.

Code	N	B	Je	Ad
	N/0.5 m ²	g/0.5 m ²	N/0.5 m ²	N/0.5 m ²
0	1	0-30	0	0-2
1	2-4	30-100	> 0	≥ 2
2	≥ 4	≥ 100	-	-

Tableau 14. - Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de l'environnement d'*A. scapha*. Gv: Graviers; Sm: Sables grossiers et moyens; Sf: Sables fins; Va: Vase; Ca: Carbonates; Ba: Bathymétrie; He: Herbier (Simple (1): *Halodule uninervis*; Simple (2): *Cymodocea rotundata*, *Halophila ovalis* ou *Thalassia hemprichii*).

Code	Gv(%)	Sm(%)	Sf(%)	Va(%)	Ca(%)	Ba(m)	He
0	0-5	0-25	0-35	0-10	0-25	0.00-0.05	Nul
1	5-10	25-35	35-45	10-15	25-50	0.10-0.25	Simple (1)
2	≥ 10	≥ 35	≥ 45	≥ 15	≥ 50	0.25	Simple (2)
3	-	-	-	-	-	> 0.25	Mixte

3. RESULTATS

L'analyse des correspondances permet la projection simultanée des descripteurs des lignes (paramètres de l'environnement) et des colonnes (paramètres des populations). Par souci de clarté, les deux types de descripteurs ont été projetés séparément mais les commentaires s'attacheront à décrire les liens entre ces deux structures. Pour chacune des espèces, la liaison entre les paramètres de l'environnement et les attributs de la population a été estimée d'après la distance séparant leurs projections respectives sur les plans examinés.

3.1. *Atactodea striata*

Les résultats de l'analyse des correspondances sont présentés dans la figure 19 (A et B). Les trois premiers axes d'inertie extraient 84.08% de la variance totale, avec respectivement 40.39%, 30.62% et 13.07% pour les axes 1, 2 et 3. Nous appliquerons nos commentaires au seul plan 1-2, en raison de la faible part de variance expliquée par l'axe 3. La position des attributs de la population (figure 19A) suggère l'existence d'un gradient d'abondance matérialisé par l'axe 1. Les valeurs nulles ou faibles de la densité et de la biomasse se projettent du côté négatif de l'axe 1, contrairement aux valeurs moyennes ou fortes qui apparaissent sur les deux quadrants opposés. L'axe 2 permet de séparer les fortes densités et biomasses du côté négatif, des valeurs intermédiaires du côté positif. La proximité des descripteurs relatifs aux densités et aux biomasses montre la forte relation entre ces deux paramètres et suggère une constance de la structure démographique dans nos prélèvements. Cette hypothèse est confortée par le relatif voisinage des paramètres démographiques de code équivalent.

Les paramètres les plus contributifs aux axes 1 et 2 sont les teneurs en "sables grossiers et moyens", en "sables fins" et en "graviers" (figure 19B). L'absence d'*A. striata* (N0, B0) correspond à des faibles teneurs en "graviers" (Gv0) et en "sables grossiers et moyens" (Sm0), et des fortes teneurs en "sables fins" (Sf3). Inversement, l'augmentation des valeurs des paramètres de la population selon l'axe 2 est liée à des valeurs croissantes en "graviers" (Gv1 à Gv2) et en "sables fins" (Sf0 à Sf1), et décroissantes en "sables grossiers et moyens" (Sm3, Sm1 et Sm2).

Les plus fortes densités et biomasses sont rencontrées dans un sédiment comportant de 14 à 19% de carbonates, composé respectivement de 65 à 75% de "sables grossiers et moyens", 2 à 7% de "graviers" et 15 à 25% de "sables fins". *A. striata* paraît relativement indépendant des teneurs en matière organique des sédiments, à partir d'un certain seuil (3.5%). Par ailleurs, l'absence d'*A. striata* semble liée à une faible largeur de plage (jusqu'à 7 m), bien qu'une largeur plus importante n'explique pas l'augmentation des densités et des biomasses.

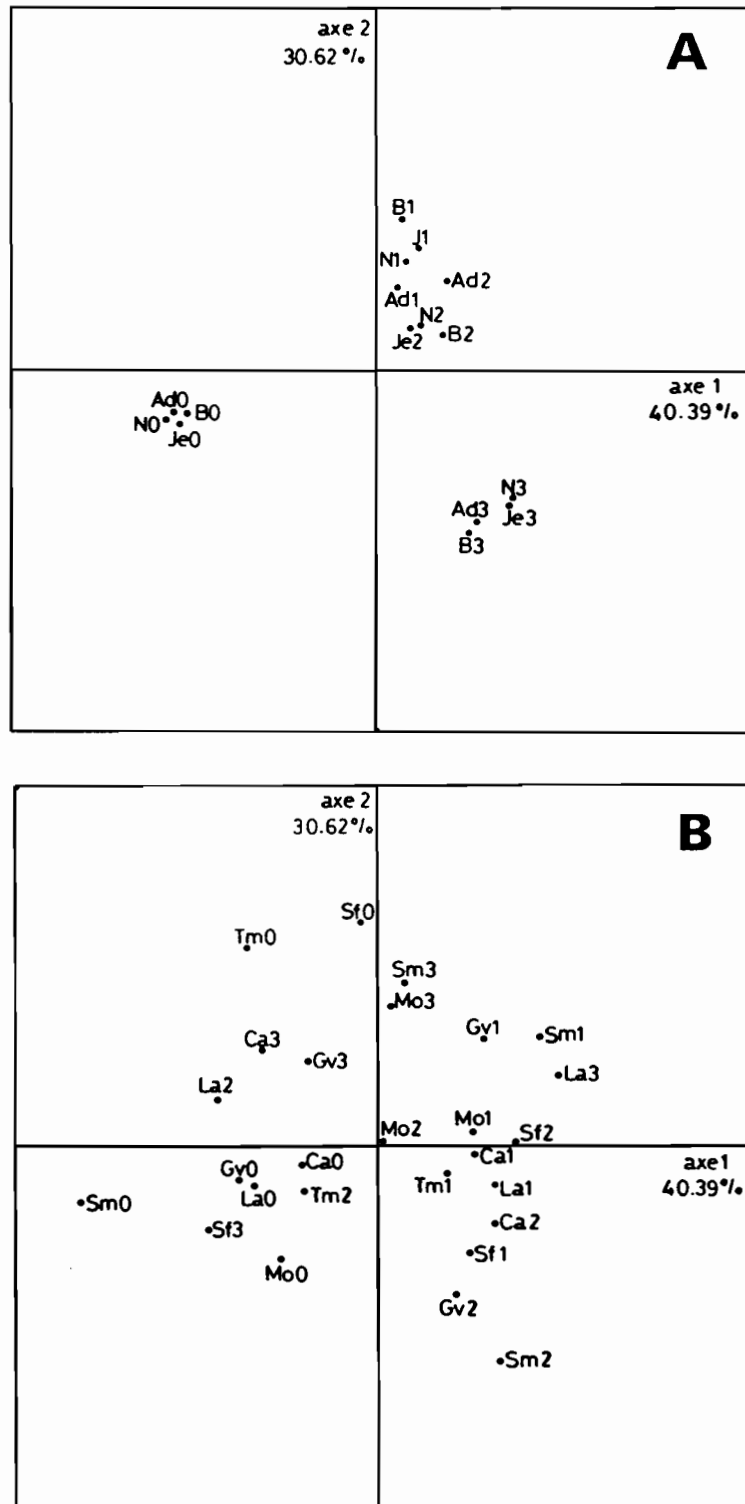


Figure 19.- Analyse des correspondances - ordination des paramètres de la population (A) et de l'environnement (B) d'*A. striata* dans le plan 1-2 (voir le texte pour la signification des symboles utilisés).

3.2. *Gafrarium tumidum*

Les résultats de l'analyse des correspondances sont présentés dans la figure 20 (A et B). L'inertie totale extraite par les trois premiers axes est de 80.91%, les axes 1, 2 et 3 expliquant respectivement 46.49%, 20.67% et 13.75% de la variance totale. Nous appliquerons nos commentaires au seul plan 1-2. L'axe 1 représente un gradient d'abondance pour les attributs de la population (figure 20A). Les densités et les biomasses faibles se projettent du côté négatif de l'axe contrairement aux autres valeurs matérialisées sur les deux quadrants opposés. Les densités et les biomasses moyennes et fortes sont ordonnées selon l'axe 2, valeurs moyennes du côté négatif et valeurs élevées du côté positif de l'axe. D'une manière similaire à *A. striata*, la structure démographique présente une certaine constance dans nos prélèvements. Les densités des jeunes individus (Je) montrent cependant un décalage par rapport aux autres paramètres de code équivalent et concordent moins avec le schéma général.

Les paramètres les plus contributifs à l'axe 1 sont la bathymétrie, les carbonates, les "sables grossiers et moyens" et le type d'herbier (figure 20B). Les plus faibles densités et biomasses de *G. tumidum* (N0, B0) correspondent à un sédiment de haut niveau bathymétrique (>+0.55 m), à une teneur faible en carbonates (3 à 20%) et une teneur élevée en "sables grossiers et moyens" (>40%), et comportant un herbier simple d'*Halodule spp.* (He2). D'une manière similaire, le facteur général d'abondance est, selon l'axe 2, fortement lié à une augmentation du niveau bathymétrique entre les bornes +0.35 et +0.55 m (Ba1 à Ba2), et des teneurs en vases de 3.5 à 7% (Va1 à Va2). Les densités et les biomasses maximales de *G. tumidum* sont rencontrées dans un sédiment de niveau bathymétrique élevé (+0.45 à +0.55 m), à teneur faible en carbonates (0 à 3%) et comportant un herbier simple d'*Halophila ovalis*. Sur le plan granulométrique, les préférences de *G. tumidum* tendent vers une teneur élevée en "sables fins" (>50%) et en vases (>7%), et intermédiaire en "graviers" (5 à 15%).

Les projections des paramètres démographiques de la population montrent un décalage de l'abondance des jeunes individus par rapport à celle des adultes. L'absence des jeunes (Je0), contrairement à celle des adultes, est influencée par les faibles teneurs en vases (Va0) et en "graviers" (Gv0). Les abondances plus fortes en jeunes individus (Je1 et Je2) sont essentiellement fonction de deux paramètres : un niveau bathymétrique de +0.35 à +0.40 m et une teneur intermédiaire en "sables grossiers et moyens" (28 à 40%).

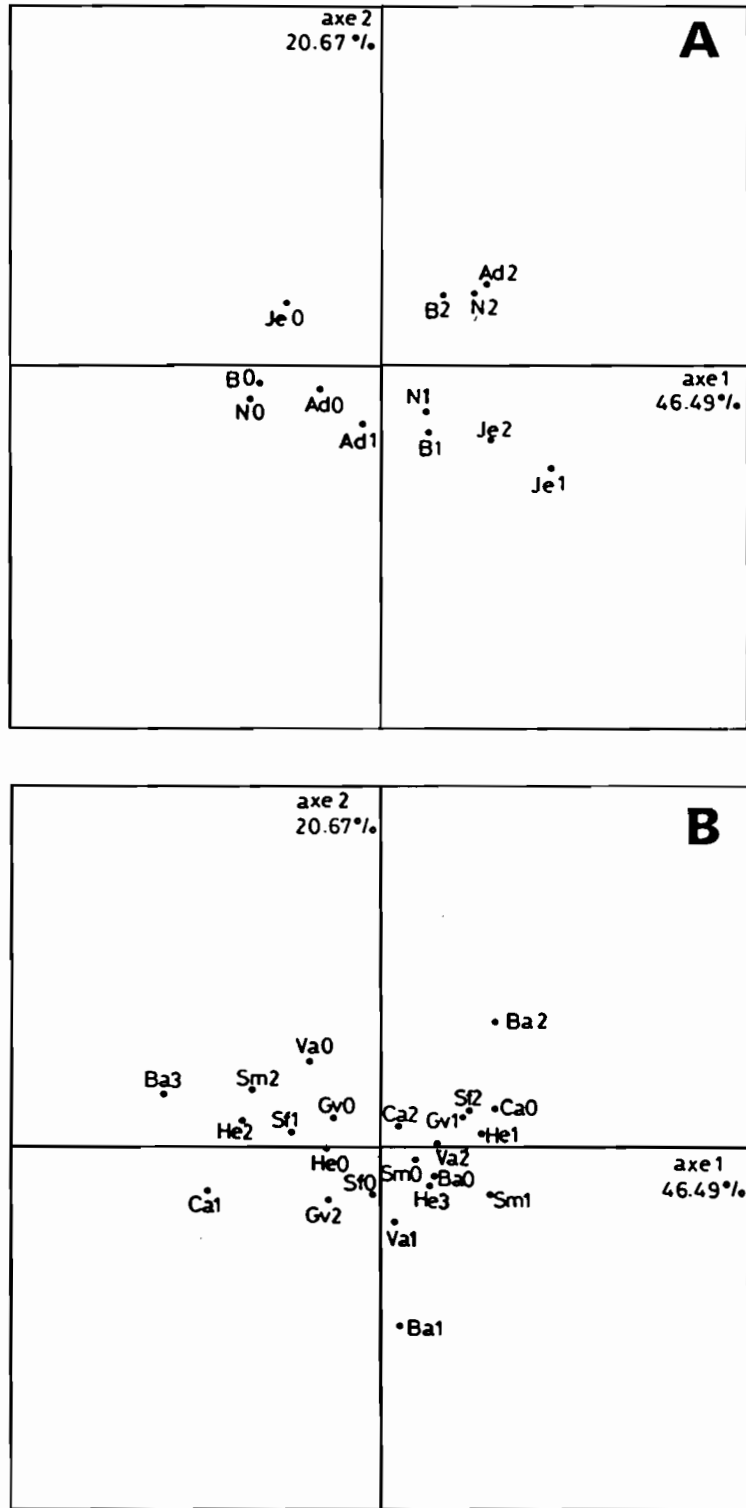


Figure 20.- Analyse des correspondances - Ordination des paramètres de la population (A) et de l'environnement (B) de *G. tumidum* dans le plan 1-2 (voir le texte pour la signification des symboles utilisés).

3.3. *Anadara scapha*

Les résultats de l'analyse des correspondances sont présentés à la figure 21 (A et B). Les trois premiers axes d'inertie extraient 96.38% de la variance totale, avec respectivement 68.35%, 16.96% et 11.07% pour les axes 1, 2 et 3. Les faibles parts de variance expliquées par les axes 2 et 3 nous ont conduit à appliquer nos commentaires au seul axe 1; par souci de clarté, nous avons toutefois montré le plan 1-2 sur nos figures. D'une manière similaire à ce qui a été décrit pour les deux espèces précédemment étudiées, l'axe 1 représente un gradient d'abondance pour les attributs de la population (figure 21A). Les valeurs faibles de la densité et de la biomasse se projettent du côté négatif de l'axe, contrairement aux valeurs moyennes en position centrale et aux valeurs élevées du côté positif. Les densités faibles (N0) présentent une position intermédiaire entre les biomasses faibles et moyennes, en raison des poids individuels élevés atteints par *A. scapha*. Les densités moyennes (N1) montrent un décalage vers le pôle positif de l'axe 2 et ne correspondent pas au schéma général. Les projections des densités des jeunes (Je0 et Je1) sont inversées par rapport à l'axe d'abondance. Une ségrégation entre les jeunes et les adultes est donc mise en évidence dans la population. L'axe 2 n'explique qu'une faible part d'inertie; il intervient tout de même en discriminant les faibles et les moyennes densités.

Les paramètres de l'environnement les plus contributifs à l'axe 1 sont : la bathymétrie, les "sables grossiers et moyens", les "sables fins" et les "graviers" (figure 21B). Les faibles biomasses d'*A. scapha* (B0) s'observent pour un sédiment de niveau bathymétrique élevé (>+0.25 m), à teneurs extrêmes en "sables fins" (>45% et <35%) et faibles pour les autres paramètres sédimentaires (Sm0, Va0, Ca0 et Gv0). Les sédiments de ce type abritent les jeunes *A. scapha* (Je1), ainsi qu'un herbier simple de phanérogames (He2).

Les valeurs maximales de densité et de biomasse sont rencontrées dans des substrats à teneurs intermédiaires en "sables grossiers et moyens" (25 à 35%), "sables fins" (35 à 45%) et "graviers" (5 à 10%). Dans une moindre mesure, ces substrats sont caractérisés par des niveaux bathymétriques faibles et intermédiaires (<+0.05 m et +0.25 m), des teneurs moyennes en carbonates (25 à 50%) et élevées en vases (>15%), et un herbier mixte de phanérogames composé de (1) *Halodule uninervis* et *Thalassia hemprichii*, seules ou avec *Cymodocea rotundata*, ou (2) *T. hemprichii*, *C. rotundata* et *Halophila ovalis*. L'analyse permet de mettre en évidence l'absence de jeunes individus sur ces sédiments.

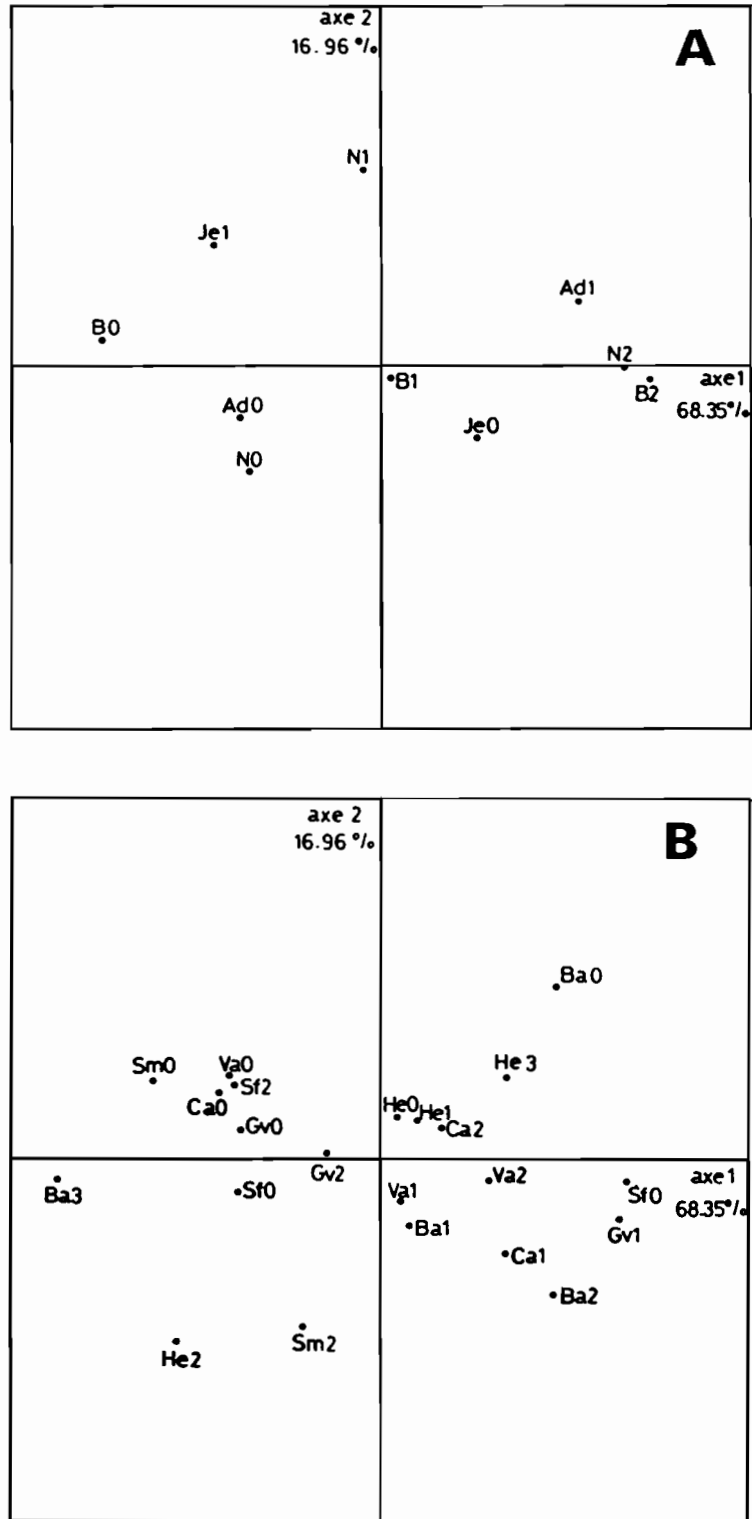


Figure 21.- Analyse des correspondances - Ordination des attributs de la population (A) et des paramètres de l'environnement (B) d'*A. scapha* dans le plan 1-2 (voir le texte pour la signification des symboles utilisés).

4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les facteurs influençant la répartition spatiale des espèces benthiques sont complexes et d'une approche difficile. La présence des populations d'*A. striata*, de *G. tumidum* et d'*A. scapha*, espèces sédentaires, sur un site donné, est liée au recrutement des individus après leur phase larvaire planctonique, puis au maintien des recrues dans leur nouveau biotope. Pour de telles espèces benthiques, la granulométrie peut être considérée comme un facteur important dans la réussite d'une part du recrutement et, d'autre part, du maintien des populations. Nos résultats fournissent les préférences de chacune des espèces quant à la nature et au niveau bathymétrique du substrat; ils ne permettent toutefois pas d'approcher directement les facteurs influençant la fixation des larves. Ils offrent par ailleurs une vision instantanée du milieu sans appréhender les effets des fluctuations temporelles des paramètres de l'environnement comme la salinité, qui peuvent avoir un rôle appréciable en zone intertidale.

4.1. *Atactodea striata*

Les analyses granulométriques ont été basées sur un prélèvement de sédiment situé à 2 m au dessus du bas des unités d'échantillonnage, sans tenir compte de leur pente, de leur orientation et de leur niveau bathymétrique. La grande majorité des plages prospectées présente une pente faible de 5 à 8% et une orientation sud-ouest. Les plages sont localisées dans la zone médiolittorale et découvrent entièrement lors de chaque basse mer. Elles sont bien protégées des houles par le récif frangeant et sont donc soumises à un hydrodynamisme faible ou moyen. Par ailleurs, la faible liaison unissant la largeur totale des plages à la densité ou à la biomasse d'*A. striata* permet de conclure à une largeur relativement constante de la zone abritant les bivalves, de l'ordre de 4 à 7 m. La limite inférieure des unités ayant toujours été associée au début de cette zone, nous avons admis une homogénéité des divers emplacements de nos prélèvements de sédiment. Nous avons toutefois tenté de réduire les biais éventuels en regroupant les fractions granulométriques en quatre classes.

Dans la Province Indo-Pacifique, *A. striata* a été rencontré sur des plages de sables grossiers coralliens (GIBBS, 1978), ou non coralliens (PURCHON & PURCHON, 1981). NARAYANAN & SIVADAS (1986) ont récolté *A. striata* sur une plage présentant un sédiment fin

bien classé, de taille moyenne de 0.4 mm, et FISCHER (1966), "a trouvé plus facilement *A. striata* dans un sable relativement fin que dans un sable à gros débris". A Madagascar, PICHON (1962) et THOMASSIN (1978) ont signalé *A. striata* sur des sables moyens carbonatés ou terri-gènes. Ces données semblent montrer la relative indifférence d'*A. striata* vis-à-vis de la granu-lométrie des substrats. Nos résultats suggèrent pourtant un effet important des teneurs en "sa-bles fins, moyens et graviers" sur la densité du bivalve en Nouvelle-Calédonie. Sur la côte sud-ouest de la "Grande Terre", l'absence d'*A. striata* est liée à des teneurs faibles en "sables gros-siers et moyens" et "graviers", et élevées en "sables fins". Les sédiments abritant les densités et les biomasses maximales présentent des pourcentages élevés en "sables grossiers et moyens" et "graviers" et intermédiaires en "sables fins", le rapport (Sm+Gv)/Sf variant de 2.7 à 5.5 dans ces substrats. La projections des tailles moyennes des grains ne permet pas de préciser, parmi les "sables grossiers et moyens", les fractions sédimentaires les plus importantes dans la répartition des bivalves. Toutefois, la teneur des sédiments en sables moyens vrais, de taille comprise entre 0 et 1φ (Tm1) semble être un paramètre important.

4.2. *Gafrarium tumidum*

Les échantillons de sédiment utilisés pour décrire les facteurs de répartition des bival-ves ont été entachés de biais lors de leur récolte : (1) les prélèvements ayant été effectués ma-nuellement sur des substrats souvent recouverts d'eau, leur profondeur a été difficile à contrô-ler; (2) l'épaisseur de sédiment meuble a souvent été variable du fait de la présence plus ou moins près de la surface de la dalle corallienne sous-jacente; (3) le prélèvement de sédiment s'est avéré difficile dans le cas où une matre très dense d'herbier recouvrait le sol. Nous avons tenté de diminuer ces biais en regroupant les fractions granulométriques en quatre grandes clas-ses.

Pour *G. tumidum*, le niveau bathymétrique des unités d'échantillonnage a été estimé à partir de coefficients de marée définis pour des conditions atmosphériques moyennes, c'est à dire une absence de vent et une pression atmosphérique de 1013 hpa. Ces deux facteurs peuvent être à l'origine d'importantes fluctuations dans les hauteurs d'eau réellement observées sur le littoral (cf. 1^{ère} partie). Nos résultats ont montré l'importance de la bathymétrie des substrats

comme facteur déterminant l'abondance de *G. tumidum*. Les densités et les biomasses maximales ont été rencontrées entre les niveaux +0.4 et +0.5 m, c'est à dire sur des substrats situés à la limite inférieure des zones découvrants lors des basses mers de mortes-eaux.

L'action des paramètres granulométriques sur l'abondance de *G. tumidum* n'a pas été clairement mise en évidence par l'analyse des correspondances. Les substrats abritant les plus faibles densités et biomasses ont été relativement bien caractérisés par une teneur en "sables moyens" supérieure à 40% et une teneur intermédiaire en carbonates (entre 3.1 et 20%). *G. tumidum* est pourtant indépendant vis-à-vis de ce dernier paramètre, les fortes densités et biomasses s'observant à la fois pour les teneurs très faibles (0 à 3%) et élevées (20 à 68%) en carbonates.

GIBBS (1978) signale *G. tumidum* dans du sable fin envasé et SWADLING & SHOWING (1981) précisent qu'il est ramassé en Nouvelle-Guinée dans des "poches de sédiment vaseux" présentes sur la plate forme récifale. Nos résultats ne démontrent pas une importante affinité de *G. tumidum* pour les fortes teneurs en vases. D'une manière générale, les densités et les biomasses maximales ont été rencontrées sur des substrats comportant plus de 50% de "sables fins", de 4 à 15% de "graviers" et au maximum 15% de vase. *G. tumidum* est un suspensivore à siphons très courts, se nourrissant des particules en suspension près du fond. Une teneur en fraction fine assez élevée, au dessus d'un seuil d'environ 20%, paraît donc être un facteur limitant la répartition de ce bivalve, peut-être en raison du colmatage des branchies. Ainsi, en Malaisie, PURCHON & PURCHON (1981) ont rencontré préférentiellement *G. tumidum* dans des zones de sable propre, donc à faible teneur en vase.

Les absences des adultes et des jeunes sont influencées par les mêmes paramètres de l'environnement, à l'exception des fortes teneurs en "graviers". Nous avons défini les "graviers" comme les particules sédimentaires de taille supérieure à 2.5 mm. La présence de blocs ou de gros débris dans le sédiment peut rendre difficile l'enfouissement des adultes. Les densités maximales des jeunes ont été rencontrées sur des substrats de bas niveau bathymétrique (+0.35 à +0.40 m) composés d'environ 35% de "sables grossiers et moyens" et 5% de vases. Les préférences des jeunes vis-à-vis de la teneur en vase des sédiments paraissent plus strictes que celles des adultes. Nous n'avons pas mis en évidence une véritable ségrégation des tailles dans la population. Il existe tout de même des différences de répartition qui impliquent des phénomènes de migration de la part des jeunes.

Nos résultats sont basés sur les sites abritant *G. tumidum*. Ils ne peuvent donc préjuger des facteurs induisant la présence ou l'absence de ce bivalve. L'étude des facteurs déterminant l'abondance a pourtant montré une variation importante entre les types de sédiments peuplés par *G. tumidum*. Cette espèce semble donc être ubiquiste, mais elle n'atteint des densités et des biomasses élevées que dans certaines conditions de milieu. WANTIEZ (1988), après examen de plusieurs biotopes à *G. tumidum*, a également conclu à l'ubiquité de ce bivalve.

4.3. *Anadara scapha*

Nos résultats suggèrent que le niveau bathymétrique est un paramètre important pour l'abondance de la population d'*A. scapha* et en particulier pour les jeunes individus. *Anadara* est généralement considéré comme un genre intertidal (BOONRUANG & JANEKARN, 1983; BORRERO, 1986; WOLFF *et al.*, 1987) ou peuplant les zones côtières subtidales peu profondes (YANKSON, 1982; NARASIMHAM, 1985). En Nouvelle-Calédonie, ces bivalves ont toutefois été rencontrés jusqu'à une profondeur d'environ 20 m (CHARDY & CLAVIER, 1988a). TORAL-BARZA & GOMEZ (1985) ont récolté *A. scapha* sur des herbiers d'une profondeur moyenne de 0.5 m à marée basse tandis que BROOM (1985) a signalé cette espèce dans la zone non exondable. A Madagascar, THOMASSIN (1978) précise qu'*A. scapha* est plus abondant dans les herbiers récifaux que dans les herbiers littoraux. Les mesures des niveaux bathymétriques que nous avons effectuées ont été entachées de biais (cf. 4.2.); toutefois, *A. scapha* n'a été rencontré qu'une seule fois à des niveaux supérieurs à +0.40 m; il peut donc être considéré comme caractéristique de la partie inférieure de la zone intertidale, découvrant seulement lors des basses mers de vives-eaux.

Les résultats obtenus ont par ailleurs révélé l'importance de la granulométrie sur l'abondance d'*A. scapha*. D'une manière générale, les bivalves du genre *Anadara* tendent à occuper des substrats vaseux (BROOM, 1985). Ces bivalves à siphons très courts se nourrissent des matières en suspension près du fond; ils ont développé des structures ciliaires adaptées qui empêchent le colmatage de leurs branchies par les particules fines (YOLOYE, 1975). BROOM (1982b, 1985) a défini *A. granosa* et plus généralement l'ensemble des arciidés comme des déposivores facultatifs. Nous avons pour notre part considéré *A. scapha* comme un suspensivore, cette espèce, à la différence des bivalves classiquement définis comme déposivores (les tellinidés par exemple), ne recherchant pas activement sa nourriture à la surface du sédiment. Les sus-

pensivores des milieux vaseux sont généralement rencontrés dans des zones de faible énergie où la resuspension des éléments fins est limitée (RHOADS & YOUNG, 1970). La présence d'un herbier de phanérogames, par sa capacité à stabiliser le sédiment, est donc un élément important dans le maintien des populations. Chaque espèce peut toutefois être présente dans des sédiments variés : ainsi, NARASIMHAM (1985) rencontre les plus fortes biomasses d'*A. granosa* dans les zones où plus de 50% des particules sédimentaires sont de taille inférieure à 0.125 mm. BOONRUANG & JANEKARN (1983) signalent la présence de populations naturelles de cette espèce sur des substrats composés de 70 à 80% de particules de taille supérieure à 0.063 mm et PATHANSALI (1966) note que les populations d'*A. granosa* sont rencontrées sur des substrats composés à 90% de particules de taille inférieure à 0.125 mm. De manière similaire, BROOM (1985) précise qu'*A. subcrenata* peut se rencontrer sur des substrats sablo-vaseux mais que les plus fortes densités de cette espèce sont récoltées dans un sédiment composé à plus de 80% par des particules fines. Certains arciidés se rencontrent presque exclusivement sur des substrats moins vaseux. Ainsi, *A. scapha* est récolté par THOMASSIN (1978) dans des herbiers de phanérogames dont le sédiment présente une teneur importante en sables moyens et TORALBARZA & GOMEZ (1985) signalent cette espèce dans des herbiers à substrat sablo-vaseux mélangé à des débris de coraux. BROOM (1985) précise par ailleurs qu'*A. scapha* est généralement trouvé dans des crevasses rocheuses. Dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, CHARDY & CLAVIER (1988a) ont trouvé *Anadara sp. cf. scapha* dans les fonds de sable gris, à teneur en vases de l'ordre de 7%. Nos résultats confirment l'ensemble de ces informations : sur le littoral de la "Grande Terre", les valeurs maximales de densités et biomasses d'*A. scapha* ont été rencontrées sur des substrats sablo-vaseux composés d'environ 7% de particules de taille supérieure à 2.5 mm, 30% de particules comprises entre 2.5 et 0.5 mm, 40% de particules de taille comprise entre 0.5 et 0.063 mm et 20% de vases. BROOM (1985) signale la présence d'un byssus chez quelques espèces d'*Anadara*, dont *A. scapha*. L'existence d'une fraction grossière (débris de coraux ou de coquilles) dans le sédiment peut donc permettre la fixation des individus.

BORRERO (1986) a montré l'existence d'une répartition différentielle des jeunes et des adultes d'*A. tuberculosa* et d'*A. similis*. Ces deux espèces sont rencontrées à l'état adulte sur les zones vaseuses intertidales bordant les mangroves. Les juvéniles se métamorphosent dans les régions côtières subtidales avoisinantes et migrent par la suite pour rejoindre l'habitat des adultes. YOLOYE (1975) a par ailleurs observé le déplacement en milieu naturel des jeunes d'*A. senilis*, alors que les adultes de cette espèce sont inactifs. Nos résultats suggèrent une rela-

tion du même type pour *A. scapha*. RHOADS & YOUNG (1970) ont les premiers montré la plus grande sensibilité des juvéniles de suspensivores vis-à-vis de la teneur en fraction fine des sédiments. L'installation des juvéniles sur des substrats moins vaseux puis leur migration progressive vers l'habitat des adultes permet le maintien des suspensivores endogés dans des milieux à fortes teneurs en vases, dans lesquels les déposivores (SANDERS, 1958; BLOOM *et al.*, 1972) ou les suspensivores épibenthiques (CHARDY & CLAVIER, 1988a) sont généralement dominants.

CHAPITRE 1.2

REPRODUCTION DES BIVALVES

1. INTRODUCTION

La compréhension de la biologie de la reproduction est une aide importante à la connaissance des renouvellements de stocks naturels et à l'interprétation des rythmes de croissance, notamment dans le cas d'organismes faisant l'objet d'une exploitation. Dans ce travail, nous nous intéresserons à la reproduction des trois principaux bivalves présents sur les substrats meubles littoraux de la côte sud-ouest de Nouvelle-Calédonie : *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* et *Anadara scapha*.

La reproduction d'*A. striata* et de *G. tumidum* n'a jusqu'à présent pas fait l'objet de travaux spécifiques, contrairement à *Anadara scapha* (ou *A. antiquata*) (cf. 1^{ère} partie) dont le cycle reproducteur a été étudié aux Philippines (TORAL-BARZA & GOMEZ, 1985). Pour chacune des espèces, la taille à la sexualisation, la sex-ratio et le déroulement de la gamétogénèse au cours d'un cycle annuel seront définis. Une étude histologique permettra de caractériser les différents stades du cycle reproducteur. Des estimations de fécondité seront données pour *G. tumidum*. Les relations entre le cycle reproducteur et les facteurs de l'environnement seront aussi recherchées.

2. MATERIEL ET METHODES

Les cycles reproducteurs d'*A. striata*, de *G. tumidum* et d'*A. scapha* ont été étudiés à partir de prélèvements mensuels d'une trentaine d'individus de grande taille de chaque espèce, sur la plage de Karikaté pour *A. striata* et dans les herbiers de Tomo et de Térémba respectivement pour *G. tumidum* et *A. scapha*. Au laboratoire, chaque bivalve a été mesuré avec une précision de 0.5 mm parallèlement à la charnière, suivant sa plus grande dimension. La gonade, qui se développe de manière diffuse dans le corps, a été observée à la loupe binoculaire. Son aspect extérieur a été noté et classifié selon le tableau 15A. Après cet examen, chaque gonade a été sectionnée; le sexe des individus, qui ne peut être distingué macroscopiquement sans risque d'erreur, a été précisé puis les éventuels produits génitaux, récupérés à la pipette, ont été caractérisés en microscopie optique suivant la classification du tableau 15B. Pour la caractérisation histologique des différents stades sexuels, la gonade d'un certain nombre d'individus a été fixée pendant 48 h dans une solution de Bouin, puis déshydratée dans l'alcool absolu. Des sections de 5 µm ont été découpées au microtome colorées à l'hématoxyline, à l'éosine et au bleu alcian.

Les résultats obtenus par les deux types d'observations ont été regroupés; quatre stades de développement, communs à chaque espèce, ont ensuite été reconnus en fonction de l'apparence de la gonade et des produits génitaux :

- 0) indifférenciation sexuelle : pas de gonade ni de produits génitaux (planche 1A);
- 1) maturation sexuelle : gonade ne couvrant pas complètement l'hépatopancréas, spermatozoïdes peu mobiles (planche 1B) ou ovocytes pédonculés de diamètre intermédiaire, à noyau plus sombre que le cytoplasme;
- 2) maturité sexuelle : gonade renflée couvrant la totalité de l'hépatopancréas, spermatozoïdes très mobiles (planche 1C) ou ovocytes de fort diamètre à petit pédoncule et noyau plus clair que le cytoplasme (planche 1D);
- 3) régression sexuelle : gonade flasque, produits génitaux en faible quantité, spermatozoïdes très actifs (planche 1E) ou ovocytes en cours de dégradation (planche 1F).

Pour *A. scapha*, l'état de maturation n'a pu être apprécié à la loupe binoculaire, du fait de l'épaisseur du tégument recouvrant le pied et l'hépatopancréas. Seule la classification concernant la quantité et la structure des produits génitaux a été utilisée pour décrire le cycle de maturation sexuelle de ce bivalve.

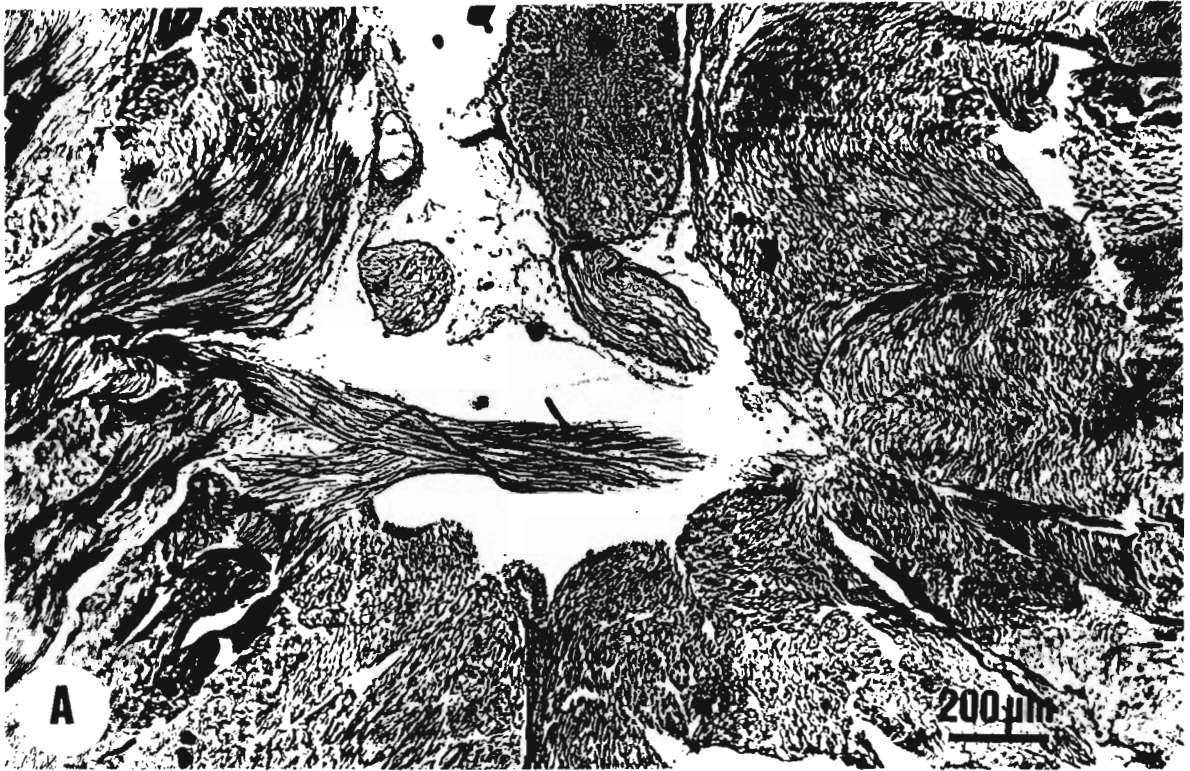


Planche 1.- Stades sexuels observés chez les bivalves : (A) Stade 0, *A. striata*; (B) Stade 1 mâle, *A. striata*;
SG:spermatogonie.

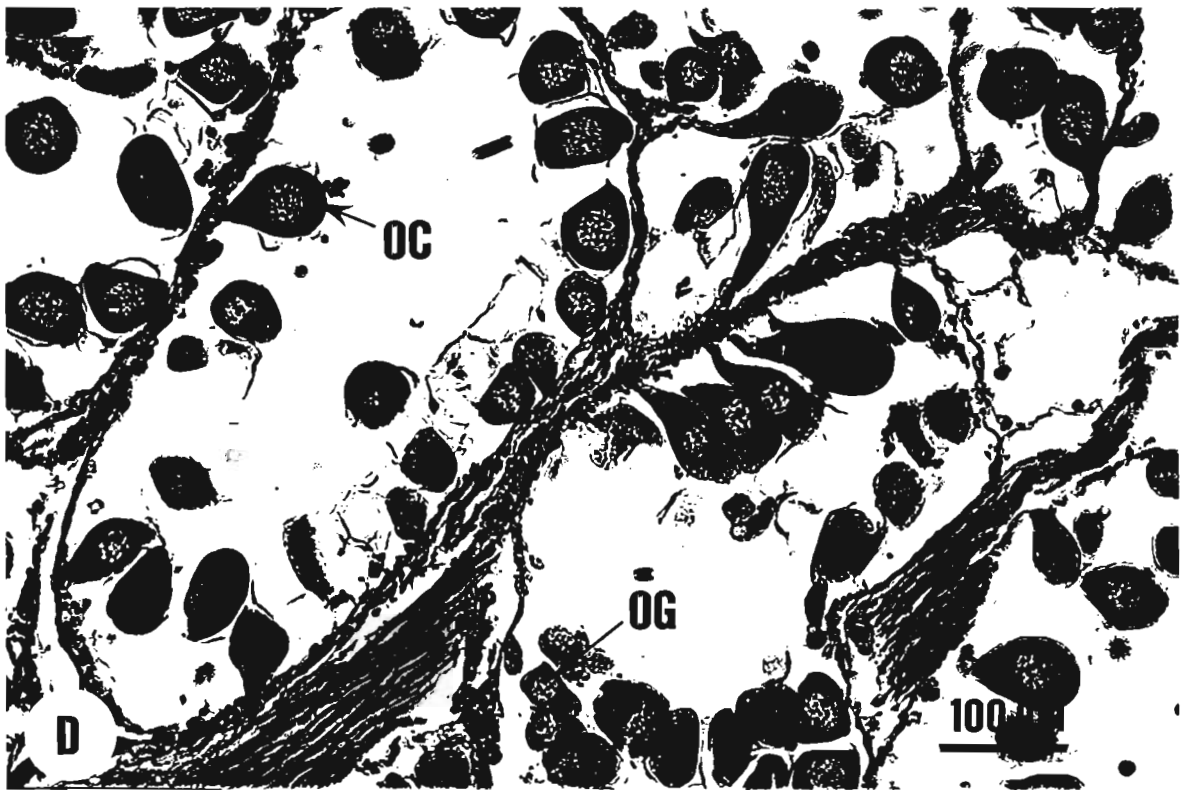


Planche 1.- Suite : (C) Stade 2 mâle, *G. tumidum*; (D) Stade 2 femelle, *G. tumidum*;
OC: ovocyte; OG: oögonie; SZ: spermatozoïdes.

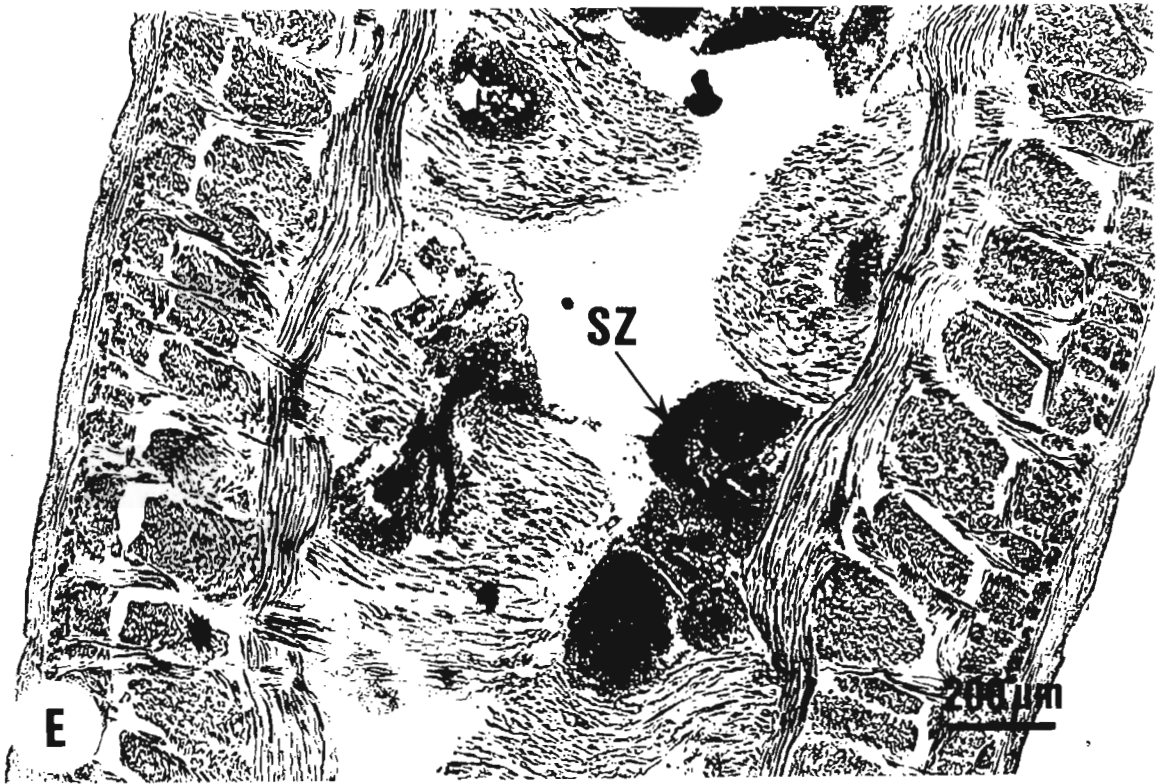


Planche 1.- Suite : (E) Stade 3 mâle, *A. striata*; (F) Stade 3 femelle, *A. scapha*;
DOC: ovocytes en dégénérescence; SZ: spermatozoïdes.

Tableau 15. - Echelles d'observation, à la loupe binoculaire (A), et au microscope (B), utilisées pour décrire le stade de maturation sexuelle des bivalves (M=mâles, F=femelles).

Stade sexuel	Observation (A)
0	Gonade non visible.
1	Gonade peu épaisse ou moyennement épaisse.
2	Gonade très renflée.
3	Gonade flasque.
Stade sexuel	Observation (B)
0	Produits génitaux non visibles.
1M	Sperme en faible ou moyenne quantité. Spermatozoïdes non mobiles ou faiblement mobiles.
1F	Ovocytes de diamètre faible, à grand pédoncule. Noyau plus sombre que le cytoplasme.
2M	Sperme en grande quantité. Spermatozoïdes mobiles ou très mobiles.
2F	Ovocytes de fort diamètre, à petit pédoncule. Noyau plus clair que le cytoplasme.
3M	Sperme en faible quantité. Spermatozoïdes très mobiles.
3F	Ovocytes en voie de dégradation.

G. tumidum a fait l'objet d'études complémentaires. Tout d'abord, la fécondité des femelles a été étudiée durant 3 mois, de novembre 1989 à janvier 1990 : chaque mois, les gonades de 3 femelles matures de grande taille ont été disséquées et les oeufs ont été conservés dans du formol pur. Pour chaque bivalve, 15 comptages d'oeufs ont été effectués dans une cuve de Dolfus, après dilution au 1/200. Les échantillons présentant des effectifs de taille égale, nous avons utilisé une analyse de variance à un facteur fixe (ANOVA) pour préciser l'effet de la date sur la fécondité. Le test *a posteriori* de Welsch (WELSCH, 1977) a été employé pour séparer les groupes de mois homogènes car il s'est avéré, d'après SOKAL & ROHLF (1981), le mieux adapté à nos données.

Durant cette même période, de novembre à janvier, la taille des oeufs de femelles matures a été étudiée chaque mois; la gonade de cinq bivalves a été sectionnée et les produits génitaux s'en écoulant ont été récupérés à la pipette. Après homogénéisation, les 100 premiers oeufs observés ont été mesurés suivant leur plus grand diamètre, en utilisant un micromètre oculaire, avec une précision d'environ 5 µm.

3. RESULTATS

3.1. *Atactodea striata*

3.1.1. Taille à la sexualisation et taille de première ponte

La figure 22 montre les répartitions en classes de tailles de la population examinée, d'une part, et des individus sexués, d'autre part. Les bivalves indifférenciés, représentés par la différence entre les valeurs des deux histogrammes, sont présents quelle que soit la longueur. Le stade d'indifférenciation constitue donc une période déterminée du cycle sexuel d'*A. striata*. La première différenciation apparaît à une longueur d'environ 20 mm. Sur la figure 23 (A et B) sont présentées les répartitions en classes de tailles des individus récoltés aux stades 2 et 3. Pour les bivalves de 20 mm, la maturation des gamètes se déroule très rapidement, la première ponte intervenant pour une longueur comprise entre 20 et 22 mm.

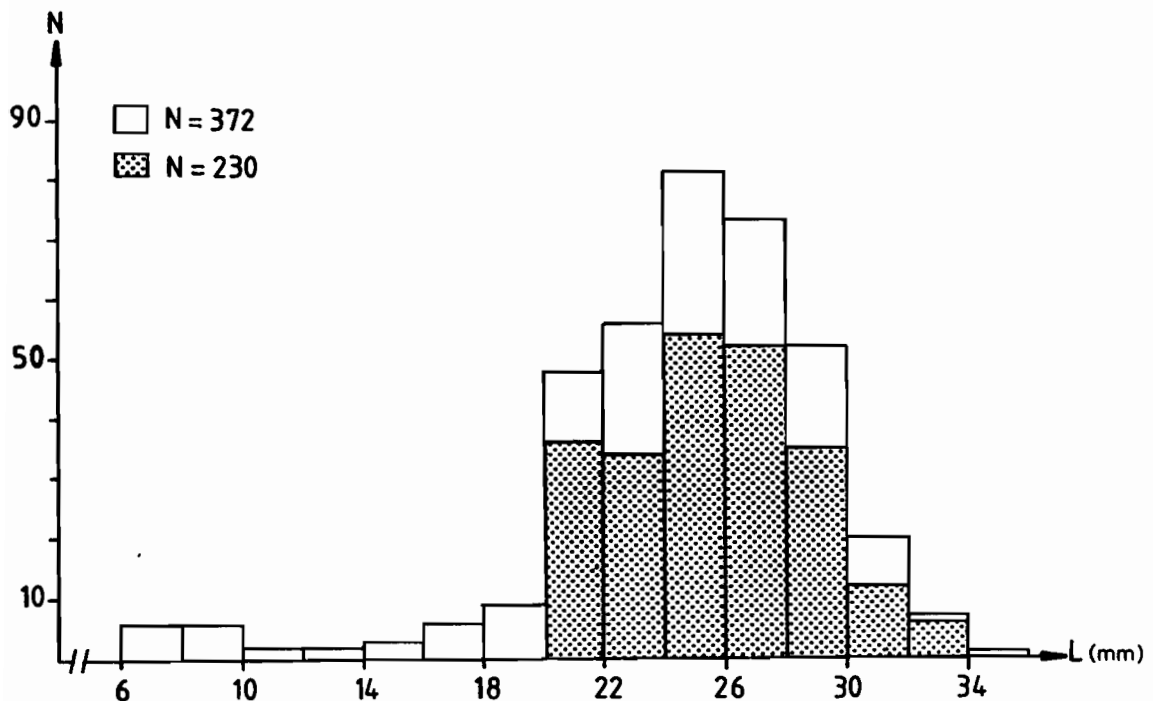


Figure 22.- Histogrammes de distribution des tailles de l'ensemble des *A. striata* et des individus sexués (en pointillé).

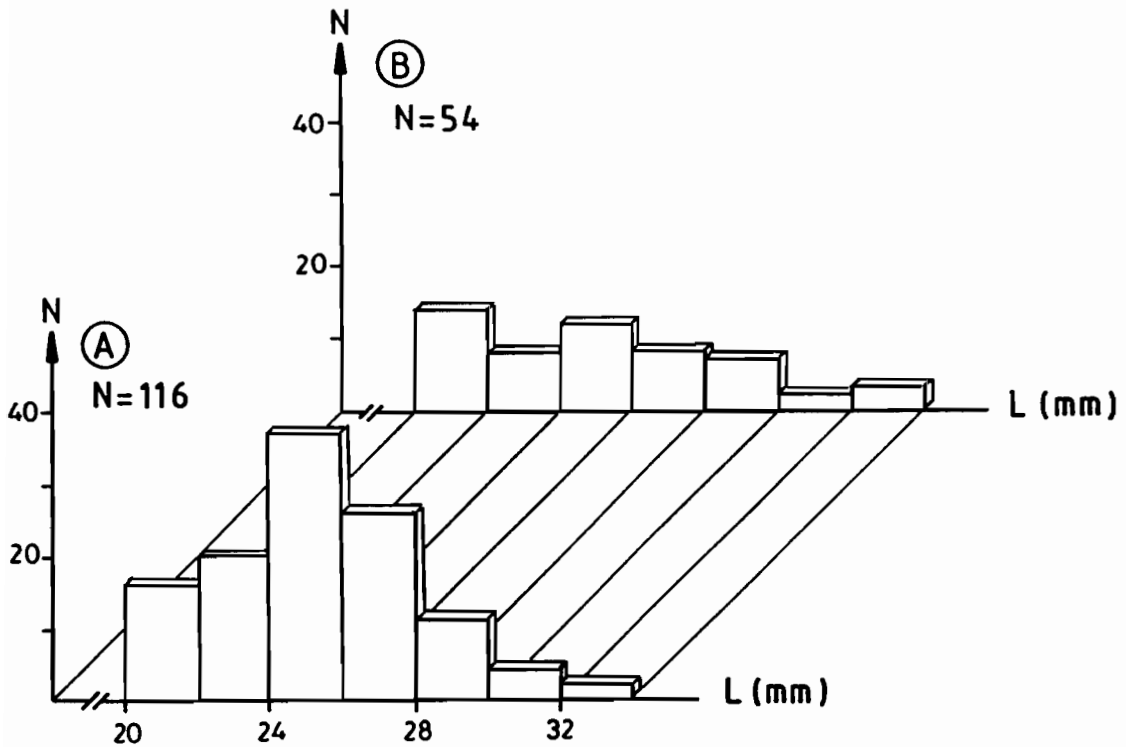


Figure 23.- Histogrammes de distribution des tailles des *A. striata* récoltés aux stades 2 (A) et 3 (B).

3.1.2. Sex-ratio globale et relation entre le sexe et la taille

La sex-ratio globale a été estimée à partir de la totalité des prélèvements. Sur les 230 individus sexués récoltés, aucun cas d'hermaphroditisme simultané n'a été relevé pour *A. striata*. Le rapport mâles / femelles est de 0.92 et l'hypothèse d'égalité des sexes ne peut être rejetée ($\chi^2=0.43$, $\alpha>0.05$). L'échantillon pris dans son ensemble est donc conforme à la loi théorique d'égalité des sexes.

Les distributions de longueurs des mâles et des femelles d'*A. striata* récoltés pendant notre étude sont représentées sur la figure 24 (A et B). L'hypothèse nulle d'indépendance entre le sexe et la taille des individus ne peut être rejetée ($\chi^2=9.39$, $\alpha>0.05$, dl=5). Sur la plage de Karikaté, *A. striata* est donc un bivalve gonochorique.

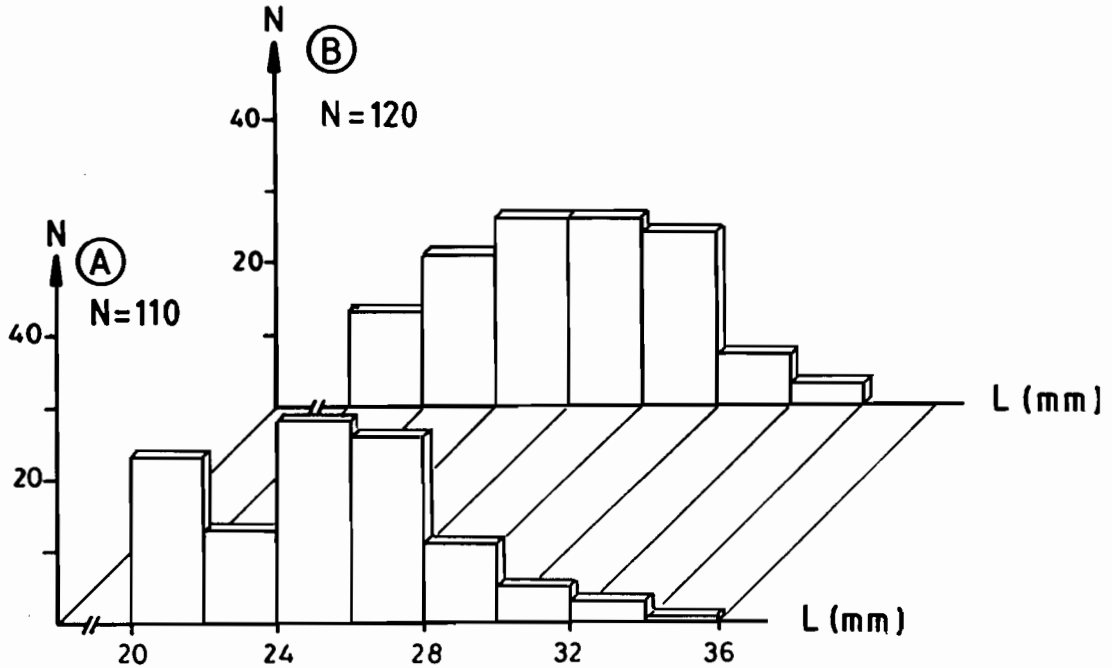


Figure 24.- Histogrammes de distribution des tailles des mâles (A) et des femelles (B) d'*A. striata*.

3.1.3. Cycle reproducteur

Les sexes ont été aisément reconnus tout au long de l'année, à l'exception du mois de juillet, pendant l'hiver austral (figure 25). Le cycle reproducteur d'*A. striata* (figure 26) comprend trois grandes périodes : (1) une période de maturation sexuelle d'août à octobre, (2) une période de maturité sexuelle et/ou de restauration des gonades de novembre à avril (été austral) et (3) une période de repos sexuel de mai à juillet. Toutefois, la distinction entre les périodes de maturation, d'une part, et de maturité, d'autre part, doit être modulée; en effet, à l'exception des mois de septembre et de février, la population a présenté d'août à avril un pourcentage variable d'individus à chacun des trois stades sexuels. Il existe donc, durant cette partie de l'année, des pontes successives touchant des pourcentages variables d'individus. Deux pontes plus massives ont tout de même été rencontrées début mars et début mai, à la fin de l'été austral.

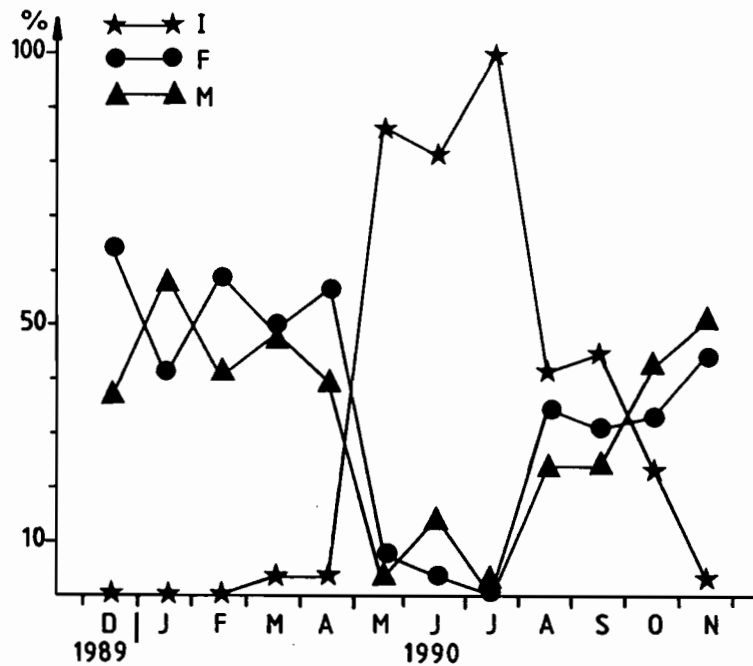


Figure 25.- *A. striata* : pourcentage des individus indifférenciés (I), femelles (F) et mâles (M) pendant notre étude.

3.2. Gafrarium tumidum

3.2.1. Taille à la sexualisation et taille de première ponte

Les répartitions en classes de tailles de la totalité des individus récoltés et des individus sexués (figure 27) montrent que le stade d'indifférenciation intéresse toutes les longueurs et que la différenciation apparaît à 20 mm, ce qui correspond à un âge d'environ 2 ans (cf. chapitre 2.1, 2^{ème} partie). Dès cette taille, le développement des gamètes s'avère très rapide : des individus différenciés ont en effet été récoltés à une longueur de 22 mm (figure 28A), les premières pontes intervenant à partir de 24 mm (figure 28B).

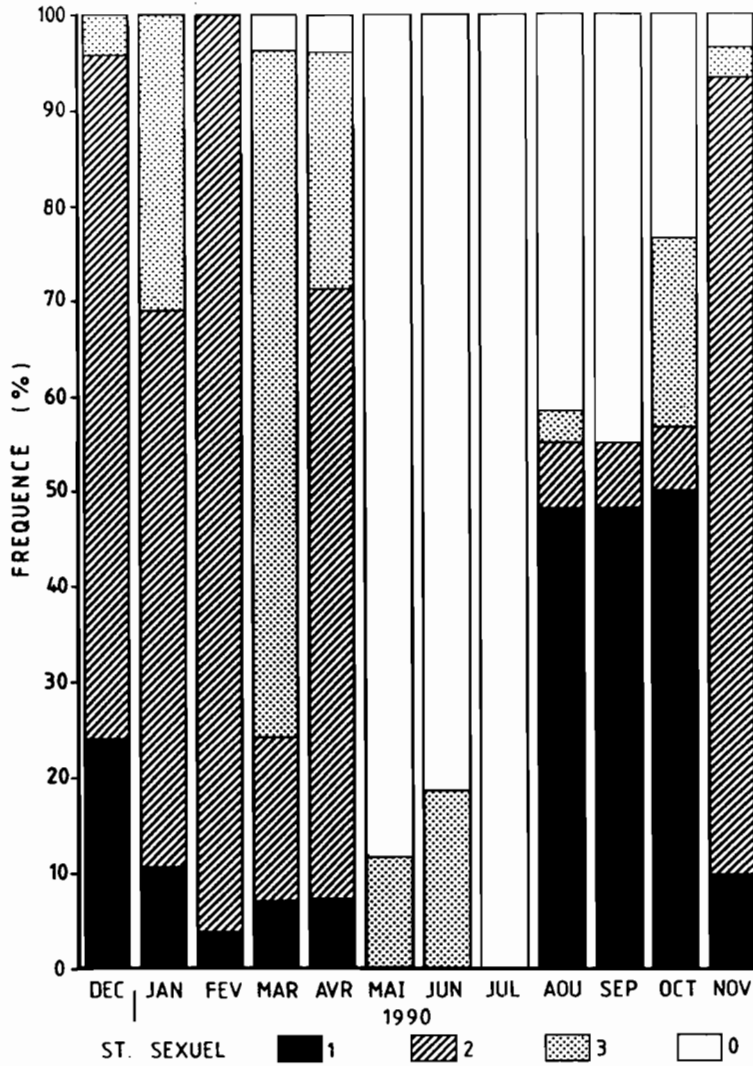


Figure 26.- Cycle reproducteur d'*A. striata*.

3.2.2. Sex-ratio globale et relation entre le sexe et la taille

La sex-ratio globale a été estimée à partir de l'ensemble de nos données. Sur les 398 individus sexués récoltés, aucun cas d'hermaphroditisme simultané n'a été mis en évidence. Le rapport mâles / femelles est de 1.13 et la sex-ratio est significativement différente de 1 ($\chi^2=6.28, \alpha<0.05$).

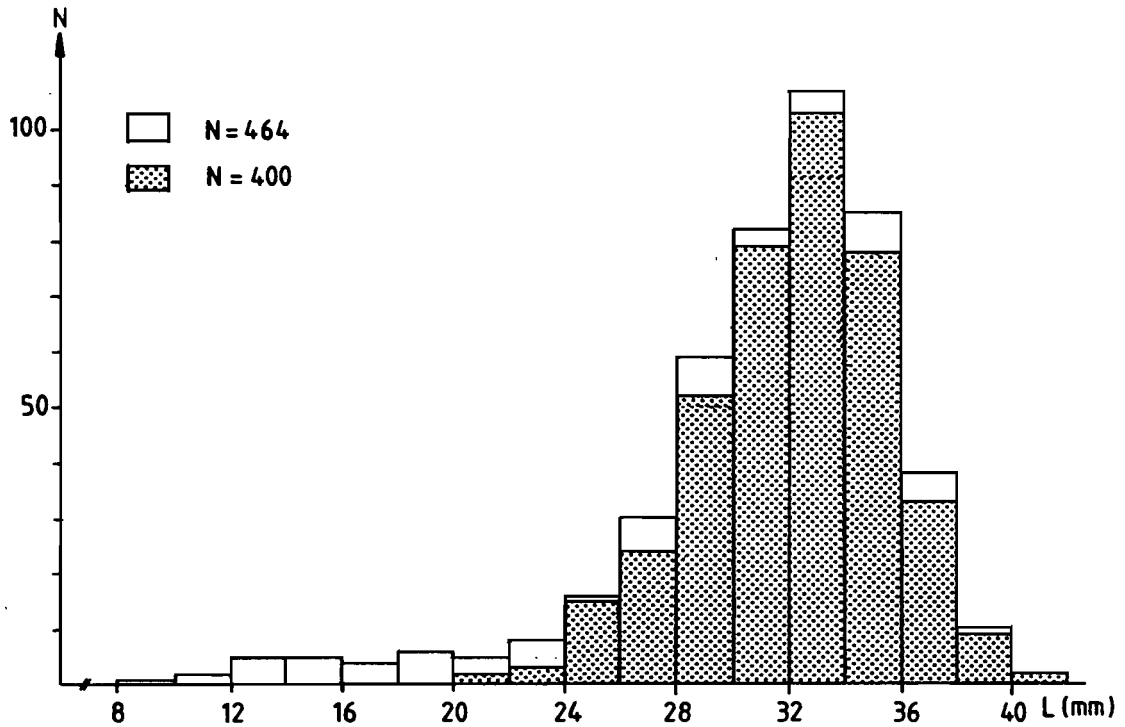


Figure 27.- Histogrammes de distribution des tailles de l'ensemble des *G. tumidum* et des individus sexués (pointillé).

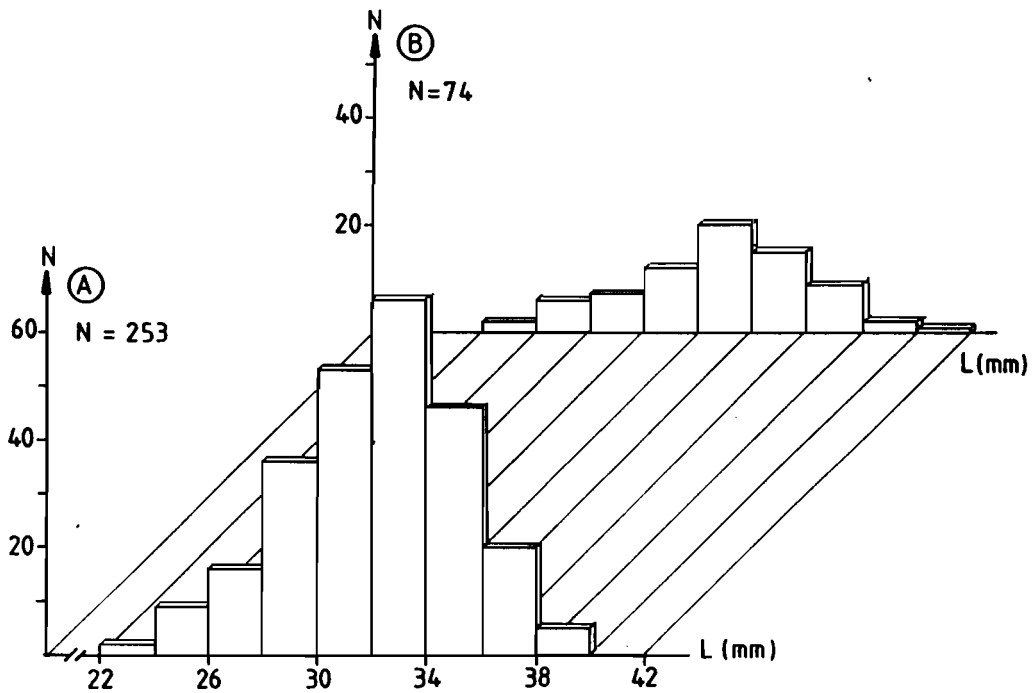


Figure 28.- Histogrammes de distribution des tailles des *G. tumidum* récoltés aux stades 2 (A) et 3 (B).

Les histogrammes de distributions de longueurs des mâles et des femelles de *G. tumidum* sont représentés à la figure 29 (A et B). L'hypothèse nulle d'indépendance entre la taille et le sexe doit être rejetée ($\chi^2=15.70$, $\alpha<0.05$, $dl=8$); le calcul des χ^2 partiels permet simplement de conclure à un nombre de femelles significativement supérieur aux mâles pour une longueur de 30 à 32 mm ($\chi^2=4.17$, $\alpha<0.05$) et inversement, un nombre de mâles supérieur pour une longueur de 38 à 40 mm ($\chi^2=6.98$, $\alpha<0.01$). Pour les autres tailles, l'égalité entre mâles et femelles ne peut être rejetée. Sur la plage de Tomo, *G. tumidum* est donc un bivalve gonochorique.

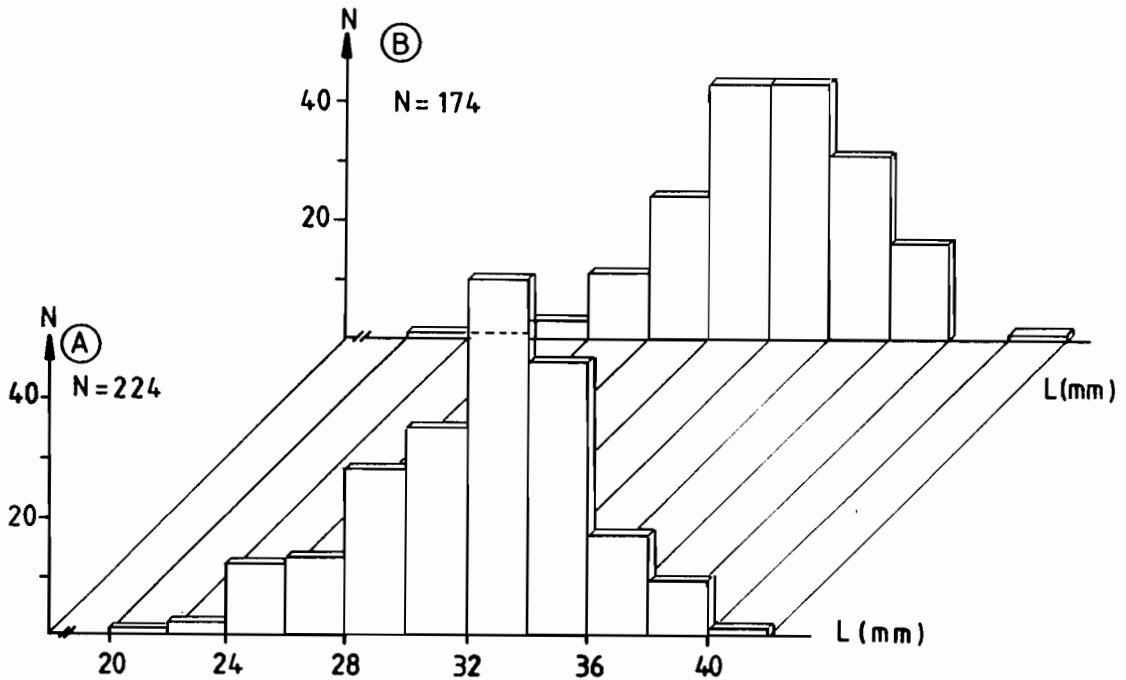


Figure 29.- Histogrammes de distribution des tailles des mâles (A) et des femelles (B) de *G. tumidum*.

3.2.3. Cycle reproducteur

Les sexes ont été facilement reconnus tout au long de l'année (figure 30). Les variations annuelles des pourcentages des différents stades sexuels dans la population de *G. tumidum* sont présentées à la figure 31. Trois périodes ont été mises en évidence : (1) une période de maturation sexuelle en juillet et en août (hiver austral), (2) une période de maturité sexuelle de septembre à mars (printemps et été austral) et (3) une période de régression sexuelle d'avril à juin (automne austral). Cette division est toutefois très schématique; en effet, un certain nombre d'individus pleinement matures et, à trois exceptions près, des individus en voie de régression sexuelle, ont été rencontrés tout au long de l'année. A partir du mois de septembre, la population est donc caractérisée par l'existence quasi continue de pontes partielles, qui ne touchent simultanément un nombre important d'individus qu'au mois de mars, à la fin de l'hiver austral.

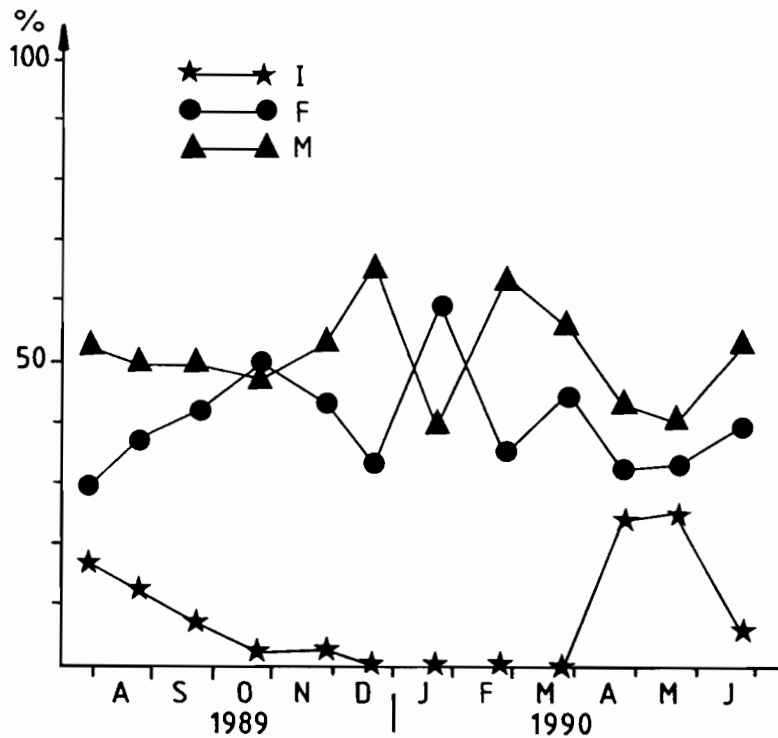


Figure 30.- *G. tumidum* : pourcentage des individus indifférenciés (I), femelles (F) et mâles (M) pendant notre étude.

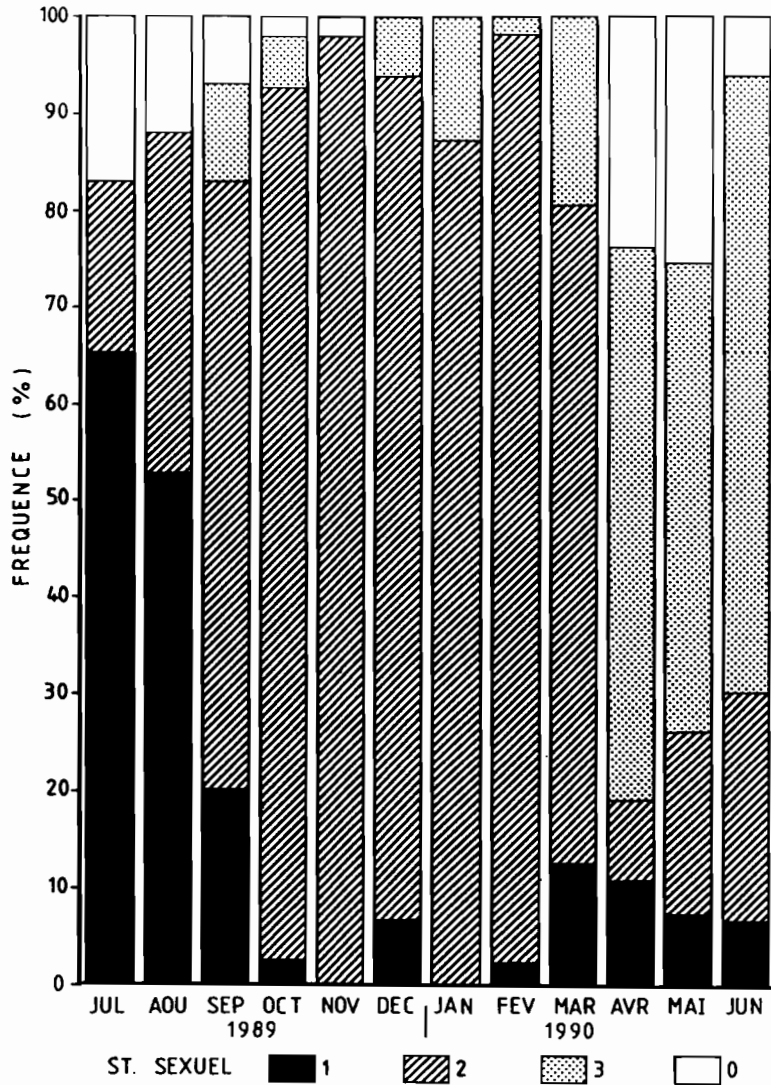


Figure 31.- Cycle reproducteur de *G. tumidum*.

Les histogrammes de distribution des diamètres des oeufs des femelles matures sont présentés à la figure 32 (A, B et C). Les gonades présentent des gamètes de toutes tailles, avec toutefois une prédominance des diamètres de 55 à 70 μm . Le nombre d'oeufs de cette taille est plus faible à la fin décembre qu'en novembre ($t=3.94, \alpha<0.01$). En revanche, les tailles comprises entre 35 et 55 μm sont plus nombreuses fin décembre ($t=5.79, \alpha<0.01$). Enfin, les oeufs de diamètre $< 35 \mu\text{m}$ sont également représentés entre les deux prélèvements ($t=0.7, \alpha>0.05$). La période d'activité sexuelle maximale des femelles de *G. tumidum*, durant laquelle ont été effectuées ces mesures, se traduit donc par une formation continue d'oeufs mais d'intensité variable.

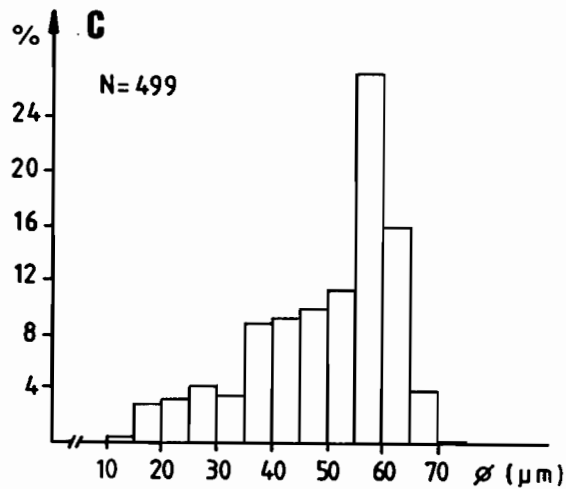
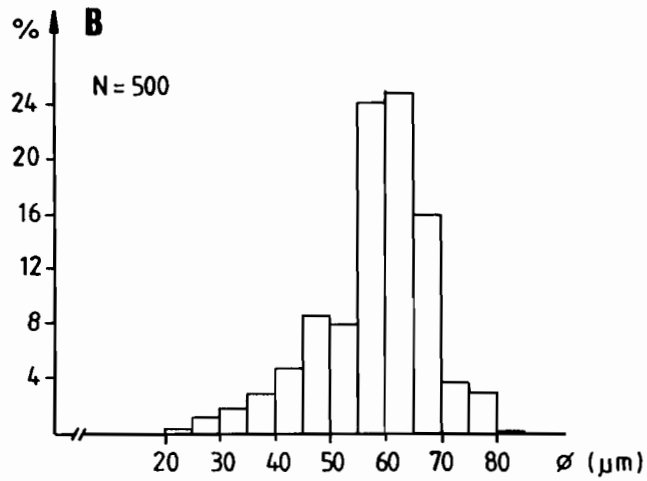
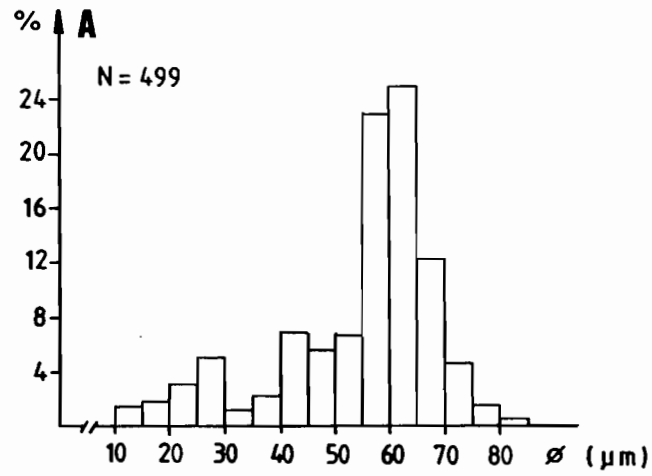


Figure 32.- Histogrammes de fréquences des diamètres des oeufs de *G. tumidum* en novembre (A), au début décembre (B) et à la fin décembre 1989 (C).

3.2.4. Fécondité

Le nombre moyen d'oeufs par gonade mature, estimé à partir de l'ensemble de nos données, est de 206×10^3 (ES=11000, n=135). La figure 33 présente l'évolution de la fécondité en fonction de la date de prélèvement. Le nombre d'oeufs varie de façon significative en fonction du temps ($F=3.68$, $\alpha < 0.05$), le test *a posteriori* de Welsh permettant seulement de conclure à un nombre d'oeufs significativement plus élevé en novembre qu'à la fin décembre.

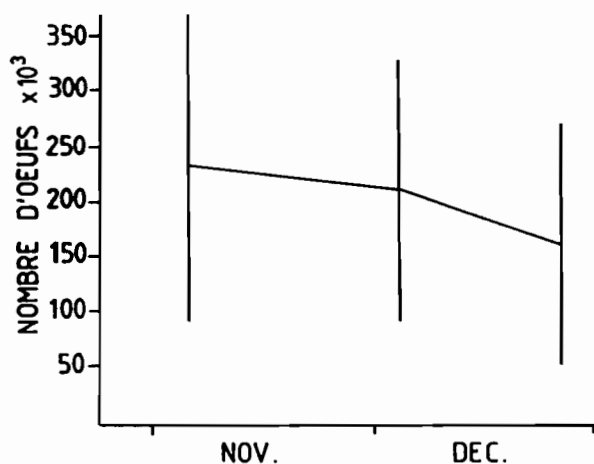


Figure 33.- Evolution du nombre moyen d'oeufs des femelles matures de *G. tumidum* (± 1 déviation standard).

3.3. Anadara scapha

3.3.1. Taille à la sexualisation et taille de première ponte

Comme pour les deux espèces précédemment étudiées, le stade d'indifférenciation constitue une phase à part entière du cycle sexuel (figure 34). La sexualisation apparaît chez *A. scapha* à une taille de 22 mm, ce qui correspond à un âge d'environ 1 an (cf. chapitre 1.3, 2^{ème} partie). Dès cette longueur atteinte, la gamétogénèse est là encore très rapide, les individus de 22 mm pouvant être matures (figure 35). Les premières pontes ont été mises en évidence à une longueur de 30 mm.

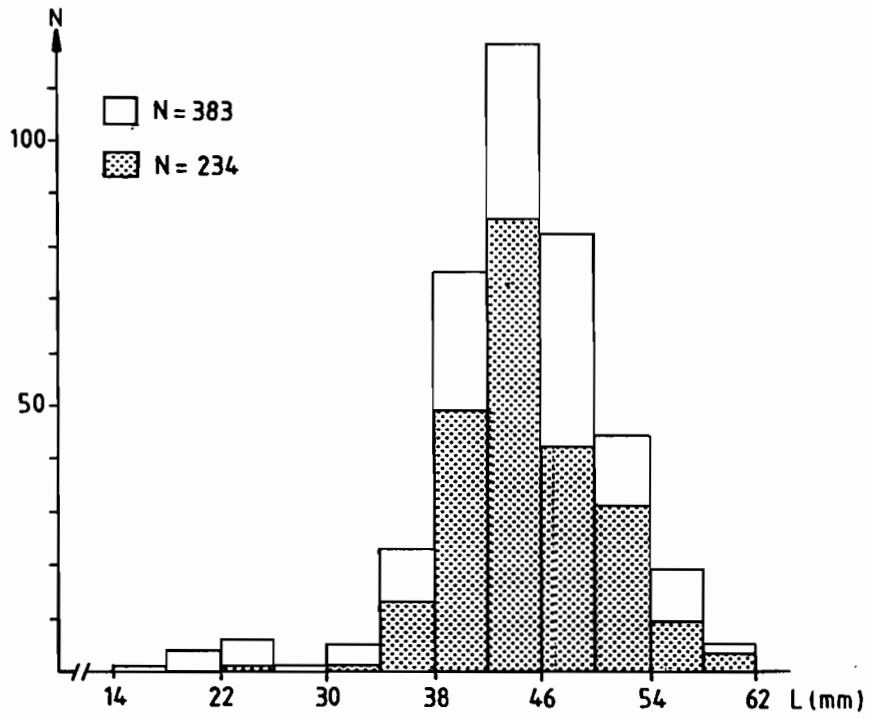


Figure 34.- Histogrammes de distribution des tailles de l'ensemble des *A. scapha* et des individus sexués (en pointillé).

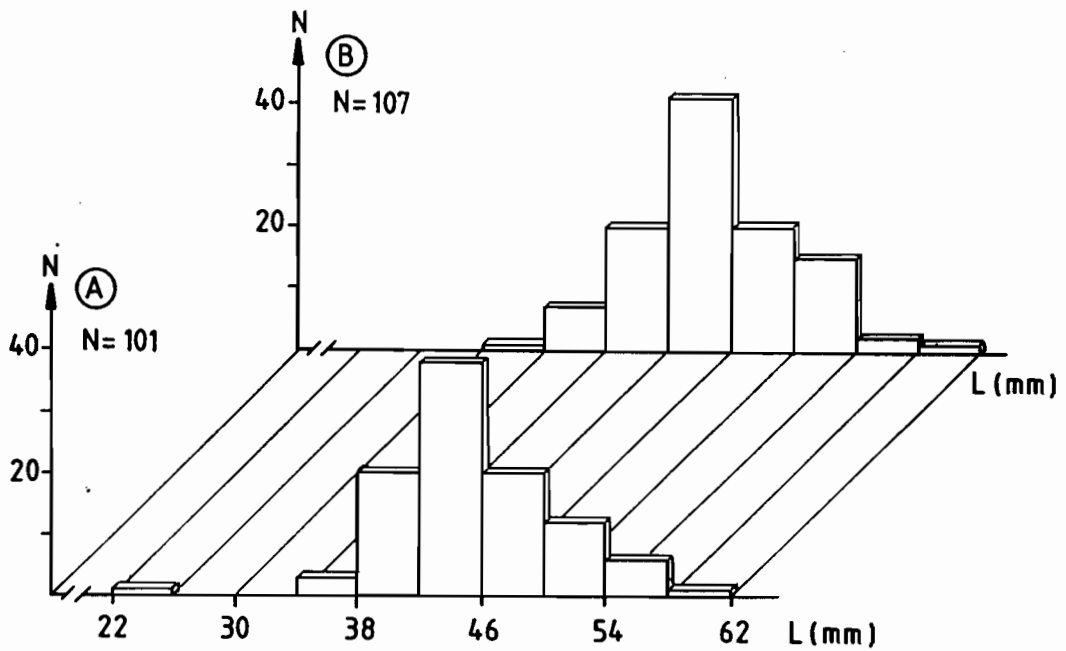


Figure 35.- Histogrammes de distribution des tailles des *A. scapha* récoltés aux stades 2 (A) et 3 (B).

3.3.2. Sex-ratio globale et relation entre le sexe et la taille

La sex-ratio globale a été déterminée à partir de l'ensemble de nos données, soit 234 *A. scapha*. Aucun cas d'hermaphrodisme simultané n'a été observé. Le rapport mâles / femelles est de 1.47, l'échantillon pris dans son ensemble s'éloigne significativement de la loi théorique d'égalité des sexes ($\chi^2=8.62$, $\alpha<0.05$). Le nombre de mâles est significativement supérieur au nombre de femelles.

Les distributions des longueurs des mâles et des femelles d'*A. scapha* sont présentées à la figure 36. L'hypothèse d'indépendance entre le sexe et la taille peut être rejetée ($\chi^2=38.01$, $\alpha<0.001$, $dl=5$). Le calcul des χ^2 partiels permet de préciser les points suivants : la proportion de mâles est significativement supérieure entre 34 et 42 mm, l'hypothèse d'égalité des sexes ne peut être rejetée entre 42 et 46 mm et le nombre de femelles est significativement supérieur entre 46 et 54 mm. Dans l'herbier de Téremba, *A. scapha* présente donc une inversion de sexe traduisant un hermaphrodisme successif protandre.

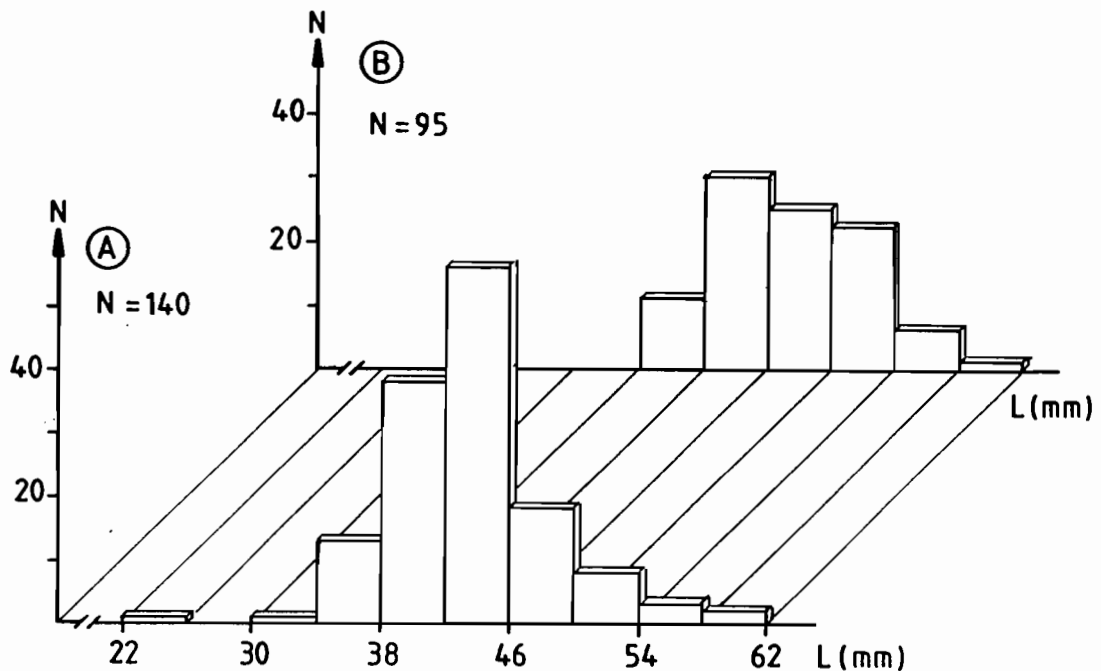


Figure 36.- Histogrammes de distribution des tailles des mâles (A) et des femelles (B) d'*A. scapha*.

3.3.3. Cycle reproducteur

Les sexes ont été facilement reconnus du mois de septembre au mois de mai (figure 37). L'évolution annuelle du pourcentage des différents stades sexuels (figure 38) montre l'existence de trois périodes : (1) une période de maturation et/ou de maturité sexuelle du mois de septembre au mois de décembre, (2) une période de régression sexuelle et/ou d'indifférenciation de janvier à mai et (3) une période d'indifférenciation de juin à août. Une ponte importante intervient dans la population entre décembre et janvier, au début de l'été austral; la présence d'individus en régression sexuelle à partir du mois de septembre est le reflet de pontes partielles ne touchant qu'un petit nombre de bivalves durant la période précédant la ponte massive.

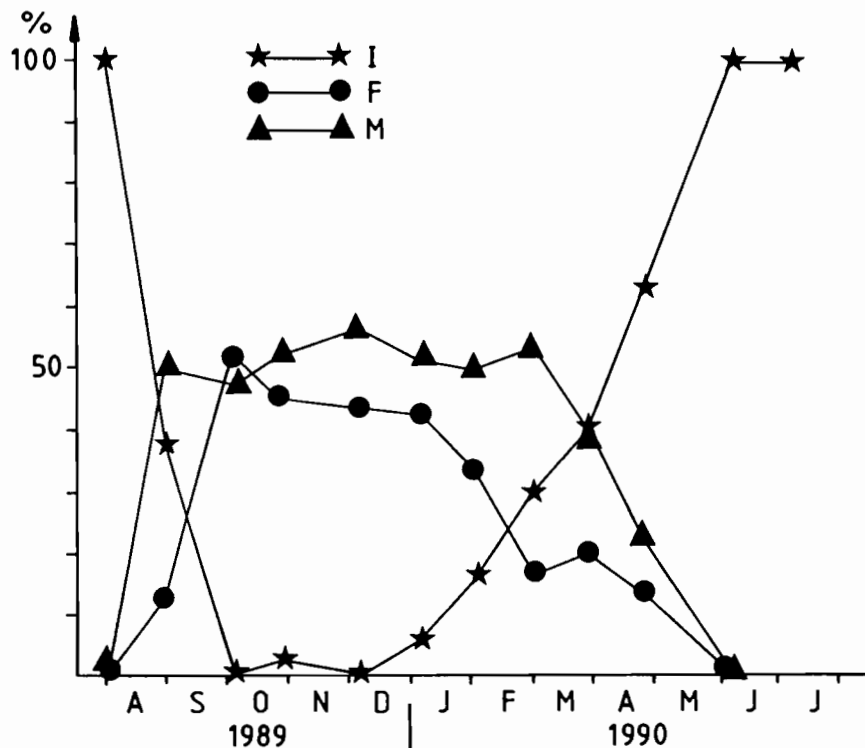


Figure 37.- *A. scapha* : pourcentage des individus indifférenciés (I), femelles (F) et mâles (M) pendant notre étude.

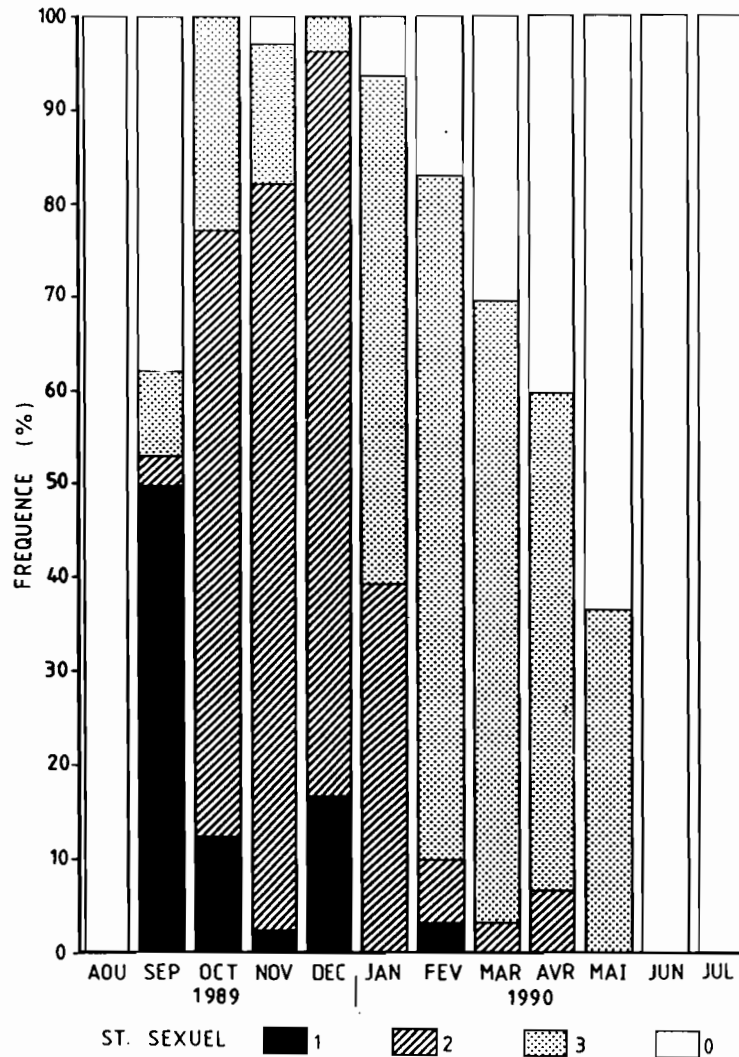


Figure 38.- Cycle reproducteur d'*A. scapha*.

4. DISCUSSION ET CONCLUSION

Nos résultats concernant le cycle sexuel des bivalves sont basés sur une estimation visuelle du stade de développement, à la loupe binoculaire et au microscope. Cette technique est d'un emploi facile, contrairement aux méthodes plus précises de suivi du poids de matière sèche des individus ou d'examen histologiques mensuels d'une partie de la population. L'étude histo-

logique de la gamétogénèse de *Pinctada albinata* a permis à TRANTER (1958) de définir pour cette espèce neuf stades, dont cinq stades de développement, trois stades de régression et un stade d'indifférenciation. LUBET (1959) a séparé macroscopiquement sept stades pour décrire le cycle sexuel de *Chlamys varia*. Dans la présente étude, quatre stades ont été utilisés. Le regroupement des individus n'a donc pas permis une analyse très fine des phénomènes reproducteurs et seules les grandes tendances ont été dégagées.

Par ailleurs, nos résultats sont limités dans le temps et dans l'espace; leur généralisation à l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie doit donc être abordée avec prudence, de nombreux travaux ayant montré les variations temporelles (TORAL-BARZA & GOMEZ, 1985; HADFIELD & ANDERSON, 1988; HARVEY & VINCENT; 1989) ou spatiales (Mc LUSKY *et al.*, 1975; NAGABHUSHANAM & TALIKHEDKAR, 1977; HARVEY & VINCENT, 1989) de la reproduction des bivalves.

COE (1943) et BACCI (1951) ont montré l'existence, dans le groupe des bivalves, de nombreux types de changements de sexe. L'hermaphrodisme successif protandre a été mis en évidence chez quelques espèces dont *Pinctada fucata* (TRANTER, 1959), *Chlamys varia* (LUBET, 1959; LUCAS, 1965) et *Argopecten irradians* (SASTRY, 1968). COE (1943), TRANTER (1958) et SASTRY (1968) ont par ailleurs précisé que la détermination génétique du sexe des bivalves était très labile et qu'elle pouvait être modifiée par les conditions nutritives environnantes. Ces auteurs ont ainsi conclu à une relation entre la protandrie et les faibles quantités de nourriture disponible, le développement en mâle demandant moins d'énergie que le développement en femelle. YANKSON (1982) a trouvé une relation de ce type chez *Anadara senilis*, la proportion de mâles chez les individus de petite taille de cette espèce étant plus importante dans une lagune fermée à faible capacité nutritive que dans une lagune voisine, ouverte sur le milieu marin environnant plus riche. La protandrie que nous avons mise en évidence chez *A. scapha* ne semble pas liée aux conditions nutritives, les teneurs en chlorophylle "a" fonctionnelle de l'herbier de Téremba étant très élevées tout au long de l'année (cf. figure 16, 1^{ère} partie).

Le déroulement et la chronologie des événements composant le cycle reproducteur des invertébrés sont fortement influencés par un ensemble de variables physiques et biologiques de l'environnement. D'une manière générale, les bivalves des basses latitudes présentent une activité de reproduction prolongée (GIESE, 1959). Cet étalement se traduit par la présence constante dans les populations de chacun des stades de développement sexuel. La vitesse de croissance

des produits génitaux est donc variable selon les individus, ce qui implique une réponse spécifique de leur part aux facteurs de l'environnement. L'existence de pontes individuelles successives a par ailleurs été mise en relation avec la présence, dans les gonades, de gamètes à tous les stades de maturité (TRANTER, 1958; SHAFEE & LUCAS, 1980). Dans la présente étude, un chevauchement similaire des différentes générations de produits génitaux a été remarqué pour les femelles d'*A. striata*, de *G. tumidum* et d'*A. scapha* (cf. planche 1D et figure 32).

En milieu tempéré, la température joue un rôle très important dans le déclenchement, de la gamétogénèse et de la ponte des bivalves (SEED & BROWN, 1975; MANN, 1979; SHAFEE & LUCAS, 1980; GRIFFITHS, 1981; MACKIE, 1984; HADFIELD & ANDERSON, 1988; HARVEY & VINCENT, 1989). En milieu tropical, les variations annuelles des températures sont moins tranchées; en revanche, les variations de salinité peuvent être importantes et périodiques, notamment dans les pays soumis à l'influence de la mousson. Aussi, de nombreux auteurs (RAO, 1967; NAGABHUSHANAM & TALIKHEDKAR, 1977; NATARAJAN & JOHN, 1983; BROOM, 1983a; JAYABAL & KALYANI, 1987) ont montré l'importance de l'action conjuguée de ces deux paramètres sur le cycle sexuel des mollusques. Sur les côtes de Nouvelle-Calédonie, les baisses de la salinité sont brutales et a périodiques. L'influence de ce paramètre sur le déclenchement et la vitesse de la gamétogénèse d'*A. striata*, de *G. tumidum* et d'*A. scapha* a donc été considérée comme négligeable, les oscillations de la salinité à la suite de pluies abondantes étant vraisemblablement à l'origine du déclenchement des pontes, du moins en saison chaude.

L'étalement de la reproduction observé chez les bivalves tropicaux se traduit souvent par la présence, au cours de l'année, d'une ou de deux périodes d'activité reproductrice maximale (ALAGARSWAMI, 1966; SQUIRES *et al.*, 1973; MANE & NAGABHUSHANAM, 1979; BROOM, 1983a; TORAL-BARZA & GOMEZ, 1985; BORRERO *et al.*, 1986). L'existence d'un phénomène de ce type au sein d'une population permet alors de mieux cerner les paramètres jouant un rôle dans le déterminisme de la reproduction. La saisonnalité observée traduit en effet une réponse synchrone d'un grand nombre d'individus qui, auparavant, réagissaient de façon plus ou moins indépendante aux facteurs de l'environnement. Une telle saisonnalité a été montrée pour les trois bivalves étudiés : les activités sexuelles maximales de *G. tumidum* et d'*A. scapha*, et dans une moindre mesure d'*A. striata*, ont été rencontrées durant les mois de novembre à mars (été austral) et, inversement, la régression sexuelle a été mise en évidence lors des baisses de température, à l'approche de la saison fraîche. Aux Philippines, la pé-

riode de reproduction maximale d'*A. scapha* se produit également pendant l'époque des plus hautes températures (TORAL-BARZA & GOMEZ, 1985). La température semble donc bien interférer dans la reproduction de ces bivalves, du moins pendant la saison chaude. Les fluctuations quotidiennes de la température auxquelles sont soumis les organismes intertidaux sont beaucoup plus importantes en saison chaude, en raison du fort ensoleillement. Ces fluctuations d'amplitude variable pourraient être à l'origine du déclenchement de la ponte. L'existence d'autres pontes au cours de l'année montre toutefois que la gamétogénèse n'est pas seulement influencée par la température.

La relation entre le cycle sexuel des bivalves et la nourriture disponible a été démontrée en milieu tempéré par plusieurs auteurs dont récemment HADFIELD & ANDERSON (1988) et SHAFEE (1989). Les dosages de chlorophylle "a" fonctionnelle (cf. figures 14, 15 et 16, 1^{ère} partie) n'ont pas montré de saisonnalité marquée au niveau des peuplements algaux microphytobenthiques. La quantité de nourriture disponible peut ne pas être corrélée à l'activité reproductrice des bivalves. Le maintien d'une teneur en chlorophylle suffisante à la maturation des gamètes peut aussi être considéré comme un élément important permettant justement l'existence d'une activité sexuelle prolongée ou continue. Les différences que nous avons observées entre les cycles reproducteurs de trois espèces soumises à des conditions similaires de température et de salinité montrent toutefois l'importance de facteurs endogènes encore méconnus sur la reproduction des bivalves, comme cela a été remarqué récemment par HADFIELD & ANDERSON (1988).

CHAPITRE 1.3

CROISSANCE

1. INTRODUCTION

La croissance, comme la reproduction et la mortalité, est un facteur important à considérer pour l'étude dynamique d'une population. Pour des espèces non encore exploitées telles que celles qui nous intéressent, la connaissance de ce paramètre est indispensable à la mise en place d'une gestion rigoureuse des stocks. RICHARD (1982) fournit une revue détaillée de l'abondante littérature concernant la croissance des mollusques. Il signale toutefois que les travaux consacrés aux espèces tropicales sont assez rares. Le propos de la présente étude est de préciser la croissance en longueur d'*Atactodea striata*, de *Gafrarium tumidum* et d'*Anadara scapha*, espèces qui n'ont jusqu'à présent pas fait l'objet de recherches de ce type. Avant d'aborder ce travail, la relation d'allométrie liant, pour chaque espèce, la longueur des individus à leur poids de matière fraîche sera établie.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Relations entre la longueur et le poids

Les relations d'allométrie liant le poids total de matière fraîche à la plus grande dimension des coquilles (longueur) d'*A. striata*, de *G. tumidum* et d'*A. scapha*, ont été recherchées. Ces relations nous ont notamment permis, lors des estimations des stocks naturels (cf. chapitre

2.1, 2^{ème} partie), de calculer rapidement les biomasses individuelles sans peser les individus. Les mollusques, prélevés à différentes dates et en différents lieux de la côte sud-ouest de la "Grande Terre", ont été mesurés au pied à coulisse parallèlement à la charnière, suivant leur plus grande dimension, avec une précision de 0.5 mm. Les poids de matière fraîche ont été déterminés par pesée avec une précision de 0.01 g, après égouttage de la chair et de la coquille de chaque individu sur papier filtre pendant environ 20 s. En ce qui concerne *A. scapha*, le repli du manteau contenant l'hémolymphe a systématiquement été percé avant l'égouttage.

2.2. Croissance en longueur

La croissance en longueur de *G. tumidum* et d'*A. scapha* a été étudiée par marquages, à partir de suivis *in situ* effectués à Tomo pour *G. tumidum* et à Téremba pour *A. scapha*. Au début de l'expérimentation, de nombreux individus de toutes tailles appartenant à chaque espèce ont été prélevés dans le milieu naturel, puis marqués à l'aide d'étiquettes en matière plastique "Dymo" collées à la colle cyanocrylate. Ils ont ensuite été mesurés au pied à coulisse (cf. 2.1). Afin de faciliter le repérage ultérieur et de prévenir une éventuelle perte par migration, les populations expérimentales ont été placées dans un enclos grillagé d'une superficie d'environ 10 m², aménagé dans l'herbier et préalablement débarrassé des bivalves qu'il abritait. Le grillage, d'une hauteur de 40 cm, a rapidement été détruit par les pêcheurs locaux, vraisemblablement parce qu'il constituait un obstacle pour leurs filets. L'enclos a par la suite été matérialisé par ses 4 piquets de coin. D'autres séries de marquages concernant surtout des jeunes individus ont été effectuées durant l'expérience.

Tous les deux mois après le marquage et pendant une année, les bivalves ont été ramassés à la main dans l'enclos, en essayant de perturber le moins possible le sédiment. La durée de la recapture a été constante, de l'ordre de 90 mn. Les mollusques recapturés ont été mesurés, puis replacés dans le parc. Lors du dernier prélèvement, la totalité du sédiment de l'enclos a été tamisée sur un tamis de vide de mailles de 1 cm, de manière à récupérer l'ensemble des bivalves s'y trouvant encore.

La saisonnalité de la croissance des bivalves a été étudiée par le calcul d'un taux de croissance instantané G (ou K), défini comme suit (RICKER, 1958; SHAFEE, 1980) :

$$G = \text{Log}(b+1) \quad \text{avec} \quad b = \frac{L_{t+1} - L_t}{L_t} \times \frac{30}{N}$$

où L_t est la longueur lors d'un relevé, L_{t+1} la longueur lors du relevé suivant et N le nombre de jours séparant les deux mesures.

D'éventuelles variations temporelles de G ont été recherchées à l'aide d'une ANOVA, après vérification préalable de la normalité des distributions et de l'homogénéité des variances à l'aide des tests de Shapiro & Wilk (SHAPIRO & WILK, 1965) et de Hartley (HARTLEY, 1962), respectivement. Pour des distributions non normales, une transformation Log népérien des données a été utilisée. Dans le cas de différences significatives entre les périodes de l'année, le test *a posteriori* de Tukey (TUKEY, 1977) a été utilisé pour rechercher d'éventuels groupes de mois homogènes; il s'est avéré, d'après SOKAL & ROHLF (1981), le mieux adapté à nos données.

La modélisation de la croissance des bivalves a été réalisée selon l'équation de Von Bertalanffy (VBL), de formulation :

$$L_t = L_{\infty} \times (1 - e^{-K(t-t_0)})$$

où L_t est la longueur à un instant t, L_{∞} la longueur théorique moyenne maximale, K le coefficient traduisant la diminution de la croissance quand la taille augmente, et t_0 l'âge théorique pour lequel la taille est nulle.

Le modèle qui répondait à l'équation de VBL et qui s'adaptait le mieux à nos données a été recherché directement à l'aide d'une régression multiple curvilinéaire. Les calculs ont été effectués selon une méthode itérative (Newton), en utilisant le logiciel SAS (Statistical Analysis System). Pour chaque animal, nous disposons d'une série de relevés de tailles correspondant à une date précise. L'ensemble du fichier de données a été transformé par un programme Basic afin d'obtenir sur chaque ligne trois variables, dt, L_{t+dt} et L_t , correspondant respectivement à

l'intervalle de temps entre deux relevés (successifs ou non), et aux longueurs mesurées lors de ces deux relevés. Le modèle a été classiquement défini à partir de la relation de VBL comme suit (GULLAND, 1969) :

$$L_t = L_{\infty} \cdot (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

$$L_{t+dt} = L_{\infty} - L_{\infty} \cdot e^{-K(t+dt-t_0)}$$

$$L_{t+dt} - L_t = L_{\infty} \cdot e^{-K(t-t_0)} - L_{\infty} \cdot e^{-K(t+dt-t_0)}$$

$$L_{t+dt} - L_t = L_{\infty} \cdot e^{-K(t-t_0)} \cdot (1 - e^{-Kdt})$$

$$L_{t+dt} - L_t = (L_{\infty} - L_t) \cdot (1 - e^{-Kdt})$$

$$L_{t+dt} - L_t = L_{\infty} \cdot (1 - e^{-Kdt}) - L_t \cdot (1 - e^{-Kdt}), \text{ d'où :}$$

$$L_{t+dt} = L_{\infty} \cdot (1 - e^{-Kdt}) + L_t \cdot e^{-Kdt}, \text{ pouvant s'écrire :}$$

$$Y = a \cdot (1 - e^{-bX}) + c \cdot e^{-bX}$$

Pour chaque espèce, l'adéquation du modèle a été vérifiée à partir de l'examen de la distribution des résidus réduits en fonction des intervalles de temps entre les mesures.

Nous nous sommes d'autre part attachés à définir des couples âge-longueur concernant *G. tumidum* et *A. scapha* afin d'estimer le paramètre t_0 de l'équation de Von Bertalanffy. Un suivi de distribution de fréquences de longueurs a donc été effectué pour chaque espèce. Pour cela, quatre et six échantillons de 0.25 m² de substrat ont été prélevés mensuellement pendant un cycle annuel, respectivement à Tomo et à Téremba. Le sédiment a été tamisé sur un tamis de vide de mailles de 3 mm. L'ensemble des bivalves présents a été récolté; ils ont été mesurés au pied à coulisse avec une précision de 0.5 mm. Nous avons utilisé la méthode de Bhattacharya (BHATTACHARYA, 1967) pour séparer les composantes normales, c'est-à-dire les différentes cohortes, de la distribution globale.

Par ailleurs, la présence de stries d'arrêt de croissance sur les coquilles d'*A. scapha* ayant été remarquée, nous avons mesuré au pied à coulisse les longueurs aux stries successives les plus visibles. La distribution globale des longueurs a été décomposée par la méthode de Bhattacharya. L'évolution annuelle du taux de croissance instantané a été recherchée pour les bivalves susceptibles de présenter des stries, afin de préciser la période de l'arrêt de leur croissance, c'est-à-dire la période de formation des stries.

Enfin, nous avons tenté d'évaluer la croissance d'*A. striata* à l'aide de la méthode de décomposition d'histogrammes de fréquences de longueurs. La croissance de ce bivalve n'a en effet pu être étudiée par marquages, en raison de l'impossibilité de construire un enclos fermé sur la plage, d'une part, et d'une certaine mobilité des individus, d'autre part. Les prélèvements ont été effectués sur la plage de Karikaté. De décembre 1989 à novembre 1990, un transect de 0.5 m de large perpendiculaire à la ligne de rivage a été échantillonné sur toute la hauteur de plage abritant des bivalves (zone médiolittorale), soit environ 5 m. Le sédiment a été prélevé à la pelle sur une profondeur de 10 cm et passé sur deux tamis superposés de vide de mailles carrées de 3 et de 1 mm. La fraction de taille supérieure ou égale à 3 mm a été triée à vue sur le terrain et les bivalves ont été récoltés. La fraction de taille comprise entre 3 et 1 mm, présente en importante quantité (de 20 à 30 l de refus de sédiment), a fait l'objet d'un sous-échantillonnage. Le sédiment, conservé dans un grand bac en plastique, a été homogénéisé et son volume total a été évalué. Un échantillon de 6 l a été prélevé et conservé dans de l'eau de mer formolée à 10%. Au laboratoire, ce sédiment a été trié à la loupe binoculaire. Les bivalves de taille comprise entre 1 et 3 mm ont été récoltés et leur nombre total a été estimé, connaissant le rapport volume trié/volume total.

Comme nous le verrons par la suite, cet échantillonnage s'est avéré insuffisant et les méthodes classiques d'estimations des paramètres de l'équation de VBL n'ont pu être employées.

3. RESULTATS

3.1. Relations entre la longueur et le poids

Les relations d'allométrie liant, pour chaque espèce, la longueur des individus à leur poids total de matière fraîche sont présentées dans le tableau 16. Les coefficients d'allométrie sont significativement différents de 3 (test t, $\alpha < 0.001$) pour *A. striata* et *G. tumidum*. La relation

globale entre la longueur et le poids de matière fraîche ne peut donc être considérée comme isométrique pour ces espèces. Pour *A. scapha*, le test t n'a pas permis de conclure à une relation non isométrique entre la longueur et le poids total du bivalve.

Tableau 16. - Relations allométriques longueur-poids caractérisant *A. striata*, *G. tumidum* et *A. scapha*. Les résultats sont de la forme $Pt = aL^b$ (Pt=poids total de matière fraîche en g, Lt=longueur totale en mm).

Espèce	a	b	r	N
<i>A. striata</i>	4.5646×10^{-4}	2.8124	0.99	364
<i>G. tumidum</i>	1.8502×10^{-4}	3.1966	0.99	379
<i>A. scapha</i>	3.4862×10^{-4}	2.9621	0.95	273

Les équations allométriques ont été établies, pour chaque espèce, à partir de données obtenues à différentes dates et en divers endroits de la côte sud-ouest de la "Grande Terre". Nous avons donc admis qu'elles caractérisaient globalement les bivalves, sur l'ensemble de notre période d'étude, d'une part, et l'ensemble de notre zone d'étude, d'autre part.

3.2. Croissance en longueur

3.2.1. *Gafrarium tumidum*

Le taux de croissance instantané moyen est de 2.31 (ES=0.09, n=324). Les variations annuelles de G sont présentées à la figure 39. L'ANOVA montre globalement une différence significative entre les périodes de l'année ($F=11.07$, $\alpha<0.001$). Le test de Tukey ne permet toutefois pas de mettre en évidence une claire saisonnalité de la croissance. Les résultats du test sont présentés dans le schéma ci-dessous dans lequel les taux de croissance moyens sont classés par ordre décroissant (les moyennes ayant une lettre similaire ne sont pas significativement différentes) :

G mesuré lors de la période 6 5 3 4 1 2 (cf. figure 39)

A A A

B B B B

C C C

Nous retiendrons que 4 groupes ont été séparés (groupes 6, 5-3, 4-1 et 2), mais le fait que ces groupes ne soient pas disjonctifs complique les interprétations. Ainsi, la croissance de *G. tumidum* pendant la période 6 est significativement supérieure à celles des périodes 4, 1 et 2, mais, compte tenu de la taille de notre échantillon, nous n'avons pu conclure à une différence significative avec les périodes 5 et 3. Par ailleurs, les croissances des périodes 5 et 3 ne sont pas différentes de celles des périodes 4 et 1 mais sont supérieures à la croissance de la période 2.

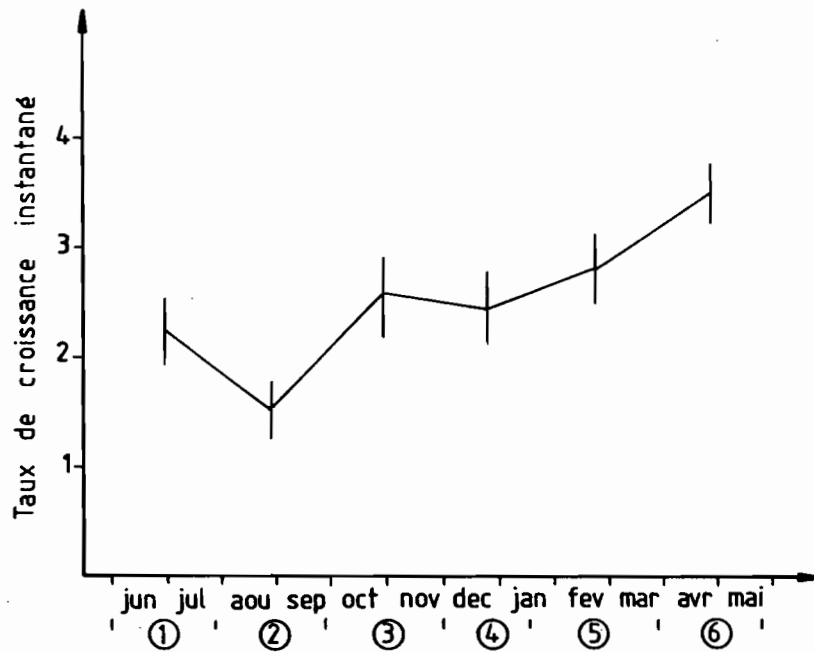


Figure 39.- Variations du taux de croissance instantané moyen de *G. tumidum* durant notre étude (± 1 ES).

Les paramètres L_{∞} et K de l'équation de Von Bertalanffy, estimés à l'aide de la régression multiple curvilinéaire, sont respectivement de 33.83 mm (ES=0.21) et 0.53 an⁻¹ (ES=0.02). La distribution des résidus réduits en fonction de l'intervalle de temps dt entre les mesures est

présentée à la figure 40. Seules 48 valeurs (ou 5.5% des valeurs) sont rencontrées en dehors des limites -1.96 et +1.96. Nous avons donc admis que la représentation correspondait bien à une distribution normale des résidus, de moyenne -0.08 et d'erreur standard 0.02. Par ailleurs, les résidus ne sont pas répartis de façon préférentielle par rapport à l'axe des abscisses. L'adéquation du modèle à nos données a donc été jugée globalement satisfaisante.

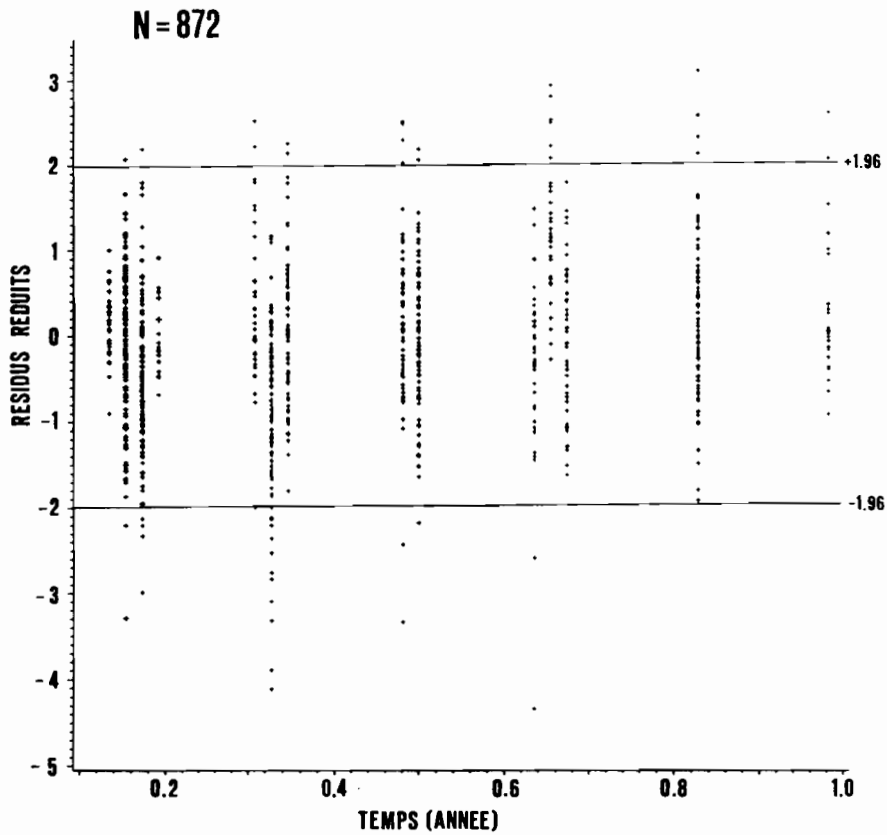


Figure 40.- *G. tumidum* : distribution des résidus réduits en fonction de l'intervalle de temps entre les mesures.

Les relations liant l'âge des individus à leur longueur, qui sont nécessaires à la détermination du paramètre t_0 , n'ont pu être estimées à l'aide de la méthode de Bhattacharya. En effet, la séparation des différents modes s'est avérée problématique, du fait d'un nombre très faible d'individus par classe de longueur, d'une part, et d'un recrutement très étalé sur l'année, d'autre part (figure 41).

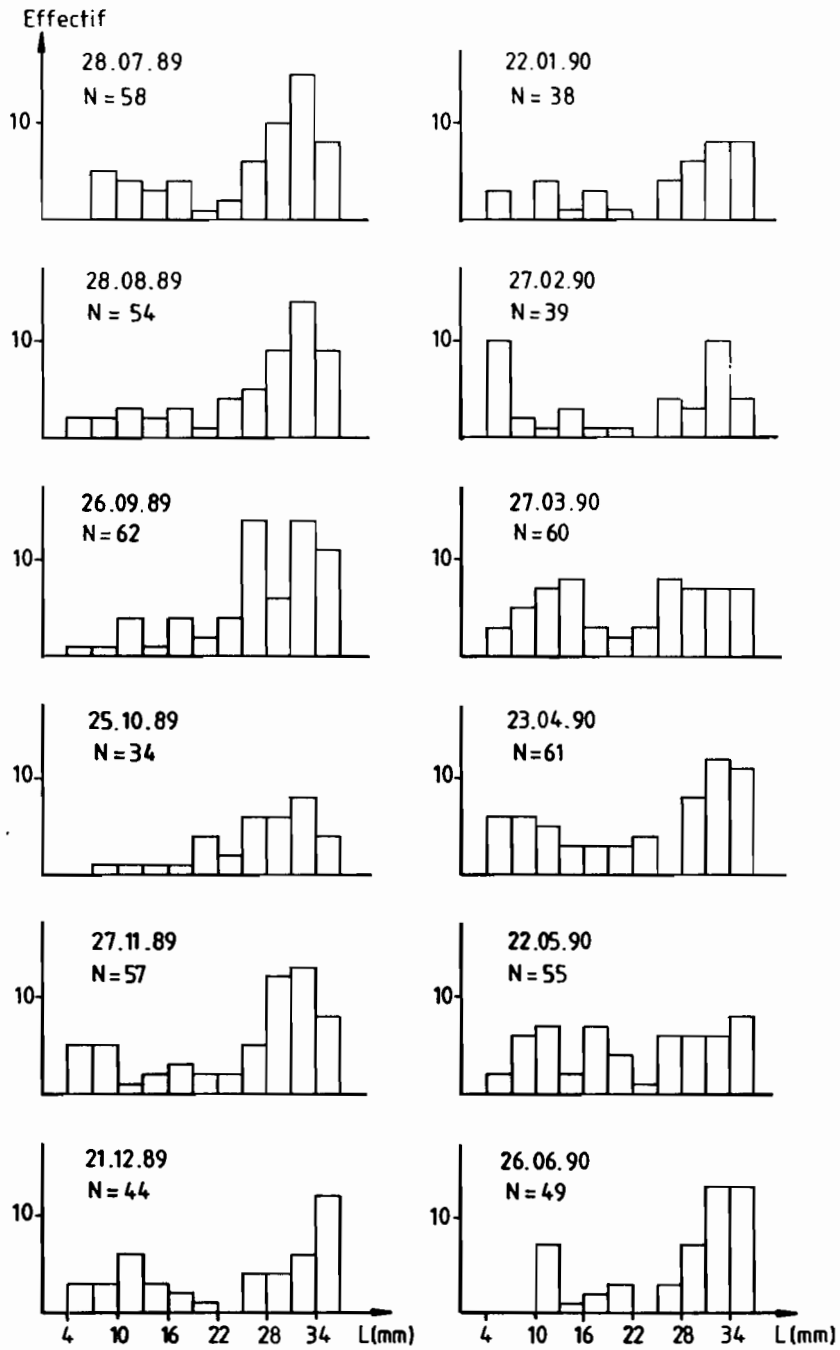


Figure 41.- Histogrammes de distributions des tailles de *G. tumidum*.

L'absence de stries d'arrêt de croissance sur les coquilles de *G. tumidum* n'a pas non plus permis une estimation de couples âge-longueur. La valeur de t_0 a donc été fixée arbitrairement à 0, ce qui ne permet d'obtenir que des âges relatifs. L'équation du modèle de Von Bertalanffy pour *G. tumidum* est donc la suivante :

$$L_t = 33.83 \times (1 - e^{-0.53t})$$

La courbe correspondant à cette équation est tracée à la figure 42A. Nous avons porté à la figure 42B la courbe de croissance pondérale obtenue après transformation des tailles par la relation longueur-poids définie au début de ce chapitre. Un individu de 1 an d'âge relatif présente donc une taille moyenne de 13.9 mm et un poids moyen de 0.84 g; une longueur de 31.4 mm et un poids de 11.28 g sont atteints à l'âge relatif de 5 ans.

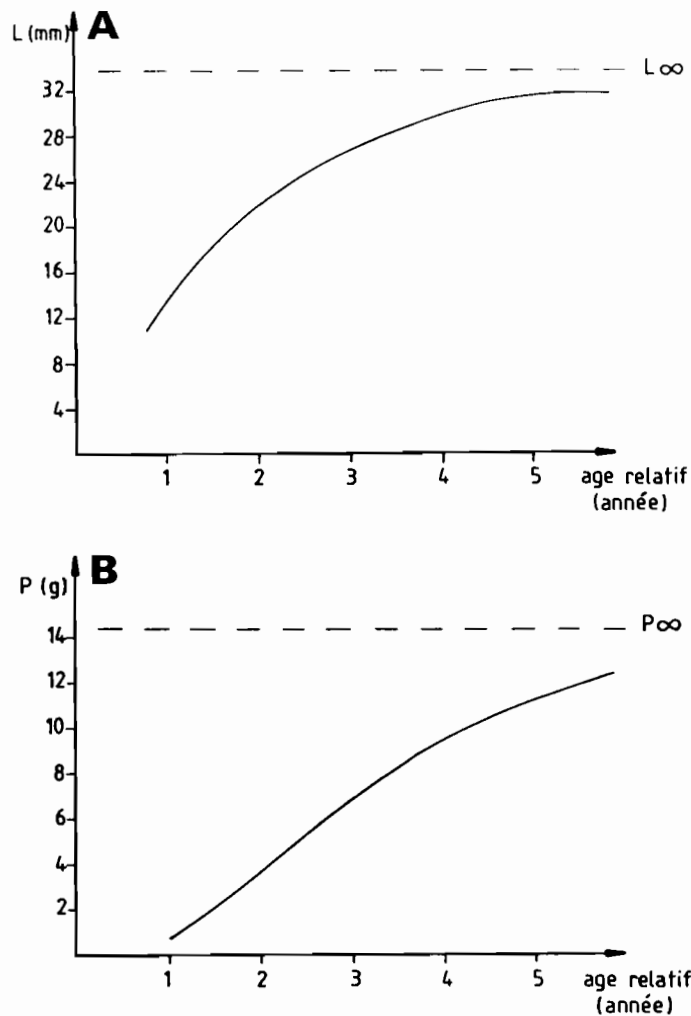


Figure 42.- Courbe de croissance en longueur (A) et en poids (B) de *G. tumidum*.

3.2.2. *Anadara scapha*

Le taux de croissance instantané moyen, calculé à partir de l'ensemble de nos données, est de 1.70 (ES=0.09, n=373). En ce qui concerne les variations temporelles de G (figure 43), l'ANOVA montre globalement une différence significative entre les périodes de l'année ($F=15.34$, $\alpha < 0.001$). Les résultats du test de Tukey sont présentés dans le schéma ci-dessous, dans lequel les taux de croissance moyens sont classés par ordre décroissant (les moyennes ayant une lettre similaire ne sont pas significativement différentes) :

G mesuré lors de la période 6 5 4 1 2 3 (cf. figure 43)

A
B B B B B

Le taux de croissance d'*A. scapha* observé pendant les mois de mars à juin 1990 (période 6 correspondant à l'automne austral) est donc significativement supérieur aux croissances enregistrées durant le reste de l'année.

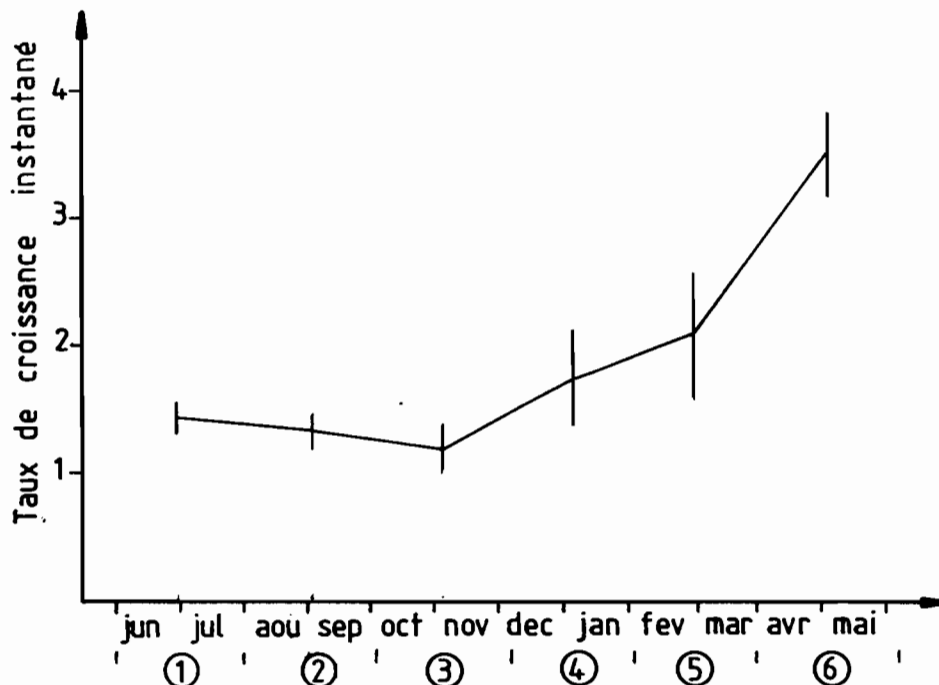


Figure 43.- Variations du taux de croissance instantané moyen d'*A. scapha* durant notre étude (± 1 ES).

Les paramètres L_{∞} et K de l'équation de Von Bertalanffy sont respectivement de 51.70 mm (ES=0.4) et 0.29 an^{-1} (ES=0.01). La figure 44 montre la distribution des résidus réduits en fonction de l'intervalle de temps entre les mesures. 56 valeurs (soit 5.1% des valeurs) sont présentes à l'extérieur des bornes -1.96 et +1.96. La répartition observée est donc conforme à une distribution normale des résidus de moyenne -0.03 et d'erreur standard 0.03. De plus, aucune répartition préférentielle des résidus par rapport à l'axe des abscisses n'a été remarquée. Nous avons donc, là encore, admis une bonne adéquation du modèle théorique à nos données.

D'une manière similaire à *G. tumidum*, une relation âge-longueur propre à *A. scapha* n'a pu être estimée à partir des distributions de fréquences des tailles (figure 45). En effet, celles-ci n'ont pas porté sur un nombre suffisant d'individus pour être décomposées de manière satisfaisante.

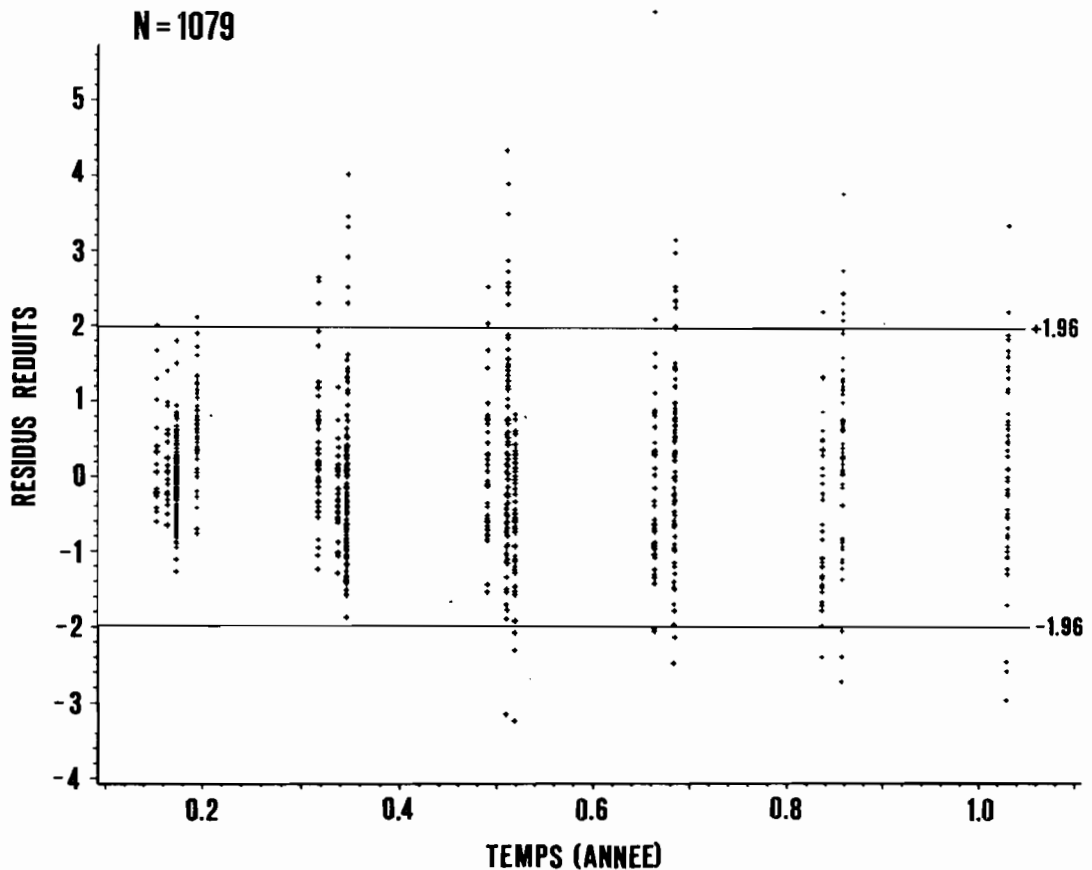


Figure 44.- *A. scapha* : distribution des résidus réduits en fonction de l'intervalle de temps entre les mesures.

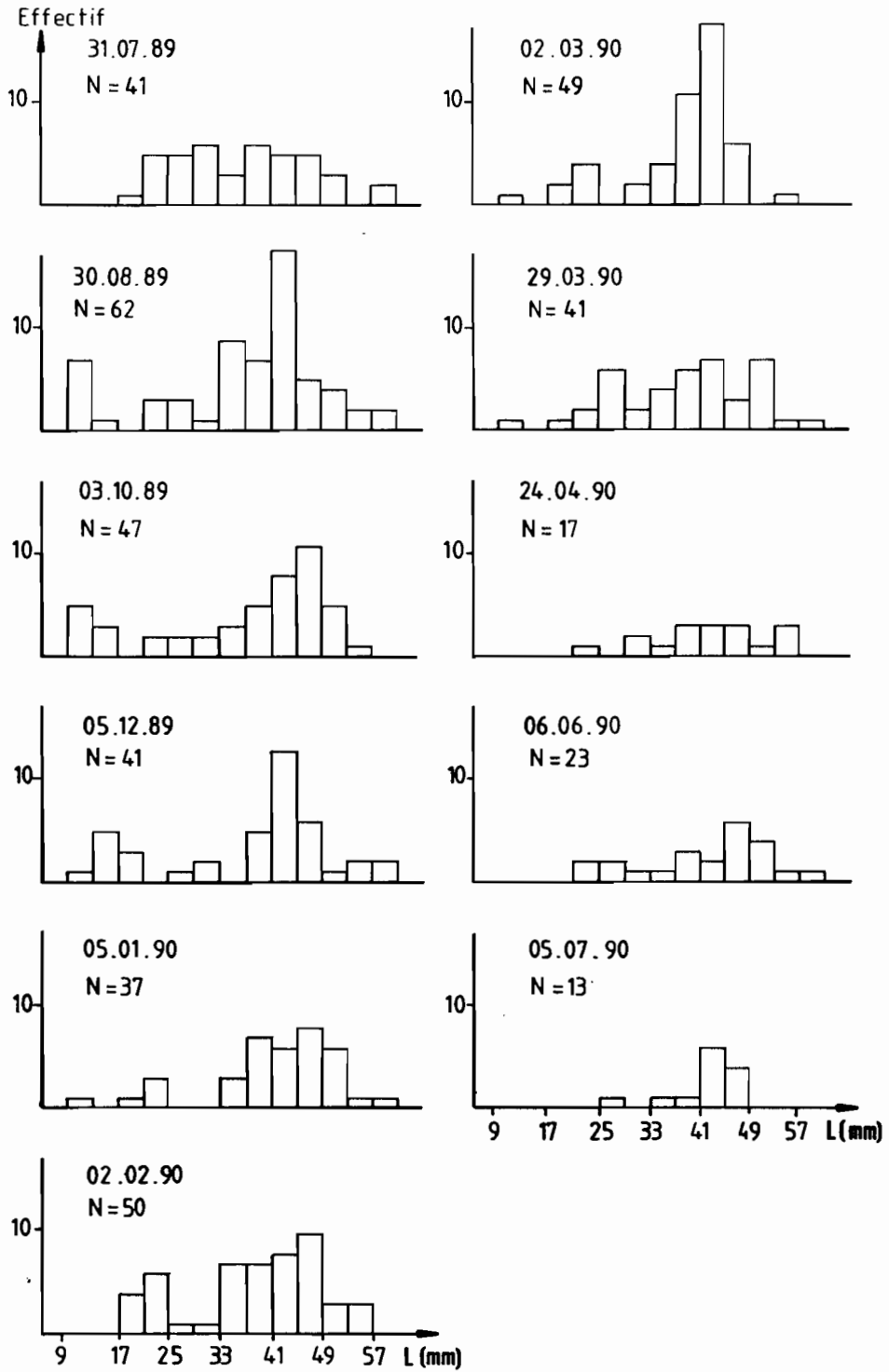


Figure 45.- Histogrammes de distributions des tailles d'*A. scapha*.

Les distributions des longueurs des coquilles aux stries d'arrêt de croissance successives ainsi que la distribution globale correspondante sont présentées à la figure 46 (A et B). Les longueurs modales, estimées pour chaque distribution, sont indiquées au tableau 17. Le taux de croissance instantané moyen, calculé pour les individus ayant des stries bien marquées (de taille comprise entre 22 et 40 mm), est de 2.53 (ES=0.16, n=126).

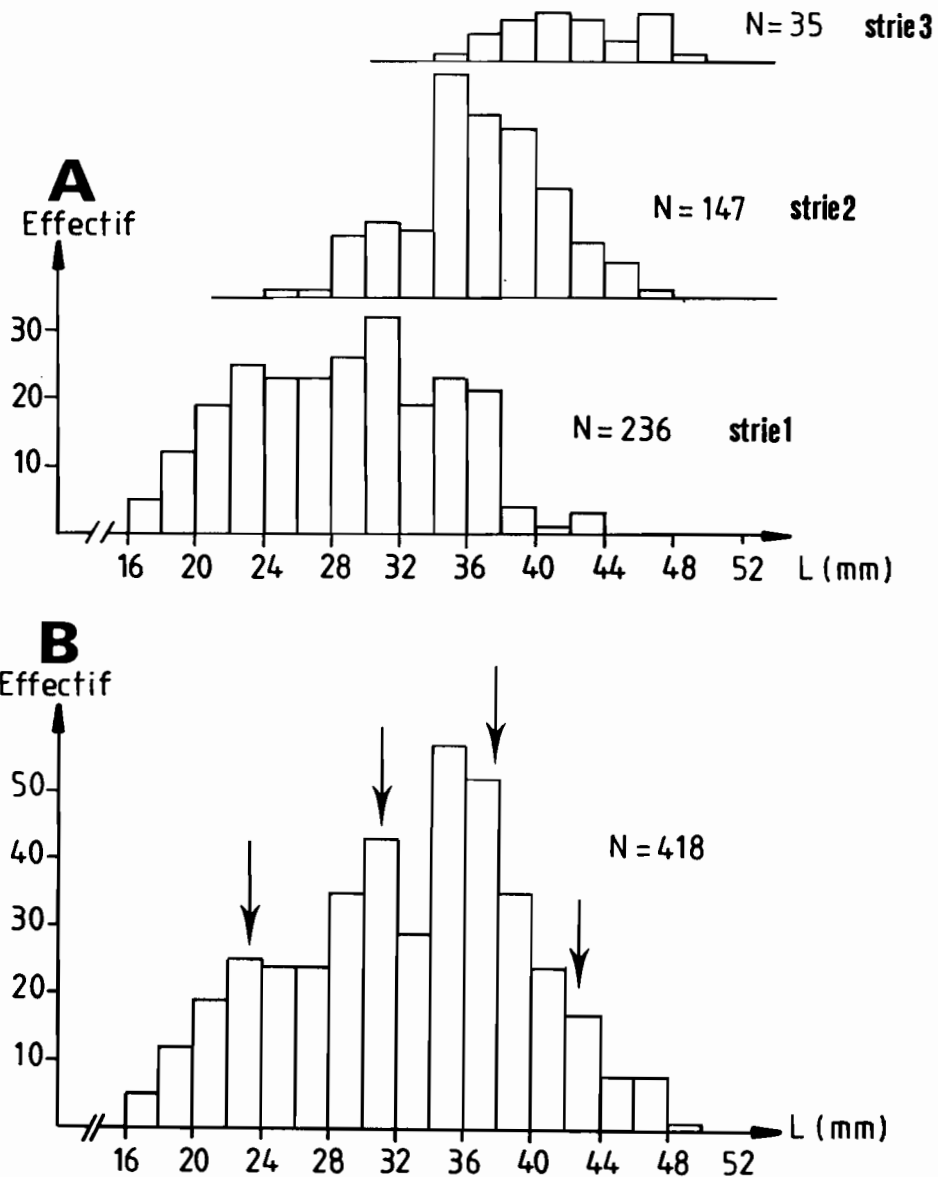


Figure 46.- Histogrammes de distribution des tailles de la coquille d'*A. scapha* pour les stries d'accroissement successives (A) et distribution globale correspondante (B), dans laquelle les flèches montrent les modes de la distribution déterminés par la méthode de Bhattacharya.

Tableau 17.- Valeurs modales des distributions de fréquences de longueurs de la coquille d'*A. scapha* pour les stries d'arrêt de croissance successives (± 1 erreur standard). La lettre A désigne le premier anneau repéré sans préjuger de l'âge auquel il correspond.

N° de la strie	A	B	C	D
Longueur (mm)	23.67 (0.34)	30.94 (0.17)	36.92 (0.14)	42.67 (0.23)

En ce qui concerne les variations annuelles de ce G (figure 47), l'ANOVA montre globalement une différence significative entre les périodes de l'année ($F=4.65, \alpha < 0.01$). Les résultats du test de Tukey sont présentés dans le schéma ci-dessous :

G mesuré lors de la période 6 5 4 3 2 1 (cf. figure 47)

A A A
B B B B B

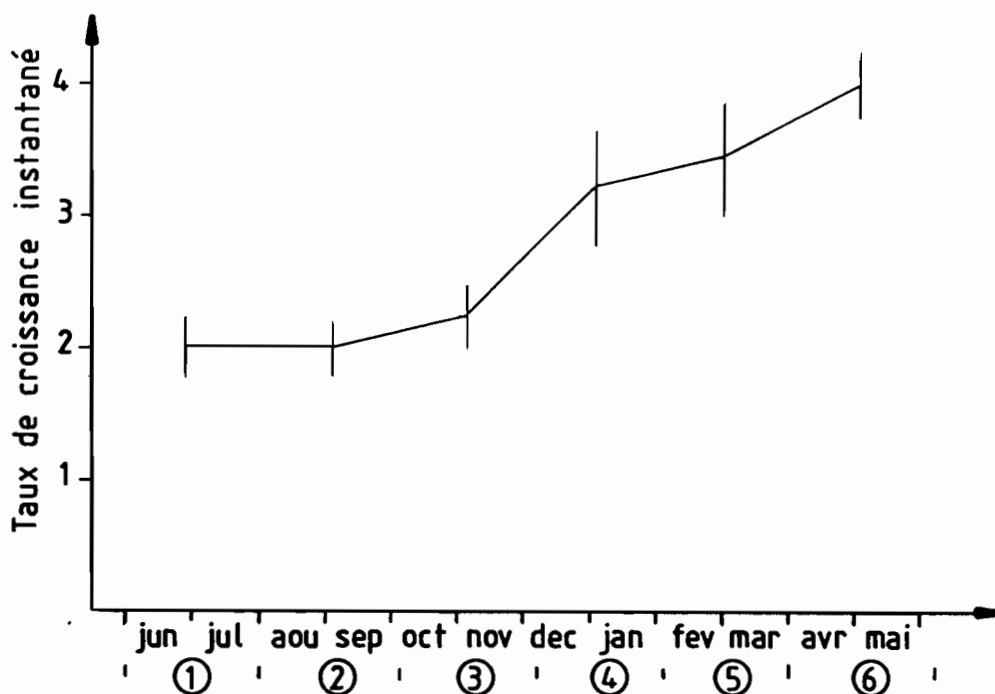


Figure 47.- Variations du taux de croissance instantané des individus d'*A. scapha* présentant des stries d'arrêt de croissance bien marquées (± 1 ES).

Le taux de croissance des *A. scapha* de taille comprise entre 22 et 40 mm est donc significativement plus faible durant les trois premières périodes de l'expérience que pendant la période 6. Une claire saisonnalité de la croissance n'a malgré tout pas été mise en évidence par le test de Tukey. Toutefois, le rapprochement entre la taille modale d'apparition de la première strie et la taille de première maturité sexuelle (cf. chapitre 1.2, 2^{ème} partie) a été remarqué. Considérant un recrutement des juvéniles approximativement au mois d'avril (cf. chapitre 1.2), les âges aux anneaux de croissance successifs ont ainsi été estimés (tableau 18). Le recours aux 4 couples âge-longueur permet de calculer une valeur moyenne pour t_0 (GULLAND, 1969); elle est de -0.9 année. L'équation du modèle de Von Bertalanffy s'appliquant à *A. scapha* peut donc s'écrire :

$$L_t = 51.70 \times (1 - e^{-0.29(t+0.9)})$$

Tableau 18.- Longueurs estimées des diverses générations d'*A. scapha*, selon l'hypothèse d'un arrêt de croissance lié à la reproduction.

Longueur (mm)	23.7	30.9	36.9	42.7
Age (année)	1.5	2.5	3.5	4.5

La courbe correspondant à cette équation est tracée à la figure 48 A. La courbe de croissance pondérale d'*A. scapha*, calculée à l'aide de la relation allométrique liant la longueur à la biomasse de cette espèce, a été représentée sur la figure 48 B. Ainsi, un individu d'1 an présente une longueur moyenne de 21.9 mm et un poids moyen de 3.26 g, une taille de 42.4 mm et un poids de 23 g étant atteints à un âge de 5 ans.

3.2.3. *A. striata*

Les distributions de fréquences des longueurs d'*A. striata* sont présentées sur la figure 49. Sur la plage de Karikaté, ces histogrammes montrent une domination constante des classes de très petites tailles, d'une part, et une quasi absence des classes de tailles supérieures, d'autre part. Une telle structure laisse présager d'une forte mortalité et ne permet pas un calcul de croissance. Les coquilles d'*A. striata* sont relativement lisses et d'aspect uniforme, sans stries bien marquées; elles n'ont donc pas permis une estimation de la croissance à partir de l'examen de la distribution d'éventuelles stries d'arrêt de croissance.

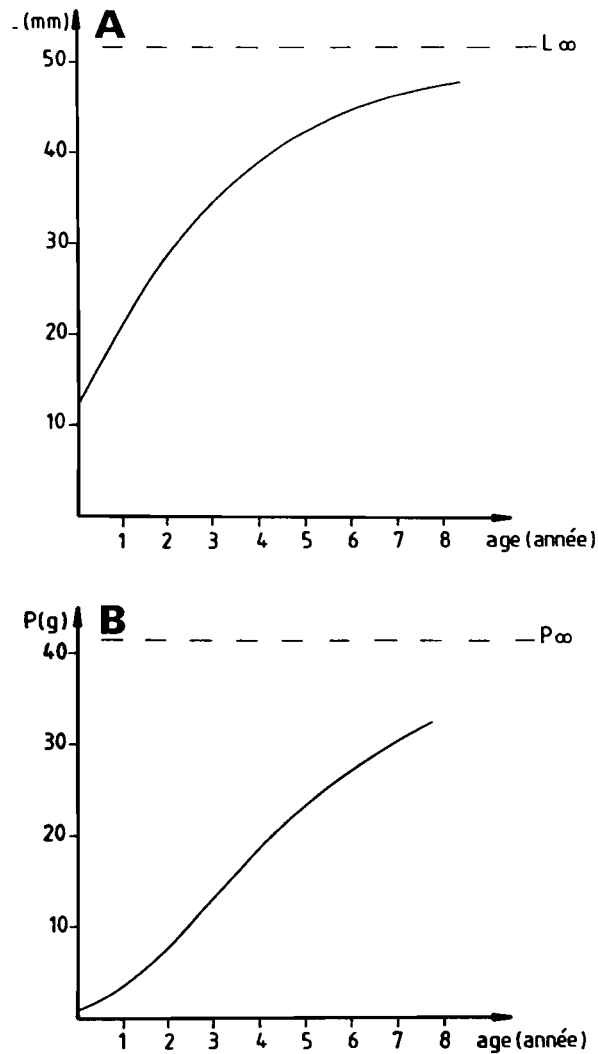


Figure 48.- Courbe de croissance en longueur (A) et en poids (B) d'*A. scapha*.

4. DISCUSSION ET CONCLUSION

La connaissance précise de la croissance d'une espèce implique l'utilisation conjuguée de plusieurs techniques, chacune fournissant une vision différente des phénomènes recherchés (CLAVIER, 1987). Dans le présent travail, seule la technique de suivi des accroissements individuels de longueur a donné des résultats véritablement satisfaisants; les conclusions exposées doivent donc être considérées avec prudence, cette méthode conduisant généralement à une sous-estimation des valeurs des paramètres de croissance (DREDGE, 1985). L'efficacité de

capture augmente en effet généralement avec la taille des individus. Par ailleurs, le stress occasionné par l'opération de marquage peut être important et ainsi ralentir la croissance des organismes pendant une période plus ou moins longue. Enfin, dans le cas d'espèces endogées, l'installation d'un enclos en milieu naturel et le suivi des organismes qui y sont placés ont une action perturbatrice sur la structure du sédiment. Ainsi, dans les herbiers de Tomo et de Térémba, une déstabilisation des phanérogames à la suite du piétinement du sédiment a été remarquée, lors de la construction de l'enclos et lors de chaque recapture.

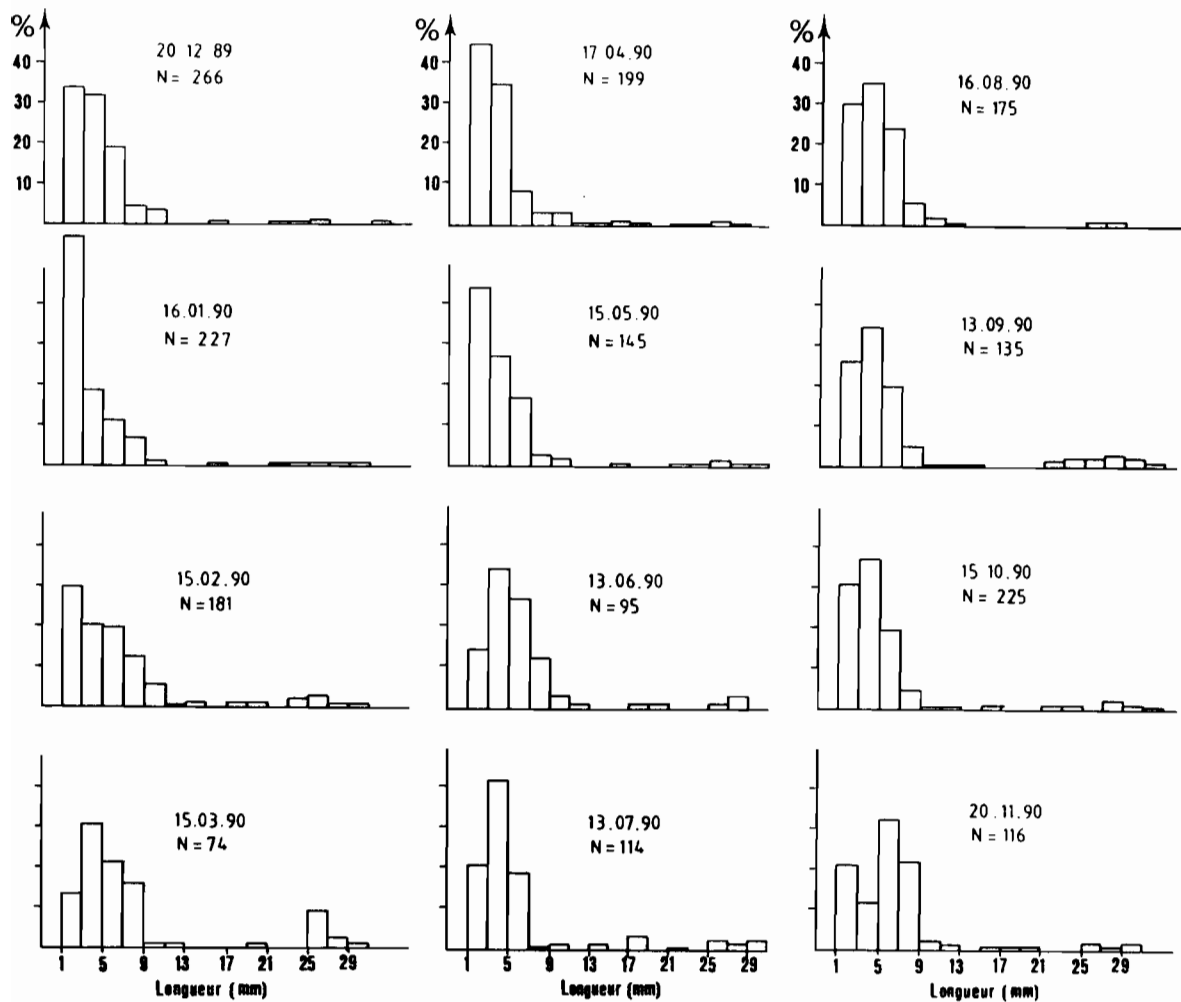


Figure 49.- Histogrammes de distributions des tailles d'*A. striata*.

Les méthodes de décomposition d'histogrammes de fréquences de tailles nécessitent, pour être appliquées, un effectif important pour chaque cohorte dans la population. Dans ce cas, pour une même cohorte, les variations individuelles de longueur sont lissées et les méthodes classiques permettent un suivi relativement aisé des différentes classes de tailles. L'échantillonnage effectué en partie dans ce but à Tomo et à Téremba s'est révélé inadapté sur l'ensemble des classes de longueurs. Il n'a toutefois pas été modifié en cours d'expérience, en raison du temps limité qui nous était imparti. A Karikaté, la croissance d'*A. striata* n'a pu être étudiée par marquages. La superficie de plage étudiée mensuellement (2.5 m²) a en fait été choisie à partir de contraintes d'échantillonnage, cette surface pouvant être tamisée entièrement pendant la durée d'une basse mer. L'échantillonnage n'a pas permis l'estimation des paramètres de croissance d'*A. striata*. En effet, contrairement aux individus de taille inférieure à 10 mm qui ont été bien échantillonnés, les densités pour des tailles supérieures se sont révélées trop faibles. CASTRO et ERZINI (1988) signalent toutefois l'inadéquation des méthodes actuelles de décomposition des histogrammes de fréquences de longueurs pour des espèces à multiples recrutements annuels. Dans notre cas, seul *A. scapha* aurait donc pu faire l'objet d'une étude de ce type; cette espèce présente en effet une période d'activité reproductrice relativement peu étendue (cf. chapitre 1.2, 2^{ème} partie) qui devrait se traduire par une unique période de fort recrutement. En revanche, *G. tumidum* et *A. striata* montrent une reproduction très étalée pendant l'année (cf. chapitre 1.2, 2^{ème} partie), comme le prouve la présence quasi constante de juvéniles dans les populations de ces deux espèces.

En milieu tempéré, la saisonnalité de la croissance des bivalves est un phénomène maintenant bien connu. De très nombreux auteurs, dont ANSELL & BODOY (1979), BACHELET (1980), SHAFEE (1980), BODOY (1982), ont ainsi mis en évidence la forte relation unissant la croissance des bivalves à la température. Le recours à un taux instantané permet de considérer la croissance comme un phénomène discontinu et donc de préciser l'existence d'éventuelles périodes d'accroissement maximal et minimal (SHAFEE, 1980). Le taux de croissance est le plus souvent calculé pour chaque classe d'âge dans la population, bien que les variations annuelles des différents G présentent généralement des profils similaires (SHAFEE, 1980). L'examen des variations annuelles d'un taux moyen peut en effet conduire à des interprétations erronées, dans la mesure où les individus âgés, à faible accroissement de taille, sont plus facilement repérés. La croissance de *G. tumidum* est constante pendant l'année, ce qui implique l'absence de relation avec la température. La croissance d'*A. scapha* semble en revanche présenter

une certaine saisonnalité, avec un accroissement maximal de mai à juillet, en début de saison fraîche. Un fort taux instantané n'a pas été relevé au début des expérimentations, de juillet à août, probablement en raison d'un stress post-marquage.

Les autres facteurs connus pour avoir une influence sur la croissance des invertébrés marins sont la nourriture disponible et la reproduction. *G. tumidum* et *A. scapha* ont été considérés comme des bivalves suspensivores, se nourrissant à partir des particules en suspension près du fond. Les teneurs en chlorophylle microphytobenthique sont élevées et constantes à Tomo et à Téremba (cf. 1^{ère} partie). La nourriture disponible ne semble donc pas représenter un facteur limitant pour la croissance des deux bivalves étudiés.

En milieu tempéré, la vitesse de croissance des adultes diminue généralement lors des périodes d'intense activité reproductrice (GABBOTT, 1982), en raison du détournement de l'énergie depuis la production des tissus vers la production des gamètes. *G. tumidum* est caractérisé par une activité sexuelle continue sur toute l'année et le maintien du taux de croissance de cette espèce à un niveau constant n'est pas surprenant. Pour *A. scapha*, la croissance maximale coïncide avec la période de repos sexuel, de mai à septembre, ce qui démontre la forte relation existant entre la croissance et le cycle reproducteur.

En milieu tempéré, les bivalves subissent généralement un arrêt de croissance en période froide, se traduisant par la formation sur les coquilles d'une strie bien marquée. Certaines espèces présentent parfois une strie annuelle liée à la diminution de la croissance lors des périodes d'intense activité reproductrice. En milieu tropical humide, les baisses importantes de salinité observées durant la saison des pluies peuvent être à l'origine de la formation de stries d'arrêt de croissance, comme l'a signalé OKERA (1976) au sujet d'*Anadara senilis*. L'absence de saisonnalité de la croissance et de la reproduction se traduit par un défaut de stries bien visibles sur les coquilles de *G. tumidum* (cette espèce a de plus une coquille assez ornementée). *A. scapha* a en revanche montré un certain nombre de stries plus marquées, impliquant obligatoirement l'existence de périodes de ralentissement ou d'arrêt de croissance. Nous avons admis que les stries étaient déposées annuellement, lors de la reprise de l'activité sexuelle. Cette hypothèse a été supportée par l'équivalence entre la longueur modale d'apparition de la première strie et la taille de première maturité sexuelle du bivalve. Toutefois, les distributions des longueurs aux stries les plus évidentes ont présenté un important étalement. La formation des stries et plus particulièrement de la première ne semble donc pas intervenir chez tous les individus, à chaque saison

de reproduction. Ce fait a par ailleurs été conforté par l'absence de fléchissement marqué du taux de croissance instantané, durant la gamétogénèse. Enfin, le manque de précision de la méthode a aussi été le fait de la présence de nombreuses petites stries sur les coquilles d'*A. scapha*, rendant la définition des stries "annuelles" assez subjective. RICHARDSON (1988) précise d'ailleurs à ce sujet qu'en milieu tropical, seule l'étude du rythme de dépôt des microstries de croissance est susceptible de fournir des estimations précises de la croissance des bivalves.

Le paramètre K de l'équation de Von Bertalanffy a été estimé à 0.53 an^{-1} pour *G. tumidum*. En Polynésie française, RICHARD (1982) a trouvé, pour *Cardium fragum*, une espèce endogée de dimension maximale similaire, un K de 0.48 an^{-1} . Par ailleurs, BROOM (1985) précise qu'en milieu tropical les *Anadara* sont dans l'ensemble des espèces à croissance rapide. Les valeurs de K concernant *A. granosa* varient selon les auteurs de 0.55 an^{-1} (OON, 1986) à 4.18 an^{-1} (PATHANSALI, 1966). La valeur de K évaluée pour *A. scapha*, 0.29 an^{-1} , semble donc anormalement faible. Elle est du même ordre de grandeur que celles trouvées pour des espèces tempérées présentant un arrêt hivernal de croissance comme *A. granosa bisenensis* (KUSUKABE, 1959). BROOM (1982) a indiqué que la densité des bivalves et le niveau bathymétrique sont les facteurs ayant le plus d'influence sur la croissance d'*A. granosa*. Cet auteur a montré que certaines combinaisons de ces deux paramètres peuvent être à l'origine d'une forte diminution des performances de croissance. Dans notre cas, la densité dans le parc a toujours été très faible. Par ailleurs, les expérimentations ont été menées à un niveau bathymétrique de +0.35 m, favorable au maintien de populations importantes de cette espèce. Les deux facteurs incriminés n'ont donc pas été considérés comme limitants pour la croissance d'*A. scapha*. Les faibles performances de croissance de cette espèce ont vraisemblablement été le résultat d'un stress dû au marquage et/ou d'une perturbation du sédiment de l'enclos limitant les possibilités de filtration.

CHAPITRE 1.4

MORTALITE

1. INTRODUCTION

Ce chapitre traite des processus de disparition ou mortalité, c'est-à-dire des aspects négatifs de la dynamique d'un stock. D'une manière similaire à la croissance, les processus de disparition sont décrits à l'aide d'un modèle et de certains estimateurs, les taux de mortalité. Dans le cas de populations exploitées, la mortalité est un paramètre composite (RICKER, 1980) : elle intègre tout d'abord la mortalité des individus par pêche, résultat de l'action de l'homme; par ailleurs, elle traduit la mortalité dite naturelle, à la suite de la prédation, des maladies et du vieillissement. L'objet du présent travail est de définir l'ordre de grandeur des taux de mortalité naturelle applicables à *Gafrarium tumidum* et à *Anadara scapha* sur un site précis de la côte sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie.

2. MATERIEL ET METHODES

Les paramètres de mortalité de *G. tumidum* et d'*A. scapha* ont été estimés à Tomo et à Téremba à partir des expériences de marquages (cf. chapitre 1.3, 2^{ème} partie). Nous rappellerons que de nombreux individus de chaque espèce ont été marqués à l'aide d'étiquettes en matière plastique, puis replacés dans le milieu naturel dans des enclos expérimentaux qui ont fait l'objet d'un échantillonnage bimensuel durant 1 an. A chaque échantillonnage, le sédiment a été douce-

ment fouillé à la main pendant environ 90 mn pour récolter les bivalves marqués. Lors du dernier prélèvement, la totalité du sédiment de l'enclos a été prélevée à la pelle et tamisée sur mailles de 1 cm.

Les paramètres de mortalité ont été définis classiquement comme des coefficients instantanés; ils présentent l'avantage d'être additifs et de conduire à des intégrales calculables lors de leur incorporation dans les équations de production (J. LE CAMPION, com. pers.). La rapidité avec laquelle l'effectif d'une population décroît est proportionnelle au nombre d'individus encore présents et à un facteur Z , défini comme le coefficient instantané de mortalité totale (BEVERTON & HOLT, 1957). On peut donc écrire l'égalité suivante :

$$dN/d_t = -ZN \quad \text{d'où} \quad N_t = N_0 \cdot e^{-Zt}$$

avec N_0 l'effectif au temps $t=0$.

Toutefois, lors d'opérations de marquages-recaptures, la baisse des effectifs au cours du temps est le reflet, d'une part de la mortalité naturelle M propre à l'espèce, d'autre part, d'un certain nombre de causes liées à l'expérimentation : une mauvaise efficacité de capture de l'expérimentateur, une mortalité due au marquage et une disparition, à la suite d'une perte de marques ou d'une migration des organismes. Les effets de ces phénomènes sur la diminution observée des effectifs ont donc été préalablement précisés avant de procéder au calcul de Z .

Les effectifs de *G. tumidum* et d'*A. scapha* récoltés à chaque prélèvement P_t ont tout d'abord été modifiés par addition des individus non retrouvés au temps t , mais capturés ultérieurement. L'efficacité de capture a été définie, pour chaque prélèvement, comme le rapport entre le nombre d'individus capturés et le nombre calculé après correction. L'efficacité de capture de l'expérimentateur a été fixée à 100% pour la dernière recapture.

La mortalité due au marquage a été mise en évidence à la suite de la découverte, lors de la première recapture de *G. tumidum*, d'un certain nombre de spécimens ayant les deux valves collées. La coquille de *G. tumidum* présente en effet de nombreuses côtes entre lesquelles la colle peut s'écouler facilement. Les bivalves morts de cette manière ressemblent fortement aux individus vivants; leur nombre a donc été corrigé en fonction de l'efficacité de capture calculée lors du premier prélèvement puis retranché de la densité initiale de *G. tumidum*. A Térémba, de

telles mortalités n'ont pas été remarquées. A la différence de *G. tumidum*, *A. scapha* présente en effet une coquille relativement lisse sans côtes saillantes. Une absence de mortalité à la suite du collage des étiquettes a donc été admise pour *A. scapha*.

Par ailleurs, la perte de marques a été évaluée par un double marquage pratiqué au début de l'expérience sur 20 individus de chaque espèce. Le pourcentage de disparition des étiquettes a été estimé après 1 an à partir du rapport du nombre d'individus marqués 2 fois et recapturés avec une seule marque au nombre d'individus en présentant encore 2. Les corrections concernant les densités observées ont été effectuées en considérant la perte des marques comme un phénomène régulier au cours du temps.

G. tumidum et *A. scapha* sont des espèces peu ou pas mobiles, tout au moins à l'état adulte. Toutefois, afin d'empêcher une émigration éventuelle, les enclos expérimentaux ont été entourés d'un grillage de 20 cm de hauteur et de vide de mailles de 1 cm. Le grillage a été détruit après un peu plus de 2 mois, c'est-à-dire postérieurement à la première recapture. Le pourcentage de disparitions entre chaque prélèvement a donc été calculé et dans la mesure où une modification importante des disparitions était remarquée après la perte du grillage, un pourcentage d'émigration bimensuelle a été estimé.

A la suite de ces diverses corrections, nous avons calculé le coefficient de mortalité totale à l'aide de la méthode semi-logarithmique dans laquelle Z est la pente du modèle linéaire entre le logarithme de l'abondance au temps t (N_t) et le temps t . On peut donc écrire :

$$\text{Log}(N_t) = -Zt + \text{Log}(N_0)$$

Z étant la somme de la mortalité naturelle M et de la mortalité par pêche F (BEVERTON & HOLT, 1957).

Nous avons considéré pour *G. tumidum* et *A. scapha* une mortalité par pêche nulle. Les estimations de Z ont donc concerné directement la mortalité naturelle M , c'est-à-dire la mortalité liée à la prédation, aux maladies et au vieillissement.

3. RESULTATS

3.1. Gafrarium tumidum

Les abondances de *G. tumidum* récoltés dans l'enclos de Tomo lors des diverses recaptures sont présentées dans le tableau 19. Dans ce tableau sont aussi portées les abondances corrigées et les efficacités de capture calculées pour chaque prélèvement. L'efficacité de capture moyenne est de 0.64 (ES=0.10).

Tableau 19.- Récapitulatif des étapes menant au calcul du coefficient instantané de mortalité naturelle de *G. tumidum* [(1) : abondance corrigée des effets du marquage; (2) : abondance corrigée des pertes de marques; (3) : abondance corrigée des pertes par émigration].

Prélèvement	0	1	2	3	4	5	6
% d'année cumulée	0	0.154	0.327	0.500	0.635	0.827	0.981
Abondance	186	88	75	43	39	30	27
Abondance modifiée	186	145	117	87	61	37	27
Efficacité de capture		0.61	0.64	0.49	0.64	0.81	
Abondance corrigée (1)	169.61	145	117	87	61	37	27
Abondance corrigée (2)	169.61	153.87	126.05	94.41	65.33	41.27	29.16
Nombre de pertes		15.74	27.82	31.64	29.08	24.06	12.11
% de pertes		9.28	18.08	25.09	30.80	36.83	29.14
Abondance corrigée (3)	169.61	153.87	139.59	116.85	91.14	65.59	52.25

Lors de la première recapture, 10 individus ont été retrouvés les deux valves collées. En considérant une efficacité de capture de 0.61, le nombre de bivalves morts de cette manière après les deux premiers mois d'expérience a été estimé à 16.39, valeur qui a été retranchée de l'abondance initiale de *G. tumidum*. Par ailleurs, après 1 an, 6 des 20 individus doublement marqués ont été retrouvés. Parmi ces 6 bivalves, 2 n'ont présenté qu'une seule marque. Nous avons donc admis une perte globale de marques sur l'année de l'ordre de 33.34%. L'ensemble des densités observées a alors été corrigé en conséquence (tableau 19).

Une augmentation du nombre d'individus disparus entre prélèvements successifs a été remarquée après la première recapture, c'est à dire après la disparition du grillage (tableau 19). Compte-tenu de nos connaissances sur l'éthologie de *G. tumidum*, nous avons admis l'existence pour cette espèce d'une migration passive liée à l'hydrodynamisme. Ne possédant pas de données permettant de chiffrer ce phénomène, nous avons considéré une émigration bimensuelle égale au surplus de pertes enregistré après la disparition du grillage, soit 8.8% des individus. Les abondances de *G. tumidum* une nouvelle fois corrigées sont portées à la fin du tableau 19. Le coefficient de mortalité naturelle de *G. tumidum*, calculé à partir de ces données, est de 1.23 an⁻¹ (ES=0.12, r=0.98).

3.2. *Anadara scapha*

Les abondances d'*A. scapha* dans l'enclos de Téremba lors des diverses recaptures sont présentées dans le tableau 20, ainsi que les abondances corrigées et les efficacités de capture calculées pour chaque prélèvement. L'efficacité de capture moyenne est de 0.70 (ES=0.14).

Tableau 20.- Récapitulatif des étapes menant au calcul du coefficient instantané de mortalité naturelle d'*A. scapha* [(1A) : pas de perte de marques; (1B) : abondance corrigée des pertes de marques].

Prélèvement	0	1	2	3	4	5	6
% d'année cumulée	0	0.173	0.346	0.519	0.683	0.836	1.030
Abondance	151	96	82	59	26	37	46
Abondance modifiée	151	126	96	77	59	56	46
Efficacité de capture		0.76	0.85	0.77	0.44	0.66	
Abondance corrigée (1A)	151	126	96	77	59	56	46
Nombre de pertes	25	30	19	18	3	10	
% de pertes	16.56	23.81	19.79	23.38	5.08	17.86	
Abondance corrigée (1B)	151	134.71	103.77	82.99	63.54	59.25	49.82
Nombre de pertes	16.29	30.94	20.78	19.45	4.29	9.43	
% de pertes	10.79	22.97	20.03	23.44	6.75	15.92	

Après 1 an, aucun individu doublement marqué n'a été retrouvé. Aussi, les deux cas consistant en une perte de marques nulle et en une perte similaire à celle de *G. tumidum* ont été considérés. Les abondances d'*A. scapha* corrigées en conséquence sont présentées dans le tableau 20.

A partir de l'examen du nombre d'individus disparus entre les prélèvements pris deux à deux avant et après la disparition du grillage (tableau 20) et compte tenu de nos connaissances concernant l'éthologie d'*A. scapha*, l'hypothèse d'une absence d'émigration de cette espèce hors de la zone d'étude a été retenue. Les coefficients instantanés de mortalité naturelle, M , d'*A. scapha* sont de 1.19 an^{-1} ($ES=0.07$, $r=0.99$) dans le cas d'une absence de pertes de marques ou de 1.15 an^{-1} ($ES=0.07$, $r=0.99$) dans le cas d'une perte de 33.34% répartie de façon régulière sur l'année. La moyenne 1.17 an^{-1} a été retenue pour M dans la suite de notre travail.

4. DISCUSSION ET CONCLUSION

Les coefficients instantanés de mortalité naturelle (M) de *G. tumidum* et d'*A. scapha* ont été estimés sur deux sites localisés. Leur extrapolation à l'ensemble de la côte sud-ouest de la "Grande Terre", par intégration à l'intérieur d'équations générales de production, doit donc être considérée avec prudence.

La méthode de calcul utilisée a vraisemblablement sur-estimée M . Ne disposant pas de donnée précise sur le déplacement à long terme des bivalves, nous avons en effet considéré une émigration constante de 8.8 % des individus pour *G. tumidum* et une absence de migration pour *A. scapha*. En ce qui concerne *G. tumidum*, le nombre de disparitions entre prélèvements successifs augmente au cours du temps. La disparition d'*A. scapha* est, elle aussi, plus élevée après la perte du grillage. Ces deux considérations laissent supposer l'existence d'une émigration passive supérieure à celle qui a été considérée.

Nous avons aussi admis l'absence de mortalité par pêche sur notre site d'étude. La présence d'un enclos grillagé sur une zone littorale, même peu accessible, attire obligatoirement les curieux. Par ailleurs, lors de la destruction des parcs, ceux-ci ont sûrement été examinés et des bivalves ont pu être prélevés.

Les coefficients instantanés calculés intègrent, outre la mortalité due au vieillissement ou à certains stress physiologiques, la disparition du fait de maladies et de la prédation. Nous n'avons jamais rencontré de bivalve présentant un quelconque parasitisme. En ce qui concerne la prédation, BROOM (1985) précise que les prédateurs benthiques d'*Anadara granosa* sont l'étoile de mer *Asterias amurensis* et les gastéropodes carnivores *Natica maculosa* et *Thais carinifera*. A Madagascar, THOMASSIN (1978) a remarqué la forte prédation exercée sur les bivalves par le gastéropode *Fasciolaria trapezium*. Comme nous le verrons dans la 3^{ème} partie, des étoiles de mer de grande taille n'ont pas été récoltées à Tomo ou à Téremba. Sur ces deux sites, des gastéropodes carnivores et plus précisément des naticidés ont été mis en évidence, mais toujours en densités très faibles. THOMASSIN (1978) et BROOM (1985) signalent toutefois que l'activité de prédation des gastéropodes ne s'exerce que sur des bivalves d'une taille inférieure à 22 mm; ce type de prédation ne peut donc expliquer la forte baisse des effectifs de *G. tumidum* et d'*A. scapha*. Certains crustacés décapodes de grande taille tels *Scylla serrata*, *Charybdis charybdis* ou *Portunus pelagicus* ont été observés sur les herbiers étudiés. Pourtant, au vu de la diversité de la faune des deux sites (cf. 3^{ème} partie), nous n'avons pas considéré *G. tumidum* et *A. scapha* comme des proies préférentielles pour ces crabes.

De nombreux poissons exercent une activité de prédation sur les bivalves entiers et/ou sur leurs parties molles accessibles, c'est-à-dire les siphons. Les pêches ponctuelles effectuées à Tomo et à Téremba pour préciser le fonctionnement des peuplements benthiques de ces herbiers (cf. 3^{ème} partie) n'ont fourni qu'une vision partielle de la faune ichtyologique susceptible de se nourrir sur ces sites. Nous avons tout de même pu conclure qu'à Tomo, les prédateurs des bivalves sont *Sillago ciliata*, *S. sihama*, *Acanthopagrus berda* et *Lethrinus nebulosus*. A Téremba, de nombreux bivalves ont été trouvés dans les estomacs d'*Upeneus vittatus*, *Leiognathus eculus* et *Lethrinus nebulosus*. Toutefois, il ne s'agissait pas de bivalves de grande taille et la prédation exercée sur les jeunes des deux espèces considérées était faible. En effet, à Tomo et à Téremba, les bivalves les plus couramment consommés appartiennent à des espèces de petite taille à coquille fine tels *Tellina sp.1*, *Macoma sp.1* et *Fragum scruposum* (cf. 3^{ème} partie). Les seuls organismes susceptibles d'exercer une prédation importante sur les bivalves de grande taille sont

donc les raies (*Dasyatis* spp., *Urogymnus* spp.), parfois assez abondantes au niveau des herbiers littoraux (M. KULBICKI, com. pers.). Nous n'avons pu estimer la prédation exercée sur les siphons des bivalves. Toutefois, *G. tumidum* et *A. scapha* ont des siphons très courts qui sont probablement peu accessibles aux poissons.

Les coefficients de mortalité naturelle calculés dans la présente étude, 1.23 an^{-1} et 1.17 an^{-1} respectivement pour *G. tumidum* et *A. scapha*, paraissent particulièrement forts pour des espèces à longue durée de vie comme celles qui nous intéressent. BROOM (1983b) fournit des taux de mortalité élevés pour *A. granosa*, de 1.17 an^{-1} à 2.30 an^{-1} . Cette espèce est toutefois caractérisée par un coefficient de croissance K supérieur et une longueur maximale théorique inférieure à ceux d'*A. scapha*. A titre de comparaison, nous avons estimé la mortalité naturelle de *G. tumidum* et d'*A. scapha* à partir de la relation empirique de PAULY (1980). Bien qu'elle ait été calculée pour les poissons tropicaux, cette relation a fourni une estimation de mortalité naturelle correcte du pectinidé *Amusium balloti* (CLAVIER, 1991). L'équation de Pauly s'écrit sous la forme :

$$\text{Log } M = -0.0152 - 0.279 \text{ Log } L_{\infty} + 0.6543 \text{ Log } K + 0.463 \text{ Log } T,$$

M étant le coefficient instantané de mortalité naturelle, L_{∞} et K les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy (cf. chapitre 1.3, 2^{ème} partie) et T la température moyenne de l'eau. Pour une température moyenne de $24 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (données ORSTOM Nouméa, non publiées), nous obtenons des valeurs de $M=0.95 \text{ an}^{-1}$ pour *G. tumidum* et $M=0.63 \text{ an}^{-1}$ pour *A. scapha*. Ces valeurs sont assez faibles et semblent plus conformes à la réalité. Elles montrent que nos résultats ont vraisemblablement été sur-estimés, du fait d'une mauvaise estimation de l'émigration des organismes allée à une perte à la suite de prélèvements incontrôlés.

CHAPITRE 2

DONNEES PREALABLES A UNE EXPLOITATION

- TABLE DES MATIERES -
DU CHAPITRE 2

	Pages
CHAPITRE 2.1 : ESTIMATION DES STOCKS NATURELS DE BIVALVES COMESTIBLES SUR LES COTES DU SUD-OUEST DE LA NOUVELLE-CALEDONIE	128
1. Introduction	128
2. Matériel et méthodes	129
2.1. Zone d'étude	129
2.2. Populations statistiques et plan d'échantillonnage	130
2.3. Cartographie des populations statistiques	130
2.3.1. Essais de cartographie à partir de l'imagerie satellitaire SPOT	131
2.3.2. Méthode utilisée : cartographie à partir de clichés aériens	132
2.4. Stratégie d'échantillonnage	133
2.4.1. Plages de sable	133
2.4.2. Zones sablo-vaseuses	133
2.5. Expression des résultats	134
2.6. Définition des estimateurs	136
3. Résultats	137
3.1. Bivalves des plages de sable	137
3.1.1. Populations globales	137
3.1.2. Population d' <i>Atactodea striata</i>	138
3.2. Bivalves des zones sablo-vaseuses	142
3.2.1. Populations globales	142
3.2.2. Population de <i>Gafrarium tumidum</i>	142
3.2.3. Population d' <i>Anadara scapha</i>	145
3.2.4. Biomasse des bivalves comestibles sur les zones sablo-vaseuses	147
4. Discussion	148
4.1. Critique de l'échantillonnage	148
4.2. Caractéristiques des stocks de bivalves	149
5. Conclusion	151
 CHAPITRE 2.2 : DYNAMIQUE DE POPULATION	 152
1. Introduction	152
2. Matériel et méthodes	153
3. Résultats et discussion	155
3.2. <i>Gafrarium tumidum</i>	155
3.3. <i>Anadara scapha</i>	158
4. Conclusion	159

CHAPITRE 2.1

ESTIMATION DES STOCKS NATURELS DE BIVALVES COMESTIBLES SUR LES COTES DU SUD-OUEST DE LA NOUVELLE-CALEDONIE

1. INTRODUCTION

L'estimation de stock détaillée dans la présente partie est destinée à définir, pour 1990, l'ordre de grandeur de la biomasse des bivalves sur les substrats meubles intertidaux de la côte sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie. Nous avons considéré plus particulièrement les espèces suivantes : *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* et *Anadara scapha*.

Comme nous l'avons vu dans la 1^{ère} partie du présent document, ces espèces ont présenté par le passé un intérêt notable dans l'alimentation des populations mélanésiennes; de nos jours, elles font occasionnellement l'objet d'une pêche à pied récréative aux basses mers et elles peuvent à ce titre être considérées comme une ressource marine de subsistance. Enfin, il existe en Nouvelle-Calédonie une demande non négligeable concernant ce type de produits, le Territoire ayant importé en 1989 18.1 tonnes de bivalves vénérédés et mésodesmatidés de Nouvelle-Zélande (Anonyme, 1990).

Il est donc apparu intéressant de définir les potentialités d'exploitation des stocks locaux afin de les mettre en valeur; en l'absence de statistiques de pêche, nous avons entrepris en priorité d'estimer la biomasse des différentes espèces, pour préciser si les stocks naturels trouvés sur le littoral du sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie sont suffisants pour autoriser l'ouverture d'une pêcherie artisanale.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Zone d'étude

La zone d'étude a dans un premier temps été définie comme la côte ouest de la Province Sud du Territoire, de la baie Uié au sud, à la rivière du Cap au nord (figure 51). La partie du littoral située au sud de Nouméa a été par la suite éliminée. La baie de Boulari a été écartée car elle s'est avérée pratiquement dépourvue de bivalves. Plus au sud, le littoral est constitué de petites falaises au pied desquelles se rencontrent, soit un récif frangeant, soit une plage détritique de coraux morts qui précède le récif (CONAND, 1987). Ceci ne permet pas l'existence d'une importante zone littorale de substrat meuble. Enfin, les grandes baies qui entrecoupent la partie sud de la "Grande Terre" ne possèdent guère de sites susceptibles d'abriter des populations de bivalves. Notre zone d'étude a donc été définie comme la côte s'étendant de la baie de la Dumbea à la rivière du Cap, à l'exception de deux petites portions ne permettant pas une navigation littorale (cf. annexe 1).

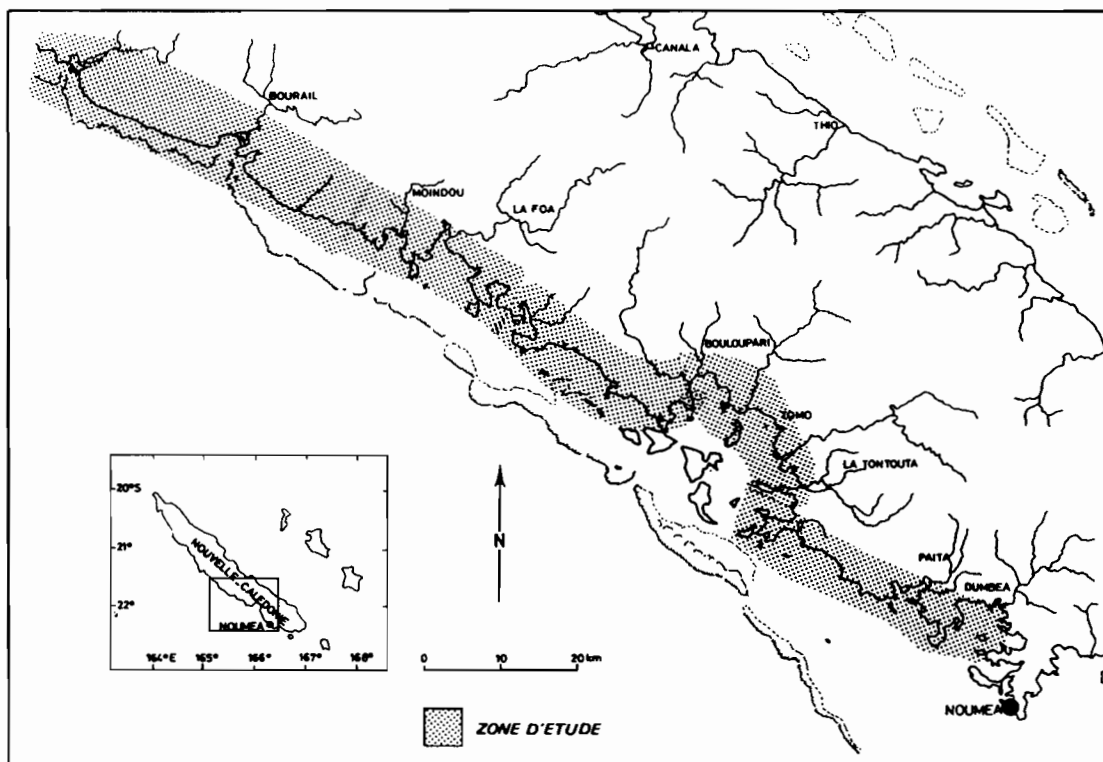


Figure 50.- Zone d'étude des stocks de bivalves.

2.2. Populations statistiques et plan d'échantillonnage

Nos connaissances préalables sur les caractéristiques des substrats meubles dans lesquels vivent les bivalves recherchés (cf. 1^{ère} partie) nous ont conduit à subdiviser le milieu intertidal en deux ensembles sédimentaires correspondant d'une part aux plages de sable, d'autre part aux zones sablo-vaseuses colonisées ou non par des herbiers de phanérogames. En 1989, une enquête préliminaire a été effectuée afin de dresser le plus précisément possible la liste des éléments de chaque ensemble sédimentaire. La côte sud-ouest, située entre la rivière Dumbéa au sud et la rivière du Cap au nord, a été prospectée en "Zodiac" à marée basse, et les habitats potentiels des bivalves ont été repérés visuellement. Cette enquête nous a apporté une connaissance générale sur le milieu intertidal; elle nous a également permis d'éliminer de notre échantillonnage certaines grandes zones non colonisées par les bivalves étudiés et qui auraient été sélectionnées par les techniques cartographiques (cf 2.3.).

Les surfaces des deux ensembles sédimentaires, définies après l'enquête préliminaire, ont été considérées comme nos populations statistiques. Elles ont chacune fait l'objet d'un échantillonnage aléatoire simple (EAS). La technique de l'EAS a été choisie car la préparation du protocole de sélection des unités d'échantillonnage n'exige *a priori* aucune information sur la taille, la structure et "le comportement" de la population (SCHERRER, 1983). Un type d'échantillonnage plus complexe n'a pas été mis en oeuvre. En effet, nous ne disposions pas de données très précises sur la répartition géographique des différents éléments des populations statistiques et sur la répartition des bivalves recherchés dans ces éléments.

2.3. Cartographie des populations statistiques

La cartographie des populations statistiques a été l'étape de base pour toute notre étude; elle nous a fourni le support iconographique sur lequel nous avons pu bâtir le plan d'échantillonnage. Elle a aussi permis de quantifier la dimension des populations, préalable indispensable à l'élaboration et à la mise en oeuvre de l'échantillonnage.

2.3.1. Essais de cartographie à partir de l'imagerie satellitaire SPOT

L'imagerie satellitaire SPOT s'est révélée un outil précieux pour la cartographie du domaine intertidal. THOMASSIN *et al.* (B. THOMASSIN, com. pers.) et BOUR *et al.* (1988) ont utilisé avec succès le traitement des images SPOT pour l'étude de récifs coralliens; de même, la localisation précise des zones de mangrove a été effectuée par de nombreux auteurs dont BLASCO (1991) et THOLLOT (1992) fournissent une revue détaillée. En ce qui concerne la végétation intertidale sur les substrats meubles (herbiers, algueraies), les travaux ont été nombreux sur les côtes françaises (BEN MOUSSA *et al.*, 1989; MEINESZ *et al.*, 1991). Un essai de cartographie de la zone intertidale de substrats meubles par imagerie satellitaire a alors été tenté en Nouvelle-Calédonie.

- Rappel de la méthode

SPOT est un satellite à défilement; il observe la totalité de la planète en visée verticale à une altitude d'environ 800 km, avec une périodicité de 26 jours. Le champ d'observation du satellite correspond à deux bandes de 60 km de large; ces bandes sont arbitrairement découpées tous les 60 km de trace au sol. L'ensemble des mesures effectuées sur une zone terrestre de 60 x 60 km, une fois redressée géographiquement, représente une scène SPOT.

Les capteurs du satellite enregistrent les radiances de la lumière réfléchie par le sol selon trois fenêtres étroites du spectre visible (canaux XS1 et XS2) et proche infra-rouge (canal XS3). Une mesure panchromatique (tout le visible) constitue le canal XP. La scène SPOT, prise verticalement, est ensuite divisée en 3000 x 3000 points élémentaires appelés "pixels", pour les canaux dits "couleurs" (XS1, XS2 et XS3). Chaque "pixel couleur" est donc considéré comme un carré au sol de 20 mètres de côté, la correspondance "pixel"/carré définissant la résolution du satellite (la taille des "pixels" dans le canal XP étant de 10 x 10 m).

Les milieux naturels visibles par le satellite fournissent des réponses sélectives sur les trois canaux "couleurs"; la classification consiste à définir sur chaque canal des boîtes où sont mis les "pixels" considérés comme appartenant aux milieux recherchés. Pour atteindre ce but, une fraction de l'image, dont on connaît les caractéristiques géographiques et topographiques

par des études sur le terrain et/ou par examen de photos aériennes, est étudiée. Après un tri des "pixels" le plus précis possible, la "classification non supervisée" retenue est généralisée à l'ensemble de la scène SPOT.

- Problèmes rencontrés

Les plages de sable ont généralement une réponse lumineuse importante, ce qui les rend facilement repérables par imagerie satellitaire. Malheureusement, les plages de Nouvelle-Calédonie, du fait du marnage moyen (1.6 m maximum) et du mode battu modéré auquel elles sont soumises, sont caractérisées par une faible largeur (moins d'une dizaine de mètres), donc inférieure au seuil de résolution du satellite dans les canaux XS. Les "pixels" reçus intègrent donc, soit une partie de l'étage infralittoral (fonds sableux avec ou sans herbier), soit une partie de l'étage adlittoral (végétation terrestre).

Les problèmes de délimitation du domaine intertidal ont été accentués par le fait que nous ne disposions que d'une série d'images SPOT prises à mi-marée; la cartographie de ce milieu est en effet facilitée si l'on dispose sur un même secteur de deux images, l'une prise à marée haute et l'autre prise à marée basse, en vives-eaux de préférence. Les zones sablo-vaseuses n'ont pu être repérées en raison de la turbidité élevée des eaux littorales, qui provoquait de fortes perturbations dans la réponse spectrale du substrat. Par ailleurs, une seule scène SPOT était disponible lors de nos travaux et il n'était pas possible d'extrapoler à l'ensemble de notre zone d'étude les résultats obtenus à partir d'un petit secteur.

2.3.2. Méthode utilisée : cartographie à partir de clichés aériens

La cartographie des populations statistiques a été réalisée par examen visuel de photographies aériennes en couleur prises par l'Institut Géographique National, au 1/40000^{ème} (mission d'octobre 1982). Les divers types de fonds ont été facilement repérés et leurs dimensions évaluées. La longueur totale des plages (cf 2.4.1) a été estimée à l'aide d'une loupe binoculaire. La superficie globale des zones sablo-vaseuses (cf 2.4.2) a été calculée par la technique classique de pesée, avec une balance de précision, de la découpe des différents sites dans un matériau homogène.

2.4. Stratégie d'échantillonnage

2.4.1. Plages de sable

Sur les photos aériennes, les plages de sable sont apparues comme des traits peu épais dont la largeur et *a fortiori* la superficie, ne pouvaient être calculées exactement. Les plages ont donc été considérées comme des unités linéaires (cf. annexe 1); elles ont été subdivisées en tronçons de 80 m qui ont été numérotés. Un tirage aléatoire a permis de sélectionner 50 tronçons, puis un sous-échantillonnage a été effectué en positionnant aléatoirement une unité d'échantillonnage dans chaque tronçon. Ce type d'approche ne relève pas de la stratégie classique de l'EAS, dans laquelle les éléments de la population statistique font directement l'objet du tirage aléatoire. Cette technique a toutefois été employée du fait de l'impossibilité de dresser la liste complète des différents éléments de la population.

Sur le terrain et après un repérage aussi précis que possible au compas de relèvement, chaque unité d'échantillonnage a été définie comme une bande de sable de 0.5 m de large disposée perpendiculairement à la ligne de rivage et couvrant toute la hauteur de la plage. Le sédiment a été prélevé à la pelle sur environ 10 cm de profondeur et la totalité des bivalves a été récoltée par passage sur un tamis à mailles carrées de 5 mm.

2.4.2. Zones sablo-vaseuses

Les zones sablo-vaseuses ont été décalquées directement sur les photos aériennes (cf. annexe 1). Lorsque la limite inférieure du domaine intertidal s'avérait difficile à définir, nous nous sommes basés sur nos connaissances du milieu pour la tracer. Certains sites, qui apparaissaient clairement sur les photos (notamment au débouché des rivières Tontouta et Ouenghi), ont été éliminés car nous savions, d'après l'enquête préliminaire, qu'ils n'abritaient pas de bivalves.

L'ensemble des sites a été quadrillé selon une maille de 120 m x 120 m, surface correspondant environ à la précision de notre positionnement sur le terrain. Chaque carré ainsi défini a été numéroté et un tirage aléatoire a permis de sélectionner 100 carrés sur lesquels a porté l'échantillonnage.

Sur le terrain, dans chaque carré de repérage sélectionné, l'unité d'échantillonnage a été matérialisée par un cadre métallique de 1 m de longueur et 0.5 m de largeur, soit 0.5 m². La totalité des bivalves a été prélevée dans chaque unité par passage du sédiment sur un tamis à mailles carrées de 5 mm de côté, sur une profondeur d'environ 10 cm, quand cela était possible.

Le positionnement des unités d'échantillonnage sur de grandes étendues découvertes a été effectué après repérage au compas de relèvement sur trois amers. Dans certains secteurs, les carrés de repérage comprenaient l'ensemble des atterrissements sédimentaires infralittoraux, entre la plage de sable et le récif frangeant *sensu stricto*. Dans ces régions, la position aléatoire des unités d'échantillonnage a été déterminée en tirant au sort un nombre de pas à effectuer depuis le bas de la plage.

2.5. Expression des résultats

Sur chaque unité d'échantillonnage, les individus des trois espèces principales de mollusques ont été mesurés au pied à coulisse parallèlement à la charnière suivant leur plus grande dimension, avec une précision de 0.5 mm. Les poids frais totaux (chair et coquille) ont ensuite été estimés à partir des relations longueur-poids définies au chapitre 1.3 (2^{ème} partie). Les poids individuels des autres espèces de bivalves ont été déterminés par pesées, après égouttage sur papier filtre.

Nos résultats ont porté sur les deux variables usuelles, la densité et la biomasse, exprimées respectivement en nombre d'individus et en gramme de matière fraîche par unité d'échantillonnage, soit 0.5 m de plage ou 0.5 m² de substrat sablo-vaseux. Généralement, ces variables sont rapportées à la fraction vulnérable de la population globale, c'est à dire aux individus récoltés au cours de l'échantillonnage (CLAVIER, 1987). Nous avons considéré que cette fraction vulnérable correspondait à la population globale pour les tailles supérieures à 5 mm, pour lesquelles notre efficacité de capture est de 100 %. En ce qui concerne la biomasse, le faible poids des petits individus a été négligé et nous avons admis que nos descriptions ont concerné la population globale.

La variable biomasse a ensuite été rapportée à la fraction potentiellement exploitable du stock. Celle-ci a été définie par deux valeurs limites (CLAVIER, 1987) : la première valeur, T_c , est une limite exprimant la longueur minimale de capture. Nous avons admis que T_c n'est pas inférieure à la taille de maturité sexuelle (T_s), soit 20 mm pour *A. striata* et *G. tumidum* et 22 mm pour *A. scapha* (cf. chapitre 1.2, 2^{ème} partie), et qu'elle peut varier jusqu'à la longueur maximale atteinte par chaque espèce dans nos prélèvements (T_{max}). Selon la distribution des tailles de chaque espèce relevée pendant l'échantillonnage, nous avons fait varier T_c sur l'intervalle T_s à T_{max} avec un pas de 2 mm pour *A. striata*, 4 mm pour *G. tumidum* et 10 mm pour *A. scapha*.

La seconde limite, S , est un seuil de capture (ou seuil de rentabilité) lié à l'activité des exploitants. Ce seuil correspond au nombre minimal de bivalves présents sur une surface donnée pour qu'une activité de pêche soit considérée comme rentable par un éventuel exploitant; la pêche a donc lieu si la densité des bivalves est supérieure au seuil. Le seuil de capture a été rapporté à une longueur de plage de sable ou à une surface de zone sablo-vaseuse correspondant à notre unité d'échantillonnage. Selon la distribution des densités de chacune des espèces relevées au cours de l'échantillonnage, nous avons fait varier S sur les intervalles [0-30] dans le cas d'*A. striata*, [0-15] dans le cas de *G. tumidum* et [0-12] dans le cas d'*A. scapha*.

Nous avons donc retenu, pour le calcul des biomasses, chaque unité d'échantillonnage dont l'effectif des individus plus grands que T_c était supérieur au seuil S . Pour chaque couple S - T_c , une biomasse globale potentiellement exploitable a été estimée, ainsi que son intervalle de confiance pour un risque statistique de 5%.

Les histogrammes de distributions de fréquences des tailles des coquilles des individus récoltés ont été représentés pour décrire les populations. Ils ont été construits sans tenir compte des individus les plus jeunes, à croissance rapide, notre échantillonnage s'étant étendu sur une période de plusieurs mois. De manière à faciliter les interprétations, ces histogrammes ont été bâtis avec des intervalles de classes correspondants aux pas utilisés lors de l'étude des variations de T_c sur l'intervalle T_s à T_{max} .

La partie de littoral sur laquelle notre échantillonnage a été effectué est bordée en majorité par de grandes propriétés privées ne permettant pas un libre accès à la mer. A partir de ce constat, nous avons tenté d'estimer les stocks effectivement exploitables, c'est à dire les stocks

librement accessibles sur lesquels peut s'exercer une activité de pêche. Notre carte des sites potentiels a donc été modifiée et seuls les sites présentant un accès routier ou distants de moins d'un km d'un tel accès ont été conservés. Les estimateurs ont été définis en utilisant les unités d'échantillonnage effectuées sur ces sites.

2.6. Définition des estimateurs

Nous avons déterminé pour chaque population statistique la moyenne (y_i) et l'écart-type (s_i) des variables. Nous avons ensuite calculé les paramètres relatifs à l'ensemble de la zone d'étude (COCHRAN, 1963; SCHERRER, 1983).

Données : y_1, y_2, \dots, y_n (échantillon sans répétition)

$$N = \frac{\text{surface (ou longueur) de la population statistique}}{\text{surface (ou longueur) d'une unité d'échantillonnage}}$$

$$N' = \text{surface (ou longueur) totale échantillonnée}$$

Résultats préliminaires :

$$f = \frac{N'}{N} \quad S^2(y) = \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}{n - 1}$$

Estimateurs :

$$\bar{y} = \frac{\sum_{i=1}^n y_i}{n} \quad \text{Var}(\bar{y}) = \frac{S^2(y)}{n} (1 - f)$$

$$\hat{Y} = N \cdot \bar{y} \quad \text{Var}(\hat{Y}) = N^2 \cdot \text{Var}(\bar{y})$$

\bar{y} étant la moyenne par unité d'échantillonnage et \hat{Y} le total de la population.

Ces paramètres étant connus, leurs intervalles de confiance pour un risque statistique de 5% ont été définis, avec t obéissant à la loi normale pour $n > 30$, par :

$$\begin{aligned} \text{Pr} \{ \bar{y} - t_{0,975} \sqrt{\text{Var}(\bar{y})} < \bar{y} < \bar{y} + t_{0,975} \sqrt{\text{Var}(\bar{y})} \} &= 0.95 \\ \text{Pr} \{ \hat{Y} - t_{0,975} \sqrt{\text{Var}(\hat{Y})} < \hat{Y} < \hat{Y} + t_{0,975} \sqrt{\text{Var}(\hat{Y})} \} &= 0.95 \end{aligned}$$

3. RESULTATS

3.1. Bivalves des plages de sable

3.1.1. Populations globales

La longueur totale des plages de sable de la côte sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, entre la baie de la Dumbéa et la rivière du Cap, est de 46.5 km. Les résultats obtenus pour *A. striata* sur chaque station échantillonnée sont portés au tableau 21. Dans ce tableau sont aussi portées les valeurs relatives à une autre espèce de bivalve, *Donax faba* Gmelin, 1791, qui a été récoltée en quantité non négligeable.

Tableau 21.- Densités N (N/0.5 m) et biomasses B (g/0.5 m) d'*A. striata* et de *D. faba* sur les unités d'échantillonnage prospectées (* : unité "accessible").

Station	<i>A. striata</i>		<i>D. faba</i>		Station	<i>A. striata</i>		<i>D. faba</i>	
n°	N	B	N	B	n°	N	B	N	B
1*	1	2.29	56	39.18	26*	37	42.73	2	2.33
2	10	10.89	10	4.21	27	10	14.28	5	8.19
3	1	0.30	39	37.75	28	0	0	0	0
4	0	0	90	97.79	29	0	0	0	0
5	13	16.90	2	0.59	30*	26	27.81	1	3.19
6	0	0	0	0	31*	24	27.09	0	0
7	7	8.79	0	0	32*	7	14.99	1	0.23
8	32	27.00	6	3.79	33*	21	33.98	0	0
9	33	47.67	14	9.18	34	0	0	1	1.75
10*	232	226.69	76	55.64	35	2	2.88	0	0
11	76	67.23	36	29.88	36	4	10.22	1	2.6
12	32	21.82	3	0.27	37	8	25.25	0	0
13	63	114.60	4	2	38	9	19.23	0	0
14	156	194.58	26	10.94	39	19	37.86	2	3.19
15	95	86.11	11	17.42	40	13	27.75	0	0
16	123	90.86	36	30.89	41	31	60.71	0	0
17*	17	19.38	40	38.95	42	14	14.96	2	1.97
18*	0	0	24	26.65	43	4	16.31	1	4.23
19	37	38.31	5	2.71	44	6	8.02	1	0.66
20	43	23.11	1	0.13	45	9	12.31	0	0
21*	127	52.91	6	10.20	46	50	70.23	2	1.66
22*	9	28.75	6	5.30	47	58	99.94	4	4.56
23*	1	6.39	56	97.63	48	12	17.66	0	0
24*	13	25.47	8	16.46	49	11	14.65	0	0
25*	16	10.22	15	25.86	50	13	15.45	0	0

Les paramètres calculés pour les densités et les biomasses d'*A. striata* et de *D. faba* sont présentés au tableau 22. A partir de ces données, nous avons établi pour chaque espèce les bornes des estimateurs pour un risque statistique de 5 % (tableau 23). La biomasse de la fraction vulnérable de la population d'*A. striata* est donc de 3.2 tonnes; celle de la population de *D. faba* est de l'ordre d'une tonne.

Tableau 22.- Paramètres calculés pour les unités d'échantillonnage (y) et estimés pour les populations (Y) à partir de l'ensemble des données.

	Effectifs (N)				Biomasse (g.)			
	\bar{y}	var(\bar{y})	\hat{Y}	var(\hat{Y})	\bar{y}	var(\bar{y})	\hat{Y}	var(\hat{Y})
<i>A. striata</i>	30.5	41.1	2.84 10 ⁶	3.55 10 ¹¹	34.69	41.40	3.225 10 ⁶	3.577 10 ¹¹
<i>D. faba</i>	11.9	8.6	1.10 10 ⁶	7.41 10 ¹⁰	11.96	9.73	1.111 10 ⁶	8.406 10 ¹⁰

Tableau 23.- Limites des estimateurs relatifs aux unités d'échantillonnage (y) et aux populations (Y) pour un risque statistique de 5%.

	Effectifs (N)			Biomasse (g.)		
		$< \bar{y} <$			$< \bar{y} <$	
<i>A. striata</i>	17.9	$< \bar{y} <$	43.1	22.08	$< \bar{y} <$	47.30
	1.69 10 ⁶	$< \hat{Y} <$	4.00 10 ⁶	2.053 10 ⁶	$< \hat{Y} <$	4.397 10 ⁶
<i>D. faba</i>	6.1	$< \bar{y} <$	17.6	5.85	$< \bar{y} <$	18.07
	5.7 10 ⁵	$< \hat{Y} <$	1.64 10 ⁶	5.435 10 ⁵	$< \hat{Y} <$	1.680 10 ⁶

3.1.2. Population d'*Atactodea striata*

- Stock potentiellement exploitable

Les limites des intervalles de confiance de la biomasse potentiellement exploitable du stock d'*A. striata* en fonction de Tc et de S sont présentées au tableau 24. Les courbes d'isobio-masses correspondant aux valeurs moyennes ont été représentées sur la figure 51.

Pour un seuil S fixé, une augmentation de Tc de 2 mm provoque une diminution de la biomasse exploitable de l'ordre de 30%. La population d' *A. striata* est en effet composée en majorité d'individus jeunes (figure 52), les classes de taille 20-22, 22-24 et 24-26 mm étant à peu près également représentées dans la population. Une diminution similaire de la biomasse est mise en évidence quand, pour Tc fixée, on augmente S de 5 en 5 individus sur l'intervalle 0-20. Ceci tend à prouver que les individus de grande taille sont uniformément répartis sur notre zone d'étude.

Si l'on fixe Tc à 26 mm, la biomasse reste très faible quelle que soit la valeur de S. Pour une éventuelle exploitation, une taille minimale de capture de 24 mm (soit un tamisage sur une maille carrée de 16 mm environ) pourrait être adoptée en première approximation. En fixant Tc à 24 mm et en considérant un nombre d'individus suffisamment élevé pour attirer d'éventuels pêcheurs, la biomasse potentiellement exploitable est d'environ 500 kg.

Tableau 24.- Evolution de l'intervalle de confiance pour un risque de 5% de la biomasse (tonnes) du stock d'*A. striata* en fonction de la taille de capture Tc (mm) et du seuil de rentabilité S (N/0.5 m)

Seuil S (N/0.5 m)	Longueur minimale de capture Tc (mm)				
	20	22	24	26	28
0	1.28 – 2.72	0.98 – 2.13	0.61 – 1.38	0.23 – 0.71	0.08 – 0.45
5	0.90 – 2.43	0.57 – 1.79	0.16 – 0.97	0.00 – 0.41	0.00 – 0.00
10	0.44 – 2.01	0.23 – 1.45	0.00 – 0.69	0.00 – 0.31	0.00 – 0.00
15	0.17 – 1.69	0.00 – 0.81	0.00 – 0.35	0.00 – 0.00	0.00 – 0.00
20	0.00 – 1.25	0.00 – 0.67	0.00 – 0.00	0.00 – 0.00	0.00 – 0.00
25	0.00 – 1.25	0.00 – 0.67	0.00 – 0.00	0.00 – 0.00	0.00 – 0.00
30	0.00 – 1.07	0.00 – 0.67	0.00 – 0.00	0.00 – 0.00	0.00 – 0.00

- Stock effectivement exploitable

La longueur totale des plages accessibles est de 12.5 km, c'est à dire environ 27% de notre population statistique de base. 14 unités d'échantillonnage y ont été prospectées (tableau 21), soit 28% du nombre total. Les résultats obtenus montrent que le stock effectivement exploitable d'*A. striata* est de l'ordre de 920 kg (IC(Y) = 740 kg, $\alpha = 0.05$), soit 29% de la biomasse totale de cette espèce.

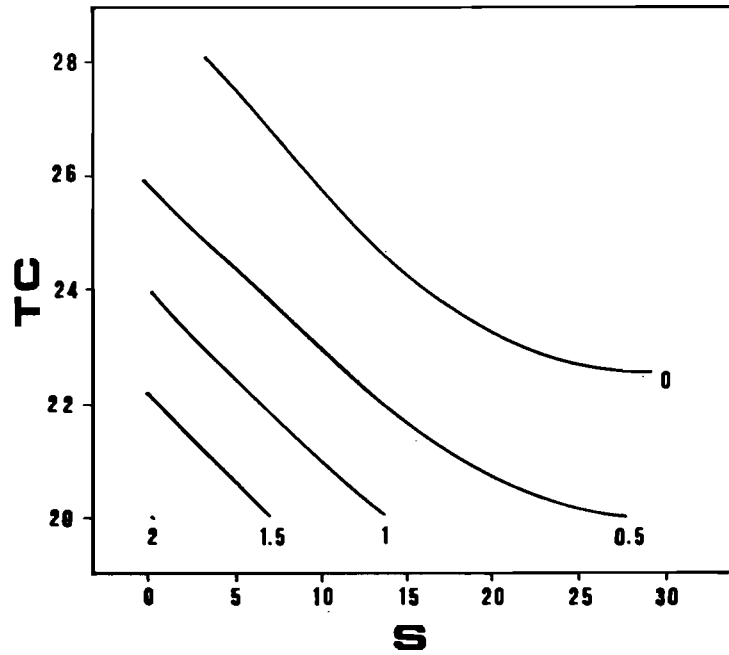


Figure 51.- Courbes d'isobiomasses moyennes (tonnes) pour le stock d'*A. striata* en fonction de Tc (mm) et de S (N/0.5m).

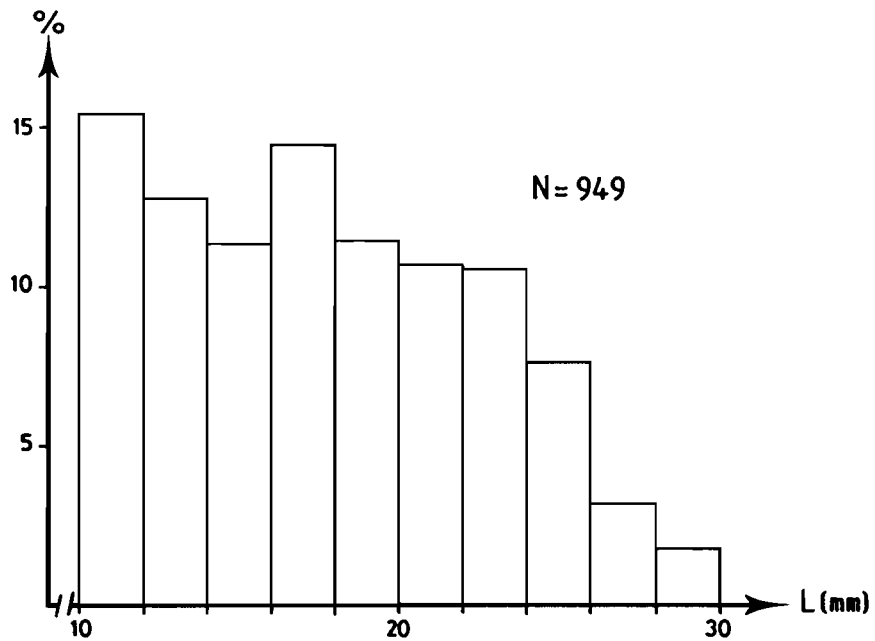


Figure 52.- Histogramme de distribution des fréquences des tailles des *A. striata* de taille supérieure à 10 mm.

Tableau 25.- Densités N (N/0.5 m²) et biomasses B (g/0.5 m²) de *G. tumidum* et d'*A. scapha* sur les unités d'échantillonnage (* : unité "accessible").

Station	<i>G. tumidum</i>		<i>A. scapha</i>		Station	<i>G. tumidum</i>		<i>A. scapha</i>	
	n°	N	B	N		B	n°	N	B
1	0	0	0	0	51	0	0	0	0
2*	5	45.93	0	0	52*	0	0	11	448.92
3*	6	169.51	0	0	53*	0	0	2	106.25
4*	0	0	0	0	54*	0	0	8	165.19
5*	11	149.80	0	0	55*	3	54.64	4	116.81
6*	4	74.57	0	0	56*	8	127.77	1	13.29
7*	7	119.92	0	0	57	4	75.73	0	0
8*	2	19.93	0	0	58	1	31.74	0	0
9*	1	4.35	0	0	59	0	0	2	36.86
10*	2	38.56	0	0	60	0	0	0	0
11*	1	12.84	0	0	61	0	0	0	0
12*	1	18.57	0	0	62	0	0	0	0
13*	6	111.14	0	0	63	0	0	0	0
14	0	0	3	62.67	64	0	0	0	0
15	0	0	8	312.86	65*	0	0	0	0
16*	2	4.53	0	0	66*	0	0	0	0
17*	1	2.34	0	0	67	0	0	0	0
18*	0	0	0	0	68	0	0	0	0
19*	0	0	0	0	69	0	0	0	0
20*	0	0	0	0	70	0	0	0	0
21	0	0	0	0	71	0	0	0	0
22	0	0	0	0	72	0	0	0	0
23	0	0	13	545.80	73	0	0	0	0
24	0	0	0	0	74	0	0	0	0
25	0	0	0	0	75	0	0	0	0
26	6	74.14	0	0	76	0	0	0	0
27	0	0	0	0	77	0	0	0	0
28	0	0	0	0	78	0	0	2	31.28
29	0	0	0	0	79	0	0	0	0
30	0	0	0	0	80	0	0	0	0
31	0	0	0	0	81	0	0	0	0
32	0	0	0	0	82	0	0	1	75.57
33	13	99.69	0	0	83	0	0	0	0
34*	1	20.41	1	15.40	84	0	0	0	0
35	6	3.88	0	0	85	0	0	0	0
36	1	12.84	1	0.74	86	0	0	0	0
37	1	3.67	0	0	87	0	0	0	0
38	9	48.82	0	0	88	0	0	0	0
39	5	47.14	0	0	89	0	0	0	0
40	0	0	1	0.29	90	0	0	0	0
41	0	0	0	0	91	0	0	0	0
42	0	0	1	47.72	92	0	0	1	97.55
43	0	0	0	0	93	0	0	0	0
44	0	0	0	0	94	0	0	0	0
45*	0	0	0	0	95	0	0	0	0
46	0	0	1	0.07	96	0	0	0	0
47	0	0	0	0	97	1	0.06	0	0
48	0	0	0	0	98	0	0	1	42.21
49	0	0	0	0	99	0	0	0	0
50	0	0	2	0.18	100	0	0	0	0

3.2. Bivalves des zones sablo-vaseuses

3.2.1. Populations globales

La superficie totale de notre population statistique a été estimée à 9.854 km². Les densités et les biomasses de *G. tumidum* et d'*A. scapha* sur chaque unité d'échantillonnage sont données au tableau 25. Les paramètres calculés pour les densités et les biomasses de ces deux espèces sont présentés dans le tableau 26.

Tableau 26.- Paramètres calculés pour les unités d'échantillonnage (y) et estimés pour les population (Y) à partir de l'ensemble des données.

	Effectifs (N)				Biomasse (g.)			
	\bar{y}	$\text{var}(\bar{y})$	\hat{Y}	$\text{var}(\hat{Y})$	\bar{y}	$\text{var}(\bar{y})$	\hat{Y}	$\text{var}(\hat{Y})$
<i>G. tumidum</i>	1.1	0.06	2.13 10 ⁷	2.45 10 ¹³	13.72	11.71	2.705 10 ⁸	4.546 10 ¹⁵
<i>A. scapha</i>	0.6	0.04	1.26 10 ⁷	1.68 10 ¹³	21.20	63.69	4.177 10 ⁸	2.474 10 ¹⁶

A partir de ces données, nous avons établi pour chaque espèce les bornes des estimateurs pour un risque statistique de 5% (tableau 27). La biomasse de la fraction vulnérable de la population de *G. tumidum* est donc de l'ordre de 270 tonnes, celle de la population d'*A. scapha* est d'environ 418 tonnes.

3.2.2. Population de *Gafrarium tumidum*

- Stock potentiellement exploitable

Les intervalles de confiance du stock de *G. tumidum* en fonction des différents Tc et S sont présentés au tableau 28. De même, nous avons tracé sur la figure 53 les courbes d'isobiomasses correspondantes. L'augmentation de Tc de 20 à 28 mm, pour un seuil S fixé, ne provoque pas de diminution de la biomasse exploitable; pour un seuil de capture inférieur à 4 individus, le passage de Tc de 28 à 32 mm n'induit qu'une faible diminution de la biomasse, la quan-

tité exploitable passant alors d'environ 250 à 200 tonnes. L'histogramme de distribution des fréquences des tailles (figure 54) montre en effet une prépondérance des grands individus qui induit dans la population une importante biomasse accumulée.

Tableau 27.- Limites des estimateurs relatifs aux unités d'échantillonnage (\bar{y}) et aux populations (\hat{Y}) pour un risque statistique de 5%.

	Effectifs (N)			Biomasse (g.)		
<i>G. tumidum</i>	0.6	$< \bar{y} <$	1.6	7.02	$< \bar{y} <$	20.23
	$11.6 \cdot 10^6$	$< \hat{Y} <$	$31.0 \cdot 10^6$	$1.383 \cdot 10^8$	$< \hat{Y} <$	$4.027 \cdot 10^8$
<i>A. scapha</i>	0.2	$< \bar{y} <$	1.0	5.55	$< \bar{y} <$	36.84
	$4.59 \cdot 10^6$	$< \hat{Y} <$	$20.64 \cdot 10^6$	$1.095 \cdot 10^8$	$< \hat{Y} <$	$7.260 \cdot 10^8$

Tableau 28.- Evolution de l'intervalle de confiance pour un risque de 5% de la biomasse exploitable (tonnes) de *G. tumidum* en fonction de Tc (mm) et de S (N/0.5m²).

Seuil S (N/0.5 m ²)	Longueur minimale de capture Tc (mm)					
	20	24	28	32	36	40
0	135 - 398	131 - 391	127 - 384	110 - 352	62 - 231	15 - 144
2	109 - 373	108 - 369	104 - 361	76 - 317	26 - 190	0 - 106
4	64 - 318	63 - 313	53 - 300	28 - 258	0 - 117	0 - 80
6	52 - 301	43 - 287	41 - 283	17 - 240	0 - 0	0 - 0
8	0 - 157	0 - 113	0 - 85	0 - 0	0 - 0	0 - 0
10	0 - 0	0 - 0	0 - 0	0 - 0	0 - 0	0 - 0

Pour Tc fixé, une augmentation de S d'environ 2 individus sur l'intervalle 0-6 provoque une baisse de biomasse constante de l'ordre de 25%. Cette diminution est ensuite très rapide lorsque S augmente. *G. tumidum* est donc plutôt réparti en agrégats comportant jusqu'à 6 individus par 0.5 m². Dans le cadre d'une exploitation éventuelle, la taille limite de capture pourrait, en première approximation, être fixée à 28 mm. Si l'on fixe arbitrairement S à une valeur de 6 individus par 0.5 m², la biomasse exploitable de *G. tumidum* serait de 150 tonnes.

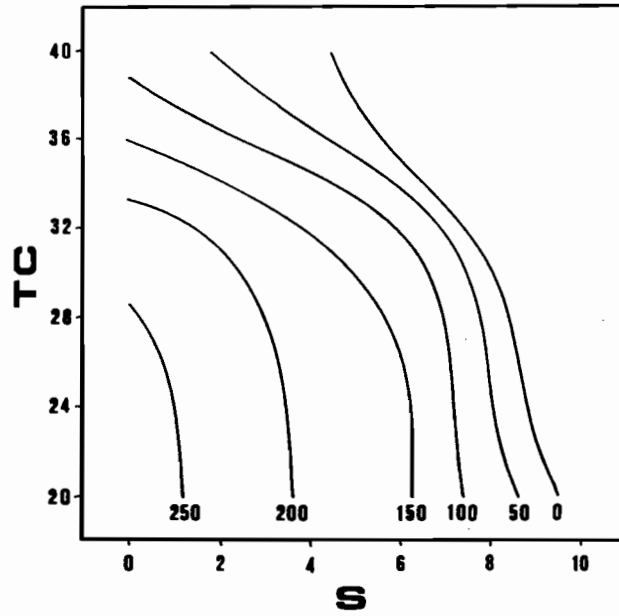


Figure 53.- Courbes d'isobiomasses moyennes (tonnes) pour le stock de *G. tumidum* en fonction de Tc (mm) et de S (N/0.5m²).

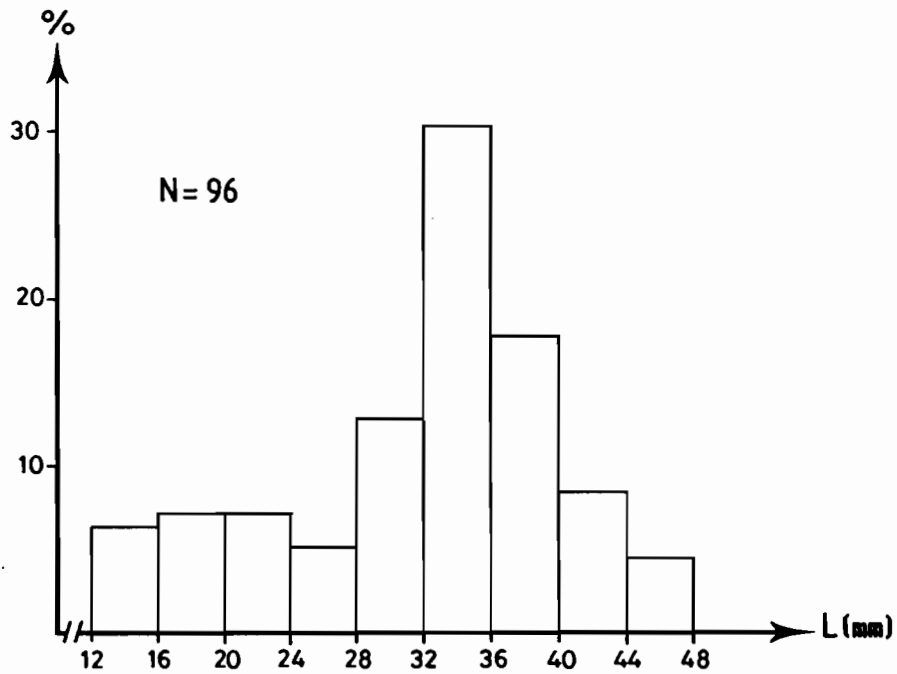


Figure 54.- Histogramme de distribution des fréquences des tailles de *G. tumidum* de taille supérieure à 12 mm.

- Stock effectivement exploitable

La surface totale des sites potentiels librement accessibles a été estimée à 3.069 km², soit seulement 31% de la superficie globale de notre population statistique de départ. Le nombre d'unités d'échantillonnage visité sur ces sites est de 26 (tableau 25). La biomasse moyenne effectivement exploitable de *G. tumidum* a été évaluée à 230 tonnes (IC(Y) = 126 tonnes, $\alpha = 0.05$), soit 85% de la biomasse totale. Cette forte valeur est en partie due à l'importance de la population dans la zone librement accessible située à l'embouchure de la rivière Dumbéa.

Le site de Dumbéa, d'une superficie d'environ 1.142 km², est accessible par un chemin relativement praticable; à notre connaissance, ce site est le seul, sur la côte sud-ouest, qui fasse l'objet d'une pêche à pied, limitée mais régulière. En considérant les 12 unités échantillonnées dans cette région, nous avons estimé le stock local de *G. tumidum* à environ 146 tonnes (IC(Y) = 77 tonnes, $\alpha = 0.05$), soit 63% de la biomasse effectivement exploitable et 54% de la biomasse totale estimée sur l'ensemble de notre zone d'étude.

3.2.3. Population d'*Anadara scapha*

- Stock potentiellement exploitable

Les intervalles de confiance du stock potentiellement exploitable d'*A. scapha* sont présentés au tableau 29. La figure 55 montre les courbes d'isobiomasses moyennes correspondantes. Pour un seuil S fixé, une augmentation de Tc de 22 à 42 mm ne provoque pas de diminution notable de la biomasse. Au-dessus de 42 mm et pour S faible, la diminution de la biomasse est régulière et atteint environ 50 tonnes pour une augmentation de Tc de 2 mm; l'histogramme de distribution des fréquences des tailles (figure 56) montre, là encore, la prépondérance des individus de grande taille; ces individus induisent dans la population une importante biomasse accumulée.

Tableau 29.- Evolution de l'intervalle de confiance pour un risque de 5% de la biomasse exploitable (tonnes) d'*A. scapha* en fonction de Tc (mm) et de S (N/0.5m²).

Seuil S (N/0.5 m ²)	Longueur minimale de capture Tc (mm)				
	22	32	42	52	62
0	109-725	107-721	89-685	40-398	0-105
3	9-617	9-614	0-566	0-163	0-0
6	0-592	0-589	0-544	0-0	0-0
9	0-468	0-465	0-458	0-0	0-0
12	0-318	0-315	0-0	0-0	0-0

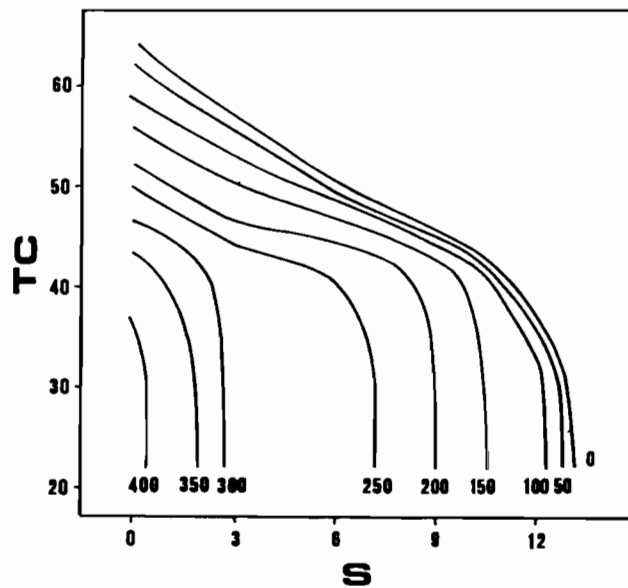


Figure 55.- Courbes d'isobiomasses moyennes (tonnes) pour le stock d'*A. scapha* en fonction de Tc (mm) et de S (N/0.5m²).

Pour Tc inférieur à 50 mm, une augmentation du seuil S sur l'intervalle [3-7] ne provoque qu'une faible diminution de la biomasse exploitable (15% environ). Quant il est présent, *A. scapha* est donc réparti préférentiellement en agrégats contenant soit moins de 3, soit plus de 7 individus par 0.5 m². Dans l'optique d'une exploitation éventuelle, Tc peut être approximativement fixé à 32 mm; dans ce cas et pour un seuil S de 6 individus par 0.5 m², la biomasse potentiellement exploitable d'*A. scapha* est de l'ordre de 250 tonnes.

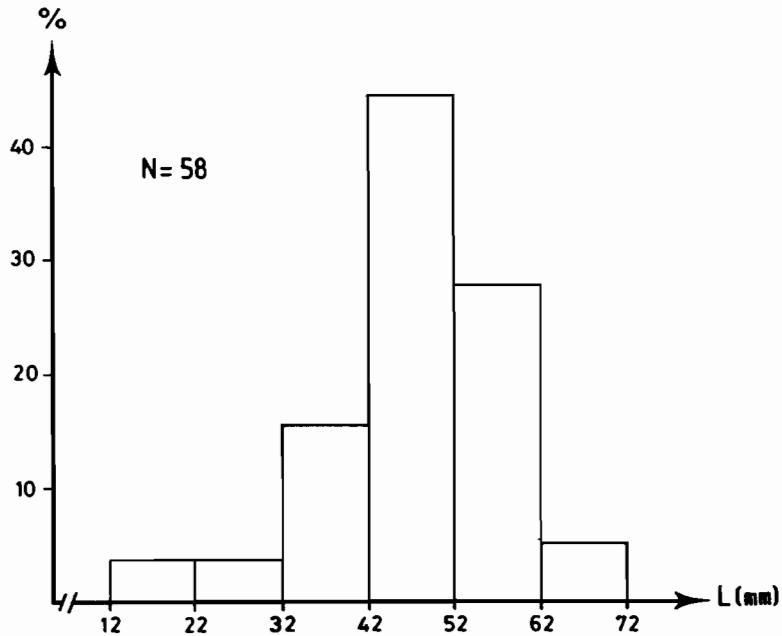


Figure 56.- Histogramme de distribution des fréquences des tailles d'*A. scapha* de taille supérieure à 12 mm.

- Stock effectivement exploitable

Sur les mêmes bases que pour *G. tumidum* (surface totale accessible de 3.069 km² et 26 unités d'échantillonnage utilisables), le stock effectivement exploitable d'*A. scapha* a été estimé à 204 tonnes (IC(Y) = 224 tonnes, $\alpha = 0.05$), soit 49% de la biomasse totale.

3.2.4. Biomasse des bivalves comestibles sur les zones sablo-vaseuses

La biomasse des bivalves "comestibles" a été calculée en considérant, d'une part les bivalves effectivement ramassés et consommés par les populations locales, et, d'autre part, les bivalves appartenant à un genre dont au moins une espèce est consommée dans le Pacifique sud-ouest (tableau 30). La biomasse est de l'ordre de 1050 tonnes (IC(Y) = 392 tonnes, $\alpha = 0.05$), sur les zones sablo-vaseuses du littoral sud-ouest néo-calédonien. Les deux espèces étudiées plus particulièrement, *G. tumidum* et *A. scapha*, sont donc prépondérantes, leur biomasse représentant environ 70% du total.

Tableau 30.- Bivalves "comestibles" des substrats meubles littoraux, classés par ordre alphabétique.

<i>Anadara scapha</i> (L., 1758)	<i>Modiolus philippinarum</i> Hanley, 1843
<i>Anadara sp. cf. troscheli</i>	<i>Pinctada maculata</i> (Gould, 1950)
<i>Codakia tigrina</i> (L., 1758)	<i>Pitar citrinus</i> (Lamarck, 1818)
<i>Gafrarium pectinatum</i> (L., 1758)	<i>Pitar striatus</i> (Gray, 1838)
<i>Gafrarium tumidum</i> Röding, 1798	<i>Tapes literatus</i> Röding, 1798
<i>Marcia japonica</i> (Gmelin, 1791)	<i>Tapes variegatus</i> (Sowerby, 1852)
<i>Modiolus aratus</i> (Dunker, 1857)	<i>Trachycardium rugosum</i> (Sowerby, 1840)

4. DISCUSSION

4.1. Critique de l'échantillonnage

Les photographies aériennes utilisées pour la cartographie des populations statistiques sont à l'échelle du 1/40000^{ème}. Le contour des fonds ne peut donc être apprécié que de manière imprécise et des erreurs sont sûrement intervenues lors du dessin des secteurs exondables. Par ailleurs, en ce qui concerne les zones sablo-vaseuses, une source d'erreur importante est liée au positionnement de la limite inférieure de la zone intertidale; dans notre cas, le tracé de cette limite a conduit à une sous-évaluation de la taille de notre population statistique; les photographies aériennes qui nous ont servi ont en effet toutes été prises à mi-marée. Sur quelques photographies, certains secteurs plus ou moins masqués par un reflet de soleil à la surface de l'eau n'ont pu être cartographiés avec précision. L'étendue exacte de ces sites a alors été extrapolée, puis vérifiée *a posteriori* sur le terrain. Les résultats que nous avons exposés tiennent compte des corrections éventuelles que nous avons apportées à notre cartographie. Enfin, au vu de l'enquête préliminaire, nous avons éliminé de vastes zones sablo-vaseuses considérées comme dépourvues de bivalves et il est probable que certains gisements d'étendue limitée aient ainsi été écartés. Cette démarche s'apparente à une stratification de notre échantillonnage; elle permet de diminuer la variance des estimateurs mais provoque sans doute leur sous-évaluation.

4.2. Caractéristiques des stocks de bivalves

Les estimations de stocks concernant les bivalves des substrats meubles sont rares dans la littérature. Le but de ce type d'étude est de mettre en évidence, pour des espèces non exploitées, l'existence d'un tonnage suffisant pour la création d'une structure d'exploitation. Dans le cas d'espèces cultivées, elle permet d'éviter le dépassement des potentialités biotiques maximales du milieu, par l'évaluation des quantités en élevage (BODOY & GEAIRON, 1988) et des quantités de compétiteurs trophiques de ces espèces (SAURIAU *et al.*, 1989). Après une mortalité importante touchant une espèce cultivée, l'estimation de stock est intéressante pour connaître les quantités encore disponibles à la récolte (INTES, 1988). Pour les espèces pêchées de manière rationnelle, l'évaluation des stocks ne revêt qu'un intérêt minimal par rapport aux travaux visant à contrôler l'état de la ressource par examen des prises débarquées.

En ce qui concerne les stocks des bivalves des plages de sable dans le Pacifique sud-ouest, seuls les travaux de CASSIE (1955) et REDFEARN (1974) sur les pêcheries d'*Amphidesma ventricosum* en Nouvelle-Zélande ont été notés. Ces auteurs ont estimé l'abondance totale de ce bivalve mésodesmatidé mais ils ne fournissent pas de valeur relative aux tonnages exploitables. Sur la côte sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, la biomasse potentiellement exploitable d'*A. striata* est d'environ 500 kg. Cette valeur s'explique par la faible étendue de plages et dans une moindre mesure par des poids individuels peu élevés. *A. striata* est aussi présent sur les plages de sable des îlots coralliens du lagon sud-ouest. Un échantillonnage intégrant ces îlots permettrait vraisemblablement de mettre en évidence un stock plus important de cette espèce dans la région sud-ouest de la "Grande Terre". Dans l'état actuel de nos connaissances, *A. striata* ne présente donc d'intérêt que pour la pêche récréative.

Les bivalves du genre *Anadara* sont présents en grande quantité dans la Province Indo-Pacifique et plus particulièrement dans les vasières intertidales d'Asie du sud-est. Ainsi, BROOM (1982a) estime qu'environ 63000 tonnes d'*Anadara granosa* ont été commercialisées en 1979 en Malaisie. En Indonésie, la production d'*A. granosa* était en 1979 de 32000 tonnes (UNAR *et al.*, 1983). Ces chiffres très élevés laissent supposer l'existence de stocks importants, bien qu'ils intègrent les productions aquicoles. Ils s'expliquent aussi par la grande superficie de littoral de ces pays (les eaux côtières d'Indonésie s'étendent sur environ 5 millions de km²). Sur la côte sud-ouest de la "Grande Terre", seuls 10 km² de substrats ont été concernés par notre estimation de stock. Les biomasses potentiellement exploitables de *G.tumidum* et d'*A. scapha*

(respectivement 150 et 250 tonnes) ne sont donc finalement pas négligeables. Sur 30 km² de vasières colombiennes, SQUIRES *et al.* (1973) ont évalué le stock d'*Anadara tuberculosa* à 1500 tonnes pour une production annuelle d'environ 250 tonnes. En Inde, NARASIMHAM *et al.* (1984) ont calculé le stock des bivalves de la baie de Kakinada pour une superficie de 146 km². D'après ces auteurs, la baie abrite environ 21000 tonnes de bivalves dont 7000 tonnes d'*A. granulosa*. Ces chiffres sont du même ordre de grandeur que ceux concernant *G. tumidum* et *A. scapha*, pour une surface similaire de substrat.

Au cours de nos travaux, *G. tumidum*, et dans une moindre mesure *A. scapha*, ont été rencontrés en grande quantité sur des sites de superficie réduite. La présence de milieux similaires sur les autres côtes de la "Grande Terre" pourrait indiquer l'existence d'un stock important de ces deux espèces. Le tonnage de *G. tumidum* calculé sur le seul site de Dumbéa est de 146 tonnes, soit 54% de la biomasse totale estimée pour cette espèce. La commune de Dumbéa prévoit, à proximité immédiate de l'embouchure de la rivière, la réalisation d'un grand projet touristique nécessitant de nombreux remblaiements et comportant la création d'une plage artificielle. Dans la mesure où le milieu intertidal proche en serait affecté, la réalisation de ce projet pourrait conduire à une diminution non négligeable du stock de *G. tumidum* sur la côte sud-ouest de la "Grande Terre".

Nos recherches ont fait apparaître l'existence dans les populations de *G. tumidum* et d'*A. scapha* d'un important pourcentage d'individus âgés à croissance faible. Cette biomasse accumulée peu productive n'est pas intéressante à prendre en compte dans le cas d'une exploitation éventuelle; elle sera la cible prioritaire d'éventuels exploitants et la production à l'équilibre d'une pêcherie sera très inférieure à la capture initiale. Toutefois, bien qu'ils soient caractérisés par un faible prix de vente, les stocks de *G. tumidum* et d'*A. scapha* constituent actuellement une ressource locale de valeur intéressante. Les stocks ne pourront supporter qu'une exploitation artisanale, qui serait toutefois suffisante pour couvrir les besoins du marché local.

5. CONCLUSION

Sur les plages de sable, la biomasse de la population naturelle d'*Atactodea striata* a été évaluée à 3 tonnes environ. La longueur réduite de côte bordée de plages ainsi que les poids individuels peu élevés d'*A. striata* expliquent cette faible valeur. Dans l'état actuel des stocks, *A. striata* ne présente donc d'intérêt que pour la pêche récréative.

La biomasse des stocks des bivalves comestibles a été estimée à 1050 tonnes sur les substrats meubles sablo-vaseux du littoral sud-ouest de la "Grande Terre". Les individus de *G. tumidum* et à un degré moindre ceux d'*A. scapha* sont rencontrés en fortes densités sur des sites très localisés. La présence de milieux analogues sur l'ensemble du littoral de la "Grande Terre" laisse supposer l'existence d'autres gisements. *Gafrarium tumidum* et *Anadara scapha* représentent environ 70% de la biomasse totale avec respectivement 270 et 420 tonnes. Les biomasses effectivement exploitables, c'est à dire susceptibles de faire l'objet d'une libre activité de pêche, sont de 230 tonnes pour *G. tumidum* et 204 tonnes pour *A. scapha*. Pour ces deux espèces, nous avons mis en évidence un fort pourcentage d'individus âgés à croissance faible. Cette biomasse accumulée, peu productive, devra être éliminée en priorité lors d'une éventuelle mise en exploitation des stocks. La production à l'équilibre d'une pêcherie sera certainement très inférieure à nos estimations de biomasse. En conséquence, les stocks de bivalves des côtes de Nouvelle-Calédonie représentent une ressource locale de valeur intéressante mais ne permettent d'envisager qu'une exploitation à caractère artisanal; elle serait cependant susceptible de couvrir les besoins du marché local.

CHAPITRE 2.2

DYNAMIQUE DE POPULATION

1. INTRODUCTION

De nombreuses études ont montré les graves répercussions que pouvait avoir une pêche non réglementée sur les stocks et sur l'industrie de la pêche qui en dépend (J. LE CAMPION, com. pers.). En revanche, tous les intérêts d'un aménagement rationnel et d'une réglementation judicieuse de la pêche ont été maintes fois mis en évidence. Aménager une pêcherie et l'exploiter rationnellement revient à lui permettre de fournir de façon continue des captures maximales. L'objet du présent travail est de préciser l'ordre de grandeur de la biomasse exploitable de *Gafrarium tumidum* et d'*Anadara scapha* sur la côte sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, à l'équilibre d'une pêcherie et selon divers protocoles d'exploitation.

L'étude de la dynamique d'une population nécessite l'emploi de modèles mathématiques, c'est à dire "d'entités mathématiques que l'on substitue à la réalité" (LAUREC & LE GUEN, 1981). Nous avons classiquement appréhendé le problème d'une manière analytique, en tentant d'explicitier les mécanismes régissant la dynamique des populations.

2. MATERIEL ET METHODES

L'emploi des modèles de dynamique de population, particulièrement lorsque ceux-ci sont d'approche analytique, demande une connaissance de valeurs caractéristiques de l'espèce étudiée. Les paramètres de croissance et de mortalité (cf. chapitres 1.3 et 1.4, 2^{ème} partie) ont ainsi été préalablement précisés pour *G. tumidum* et *A. scapha*.

L'âge au recrutement (t_r), défini d'après LAUREC & LE GUEN (1981) comme "un âge seuil à partir duquel les études suivent de façon détaillée le devenir des animaux", a ensuite été estimé. En ce qui concerne *G. tumidum*, t_r a été évalué à partir des études de marquages; l'efficacité de capture, explicitée précédemment lors des estimations de mortalité, a été calculée pour différentes classes de tailles. L'âge au recrutement a été par la suite défini comme l'âge à partir duquel l'efficacité de capture des bivalves s'est révélée constante. L'âge au recrutement d'*A. scapha* a été plus simplement estimé à partir des connaissances acquises concernant l'éthologie de cette espèce.

Compte tenu de l'imprécision de nos estimations de croissance et de mortalité naturelle, nous avons eu recours au modèle de rendement par recrue de Beverton et Holt (BEVERTON & HOLT, 1957). D'une manière générale, ce modèle permet d'évaluer le rendement par individu entrant dans la pêcherie, en fonction de deux paramètres : l'intensité de la pêche appliquée au stock (F), d'une part, et l'âge à la première capture (t_c), ou taille minimale des mailles de l'engin de pêche utilisé, d'autre part. Le modèle permet également de prévoir l'évolution du rendement lorsque varient ces deux paramètres. Le but d'une telle approche est de définir les valeurs de F et de t_c auxquelles correspond le rendement maximal, c'est-à-dire la production maximale du stock.

Le modèle de Beverton et Holt postule que le niveau de recrutement, la mortalité naturelle et la croissance sont indépendants de la biomasse du stock et de la pression de pêche. Par ailleurs, ce modèle suppose que la mortalité naturelle ne varie pas avec l'âge des animaux et qu'il existe une loi de croissance pondérale moyenne valable pour tous les âges. Les bases mathématiques du modèle sont les suivantes : dans une pêcherie, le taux de capture en poids d'une espèce donnée (dY/d_t) est égal au produit du taux de capture en nombre ($F.N_t$) par le poids moyen à cet instant (W_t). En conséquence :

$$dY/d_t = F N_t W_t$$

La survie d'un groupe d'individus peut être décrite par une fonction exponentielle négative. A tout instant $t > t_c$, le nombre de poissons survivants (N_t) peut s'exprimer en fonction du nombre de recrues existant encore à l'instant t_c (R_c) par l'égalité suivante :

$$N_t = R_c \cdot e^{-(F+M)(t-t_c)}$$

La croissance d'une espèce donnée est représentée par l'équation habituelle de Von Bertalanffy. Dans la mesure où le poids individuel (W_t) est proportionnel au cube de la longueur, W_t peut s'écrire :

$$W_t = W_\infty \cdot (1 - e^{-K(t-t_0)})^3, \text{ d'où}$$

$$W_t = W_\infty \cdot \sum_{n=0}^3 U_n e^{-nK(t-t_0)}$$

après développement comme un binôme de type $(a-b)^3$ avec $U_0 = 1$, $U_1 = -3$, $U_2 = 3$ et $U_3 = -1$.

Le poids total des captures d'une espèce donnée (Y) entre l'âge à la première capture (t_c) et l'âge maximal de l'espèce (t_m) peut donc s'écrire :

$$Y = F R_c W_\infty \sum_{n=0}^3 U_n \int_{t_c}^{t_m} e^{-(F+M+nK)(t-t_c)} \cdot e^{-nK(t-t_0)} \cdot d_t \text{ d'où}$$

$$Y = F R_c W_\infty \sum_{n=0}^3 [U_n / (F+M+nK)] \cdot e^{-nK(t_c-t_0)} \cdot [1 - e^{-(F+M+nK)(t_m-t_c)}]$$

Dans le cas où t_m est grand devant t_c et comme $R_c = R e^{-M(t_c-t_r)}$, le rendement par recrue ou rendement par poisson recruté sera :

$$Y/R = F e^{-M(t_c-t_r)} W_\infty \sum_{n=0}^3 U_n [(e^{-nK(t_c-t_0)}) / (F+M+nK)]$$

Les paramètres F et t_c de cette équation peuvent théoriquement varier à volonté. Pour t_c fixé, chaque valeur de F procure une estimation de Y/R et, de même, pour F fixé, les différents t_c amènent à des Y/R distincts. Un même rendement par recrue peut être obtenu pour différents couples de F et de t_c . Les points de même valeur sont alors disposés sur des lignes nommées

isoplèthes de rendement par recrue, tracées par interpolation. Ces lignes d'égale production permettent d'envisager sur une seule figure les effets de différents scénarios d'exploitation. Dans le présent travail, nous établirons de telles courbes pour les populations de *G. tumidum* et d'*A. scapha*.

Nous définirons à la suite de ces travaux la production globale annuelle des populations de *G. tumidum* et d'*A. scapha*. D'une manière théorique, la production globale à l'équilibre (Y) est définie comme le produit du rendement par recrue par le recrutement, dans la mesure où ce dernier paramètre est le même à l'équilibre d'une pêcherie qu'au moment de l'étude. Malheureusement, le recrutement est un paramètre d'accès difficile et vraisemblablement très variable. La production des stocks sera donc en première approche précisée à partir de la formule empirique de GULLAND (1971), modifiée par SPARRE *et al.* (1989) :

$$Y = 0.2 M B_v$$

Y étant la biomasse exploitable, M le coefficient instantané de mortalité naturelle et B_v la biomasse du stock vierge.

3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.1. *Gafrarium tumidum*

La figure 57 présente l'évolution de l'efficacité de capture moyenne en fonction de la taille de *G. tumidum*. L'ANOVA ne montre pas de différence significative entre les tailles ($F=0.31$, $\alpha>0.05$). Nous avons donc considéré comme pleinement recrutés les individus présentant une taille de 17 mm. Par ailleurs, une telle longueur correspond à la limite inférieure des tailles à partir desquelles les modèles de croissance et les estimations de mortalité ont été calculés. Compte tenu de la précision de nos estimations de croissance, nous avons retenu un âge de 1.5 années comme âge au recrutement.

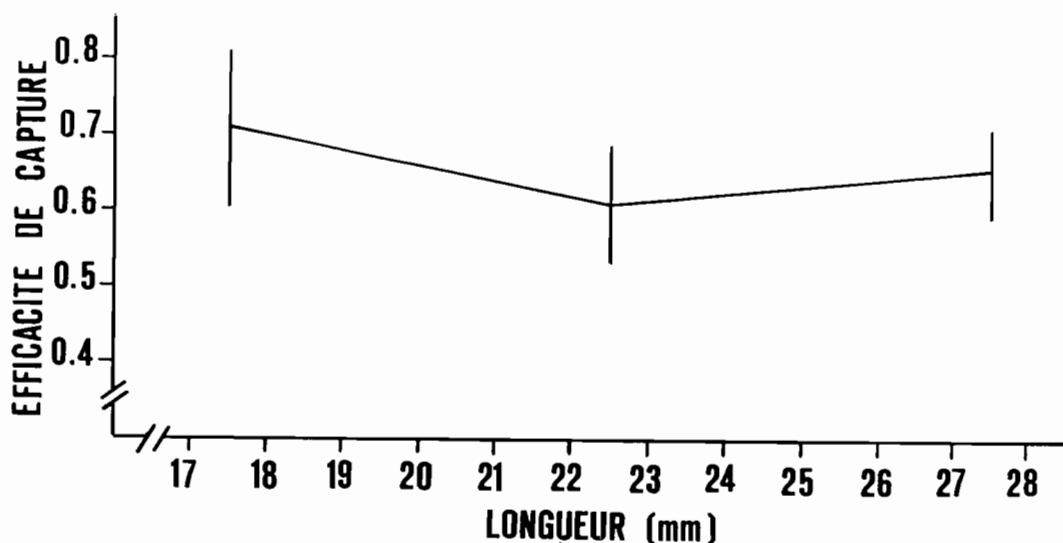


Figure 57.- Evolution de l'efficacité de capture en fonction de la taille pour *G. tumidum*.

La relation de croissance isométrique caractérisant *G. tumidum* est la suivante :

$$W_t = 3.65 \cdot 10^{-4} L_t^3 \quad (n=379, r=0.96)$$

L'équation de la courbe de croissance pondérale, exprimée selon le modèle de Von Bertalanffy, peut donc s'écrire :

$$W_t = 14.13 \times (1 - e^{-0.53t})$$

Les isoplèthes de rendement par recrues, calculées pour *G. tumidum* à partir des paramètres $W_\infty=14.13$ g, $K=0.53$ an⁻¹, $M=1.23$ ans⁻¹, $t_0=0$ année et $tr=1.5$ années, sont présentées à la figure 58.

Pour l'intervalle d'âge considéré et pour toute valeur de t_c , la production par recrue croît continuellement lorsque F augmente et tend vers une asymptote qui correspond à la biomasse de la cohorte à l'instant t_c . Les rendements les plus élevés sont obtenus pour $t_c=1.5$ an-

nées. Cette valeur de t_c est donc supérieure à l'âge critique (t_{cri}) pour lequel la biomasse est maximale. D'après ces données, l'espèce doit donc être pêchée avec une forte intensité et avec une taille de capture aussi proche que possible de celle qui correspond à un âge de recrutement de 1.5 années, soit 17 mm. Toutefois, les résultats concernant la biologie de la reproduction de *G. tumidum* (cf. chapitre 1.2, 2^{ème} partie) ont mis en évidence pour cette espèce une taille à la sexualisation de l'ordre de 20 mm, ce qui correspond à un âge d'environ 2 ans. Une taille minimale de capture de 25 mm, soit un âge de 2.5 années, peut donc être proposée pour *G. tumidum*. Dans ce cas, pour une forte intensité de pêche, le rendement par recrue sera de l'ordre de 1.5 g.

La production globale du stock de *G. tumidum* sur la côte sud-ouest de la "Grande Terre" de Nouvelle-Calédonie est d'environ 66 tonnes, pour une biomasse du stock vierge de 270 tonnes (cf. chapitre 2.1, 2^{ème} partie) et un coefficient instantané de mortalité naturelle de 1.23 ans^{-1} . Compte tenu de l'erreur relative à l'estimation de la biomasse du stock vierge, la production globale annuelle du stock est, pour un risque de 5%, comprise entre 30 et 100 tonnes.

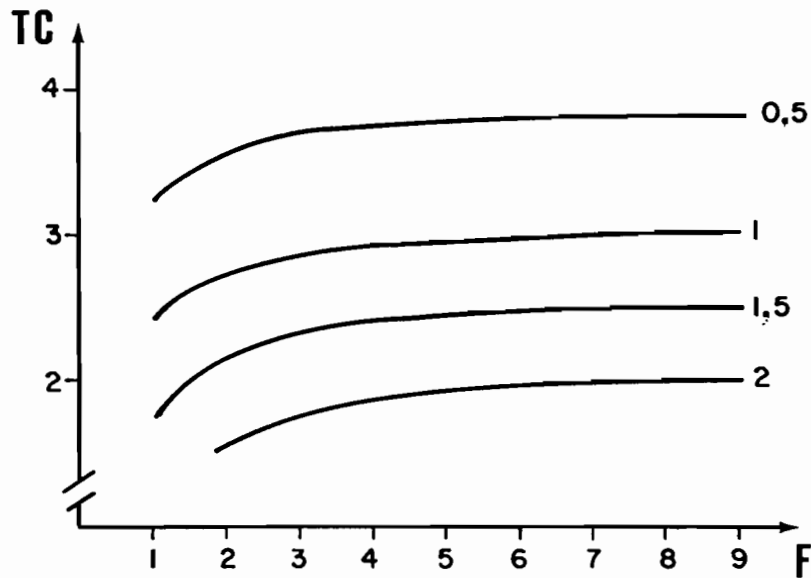


Figure 58.- Isoplèthes de rendement par recrue (en grammes) pour *G. tumidum*.

3.2. Anadara scapha

L'étude du rôle des facteurs de l'environnement sur la répartition spatiale d'*A. scapha* a montré l'existence d'une ségrégation des tailles entre les jeunes non sexués de taille inférieure à 22 mm, c'est-à-dire un âge d'environ 1 an, et les adultes. Compte tenu de l'imprécision de nos estimations de croissance, nous avons admis un âge de 1.5 années pour l'âge au recrutement tr.

La relation de croissance isométrique caractérisant *A. scapha* est la suivante :

$$W_t = 3.01 \cdot 10^{-4} L_t^3 \quad (n=273, r=0.93)$$

L'équation de croissance pondérale, exprimée selon la formulation de Von Bertalanffy, peut donc s'écrire :

$$W_t = 41.59 \times (1 - e^{-0.29(t+0.9)})$$

Les isoplèthes de rendement par recrue, calculées à partir des paramètres $W_\infty=41.59$ g, $K=0.29$ an⁻¹, $M=1.17$ ans⁻¹, $t_0=-0.9$ année et $tr=1.5$ années, sont présentées à la figure 59.

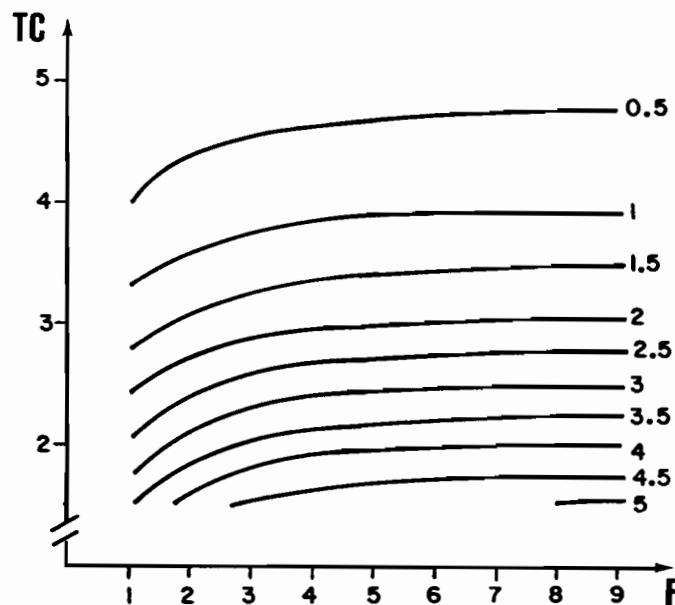


Figure 59.- Isoplèthes de rendement par recrue (en grammes) pour *A. scapha*.

D'une manière similaire à *G. tumidum*, la production par recrue d'*A. scapha* augmente continuellement lorsque F augmente, pour t_c fixé. Les valeurs maximales des rendements sont obtenues pour $t_c=1.5$ années. L'âge au recrutement tel qu'il a été défini est donc supérieur à l'âge critique t_{cri} pour lequel la biomasse est maximale. L'espèce doit donc être pêchée avec une intensité élevée. La taille à la sexualisation d'*A. scapha* a été précisée dans le chapitre 1.3 (2^{ème} partie) : elle est de 22 mm, ce qui correspond à un âge d'environ 1 an. Une taille minimale de capture de l'ordre de 30 mm, soit un âge de 2 ans, peut donc être proposée pour *A. scapha*. Dans ce cas et pour une forte intensité de pêche, la production par recrue sera de 4 g.

La production globale du stock d'*A. scapha* à l'équilibre de la pêcherie est de 98 tonnes, pour une biomasse du stock vierge de 417 tonnes et un coefficient de mortalité naturelle de 1.17 ans^{-1} . Pour un risque de 5%, cette production globale est comprise entre 25 et 170 tonnes.

4. CONCLUSIONS

En ce qui concerne la dynamique des populations de *G. tumidum* et d'*A. scapha*, les chiffres obtenus par modélisation mathématique en l'absence de statistiques de pêches permettent simplement de dégager des considérations d'ordre général. Ainsi, les rendements par recrue montrent que les espèces doivent être pêchées avec une forte intensité, les rendements maxima étant atteints pour des tailles inférieures aux tailles de recrutement estimées. Pour des tailles de capture de 25 et de 30 mm, les rendements maxima sont de 1.5 et 4 g respectivement pour *G. tumidum* et *A. scapha*. Pour ces deux bivalves, les productions moyennes annuelles à l'équilibre peuvent être estimées à 66 et 98 tonnes.

TROISIEME PARTIE :

ETUDE DES PEUPEMENTS MACROBENTHIQUES LITTORAUX

**- TABLE DES MATIERES -
DE LA TROISIEME PARTIE**

	Pages
1. INTRODUCTION	162
2. MATERIEL ET METHODES	163
3. RESULTATS	168
3.1. Structure générale et évolution temporelle des peuplements	169
3.1.1. Peuplement de Karikaté	169
- Structure générale	169
- Dynamique saisonnière	170
3.1.2. Peuplement de Tomo	172
- Structure générale	172
- Dynamique saisonnière	175
3.1.3. Peuplement de Téremba	184
- Structure générale	184
- Dynamique saisonnière	188
3.2. Organisation trophique et fonctionnement global	198
3.2.1. Peuplement de Karikaté	198
- Organisation trophique générale	198
- Dynamique saisonnière	199
3.2.2. Peuplement de Tomo	199
- Organisation trophique générale	199
- Dynamique saisonnière	201
- Faune ichthyologique de l'herbier	204
- Flux d'énergie dans l'herbier	205
3.2.3. Peuplement de Téremba	207
- Organisation trophique générale	207
- Dynamique saisonnière	209
- Faune ichthyologique de l'herbier	211
- Flux d'énergie dans l'herbier	212
4. DISCUSSION ET CONCLUSION	214

1. INTRODUCTION

L'urbanisation, la démographie humaine et la pollution s'accroissent aujourd'hui de façon importante sur les côtes tropicales et beaucoup de pays doivent mettre en place des plans d'aménagement et de protection du littoral (ALONGI, 1990). Les zones intertidales constituent en effet des écosystèmes d'importance considérable, quand elles sont recouvertes d'herbiers de phanérogames et de plages de sable [et de mangrove (THOLLOT, 1992)]. Sur le plan physique, les herbiers jouent le rôle de piège pour le sédiment en provenance de la zone terrestre (directement ou par l'intermédiaire des mangroves) et limitent l'envasement des zones plus profondes. Sur le plan biologique, ces formations fournissent un habitat diversifié et une protection relative pour le compartiment benthique et contribuent ainsi à sa diversification. Le macrobenthos intervient alors comme un maillon essentiel des chaînes alimentaires en milieu côtier, du fait de la source de nourriture qu'il représente pour les poissons et les oiseaux. Enfin, sur un plan économique, les herbiers intertidaux représentent un lieu de culture privilégié pour de nombreuses espèces (BROOM, 1982b). Les plages de sable sont une frontière souvent ténue entre milieu terrestre et milieu marin. En raison de leur attrait touristique, les plages sont des sites très convoités qui doivent être particulièrement surveillés, surtout lorsqu'ils recèlent des stocks de bivalves d'intérêt économique.

La conservation rationnelle des zones littorales est facilitée par la connaissance de la structure et des fluctuations naturelles des peuplements. Toutefois, comparativement aux milieux tempérés, les peuplements tropicaux n'ont fait l'objet que de peu de travaux (WARWICK & RUSWAHYUNI, 1987, ALONGI, 1990). Le propos de cette étude est de préciser l'environnement biotique des bivalves *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* et *Anadara scapha*. Nous

nous sommes par ailleurs attachés à fournir des informations quantitatives plus générales sur les peuplements macrobenthiques des substrats meubles littoraux de Nouvelle-Calédonie. Les communautés ont été décrites par leur structure et leur organisation (WATLING, 1975; BACHELET, 1981), c'est à dire d'une part selon l'arrangement des individus en espèces et, d'autre part, selon les relations fonctionnelles (ou trophiques) entre ces espèces. D'éventuelles variations temporelles des peuplements ont aussi été recherchées au cours d'un cycle annuel. Enfin, le bilan global du cycle de la matière entre les compartiments fonctionnels reconnus dans les biotopes a été précisé.

2. MATERIEL ET METHODES

Les travaux ont été menés sur les 3 sites décrits dans la 1^{ère} partie (à laquelle nous renvoyons le lecteur pour une description plus complète) : la plage de sable de Karikaté et les atterrissements sédimentaires infralittoraux de Tomo et de Téremba. Sur chacun, un certain nombre de paramètres physiques et biologiques de l'environnement ont été recueillis (cf. 1^{ère} partie).

En ce qui concerne le peuplement benthique de la plage de Karikaté, un transect perpendiculaire à la ligne de rivage, de 0.5 m de large et couvrant toute la zone médiolittorale (environ 5 m) a été suivi mensuellement, de décembre 1989 à novembre 1990. La position du transect a été choisie de manière aléatoire. A Tomo, 5 échantillons unitaires de 0.2 m² de sédiment ont été prélevés à chaque date, à un niveau bathymétrique de +0.5 m. Les dates des prélèvements sont indiquées dans la 1^{ère} partie : l'échantillonnage a débuté en avril 1989; le 2^{ème} prélèvement (avril-2) a été effectué 10 jours après le passage du cyclone Lili. L'échantillonnage a ensuite été mensuel, puis bimensuel jusqu'en mars 1990. Sur ce site, le substrat nous ayant au départ paru assez hétérogène, les 5 échantillons unitaires ont été systématiquement séparés d'une distance de 50 m, parallèlement au rivage, afin d'obtenir une vision globale des phénomènes recherchés. A Téremba, pour un niveau bathymétrique de +0.35 m et à chaque date, nous avons prélevé de manière aléatoire 5 échantillons de 0.1 m² de substrat. Les prélèvements ont débuté en juin 1989 et se sont poursuivis avec une fréquence bimensuelle jusqu'en avril 1990.

Sur les 3 sites, le sédiment a été collecté à la main sur une profondeur d'environ 10 cm puis tamisé sur une maille de 1 mm. Le refus de tamis a été conservé dans de l'eau de mer formolée à 10 % tamponnée à l'aide de Borax. Les animaux et végétaux de taille supérieure à 3 mm ont d'abord été séparés du sédiment à l'oeil nu puis la fraction de taille comprise entre 1 et 3 mm a été triée sous une loupe binoculaire, après coloration au rose bengale. A Karikaté, la fraction sédimentaire de taille comprise entre 1 et 3 mm s'est avérée très importante; ce sédiment a été homogénéisé et seul un échantillon de 6 litres, prélevé aléatoirement, a été trié. Les densités et les biomasses des animaux récoltés sur ce site ont ensuite été estimées, connaissant le rapport volume trié/volume total.

Les déterminations taxinomiques ont été menées le plus précisément possible à partir des documents en notre possession ou en bénéficiant du concours de spécialistes. Pour les phanérogames, nous avons eu recours aux travaux de LANYON (1986). Les polychètes ont été déterminés, en collaboration avec J. CLAVIER, à partir des faunes de FAUVEL (1947), HARTMAN (1947), DAY (1967), RULLIER (1972), DAY & HUTCHINGS (1979) et HUTCHINGS & MURRAY (1984). Les faunes de SAKAI (1976) et de GREY *et al.* (1983), et de CLARK & ROWE (1971) ont été utilisées respectivement pour les crustacés et les échinodermes. Enfin, MM R. VON COSEL et J. VIDAL, du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, ont accepté de déterminer les bivalves.

Après les comptages, les poids de matière sèche sans cendre (PSSC) des animaux et végétaux ont été estimés avec une précision de 0.001 g après séchage à l'étuve à 60 °C pendant 48 h, puis calcination à 550 °C pendant 3 h. Les PSSC d'*A. striata*, de *G. tumidum* et d'*A. scapha* ont été calculés à partir des relations allométriques longueur-poids suivantes, définies respectivement sur 79, 149 et 102 individus : $P=4.3277 \times 10^{-6} L^{3.3017}$ pour *A. striata*, $P=9.4278 \times 10^{-6} L^{3.0208}$ pour *G. tumidum* et $P=3.4441 \times 10^{-5} L^{2.7239}$ pour *A. scapha*. Pour les phanérogames, nous n'avons pas dissocié les feuilles des rhizomes et les biomasses fournies concernent les plantes entières.

Les diverses espèces récoltées ont ensuite été classées par catégorie trophique. Après consultation d'un certain nombre de documents (PEARSON, 1971; FAUCHALD & JUMARS, 1979; DAUVIN, 1984), nous avons retenu la classification suivante, employée récemment en Nouvelle-Calédonie par CHARDY & CLAVIER (1988a) : (1) les macrophytes, c'est à dire les producteurs primaires algues et phanérogames, (2) les filtreurs ou suspensivores, qui prélèvent

passivement leur nourriture dans l'eau environnante, (3) les dépositives, qui recherchent activement la nourriture à la surface ou dans le sédiment et qui regroupent les dépositives au sens strict et les limivores, (4) les herbivores, brouteurs ou racleurs et (5) les prédateurs, comprenant les carnivores vrais et les nécrophages.

Les moyennes annuelles des paramètres caractéristiques de chaque peuplement (richesse spécifique, densité et biomasse) ont été calculées en regroupant les différents échantillons unitaires de même date. Les richesses spécifiques ont été exprimées par unité d'échantillonnage, soit 2.5, 1 et 0.5 m² respectivement à Karikaté, Tomo et Téremba. En revanche, les densités et les biomasses ont systématiquement été exprimées par m², afin de faciliter les comparaisons. La diversité spécifique des peuplements a été estimée par l'indice de Shannon H' (log₂) (SHANNON, 1948), l'équitabilité J' a été calculée en utilisant l'indice de Pielou (PIELOU, 1966).

D'éventuelles variations temporelles de la richesse spécifique moyenne des peuplements d'une part, et de la richesse spécifique des différents groupes trophiques d'autre part, ont été recherchées par des tests du χ^2 . Pour les suivis temporels de la densité et de la biomasse, nous avons considéré à chaque date les 5 échantillons de 0.2 m² (à Tomo) ou de 0.1 m² (à Téremba) comme 5 réplicats. Nous avons alors effectué les calculs sur ces 5 valeurs mais en exprimant les résultats par m², par souci de clarté. Le recours aux réplicats a permis l'étude des variations temporelles par des analyses de variance (ANOVA), après vérification de l'homogénéité des variances par le test de Hartley (HARTLEY, 1962). Les ANOVA ont été systématiquement conduites à 39 et 29 degrés de liberté (ddl) respectivement à Tomo et à Téremba. Dans le cas de la non homogénéité des variances, les données ont été transformées par les fonctions normalisantes racine carrée ou Log(x+1). Dans le cas de différences significatives entre les mois, le test *a posteriori* de Welsch (WELSCH, 1977) a été utilisé pour rechercher d'éventuels groupes de mois homogènes (SOKAL & ROLHF, 1981). Lorsque les transformations utilisées ne conduisaient pas à une homogénéisation des variances, les données ont été traitées par des ANOVA non paramétriques [méthode de Kruskal-Wallis (KW), SIEGEL & CASTELLAN, 1989]. L'ensemble des traitements a été mené grâce au logiciel Statistical Analysis System (SAS). A Karikaté, nous ne disposons que d'un seul prélèvement mensuel. Les variations temporelles de la biomasse ont été étudiées par des tests du χ^2 . Pour la comparaison de fortes valeurs comme celles de densités, le χ^2 où le G-test (SOKAL & ROLHF, 1981) sont très sensibles et fournissent systématiquement des résultats significatifs. Les éventuelles variations de la densité des éléments du peuplement de Karikaté ont donc été appréhendées de manière empirique.

A Tomo et à Térémba, nous nous sommes par ailleurs attachés, d'une part à rechercher des associations entre espèces et, d'autre part, à comparer les divers prélèvements mensuels, chacun décrit par l'abondance des espèces le composant. Pour cela, les données ont été organisées en une matrice espèces x dates contenant les abondances des espèces. Nous avons simplement considéré les organismes de densité moyenne annuelle supérieure à 1 ind./m², de manière à dégager plus facilement les grandes tendances. Les données ont été traitées par une analyse factorielle des correspondances (AFC). Bien que cette technique ait été initialement développée pour l'analyse des tableaux de contingence (cf. chapitre 1.1, 2^{ème} partie), elle a déjà été employée avec succès pour l'étude des matrices espèces x stations (BINET *et al.*, 1972; LEVEQUE & GABORIT, 1972; BENZECRI *et al.*, 1973; DAUVIN, 1984). L'analyse ordonne les échantillons et les espèces selon la distance euclidienne entre les profils de probabilités conditionnelles pondérées des effectifs, c'est à dire qu'elle préserve la distance du χ^2 entre les lignes et les colonnes de la matrice de données (BINET *et al.*, 1972; LEGENDRE & LEGENDRE, 1979). La relation entre les attributs des lignes et les attributs des colonnes se traduit alors par la distance séparant leur projections respectives sur les plans examinés.

Nous avons aussi procédé à une caractérisation qualitative de la faune ichtyologique susceptible de se nourrir sur les sites de Tomo et de Térémba. Pour cela, une pêche à la senne de plage a été effectuée sur chaque site au cours de notre étude. Les filets (120 m de long environ) ont été placés à haute mer sur les herbiers; après environ 4 h de pause, les poissons ont été récoltés puis conservés dans de l'eau de mer formolée à 10%. Ils ont ensuite été déterminés, comptés et pesés de retour au laboratoire. Les régimes alimentaires des différentes espèces ont été définis après consultation de spécialistes (P. THOLLOT & L. WANTIEZ). En ce qui concerne les poissons se nourrissant d'invertébrés benthiques, les proies préférentielles ont été précisées qualitativement par examen des contenus stomacaux.

Enfin, pour appréhender de manière plus précise le fonctionnement global des biocoenoses de Tomo et de Térémba, nous avons entrepris une estimation des échanges de matière ou d'énergie entre les compartiments fonctionnels mis en évidence. Pour faciliter les comparaisons, le diagramme de flux d'énergie a été conçu sur le modèle mis au point dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie par CHARDY & CLAVIER (1988b) (cf. figure 5, 1^{ère} partie). Le domaine benthique a été considéré comme un système fermé dans lequel les 8 compartiments suivants ont été reconnus : (1) macrophytobenthos (algues et phanérogames), (2) microphytobenthos, (3) détritux organiques, (4) micro-organismes (bactéries, micro et méiofaune), (5) dé-

posivores, (6) suspensivores, (7) herbivores, (8) prédateurs benthiques. Le domaine benthique a aussi été regardé comme un système équilibré : pour chaque compartiment, comme pour le système global, la somme des entrées est égale à la somme des sorties. Le budget énergétique d'un compartiment est construit selon la formule classique $C = P + R + (F + U)$ avec $C =$ consommation, $P =$ production, $R =$ respiration, $(F + U =$ rejecta).

Pour la construction du modèle, nous avons reporté les biomasses moyennes annuelles en gC/m^2 de chaque groupe trophique. Pour les micro-organismes, les valeurs retenues sont dérivées du travail de CHARPY-ROUBAUD (1986) dans l'atoll de Tikehau selon lequel le rapport entre la biomasse des micro-organismes et la biomasse du microphytobenthos est de 0.67. Les moyennes annuelles des teneurs en chlorophylle microphytobenthique ont été fournies dans la 1^{ère} partie. La matière organique (labile et réfractaire) du sédiment représente un stockage passif d'énergie. Les teneurs moyennes en matière organique (cf. 1^{ère} partie) ont été ramenées au m^2 , connaissant le poids total de sédiment et la surface du carottier utilisé pour les prélèvements.

Une telle approche nécessite un grand nombre d'hypothèses. Nous avons ainsi admis, comme CHARDY & CLAVIER (1988b) qu'1 gC équivaut à 0.4 $gPSSC$ (STEELE, 1974) et que les rapports C/ATP et C/Chl sont égaux respectivement à 200 (GERLACH, 1978) et 50 (CHARPY & CHARPY-ROUBAUD, 1990). Pour les phanérogames, un rapport P/B annuel de 7.3 (HILLMAN *et al.*, 1989) et une part de production transformée en carbone organique dissous de 45% (SMITH & FORMAN, 1984) ont été retenus. En l'absence de données disponibles en Nouvelle-Calédonie, la production microphytobenthique est dérivée des travaux de CHARPY & CHARPY-ROUBAUD (1990). Pour le macrozoobenthos, le rapport P/B annuel a été fixé à 2 (cf. CHARDY & CLAVIER, 1988b, pour une justification). Les bivalves *G. tumidum* et *A. scapha* représentent une part importante de la biomasse de la macrofaune respectivement à Tomo et à Téremba. La production annuelle de ces 2 espèces a été calculée par une méthode simplifiée dérivée de la méthode 1 de CRISP (1971) et utilisée par HIBBERT (1976) : le poids moyen de chaque classe d'âge est d'abord estimé. La production annuelle de la classe d'âge est ensuite définie comme le produit entre la densité de la classe et l'accroissement de poids par rapport à la classe suivante (cf. annexe 2). Enfin, nous avons admis que 60% de la production était utilisée par les niveaux trophiques supérieurs et que 40% retournait au compartiment détritique.

Le budget énergétique des compartiments a été estimé grâce aux relations suivantes, justifiées par CHARDY & CLAVIER (1988b) :

$$\log_{10} R = 0.367 + 0.993 \log_{10} P,$$

$$C = (P + R)/Ae,$$

Ae = 0.7 pour les suspensivores et les herbivores,

Ae = 0.6 ou 0.1 pour les déposivores, en considérant soit une consommation de micro-organismes et de microphytobenthos, soit une consommation de détritus,

Ae = 0.8 pour les prédateurs,

TCE = 8% pour les micro-organismes,

avec R, la respiration annuelle, P, la production annuelle, C, la consommation, Ae, le rendement d'assimilation et TCE le taux de conversion de l'énergie des micro-organismes.

3. RESULTATS

Les facteurs de l'environnement caractéristiques de la plage de Karikaté et des herbiers de Tomo et de Téremba ont été décrits dans la 1^{ère} partie, ainsi que leurs variations temporelles. L'étude de ces paramètres a été présentée en début de thèse, plusieurs sous-chapitres y faisant référence. Nous rappellerons simplement que la structure sédimentaire, les taux de matière organique et de carbonates du sédiment et la teneur en chlorophylle microphytobenthique ne varient pas significativement au cours de l'année à Tomo et à Téremba. A Karikaté, le sédiment est stable à l'exception des mois de mars (sédiment plus fin) et de juin (sédiment plus grossier). Les seuls paramètres du milieu qui présentent une saisonnalité sont, à notre connaissance, la température et la salinité.

3.1. Structure générale et évolution temporelle des peuplements

3.1.1. Peuplement de Karikaté

Structure générale

12 prélèvements mensuels de 2.5 m² de sédiment ont été récoltés, soit un total de 30 m² pendant notre étude. Quinze espèces animales se répartissant en 4 embranchements ont été trouvées sur le site au cours de l'année (tableau 31), pour un nombre moyen de 7.33 espèces/2.5 m². Le groupe des polychètes est, avec 8 espèces différentes, le groupe zoologique le mieux représenté. Le nombre total d'individus récolté est de 3017, soit une densité moyenne de 100.57 ind./m². La biomasse moyenne est de 1.2 gPSSC/m² (ES=0.09). La diversité spécifique et l'équitabilité moyennes sont faibles (H'=1.60 bits/ind., ES=0.18, et J'=0.55, ES=0.05).

Les annélides et les mollusques dominent le peuplement en nombre d'espèces avec respectivement 3.42 (ES=0.52) et 2.67 (ES=0.14) espèces/2.5 m². Le reste du peuplement intervient pour une faible part avec 1.25 espèces/2.5 m² (ES=0.21). Les mollusques (plus de 80% des individus) sont les mieux représentés. Le bivalve *A. striata* (64.07 ind./m², ES=6.28 soit 64% du total global) est fortement dominant. La biomasse moyenne du peuplement est presque exclusivement répartie entre les 2 bivalves *A. striata* (0.92 g/m², ES=0.10 soit 77% du total) et *Donax faba* (0.27 g/m², ES=0.04 soit 22% du total).

Tableau 31.- Espèces récoltées sur le site de Karikaté durant notre étude.

Plathelminthe Plathelminthe indét.1	Oligochète Oligochète indét.1
Archiannelide Archiannelide indét.	Gastéropode <i>Naticidae</i> indét.1
Polychètes <i>Armandia melanura</i> <i>Eunicidae</i> indét. <i>Glycera sp.1</i> <i>Nereidae</i> indét.1 <i>Progoniada sp.</i> <i>Scoloplos sp.1</i> <i>Spionidae</i> indét. <i>Syllidae</i> indét.	Bivalves <i>Atactodea striata</i> <i>Donax faba</i>
	Crustacé Isopode indét.1

Dynamique saisonnière

Les nombres d'espèces et d'individus récoltés sur la plage au cours de l'année sont présentés à la figure 60. En ce qui concerne la richesse spécifique, la valeur la plus faible (5 espèces/2.5 m²) a été rencontrée aux mois de décembre, février, mai et octobre. Le mois de juillet a le nombre d'espèces le plus élevé (11 espèces/2.5 m²). Toutefois, malgré ces quelques variations, la richesse spécifique ne varie pas significativement au cours de l'année ($\chi^2=6.91$, $\alpha>0.05$, ddl=11).

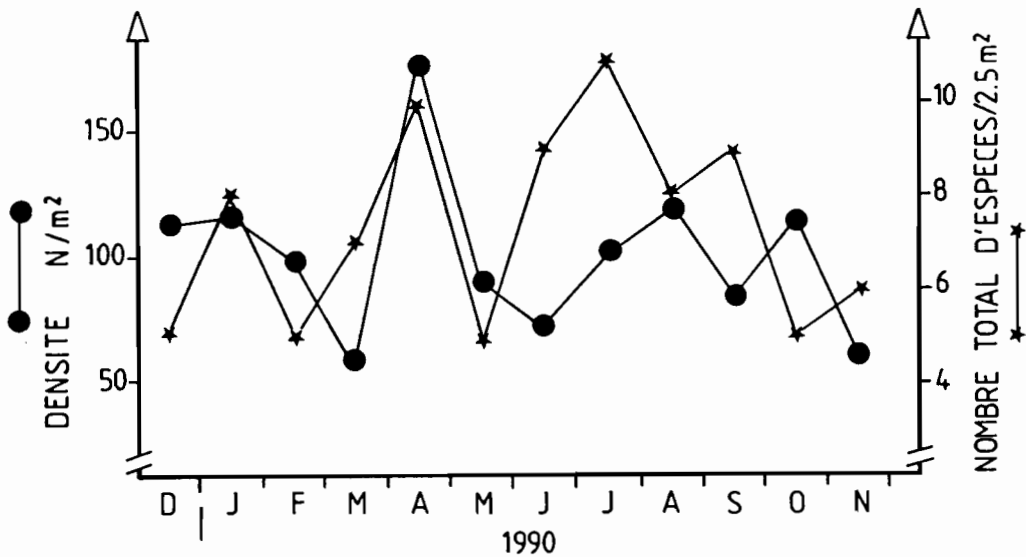


Figure 60.- Richesse spécifique et densité du peuplement de Karikaté.

La densité du peuplement varie de manière apériodique : les valeurs minimales sont observées en mars (65.6 ind./m²), en novembre (67.6 ind./m²) et en juin (78 ind./m²), la valeur maximale est rencontrée en avril (161.6 ind./m²). La figure 61 présente les variations numériques saisonnières des espèces principales trouvées sur la plage. La diminution de la densité d'*A. striata* et plus particulièrement des juvéniles de taille inférieure à 5 mm explique celle de la densité globale. La densité des juvéniles est en effet minimale en mars (13.2 ind./m²), en novembre (15.6 ind./m²) et en juin (18.8 ind./m²). L'effectif de *D. faba* ne montre pas de saisonnalité marquée. Si l'on exclut les 2 bivalves, la densité présente alors une certaine saisonnalité, avec 3 périodes individualisées :

- densité faible en début de saison chaude (octobre à décembre);
- densité intermédiaire en saison chaude et en saison fraîche (janvier à mars et août à septembre);
- densité élevée durant la période de transition d'avril à juillet.

Les polychètes *Armandia melanura*, *Glycera sp1.* et *Progoniada sp.* ont une abondance maximale d'avril à juillet, comme le plathelminthe indét.1 et l'oligochète indét.1. Le *Nereidae* indét.1 montre un pic de densité aux mois de janvier et de février.

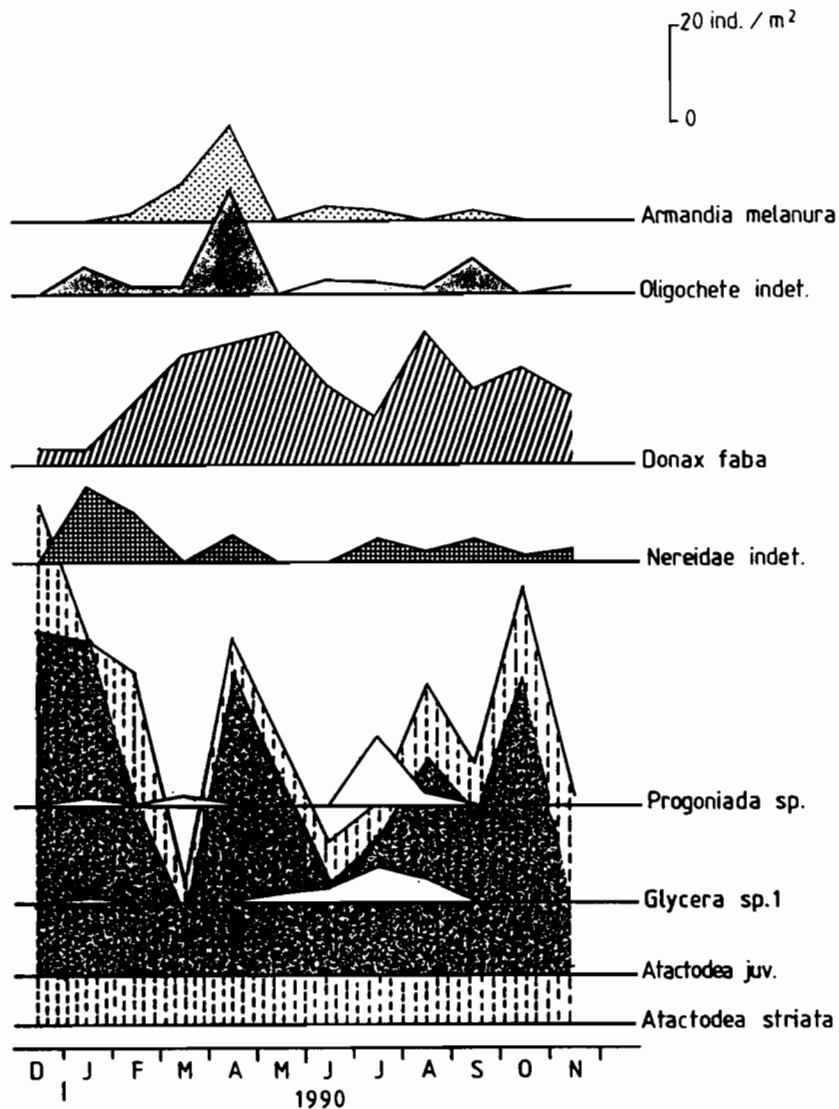


Figure 61.- Variations numériques saisonnières des espèces principales du peuplement de Karikaté.

La biomasse du peuplement relevée au cours de l'année, c'est à dire essentiellement la biomasse d'*A. striata* et *D. faba*, est représentée sur la figure 62. La biomasse ne montre pas de saisonnalité ($\chi^2=1.94$, $\alpha>0.05$, $ddl=11$), d'une manière similaire aux biomasses de chacun des bivalves ($\chi^2=3.86$, $\alpha>0.05$ pour *A. striata* et $\chi^2=2.17$, $\alpha>0.05$ pour *D. faba*).

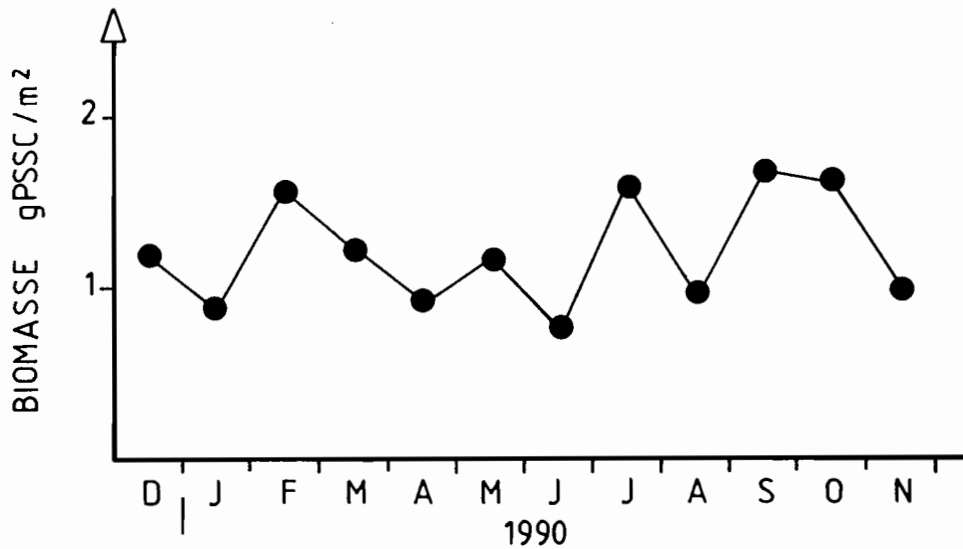


Figure 62.- Biomasse du peuplement de Karikaté au cours de l'année.

3.1.2. Peuplement de Tomo

Structure générale

A Tomo, 5 échantillons de 0.2 m² de sédiment ont été récoltés à chaque prélèvement, soit un total de 8 m² pendant l'année. 84 espèces animales et 7 espèces végétales se répartissant en 9 embranchements ont été trouvées sur le site (tableau 32), pour un nombre moyen de 39.25 espèces/m² (ES=1.7). Les polychètes (38 espèces) et les bivalves (19 espèces) sont les groupes zoologiques les mieux représentés. Le nombre total d'individus récolté est de 3707, soit une densité moyenne de 463.37 ind./m² (ES=58.18). La biomasse moyenne est de 33.81 gPSSC/m² (ES=3.39). La diversité spécifique est peu élevée ($H'=3.41$ bits/ind., ES=0.11), l'équitabilité montrant aussi une valeur moyenne relativement faible ($J'=0.65$, ES=0.02).

Tableau 32.- Espèces benthiques récoltées sur le site de Tomo durant notre étude.

Algues	Polychètes (suite)	Crustacés (suite)
<i>Acetabularia sp.</i>	<i>Spio sp.</i>	<i>Xanthiidae</i> indét.1
<i>Digenia simplex</i>	<i>Syllis [Langerhansia] sp.</i>	Echinodermes
<i>Udothea sp.</i>	<i>Terebellides stroemi</i>	<i>Amphiuridae</i> indét.1
Phanérogames	<i>Thelepininae</i> indét.1	<i>Echinidae</i> indét.
<i>Cymodocea rotundata</i>	Brachiopode	<i>Synaptidae</i> indét.
<i>Halodule pinifolia</i>	<i>Lingula anatina</i>	Poissons
<i>Halodule uninervis</i>	Gastéropodes	<i>Glicentrogobius sp.</i>
<i>Halophila ovalis</i>	<i>Cerithium sp.1</i>	<i>Micrognathus natans</i>
Plathelminthe	<i>Collumbellidae</i> indét.	<i>Phillophictus sp.</i>
Plathelminthe indét.2	Gastéropode indét.	
Némerte	<i>Naticidae</i> indét.2	
Némerte indét.	<i>Neritidae</i> indét.	
Polychètes	Bivalves	
<i>Amphinomidae</i> indét.1	<i>Anadara scapha</i>	
<i>Ancystrosyllis constricta</i>	<i>Anadara sp. cf. troscheli</i>	
<i>Armandia leptocirris</i>	<i>Anodontia sp.</i>	
<i>Boccardia sp.</i>	Bivalve indét.1	
<i>Branchiocardia sp.</i>	Bivalve indét.2	
<i>Caulerella sp.1</i>	<i>Corbula sp.</i>	
<i>Ceratonereis sp.1</i>	<i>Fragum scruposum</i>	
<i>Dasybranchus sp.</i>	<i>Gafrarium tumidum</i>	
<i>Eteone sp.</i>	<i>Gari sp.</i>	
<i>Glycera sp.2</i>	<i>Lucinidae</i> indét.	
<i>Leiochrides australis</i>	<i>Macoma sp.1</i>	
<i>Leocrates claparedei</i>	<i>Marcia japonica</i>	
<i>Lepidonotus sp.</i>	<i>Modiolus aratus</i>	
<i>Loimia ingens</i>	<i>Modiolus philippinarum</i>	
<i>Lysidice sp.</i>	<i>Periglypta puerpera</i>	
<i>Lysilla sp.</i>	<i>Pitar sp.</i>	
<i>Maldanidae</i> indét.	<i>Tapes variegatus</i>	
<i>Marphysa sp.1</i>	<i>Tellina bruguieri</i>	
<i>Marphysa sp.2</i>	<i>Tellina sp.1</i>	
<i>Mastobranchus trinchesei</i>	Céphalopode	
<i>Microspio sp.</i>	Décapode indét.	
<i>Minuspio sp.</i>	Crustacés	
<i>Nereidae</i> indét.1	Amphipode indét.1	
<i>Nereidae</i> indét.2	Amphipode indét.2	
<i>Nereis sp.2</i>	Amphipode indét.3	
<i>Pectinaria sp.</i>	Brachyoure indét.1	
<i>Perinereis cultrifera</i>	<i>Caridae</i> indét.1	
<i>Phyllodoce sp.</i>	<i>Charybdis charybdis</i>	
<i>Polynoïnae</i> indét.1	Isopode indét.2	
<i>Polynoïnae</i> indét.2	<i>Macrophthalmus latreillei</i>	
<i>Prionospio multicristata</i>	<i>Paguridae</i> indét.1	
<i>Sabellidae</i> indét.	<i>Peneus sp.</i>	
<i>Scoloplos sp.2</i>	<i>Phyllira sp.</i>	
<i>Serpullidae</i> indét.		

La figure 63 présente la répartition du nombre moyen d'espèces, de la densité et de la biomasse moyennes en fonction des grands groupes trouvés. En ce qui concerne la répartition du nombre moyen d'espèces (figure 63A), les mollusques et les polychètes dominent le peuplement avec respectivement 14 (ES=0.56) et 13.25 (ES=1.27) espèces/m². Le groupe "échinodermes-brachiopode-autres(némerte-plathelminthe-poissons)" intervient pour une faible part avec 4.63 espèces/m² (ES=0.35), valeur comparable à celle des macrophytes.

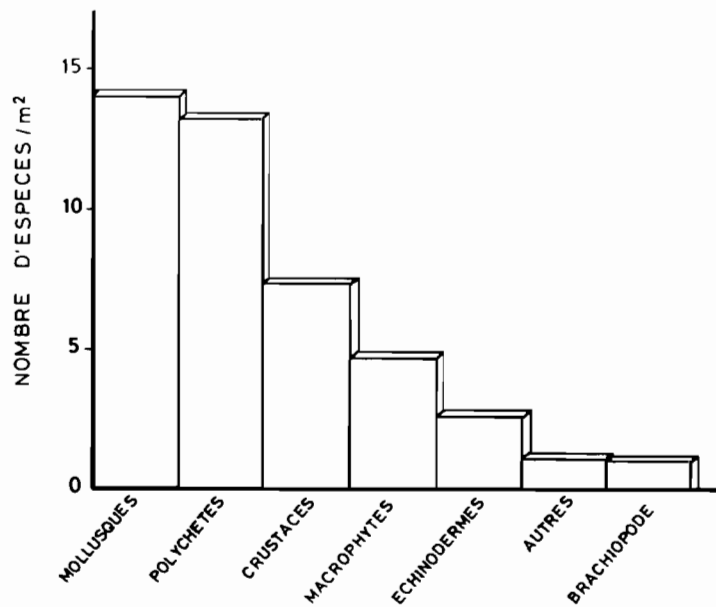


Figure 63A.- Herbière de Tomo : distribution du nombre moyen d'espèces selon les groupes zoologiques principaux.

La répartition de la densité moyenne est dominée par le brachiopode *Lingula anatina* (150.88 ind./m², ES=25.47, soit près de 33% du nombre moyen d'individus), les mollusques (29%) et les polychètes (19%) (figure 63B). Les espèces principales de ces deux derniers groupes sont : le bivalve *G. tumidum* et le gastéropode *Cerithium sp.1* présents respectivement à des densités moyennes de 50.62 (ES=5.95) et 45.88 (ES=11.83) ind./m², soit environ 74% du total mollusques, et *Caulleriella sp.1* qui intervient pour 50% des polychètes (soit 49 ind./m², ES=26.28). Le groupe "échinodermes-crustacés-autres" ne représente que 15% du peuplement en nombre d'individus avec 69 ind./m² (ES=9.23).

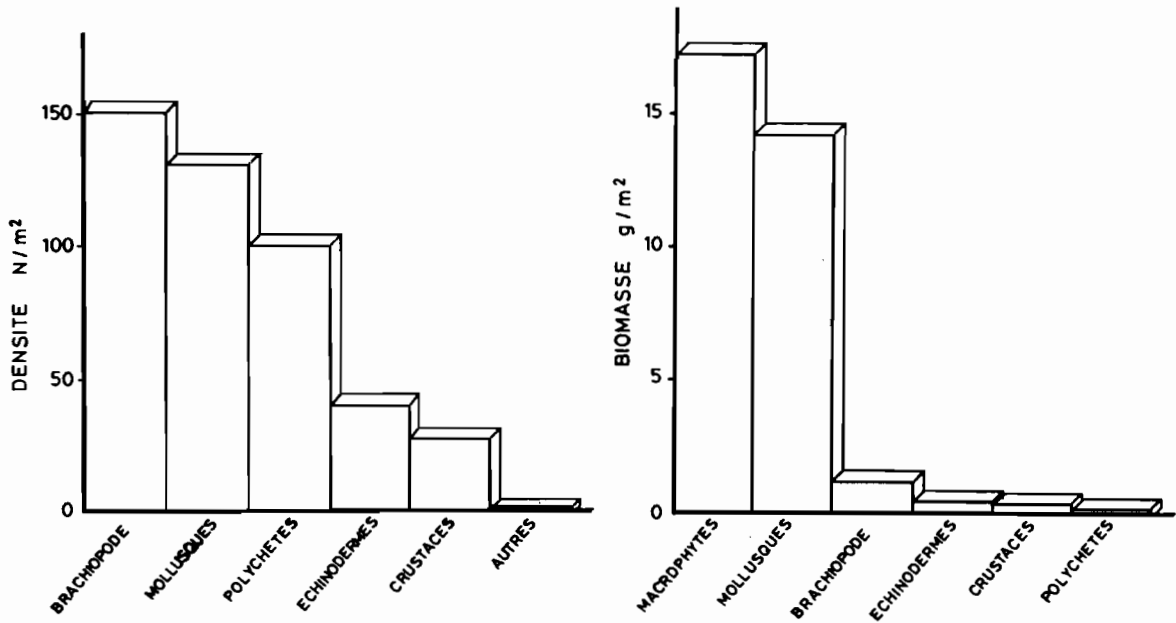


Figure 63B et C.- Herbar de Tomo : distribution du nombre moyen d'individus et de la biomasse moyenne selon les groupes zoologiques principaux.

La biomasse moyenne du peuplement (33.81 gPSSC/m^2) se répartit en une biomasse végétale de 17.23 g/m^2 ($ES=2.65$) soit 51% du total, et une biomasse animale de 16.58 g/m^2 ($ES=1.39$) (figure 63C), pour un rapport biomasse animale/biomasse végétale de 0.96. Parmi les végétaux, les phanérogames *Halodule uninervis* (8.35 g/m^2 , $ES=2.64$) et *H. pinifolia* (5.76 g/m^2 , $ES=0.91$) sont prépondérantes. Les mollusques (14.21 g/m^2 , $ES=1.27$ soit 86% de la biomasse animale totale), sont fortement dominés par le bivalve *G. tumidum* (9.03 g/m^2 , $ES=0.88$). Aucune relation linéaire entre biomasse animale et végétale n'a été établie dans l'herbier ($r^2=0.01$).

Dynamique saisonnière

La figure 64 présente les nombres moyens d'espèces et d'individus au cours de l'année. La richesse spécifique la plus faible (35 espèces/m^2) est rencontrée à la fin avril 1989, le

prélèvement de mars 1990 présente la valeur la plus élevée (51 espèces/m²). Toutefois, la richesse spécifique du peuplement ne varie pas significativement au cours de l'année ($\chi^2=4.91$, $\alpha>0.05$, ddl=7). Les nombres d'espèces animales et végétales ne présentent pas non plus de variation significative ($\chi^2=4.72$, $\alpha>0.05$, et $\chi^2=1.15$, $\alpha>0.05$ respectivement), comme la richesse spécifique des principaux groupes zoologiques (figure 65). La structure du peuplement est stable, avec une représentation équilibrée des mollusques et des polychètes. Les hautes températures de l'été ou les baisses de salinité à la suite de pluies abondantes n'ont donc pas d'influence significative sur la richesse spécifique de l'herbier de Tomo.

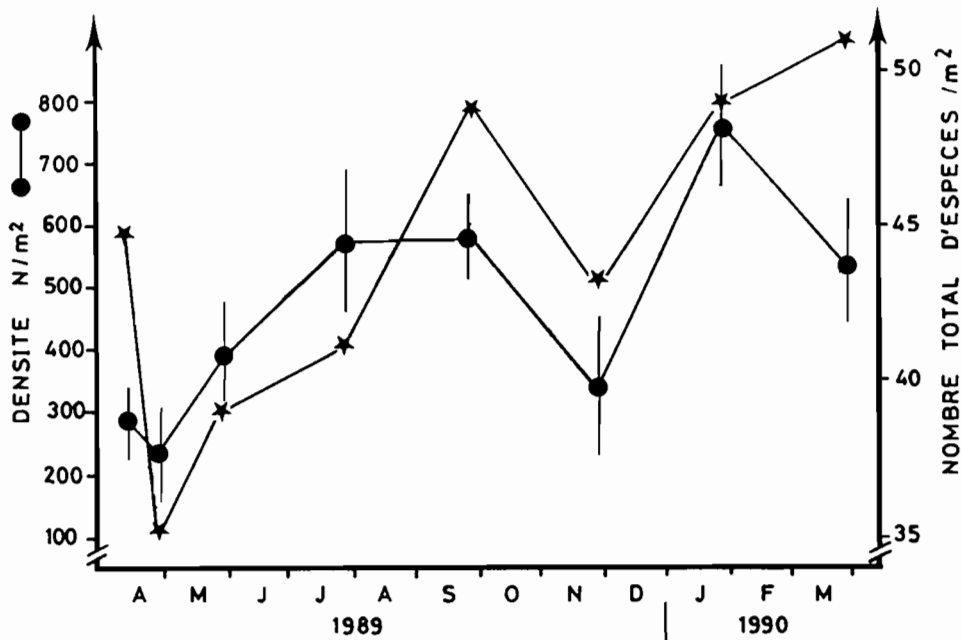


Figure 64.- Richesse spécifique et densité du peuplement de Tomo (les barres verticales montrent l'erreur standard).

La densité moyenne du peuplement (figure 64) est peu élevée à la fin avril 1989 (242 ind./m², ES=58.40), contrairement au mois de janvier 1990 (764 ind./m², ES=102.45). Globalement, la densité varie significativement au cours du temps ($F=2.94$, $\alpha<0.05$). Aucune saisonnalité marquée n'a toutefois été mise en évidence. En effet, le test *a posteriori* de Welsch permet simplement de préciser que la densité en janvier est significativement supérieure à celles relevées en avril. Les densités de *L. anatina* et de *G. tumidum*, les 2 espèces les plus abondantes, ne varient pas significativement pendant l'année ($F=0.51$, $\alpha>0.05$ et $F=1.01$, $\alpha>0.05$ respective-

ment). En revanche, *Caulleriella sp.1* montre une variation temporelle de densité ($F=10.05$, $\alpha<0.001$), avec une abondance significativement plus forte durant les mois de novembre et de janvier par rapport aux mois d'avril et mai 1989 et mars 1990. Si l'on exclut les quatre espèces les plus abondantes, *L. anatina*, *G. tumidum*, *Caulleriella sp.1* et *Cerithium sp.1*, l'ANOVA montre encore une différence significative entre les mois ($F=3.32$, $\alpha<0.05$). La densité en janvier est alors supérieure aux densités d'avril et de novembre, mais un éventuel écart avec les autres mois de l'année n'a pu être mis en évidence. En ce qui concerne les groupes zoologiques principaux (figure 66), la densité des mollusques est stable ($F=1.09$, $\alpha>0.05$), contrairement aux polychètes ($F=5.53$, $\alpha<0.01$) pour lesquels la densité en janvier est supérieure au reste de l'année à l'exception du mois de septembre.

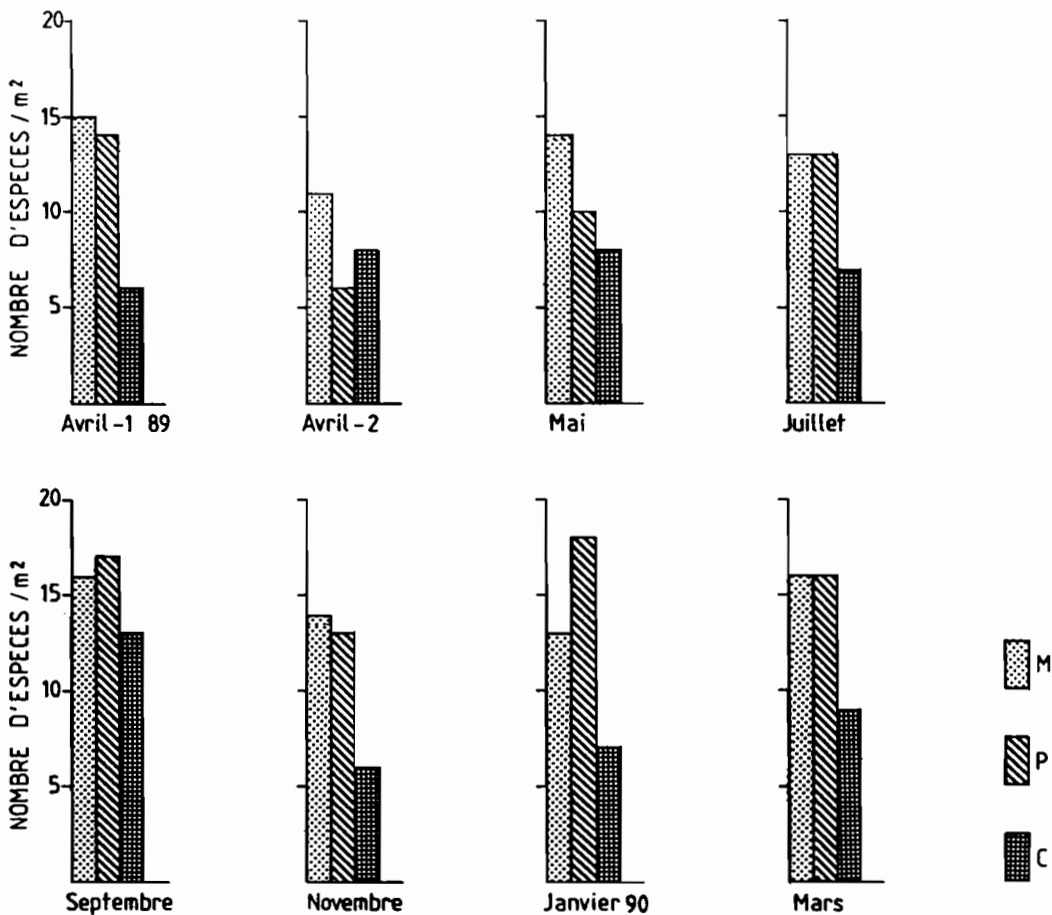


Figure 65.- Herbier de Tomo : richesse spécifique des groupes zoologiques principaux (M : mollusques; P : polychètes; C : crustacés).

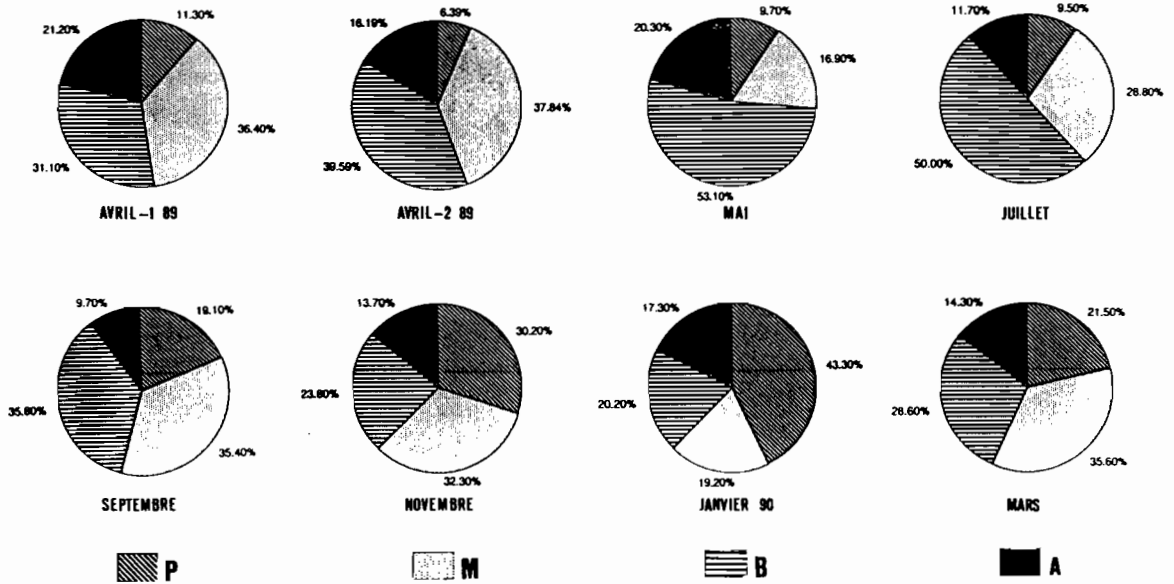


Figure 66.- Herbier de Tomo : densité, en pourcentage du total, des groupes zoologiques principaux (P : polychètes; M : mollusques; B : brachiopode; A : autres).

Pour la description des différents prélèvements à partir de leur composition faunistique, 37 espèces de densité supérieure à 1 ind./m² ont été conservées (tableau 33). Les résultats de l'AFC sont présentés à la figure 67 (A et B). Les trois premiers axes d'inertie extraient 78.44% de la variance totale, avec 41.64%, 23.88% et 12.92% pour les axes 1, 2 et 3 respectivement. Nos commentaires ont donc été appliqués au seul plan 1-2, en raison de la faible part de variance expliquée par l'axe 3. La figure 67A présente la projection des échantillons dans le plan 1-2. Les prélèvements successifs sont globalement disposés en cercle autour de l'origine des axes, ce qui démontre l'existence d'une succession dans l'apparition des pics de densité des espèces dont l'abondance varie au cours de l'année.

Trois ensembles ont tout de même été séparés : les mois de janvier 1990 et novembre 1989 se projettent du côté positif de l'axe 1 et forment un groupe bien distinct. L'axe 2 sépare les mois de mars 1990 et d'avril-2 1989 de son côté négatif des mois de mai, juillet et avril-1. Le mois d'avril-2 est décalé par rapport au schéma général circulaire ce qui semble mettre en évidence un effet perturbateur du cyclone Lili (cf. 1^{ère} partie) sur la structure du peuplement. L'effet est toutefois très ponctuel, la régénération intervenant dès le prélèvement suivant, en mai 1989.

En ce qui concerne la projection des descripteurs espèces sur le plan 1-2 (figure 67B), les espèces dominantes dont l'abondance est constante, soit *L. anatina*, *G. tumidum* et *Cerithium sp.1*, se projettent près de l'origine des axes. D'une manière générale, les polychètes et, dans une moindre mesure, les crustacés, interviennent de manière prépondérante dans la formation des axes. Les amphipodes et les polychètes *Armandia leptocirris*, *Ceratonereis sp.1* et *Minuspio sp.* déterminent la partie négative de l'axe 1. Sur la partie positive de cet axe, les polychètes *Caulleriella sp.1*, *Terebellides stroemi*, *Perinereis cultrifera*, *Prionospio multicristata* et *Ancystrosyllis constricta* sont prépondérants. Le second axe permet de séparer *Ceratonereis sp.1* et *Minuspio sp.* dans sa partie négative, d'*A. leptocirris* et des amphipodes dans sa partie positive. Les projections des bivalves sont situées dans la partie centrale du graphe; ce groupe intervient donc peu dans la formation des 2 premiers axes d'inertie, ce qui se traduit par une égale représentation (forte ou faible) tout au long de l'année.

Tableau 33.- Densité moyenne annuelle (N/m²), biomasse moyenne annuelle (gPSSC/m²) et groupe trophique (S : suspensivore; D : dépositivore; P : prédateur; H : herbivore) des espèces animales récoltées à Tomo (ES=erreur standard). Les espèces sont classées par densité décroissante. Pour les espèces principales, les abréviations (Abb) utilisées dans l'AFC sont aussi portées.

Espèce	N	ES	B	ES	GT	Abb
<i>Lingula anatina</i>	150.87	(25.47)	1.23	(0.19)	S	Lin
<i>Gafrarium tumidum</i>	50.62	(5.95)	9.03	(0.88)	S	Gaf
<i>Caulleriella sp.1</i>	49.01	(26.28)			D	Cau
<i>Cerithium sp.1</i>	45.87	(11.83)	0.99	(0.24)	H	Cer
<i>Amphiuridae</i> indét.1	29.12	(5.26)	0.39	(0.07)	P	Amp
<i>Synaptidae</i> indét.	9.62	(0.88)	0.18	(0.03)	D	Syn
<i>Anadara scapha</i>	8.50	(1.57)	3.22	(0.65)	S	Ana
<i>Scoloplos sp.2</i>	7.12	(1.96)			D	Sco
<i>Paguridae</i> indét.1	6.87	(2.27)	0.08	(0.03)	P	Pag
<i>Ceratonereis sp.1</i>	5.87	(5.23)			P	Cen
<i>Macrophthalmus latreillei</i>	5.62	(1.09)	0.11	(0.02)	P	Mac
<i>Armandia leptocirris</i>	5.37	(2.19)			P	Arm
<i>Caridae</i> indét.1	5.12	(0.99)	0.15	(0.04)	P	Car
<i>Spio sp.</i>	5.12	(2.00)			D	Spi
<i>Loimia ingens</i>	4.50	(1.03)			D	Loi
<i>Fragum scruposum</i>	4.12	(1.27)	0.01		S	Fra
<i>Gari sp.</i>	3.50	(1.06)	0.01		S	Gar
Amphipode indét.1	3.37	(1.61)			D	Amp
<i>Ancystrosyllis constricta</i>	3.01	(1.49)			P	Anc
<i>Terebellides stroemi</i>	2.75	(1.53)			D	Ter
<i>Neritidae</i> indét.	2.50	(0.31)	0.05	(0.01)	H	Ner
<i>Minuspio sp.</i>	2.50	(1.09)			D	Min

Tableau 33.- Suite.

Espèce	N	ES	B	ES	GT	Abb
<i>Perinereis cultrifera</i>	2.50	(1.21)			P	Per
<i>Prionospio multicristata</i>	2.50	(1.09)			D	Pri
<i>Lucinidae</i> indé.	2.12	(0.57)			S	Luc
<i>Macoma</i> sp.1	2.00	(0.53)	0.02	0.01	D	Mac
Amphipode indé.2	1.87	(0.99)			D	Am2
<i>Pitar</i> sp.	1.75	(0.72)	0.02	0.02	S	Pit
Brachyoure indé.1	1.62	(0.81)			P	Bra
<i>Glycera</i> sp.2	1.62	(0.53)			P	Gly
<i>Modiolus aratus</i>	1.62	(0.47)	0.07	0.03	S	Mod
<i>Tellina</i> sp.1	1.50	(0.50)	0.01		D	Tel
<i>Syllis [Langerhansia]</i> sp.	1.37	(0.39)			P	Syl
<i>Xanthidae</i> indé.1	1.37	(0.58)	0.01		P	Xan
Bivalve indé.1	1.25	(0.42)			S	Bi1
Isopode indé.2	1.25	(0.39)	0.01		D	Iso
<i>Marcia japonica</i>	1.25	(0.46)	0.14	0.08	S	Mar
<i>Naticidae</i> indé.2	0.87	(0.03)			P	
<i>Tapes variegatus</i>	0.87	(0.28)	0.40	0.15	S	
<i>Leiochrides australis</i>	0.75	(0.29)			D	
<i>Peneus</i> sp.	0.75	(0.23)	0.03	0.02	P	
<i>Sabellidae</i> indé.	0.75	(0.70)			D	
Bivalve indé.2	0.62	(0.46)			S	
<i>Echinidae</i> indé.	0.62	0.25	0.02	0.01	H	
<i>Marphysa</i> sp.	0.62	(0.25)			P	
<i>Anodontia</i> sp.	0.50	(0.25)			S	
<i>Polynoïnae</i> indé.1	0.50	(0.25)			D	
<i>Mastobranchus tranchesii</i>	0.37	(0.25)			D	
Némerte indé.	0.37	(0.17)			P	
<i>Tellina bruguieri</i>	0.37	(0.25)	0.02	0.02	D	
<i>Anadara troscheli</i>	0.25	(0.15)	0.14	(0.09)	S	
<i>Corbula</i> sp.	0.25	(0.15)			S	
<i>Nereidae</i> indé.1	0.25	(0.15)			P	
<i>Nereis</i> sp.2	0.25	(0.23)			P	
<i>Periglypta puerpera</i>	0.25	(0.15)	0.01		S	
Plathelminthe indé.2	0.25	(0.15)			P	
<i>Thelepineae</i> indé.1	0.25	(0.15)			D	
<i>Charybdis charybdis</i>	0.12	(0.12)	0.01	0.01	P	
<i>Glicentrogobius</i> sp.	0.12	(0.12)	0.02	0.02	P	
<i>Modiolus philippinarum</i>	0.12	(0.12)	0.01		S	
<i>Phillophictus</i> sp.	0.12	(0.12)	0.01		P	
<i>Amphinomidae</i> indé.1					P	
Amphipode indé.3					D	
<i>Boccardia</i> sp.					P	
<i>Branchiicapitella</i> sp.					D	
<i>Collumbellidae</i> indé.					H	
<i>Dasybranchus</i> sp.					D	
Decapode indé.					P	
<i>Eteone</i> sp.					P	
Gastéropode indé.					H	
<i>Leocrates claparedei</i>					P	
<i>Lepidonotus</i> sp.					P	
<i>Lysidice</i> sp.					D	
<i>Lysilla</i> sp.					D	
<i>Maldanidae</i> indé.					D	
<i>Marphysa</i> sp.2					P	
<i>Microspio</i> sp.					D	
<i>Micrognathus natans</i>					P	
<i>Nereidae</i> indé.2					P	
<i>Pectinaria</i> sp.					D	
<i>Phyllococe</i> sp.					P	
<i>Phyllira</i> sp.					P	
<i>Polynoïnae</i> indé.2					D	
<i>Serpullidae</i> indé.					S	

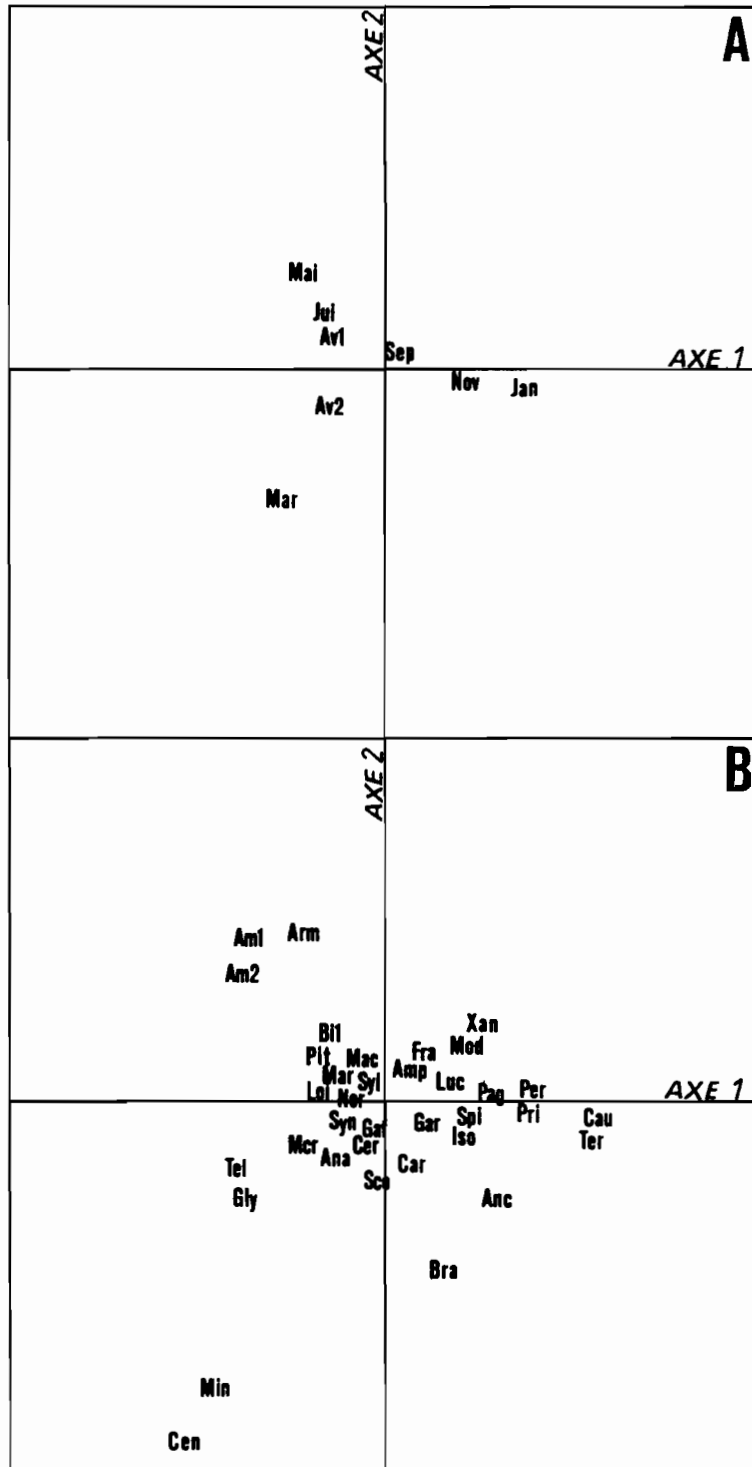


Figure 67.- Herbier de Tomo : ordination des échantillons (A) et des descripteurs espèces (B) dans le plan 1-2 (voir le tableau 33 pour la signification des symboles utilisés).

Les axes d'inertie, et en particulier l'axe 1, ne montrent pas de signification écologique évidente. L'axe 1 sépare les mois les plus chauds (janvier et mars) et ne peut être assimilé à un gradient de température. D'autre part, les mois de janvier et de novembre se projettent ensemble bien qu'ils soient les 2 extrêmes de pluviométrie; l'axe 1 n'est donc pas un gradient de salinité. Le fait de ne pouvoir rattacher un gradient écologique aux axes d'inertie prouve la faible influence des paramètres de l'environnement sur les variations de la structure du peuplement et/ou l'absence de variation de cette structure.

Dans l'herbier de Tomo, les mollusques et en particulier les bivalves présentent peu de variations d'abondance au cours de l'année, d'une manière similaire aux espèces numériquement dominantes. L'AFC permet alors de caractériser de manière temporelle le peuplement, à partir des variations d'abondance de ses espèces secondaires (figure 68):

- densités maximales en été : *Caulleriella sp.1*, *T. stroemi*, *P. cultrifera*, *P. multicristata*, *A. constricta*, *Paguridae* indét.1 et *Brachyoure* indét.1;
- densités maximales pendant la saison de transition entre l'été et l'hiver : *Ceratonereis sp.1* et *Minuspio sp.*;
- densités maximales en hiver : *A. leptocirris* et les amphipodes.

Les variations annuelles de la biomasse totale et des biomasses végétales et animales sont représentées à la figure 69. La valeur minimale de la biomasse totale (19.84 gPSSC/m²) est rencontrée lors du prélèvement 2, la valeur maximale (48.62 gPSSC/m²) étant observée lors du prélèvement 8. Globalement, la biomasse du peuplement ne varie pas significativement au cours de l'année ($F=1.05$, $\alpha>0.05$), comme les biomasses végétale ($F=0.73$, $\alpha>0.05$) et animale ($KW=5.52$, $\alpha>0.05$). Les biomasses des mollusques et des crustacés ne montrent pas non plus de variation temporelle ($KW=3.83$, $\alpha>0.05$ et $F=0.95$, $\alpha>0.05$ respectivement) d'une manière similaire à la biomasse de *G. tumidum*, l'espèce pondéralement dominante ($F=0.70$, $\alpha>0.05$).

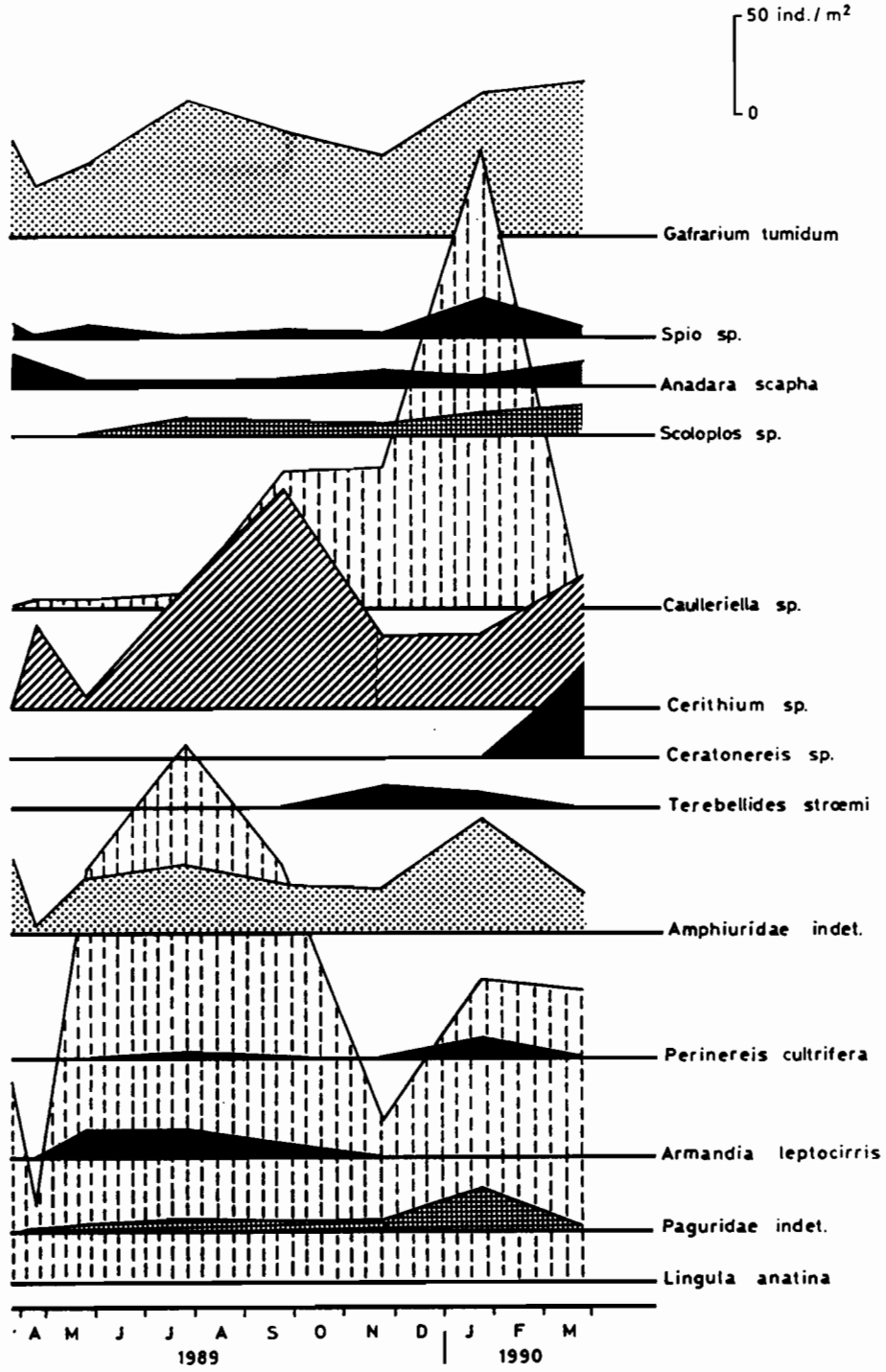


Figure 68.- Variations numériques saisonnières des espèces principales du peuplement de Tomo.

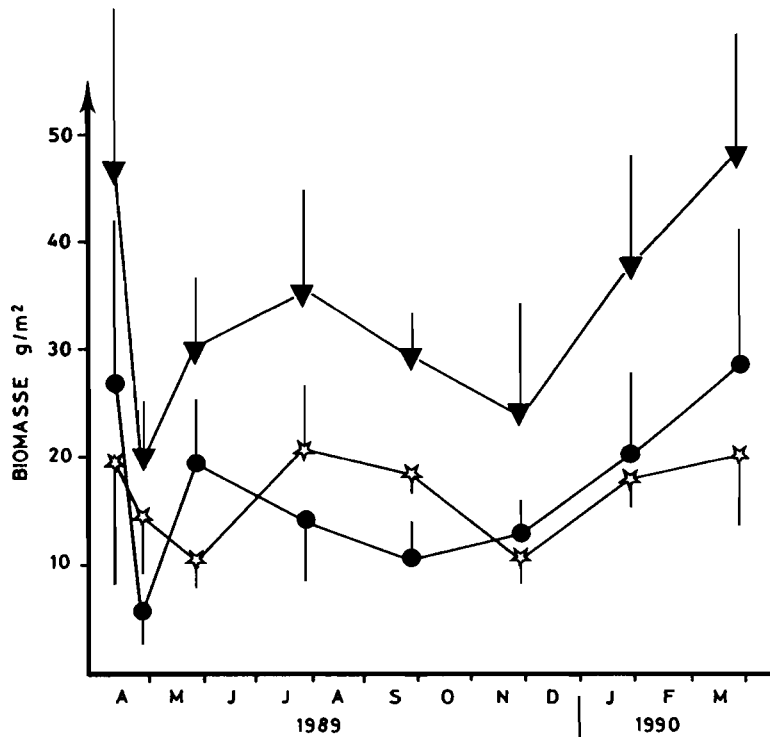


Figure 69.- Herbière de Tomo : variations annuelles de la biomasse totale du peuplement (▼) et des biomasses animales (*) et végétales (●) (les barres verticales représentent l'erreur standard).

Les variations annuelles de la diversité spécifique et de l'équitabilité (figure 70) montrent un profil similaire, les valeurs les plus faibles étant observées durant la saison fraîche. Toutefois, la diversité spécifique se maintient à des valeurs moyennes au cours de l'année, avec un maximum atteint en avril-2 ($H'=3.72$ bits/ind.) et un minimum en août ($H'=2.92$ bits/ind.). L'équitabilité est toujours comprise entre 0.56 et 0.75, ce qui démontre un constant déséquilibre dans le peuplement, c'est à dire une dominance de quelques espèces (THOMASSIN, 1978).

3.1.3. Peuplement de Téremba

Structure générale

5 échantillons de 0.1 m^2 de sédiment ont été récoltés lors de chaque prélèvement, soit un total de 3 m^2 pendant notre étude. Le nombre total d'espèces est de 75 (tableau 34), dont 69

espèces animales et 6 espèces végétales, pour un nombre moyen de 41.16 espèces/0.5 m² (ES=2.8). Les groupes zoologiques les mieux représentés sont les polychètes (26 espèces différentes), les crustacés (17 espèces) et les bivalves (15 espèces). Le nombre total d'individus récolté est de 1648, soit une densité moyenne de 549.34 ind./m² (ES=25.38). La biomasse moyenne est de 83.70 gPSSC/m² (ES=11.34). La diversité spécifique est de 3.79 bits/ind. (ES=0.11) et l'équitabilité moyenne de 0.73 (ES=0.02).

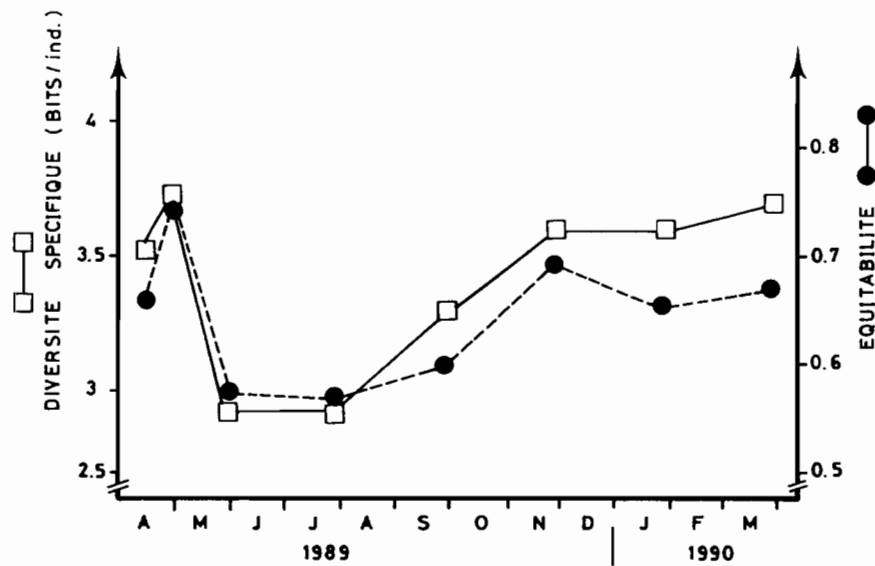


Figure 70.- Herbier de Tomo : variations annuelles de la diversité et de l'équitabilité du peuplement.

Les répartitions du nombre moyen d'espèces, de la densité et de la biomasse moyennes en fonction des embranchements trouvés sont présentées à la figure 71 (A, B et C). En ce qui concerne la répartition du nombre d'espèces (figure 71A), les polychètes et les mollusques dominent le peuplement avec respectivement 14.33 (ES=1.41) et 12 (ES=0.67) espèces/0.5 m². Le groupe des crustacés intervient pour une part non négligeable avec 8.17 espèces/0.5 m² (ES=0.55), à l'inverse de l'ensemble "échinodermes-autres" (2.83 espèces/0.5 m², ES=0.44) qui présente une valeur inférieure à celle des macrophytes (3.83 espèces/0.5 m², ES=0.37).

Tableau 34.- Espèces benthiques récoltées sur le site de Térémba durant notre étude.

Algues	<i>Halimeda opuntia</i> <i>Halimeda sp.</i>	Oligochète Oligochète indét.2	Crustacés (suite) <i>Portunus sp.</i> <i>Thalassia sp.</i> <i>Xanthiidae</i> indét.2
Phanérogames	<i>Cymodocea rotundata</i> <i>Cymodocea serrulata</i> <i>Halodule uninervis</i> <i>Thalassia hemprichii</i>	Gastéropodes <i>Cancellariidae</i> indét. <i>Cerithium sp.1</i> <i>Costellariidae</i> indét. Gastéropode indét. <i>Naticidae</i> indét.2 Tectibranche indét.	Echinodermes <i>Amphiuridae</i> indét.1
Plathelminthe	Plathelminthe indét.3	Bivalves <i>Anadara scapha</i> <i>Anadara sp.</i> <i>Anadara sp. cf. troscheli</i> <i>Anodontia sp.</i> Bivalve indét.3 Bivalve indét.4 <i>Gafrarium pectinatum</i> <i>Gafrarium tumidum</i> <i>Macoma sp.1</i> <i>Marcia japonica</i> <i>Modiolus aratus</i> <i>Pitar striatus</i> <i>Tellina bruguieri</i> <i>Tellina palatam</i> <i>Tellina sp.1</i>	Poissons <i>Asterropteryx ensiferus</i>
Némerte	Némerte indét.	Crustacés Amphipode indét.2 Amphipode indét.3 Amphipode indét.4 Amphipode indét.5 Brachyoure indét.1 <i>Caridae</i> indét.1 <i>Caridae</i> indét.2 <i>Caridae</i> indét.3 <i>Caridae</i> indét.4 Isopode indét.2 <i>Macrophthalmus sp.</i> <i>Paguridae</i> indét.1 <i>Parthenopidae</i> indét. <i>Peneidae</i> indét.	
Polychètes	<i>Amphinomidae</i> indét.1 <i>Amphiro pacifica</i> <i>Ancistrosyllis constricta</i> <i>Branchiocardia sp.</i> <i>Cauleriella sp.1</i> <i>Ceratonereis sp.2</i> <i>Glycera tessellata</i> <i>Leocrates sp.</i> <i>Lepidonotus dictyolepis</i> <i>Loimia ingens</i> <i>Malmgrenia sp.</i> <i>Marphysa corallina</i> <i>Marphysa sanguinea</i> <i>Mastobranchus trinchessii</i> <i>Mediomastus sp.</i> <i>Nematoneis unicornis</i> <i>Nereis sp.2</i> <i>Phyllodoce sp.</i> <i>Polynoinae</i> indét.1 <i>Prionospio multicristata</i> <i>Scolelepis sp.</i> <i>Scoloplos sp.2</i> <i>Spio sp.</i> <i>Syllinae</i> indét. <i>Terebellides stroemi</i> <i>Thelepiniae</i> indét.2		

La répartition de la densité moyenne (figure 71B) est dominée par les mollusques (53% du nombre moyen d'individus) et les polychètes (33%). Les principaux mollusques sont les bivalves *Tellina sp.1* et *A. scapha* présents respectivement à des densités de 181.66 (ES=18.56) et 38.34 (ES=5.34) ind./m², soit près de 76% du total des mollusques. Parmi les polychètes, *Ancistrosyllis constricta* (43.66 ind./m², ES=8), *Scoloplos sp.2* (38.66 ind./m², ES=10.6) et *Scolelepis sp.* (26.34 ind./m², ES=7.66) sont dominants et interviennent pour 60% du total du groupe.

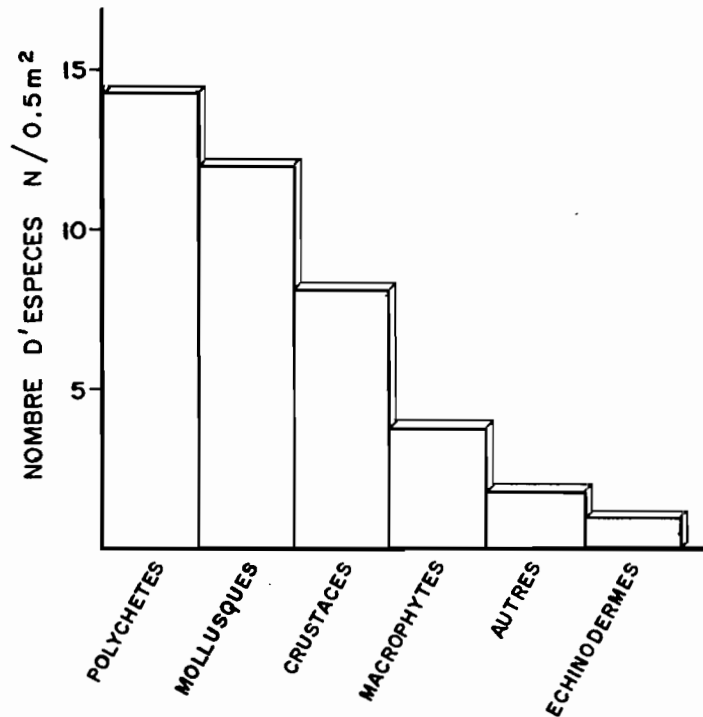


Figure 71A.- Herbier de Térémba : distribution du nombre moyen d'espèces selon les groupes zoologiques principaux.

La biomasse moyenne du peuplement (83.70 gPSSC/m^2 , $ES=11.34$) se répartit en une biomasse végétale de 44.80 g ($ES=9.74$) soit 54% du total et une biomasse animale de 38.90 g , soit 46% du total (figure 71C), pour un rapport biomasse animale/biomasse végétale de 0.87. Parmi les végétaux, la phanérogame *Thalassia hemprichii* (31.30 g/m^2 , $ES=5.04$) domine fortement et représente à elle seule environ 70% de la biomasse végétale. Les mollusques, avec une biomasse moyenne de 36.38 g/m^2 ($ES=5.04$) interviennent pour 94% de la biomasse animale totale. Ce groupe est clairement dominé par le bivalve *A. scapha* (28 g/m^2 , $ES=4.8$) qui intervient pour 72% de la biomasse. Aucune relation linéaire entre les biomasses animale et végétale n'a par ailleurs été mise en évidence dans l'herbier ($r^2=0.02$).

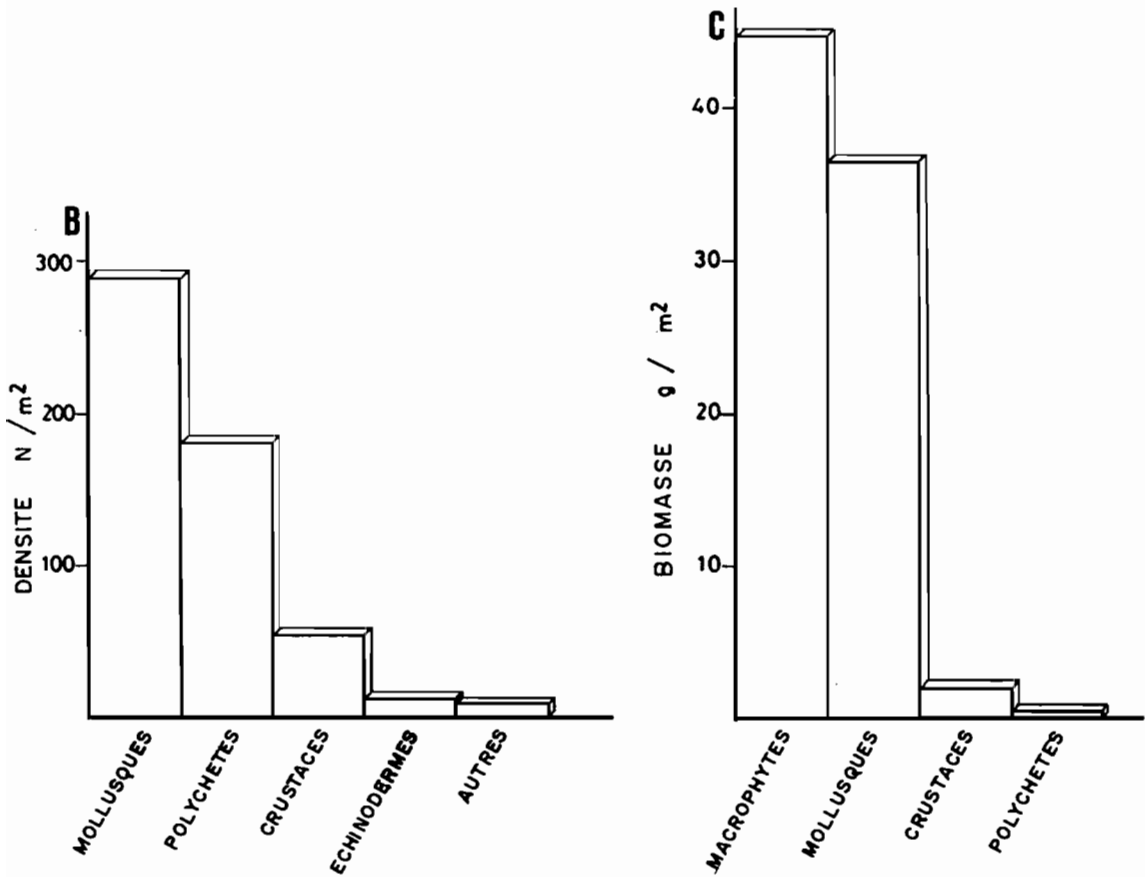


Figure 71B et C.- Herbar de Téremba : distribution du nombre moyen d'individus (B) et de la biomasse moyenne (C) selon les groupes zoologiques principaux.

Dynamique saisonnière

Les variations annuelles du nombre moyen d'espèces et du nombre moyen d'individus sont montrées à la figure 72. La richesse spécifique la plus faible (28 espèces/0.5 m²) est rencontrée en février, la valeur la plus élevée (49 espèces/0.5 m²) étant notée en décembre. Malgré ces quelques changements temporels, nous n'avons pu conclure à une variation significative de la richesse spécifique du peuplement au cours de l'année ($\chi^2=6.87$, $\alpha>0.05$, $ddl=9$). Les nombres d'espèces animales et végétales ne présentent pas non plus de variation significative ($\chi^2=6.57$, $\alpha>0.05$ et $\chi^2=1.26$, $\alpha>0.05$ respectivement), comme la richesse spécifique des groupes zoologiques principaux ($\chi^2=4.98$, $\alpha>0.05$, $\chi^2=1.33$, $\alpha>0.05$ et $\chi^2=1.33$, $\alpha>0.05$ respectivement

pour les polychètes, les mollusques et les crustacés). La figure 73 présente le nombre d'espèces de chacun de ces groupes au cours de l'année. La structure du peuplement est très stable, avec une dominance constante des polychètes, à l'exception du mois de février. Les hautes températures et/ou les pluies abondantes de l'été provoquent une diminution notable du nombre d'espèces de ce groupe, sans toutefois induire de changements significatifs dans la richesse spécifique globale du peuplement.

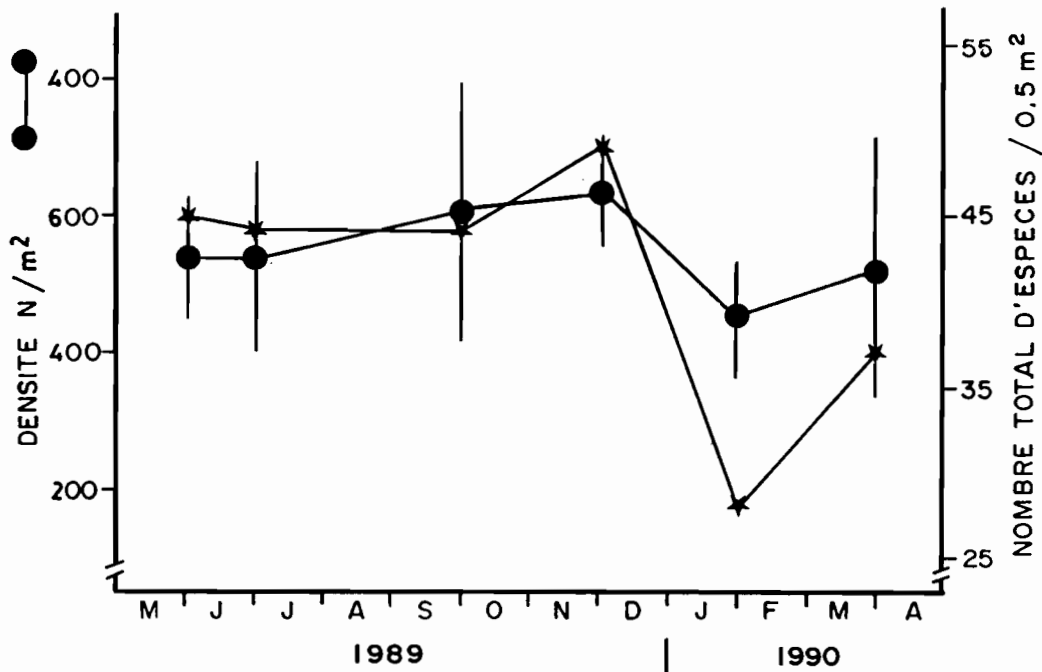


Figure 72.- Richesse spécifique et densité du peuplement de Téremba (les barres verticales = l'erreur standard).

La densité moyenne du peuplement (figure 72) est la plus faible en février (450 ind./m², ES=2.70), la valeur la plus élevée (642 ind./m², ES=47.10) étant rencontrée en décembre. Globalement, la densité du peuplement ne varie pas au cours du temps (F=0.81, $\alpha > 0.05$). Cette absence de variation se retrouve pour l'espèce la plus abondante, *Tellina sp.1* et pour le reste du peuplement (F=1.24, $\alpha > 0.05$ et F=1.03, $\alpha > 0.05$ respectivement). De même, les densités des mollusques (F=0.64, $\alpha > 0.05$) et des polychètes (KW=9.64, $\alpha > 0.05$) ne présentent pas de variation temporelle (figure 74). La densité des crustacés, plus élevée en décembre qu'en avril, montre un faible changement temporel mais pas de saisonnalité.

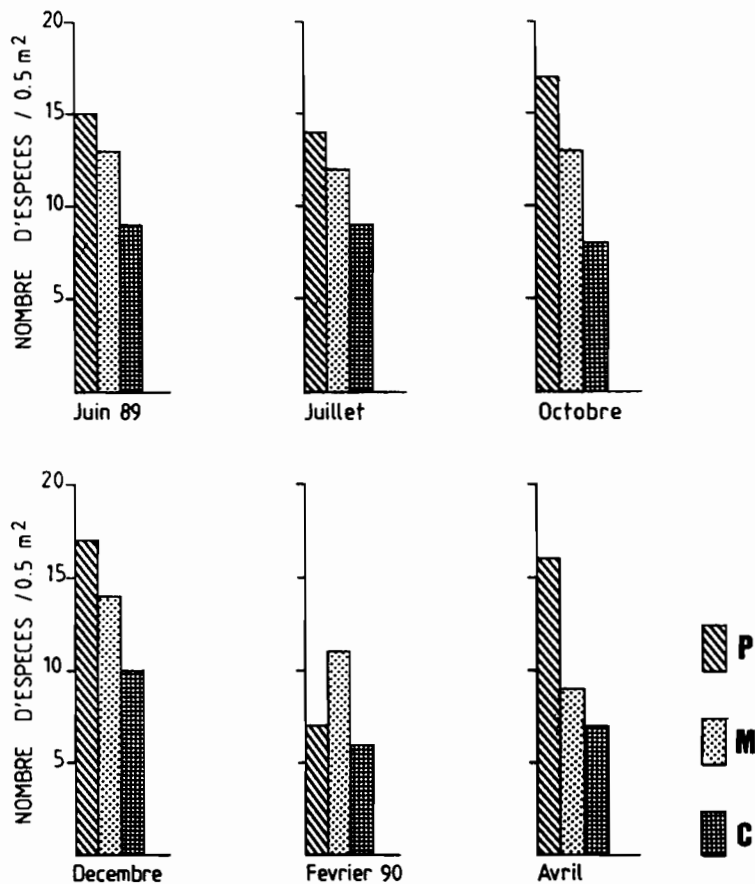


Figure 73.- Herbière de Térémba : richesse spécifique des groupes zoologiques principaux (P : polychètes; M : mollusques; C : crustacés).

A Térémba, 44 espèces ont une densité moyenne supérieure à 1 ind./m² (tableau 35). Les résultats de l'AFC sont montrés dans la figure 75. Les 3 premiers axes d'inertie extraient 81.46% de la variance avec 37.39%, 24.69% et 19.38% pour les axes 1, 2 et 3 respectivement. Nos commentaires ont donc été appliqués aux plans 1-2 et 1-3. La projection des échantillons dans le plan 1-2 (figure 75A) met en évidence 2 groupes séparés par l'axe 1 : le groupe "février-avril" se projette du côté négatif de l'axe, contrairement au groupe "juin-octobre-décembre-juillet" du côté positif. Parmi ce dernier ensemble, les mois d'octobre et de juillet contribuent fortement à la formation de l'axe 2.

La projection dans le plan 1-3 (figure 75C) permet de préciser que les mois de juin et octobre sont séparés du mois de décembre, et que les mois de février et d'avril sont corrélés

négativement. Ceci rapproche décembre de février et avril de juin. Nous avons alors conclu à une cyclisation des échantillons autour du centre de l'analyse, dans un espace à 3 dimensions. Il existe donc une succession dans l'apparition des pics de densité pour les espèces dont l'abondance varie au cours de l'année.

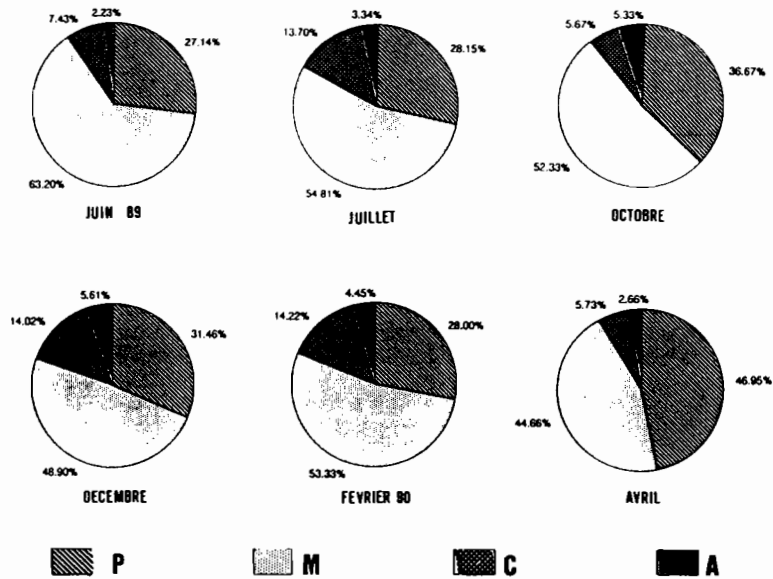


Figure 74.- Herbière de Térémba : densité, en pourcentage du total, des groupes zoologiques principaux (P : polychètes; M : mollusques; C : crustacés; A : autres).

Les projections des observations dans les plans 1-2 et 1-3 (figures 75B et 75D) montrent que les polychètes, les crustacés et les mollusques interviennent de façon équivalente dans la formation des axes. Du fait de leurs densités sensiblement constantes au cours de l'année, les espèces qui dominent numériquement le peuplement soit *Tellina sp.1*, *A. scapha* et dans une moindre mesure *A. constricta*, se projettent près de l'origine des axes. Les polychètes *Amphiro pacifica*, *Loimia ingens* et *Scoloplos sp.2* déterminent le côté négatif de l'axe 1, avec les bivalves *Marcia japonica*, *Macoma sp.1* et *Anadara troscheli*. Ces espèces interviennent dans la formation de la partie positive de l'axe 3. Sur l'axe 1, *Anadara sp.*, Gastéropode indét. et *Caridea* indét.1 sont prépondérants du côté positif. Le deuxième axe sépare les espèces Tectibranche indét., Bivalve indét.3, *Thelepinæ* indét.2, *Syllinae* indét., *Amphinomidae* indét.1, *Cerithium sp.1* et *Mediomastus sp.* dans sa partie positive, de *Anadara sp.*, *Tellina bruguieri*, gastéropode indét., *Caridae* indét.1 et *Xanthiidae* indét.2 dans sa partie négative.

Tableau 35.- Densité moyenne annuelle (N/m²), biomasse moyenne annuelle (gPSSC/m²) et groupe trophique (S : suspensivore; D : déposivore; P : prédateur; H : herbivore) des espèces animales récoltées à Térémba (ES=erreur standard). Les espèces sont classées par densité décroissante. Pour les espèces principales, les abréviations (Abb) utilisées dans l'AFC sont aussi portées.

Espèce	N	ES	B	ES	GT	Abb
<i>Tellina sp.1</i>	181.66	(18.56)	1.06	(0.08)	D	Tel
<i>Ancystrosyllis constricta</i>	43.66	(8.00)			D	Anc
<i>Scoloplos sp.2</i>	38.66	(10.60)			D	Sco
<i>Anadara scapha</i>	38.34	(5.34)	28.00	(4.80)	S	Ana
<i>Scolecopsis sp.</i>	26.34	(7.66)			D	Sce
<i>Macoma sp.1</i>	21.00	(6.26)	0.58	(0.16)	D	Mac
<i>Amphiuridae</i> indé.1	13.00	(2.74)	0.04		P	Amp
<i>Paguridae</i> indé.1	13.00	(4.74)	0.14	(0.04)	P	Pag
<i>Marphysa sanguinea</i>	11.66	(2.18)	0.12	(0.04)	P	Mas
<i>Brachyoure</i> indé.1	10.66	(1.62)			P	Bra
<i>Loimia ingens</i>	10.34	(5.82)	0.12	(0.04)	D	Loi
<i>Nematonereis unicornis</i>	10.34	(2.80)	0.02		P	Nem
<i>Caridae</i> indé.1	10.00	(4.66)	0.40	(0.22)	P	Car
<i>Bivalve</i> indé.3	9.66	(4.04)	0.10	(0.02)	D	Bi3
<i>Gafrarium tumidum</i>	8.66	(1.38)	2.22	(0.22)	S	Gaf
<i>Ceratonereis sp.2</i>	8.34	(1.52)			P	Cen
<i>Glycera tessellata</i>	8.34	(2.02)	0.06	(0.02)	P	Glt
<i>Thalamita sp.</i>	7.00	(1.98)	0.20	(0.10)	P	Tha
<i>Syllinae</i> indé.	6.34	(2.48)			P	Syn
<i>Amphipode</i> indé.2	5.00	(1.22)			D	Am2
<i>Anadara sp. cf. troscheli</i>	4.34	(1.28)	1.14	(0.40)	D	Ant
<i>Gafrarium pectinatum</i>	4.34	(1.52)	0.38	(0.14)	S	Gap
<i>Malmgrenia sp.</i>	4.00	(1.50)	0.02		P	Mal
<i>Némerte</i> indé.	3.66	(1.10)	0.02		P	Net
<i>Oligochète</i> indé.	3.34	(3.04)			D	
<i>Gastéropode</i> indé.	2.66	(1.62)	0.02		H	Gas
<i>Bivalve</i> indé.4	2.34	(0.74)	0.06	(0.04)	S	Bi4
<i>Tectibranche</i> indé.	2.34	(1.78)	0.02		H	Tec
<i>Tellina bruguieri</i>	2.34	(1.20)	1.20	(0.66)	D	Te2
<i>Thelepinidae</i> indé.2	2.00	(1.16)			D	The
<i>Xanthiidae</i> indé.2	2.00	(0.82)	0.09	(0.04)	P	Xan
<i>Amphiro pacifica</i>	1.66	(1.20)			P	Api
<i>Cerithium sp.1</i>	1.66	(0.74)	0.18	(0.12)	H	Cer
<i>Marcia japonica</i>	1.66	(0.88)	0.10	(0.08)	S	Mar
<i>Mediomastus sp.</i>	1.66	(0.74)			D	Med
<i>Modiolus aratus</i>	1.66	(0.56)	0.06	(0.02)	S	Mod
<i>Naticidae</i> indé.2	1.66	(0.88)	0.04	(0.02)	P	Nat
<i>Peneidae</i> indé.	1.66	(0.56)	0.02		P	Pen
<i>Tellina palatam</i>	1.66	(0.74)	1.10	(0.50)	D	Te3
<i>Amphinomidae</i> indé.1	1.34	(0.60)			P	Ami
<i>Anadara sp.</i>	1.34	(0.90)			S	And
<i>Isopode</i> indé.2	1.34	(0.60)	0.02		D	Iso
<i>Macrophthalmus sp.</i>	1.34	(0.90)	0.06	(0.04)	P	Mcr
<i>Plathelminthe</i> indé.3	1.34	(0.60)			D	Pla
<i>Phyllodoce sp.</i>	1.22	(0.60)			P	Phy
<i>Amphipode</i> indé.4	1.00	(0.40)			D	
<i>Asterropteryx ensiferus</i>	1.00	(0.62)	0.06	(0.04)	P	
<i>Mastobranchus trinchessii</i>	1.00	(0.40)			D	
<i>Cancellariidae</i> indé.	0.66	(0.60)			P	
<i>Lepidonotus dictyolepis</i>	0.66	(0.38)			P	
<i>Nereis sp.2</i>	0.66	(0.38)			P	
<i>Portunus sp.</i>	0.66	(0.60)	0.94	(0.86)	P	
<i>Prionospio multicristata</i>	0.66	(0.38)			D	
<i>Spio sp.</i>	0.66	(0.38)			D	
<i>Anodontia sp.</i>	0.66	(0.60)			S	
<i>Caulerliella sp.1</i>	0.66	(0.60)			D	
<i>Amphipode</i> indé.3	0.34	(0.30)			D	
<i>Amphipode</i> indé.5	0.34	(0.30)			D	

Tableau 35.- Suite.

Espèce	N	ES	B	ES	GT	Abb
<i>Branchi CAPITELLA sp.</i>	0.34	(0.30)				D
<i>Caridae</i> indét.2	0.34	(0.30)				P
<i>Caridae</i> indét.3	0.34	(0.30)				P
<i>Caridae</i> indét.4	0.34	(0.30)				P
<i>Costellariidae</i> indét.	0.34	(0.30)				P
<i>Leocrates sp.</i>	0.34	(0.30)				P
<i>Marphysa corallina</i>	0.34	(0.30)				P
<i>Parthenopidae</i> indét.	0.34	(0.30)	0.06	(0.04)		P
<i>Pitar striatus</i>	0.34	(0.30)	0.04	(0.04)		S
<i>Polynoinae</i> indét.1	0.34	(0.30)				P
<i>Terebellides stroemi</i>	0.34	(0.30)				D

D'une manière similaire à ce qui a été décrit pour Tomo, nous n'avons pu rattacher de gradient écologique aux axes d'inertie. Là encore, nous avons conclu à une faible influence de l'environnement sur les variations de la structure du peuplement de Téremba, au cours de notre étude, et/ou à une absence de variation de cette structure. Les espèces principales du peuplement ne présentent pas de variation d'abondance. L'AFC permet alors de préciser les périodes d'abondance maximale de certaines espèces secondaires (figure 76):

- densités maximales à l'approche ou durant la saison chaude : *Thelepinæ* indét.2, *Syllinæ* indét., *Scoloplos sp.2*, *Paguridae* indét.1, Bivalve indét.3, Oligochète indét.;
- densités maximales à la fin de la saison chaude : *A. pacifica*, *L. ingens* et *Macoma sp.1*;
- densités maximales en saison fraîche : *Malmgrenia sp.*, *Nematonereis unicornis*, *Scolelepis sp.*, *Caridae* indét.1 et Tectibranche indét.;

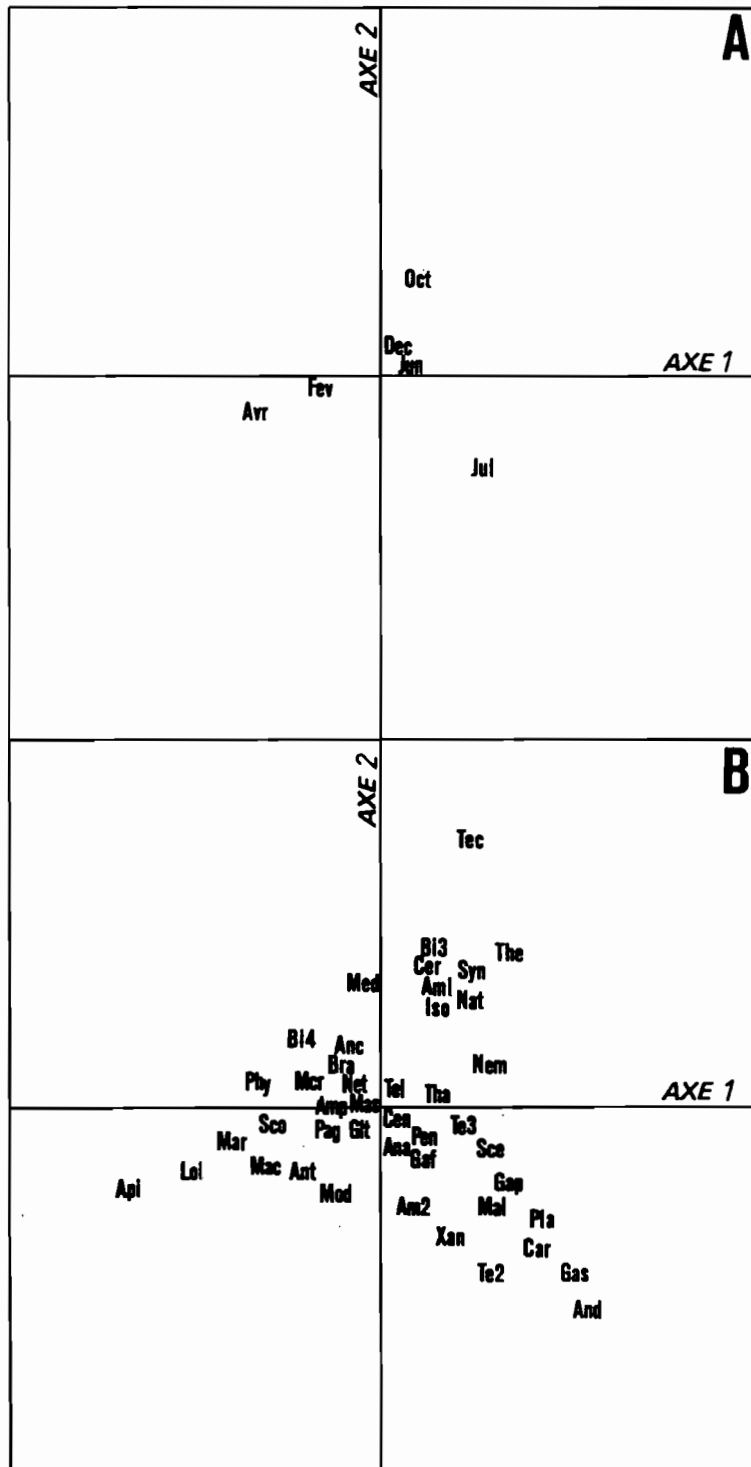


Figure 75A.- Herbiere de Tereмба : ordination des échantillons (A) et des descripteurs espèces (B) dans le plan 1-2 (voir le tableau 35 pour la signification des symboles utilisés).

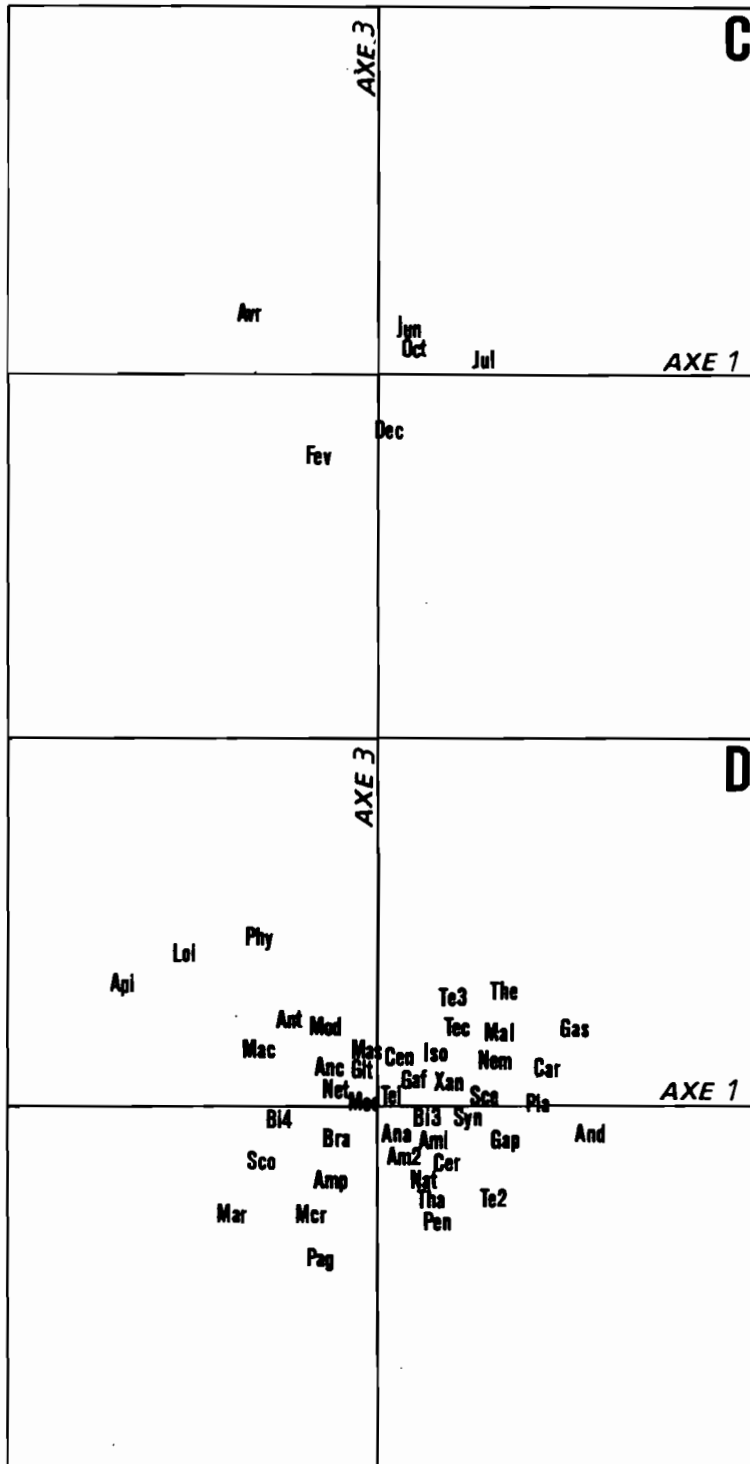


Figure 75B.- Herbiere de Téremba : ordination des échantillons (C) et des descripteurs espèces (D) dans le plan 1-3 (voir le tableau 35 pour la signification des symboles utilisés).

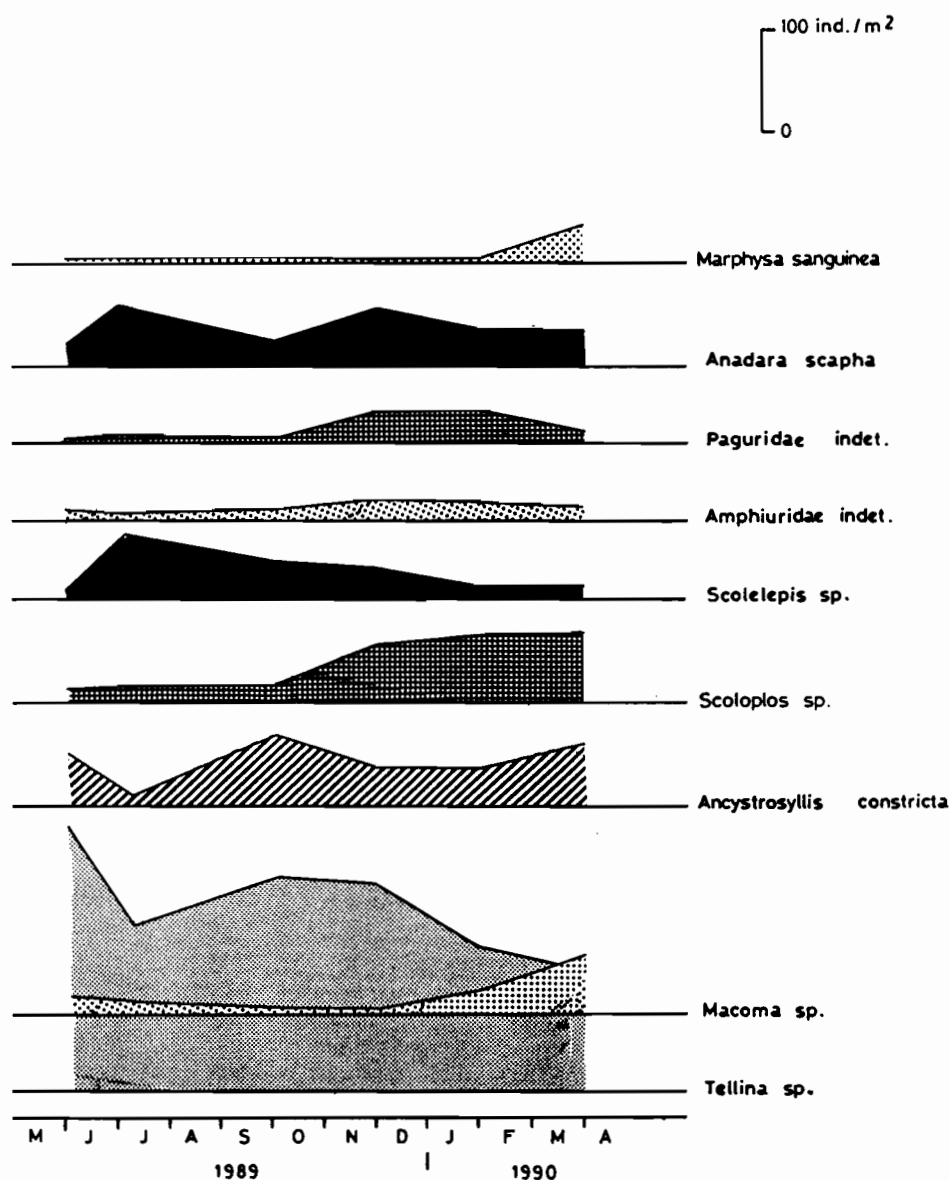


Figure 76.- Variations numériques saisonnières des espèces principales du peuplement de Térémba.

Les variations annuelles de la biomasse totale et des biomasses animales et végétales sont montrées à la figure 77. La valeur minimale de la biomasse totale (51.64 gPSSC/m², ES=8.56) est observée en octobre, la biomasse la plus élevée (124.90 gPSSC/m², ES=12.06) est rencontrée en juillet. Globalement, la biomasse du peuplement varie significativement au cours de l'année (F=3.00, $\alpha < 0.05$), la biomasse en juillet étant significativement supérieure à celle

d'octobre. La biomasse animale ne présente pas de variation temporelle ($F=1.73$, $\alpha>0.05$), comme la biomasse des mollusques et plus particulièrement d'*A. scapha*, l'espèce pondéralement dominante ($F=1.30$, $\alpha>0.05$ et $F=1.79$, $\alpha>0.05$ respectivement). La biomasse des crustacés montre une légère variation temporelle mais pas de saisonnalité ($F=3.47$, $\alpha<0.05$), avec une valeur plus élevée en juillet qu'en février et en avril. Contrairement à la biomasse animale, la biomasse végétale varie significativement au cours de l'année ($F=4.20$, $\alpha<0.05$), la valeur relevée en juin étant supérieure à celles du reste de l'année, à l'exception du mois de juillet. La diminution de la biomasse après la saison fraîche est le fait des espèces végétales secondaires, la biomasse de *T. hemprichii*, la phanérogame principale, restant stable au cours de l'année ($KW=10.32$, $\alpha>0.05$).

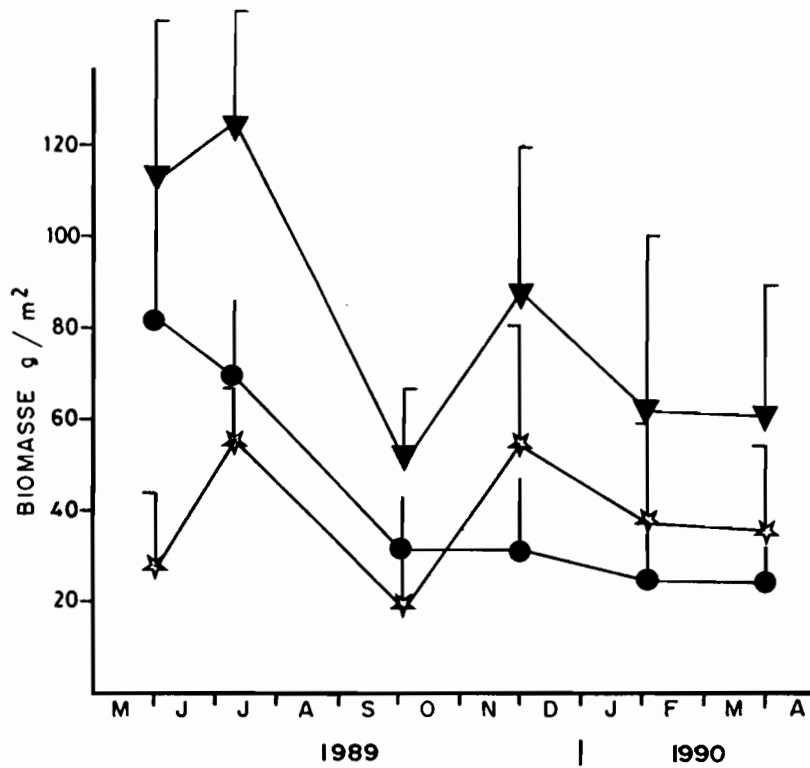


Figure 77.- Herbière de Téremba : variations annuelles de la biomasse totale du peuplement (▼) et des biomasses animales (✱) et végétales (●) (les barres verticales représentent l'erreur standard).

Les variations annuelles de la diversité spécifique et de l'équitabilité sont présentées à la figure 78. Comme à Tomo, la diversité du peuplement de Térémba se maintient à des valeurs moyennes (3 à 4 bits/ind.), avec un maximum de 4.10 bits/ind. en décembre et un minimum de 3.40 bits/ind. en juin. L'équitabilité y est légèrement plus élevée (le plus souvent supérieure à 0.70) et prouve l'existence d'une tendance à une meilleure structuration du peuplement, même si l'on observe encore la dominance de quelques espèces.

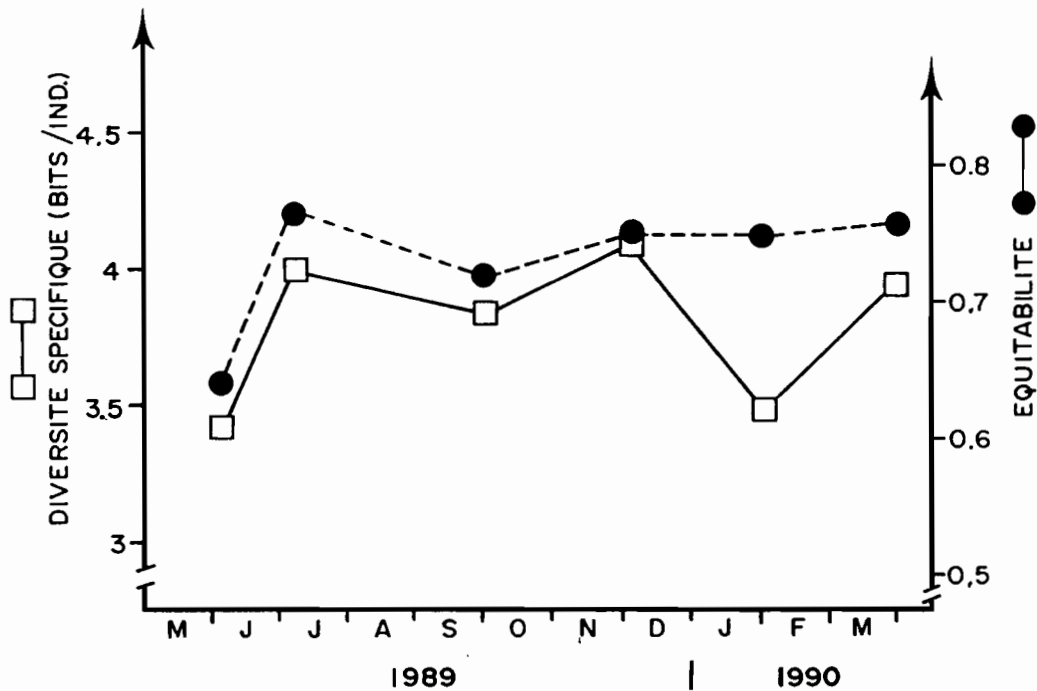


Figure 78.- Herbier de Térémba : variations annuelles de la diversité et de l'équitabilité du peuplement.

3.2. Organisation trophique et fonctionnement global

3.2.1. Peuplement de Karikaté

Organisation trophique générale

Seuls 3 groupes trophiques ont été rencontrés sur la plage au cours de l'année. En ce qui concerne le nombre d'espèce, les groupes sont également représentés avec 3.00 (ES=0.31), 2.08 (ES=0.34) et 2.00 (ES=0) espèces/2.5 m² respectivement pour les prédateurs, les déposivores et les suspensivores. Ce dernier groupe trophique, constitué des bivalves *A. striata* et *D.faba*, in-

tervient pour plus de 80% de la densité totale du peuplement, avec 80.67 ind./m². Les prédateurs et les dépositores sont présents de manière équivalente sur la plage, avec respectivement 10.93 et 8.97 ind./m². Enfin, les suspensivores représentent presque exclusivement la totalité de la biomasse.

Dynamique saisonnière

La richesse spécifique de chacun des groupes ne varie pas significativement au cours de l'année (tests du χ^2). Les suspensivores dominent systématiquement en densité, les groupes des prédateurs et des dépositores montrant certains changements temporels de dominance liés aux pics d'abondance de quelques espèces. Ainsi, les prédateurs sont plus abondants durant l'été (abondance maximale du *Nereidae* indéterminé.1) et l'hiver (abondance maximale de *Glycera sp.1* et *Progoniada sp.*). Les dépositores montrent, eux, une forte densité en avril, du fait de l'abondance maximale d'*Armandia melanura* et de l'oligochète indéterminé. Durant le reste de l'année, la densité des prédateurs et des dépositores se maintient à un niveau assez équivalent.

3.2.2. Peuplement de Tomo

Organisation trophique générale

La figure 79 (A, B et C) représente la répartition des trois paramètres étudiés (nombre d'espèces, nombre d'individus et biomasse) en fonction des groupes trophiques mis en évidence dans le peuplement. Les prédateurs, les dépositores et les suspensivores dominent en nombre d'espèces avec respectivement 13.75 (ES=0.77), 12.50 (ES=0.75) et 10.50 (ES=0.64) espèces/m² (figure 79A).

Les suspensivores sont dominants en ce qui concerne la densité avec une moyenne de 229.25 ind./m² (ES=27.04), soit environ 51% du total (figure 79B). Ce groupe trophique est clairement dominé par le brachiopode *L. anatina* (66% du nombre total de suspensivores), ainsi que par le bivalve *G. tumidum* (22%). Parmi le groupe des dépositores (101.75 ind./m², ES=29.34), le polychète *Caulleriella sp.1* est le mieux représenté (48% du total du groupe), les individus se répartissant ensuite entre cinq espèces qui interviennent pour 31% du total : *Synap-*

tidae indét. (9.63 ind./m² soit 9.50% des dépositivores), *Scoloplos sp.2*, *A. leptocirris*, *Spio sp.1* et *L. ingens* se rencontrant à des densités de 8 à 4.5 ind./m². Le groupe trophique des prédateurs est présent globalement à une densité de 69.88 ind./m² (ES=12.81); il est composé principalement par cinq espèces : *Amphiuridae* indét.1 (29.13 ind./m², ES=5.26) intervient pour 42% du total, *Paguridae* indét.1, *Ceratonereis sp.1*, *Macrophthalmus latreillei* et *Caridae* indét.1 représentent chacun environ 8% du total (soit 6 ind./m²). La densité moyenne des herbivores (49 ind./m², ES=12.07) est dominée à 94% par l'herbivore *Cerithium sp.1*.

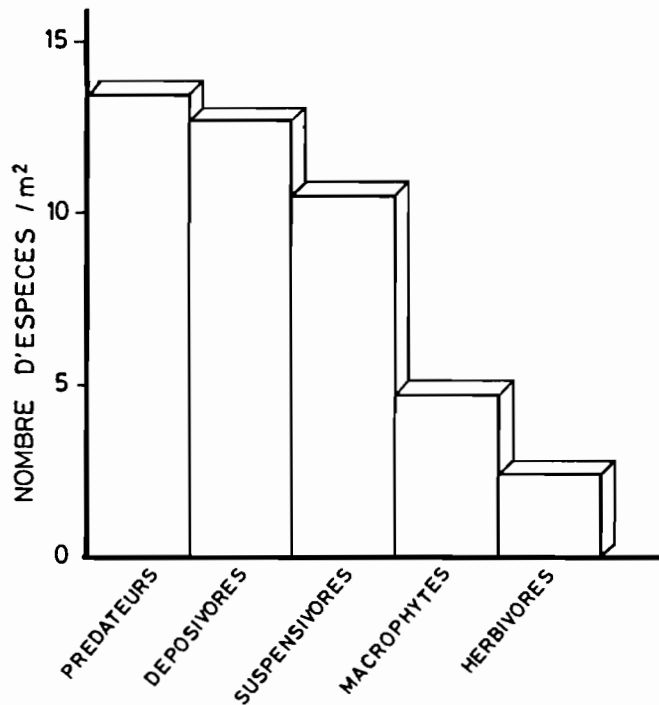


Figure 79A.- Herbier de Tomo : distribution du nombre moyen d'espèces selon les différents groupes trophiques.

La biomasse du peuplement se répartit en deux grands ensembles (figure 79C) : l'ensemble "macrophytes (17.23 gPSSC/m², ES=2.65)-suspensivores (14.11 gPSSC/m², ES=1.24)" représente à lui seul 93% de la biomasse totale. L'ensemble "herbivores-prédateurs-dépositivores (2.07 gPSSC/m²)", qui n'intervient que pour 7% de la biomasse, est dominé à 48% par *Cerithium sp.1*.

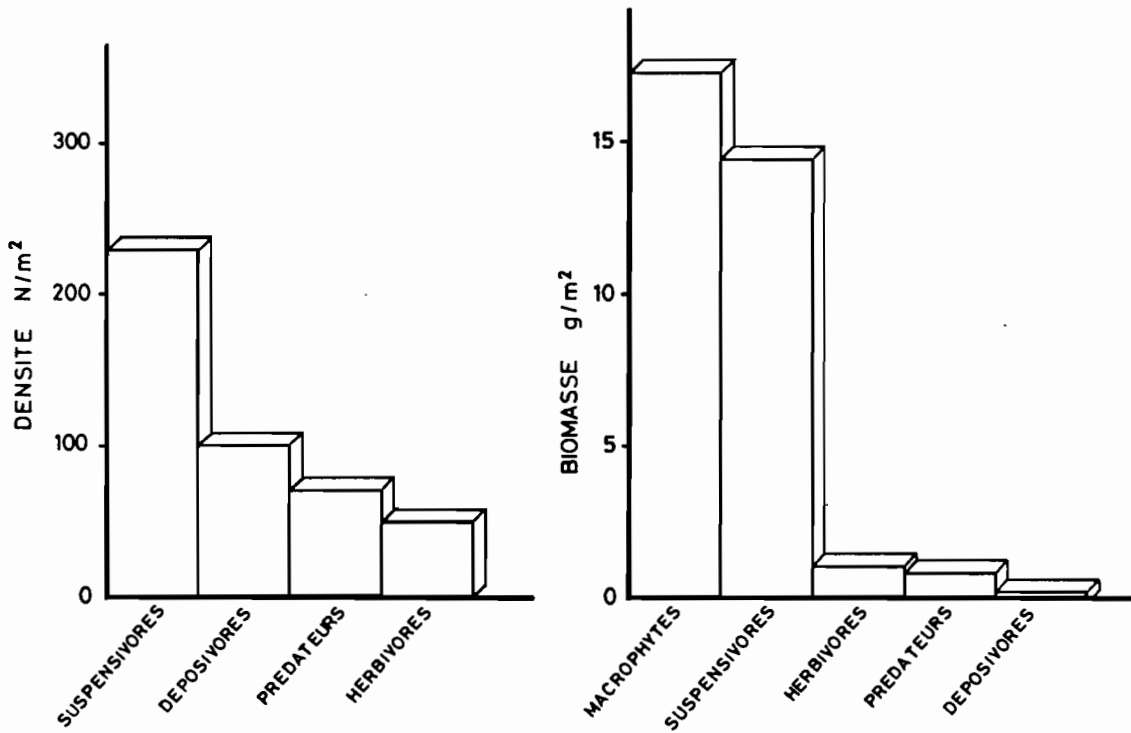


Figure 79B et C.- Herbar de Tomo : distribution du nombre moyen d'individus et de la biomasse moyenne selon les différents groupes trophiques.

Dynamique saisonnière

Les évolutions saisonnières de la richesse spécifique et des effectifs de chaque groupe trophique sont présentées à la figure 80 (A et B). La richesse spécifique des différents groupes ne varie pas significativement au cours de l'année (tests du χ^2) (figure 21A). Le groupe des prédateurs est, à deux exceptions près, le groupe trophique le plus riche en espèces, suivi par les dépositivores. L'organisation trophique globale du peuplement est donc très stable, les différents modes d'utilisation de la ressource intéressant toujours un même nombre d'espèce au cours de l'année.

En ce qui concerne les effectifs des différents groupes (figure 80B), les suspensivores dominent toujours le peuplement, sauf au mois de janvier. La densité globale et la densité sans l'espèce dominante, *L. anatina*, ne varient pas significativement ($F=0.62$, $\alpha>0.05$ et $F=0.93$,

$\alpha > 0.05$ respectivement). L'abondance des dépositores montre en revanche une certaine variation temporelle, se traduisant par une valeur en janvier significativement supérieure au reste de l'année ($F=6.01$, $\alpha < 0.05$); à cette période, ils constituent le groupe trophique numériquement dominant. Si l'on ne prend pas en compte le polychète *Caulleriella sp.1*, dont le pic d'abondance se situe pendant l'été, il existe encore une faible variation temporelle mais pas de saisonnalité : la densité des dépositores est alors plus élevée en janvier qu'en avril. Pour le groupe des prédateurs, la densité ne varie pas significativement ($F=2.06$, $\alpha > 0.05$), sauf si l'on exclut l'*Amphiuridae* indét.1 et le polychète *Ceratonereis sp.1* ($F=3.15$, $\alpha < 0.05$). Dans ce cas, la densité en janvier est supérieure à celle des autres mois, à l'exception du mois de mars. L'augmentation conjointe de la densité des dépositores et des carnivores pourrait signifier l'existence d'une relation proie-prédateur entre ces 2 groupes. Enfin, la densité des herbivores ne présente pas de variation temporelle ($F=1.14$, $\alpha > 0.05$).

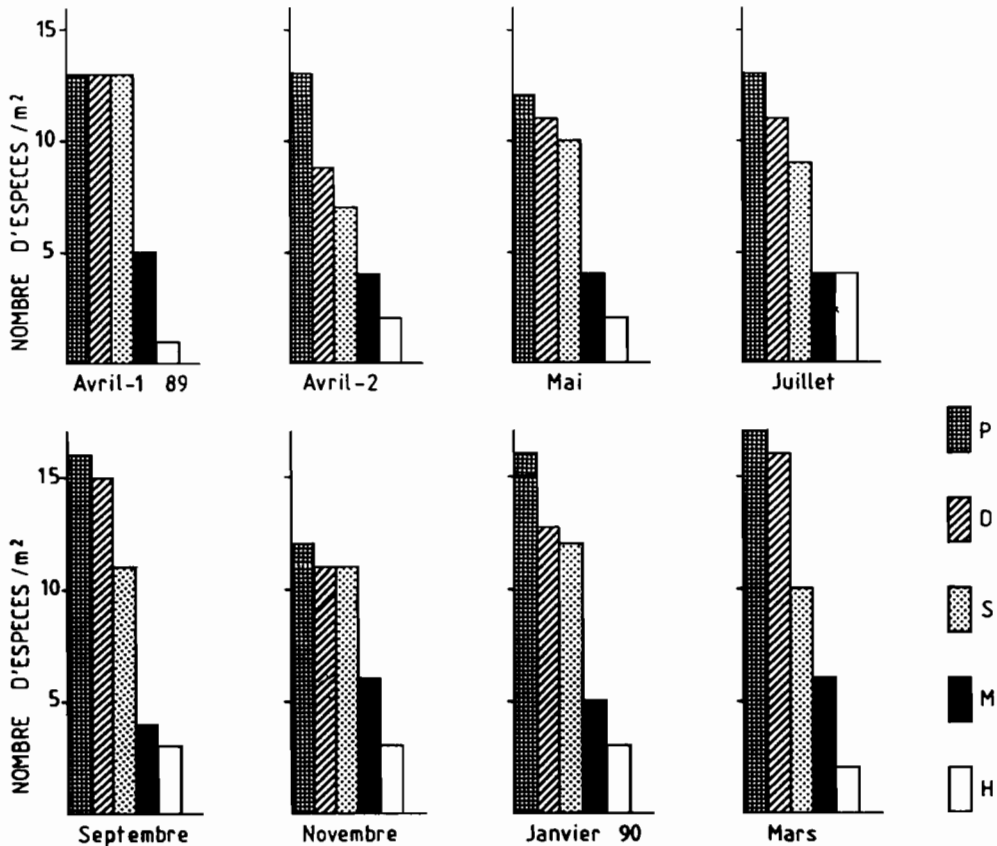


Figure 80A.- Herhier de Tomo : richesse spécifique des groupes trophiques principaux (P : prédateurs; D : dépositores; S : suspensivores; M : macrophytes; H : herbivores).

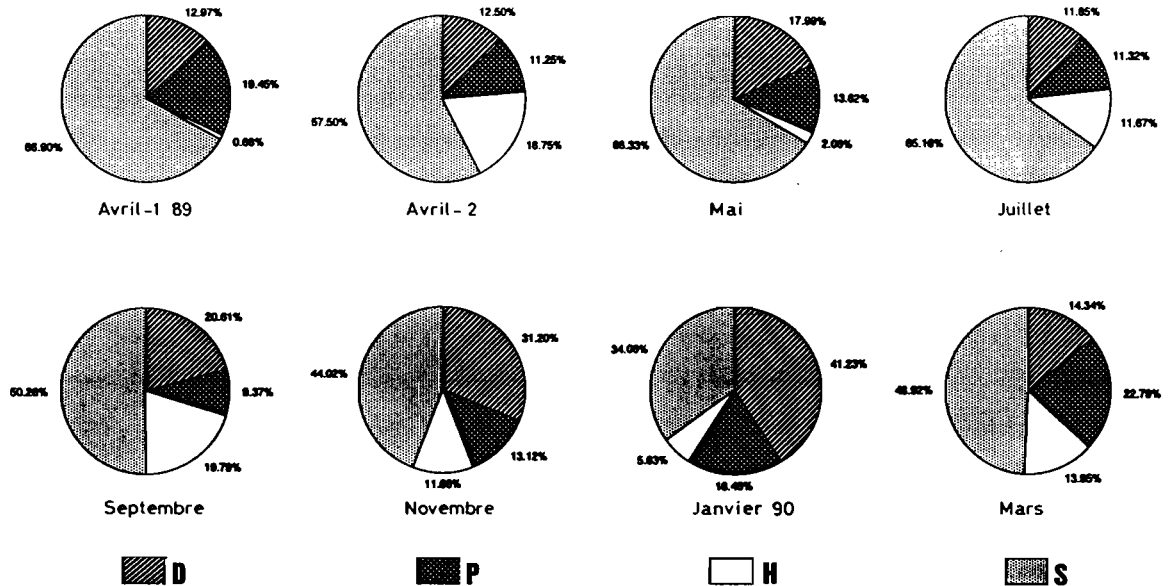


Figure 80B.- Herbarium de Tomo : densité, en pourcentage du total, des groupes trophiques principaux (D : dépositives; P : prédateurs; H : herbivores; S : suspensivores).

Le peuplement est donc caractérisé par une quasi-absence de changements temporels de dominance, sauf durant l'été. Les suspensivores dominent numériquement tout au long de l'année, à l'exception du mois de janvier. Durant ce mois, de nombreux dépositives dont *Caulle-riella sp.1*, *T. stroemi*, *Spio sp.1*, *Scoloplos sp.2* et *P. multicristata* présentent une abondance maximale. Le groupe des prédateurs montre lui aussi une densité supérieure à cette époque, du fait de l'augmentation des *Amphiuridae* indéterminés, *Paguridae* indéterminés, *P. cultrifera* et *A. constricta*.

L'évolution saisonnière de la biomasse des différents groupes trophiques se traduit par une prépondérance de l'ensemble "macrophytes-suspensivores", qui représente toujours plus de 90% de la biomasse totale. La biomasse de chaque groupe ne varie pas significativement au cours de l'année ($F=0.73$, $\alpha>0.05$ pour les macrophytes et $KW=5.28$, $\alpha>0.05$ pour les suspensivores). La biomasse des suspensivores, sans *G. tumidum*, ne présente pas non plus de variation temporelle ($F=0.33$, $\alpha>0.05$), d'une manière similaire à la biomasse des herbivores ($\chi^2=13.35$, $\alpha>0.05$, $ddl=7$), des prédateurs ($F=1.58$, $\alpha>0.05$) et des dépositives ($F=0.74$, $\alpha>0.05$).

Faune ichtyologique de l'herbier

La liste et le régime alimentaire des poissons récoltés dans l'herbier sont présentés au tableau 36. 15 espèces se répartissant en 5 groupes trophiques ont été trouvées sur le site, pour un total de 60 poissons pêchés. Parmi les groupes trophiques, seuls les carnivores et les détritivores se nourrissent à partir du compartiment benthique. Le groupe des carnivores (ou benthophages) est globalement le mieux représenté, avec 40% des espèces et 42% des individus. Dans ce groupe, *Sillago ciliata* et *S. sihama* sont dominants (15 individus). Les contenus stomacaux de ces poissons ont systématiquement montré la présence de nombreux *L. anatina*, des petits bivalves ainsi que des crustacés; ceci semble prouver qu'ils se nourrissent bien sur le site de Tomo. Les contenus stomacaux des autres carnivores ont surtout révélé l'importance des crustacés (crabes et crevettes) dans le régime alimentaire. Les 3 espèces de détritivores interviennent pour 32% du nombre de poissons et sont surtout représentés par *Liza macrolepis*. Par ailleurs, l'absence du groupe trophique herbivore a été remarquée dans l'herbier, lors de notre pêche.

Tableau 36.- Liste et régime alimentaire des poissons capturés à Tomo (Pis : piscivores; Car : carnivores; Zpk : zooplanctonophages; Ppk : phyto-planctonophages; Det : détritivores). La classification est celle de NELSON (1984).

Chirocentridae			Sparidae	
<i>Chirocentrus dorab</i>	Pis		<i>Acanthopagrus berda</i>	Car
Hemiramphidae			Lethrinidae	
<i>Hemiramphus far</i>	Ppk		<i>Lethrinus nebulosus</i>	Car
Serranidae			Mugilidae	
<i>Epinephelus malabaricus</i>	Pis		<i>Liza macrolepis</i>	Det
Sillaginidae			<i>Valamugil engeli</i>	Det
<i>Sillago ciliata</i>	Car		<i>Valamugil seheli</i>	Det
<i>Sillago sihama</i>	Car		Sphyraenidae	
Lelognathidae			<i>Sphyraena barracuda</i>	Pis
<i>Leiognathus leuciscus</i>	Zpk		<i>Sphyraena jello</i>	Pis
Gerreidae				
<i>Gerres filamentosus</i>	Car			
<i>Gerres ovatus</i>	Car			

Flux d'énergie dans l'herbier

La figure 81 montre une proposition de schéma de fonctionnement qui résume les principaux transferts d'énergie dans l'herbier de Tomo, estimés à partir des valeurs calculées et des hypothèses explicitées en début de chapitre. La matière organique, les microphytes et les micro-organismes interviennent respectivement pour 20%, 20% et 60% des besoins énergétiques des déposivores. Les suspensivores sont des espèces endogées qui se nourrissent à l'interface eau-sédiment. Leurs besoins énergétiques sont satisfaits à 20% et 80% respectivement par les micro-organismes et les microphytes. La production microphytobenthique représente 85% des apports de carbone organique au compartiment détritique et intervient donc en tant que moteur énergétique du système. La part de production dévolue à la nutrition des suspensivores est faible, bien que ce groupe trophique soit pondéralement dominant. La production macrophytique (7% des apports) est faible, en raison de l'absence de macroalgues à forte production. La production annuelle de *G. tumidum* est de 2.69 gPSSC/m², pour un P/B annuel de 0.30. *G. tumidum*, l'espèce dominante, participe donc peu au fonctionnement global de l'herbier. D'une manière générale, les apports d'énergie dûs au macrozoobenthos sont négligeables. Le transfert de l'énergie se fait presque exclusivement du microphytobenthos vers les décomposeurs via le compartiment détritique, les micro-algues et les micro-organismes étant la base de la chaîne alimentaire. Le taux de conversion retenu pour les micro-organismes laisse le système exédentaire en énergie. Une exportation de matériel de l'ordre de 190 gC/m²/an vers le lagon est alors suggérée, soit, pour la zone d'herbier étudiée (100 x 300 m), une exportation annuelle d'environ 6 tonnes de carbone.

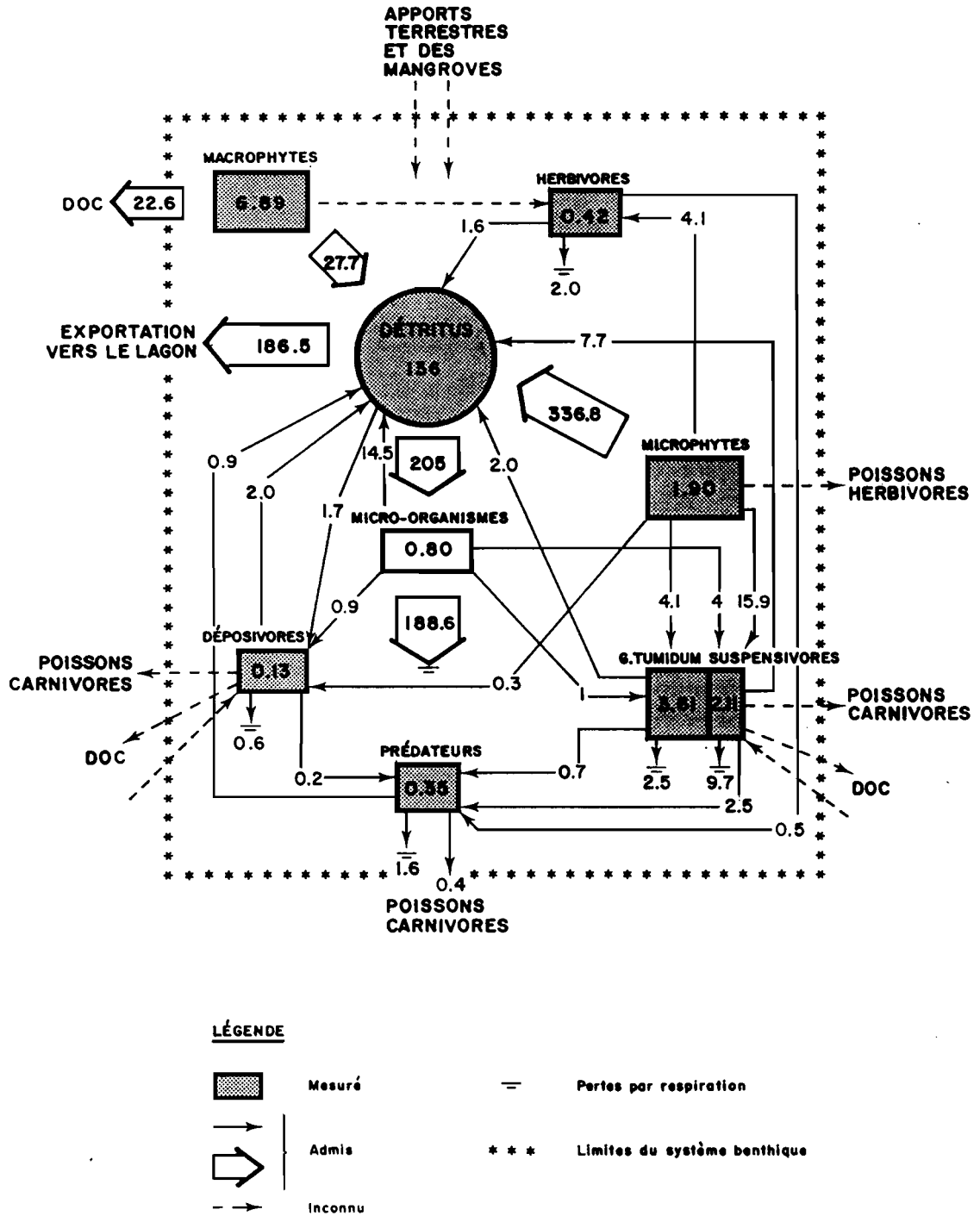


Figure 81.- Diagramme schématique résumant les principaux transferts de matière dans l'herbier de Tomo [les biomasses moyennes annuelles (boîtes) sont en gC/m^2 et les flux (flèches) en $gC/m^2/an$].

3.2.3. Peuplement de Térémba

Organisation trophique générale

Les répartitions, en fonction des groupes trophiques présents dans le peuplement, des paramètres richesse spécifique, densité et biomasse, sont montrées à la figure 82 (A, B et C). Les prédateurs et les déposivores sont dominants en nombre d'espèces, avec respectivement 17.83 (ES=1.48) et 12.17 (ES=1.04) espèces/0.5 m² (figure 23A). Les suspensivores, avec 6.17 espèces/0.5 m² (ES=0.15), sont assez faiblement représentés dans l'herbier.

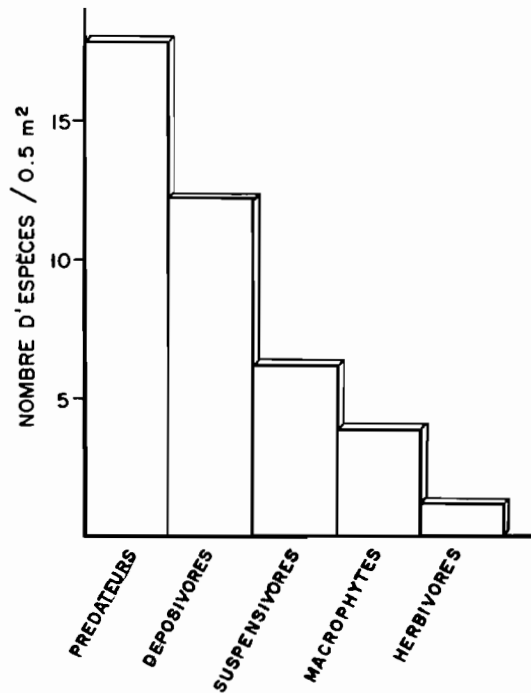


Figure 82A.- Herbier de Térémba : distribution du nombre moyen d'espèces selon les différents groupes trophiques.

En ce qui concerne la densité (figure 82B), les déposivores sont nettement majoritaires (310.32 ind./m², ES=11.04) et représentent plus de 56% du nombre total d'individus. Ce groupe est dominé à 59% par le bivalve *Tellina sp.1*, et dans une moindre mesure par les polychètes *Scoloplos sp.2* et *Scolelepis sp.* qui comptabilisent ensemble 21% du total des déposivores. Parmi les prédateurs (168.66 ind./m², ES=13.78), le polychète *A. constricta* intervient pour 26% du total. Les prédateurs principaux sont, après *A. constricta*, l'*Amphiuridae* indéterminé.1, les polychètes *Marphysa sanguinea* et *N. unicornis*, et les crustacés *Paguridae* indéterminé.1, Brachyoure indéterminé.1 et

Caridae indéterminé.1. Ces espèces sont rencontrées à une densité moyenne comprise entre 13 et 10 ind./m². Les suspensivores (63.66 ind./m², ES=7.20) sont dominés à 60% par le bivalve *A. scapha*. Enfin, les herbivores, avec une densité moyenne de 7.00 ind./m² (ES=2.30), sont très faiblement représentés dans l'herbier de Téremba.

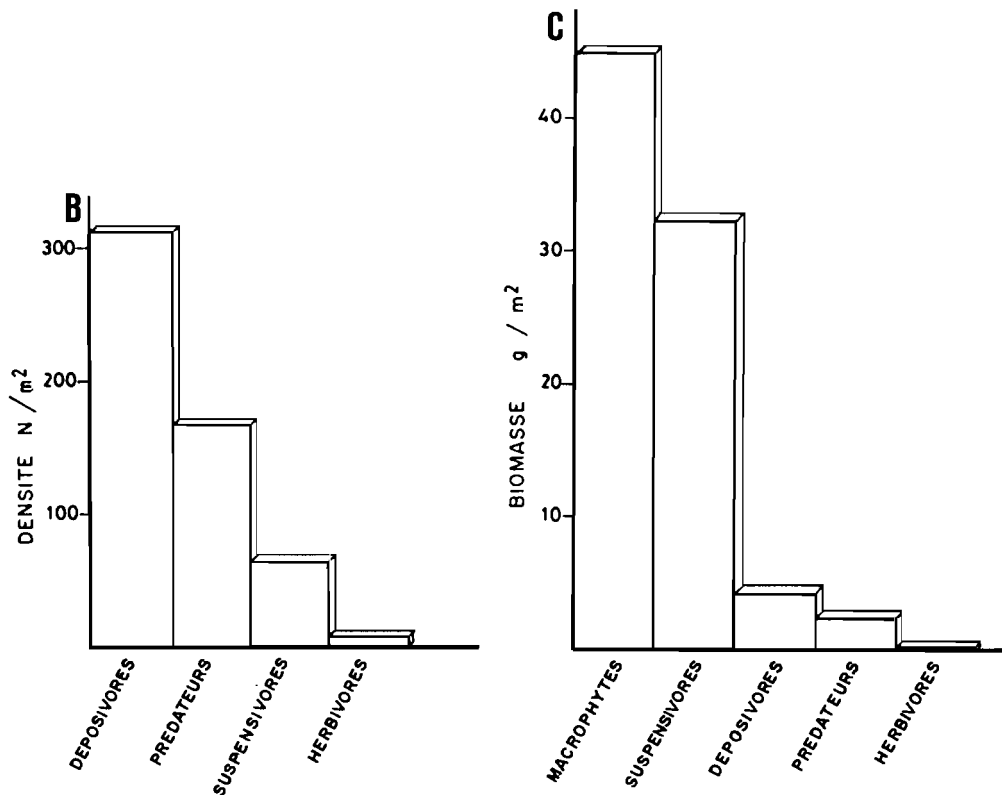


Figure 82B et C.- Herbier de Téremba : distribution du nombre moyen d'individus (B) et de la biomasse moyenne (C) selon les différents groupes trophiques.

La biomasse globale de l'herbier est très fortement dominée par l'ensemble "macrophytes (44.80 gPSSC/m², ES=9.74)-suspensivores (32.10 g/m², ES=4.66)", qui intervient pour 92% de la biomasse totale (figure 82C). Ces 2 groupes trophiques sont représentés essentiellement par la phanérogame *T. hemprichii* (31.30 g/m² soit près de 70% des macrophytes) et le bivalve *A. scapha* (28.00 g/m² soit 87% des suspensivores). L'ensemble "dépositivores-herbivores-prédateurs" (3.41 g/0.5 m²), qui représente seulement 8% de la biomasse totale, est dominé à 58% par les bivalves dépositivores *T. palatam*, *T. bruguieri*, *Tellina sp.1* et *Macoma sp.1*.

Dynamique saisonnière

La figure 83 (A et B) présente, pour les différents groupes trophiques, les évolutions temporelles de leur richesse spécifique et de leur densité. La richesse spécifique des catégories trophiques ne varie pas significativement pendant l'année (tests du χ^2). Le nombre d'espèces de chaque groupe (figure 83A) reste étonnamment stable de juin à décembre, montrant la stabilité du fonctionnement global du système. En février, lors des périodes de températures élevées et de pluies abondantes, les prédateurs et les déposivores subissent une perte similaire. Cette disparition d'espèces concerne essentiellement le groupe des polychètes, dont la richesse spécifique passe de 17 espèces/0.5 m² en décembre à 7 espèces/0.5 m² en février. L'organisation est toutefois reconstituée lors du prélèvement suivant, avec la réapparition des polychètes (16 espèces/0.5 m² en avril).

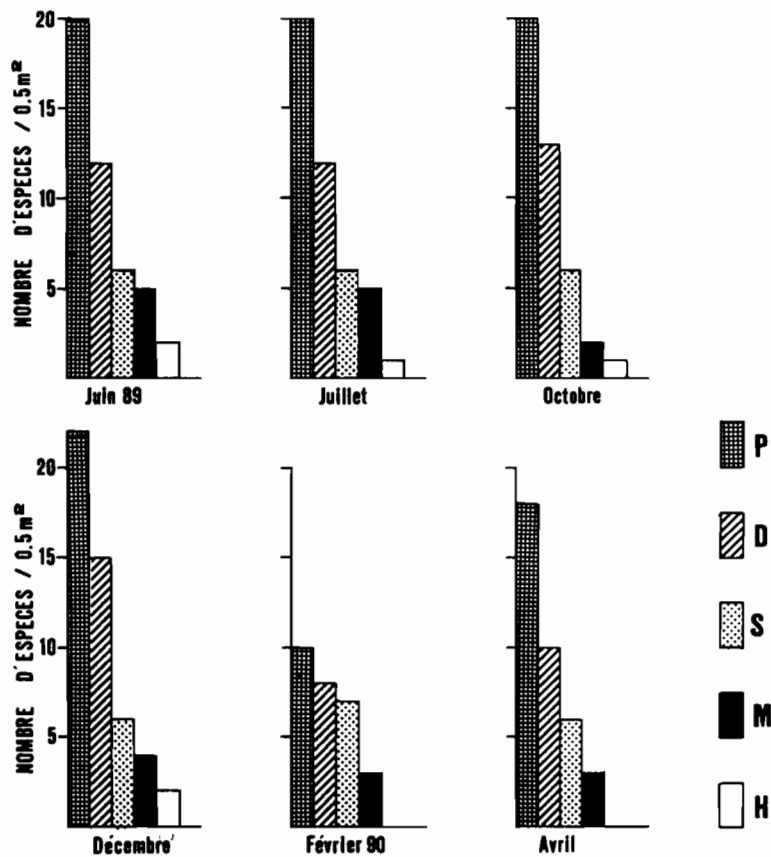


Figure 83A.- Herbière de Térémba : richesse spécifique des groupes trophiques principaux (P : prédateurs; D : déposivores; S : suspensivores; M : macrophytes; H : herbivores).

L'abondance de chaque groupe trophique ne montre pas de variation saisonnière ($F=0.37$, $\alpha>0.05$, $F=2.47$, $\alpha>0.05$, $F=0.82$, $\alpha>0.05$ respectivement pour les déposivores, les prédateurs et les suspensivores). Cette absence de variation temporelle est aussi observée si, dans chaque groupe, on exclut l'espèce la plus abondante, soit *Tellina sp.1*, *A. constricta* et *A. scapha*. La figure 83B présente les effectifs des différents groupes au cours de l'année, en pourcentage du total. L'organisation du peuplement montre une constance remarquable, avec le maintien de la dominance des déposivores. La répartition entre les différents groupes est aussi conservée lors des périodes de fortes pluies. Celles-ci affectent donc le peuplement dans son ensemble sans en modifier l'organisation.

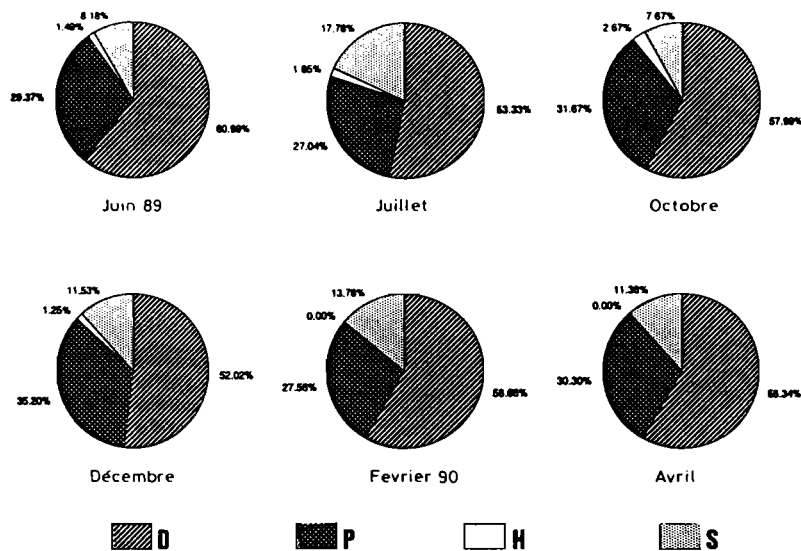


Figure 83B.- Herbar de Téremba : densité, en pourcentage du total, des groupes trophiques principaux (D : déposivores; P : prédateurs; H : herbivores; S : suspensivores).

L'évolution de la biomasse se traduit par une prépondérance de l'ensemble "macrophytes-suspensivores" qui représente toujours 95% de la biomasse totale. La biomasse des macrophytes varie au cours de l'année mais ceci ne concerne pas la phanérogame principale *T. hemprichii*. La biomasse des suspensivores ne varie pas, comme celle des suspensivores sans *A. scapha* ($F=0.40$, $\alpha>0.05$), des herbivores ($F=1.26$) et des déposivores ($F=1.44$). La biomasse des prédateurs montre une variation temporelle ($F=6.23$, $\alpha<0.001$) mais pas de saisonnalité, avec une valeur supérieure en juillet par rapport au reste de l'année, sauf au mois de juin.

Faune ichthyologique de l'herbier

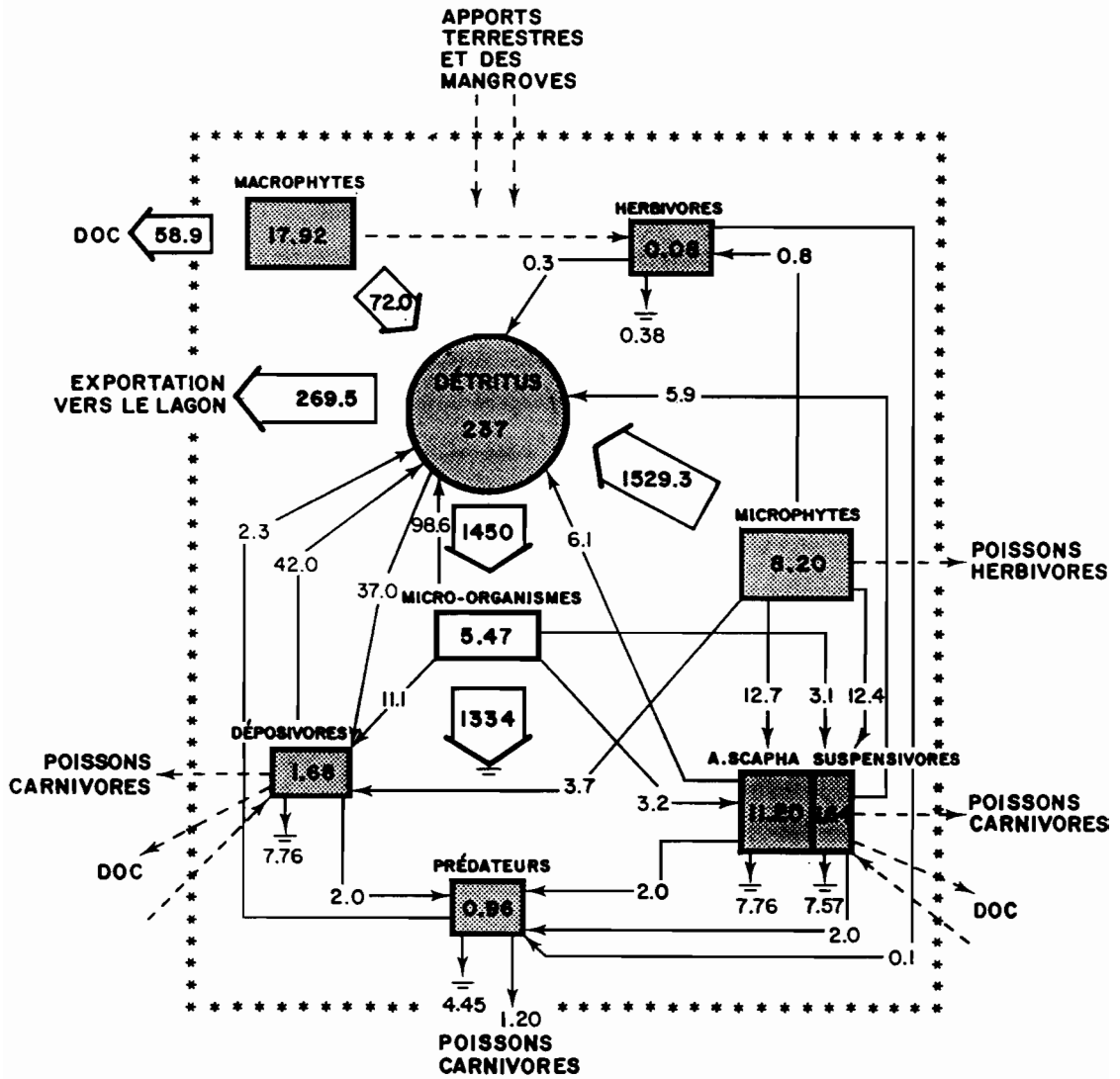
A Térémba, lors de notre pêche, 23 espèces de poissons se répartissant en 6 groupes trophiques ont été récoltées (tableau 37), pour un total de 239 individus. Parmi les 6 groupes, seuls 3, les carnivores, les micro-herbivores et les détritivores se nourrissent à partir du compartiment benthique. Les carnivores, avec 12 espèces et 178 individus, sont nettement majoritaires. Dans ce groupe, *Gerres ovatus* représente plus de 50% des poissons mais les contenus stomacaux de cette espèce se sont tous révélés soit vides, soit remplis d'un amas au sein duquel il est impossible de reconnaître les proies consommées. Dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, L. WANTIEZ (com. pers.) n'a pas non plus réussi à préciser les proies de *Gerres ovatus*. L'examen des contenus stomacaux de *Leiognathus equulus* (23 individus), *Lethrinus nebulosus* (21 individus) et *Upeneus vittatus* (17 individus) a montré l'importance des petits bivalves *Tellina sp.1* et *Macoma sp.1* dans le régime de ces poissons, ce qui semble prouver qu'ils se nourrissent bien sur le site. Le groupe des déposivores est, comme à Tomo, représenté par 3 espèces qui sont ici en nombre très faible. Enfin, les micro-herbivores sont presque exclusivement des *Siganus canaliculatus* (41 individus), espèce se nourrissant de micro-algues épibenthiques.

Tableau 37.- Liste et régime alimentaire des poissons capturés à Térémba (Pis : piscivores; Car : carnivores; Zpk : zoo-planctonophages; Ppk : phyto-planctonophages; Mih : micro-herbivores; Det : détritivores). La classification est celle de NELSON (1984).

Plotosidae			Gerreidae	
<i>Plotosus lineatus</i>	Car		<i>Gerres filamentosus</i>	Car
Hemiramphidae			<i>Gerres ovatus</i>	Car
<i>Hemiramphus far</i>	Ppk		Lethrinidae	
Belonidae			<i>Lethrinus letjan</i>	Car
<i>Strongylura sp.</i>	Pis		<i>Lethrinus nebulosus</i>	Car
Teraponidae			Mullidae	
<i>Therapon jarbua</i>	Pis		<i>Parupeneus indicus</i>	Car
Sillaginidae			<i>Upeneus tragula</i>	Car
<i>Sillago sihama</i>	Car		<i>Upeneus vittatus</i>	Car
Leiognathidae			Mugilidae	
<i>Gazza minuta</i>	Pis		<i>Liza macrolepis</i>	Det
<i>Leiognathus equulus</i>	Car		<i>Liza melinoptera</i>	Det
<i>Leiognathus fasciatus</i>	Car		<i>Valamugil engeli</i>	Det
<i>Leiognathus leuciscus</i>	Zpk		Scaridae	
Lutjanidae			<i>Leptoscarus vaigiensis</i>	Mih
<i>Lutjanus fulviflammus</i>	Car		Siganidae	
			<i>Siganus canaliculatus</i>	Mih
			<i>Siganus lineatus</i>	Mih

Flux d'énergie dans l'herbier

La figure 84 montre une proposition de schéma de fonctionnement résumant les principaux transferts d'énergie dans l'herbier de Téremba. D'une manière similaire à Tomo, les besoins énergétiques des dépositivores sont satisfaits à 20%, 20% et 60% respectivement par les détritus, les microphytes et les micro-organismes, les besoins des suspensivores étant comblés à 20% et 80% respectivement par les micro-organismes et les microphytes. L'herbier de Téremba est caractérisé par une biomasse microphytobenthique importante et, en conséquence, par une production élevée qui représente 87% des apports de matériel organique au compartiment détritique. Comme à Tomo, les microphytes sont le moteur énergétique du système. Bien que la biomasse des macrophytes soit importante, la production dérivée est faible, du fait de l'absence de macro-algues dont la production est généralement élevée. La production d'*A. scapha*, l'espèce pondéralement dominante, est de 8.34 gPSSC/m²/an, pour un rapport P/B annuel égal à 0.30. Les apports d'énergie dus à cette espèce et plus généralement au macrozoobenthos sont négligeables. D'une manière similaire à ce qui a été décrit à Tomo, le transfert de l'énergie se fait donc presque exclusivement du compartiment microphytobenthique vers les décomposeurs via le compartiment détritique, les micro-algues et les micro-organismes étant à la base de la chaîne alimentaire. Là encore, le taux de conversion utilisé pour les bactéries (environ 8%) laisse le système excédentaire en énergie. Pour l'équilibrage, une exportation de matériel organique vers le lagon, de l'ordre de 270 gC/m²/an, est donc suggérée, soit, pour la totalité de l'herbier (300 x 300 m), une exportation annuelle d'environ 24 tonnes de carbone.



LÉGENDE

- Mesuré
- Admis
- Inconnu
- Pertes par respiration
- Limites du système benthique

Figure 84.- Diagramme schématique résumant les principaux transferts de matière dans l'herbier de Téremba [les biomasses moyennes annuelles (boîtes) sont en gC/m² et les flux (flèches) en gC/m²/an].

4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Pour un écologiste ne connaissant pas la taxinomie de tous les groupes systématiques, les déterminations taxinomiques de la petite macrofaune benthique s'avèrent problématiques en milieu tropical. Les documents de référence sont rares et parallèlement, il existe beaucoup d'espèces non décrites. Par exemple, 2 ou 3 espèces nouvelles de bivalves ont été mises en évidence dans nos prélèvements (R. VON COSEL, com. pers.). Pour les polychètes, un nombre similaire d'espèces non décrites dans la littérature a vraisemblablement été récolté (J. CLAVIER, com. pers.). Le recours à des spécialistes, seule solution pour disposer de déterminations précises, nécessite malheureusement d'importants délais dont nous ne disposons pas. Aussi, les listes taxinomiques fournies comportent-elles de nombreuses indéterminations. Toutefois, ceci est peu gênant dans la mesure où nous nous sommes plus intéressés à la structure et au fonctionnement du système qu'à l'autoécologie des espèces.

Les résultats concernant la richesse spécifique, la densité et la biomasse des peuplements se réfèrent aux espèces récoltées lors de notre échantillonnage. Ils n'intègrent donc pas certains organismes de grande taille comme les holothuries et les étoiles de mer, toujours présents sur les herbiers étudiés, mais en très faible densité. Par ailleurs, les prélèvements ont été effectués sur une profondeur de 10 cm et certains invertébrés fouisseurs ont ainsi pu être omis. Nous n'avons pas non plus considéré les foraminifères (très peu abondants sur les sites), groupe pour lequel il est difficile de savoir si un individu est vivant ou mort. Enfin, les épiphytes des feuilles des phanérogames n'ont pas été étudiés, dans la mesure où ils se sont révélés très peu nombreux; ce phénomène peut être relié à une vitesse de croissance des feuilles très rapide, comme observé pour la phanérogame *Thalassia testudinum* (C.F. BOUDOURESQUE, com. pers.). L'ensemble de ces limitations a vraisemblablement conduit à une sous-estimation dans nos résultats. Les 2 herbiers sont constitués de 32 espèces communes, soit 35% et 43% des espèces, respectivement à Tomo et à Téremba. D'une manière générale et à l'exception de *L. anatina*, les espèces principales de l'un des 2 sites, i.e. *Caulleriella sp.1*, *Tellina sp.1*, *Macoma sp.1*, *Scoloplos sp.2*, *A. scapha*, *G. tumidum*, *Amphiuridae* indét.1, *Paguridae* indét.1... sont présentes de façon plus discrète dans l'autre biotope; ceci pourrait signifier un assez large domaine d'extension de ces espèces dans les herbiers littoraux du sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie, avec toutefois des fortes densités et biomasses qui ne sont atteintes que dans certaines conditions de milieu.

Comme l'ont récemment signalé WARWICK & RUSWAHYUNI (1987) et ALONGI (1989, 1990), il est maintenant bien établi que la richesse spécifique et la densité de macrofaune sur les zones intertidales tropicales ne sont pas supérieures à celles trouvées à plus haute latitude. Malheureusement, les données permettant de conforter cette affirmation sont relativement rares. ALONGI (1989, 1990) a procédé à une revue des différents résultats disponibles en milieu tropical. Sur les 24 documents fournissant des estimations de richesse spécifique et de densité de macrofaune recensés par cet auteur, 19 traitent des plages de sable. Le nombre d'espèces et la densité trouvés sur la plage de Karikaté (3 espèces et 100 ind./m²) sont très faibles par rapport à ceux des plages tropicales (ANSELL *et al.*, 1972; DEXTER, 1974; THOMASSIN, 1978; ANSARI *et al.*, 1984; GRELET *et al.*, 1987) ou tempérées (McLACHLAN *et al.*, 1981; DEXTER, 1984). Seule DEXTER (1974, 1979) trouve d'aussi faibles densités sur certaines plages des côtes d'Amérique Centrale, pour un nombre d'espèces supérieur. Nous avons simplement étudié la partie médiolittorale de la plage; les organismes inféodés aux autres étages (hippidés, naticidés et amphipodes) n'ont donc pas été récoltés. Notre échantillonnage a par ailleurs été basé sur un seul transect. Cette technique peut conduire à une sous-estimation de la richesse spécifique et de la densité des peuplements, en raison de la distribution agrégative des organismes (McLACHLAN, 1983). La partie médiolittorale des plages tropicales est généralement caractérisée par un ou plusieurs crustacés inférieurs (isopodes et amphipodes) (TREVALLION *et al.*, 1970), représentant souvent le groupe numériquement dominant. Leur quasi-absence sur la plage de Karikaté pourrait être le fait du mode calme auquel elle est soumise, l'abondance des crustacés étant généralement plus élevée pour un fort hydrodynamisme (McLACHLAN, 1983). *Atactodea striata* et *Donax faba* sont couramment récoltés ensemble sur les plages intertidales de l'Indo-Pacifique (PICHON, 1962; BEU, 1972; PURCHON & PURCHON, 1981). En Nouvelle-Calédonie, *A. striata* est prépondérant sur l'ensemble des plages du littoral sud-ouest (cf. chapitre 2.1, 2^{ème} partie). GIBBS (1978) trouve une forte dominance d'*Atactodea glabrata* sur les plages des îlots coralliens de la Grande Barrière australienne. Toutefois, les *Donacidae* sont généralement plus abondants que les *Mesodesmatidae* sur les plages Indo-Pacifiques; ainsi, *A. striata* ne représente que 8% des individus sur les plages de la Mer Rouge (GRELET *et al.*, 1987) et 34.6% de la biomasse sur les plages de l'océan Indien (NARAYANAN & SIVADAS, 1986). La plage de sable présente une richesse spécifique, une densité et une biomasse bien inférieures à celles trouvées sur les substrats sablo-vaseux. Ce phénomène classique serait, d'après DEXTER (1979), le résultat de l'hydrodynamisme et du niveau bathymétrique supérieurs

sur la plage, conduisant à une plus forte instabilité du milieu d'une part, et un stress écologique plus intense, d'autre part. Toutefois, comme nous l'avons vu précédemment, la situation de notre échantillonnage a conduit à une sous-estimation du nombre total d'espèces trouvé.

Les densités relevées dans les herbiers intertidaux de Tomo et de Téremba, de l'ordre de 500 ind./m², sont très faibles comparées aux résultats de GRELET *et al.* (1987) (15000 ind./m²), en Mer Rouge, mais sont légèrement supérieurs à ceux que BROOM (1982b) a obtenu sur les vasières intertidales de Malaisie (120 et 480 ind./m²). Le peuplement de Tomo est dominé par le brachiopode *Lingula anatina*. En Nouvelle-Calédonie, cette espèce a été signalée par EMIG *et al.* (1978) dans la baie de Saint-Vincent, à quelques km de notre site. Nos densités maximales (jusqu'à 700 ind./m²) ont été rencontrées sur les secteurs de la plage dépourvus de végétation, composés de sables fins à moyens et à un niveau bathymétrique de +0.6 m. Ces résultats confirment donc les conclusions d'EMIG (1984) quant au type de substrat préférentiel pour cette espèce. A Téremba, les mollusques et les polychètes dominent le peuplement. BROOM (1982b) a mis en évidence la dominance des mollusques sur les vasières intertidales de Malaisie, les polychètes étant absents de ce milieu. Les polychètes sont toutefois, avec les crustacés, généralement dominants en milieu sablo-vaseux tropical (GRELET *et al.*, 1987; VARGAS, 1987; ALONGI, 1990). SWENNEN *et al.* (1982) ont observé une forte domination des crustacés sur les vasières intertidales du Surinam (Amérique du Sud). La quasi-absence de ce groupe dans les herbiers de Tomo et de Téremba est vraisemblablement le fait de la faible teneur en vase des substrats considérés.

En milieu tropical, les résultats de biomasse concernant des herbiers intertidaux sont très rares. De plus, l'intégration des données de la littérature est rendue difficile par le manque d'homogénéité des unités employées. Nous avons admis, comme CHARDY & CLAVIER (1988a), que le carbone représentait 40% du poids de matière sèche sans cendre, que 1 g de carbone était égal à 11.4 kcal et que 1 g de poids de matière sèche équivalait à 0.6 kcal. En ce qui concerne la biomasse du macrobenthos des herbiers intertidaux, nos principaux résultats sont l'équivalence entre biomasses végétales et animales d'une part, et la prépondérance des bivalves parmi le macrobenthos d'autre part. Les données disponibles montrent en effet dans les herbiers tropicaux un rapport biomasse animale/biomasse végétale très inférieur à 1. Sur l'atoll d'Aldabra (océan Indien), les herbiers mixtes (*Thalassodendron ciliatum*, *Cymodocea ciliata* et *Thalassia hemprichii*) présentent des biomasses végétales de 600 gPSSC/m² en moyenne, avec des maxima à 1700 gPSSC/m² (HUGHES & GAMBLE, 1974). Les biomasses animales, infé-

rieures à 30 gPSSC/m² avec toutefois quelques valeurs supérieures à 100 gPSSC/m², sont dominées par une faune vagile (crustacés, polychètes et échinodermes). Dans les herbiers intertidaux et subtidaux indonésiens, NIENHUIS *et al.* (1989) ont relevé des biomasses végétales très élevées, de l'ordre de 2000 gPSSC/m². Les herbiers d'*Enhalus acoroides* bordant les mangroves peuvent même, dans cette région, présenter des biomasses de 3500 gPSSC/m² (principalement de la biomasse souterraine), les biomasses de *Thalassia hemprichii* étant comprises entre 400 et 600 gPSSC/m². NIENHUIS *et al.* (1989) signalent par ailleurs des biomasses animales de 40 à 60 gPSSC/m², composées en majorité de porifères et d'holothuries. En milieu tempéré (Méditerranée), les herbiers de *Posidonia oceanica* sont caractérisés par des biomasses végétales et animales de l'ordre de 700 g et 15 gPSSC/m² respectivement (C.F. BOUDOURESQUE, com. pers.). L'ensemble de ces données prouve que les biomasses végétales trouvées dans les herbiers étudiés (16.58 g et 44.80 gPSSC/m² respectivement à Tomo et à Téremba) sont faibles. La valeur inférieure de l'herbier d'*Halodule spp.* serait le fait du rôle de pionnier joué par ces espèces (THOMASSIN, 1978; NIENHUIS *et al.*, 1989). Les biomasses végétales peu élevées permettent le maintien d'une faune sessile endogée à forte biomasse, dans notre cas les bivalves *G. tumidum* et *A. scapha*.

Sur les vasières intertidales dépourvues de végétation de Malaisie, BROOM (1982b) trouve des biomasses animales de 37 et 57 gPSSC/m², constituées à plus de 80% par le bivalve *Anadara granosa*. Les bivalves *Arciidae* sont pondéralement dominants sur les vasières tropicales d'Asie du sud-est (BROOM, 1985), d'Amérique centrale (SQUIRES *et al.*, 1973; BORRERO, 1986) et d'Afrique (ALTENBURG *et al.*, 1982) et l'on peut penser que des biomasses telles que celles obtenues par BROOM (1982b) ne sont pas rares. En milieu tempéré, BEUKEMA (1976) a mis en évidence des biomasses animales de l'ordre de 30 gPSSC/m² sur les substrats intertidaux vaseux bordant la Mer de Wadden, avec des valeurs extrêmes de 200 gPSSC/m² dans les bancs de moules. HIBBERT (1976) a relevé des valeurs de 190 gPSSC/m² pour des biotopes vaseux du sud de l'Angleterre dominés par les bivalves (*Cerastoderma edule* principalement) et les polychètes. Sur les milieux vaseux dépourvus de végétation, les bivalves représentent donc de manière générale le groupe pondéralement dominant. Nos résultats montrent que la dominance des bivalves peut aussi s'exercer dans les herbiers de phanérogames dont la biomasse n'est pas trop importante. CHARDY & CLAVIER (1988b) ont estimé à 24 gPSSC/m² la biomasse moyenne du macrobenthos du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Ces auteurs, après examen des données de la littérature concernant les milieux côtiers tropicaux, concluent à la forte richesse des fonds meubles du lagon de Nouvelle-Calédonie ("...the biomass of the New

Caledonian lagoon is among the higher recorded tropical zone values..."). Les biomasses enregistrées à Térémba et dans une moindre mesure à Tomo sont donc parmi les plus fortes valeurs citées dans la littérature, bien qu'elles se réfèrent à de très petites superficies.

Comme le signalent MAURER *et al.* (1979), de nombreux problèmes se posent lors de la classification des organismes benthiques en catégories trophiques exclusives. Beaucoup d'invertébrés sont en effet susceptibles de présenter plusieurs modes d'utilisation des ressources, en fonction de la nourriture disponible ou à diverses périodes de leur existence. Les difficultés sont accrues pour les organismes tropicaux, d'une part en raison de déterminations taxinomiques souvent incertaines, et, d'autre part, du fait d'un manque important de données de biologie. Pour les polychètes, nous nous sommes basés sur la distinction simple entre errants-carnivores et sédentaires-dépositives. Comme l'on montré FAUCHALD & JUMARS (1979), ce schéma simpliste ne correspond que très grossièrement à la réalité. A propos des bivalves, la discrimination entre suspensivores et dépositives peut être basée sur le type de nourriture ingéré : les particules en suspension dans la colonne d'eau pour les suspensivores et les particules sédimentées pour les dépositives. Cette séparation classique est toutefois mieux adaptée à la distinction entre espèces épigées et espèces endogées qu'à la distinction entre plusieurs espèces endogées. De nombreux auteurs, dont MORTON (1960) et REID (1971), ont en effet relevé la similarité de la nourriture ingérée par les suspensivores endogés et les dépositives. REID (1971) suggère que la méthode permettant de séparer de façon fiable les suspensivores et les dépositives doit être basée à la fois sur le comportement des siphons, les mécanismes palléaux d'égestion des particules et les processus gastriques. Cette technique nécessite donc un travail important sur chaque espèce, irréalisable dans le cas d'une étude sur les peuplements macrobenthiques. Le critère de séparation que nous avons utilisé est la présence ou l'absence d'activité dans la recherche de la nourriture. Nous nous sommes pour cela basés sur l'existence de longs siphons, cette adaptation morphologique ayant été bien développée par les bivalves du groupe des *Tellinacea*, reconnus dans leur grande majorité comme dépositives. Les 2 principaux bivalves rencontrés dans les herbiers, *G. tumidum* et *A. scapha*, présentent de très courts siphons et nous avons admis qu'ils se nourrissent "passivement" des particules en suspension à l'interface eau-sédiment lors des hautes mers. Ils ont donc été classés comme suspensivores, BROOM (1982b, 1985) ayant toutefois défini *Anadara granosa*, et plus généralement l'ensemble des *Arciidae*, comme des dépositives facultatifs. Le fait de classer *A. scapha* comme un dépositif aurait modifié nos résultats globaux. Toutefois, les conclusions concernant les variations temporelles n'auraient pas été affectées, dans la mesure où elles intègrent simplement les comparaisons en-

tre les diverses périodes de l'année. En conclusion, de nombreuses erreurs sont sûrement intervenues dans la classification des organismes en catégories trophiques. Nous avons toutefois admis un pourcentage d'erreur identique dans chacun des groupes, ne modifiant pas de façon significative les résultats obtenus.

De nombreux auteurs (SANDERS, 1958; RHOADS & YOUNG, 1970; BLOOM *et al.*, 1972; ALLER & DODGE, 1974; THOMASSIN, 1978; VARGAS, 1987) ont mis en évidence la prépondérance des déposivores et des suspensivores dans les sédiments vaseux et sableux, respectivement. Dans leur hypothèse de l'ammensalisme entre ces deux groupes trophiques, RHOADS & YOUNG (1970) supposent que la resuspension du sédiment produite par l'activité des déposivores inhibe les suspensivores, du fait du colmatage de leurs mécanismes de filtration. L'ensemble des résultats ayant conduit à ces théories ont été basés sur des mesures de densité. Dans l'herbier de Téremba, pour une teneur en vase de l'ordre de 19%, les déposivores sont numériquement dominants. A Tomo, le sédiment est composé de 5% de vase et le groupe des suspensivores est le mieux représenté dans l'herbier. Les suspensivores montrent aussi une richesse spécifique et une densité plus élevées à Tomo qu'à Téremba. Nos résultats sont donc en accord avec les théories précédemment citées. Toutefois, si l'on ne tient pas compte à Tomo du brachiopode *L. anatina*, les déposivores dominent le peuplement. *L. anatina* se rencontre en fortes densités sur des zones localisées de l'herbier, pauvres en espèces. Sur les autres secteurs, les déposivores sont les plus abondants, malgré le faible envasement du substrat. En ce qui concerne la biomasse, les suspensivores sont fortement dominants dans les deux herbiers. CHARDY & CLAVIER (1988b) ont mis en évidence la prédominance des suspensivores dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, pour des fonds peu, moyennement, ou fortement envasés. Ils signalent toutefois la prépondérance dans le lagon des suspensivores épigés, plus indépendants vis-à-vis des teneurs en vases que les espèces endogées. La biomasse plus élevée des déposivores a été notée par BROOM (1982b) sur les vasières de Malaisie. La contradiction apparente avec nos résultats de Téremba s'explique facilement, cet auteur ayant en effet considéré les *Archiidae* comme des déposivores alors que nous les avons, pour notre part, définis comme suspensivores.

Parmi les résultats de notre étude, figure l'absence de changement temporel et plus particulièrement de saisonnalité en ce qui concerne la richesse spécifique, la densité et la biomasse des groupes zoologiques et des groupes trophiques des peuplements des herbiers. En milieu tropical, les études traitant des variations temporelles du macrobenthos sont rares. Dans les régions

soumises à l'influence de la mousson, les profondes modifications de la granulométrie des substrats et/ou les baisses de la salinité provoquées par les pluies torrentielles se traduisent par une diminution de la richesse spécifique et de la densité de la macrofaune (ANSELL *et al.*, 1972; ACHUTHANKUTTY *et al.*, 1978; ANSARI *et al.*, 1986). Dans d'autres régions où l'érosion n'est pas le résultat principal des pluies saisonnières, la réponse de la faune intervient au niveau de chaque espèce et la réponse globale de la communauté dépend à la fois de l'intensité, de la durée et de la période d'arrivée des perturbations (ALONGI, 1990). En Malaisie, BROOM (1982b) a attribué la saisonnalité observée dans les peuplements au synchronisme de la ponte des espèces principales, cet auteur concluant au rôle de déclencheur joué par la baisse de la salinité. Au Costa-Rica, pour un milieu similaire, la saisonnalité dans les densités de macrofaune observée par VARGAS (1987) est due essentiellement aux variations de l'abondance des 4 espèces principales du peuplement, par suite de leur reproduction. Nos résultats sont donc en désaccord avec ceux précédemment cités. Les peuplements de Tomo et de Tèremba sont caractérisés par une richesse spécifique, une densité et une biomasse constantes au cours de l'année. A l'exception du polychète *Caulleriella sp.1* dont l'abondance est maximale durant l'été, les effectifs des espèces principales ne varient pas significativement pendant l'année. Une reproduction étalée a été montrée pour les bivalves *G. tumidum* et *A. scapha*, avec toutefois une activité sexuelle plus intense durant la saison chaude (cf. chapitre 1.2, 2^{ème} partie). En fait, cette activité ne s'accompagne pas d'un recrutement plus important et nous avons admis un comportement similaire des autres espèces principales pour expliquer l'absence de variation significative de leurs effectifs. L'absence de période de fort recrutement conduit au maintien de la structure trophique, à l'inverse de ce qui est généralement observé en milieu tempéré (BACHELET, 1981). Les espèces secondaires, elles, se succèdent au cours de l'année mais cette succession ne modifie pas les différents modes d'utilisation des ressources dans les peuplements.

Pour RIDDLE *et al.* (1990), les deux hypothèses majeures permettant d'expliquer l'absence de saisonnalité au niveau des peuplements benthiques tropicaux sont (1) une disponibilité de nourriture constante au cours de l'année et (2) des organismes non limités par la nourriture. Nous n'avons pas mis en évidence de variation significative dans les teneurs en chlorophylle microphytobenthique (cf. 1^{ère} partie), nourriture principale des suspensivores après sa remise en suspension et des déposivores. Dans le lagon sud-ouest, ROUGERIE (1986) a aussi montré l'absence de saisonnalité des teneurs en phytoplancton. La matière organique du sédiment ne présente pas non plus de variation temporelle. Par ailleurs, la constance de la biomasse des principales phanérogames a été remarquée. Les communautés végétales fournissent alors un habitat

relativement stable à la macrofaune. Les communautés animales associées reçoivent ainsi une quantité constante de carbone organique dérivé des macrophytes (DUARTE, 1989). L'ensemble de ces points favorise donc le maintien des populations animales à un niveau constant au cours de l'année, dans la mesure où les effets de la prédation sont nuancés par une activité reproductrice étalée. Toutefois, une condition nécessaire à l'absence de saisonnalité est la résistance des espèces principales, d'une part aux fortes températures relevées l'été sur la zone exondable et, d'autre part, aux faibles salinités observées lors des périodes de pluie abondante. Nous ne possédons pas de donnée concernant la résistance des organismes étudiés aux hautes températures. EMIG (1984) et DAVENPORT & WONG (1986) signalent respectivement l'heuryhalinité de *L. anatina* et des bivalves *Arciidae*. *G. tumidum* a été rencontré en quantité importante au niveau de l'estuaire de la Dumbéa (cf. chapitre 2.1, 2^{ème} partie). Ces différents points prouvent la relative indifférence des espèces principales des peuplements vis-à-vis de la dessalure du milieu, jusqu'à un certain seuil. A Tomo et à Téremba, nous avons montré la constance de la structure sédimentaire au cours de l'année. Ce fait nous paraît aussi important pour expliquer la stabilité temporelle des peuplements.

L'absence de saisonnalité n'implique pas obligatoirement le maintien des populations, notamment dans les régions tropicales soumises à l'influence de brusques et violents phénomènes climatiques comme les cyclones. Ainsi, en Australie, les peuplements macrobenthiques lagunaires ont montré un changement de leur composition après le passage du cyclone Winifred (RIDDLE, 1988), alors qu'ils ne présentent pas de saisonnalité (RIDDLE *et al.*, 1990). RIDDLE (1988) a toutefois mis en évidence la forte liaison existant entre les modifications et le rétablissement à la fois des communautés benthiques et de la granulométrie du substrat. A Tomo, nous n'avons pas montré de changements dans la granulométrie des substrats au cours de l'année et plus particulièrement après le passage du cyclone Lili. L'absence de modification dans la structure de la communauté est donc moins étonnante.

En ce qui concerne les flux d'énergie au sein des peuplements étudiés, le résultat principal est le rôle du compartiment microphytobenthique en tant que moteur énergétique du système, l'apport des macrophytes étant comparativement peu important. Pour le benthos du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, CHARDY & CLAVIER (1988b) ont montré l'équivalence entre les apports dûs, d'une part aux macrophytes et, d'autre part, aux microphytes. Toutefois, pour la construction de leur modèle, ces auteurs se sont référés aux biomasses microphytobenthiques d'un atoll polynésien (Tikehau). Or, le lagon de cet atoll se singularise bien de celui du

sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie, du fait notamment de l'absence d'apports terrigènes (R. LEBORGNE, com. pers.; B. THOMASSIN, com. pers.). Les valeurs rencontrées dans le lagon sud-ouest et, en conséquence, la part d'énergie due aux microphytes, seraient en fait supérieures à celles de l'atoll (J. CLAVIER, com. pers.; B. THOMASSIN, com. pers.). CHARDY & CLAVIER (1988b) ont aussi mis en évidence au niveau du compartiment benthique le rôle de moteur joué par la matière organique particulaire sédimentant sur le fond. Ces auteurs ont alors envisagé l'existence d'une exportation de matériel depuis la frange côtière vers le milieu lagonaire. Nos résultats sont parfaitement en accord avec leur hypothèse. A Téremba, il existe une forte exportation de matériel (environ 270 gC/m²/an) vers les zones lagonaires. A Tomo, l'exportation existe mais en quantité moindre (187 gC/m²/an), en raison d'une plus faible production microphytobenthique. Par ailleurs, nous avons considéré les herbiers comme des systèmes fermés alors que des apports d'énergie en provenance de la zone terrestre et/ou des mangroves se produisent vraisemblablement sur les sites. Dans ce cas, une exportation d'une même quantité de matière vers le lagon serait nécessaire au maintien de l'équilibre et nos résultats seraient alors sous-estimés. Le macrozoobenthos intervient de façon négligeable dans le fonctionnement global du système. La production de *G. tumidum* et d'*A. scapha* est faible. Ces espèces accumulent d'importantes quantités de biomasse non disponibles pour les niveaux trophiques supérieurs (excepté l'Homme). Elles peuvent à ce titre être considérées comme des "impasses biologiques", ayant toutefois un rôle important au niveau de la stabilité biotique du milieu.

CONCLUSION GENERALE

Notre étude a concerné les bivalves des substrats meubles sur la côte du sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie. Trois espèces, *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* et *Anadara scapha* ont plus particulièrement retenu notre attention. Ces espèces ont présenté par le passé un intérêt notable pour l'alimentation des populations mélanésiennes mais elles ne font plus qu'occasionnellement l'objet d'une pêche à pied récréative aux basses-mers. La finalité de nos travaux a été de définir et d'orienter, pour ces bivalves, les premiers termes d'une mise en exploitation rationnelle des stocks.

Nous nous sommes attachés en priorité à acquérir des connaissances biologiques et écologiques sur les espèces étudiées. La biologie présente en effet des implications directes dans les problèmes d'exploitation. L'écologie, et plus particulièrement l'influence de l'environnement sur la distribution des organismes, est importante à considérer dans le cas d'espèces pouvant faire l'objet d'élevage semi-extensif.

Parallèlement, le suivi des peuplements macrobenthiques associés aux espèces "cibles" a permis, d'une part de préciser les relations biotiques qu'elles entretiennent avec les autres organismes benthiques et, d'autre part, d'évaluer leur rôles respectifs dans le fonctionnement global des écosystèmes littoraux.

1.- Il a été montré qu'*A. striata* et *G. tumidum* sont des bivalves gonochoriques, aptes à se reproduire à une taille de 20 mm (soit 2 ans d'âge relatif pour *G. tumidum*). *A. scapha* est mature à une longueur similaire (22 mm, soit un âge de 1.5 années), mais montre un hermaphroditisme successif protandre. Comme la majorité des bivalves tropicaux, *A. striata* et *G. tumidum* ont une activité sexuelle pratiquement continue au cours de l'année; celle-ci se traduit par une succession de pontes partielles et par un constant et faible recrutement de juvéniles. La disponibilité constante de la nourriture pourrait être l'un des principaux facteurs permettant l'existence d'une telle activité sexuelle. La reproduction d'*A. scapha* est plus cyclique, avec une activité maximale en saison chaude et une courte période de repos sexuel en saison fraîche. La ponte la plus massive se produit en janvier mais des pontes partielles interviennent d'octobre à mars. Pour les trois espèces, l'activité sexuelle maximale est observée en saison chaude de telle sorte que nous avons conclu au rôle prépondérant joué par la température sur leur cycle sexuel. Le fait qu'il existe des pontes toute l'année montre que la gamétogénèse est aussi influencée, soit par d'autres paramètres de l'environnement, soit par des facteurs endogènes encore méconnus propres à chaque espèce.

2.- La croissance et la mortalité d'*A. striata* n'ont pas été estimées dans ce travail. La croissance de *G. tumidum* est relativement lente et se maintient à un taux constant au cours de l'année. Ce dernier phénomène n'est pas étonnant compte-tenu de l'activité sexuelle prolongée du bivalve. La croissance d'*A. scapha* est lente mais, à la différence de *G. tumidum*, elle montre une variation saisonnière plus marquée. Celle-ci se traduit par un accroissement plus rapide en saison fraîche, lors de la période de repos sexuel. Les stries d'arrêt de croissance bien visibles sur les coquilles sont vraisemblablement formées en début de saison chaude, lors de la reprise de l'activité sexuelle. La formation des stries n'intervient toutefois pas pour l'ensemble des individus, à chaque saison de reproduction. La longévité des deux espèces est de l'ordre de 7 à 8 ans, mais l'accroissement annuel est très faible après 5 ans environ. Sur les sites de Tomo et de Téremba, les mortalités naturelles de *G. tumidum* et d'*A. scapha* sont élevées, de l'ordre de 1.23 an⁻¹ et 1.17 an⁻¹ respectivement.

3.- En ce qui concerne la distribution des bivalves, *A. striata* est exclusivement trouvé sur la partie médiolittorale des plages de sable découvrant lors de chaque basse mer. Les densités et les biomasses maximales sont observées dans des sédiments comportant environ 75% de

particules de taille comprise entre 2.5 et 0.5 mm et 8% de particules de taille supérieure à 2.5 mm. Les populations sont composées en majorité d'individus jeunes et la structure démographique est similaire sur l'ensemble des plages du sud-ouest.

Sur le littoral sud-ouest de la "Grande Terre", *G. tumidum* est préférentiellement rencontré en agrégats comportant jusqu'à 6 ind./0.5 m². Les densités et les biomasses maximales sont mises en évidence sur des substrats situés dans l'Etage infralittoral supérieur, découvrant lors des basses mers de grandes mortes-eaux. La granulométrie intervient peu sur la répartition de l'espèce qui peut alors être définie comme ubiquiste, du moins à l'état adulte; une teneur en vase supérieure à 20% semble toutefois limitante pour sa répartition (peut-être en raison du colmatage des branchies par les particules fines), ce qui la restreint aux sables-vaseux. Les jeunes montrent des exigences plus strictes quand à la bathymétrie et à l'envasement des substrats; ils sont en effet rencontrés à des niveaux bathymétriques inférieurs dans des sédiments comportant 5% de vase, et une émigration passive de leur part vers l'habitat des adultes, liée à l'hydrodynamisme, est suggérée.

Sur la côte sud-ouest, *A. scapha* est plutôt rencontré en agrégats de moins de 3 ou plus de 7 ind./0.5 m². *A. scapha* est inféodé à la limite inférieure du domaine intertidal, sur des substrats découvrant seulement lors des basses mers de vives-eaux. Les densités et les biomasses maximales sont trouvées dans des sédiments fins, comportant 20% de vase et 40% de particules de tailles comprises entre 0.5 et 0.063 mm. Les sédiments présentent aussi une fraction grossière, nécessaire à la fixation de l'animal par un byssus. Les jeunes d'*A. scapha* sont rencontrés à un niveau bathymétrique inférieur dans des sédiments moins vaseux, et leur migration active vers l'habitat des adultes est vraisemblable.

4.- La longueur totale des plages de sable de la côte sud-ouest de la "Grande Terre" est de 46.5 km. La biomasse exploitable du stock d'*A. striata*, évaluée à partir d'un échantillonnage aléatoire simple portant sur 50 unités d'échantillonnage, est de 3.2 tonnes. En considérant une taille de capture de 24 mm et une densité de bivalves suffisante pour attirer d'éventuels pêcheurs, la biomasse potentiellement exploitable serait de 500 kg. Cette faible valeur est le fait, d'une part de la faible longueur de plage du littoral et, d'autre part, des poids individuels peu élevés d'*A. striata*. Dans l'état actuel de nos connaissances, *A. striata* ne présente donc un intérêt que pour la pêche récréative.

La superficie des substrats potentiels à *G. tumidum* et à *A. scapha* a été estimée à 9.85 km² sur le littoral sud-ouest de la "Grande Terre". Les biomasses de la fraction vulnérable des populations, calculées à partir d'un échantillonnage aléatoire simple portant sur 100 unités d'échantillonnage, sont respectivement de 270 et 418 tonnes pour *G. tumidum* et *A. scapha*. Ces deux espèces représentent environ 70% de la biomasse totale des bivalves comestibles sur les substrats meubles sablo-vaseux du littoral sud-ouest. Les biomasses sont du même ordre de grandeur que celles estimés en milieu tropical pour d'autres bivalves, si l'on considère une surface similaire de substrat. Pour une taille de capture de 28 mm et un seuil de rentabilité de 6 ind/0.5 m², le stock potentiellement exploitable de *G. tumidum* est de 150 tonnes. La production globale annuelle du stock est de 66 tonnes, pour une taille de capture de 25 mm et un effort de pêche élevé. Le stock potentiellement exploitable d'*A. scapha* est de 250 tonnes, si l'on considère une taille de capture de 32 mm et un seuil de rentabilité de 6 ind./0.5 m². La production globale annuelle du stock est de 98 tonnes, pour une taille de capture de 30 mm et un effort de pêche élevé. Malgré une faible valeur marchande, *G. tumidum* et *A. scapha* constituent donc actuellement une ressource locale de valeur certaine. Les stocks sont capables de supporter une exploitation artisanale qui devrait couvrir les besoins du marché local. Ils comportent néanmoins une importante biomasse accumulée qui sera la cible prioritaire d'éventuels exploitants, et la production à l'équilibre d'une pêcherie sera très inférieure à la capture initiale.

5.- D'une manière générale, les plages de la côte sud-ouest sont homogènes sur le plan géomorphologique. Elles présentent en effet une largeur inférieure à 10 m, une pente de 5 à 8% et un hydrodynamisme faible ou moyen. Sur la plage de Karikaté, les teneurs en chlorophylle microphytobenthique et en matière organique du sédiment sont stables au cours de l'année. La structure sédimentaire présente quelques variations temporelles se traduisant par des modifications de la densité du peuplement, en raison des variations de la densité des juvéniles d'*A. striata*, l'espèce numériquement et pondéralement dominante. Toutefois, le peuplement de la plage est caractérisé par une richesse spécifique et une biomasse stables toute l'année. Compte tenu de l'homogénéité des plages rencontrées sur le littoral, nous avons admis que la prédominance d'*A. striata* est générale sur les plages médiolittorales du sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie.

Dans les herbiers de Tomo et de Téremba, *G. tumidum* et *A. scapha* sont les espèces animales pondéralement dominantes tout au long de l'année. Les peuplements des herbiers sont caractérisés par une remarquable stabilité de structure et de fonctionnement, même lors des périodes de températures élevées et/ou de pluies abondantes. Les structures sédimentaires restent

stables au cours de l'année, tout comme les teneurs en chlorophylle microphytobenthique et en matière organique du sédiment. *G. tumidum* et *A. scapha* sont des espèces peu productives, leurs productions annuelles étant respectivement de 2.69 gPSSC/m² et 8.34 gPSSC/m² et le P/B annuel de 0.3. Bien que leurs biomasses soient importantes, ces espèces interviennent peu dans le fonctionnement global des herbiers dont les microphytes sont le moteur énergétique. Les deux systèmes littoraux étudiés sont globalement excédentaires en énergie et une exportation de matériel organique vers le lagon de l'ordre de 190 gC/m²/an pour Tomo et de 270 gC/m²/an pour Térémba a été estimée, soit, pour l'ensemble des herbiers, une exportation globale annuelle de 6 tonnes de carbone à Tomo et de 24 tonnes de carbone à Térémba.

En résumé, ce mémoire est une contribution à la connaissance de l'écologie et la biologie de bivalves utilisés comme nourriture dans de nombreux pays de l'Indo-Pacifique. L'étude de la dynamique des peuplements macrobenthiques a permis de dégager un certain nombre de considérations théoriques qui devront être vérifiées par d'autres travaux. Plus localement, les recherches ont mis en évidence des stocks de bivalves importants qui représentent une ressource locale substantielle. Il convient maintenant aux Autorités compétentes, à la lumière des résultats fournis, de statuer sur l'opportunité d'une mise en exploitation rationnelle de ces stocks. Sur un plan théorique, les modèles schématisés de fonctionnement ont montré l'importance de deux sites particuliers de la zone littorale en tant que sources d'énergie pour le lagon. Les résultats obtenus à Tomo et à Térémba ne peuvent être extrapolés à l'ensemble du domaine côtier. Toutefois, de nombreux prélèvements complémentaires portant sur la zone intertidale sud-ouest ont été effectués durant nos travaux. Leur exploitation dépasse le cadre de cette thèse. Les informations obtenues fourniront, dans la mesure où elles pourront être traitées, une connaissance plus générale sur l'écologie du macrobenthos littoral de la Nouvelle-Calédonie et sur le rôle de la frange côtière dans le fonctionnement du milieu lagonaire.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anonyme, 1990. Statistiques des pêches maritimes et de l'aquaculture (1990). *Serv. Territorial Marine Marchande Pêches Mar.*, Nouvelle-Calédonie, 13 p.
- ABBOTT, R.T., DANCE, S.P., 1986. Compendium of seashells. *American Malacologists, INC*, Melbourne, Florida, 411 p.
- ACHUTHANKUTTY, C.T., STIRLING, A., NAIR, S., LOKA BHARATHI, P.A., MENEZES, M.R., 1978. Sandy beaches at Baina, Goa : its ecology and production. *Indian J. Mar. Sci.*, 7 : 23-29.
- ALAGARSWAMI, K., 1965. On pearl formation in the venerid bivalve *Gafrarium tumidum* Röding. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 7(2) : 345-347.
- ALAGARSWAMI, K., 1966. Studies on some aspects of biology of the wedge-clam, *Donax faba* Gmelin from mandapam coast in the gulf of Mannar. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 8(1) : 56-75.
- ALLER, R.C., DODGE, R.E., 1974. Animal-sediment relations in a tropical lagoon, Discovery bay, Jamaica. *J. Mar. Res.*, 32 : 209-323.
- ALONGI, D., 1989. Ecology of tropical soft-bottom benthos : a review with emphasis on emerging concepts. *Rev. Biol. Trop.*, 37(1) : 85-100.
- ALONGI, D., 1990. The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 28 : 381-496.
- ALTENBURG, W., ENGELMOER, M., MES, R., PIERSMA, T., 1982. Wintering waders on the banc d'Arguin, Mauritania. Report of the Netherlands ornithological Mauritanian expedition 1980. *Stichting Veth tot Steun aan Waddenonderzoek, Leiden* : 1-283.
- ANSARI, Z.A., INGOLE, B.S., PARULEKAR, A.H., 1984. Macrofauna and meiofauna of two sandy beaches at Mombasa, Kenya. *Indian J. Mar. Sci.*, 13 : 187-189.
- ANSARI, Z.A., INGOLE, B.S., BANERJEE, G., PARULEKAR, A.H., 1986. Spatial and temporal changes in benthic macrofauna from Mandovi & Zuari estuaries of Goa, west coast of India. *Indian J. Mar. Sci.*, 15 : 223-229.
- ANSELL, A.D., 1983a. Species of *Donax* from Hong Kong : morphology, distribution, behavior, and metabolism. *Proceed. 11th Intern. Workshop on the malacofauna of Hong Kong*, B. Morton and D. Dudgeon eds., Hong Kong Univ. Press.
- ANSELL, A.D., 1983b. The biology of the genus *Donax*. In : *Sandy beaches as ecosystems*. A. McLachlan and T. Erasmus eds., Junk, The Hague : 607-635.
- ANSELL, A.D., BODOY, A., 1979. Comparison of events in the seasonal cycle for *Donax vittatus* and *Donax trunculus*. *Proc. 13th eur. mar. biol. Symp.* E. Naylor and R.G. Hartnoll eds., Oxford, Pergamon Press : 191-198.
- ANSELL, A.D., SIVADAS, P., NARAYANAN, B., SANKARANARAYANAN, V.N., TREVALLION, A., 1972. The ecology of two sandy beaches in south west India. I. seasonal changes in physical and chemical factors, and in the macrofauna. *Mar. Biol.*, 17 : 38-62.

- BACCI, G., 1951. Ermafroditismo ed intersessualita nei Gastropodi e Lamellibranchi. *Arch. Zool. Ital.*, Suppl. 7: 57-151.
- BACHELET, G., 1980. Growth and recruitment of the Tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde estuary (SW France). *Mar. Biol.*, 59 : 105-117.
- BACHELET, G., 1981. Données préliminaires sur l'organisation trophique d'un peuplement benthique marin. *Vie & Milieu*, 31(3-4) : 205-213.
- BAISSAC, J. de B., LUBET, P.E., MICHEL, C.M., 1962. Les biocoenoses benthiques littorales de l'île Maurice. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, 25 : 253-291.
- BALSAUX, F., 1988. Etude de la reproduction du bivalve pectinidé *Bractechlamys vexillum* dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. D.E.A., Univ. Bordeaux I, 24 p.
- BALTZER, F., TRESCASES, J.J., 1971. Erosion, transport et sédimentation liés aux cyclones tropicaux dans les massifs d'ultrabasites de Nouvelle-Calédonie. Première approche du bilan général de l'érosion et de la sédimentation sur péridotite en zone tropicale. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, 3(2) : 221-244.
- BEN MOUSSA, H., VIOLLIER, M., BELSHER, T., 1989. Télédétection des algues macrophytes de l'archipel de Molène (France). Radiométrie de terrain et application aux données du satellite SPOT. *Int. J. Remote Sensing*, 10(1) : 53-69.
- BENZECRI, J.P. et coll., 1973. L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris, Bruxelles, Montréal, 619 p.
- BEU, A.G., 1972. Genera of the bivalve family Mesodesmatidae, with comments on some australasian species. *J. Malac. Soc. Aust.*, 2 : 113-131.
- BEU, A.G., ROOU-SCHULING, L.A. de R, 1982. Subgeneric classification of New Zealand and Australian species of *Paphies* Lesson (Bivalvia : Mesodesmatidae), and names for the two species of tuatua in New Zealand. *New Zeal. J. Zool.*, 9 : 211-230.
- BEUKEMA, J.J., 1976. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the dutch Wadden sea. *Neth. J. Sea Res.*, 10(2) : 236-261.
- BEVERTON, R.J.H., HOLT, S.J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *U.K. Minist. Agric. Fish., Fish. Invest. (sér. 2)*, 19 : 533 p.
- BHATTACHARYA, C.G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23 : 115-129.
- BINET, D., GABORIT, M., DESSIER, A., ROUX, M., 1972. Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. II. Analyse des correspondances. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 10 : 125-137.
- BLASCO, F., 1991. Les mangroves. *La Recherche*, 231 : 444-453.
- BLOOM, S.A., SIMON, J.L., HUNTER, V.D., 1972. Animal-sediment relations in community analysis of a Florida estuary. *Mar. Biol.*, 13 : 43-56.

- BODOY, A., 1982. Croissance saisonnière du bivalve *Donax trunculus* (L.) en Méditerranée nord-occidentale (France). *Malacologia*, 22(1/2) : 353-358.
- BODOY, A., GEAIRON, P., 1988. L'élevage de l'huître creuse à Marennes-Oléron en 1987 : estimation des stocks cultivés. *Rapport interne IFREMER, DRV-88-011-RA/TREM*, 35 p.
- BOONRUANG, P., JANEKARN, V., 1983. Distribution, density, biomass, and population bionomics of *Anadara granosa* (L.) in relation to environmental factors at Sapum bay on the east coast of Phuket island. *Thai Fish. Gaz.*, 36 : 461-468.
- BORRERO, F.J., 1986. The collection of early juveniles of *Anadara* spp. as a potential source of seed for culturing mangrove cockles on the pacific coast of Colombia. *Aquaculture*, 59: 61-69.
- BOUCHER, G., CLAVIER, J., 1990. Contribution of benthic biomass to overall metabolism in New Caledonia lagoon sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 64 : 271-280.
- BOUCHET, P., 1979. Combien y a-t-il d'espèces de Mollusques en Nouvelle-Calédonie. *Rossiniana*, 3 : 12-13.
- BOUR, W., GOHIN, F., BOUCHET, P., 1982. Croissance et mortalité naturelle des trocas (*Trochus niloticus* L.) de Nouvelle-Calédonie (Mollusca, Gastropoda). *Haliotis*, 12 : 71-90.
- BOUR, W., 1988. Biologie, écologie, exploitation et gestion rationnelle des trocas (*Trochus niloticus* Linn.) de Nouvelle-Calédonie. Thèse Doct., Univ. Montpellier, 192 p.
- BOUR, W., LOUBERSAC, L., RUAL, P., 1988. Thematic mapping of reefs by processing of simulated SPOT satellite data : application to the *Trochus niloticus* biotope on Tetembia reef (New Caledonia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34 : 243-249.
- BOURRET, P., 1968. Prospection ostreicole de la côte ouest de Nouvelle-Calédonie. *Rapp. Interne ORSTOM*, 143 p.
- BROOM, M.J., 1982a. Analysis of the growth of *Anadara granosa* (Bivalvia : Arcidae) in natural, artificially seeded and experimental populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9 : 69-79.
- BROOM, M.J., 1982b. Structure and seasonality in a Malaysian mudflat community. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 15 : 135-150.
- BROOM, M.J., 1983a. Gonad development and spawning in *Anadara granosa* (L.)(Bivalvia: Arcidae). *Aquaculture*, 30: 211-219.
- BROOM, M.J., 1983b. Mortality and production in natural, artificially-seeded and experimental populations of *Anadara granosa* (Bivalvia : Arcidae). *Oecologia* (Berlin), 58 : 389-397.
- BROOM, M.J., 1985. The biology and culture of marine bivalve molluscs of the genus *Anadara*. *ICLARM Studies and Reviews*, 12 : 37 p.
- BUESTEL, D., THOMASSIN, B., MINGANT, C., 1986. Prospection "Pectinidés" (Mollusques bivalves) dans le lagon SW de Nouvelle-Calédonie (région de Nouméa). Rapport de la mission CORDET 1983, 69 p.
- CABIOCH, G., 1988. Récifs frangeants de Nouvelle-Calédonie (Pacifique sud-ouest). Structure interne et influences de l'eustatisme et de la néotectonique. *Pub. Univ. Provence*, 291 p. + 25 pl.

- CASSIE, R.M., 1955. Population studies on the Toheroa, *Amphidesma ventricosum* Gray (Eulamellibranchiata). *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 6 : 348-391.
- CASTRO, M., ERSINI, K., 1988. Comparison of two length-frequency based packages for estimating growth and mortality parameters using simulated samples with varying recruitment patterns. *Fish. Bull.*, 86(4) : 645-653.
- CHAMLEY, H., 1966. Guide des techniques du laboratoire de géologie marine de Luminy. *Doc. Univ. Marseille-Luminy*, 198 p.
- CHARDY, P., CLAVIER, J., 1988a. Biomass and trophic structure of the macrobenthos in the south-west lagoon of New Caledonia. *Mar. Biol.*, 99 : 195-202.
- CHARDY, P., CLAVIER, J., 1988b. An attempt to estimate the carbon budget for the SW lagoon of New Caledonia. *Proc. 6th int. Coral Reef Symp., Townsville, 8-12 Aug. 1988.*
- CHARDY, P., CHEVILLON, C., CLAVIER, J., 1988. Major benthic communities of the south-west lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs*, 7 : 69-75.
- CHARDY, P., CLAVIER, J., GERARD, P., LABOUTE, P., MARTIN, A., RICHER de FORGES, B., 1987. Etude quantitative des fonds meubles du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Liste taxonomique, densités et biomasses. *Rapp. sci. tech., Sci. Mer, Biol. mar.*, ORSTOM Nouméa, 44 : 81 p.
- CHARPY, L., CHARPY-ROUBAUD, C.J., 1990. Trophic structure and productivity of the lagoonal communities of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago, French Polynesia). *Hydrobiologia*, 207 : 43-52.
- CHARPY-ROUBAUD, C.J., 1966. Le microphytobenthos du lagon de Tikehau (archipel des Tuamotu, Polynésie Française) : I. Biomasse (premiers résultats). *Notes et Doc. d'Océanographie*, ORSTOM, 28 : 1-49.
- CHEVILLON, C., 1990. Biosédimentologie du grand lagon nord de la Nouvelle-Calédonie. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille II, 255 p.
- CLARK, A.M., ROWE, F.W.E., 1971. Monograph of shallow-water Indo-west Pacific Echinoderms. *Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London, 234 p.
- CLAVIER, J., 1987. Contribution à la mise en valeur des populations d'ormeaux (*Haliotis tuberculata* L.). Thèse Doct., Univ. Paris VI, 319 p.
- CLAVIER, J., 1991. Etat des connaissances sur *Amusium balloti* (Bivalve, Pectinidé) dans les lagons de Nouvelle-Calédonie. *Conv. : Sci. Mer : Biol. mar.*, ORSTOM, Nouméa, 4 : 54 p.
- CLAVIER, J., LABOUTE, P., 1987. Connaissance et mise en valeur du lagon nord de la Nouvelle-Calédonie : premiers résultats concernant le bivalve pectinidé *Amusium japonicum balloti* (étude bibliographique, estimation de stock et données annexes). *Rapp. Sci. tech., Sci. Mer, Biol. mar.*, ORSTOM Nouméa, 48 : 73 p.
- CLAVIER, J., CHARDY, P., 1989. Investigation into the ecology of the ormer (*Haliotis tuberculata* L.), factors influencing spatial distribution. *Aquat. Living Resour.*, 2 : 191-197.
- COCHRAN, W.G., 1963. *Sampling techniques*. J. Wiley & Sons, inc., New York, London, Sydney, 413 p.

- COE, W.R., 1943. Sexual differentiation in mollusks. I. Pelecypods. *Q. Rev. Biol.*, 18 : 154-164.
- CONAND, C., 1981. Sexual cycle of three commercially important holothurians species (Echinodermata) from the lagoon of New Caledonia. *Bull. Mar. Sci.*, 31(3) : 523-543.
- CONAND, C., 1988. Les holothuries Aspidochirotes du lagon de Nouvelle-Calédonie. Biologie, écologie et exploitation. *Etudes et Thèses*, ORSTOM, Paris, 393 p.
- CONAND, F., 1987. Biologie et écologie des poissons pélagiques du lagon de Nouvelle-Calédonie utilisables comme appât thonier. Thèse Doct., Univ. Bretagne Occidentale, 235 p.
- CRISP, D.J., 1971. Energy flow measurements. In : Methods for the study of marine benthos, N.A. Holme and A.D. McIntyre eds., Blackwell Scientific Publication, oxford and Edingburgh : 197-279.
- DANDONNEAU, Y., DEBENAY, J.P., DUGAS, F., FOURMANOIR, P., MAGNIER, Y., ROUGERIE, F., 1981. Le lagon de la Grande Terre. Présentation d'ensemble. Sédimentologie et hydrologie du sud-ouest. In : *Atlas de la Nouvelle-Calédonie et dépendances*, ORSTOM, Paris, 58 p.
- DAUVIN, J.C., 1984. Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Thèse Doct. Etat, Univ. P. et M. Curie, 468 p.
- DAVENPORT, J., WONG, T.M., 1986. Responses of the blood cockle *Anadara granosa* (L.) (Bivalvia : Arcidae) to salinity, hypoxia and aerial exposure. *Aquaculture*, 56 : 151-162.
- DAVY, F.B., GRAHAM, M., 1983. Bivalve culture in Asia and the Pacific. *Proc. Singapore Workshop, 16-19 Feb. 1982, Ottawa, Ont. IDRC, 1983* : 8-18.
- DAY, J.H., 1967. A monograph on the polychaeta of Southern Africa. Part I : Errantia, Part II : Sedentaria. *Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London, 878 p.
- DAY, J.H., HUTCHINGS, P., 1979. An annotated check-list of Australian and New Zealand Polychaeta, Archiannelida and Myzostomida. *Rec. Austr. Mus.*, 32(3) : 80-161.
- DEBENAY, J.P., 1985. Recherches sur la sédimentation actuelle et les thanatocénoses des Foraminifères de grande taille dans le lagon sud-ouest et sur la marge insulaire sud de Nouvelle-Calédonie. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille II, 200 p. + annexes.
- DELATHIERE, S., 1990. Biologie et exploitation du crabe de paléuvier *Scylla serrata* en Nouvelle-Calédonie. Thèse Doct., Univ. Bretagne Occidentale, 291 p.
- DEXTER, D.M., 1974. Sandy beach fauna of the Pacific and Atlantic coasts of Costa Rica and Columbia. *Rev. Biol. Trop.*, 22 : 51-66.
- DEXTER, D.M., 1979. Community structure and seasonal variation in intertidal Panamanian sandy beaches. *Estuar. Coastal Mar. Sci.*, 9 : 543-558.
- DEXTER, D.M., 1984. Temporal and spatial variability in the community structure of the fauna of four sandy beaches in south-eastern New South Wales. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 35 : 663-672.

- DOUGHERTY, G., 1988. Heavy metal concentrations in bivalves from Fidji's coastal waters. *Mar. Poll. Bull.*, 19(2) : 81-84.
- DREDGE, M.C.L., 1985. Growth and mortality in an isolated bed of saucer scallop *Amusium japonicum balloti* (Bernardi). *Queensland J. Agric. Animal Sci.*, 42 : 11-21.
- DUARTE, C.M., 1989. Temporal biomass variability and production/biomass relationships of seagrass communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 51 : 269-276.
- DUGAS, F., DEBENAY, J.P., 1980. Carte sédimentologique et carte annexe du lagon de Nouvelle-Calédonie au 1/50000^e, feuille "Tontouta". Notice explicative n°86, ORSTOM, Paris, 44 p.
- EMIG, C.C., 1984. Importance du sédiment dans la distribution des Lingules. *Lethaia*, 17 : 115-123.
- EMIG, C.C., GALL, J.C., PAJAUD, D., PLAZIAT, J.C., 1978. Réflexions critiques sur l'écologie et la systématique des lingules actuelles et fossiles. *Géobios*, 11(5) : 573-609.
- ESCOFIER-CORDIER, B., 1969. L'analyse factorielle des correspondances. *Cah. Bur. univ. Rech. opér. Univ. Paris*, 13 : 25-59.
- ESCOFIER, B., PAGES, J., 1988. Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation. Dunod, Paris, 241 p.
- FAUCHALD, K., JUMARS, P.A., 1979. The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 17 : 193-284.
- FAUVEL, P., 1947. Annélides Polychètes de Nouvelle-Calédonie et des îles Gambier. *Faune de l'empire Fr.*, 8 : 1-108.
- FISCHER, P.H., 1966. Observations écologiques sur *Mesodesma (Atactodea) striata* Gmelin. *J. Conchyl.*, 105 : 104-106.
- GABBOTT, P.A., 1982. Developmental and seasonal metabolic activities in marine molluscs. In : P.W. Hochachka (ed.), *The Mollusca*, Vol.2. Academic Press, New York, NY : 165-217.
- GARRIGUE, C., 1985. Répartition et production organique et minérale des macrophytes benthiques du lagon de Nouvelle-Calédonie. Thèse Doct., Univ. Sciences et Techniques du Languedoc, 270 p.
- GARRIGUE, C., DI MATTEO, A., 1991. La biomasse végétale benthique du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Résultats bruts : liste taxonomique, biomasses, pigments chlorophylliens. *Rapp. sci. tech., Sci. Mer, Biol. mar.*, ORSTOM Nouméa, 1 : 143 p.
- GERLACH, S.A., 1978. Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia*, (Berlin), 33 : 55-69.
- GIBBS, P.E., 1978. Macrofauna of the intertidal sand flats on low wooded islands, northern Great Barrier Reef. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 284 : 81-97.
- GIESE, A.C., 1959. Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Annu. Rev. Physiol.*, 21 : 547-576.

- GIFFORD, E.W., SHUTLER, D., 1956. Archeological excavations in New Caledonia. *Anthr. Rec. Univ. Calif. press*, 18 : 148 p.
- GOUT, B., 1991. Influence des apports terrigènes dans les écosystèmes lagunaires de Mayotte et de Nouvelle-Calédonie (Province Indo-Pacifique). Impact sur les peuplements benthiques. Thèse Doct., Univ. Sciences et Techniques du Languedoc, 252 p.
- GRAY, D.L., DALL, W., BAKER, A., 1983. A Guide to the Australian Penaeid Prawns. Northern Territory Printing Office, Australia, 140 p.
- GRELET, Y., FALCONETTI, C., THOMASSIN, B.A., VITIELLO, P., ABU HIHAL, A.H., 1987. Distribution of the macro- and meiobenthic assemblages in the littoral soft-bottoms of the gulf of Aqaba (Jordan). *Atoll Res. Bull.*, 308 : 14 p.
- GRIFFITHS, R.J., 1981. Population dynamics and growth of the bivalve *Choromytilus meridionalis* (Kr.) at different tidal levels. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 12 : 101-118.
- GULLAND, J.A., 1969. Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie : Analyse des populations. *Manuels F.A.O. Sci. Halieut.*, 4 : 160 p.
- GULLAND, J.A., 1971. The fish resources of the ocean. Fish. News (Book) LTD., London, 255 p.
- HADFIELD, A.J., ANDERSON, D.T., 1988. Reproductive cycles of the bivalve molluscs *Anadara trapezia* (Deshayes), *Venerupis crenata* Lamarck and *Anomia descripta* Iredale in the Sydney Region. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 39 : 649-660.
- HARTLEY, H.O., 1962. Analysis of variance. In : *Mathematical methods for digital computers*. Vol. 1. A. Ralston and H.S. Wilf (eds.). Wiley, New York : 221-230.
- HARTMAN, O., 1947. Polychaetous Annelids. Part 7. *Capitellidae*. *Allan Hancock Pacific Exped.*, 10(4) : 391-481, pl. 43-58.
- HARVEY, M., VINCENT, B., 1989. Spatial and temporal variations of the reproduction cycle and energy allocation of the bivalve *Macoma balthica* (L.) on a tidal flat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 129 : 199-217.
- HIBBERT, C.J., 1976. Biomass and production of a bivalve community on an intertidal mud-flat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 25 : 249-261.
- HILLMAN, K., WALKER, D.L., LARKUM, A.W.D., McCOMB, A.J., 1989. Productivity and nutrient limitation. In : *Biology of seagrasses*. A.W.D. Larkum, A.J. Mc Comb and S.A. Sheperd eds., Elsevier Science Publishers, Amsterdam : 635-686.
- HILY, C., 1976. Ecologie benthique des pertuis charentais. Thèse Doct., Univ. Bretagne occidentale, 236 p.
- HUGHES, R.N., GAMBLE, J.C., 1974. A quantitative survey of the biota of intertidal soft substrata on Aldabra atoll, Indian ocean. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 279 : 327-355.
- HUTCHINGS, P., MURRAY, A., 1984. Taxonomy of polychaetes from the Hawkesbury river and the southern estuaries of New South Wales, Australia. *Rec. Austr. Mus.*, 36(3) : 119 p.

- INTES, A., 1988. Methodes d'évaluation des stocks d'huitres nacrées et perlières en Polynésie Française. *Colloque sur les ressources halieutiques côtières du Pacifique. CPS/Inshore Fish. Res./BP.66*, 10 p.
- JARRIGE, F., RADOK, R., KRAUSE, G., RUAL, P., 1975. Currents in the lagoon of Nouméa. *Pub. ORSTOM (Nouméa), HLIO (Adelaïde) & Flinders Univ. of South Australia*, 5 p. + 27 fig.
- JAYABAL, R., KALYANI, M., 1987. Reproductive cycle of the estuarine bivalve *Meretrix meretrix* (Linn.) of the Vellar estuary. *Indian J. Fish.*, 34(2) : 229-232.
- KRUMBEIN, W.C., 1936. Application of logarithmic moments to size frequency distribution of sediments. *J. Sedim. Petrol.*, 6 : 35-47.
- KRUMBEIN, W.C., 1938. Size frequency distributions and the normal phi curve. *J. Sedim. Petrol.*, 8(3) : 84-90.
- KUSUKABE, D., 1959. Studies on the artificial seeds of the arc shell *Anadara subcrenata* (Lischke). *J. Fac. Fish. Anim. Husb., Hiroshima Univ.*, 2 : 183-239.
- LAMY, E., 1904. Liste des arches recueillies par M. Ch. Graver à Djibouti (1904). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 10(5) : 269-278.
- LAMY, E., 1917. Les arches de la mer Rouge. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 1 : 26-34.
- LANYON, J., 1986. Seagrasses of the Great Barrier Reef. *Great Barrier Reef Marine Park Authority, special pub. sér. (3)*, 54 p.
- LAUREC, A., LE GUEN, J.C., 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome 1 : Concepts et modèles. *Rapp. Sci. Tech. C.N.E.X.O.*, 45 : 177 p.
- LEDOYER, M., 1984a. Les Gammariens (Crustacea : Amphipoda) des herbiers de phanérogames marines de Nouvelle-Calédonie (région de Nouméa). *Mém. Mus. natl. Hist. nat., Paris, (A. Zool)*, 129 : 113 p.
- LEDOYER, M., 1984b. Les Caridae (Crustacea : Decapoda) des herbiers de phanérogames marines de Nouvelle-Calédonie (région de Nouméa). *Systématique, écologie, variations nyctémérales et vicariances. Zool. Verhandling*, 211 : 1-58.
- LEGENDRE, L., LEGENDRE, P., 1984. *Ecologie numérique. II. La structure des données écologiques*. Collection d'écologie. Masson, PUL, Paris, Montréal, 355 p.
- LEVEQUE, C., GABORIT, M., 1972. Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances pour l'étude des peuplements en mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 6(1) : 47-66.
- LOCARD, A., 1896. Notice ethnographique sur les Mollusques utilisés en Nouvelle-Calédonie et dans les îles avoisnantes. Paris : Imp. Pitrat Ainé, A. Rey successeur, 50 p.
- LORENZEN, C.J., 1967. Determination of chlorophyll and phaeo-pigments : spectrophotometric equations. *Limn. Oceanogr.*, 12 : 343-346.
- LUBET, P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 23 : 389-548.

- LUCAS, A., 1965. Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 99 : 115-247.
- MACKIE, G.L., 1984. Bivalves. *In* : A.S. Tompa, N.H. Verdonk, J.A.M. Van Den Biggelaar (eds.), *The Mollusca*. Vol. 7 Academic Press, New York, NY : 351-418.
- MAURER, D., WATLING, L., LEATHEM, W., KINNER, P., 1979. Seasonal changes in feeding types of estuarine benthic invertebrates from Delaware bay. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 36 : 125-155.
- McLACHLAN, A., 1983. Sandy beach ecology - A review. *In* : *Sandy beaches as ecosystems*. A. McLachlan and T. Erasmus eds., Junk, The Hague : 321-380.
- McLACHLAN, A., WOOLDRIDGE, T., DYE, A.H., 1981. The ecology of sandy beaches in southern Africa. *S.-Afr. Tydskr. Dierk.*, 16 : 219-231.
- McLUSKY, D.S., NAIR, S.A., STIRLING, A., BHARGAVA, R., 1975. The ecology of a central west Indian beach, with particular reference to *Donax incarnatus*. *Mar. Biol.*, 30 : 267-276.
- MANE, U.H., NAGABHUSHANAM, R., 1979. Studies on the growth and density of the clam *Paphia laterisulca* at Kalbadevi estuary, Ratnagiri, on the west coast of India. *Malacologia*, 18 : 297-313.
- MANN, R., 1979. The effect of temperature on growth, physiology, and gametogenesis in the manila clam *Tapes Philippinarum* (Adams and Reeve, 1850). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 38 : 121-133.
- MEINÉSZ, A., BELSHER, T., BOUDOURESQUE, C.F., LEFEVRE, J.R., 1991. Première évaluation des potentialités du satellite Spot pour la cartographie des peuplements benthiques superficiels de Méditerranée occidentale. *Oceanologica Acta*, 14(3) : 299-307.
- MORTON, J.E., 1960. The functions of the gills in ciliary feeders. *Biol. Rev.*, 35 : 92-140.
- NAGABHUSHANAM, R., TALIKHEDKAR, P.M., 1977. Reproductive biology of the wedge clam *Donax cuneatus*. *Indian J. Mar. Sci.*, 6 : 35-38.
- NARASIMHAM, K.A., SELVARAJ, G.S.D., DEVI, S.L., 1984. The molluscan resources and ecology of Kakinada bay. *Mar. Fish. Inf. Serv.*, 59 : 17 p.
- NARASIMHAM, K.A., 1985. Ecology of the clam bed in Kakinada bay. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 27 : 97-102.
- NARAYANAN, B., SIVADAS, P., 1986. Studies on the intertidal macrofauna of the sandy beach at Kavaratti atoll (Lakshadweep). *Mahasagar, Bull. Natl. Inst. Oceanogr.*, 19 : 11-22.
- NATARAJAN, R., JOHN, G., 1983. Reproduction in the edible ribbed clam *Anadara rhombea* (Born) from the backwaters of Porto Novo. *Indian J. Mar. Sci.*, 12 : 90-95.
- NAYAR, N.K., RAO, S.K., 1985. Molluscan fisheries of India. *Mar. Fish. Inf. Serv.*, 61 : 1-7.
- NELSON, J.S., 1984. *Fishes of the world*. Wiley Interscience, New York, 2nd edition, 523 p.
- NIELSEN, C., 1976. An illustrated checklist of bivalves from PMBC beach with a reef-flat at Bhuket, Thailand. *Bull. Phuket Mar. Biol. Center*, 9 : 7 p.

- NIENHUIS, P.H., COOSEN, J., KISWARA, W., 1989. Community structure and biomass distribution of seagrasses and macrofauna in the Flores sea, Indonesia. *Neth. J. Sea Res.*, 23(2) : 197-214.
- OKERA, W., 1976. Observations on some population parameters of exploited stocks of *Senilia senilis* (= *Arca senilis*) in Sierra Leone. *Mar. Biol.*, 38 : 217-229.
- OON, F., 1986. Growth and mortality of the malaysian cockle (*Anadara granosa* L.) under commercial culture : analysis through length-frequency data. *F.A.O., B.O.B.P./WPI47*, 21 p.
- PARIS, J.P., 1981. Géologie de la Nouvelle-Calédonie : un essai de synthèse. *Mém. B.R.G.M. n°113*, B.R.G.M. Nouvelle-Calédonie, 278 p.
- PATHANSALI, D., 1966. Notes on the biology of the cockle *Anadara granosa* L. *Proc. Indo-Pac. Fish. Council.*, 11 : 84-98.
- PAULY, D., 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. CIEM*, 39 : 175-192.
- PEARSON, T.H., 1971. Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland. 11. Analysis of the macrofauna by comparison of feeding groups. *Vie & Milieu*, 22 : 53-91.
- PICARD, J., BIGOT, L., ROMAN, M.L., 1981. Rapport sur la mission 1980-1 de l'A.T.P. 4067. "Etude de l'interpénétration des faunes marines littorales et des faunes terrestres halophiles, en bordure du lagon néo-calédonien". Marseille : Sta. Mar. Endoume, 20 p.
- PICHON, M., 1962. Note préliminaire sur la répartition et le peuplement des sables fins et des sables vaseux non fixés de la zone intertidale dans la région de Tuléar. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume, Supp. 1* : 221-235.
- PIELOU, E.C., 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. Theor. Biol.*, 10 : 370-383.
- PLANTE-CUNY, M.R., 1978. Pigments photosynthétiques et production primaire des fonds meubles néritiques d'une région tropicale (Nosy-Bé, Madagascar). *Trav. & Doc. ORSTOM*, 96 : 359 p.
- PLANTE-CUNY, M.R., BODOY, A., 1987. Biomasse et production primaire du phytoplancton et du microphytobenthos de deux biotopes sableux (golfe de Fos, France). *Oceanologica Acta*, 10(2) : 223-237.
- PLAZIAT, J.C., 1974. Répartition des mollusques amphibiés de quelques littoraux et estuaires à mangrove (Nouvelle-Calédonie et Cameroun). Rôle de la salinité dans les modifications locales des peuplements de mangrove. *Haliotis*, 4 : 167-177.
- PURCHON, R.D., PURCHON, D.E.A., 1981. The marine shelled mollusca of west Malaysia and Singapore. I. General introduction and an account of the collections. *J. moll. Stud.*, 47 : 290-312.
- RAO, K.S., 1967. Annual reproductive cycle of the wedge clam, *Donax cuneatus* Linnaeus. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 9(1) : 141-146.
- READFEARN, P., 1974. Biology and distribution of the Toheroa, *Paphies (Mesodesma) ventricosa* (Gray). *Fish. Res. Bull.*, 11 : 51 p.

- REID, R.G.B., 1971. Criteria for categorizing feeding types in bivalves. *The Veliger*, 13(4) : 358-359.
- RETIERE, C., 1979. Contribution à l'étude des peuplements benthiques du golfe normano-breton. Thèse Doct. Etat, Univ. Rennes, 370 p.
- RHOADS, D.C., YOUNG, D.K., 1970. The influence of deposit-feeding benthos on bottom sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, 28 : 150-178.
- RICHARD, G., 1982. Mollusques lagunaires et récifaux de Polynésie française. Inventaire faunistique-bionomique-bilan quantitatif-croissance-reproduction. Thèse Doct., Univ. Paris VI, 313 p.
- RICHARDSON, C.A., 1988. Microgrowth patterns in the shell of the Malaysian cockle *Anadara granosa* (L.) and their use in age determination. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 111 : 77-98.
- RICHER de FORGES, B., FROMAGET, M., THOMASSIN, B., 1989. Catalogue bibliographique indexé du milieu marin de Nouvelle-Calédonie. *Trav. & Doc. ORSTOM*, centre de Nouméa, 235 p.
- RICHER de FORGES, B., BARGIBANT, G., MENOUE, J.L., GARRIGUE, C., 1987. Le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Observations préalables à la cartographie bionomique des fonds meubles. *Rapp. sci. tech., Sci. Mer, Biol. mar.*, ORSTOM Nouméa, 45 : 110 p.
- RICKER, W.E., 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 119 : 300 p.
- RICKER, W.E., 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 191 : 409 p.
- RIDDLE, M.J., 1988. Cyclone and bioturbation effects on sediments from coral reef lagoons. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 27 : 687-695.
- RIDDLE, M.J., ALONGI, D.M., DAYTON, P.K., HANSEN, J.A., KLUMPP, D.W., 1990. Detrital pathways in a coral reef lagoon. I. Macrofaunal biomass and estimates of production. *Mar. Biol.*, 104 : 109-118.
- ROST, H., SOOT-RYEN, T., 1955. Pelecypods from the Seychelles islands collected by Mr. W. Hasselberg. *Acta Borealia, A. Scientia.*, 8 : 22 p.
- ROUGERIE, F., 1981. Les courants dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. In : F. Dugas and J.P. Debenay : Carte sédimentologique et carte annexe du lagon de Nouvelle-Calédonie au 1/50000^e, feuille Prony. Notice explicative n°91, ORSTOM, Paris, pp. 19-24.
- ROUGERIE, F., 1986. Le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie : spécificité hydrologique, dynamique et productivité. *Etudes et Thèses*, ORSTOM, Paris, 233 p.
- ROUGERIE, F., WAUTHY, B., 1986. Le concept d'endo-upwelling dans le fonctionnement des atolls oasis. *Oceanologica Acta*, 9(2) : 133-148.
- RULLIER, F., 1972. Annélides Polychètes de Nouvelle-Calédonie recueillies par Y. Plessis et B. Salvat. *Expéd. fr. sur les Récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie*, Ed. Singer-Polignac, Paris, 6 : 1-169.
- SAKAI, T., 1976. *Crabs of Japan and the adjacent seas*. Kodansha Ltd, Tokyo, 773 p.

- SALVAT, B., 1964. Prospections faunistiques en Nouvelle-Calédonie dans le cadre de la mission d'études des récifs coralliens. *Cah. Pac.*, 6 : 77-119.
- SANDERS, H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards bays. Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 3 : 245-258.
- SASTRY, A.N., 1968. Relationships among food, temperature and gonad development of the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. *Physiol. Zool.*, 41 : 44-53.
- SAURIAU, P.G., MOURET, V., RINCE, J.P., 1989. Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanologica Acta*, 12 : 193-204.
- SCHERRER, B., 1983. Techniques de sondage en écologie. In : *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Masson, PUL : 62-162.
- SEED, R., BROWN, R.A., 1975. The influence of reproductive cycle, growth, and mortality on population structure in *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.), and *Mytilus edulis* L., (Mollusca: Bivalvia). *Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp.* : 257-274.
- SHANNON, C.E., 1948. A mathematical theory of communications. *Bell Syst. Tech. J.*, 27 : 379-423 et 623-656.
- SHAFEE, M.S., 1980. Application of some growth models to the black scallop, *Chlamys varia* L. from Lanveoc, bay of Brest. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 43 : 237-250.
- SHAFEE, M.S., 1989. Reproduction of *Perna picta* (Mollusca: Bivalvia) from the atlantic coast of Morocco. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 53 : 235-245.
- SHAFEE, M.S., LUCAS, A., 1980. Quantitative studies on the reproduction of the black scallop, *Chlamys varia* (L.) from Lanveoc area (bay of Brest). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 42 : 171-186.
- SHAPIRO, S.S., WILK, M.B., 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52 : 591-611.
- SIEGEL, S., CASTELLAN, N.J., 1989. *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill Book Company, New York, 2nd edition, 399 p.
- SMITH, B.D., FOREMAN, R.E., 1984. An assessment of seaweed decomposition within southern Strait of Georgia seaweed community. *Mar. Biol.*, 84 : 197-205.
- SOKAL, R.R., ROHLF, F.J., 1981. *Biometry*. W.H. Freeman and Company, 859 p.
- SOLEM, A., 1959. Marine mollusca of the New Hebrides. *Pacific Sci.*, 13 : 253-268.
- SOURNIA, A., 1968. Variations saisonnières et nyctémérales du phytoplancton marin et de la production primaire dans une baie tropicale, à Nosy-Bé (Madagascar). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 53(1) : 1-76.
- SPARRE, P., URSIN, E., VENEMA, S.C., 1989. Introduction to tropical fish assessment. Part 1 : Manual. *FAO Fisheries Technical Paper*, n°306.1, Rome, FAO, 337 p.

- SQUIRES, H.J., ESTEVEZ, M., BARONA, O., MORA, O., 1973. Mangrove cockles, *Anadara* spp. (Mollusca: Bivalvia) of the Pacific coast of Colombia. *The Veliger*, 18(1) : 57-68.
- STEELE, J.H., 1974. The structure of marine ecosystems. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 128 p.
- STRICKLAND, J.D.H., PARSONS, T.R., 1972. A practical handbook of sea-water analysis. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 15(3) : 453-493.
- SWADLING, P., CHOWNING, A., 1981. Shellfish gathering at Nukakau island, West New Britain province, Papua New Guinea. *J. Soc. Océanistes*, 38 : 159-167.
- SWENNEN, C., DUIVEN, P., SPAANS, A.L., 1982. Numerical density and biomass of macrobenthic animals living in the intertidal zone of Surinam, South America. *Neth. J. Sea Res.*, 15 : 406-418.
- TESTAU, J.L., CONAND, F., 1983. Estimation des surfaces des différentes zones du lagon de Nouvelle-Calédonie. *Rapp. ORSTOM*, Nouméa, 5p.
- THOLLOT, P., 1992. Les poissons de mangrove du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Ecologie des peuplements. Relations avec les communautés ichthyologiques côtières. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille II, 400 p.
- THOMASSIN, B.A., 1978. Les peuplements des sédiments coralliens de la région de Tuléar (SW de Madagascar). Leur insertion dans le contexte côtier indo-Pacifique. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille II, 494 p. + annexes.
- THOMASSIN, B.A., 1981. Etude de l'impact du projet "NORCAL" sur l'environnement marin de Nouvelle-Calédonie. Phase III - Océanographie : benthos. B.R.G.M., commande GG/MP, n°1604 : 108 p.
- TORAL-BARZA, L., GOMEZ, E.D., 1985. Reproductive cycle of the cockle *Anadara antiquata* L. in Catalangas, Batangas, Philippines. *J. Coast. Res.*, 1(3) : 241-245.
- TRANter, D.J., 1958. Reproduction in australian pearl oysters (Lamellibranchia). II. *Pinctada albina* (Lamarck): Gametogenesis. *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 9(1) : 144-158.
- TRANter, D.J., 1959. Reproduction in australian pearl oysters (Lamellibranchia). V. *Pinctada fucata* (Gould). *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 10(1) : 45-66.
- TREVALLIION, A., ANSELL, A.D., SIVADAS, P., NARAYANAN, B., 1970. A preliminary account of two sandy beaches in South West India. *Mar. Biol.*, 6 : 268-279.
- TUCKEY, J.W., 1977. Exploratory data analysis. Addison-Wesley, Reading, Massachusetts, 698 p.
- UNAR, M., FATUCHRI, M., ANDAMARI, R., 1983. Indonesia. In : Bivalve culture in Asia and the Pacific. F.B. Davy & M. Graham eds. *Proc. Singapore Workshop, 16-19 Feb. 1982, Ottawa, Ont., IDRC, 1983*, 44-46.
- VARGAS, J.A., 1987. The benthic community of an intertidal mudflat in the gulf of Nicoya, Costa Rica. Description of the community. *Rev. Biol. Trop.*, 35 : 299-316.
- WANTIEZ, L., 1988. Etude des populations de bivalves littoraux sur les substrats meubles du lagon de Nouvelle-Calédonie. Identification des populations et définition des biotopes par traitement d'images satellitaires. D.E.A., Univ. Aix-Marseille II, 42 p.

- WARWICK, R.M., RUSWAHYUNI, 1987. Comparative study of the structure of some tropical and temperate marine soft-bottom macrobenthic communities. *Mar. Biol.*, 95 : 641-649.
- WATLING, L., 1975. Analysis of structural variations in a shallow estuarine deposit-feeding community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 19(3) : 275-313.
- WELSCH, R.E., 1977. Stepwise multiple comparison procedures. *J. Amer. Stat. Assoc.*, 72 : 566-575.
- WENTWORTH, C.K., 1922. A scale of grade and class terms for clastics sediments. *J. Geol.*, 30 : 377-392.
- WEYDERT, P., 1976. Manuel de sédimentologie et d'arénologie. *Pub. Lab. Sédim. Mar. Luminy*, Marseille, 61 p.
- WOLFF, W.J., GUEYE, A., MELBOOM, A., PIERSMA, T., SALL, M.A., 1987. Distribution, biomass, recruitment and productivity of *Anadara senilis* (L.) (Mollusca : Bivalvia) on the banc d'Arguin, Mauritania. *Neth. J. Sea Res.*, 21 : 243-253.
- YANKSON, K., 1982. Gonad maturation and sexuality in the west african bloody cockle, *Anadara senilis* (L.). *J. moll. Stud.*, 48 : 294-301.
- YOLOYE, V., 1975. The habits and functional anatomy of the west african bloody cogle *Anadara senilis* (L.). *Proc. Malacol. Soc. London*, 41 : 277-299.

- TABLE DES MATIERES -

	Pages
REMERCIEMENTS	3
SOMMAIRE	5
RESUME-ABSTRACT	6
INTRODUCTION	7
PREMIERE PARTIE : GENERALITES	9
Table des matières de la première partie	10
1. PRESENTATION GENERALE DE LA NOUVELLE-CALEDONIE	11
1.1. Situation géographique	11
1.2. L'île principale ou Grande Terre	11
1.2.1. Géologie et orologie	11
1.2.2. Climatologie	13
1.2.3. Hydrographie	14
2. COMPLEXES RECIFEAUX ET LAGONAIRES EN NOUVELLE-CALEDONIE	15
2.1. Présentation générale	15
2.2. Le lagon sud-ouest	16
2.2.1. Hydrodynamisme et hydrologie	16
2.2.2. Le benthos du lagon sud-ouest : historique et travaux actuels	17
3. ETUDES ENTREPRISES DANS LE PRESENT TRAVAIL	20
3.1. Structure générale et localisation géographique des substrats meubles sur le littoral de la Grande Terre	20
3.2. Les bivalves des substrats meubles littoraux	21
3.2.1. Intérêt général des études sur les bivalves en milieu tropical	21
3.2.2. Connaissances préalables sur les bivalves de Nouvelle-Calédonie	23
3.2.3. Présentation des espèces étudiées	24
4. PRESENTATION DES SITES D'ETUDE DES BIVALVES	27
4.1. Introduction	27
4.2. Matériel et méthode	27
4.3. Résultats	31
4.3.1. Caractéristiques générales des sites	31
4.3.2. Température, salinité et climatologie durant la période de l'étude	33
4.3.3. Sédimentologie	38
4.3.4. Chlorophylle microphytobenthique	43
4.4. Discussion et conclusions	45

	Pages
DEUXIEME PARTIE : ETUDE DES BIVALVES ATACTODEA STRIATA, GAFRARIUM TUMIDUM ET ANADARA SCAPHA	50
CHAPITRE 1 : ECOLOGIE ET BIOLOGIE DES BIVALVES	51
Table des matières du chapitre 1	52
CHAPITRE 1.1 : ROLE DES FACTEURS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LA DISTRIBUTION DES BIVALVES	54
1. Introduction	54
2. Matériel et méthodes	55
2.1. <i>Atactodea striata</i>	55
2.1.1. Echantillonnage	55
2.1.2. Codage et traitement de l'information	56
2.2. <i>Gafrarium tumidum</i> et <i>Anadara scapha</i>	58
2.1.1. Echantillonnage	58
2.1.2. Codage et traitement de l'information	59
3. Résultats	60
3.1. <i>Atactodea striata</i>	61
3.2. <i>Gafrarium tumidum</i>	63
3.3. <i>Anadara scapha</i>	65
4. Discussion et conclusions	67
4.1. <i>Atactodea striata</i>	67
4.2. <i>Gafrarium tumidum</i>	68
4.3. <i>Anadara scapha</i>	70
CHAPITRE 1.2 : REPRODUCTION DES BIVALVES	73
1. Introduction	73
2. Matériel et méthodes	74
3. Résultats	79
3.1. <i>Atactodea striata</i>	79
3.1.1. Taille à la sexualisation et taille de première ponte	79
3.1.2. Sex-ratio globale et relation entre le sexe et la taille	80
3.1.3. Cycle reproducteur	81
3.2. <i>Gafrarium tumidum</i>	82
3.2.1. Taille à la sexualisation et taille de première ponte	82
3.2.2. Sex-ratio globale et relation entre le sexe et la taille	83
3.2.3. Cycle reproducteur	86
3.2.4. Fécondité	89
3.3. <i>Anadara scapha</i>	89
3.3.1. Taille à la sexualisation et taille de première ponte	89
3.3.2. Sex-ratio globale et relation entre le sexe et la taille	91
3.3.3. Cycle reproducteur	92
4. Discussion et conclusions	93

	Pages
CHAPITRE 1.3 : CROISSANCE	97
1. Introduction	97
2. Matériel et méthodes	97
2.1. Relations entre la longueur et le poids	97
2.2. Croissance en longueur	98
3. Résultats	101
3.1. Relations entre la longueur et le poids	101
3.2. Croissance en longueur	102
3.2.1. Gafrarium tumidum	102
3.2.2. Anadara scapha	107
3.2.3. Atactodea striata	112
4. Discussion et conclusions	113
CHAPITRE 1.4 : MORTALITE	118
1. Introduction	118
2. Matériel et méthodes	118
3. Résultats	121
3.1. Gafrarium tumidum	121
3.2. Anadara scapha	122
4. Discussion et conclusions	123
CHAPITRE 2 : DONNEES PREALABLES A UNE EXPLOITATION	126
Table des matières du chapitre 2	127
CHAPITRE 2.1 : ESTIMATION DES STOCKS NATURELS DE BIVALVES COMESTIBLES SUR LES COTES DU SUD-OUEST DE LA NOUVELLE-CALÉDONIE ...	128
1. Introduction	128
2. Matériel et méthodes	129
2.1. Zone d'étude	129
2.2. Populations statistiques et plan d'échantillonnage	130
2.3. Cartographie des populations statistiques	130
2.3.1. Essais de cartographie à partir de l'imagerie satellitaire SPOT	131
2.3.2. Méthode utilisée : cartographie à partir de clichés aériens	132
2.4. Stratégie d'échantillonnage	133
2.4.1. Plages de sable	133
2.4.2. Zones sablo-vaseuses	133
2.5. Expression des résultats	134
2.6. Définition des estimateurs	136
3. Résultats	137
3.1. Bivalves des plages de sable	137

	Pages
3.1.1. Populations globales	137
3.1.2. Population d'Atactodea striata	138
3.2. Bivalves des zones sablo-vaseuses	142
3.2.1. Populations globales	142
3.2.2. Population de Gafrarium tumidum	142
3.2.3. Population d'Anadara scapha	145
3.2.4. Biomasse des bivalves comestibles sur les zones sablo-vaseuses	147
4. Discussion	148
4.1. Critique de l'échantillonnage	148
4.2. Caractéristiques des stocks de bivalves	149
5. Conclusion	151
CHAPITRE 2.2 : DYNAMIQUE DE POPULATION	152
1. Introduction	152
2. Matériel et méthodes	153
3. Résultats et discussion	155
3.2. Gafrarium tumidum	155
3.3. Anadara scapha	158
4. Conclusion	159
TROISIEME PARTIE : ETUDE DES PEUPEMENTS MACROBENTHIQUES LITTORAUX	160
Table des matières de la troisième partie	161
1. INTRODUCTION	162
2. MATERIEL ET METHODES	163
3. RESULTATS	168
3.1. Structure générale et évolution temporelle des peuplements	169
3.1.1. Peuplement de Karikaté	169
- Structure générale	169
- Dynamique saisonnière	170
3.1.2. Peuplement de Tomo	172
- Structure générale	172
- Dynamique saisonnière	175
3.1.3. Peuplement de Téremba	184
- Structure générale	184
- Dynamique saisonnière	188
3.2. Organisation trophique et fonctionnement global	198
3.2.1. Peuplement de Karikaté	198
- Organisation trophique générale	198
- Dynamique saisonnière	199
3.2.2. Peuplement de Tomo	199

	Pages
- Organisation trophique générale	199
- Dynamique saisonnière	201
- Faune ichthyologique de l'herbier	204
- Flux d'énergie dans l'herbier	205
3.2.3. Peuplement de Térémba	207
- Organisation trophique générale	207
- Dynamique saisonnière	209
- Faune ichthyologique de l'herbier	211
- Flux d'énergie dans l'herbier	212
4. DISCUSSION ET CONCLUSION	214
CONCLUSION GENERALE	223
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	228
TABLE DES MATIERES	243
LISTE DES FIGURES	248
LISTE DES TABLEAUX	253
ANNEXES	256
Annexe 1 : carte des sites potentiels à bivalves et position des stations d'échantillonnage	257
Annexe 2 : calcul de la production de <i>Gafrarium tumidum</i> et d' <i>Anadara scapha</i>	276
Annexe 3 : caractéristiques générales des prélèvements mensuels à Tomo et à Térémba : listes taxinomiques, richesse spécifiques, densités et biomasses	279
Annexe 4 : histogrammes de fréquences et courbes cumulatives semi- logarithmiques pour les unités d'échantillonnage	294

LISTE DES FIGURES

1.- La Nouvelle-Calédonie et ses dépendances : carte géopolitique	12
2.- Esquisse pluviométrique de la Grande Terre, d'après CHEVILLON (1990)	14
3.- Le complexe récifal et les lagons néo-calédoniens	15
4.- Principaux types de fonds dans le lagon sud-ouest (d'après CHARDY <i>et al.</i> , 1988)	18
5.- Principaux flux d'énergie dans le lagon sud-ouest (d'après CHARDY & CLAVIER, 1988b)	19
6.- Répartition géographique des trois espèces étudiées, d'après l'ensemble des documents en notre possession	26
7.- Herbier de Tomo et position approximative des sites de prélèvement	32
8.- Herbier de Téremba	33
9.- Températures de l'eau de mer () et de l'eau interstitielle () sur les trois sites considérés	34
10.- Températures moyennes de l'air sous abri durant notre étude	35
11.- Salinités mesurées sur les sites pendant notre étude	36
12.- Pluviométrie moyenne sur les sites de Karikaté et de Tomo et moyenne 1956-1985 (en hachuré)	37
13.- Pluviométrie moyenne sur le site de Téremba et moyenne 1956-1985 (en hachuré)	37
14.- Moyenne et erreur standard des teneurs en chlorophylle microphytobenthique sur la plage de Karikaté durant notre étude	43
15.- Moyenne et erreur standard des teneurs en chlorophylle microphytobenthique sur le site de Tomo durant notre étude	44
16.- Moyenne et erreur standard des teneurs en chlorophylle microphytobenthique sur le site de Téremba durant notre étude	45
17.- Tracé des températures de l'année type à l'Anse Vata, Nouméa (1958-1979)	46
18.- Tracé des salinités de l'année type à l'Anse Vata, Nouméa (1976-1979)	47
19.- Analyse des correspondances - ordination des paramètres de la population (A) et de l'environnement (B) d' <i>A. striata</i> dans le plan 1-2 (voir le texte pour la signification des symboles utilisés)	62

20.- Analyse des correspondances - ordination des paramètres de la population (A) et de l'environnement (B) de <i>G. tumidum</i> dans le plan 1-2 (voir le texte pour la signification des symboles utilisés)	64
21.- Analyse des correspondances - ordination des paramètres de la population (A) et de l'environnement (B) d' <i>A. scapha</i> dans le plan 1-2 (voir le texte pour la signification des symboles utilisés)	66
22.- Histogrammes de distribution des tailles de l'ensemble des <i>A. striata</i> et des individus sexués (en pointillé)	79
23.- Histogrammes de distribution des tailles d' <i>A. striata</i> récoltés aux stades 2 (A) et 3 (B)	80
24.- Histogrammes de distribution des tailles des mâles (A) et des femelles (B) d' <i>A. striata</i>	81
25.- <i>A. striata</i> : pourcentage des individus indifférenciés (I), femelles (F) et mâles (M) pendant notre étude	82
26.- Cycle reproducteur d' <i>A. striata</i>	83
27.- Histogrammes de distribution des tailles de l'ensemble des <i>G. tumidum</i> et des individus sexués (en pointillé)	84
28.- Histogrammes de distribution des tailles des <i>G. tumidum</i> récoltés aux stades 2 (A) et 3 (B)	84
29.- Histogrammes de distribution des tailles des mâles (A) et des femelles (B) de <i>G. tumidum</i>	85
30.- <i>G. tumidum</i> : pourcentage des individus indifférenciés (I), femelles (F) et mâles (M) pendant notre étude	86
31.- Cycle reproducteur de <i>G. tumidum</i>	87
32.- Histogrammes de fréquences des diamètres des oeufs de <i>G. tumidum</i> en novembre (A) et décembre 1989 (B et C)	88
33.- Evolution du nombre moyen d'oeufs des femelles matures de <i>G. tumidum</i> (± 1 ES)	89
34.- Histogrammes de distribution des tailles de l'ensemble des <i>A. scapha</i> et des individus sexués (en pointillé)	90
35.- Histogrammes de distribution des tailles des <i>A. scapha</i> récoltés aux stades 2 (A) et 3 (B)	90
36.- Histogrammes de distribution des tailles des mâles (A) et des femelles (B) d' <i>A. scapha</i>	91
37.- <i>A. scapha</i> : pourcentage des individus indifférenciés (I), femelles (F) et mâles (M) pendant notre étude	92
38.- Cycle reproducteur d' <i>A. scapha</i>	93

39.- Variations du taux de croissance instantané moyen de <i>G. tumidum</i> durant notre étude (± 1 ES)	103
40.- <i>G. tumidum</i> : distribution des résidus réduits en fonction de l'intervalle de temps entre les mesures	104
41.- Histogrammes de distributions des tailles de <i>G. tumidum</i>	105
42.- Courbe de croissance en longueur (A) et en poids (B) de <i>G. tumidum</i>	106
43.- Variations du taux de croissance instantané moyen d' <i>A. scapha</i> durant notre étude (± 1 ES)	107
44.- <i>A. scapha</i> : distribution des résidus réduits en fonction de l'intervalle de temps entre les mesures	108
45.- Histogrammes de distributions des tailles d' <i>A. scapha</i>	109
46.- Histogrammes de distribution des tailles de la coquille d' <i>A. scapha</i> pour les stries d'accroissement successives (A) et distribution globale correspondante (B), dans laquelle les flèches montrent les modes de la distribution déterminés par la méthode de Bhattacharya	110
47.- Variations du taux de croissance instantané des individus d' <i>A. scapha</i> ayant des stries de croissance bien marquées (± 1 ES)	111
48.- Courbe de croissance en longueur (A) et en poids (B) d' <i>A. scapha</i>	113
49.- Histogrammes de distributions des tailles d' <i>A. striata</i>	114
50.- Zone d'étude des stocks de bivalves	129
51.- Courbes d'isobiomasses moyennes (tonnes) pour le stock d' <i>A. striata</i> en fonction de Tc (mm) et de S (N/0.5m)	140
52.- Histogramme de distribution des fréquences des tailles d' <i>A. striata</i> mesurés lors de notre étude (seuls les individus de taille supérieure à 10 mm ont été représentés)	140
53.- Courbes d'isobiomasses moyennes (tonnes) pour le stock de <i>G. tumidum</i> en fonction de Tc (mm) et de S (N/0.5m ²)	144
54.- Histogramme de distribution des fréquences des tailles de <i>G. tumidum</i> mesurés lors de notre étude (seuls les individus de taille supérieure à 12 mm ont été représentés)	144
55.- Courbes d'isobiomasses moyennes (tonnes) pour le stock d' <i>A. scapha</i> en fonction de Tc (mm) et de S (N/0.5m ²)	146
56.- Histogramme de distribution des fréquences des tailles d' <i>A. scapha</i> mesurés lors de notre étude (seuls les individus de taille supérieure à 12 mm ont été représentés)	147

57.- Evolution de l'efficacité de capture en fonction de la taille pour <i>G. tumidum</i>	156
58.- Isoplèthes de rendement par recrues (en grammes) pour <i>G. tumidum</i>	157
59.- Isoplèthes de rendement par recrues (en grammes) pour <i>A. scapha</i>	158
60.- Richesse spécifique et densité du peuplement de Karikaté	170
61.- Variations numériques saisonnières des espèces principales du peuplement de Karikaté	171
62.- Biomasse du peuplement de Karikaté au cours de l'année	172
63A.- Herbier de Tomo : distribution du nombre moyen d'espèces selon les groupes zoologiques principaux	174
63B et C.- Herbier de Tomo : distribution du nombre moyen d'individus (B) et de la biomasse moyenne (C) selon les groupes zoologiques principaux	175
64.- Richesse spécifique et densité du peuplement de Tomo (les barres verticales représentent l'erreur standard)	176
65.- Herbier de Tomo : richesse spécifique des groupes zoologiques principaux (M : mollusques; P : polychètes; C : crustacés)	177
66.- Herbier de Tomo : densité, en pourcentage du total, des groupes zoologiques principaux (M : mollusques; P : polychètes; B : brachiopode; A : autres)	178
67.- Herbier de Tomo : ordination des échantillons (A) et des descripteurs espèces (B) dans le plan 1-2	181
68.- Variations numériques saisonnières des espèces principales du peuplement de Tomo	183
69.- Herbier de Tomo : variations annuelles de la biomasse totale du peuplement () et des biomasses animales () et végétales () (les barres verticales représentent l'erreur standard)	184
70.- Herbier de Tomo : variations annuelles de la diversité et de l'équitabilité du peuplement	185
71A.- Herbier de Térémba : distribution du nombre moyen d'espèces selon les groupes zoologiques principaux	187
71B et C.- Herbier de Térémba : distribution du nombre moyen d'individus (B) et de la biomasse moyenne (C) selon les groupes zoologiques principaux	188
72.- Richesse spécifique et densité du peuplement de Térémba (les barres verticales représentent l'erreur standard)	189
73.- Herbier de Térémba : richesse spécifique des groupes zoologiques principaux (P : polychètes; M : mollusques; C : crustacés)	190

74.- Herbier de Térémba : densité, en pourcentage du total, des groupes zoologiques principaux (M : mollusques; P : polychètes; C : crustacés; A : autres)	191
75A.- Herbier de Térémba : ordination des échantillons (A) et des descripteurs espèces (B) dans le plan 1-2	194
75B.- Herbier de Térémba : ordination des échantillons (C) et des descripteurs espèces (D) dans le plan 1-3	195
76.- Variations numériques saisonnières des espèces principales du peuplement de Térémba	196
77.- Herbier de Térémba : variations annuelles de la biomasse totale du peuplement () et des biomasses animales () et végétales () (les barres verticales représentent l'erreur standard)	197
78.- Herbier de Térémba : variations annuelles de la diversité et de l'équitabilité du peuplement	198
79A.- Herbier de Tomo : distribution du nombre moyen d'espèces selon les différents groupes trophiques	200
79B et C.- Herbier de Tomo : distribution du nombre moyen d'individus et de la biomasse moyenne selon les différents groupes trophiques	201
80A.- Herbier de Tomo : richesse spécifique des groupes trophiques principaux (P : prédateurs; D : déposivores; S : suspensivores; M : macrophytes; H : herbivores)	202
80B.- Herbier de Tomo : densité, en pourcentage du total, des groupes trophiques principaux (P : prédateurs; D : déposivores; S : suspensivores; H : herbivores)	203
81.- Diagramme schématique résumant les principaux transferts de matière dans l'herbier de Tomo	206
82A.- Herbier de Térémba : distribution du nombre moyen d'espèces selon les différents groupes trophiques	207
82B et C.- Herbier de Térémba : distribution du nombre moyen d'individus et de la biomasse moyenne selon les différents groupes trophiques	208
83A.- Herbier de Térémba : richesse spécifique des groupes trophiques principaux (P : prédateurs; D : déposivores; S : suspensivores; M : macrophytes; H : herbivores)	209
83B.- Herbier de Térémba : densité, en pourcentage du total, des groupes trophiques principaux (P : prédateurs; D : déposivores; S : suspensivores; H : herbivores)	210
84.- Diagramme schématique résumant les principaux transferts de matière dans l'herbier de Térémba	213

LISTE DES TABLEAUX

1.- Tableau récapitulatif des références bibliographiques en notre possession citant <i>A. striata</i> , <i>G. tumidum</i> et <i>A. scapha</i>	26
2.- Limites et termes des fractions granulométriques théoriques; comparaison des échelles de WEYDERT (1976) et de WENWORTH (1922) (d'après CHEVILLON, 1990)	29
3.- Pourcentages des différentes fractions sédimentaires sur la plage de Karikaté durant la période de l'étude (Gt : galets; Gv : graviers; Sg : sable grossier; Sm : sable moyen; Sf : sable fin; Stf : sable très fin; Va : vase; Mo : matière organique), moyenne et erreur standard (* : donnée manquante)	38
4.- Valeur des indices sédimentologiques sur la plage de Karikaté durant la période de l'étude (Méd(ϕ) : médiane; Tm(ϕ) : taille moyenne; Cla(ϕ) : classement; Tri(ϕ) : triage; Asy(ϕ) : asymétrie; Nor(ϕ) : normalité; Hyd(ϕ) : hydrodynamisme, moyenne et erreur standard (* : échantillon manquant)	39
5.- Pourcentages des différentes fractions sédimentaires sur l'herbier de Tomo durant la période de l'étude (Gt : galets; Gv : graviers; Sg : sable grossier; Sm : sable moyen; Sf : sable fin; Stf : sable très fin; Va : vase; Mo : matière organique), moyenne et erreur standard	40
6.- Valeur des indices sédimentologiques sur l'herbier de Tomo durant la période de l'étude (Méd(ϕ) : médiane; Tm(ϕ) : taille moyenne; Cla(ϕ) : classement; Tri(ϕ) : triage; Asy(ϕ) : asymétrie; Nor(ϕ) : normalité; Hyd(ϕ) : hydrodynamisme, moyenne et erreur standard	41
7.- Pourcentages des différentes fractions sédimentaires sur l'herbier de Téremba durant la période de l'étude (Gt : galets; Gv : graviers; Sg : sable grossier; Sm : sable moyen; Sf : sable fin; Stf : sable très fin; Va : vase; Mo : matière organique), moyenne et erreur standard (* : donnée manquante)	41
8.- Valeur des indices sédimentologiques sur l'herbier de Téremba durant la période de l'étude (Méd(ϕ) : médiane; Tm(ϕ) : taille moyenne; Cla(ϕ) : classement; Tri(ϕ) : triage; Asy(ϕ) : asymétrie; Nor(ϕ) : normalité; Hyd(ϕ) : hydrodynamisme, moyenne et erreur standard	42
9.- Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de la population d' <i>A. striata</i> . Par exemple, Je3 correspond aux unités d'échantillonnage où l'effectif des individus d'une longueur inférieure à 20 mm est plus grand que 29. N : densité; B : biomasse; Je : jeunes; Ad : adultes	57
10.- Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de l'environnement d' <i>A. striata</i> . Gv : graviers; Sm : sables grossiers et moyens; Sf : sables fins; Ca : carbonates; Mo : matière organique; La : largeur; Tm(ϕ) : taille moyenne	57

11.- Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de la population de <i>G. tumidum</i> . Par exemple, Je2 correspond aux unités d'échantillonnage où l'effectif des individus d'une longueur inférieure à 20 mm est plus grand que 1. N : densité; B : biomasse; Je : jeunes; Ad : adultes	59
12.- Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de l'environnement de <i>G. tumidum</i> . Gv : graviers; Sm : sables grossiers et moyens; Sf : sables fins; Va : vase; Ca : carbonates; Ba : bathymétrie; He : herbier (Simple (1) : <i>Halophila ovalis</i> ; Simple (2) : <i>Halodule uninervis</i> ou <i>H. pinifolia</i>)	59
13.- Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de la population d' <i>A. scapha</i> . Par exemple, Je0 correspond aux unités d'échantillonnage où l'effectif des individus d'une longueur inférieure à 22 mm est nul. N : densité; B : biomasse; Je : jeunes; Ad : adultes	60
14.- Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de l'environnement d' <i>A. scapha</i> . Gv : graviers; Sm : sables grossiers et moyens; Sf : sables fins; Va : vase; Ca : carbonates; Ba : bathymétrie; He : herbier (Simple (1) : <i>Halodule uninervis</i> ; Simple (2) : <i>Cymodocea rotundata</i> , <i>Halophila ovalis</i> ou <i>T. hemprichii</i>)	60
15.- Echelles d'observation, à la loupe binoculaire (A), et au microscope (B), utilisées pour décrire le stade de maturation sexuelle des bivalves (M=mâles, F=femelles)	78
16.- Relations allométriques longueur-poids caractérisant <i>A. striata</i> , <i>G. tumidum</i> et <i>A. scapha</i> . Les résultats sont de la forme $Pt=aL^b$ (Pt=poids total de matière fraîche en g, Lt=longueur totale en mm)	102
17.- Valeurs modales des distributions de fréquences de longueurs de la coquille d' <i>A. scapha</i> pour les sries d'arrêt de croissance successives (± 1 erreur standard). La lettre A désigne le premier anneau repéré sans préjuger de l'âge auquel il correspond	111
18.- Longueurs estimées des diverses générations d' <i>A. scapha</i> , selon l'hypothèse d'un arrêt de croissance lié à la reproduction	112
19.- Récapitulatif des étapes menant au calcul du coefficient instantané de mortalité naturelle de <i>G. tumidum</i> [(1) : abondance corrigée des effets du marquage; (2) : abondance corrigée des pertes de marques; (3) : abondance corrigée des pertes par émigration]	121
20.- Récapitulatif des étapes menant au calcul du coefficient instantané de mortalité naturelle d' <i>A. scapha</i> [(1A) : pas de perte de marques; (1B) abondance corrigée des pertes de marques]	122
21.- Densités N (N/0.5 m) et biomasses B (g/0.5 m) d' <i>A. striata</i> et de <i>D. faba</i> sur les unités d'échantillonnage prospectées (* : unité "accessible")	137
22.- Paramètres calculés pour les unités d'échantillonnage (y) et estimés pour les populations (Y) à partir de l'ensemble des données	138
23.- Limites des estimateurs relatifs aux unités d'échantillonnage (y) et aux populations (Y) pour un risque statistique de 5%	138

24.- Evolution de l'intervalle de confiance pour un risque de 5% de la biomasse (tonnes) du stock d' <i>A. striata</i> en fonction de la taille de capture Tc (mm) et du seuil de rentabilité S (N/0.5 m)	139
25.- Densités N (N/0.5 m ²) et biomasses B (g/0.5 m ²) de <i>G. tumidum</i> et d' <i>A. scapha</i> sur les unités d'échantillonnage (* : unité "accessible")	141
26.- Paramètres calculés pour les unités d'échantillonnage (y) et estimés pour les populations (Y) à partir de l'ensemble des données	142
27.- Limites des estimateurs relatifs aux unités d'échantillonnage (y) et aux populations (Y) pour un risque statistique de 5%	143
28.- Evolution de l'intervalle de confiance pour un risque de 5% de la biomasse exploitable (tonnes) de <i>G. tumidum</i> en fonction de la taille de capture Tc (mm) et du seuil de rentabilité S (N/0.5 m ²)	143
29.- Evolution de l'intervalle de confiance pour un risque de 5% de la biomasse exploitable (tonnes) d' <i>A. scapha</i> en fonction de la taille de capture Tc (mm) et du seuil de rentabilité S (N/0.5 m ²)	146
30.- Bivalves "comestibles" des substrats meubles littoraux, classés par ordre alphabétique	148
31.- Espèces récoltées sur le site de Karikaté durant notre étude	169
32.- Espèces benthiques récoltées sur le site de Tomo durant notre étude	173
33.- Densité moyenne annuelle (N/m ²), biomasse moyenne annuelle (gPSSC/m ²) et groupe trophique (S : suspensivore; D : déposivore; P : prédateur; H : herbivore) des espèces animales récoltées à Tomo (ES=erreur standard). Les espèces sont classées par densité décroissante. Pour les espèces principales, les abréviations (Abb) utilisées dans l'AFC sont aussi portées	179
34.- Espèces benthiques récoltées sur le site de Téremba durant notre étude	186
35.- Densité moyenne annuelle (N/m ²), biomasse moyenne annuelle (gPSSC/m ²) et groupe trophique (S : suspensivore; D : déposivore; P : prédateur; H : herbivore) des espèces animales récoltées à Téremba (ES=erreur standard). Les espèces sont classées par densité décroissante. Pour les espèces principales, les abréviations (Abb) utilisées dans l'AFC sont aussi portées	192
36.- Liste et régime alimentaire des poissons capturés à Tomo (Pis : piscivores; Car : carnivores; Zpk : zoo-planctonophages; Ppk : phyto-planctonophages; Det : détritivores). La classification est celle de NELSON (1984)	204
37.- Liste et régime alimentaire des poissons capturés à Téremba (Pis : piscivores; Car : carnivores; Zpk : zoo-planctonophages; Ppk : phyto-planctonophages; Mih : micro-herbivores; Det : détritivores). La classification est celle de NELSON (1984)	211

ANNEXES

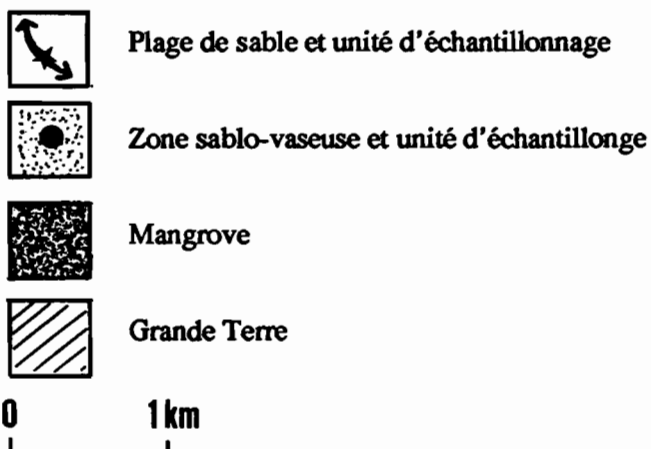
ANNEXE 1

CARTE DES SITES POTENTIELS A BIVALVES

Nous présentons dans cette annexe la carte des sites potentiels à bivalves sur le littoral du sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie. Il s'agit des fonds susceptibles d'être peuplés par les espèces *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* et *Anadara scapha*. *A. striata* est exclusivement rencontré sur les plages de sable. Celles-ci ont une faible largeur et elles ont alors été définies comme des unités linéaires. *G. tumidum* et *A. scapha* sont rencontrés sur les fonds meubles sablo-vaseux dépourvus ou non d'herbiers de phanérogames marines.

Les divers types de fond ont été décalqués directement sur les photographies aériennes en couleur au 1/40000^{ème} de l'IGN (mission d'octobre 1982), utilisées comme support iconographique pour la mise au point de notre plan d'échantillonnage.

LEGENDE DES CARTES 1 à 17 :



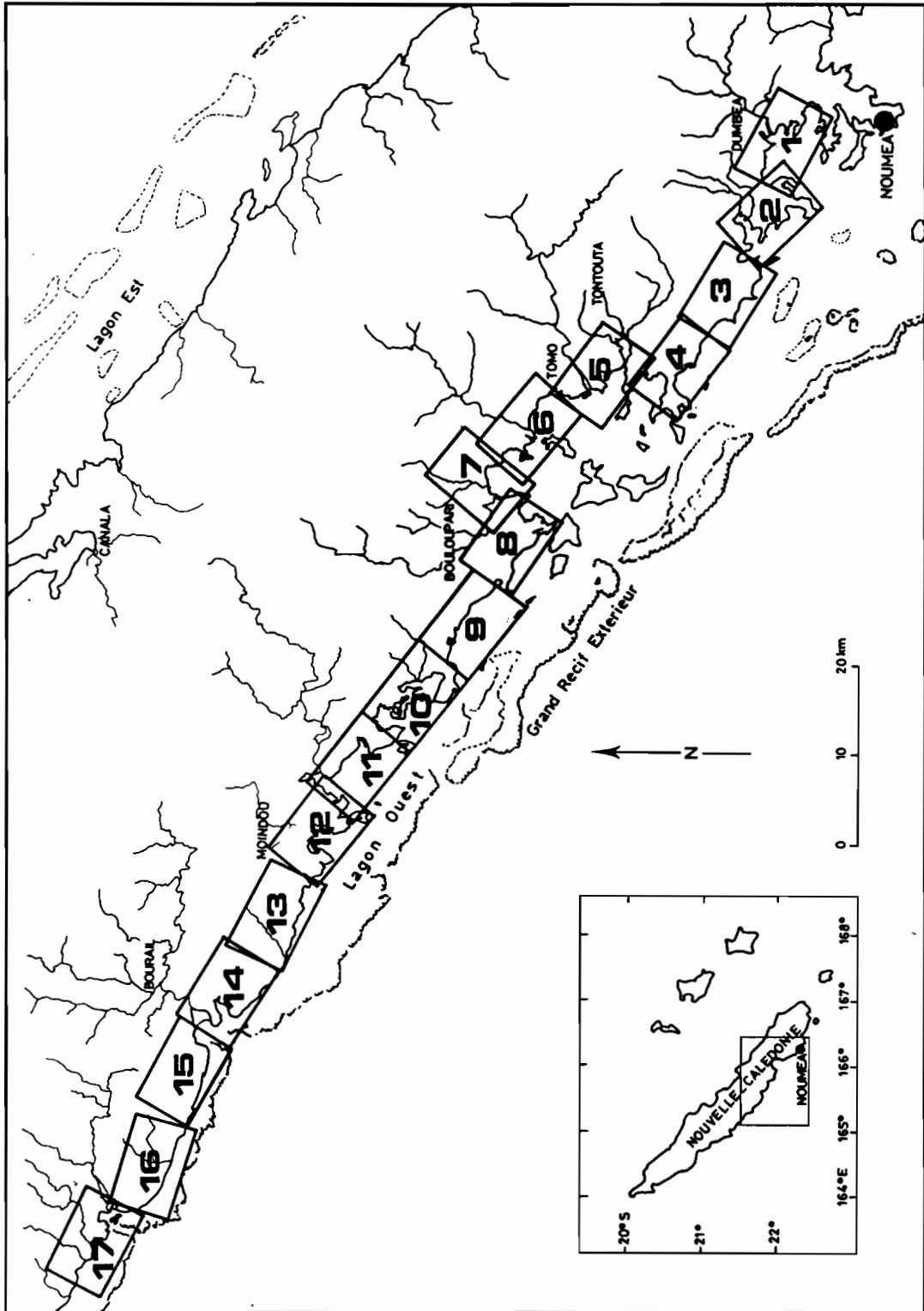
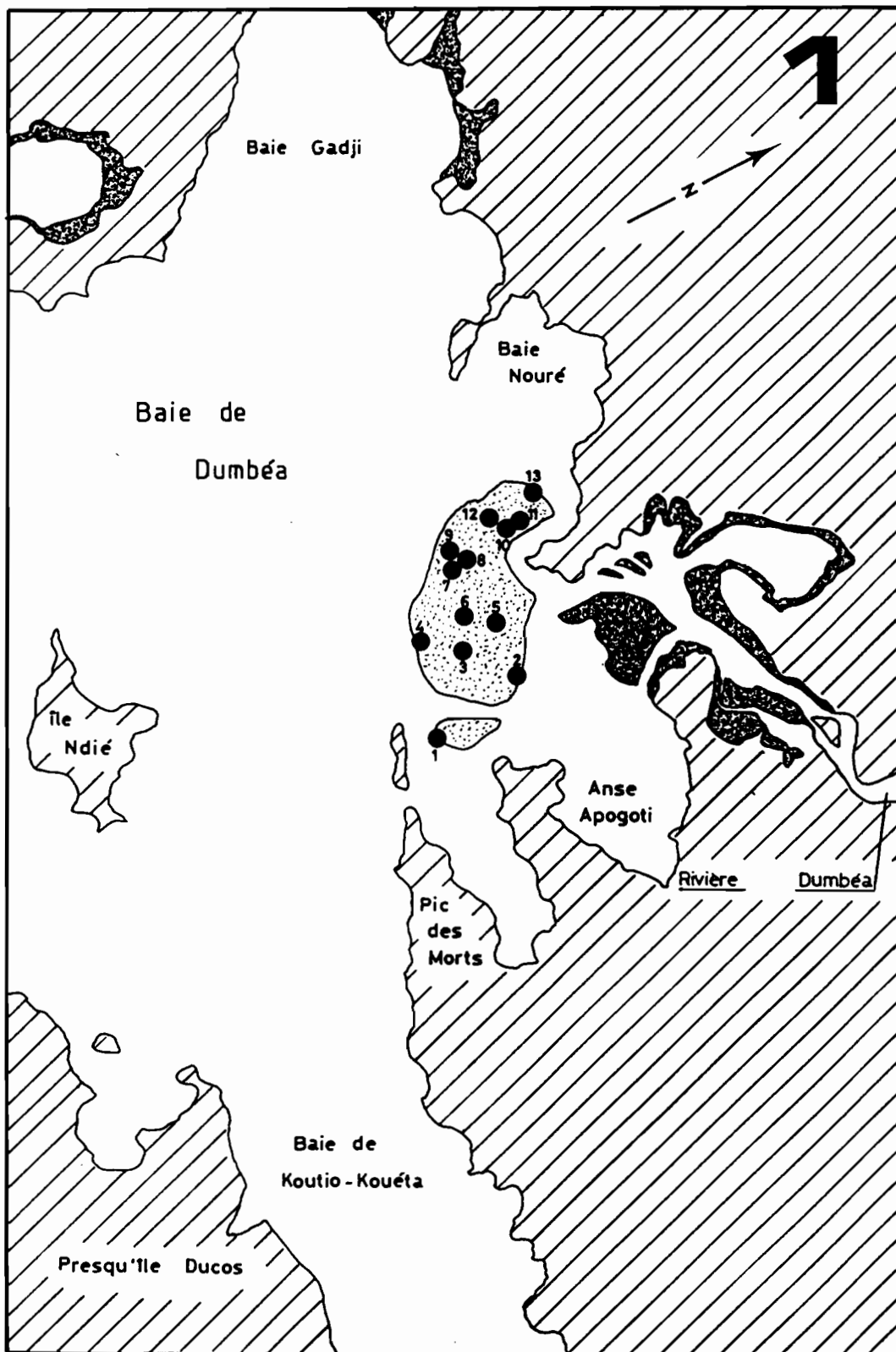
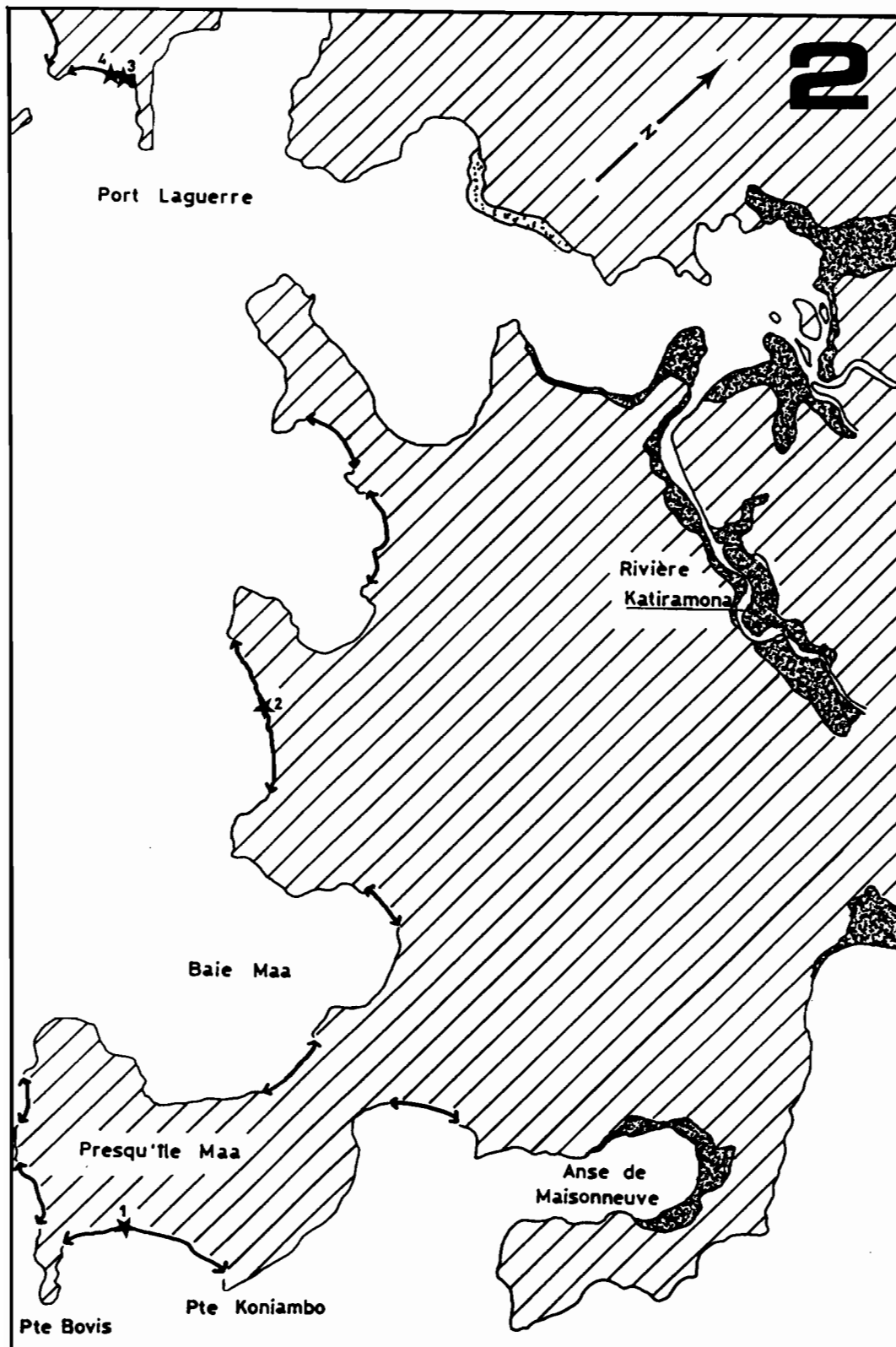
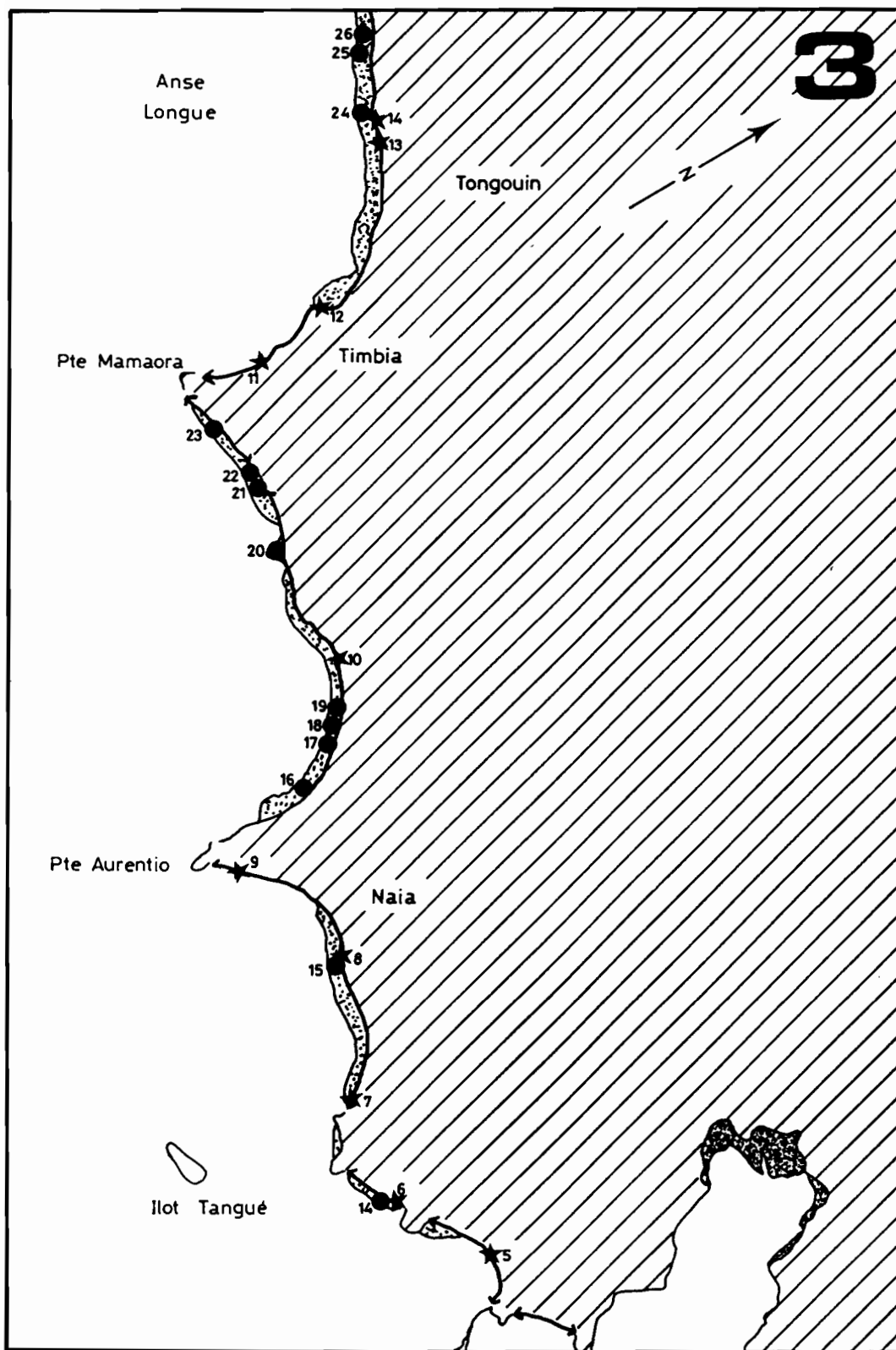
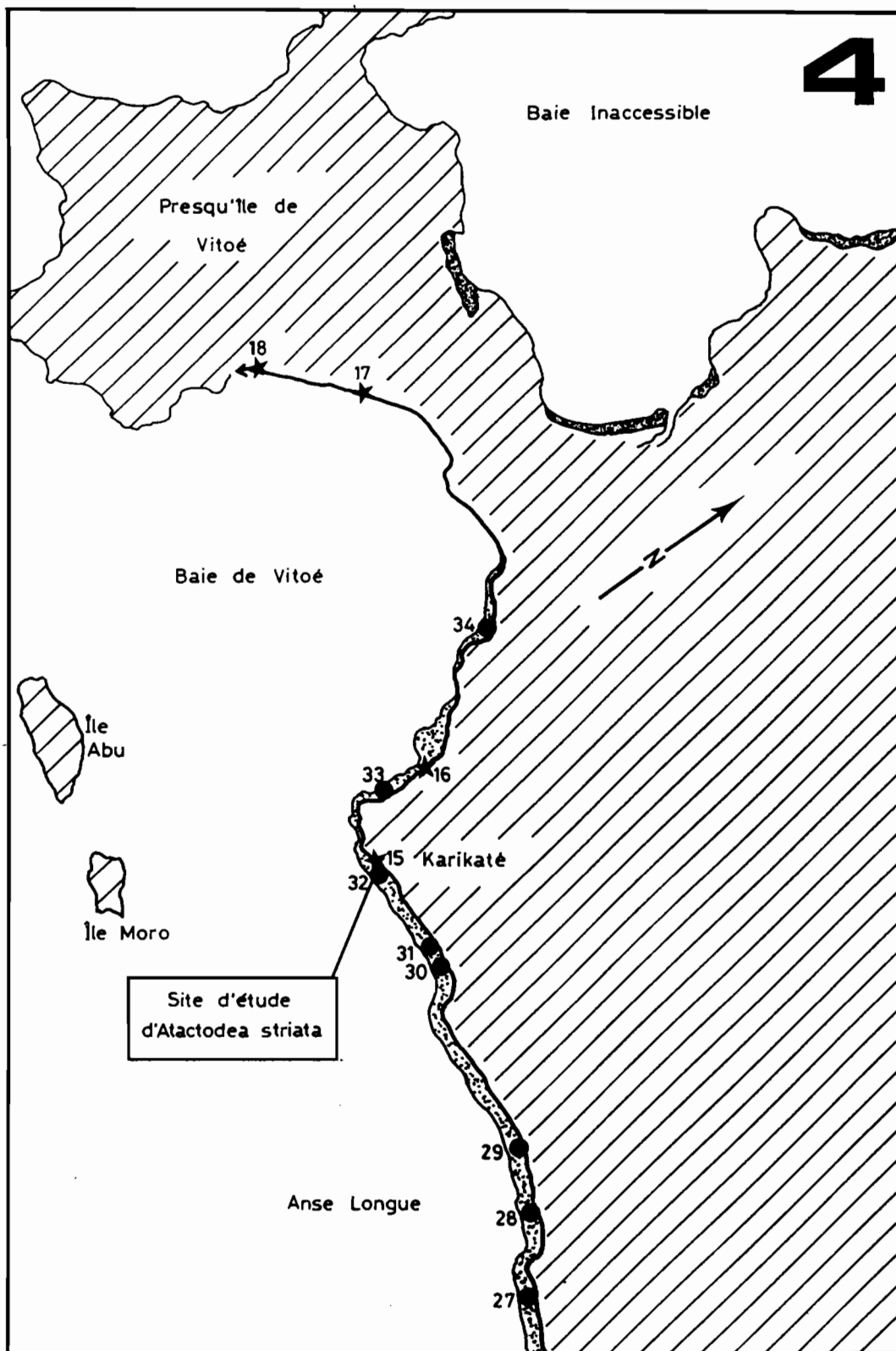


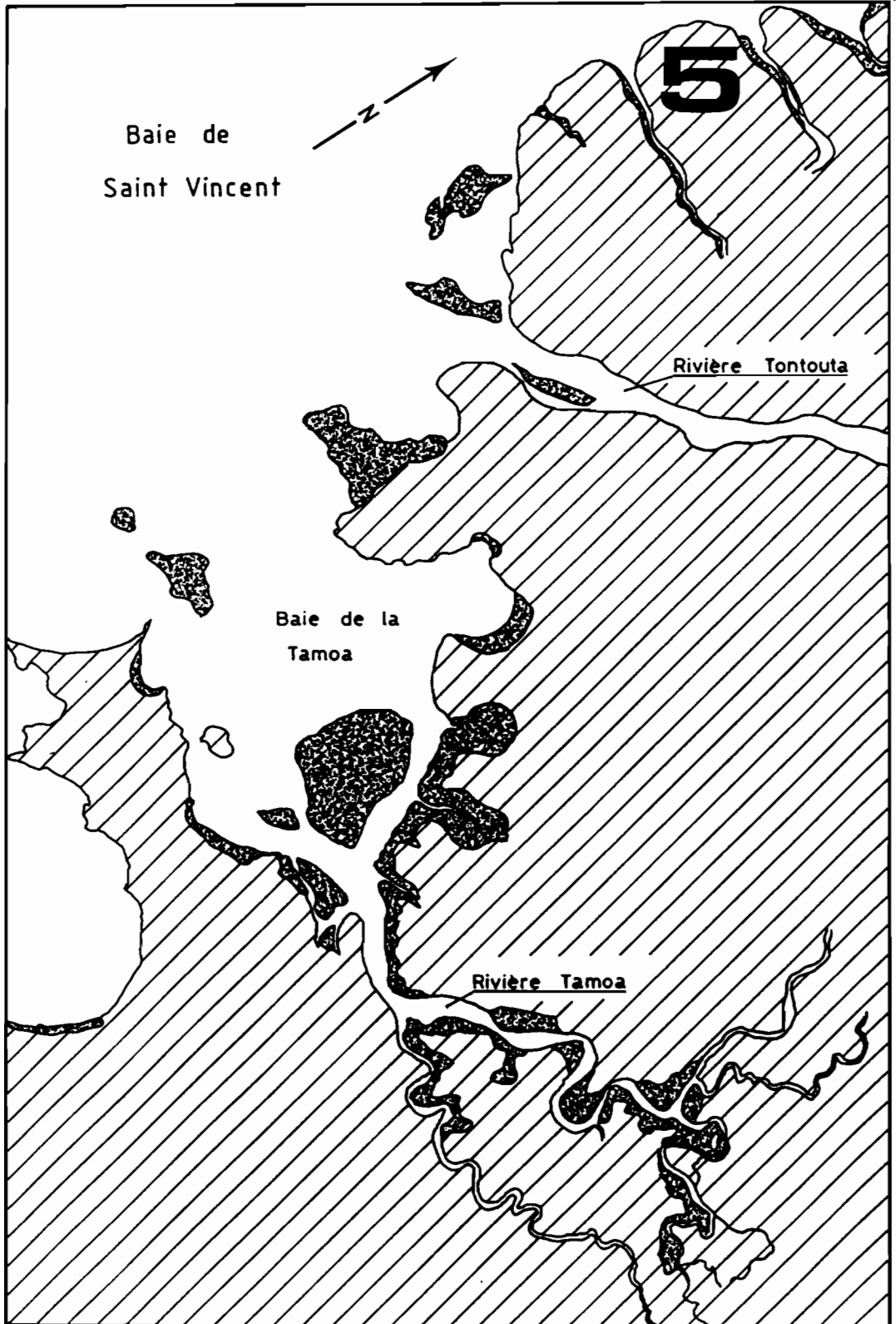
Schéma d'assemblage des différentes parties de la carte

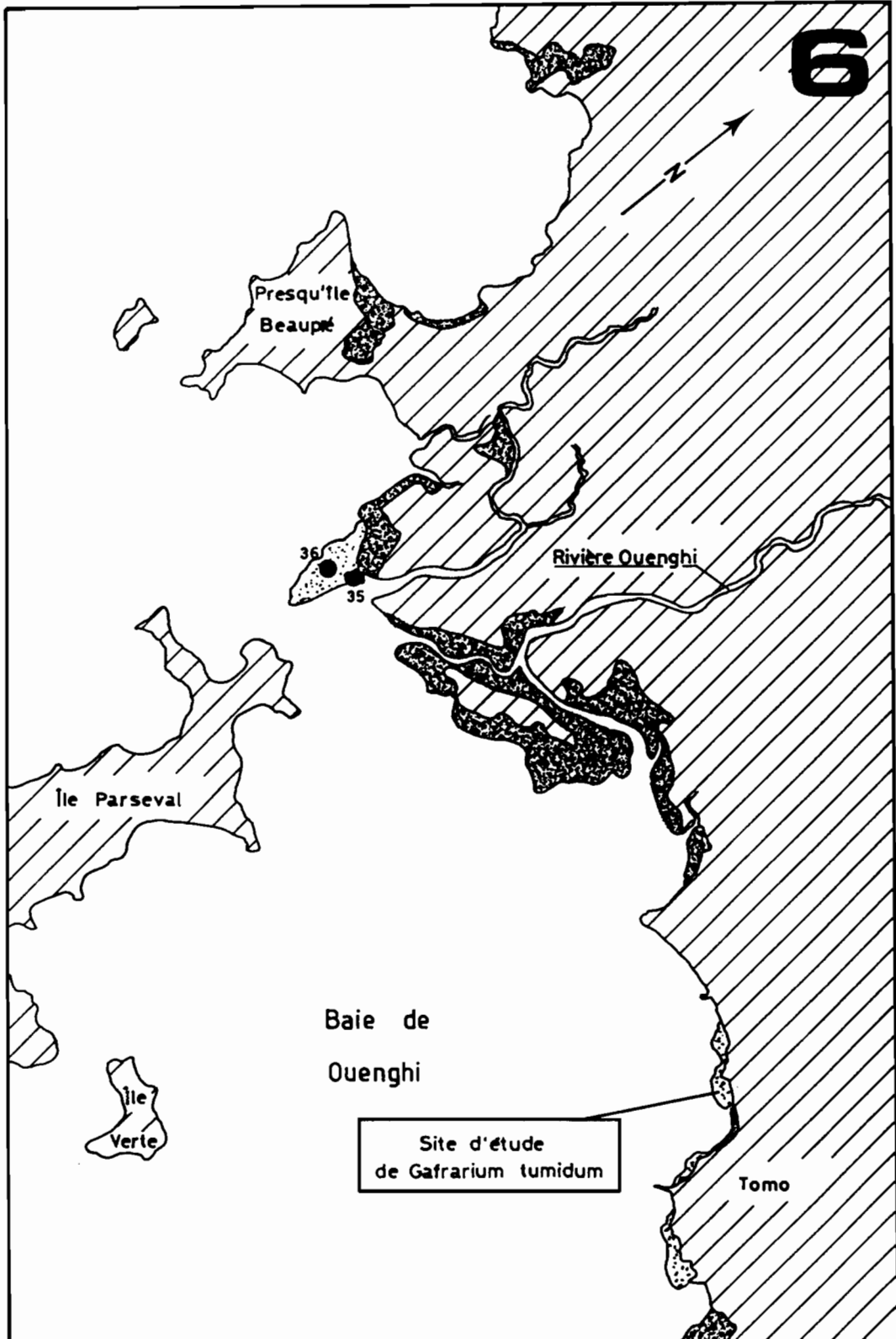


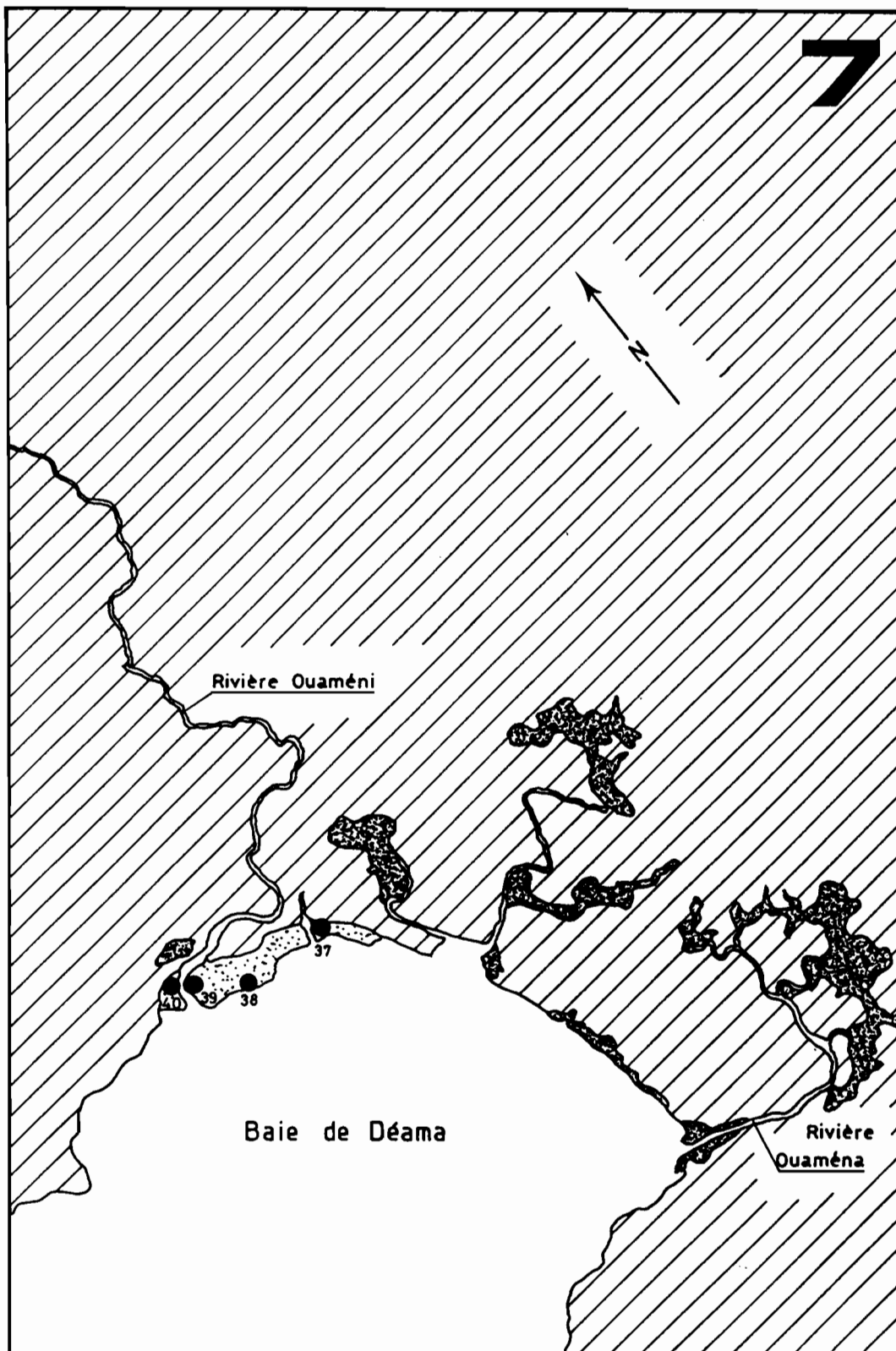


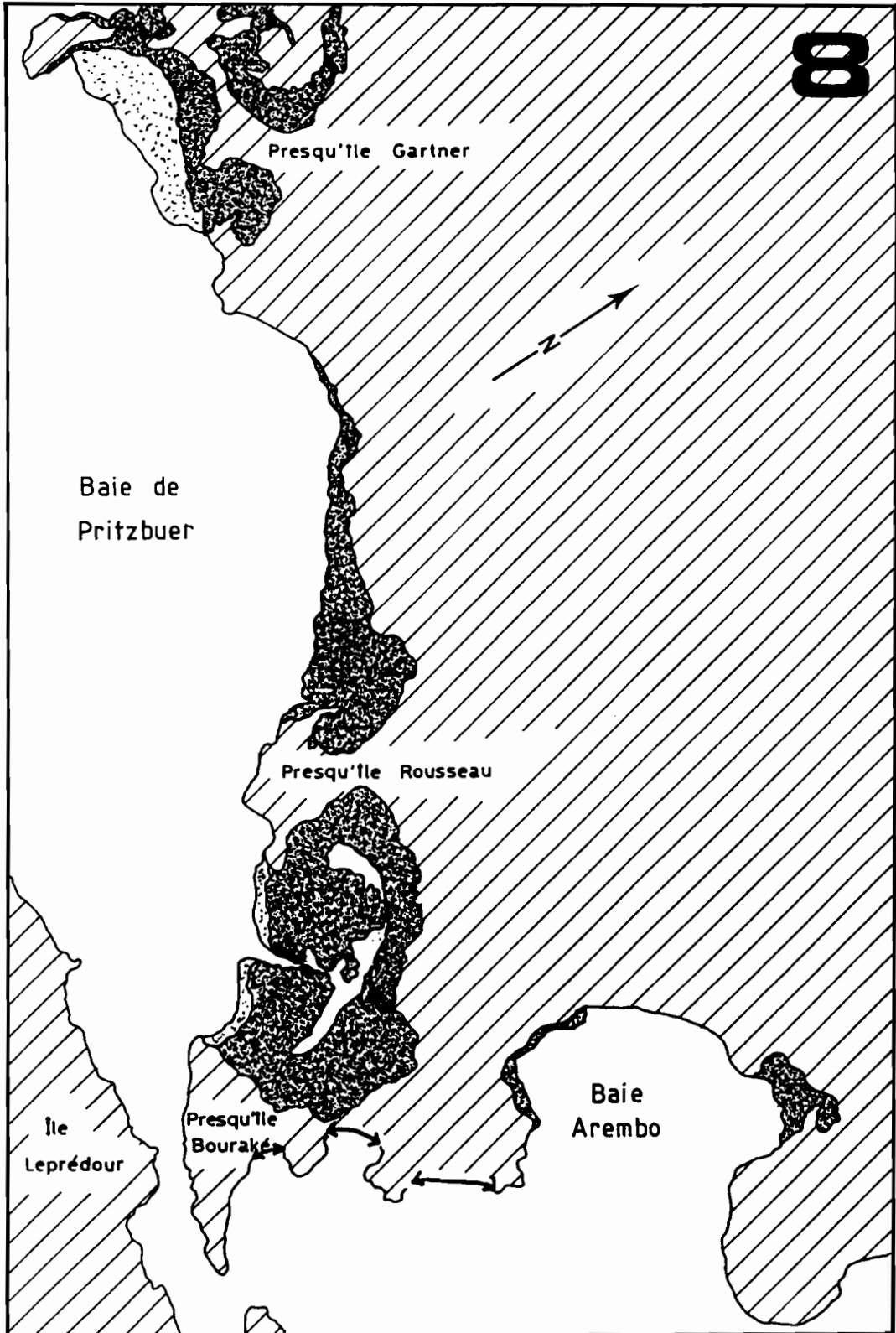


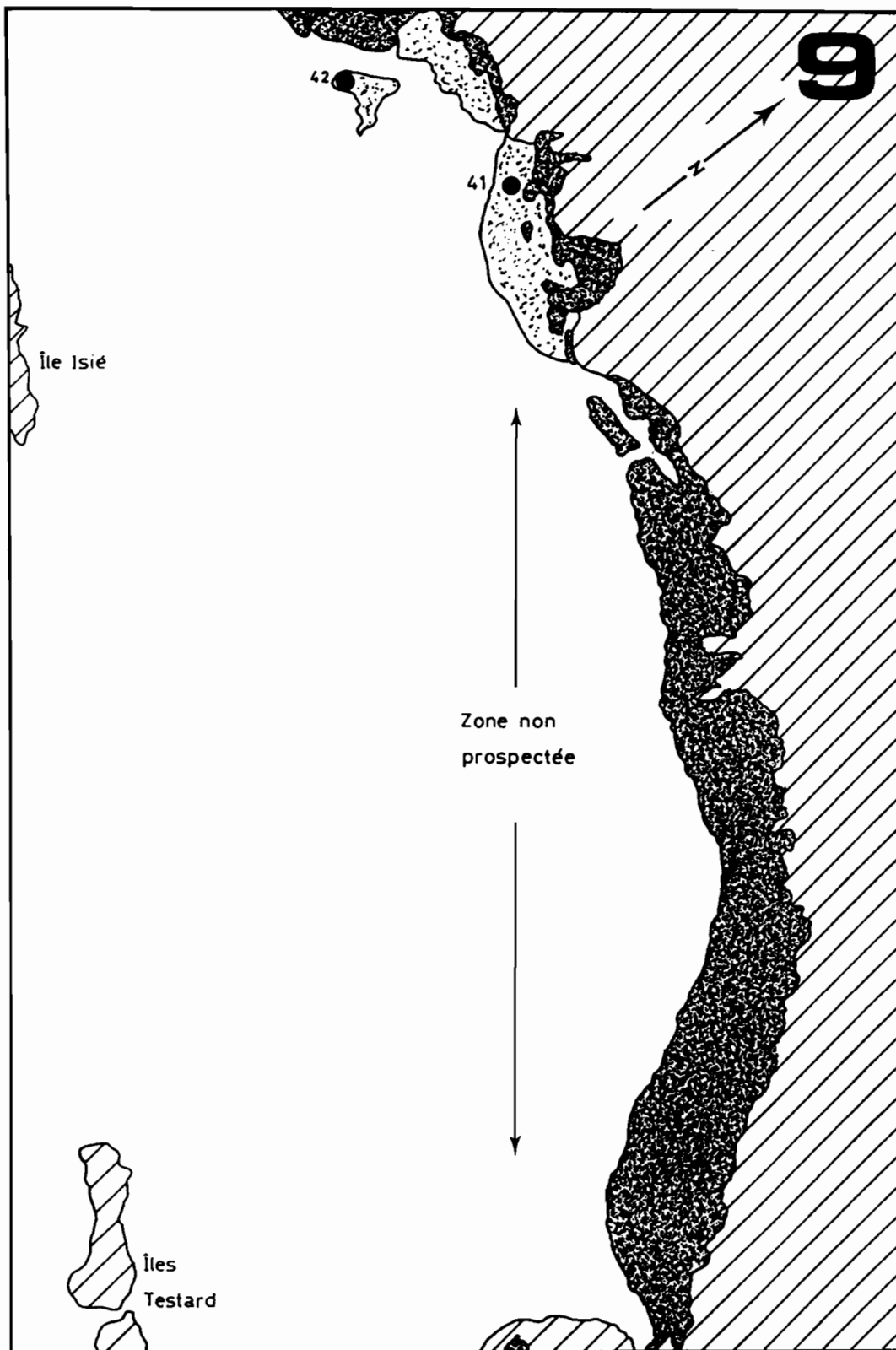


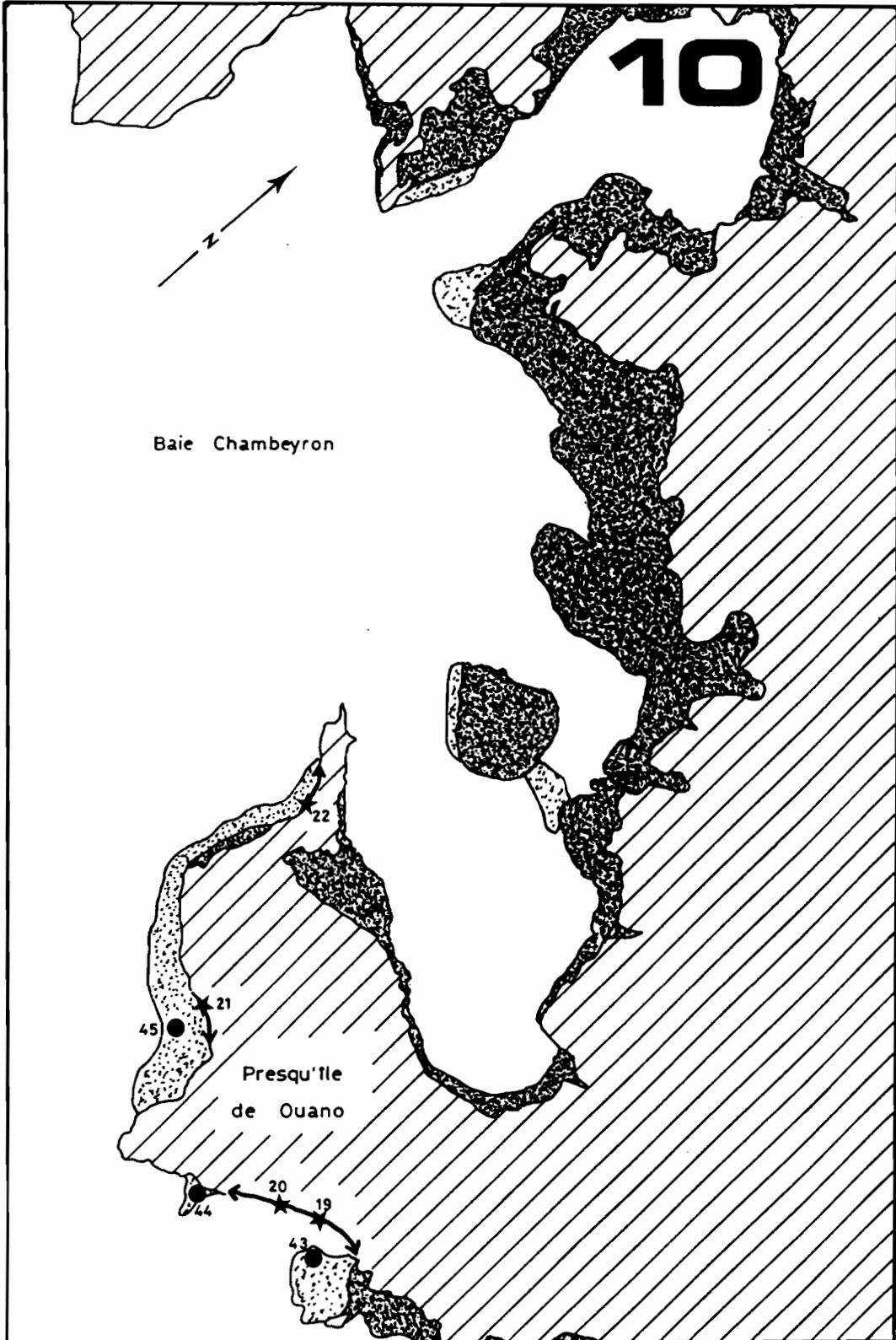


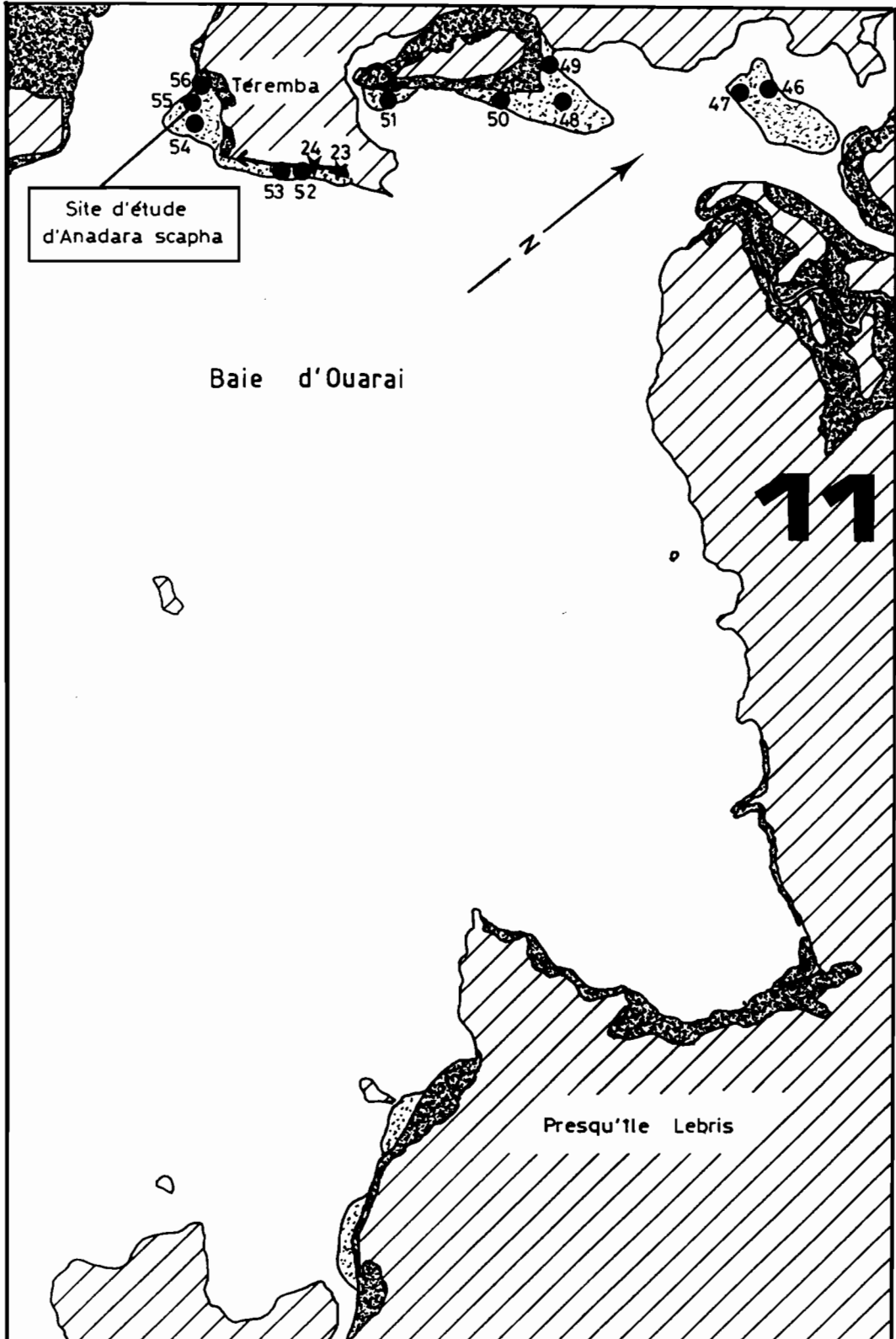


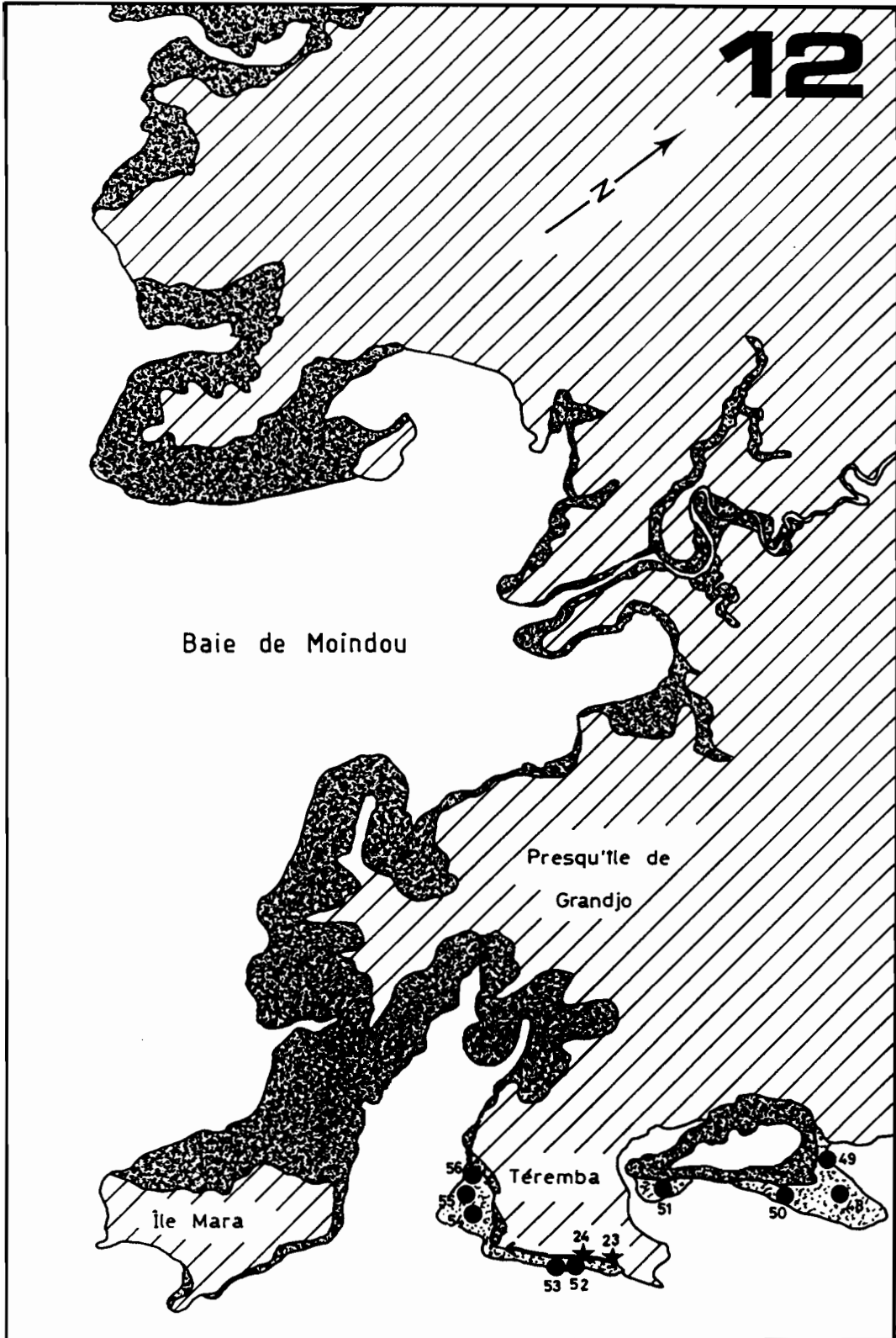


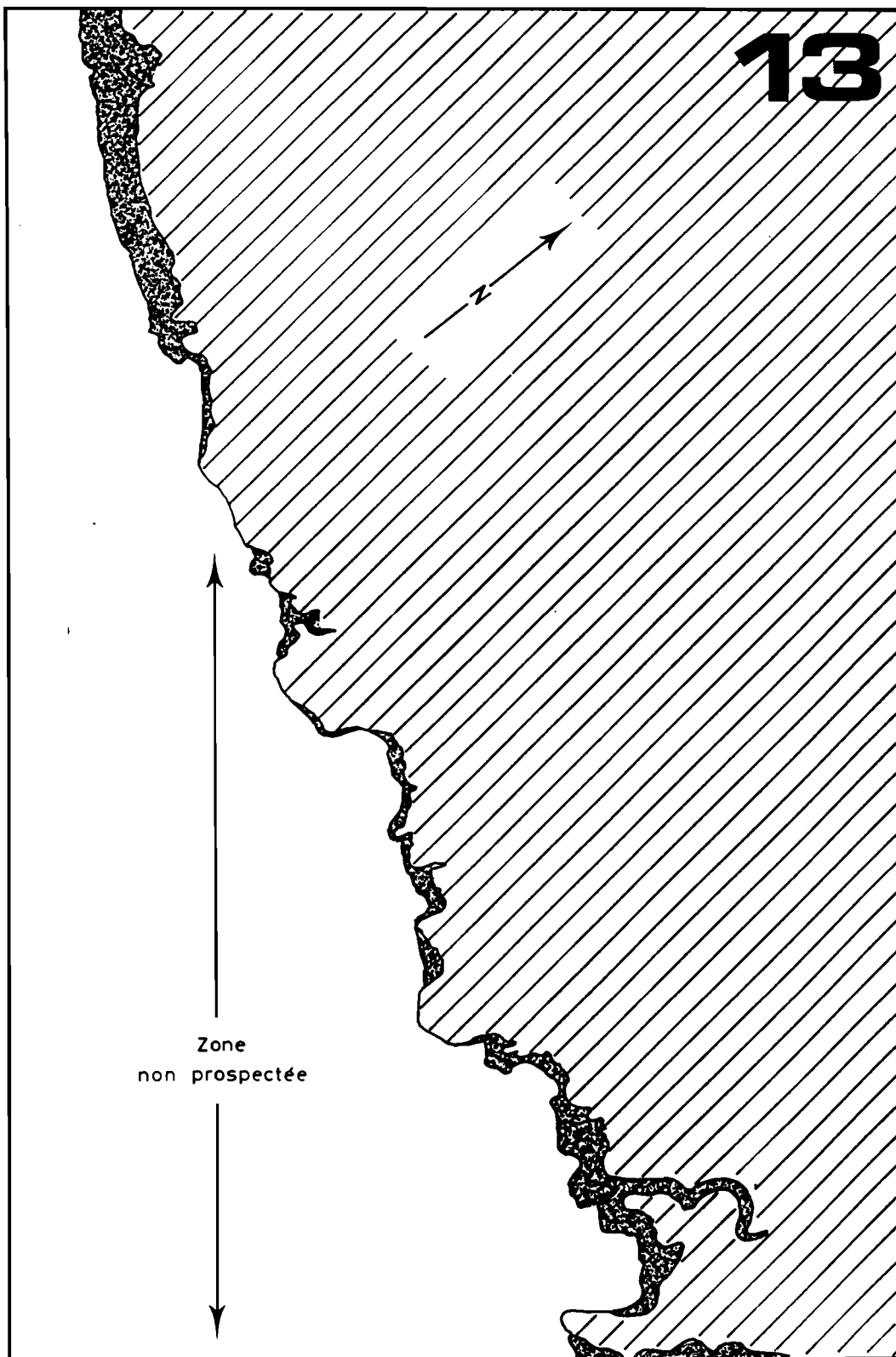


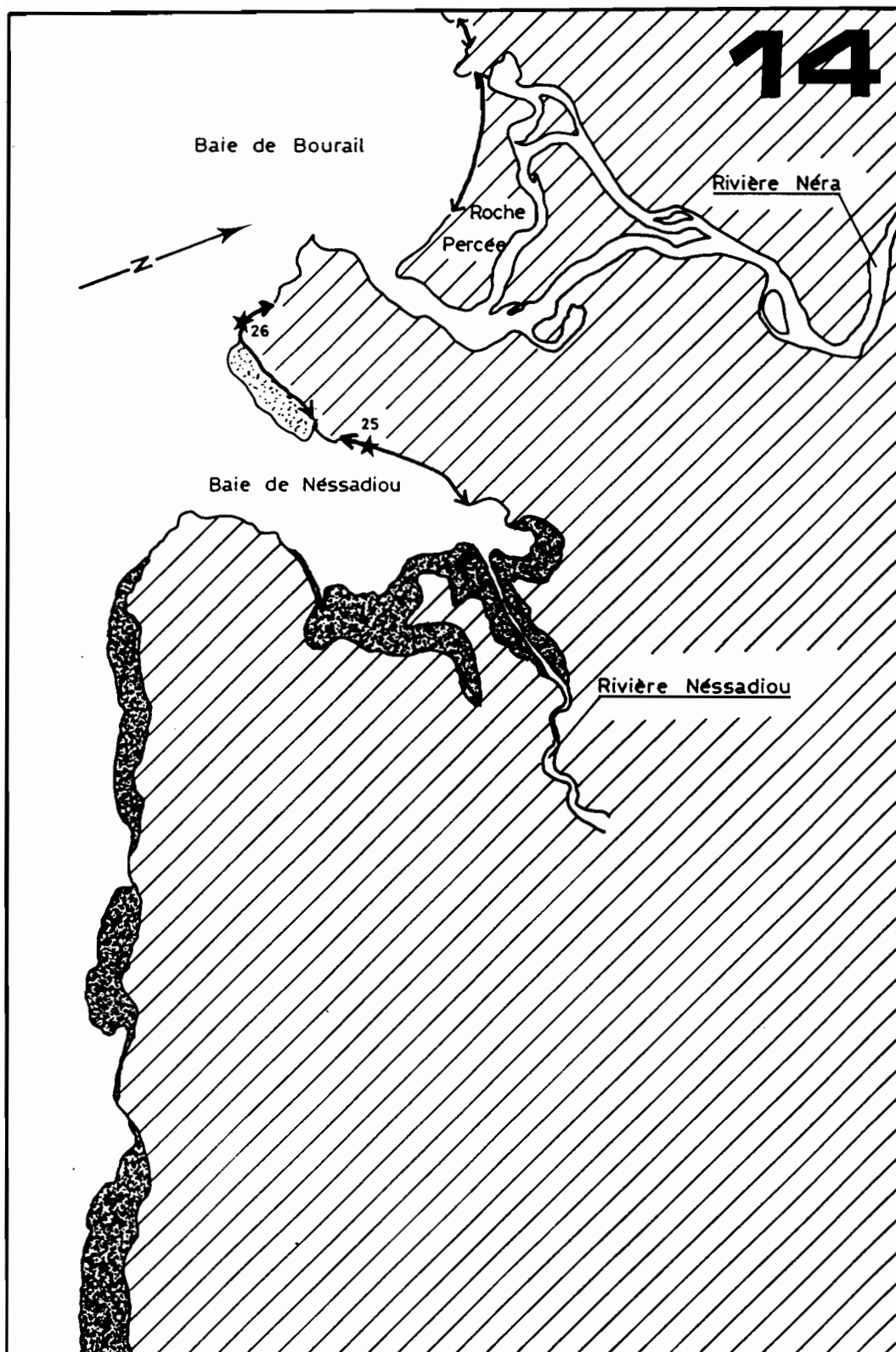


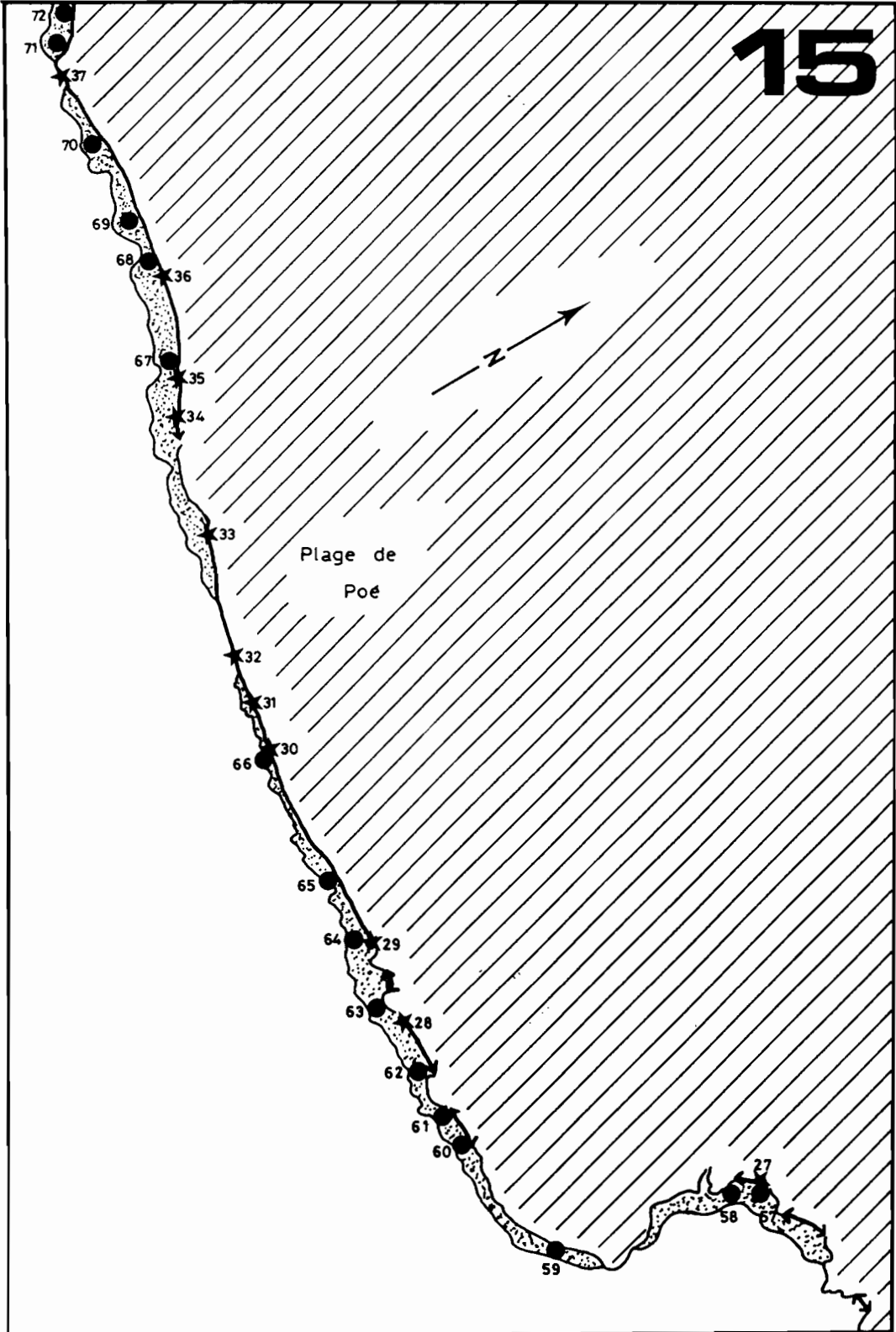


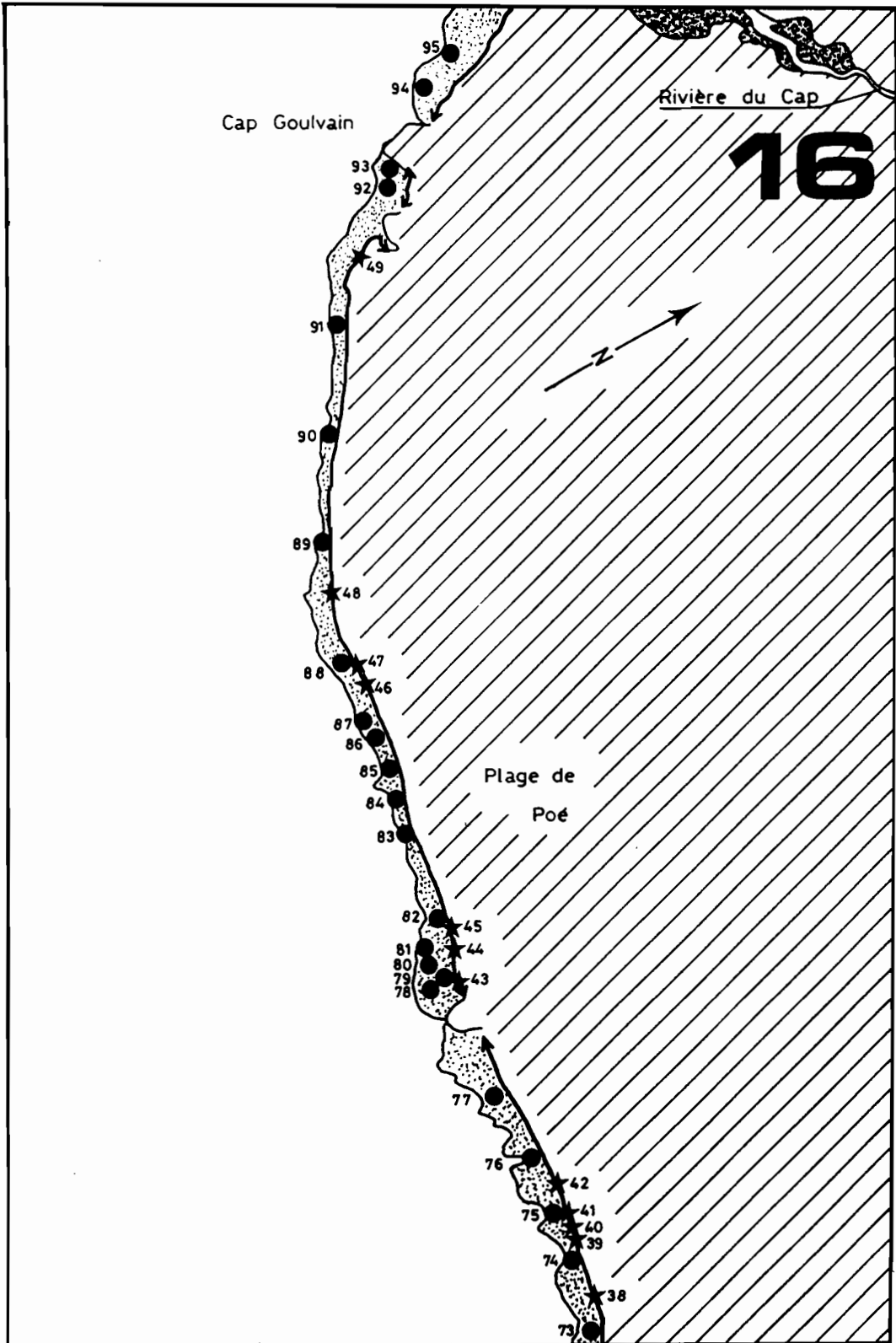


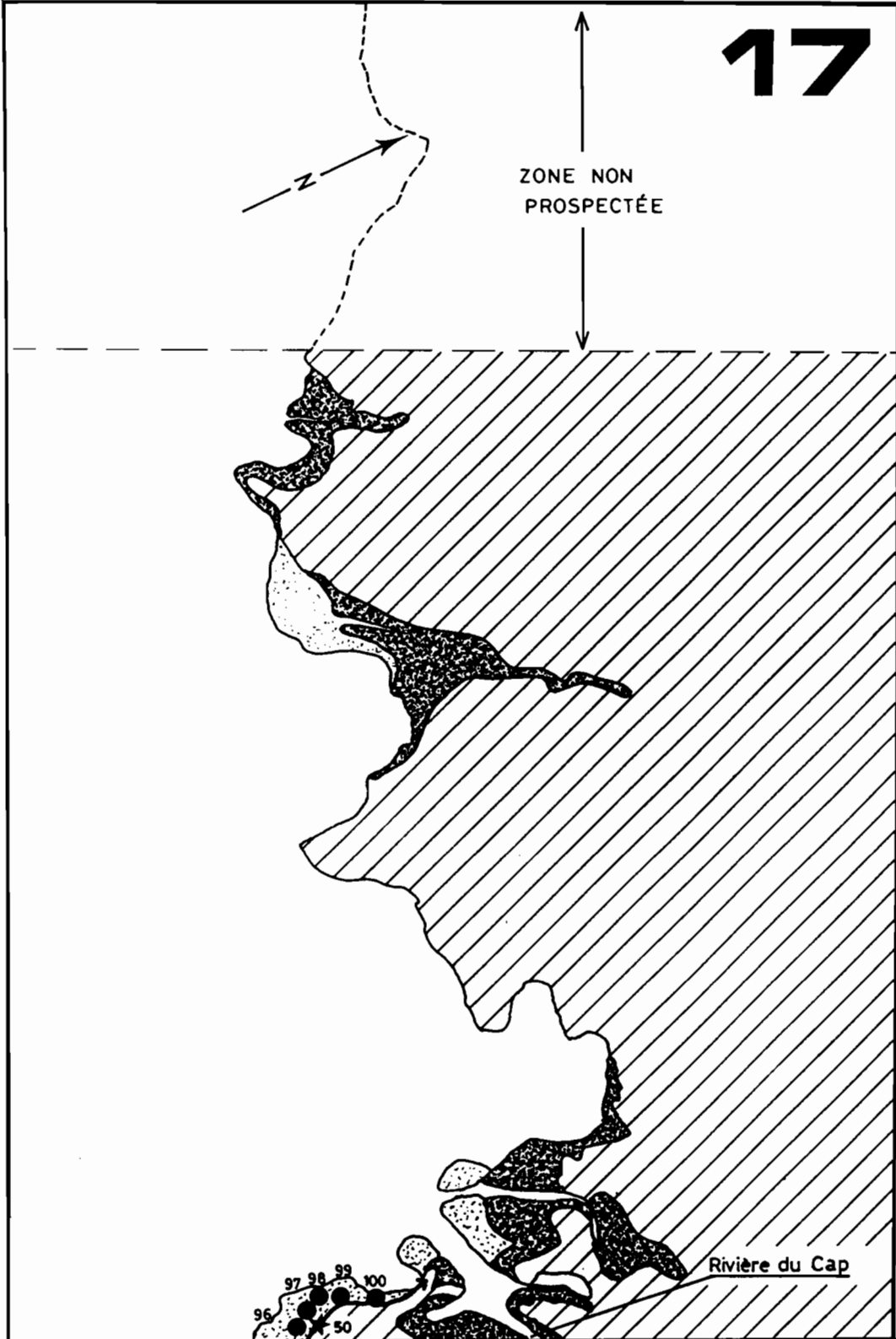












ANNEXE 2

Nous présentons dans cette annexe le détail des calculs des productions annuelles de *Gafrarium tumidum* et *Anadara scapha* respectivement dans les herbiers de Tomo et de Térémba, dont les résultats sont fournis dans la 3^{ème} partie de notre travail. La production annuelle des 2 espèces a été calculée par une méthode simple dérivée de la méthode 1 de CRISP (1971) et déjà employée par HIBBERT (1976) : le poids moyen de chaque classe d'âge est tout d'abord estimé. La production annuelle de la classe d'âge est ensuite définie comme le produit entre la densité de cette classe et l'accroissement de poids par rapport à la classe suivante.

N : nombre d'individus de chaque classe d'âge, par m^2 à Tomo et $0.5 m^2$ à Térémba,

L : longueur moyenne de chaque classe d'âge, établie d'après les courbes de croissance fournies dans le chapitre 1.3 (2^{ème} partie),

P_{moy} : poids moyen en gPSSC de chaque classe d'âge, calculé à l'aide des relations allométriques longueur-poids $P=9.4278 \times 10^{-6} L^{3.0208}$ pour *G. tumidum* et $P=3.4441 \times 10^{-5} L^{2.7239}$ pour *A. scapha*,

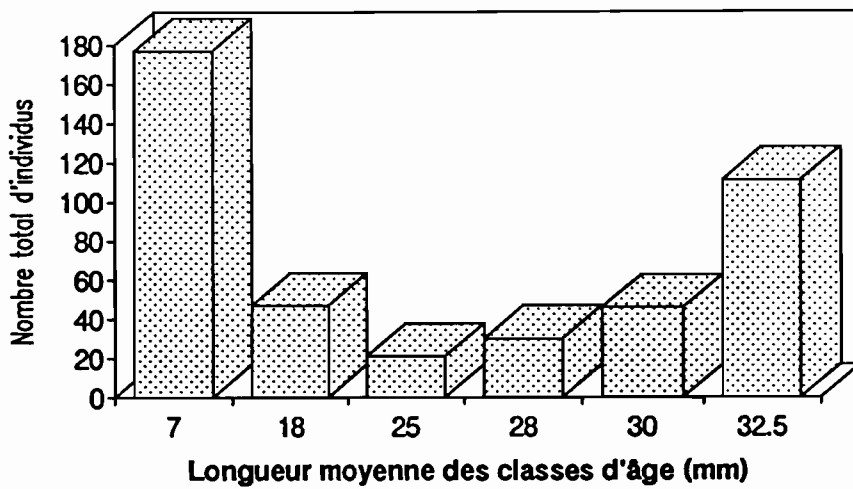
ΔP_{moy} : accroissement de poids entre classes successives,

$N \times \Delta P_{moy}$: production annuelle de chaque classe d'âge,

$P_{tot} = \Sigma N \times \Delta P_{moy}$: production globale annuelle de la population.

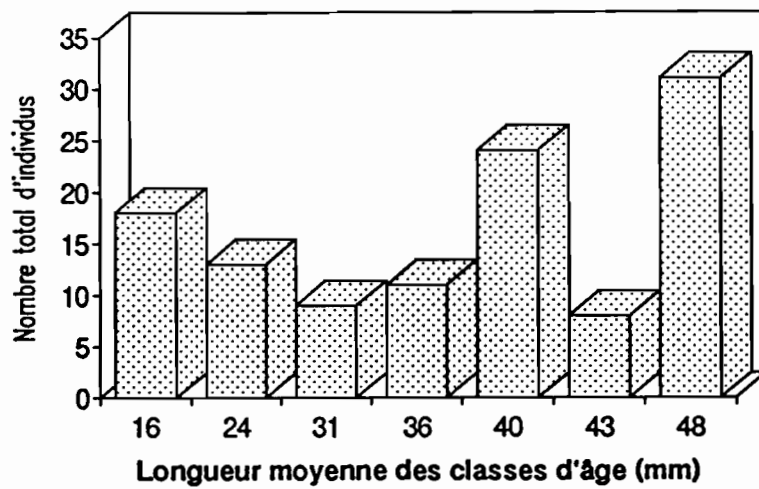
Gafrarium tumidum : $P_{\text{tot}} = 2.6855 \text{ gPSSC/m}^2$

Classe d'âge	N	L	P_{moy}	ΔP_{moy}	$N \times \Delta P_{\text{moy}}$
1989	22.4	7.0	0.0034	0.0550	1.2320
1988	5.95	18.0	0.0584	0.0991	0.5896
1987	2.66	25.0	0.1575	0.0643	0.1710
1986	3.80	28.0	0.2218	0.0514	0.1953
1985	5.82	30.0	0.2732	0.0748	0.4353
Plus	1.39	32.5	0.3480	0.0448	0.0623
∞		33.8	0.3928		



Anadara scapha : $P_{\text{tot}} = 4.1776 \text{ gPSSC}/0.5 \text{ m}^2$

Classe d'âge	N	L	P_{moy}	ΔP_{moy}	$N \times \Delta P_{\text{moy}}$
1989	3.00	16.0	0.0656	0.1324	0.3972
1988	2.17	24.0	0.1980	0.2355	0.5110
1987	1.5	31.0	0.4335	0.1640	0.2460
1986	1.83	36.0	0.5975	0.1986	0.3635
1985	4.00	40.0	0.7961	0.1734	0.6936
1984	1.33	43.0	0.9695	0.3387	0.4505
Plus	5.17	48.0	1.3082	0.2932	1.5158
∞		51.7	1.6014		



ANNEXE 3

Cette annexe présente les listes des espèces récoltées sur les sites de Tomo et de Téremba durant notre étude. Pour chaque prélèvement mensuel, la surface échantillonnée, la richesse spécifique, la densité et la biomasse totales ont été fournies, ainsi que les biomasses animales et végétales. Les histogrammes de fréquences et les courbes cumulatives semi-logarithmiques caractérisant le sédiment lors du prélèvement ont aussi été montrés. Enfin, les densités et les biomasses des différentes espèces ont été données. A Tomo, les densités sont exprimées en nombre d'individus par m² et les biomasses en gPSSC par m². A Téremba, les valeurs sont exprimées par 0.5 m². Pour chaque site, seules les biomasses supérieures à 0.01 gPSSC ont été reportées. Les poids des très petits invertébrés ont toutefois été comptabilisés dans le total.

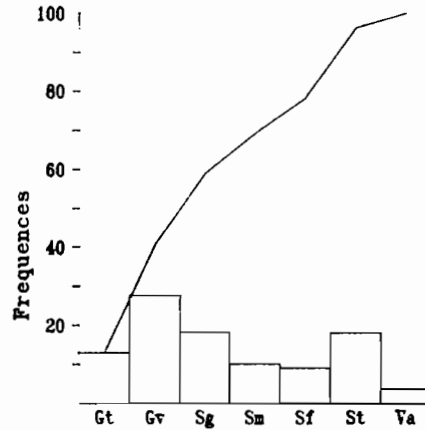
Légende

- S : surface échantillonnée en m²,
- RS : richesse spécifique en nombre d'espèces,
- N : densité en nombre d'individus,
- B : biomasse en gPSSC,
- Tér : Téremba,
- Gt : galets (> 20 mm),
- Gv : graviers (2.5 à 20 mm),
- Sg : sables grossiers (1 à 2.5 mm),
- Sm : sables moyens (0.5 à 1 mm),
- Sf : sables fins (0.25 à 0.5 mm),
- St : sables très fins (0.063 à 0.25 mm)
- Va : vase (< 0.063 mm).

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tomo	07/04/89	1	45	294	46.50	19.73	26.77

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

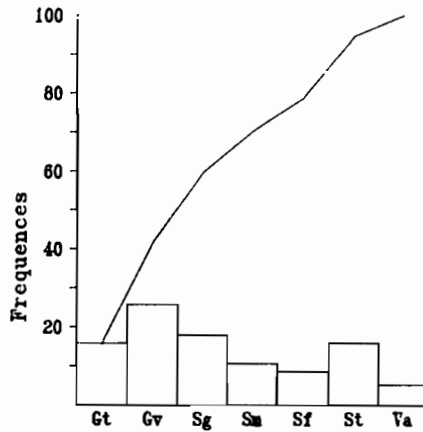


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Algue			Bivalves		
<i>Acetabularia sp.</i>		2.03	<i>Anadara scapha</i>	16	7.15
Phanérogames			<i>Anadara troscheli</i>	1	0.61
<i>Cymodocea rotundata</i>		0.15	Bivalve indét.1	3	
<i>Halodule pinifolia</i>		11.22	Bivalve indét.2	4	0.02
<i>Halodule uninervis</i>		13.06	<i>Fragum scruposum</i>	4	
<i>Halophila ovalis</i>		0.31	<i>Gafrarium tumidum</i>	49	9.95
Némerte			<i>Gari sp.</i>	8	0.07
Némerte indét.	1		<i>Lucinidae indét.</i>	2	
Polychètes			<i>Macoma sp.</i>	2	0.02
<i>Amphinomidae indét.</i>	1		<i>Marcia japonica</i>	1	0.25
<i>Armandia leptocirris</i>	2		<i>Modiolus aratus</i>	1	0.01
<i>Cauleriella sp.1</i>	2		<i>Periglypta puerpera</i>	1	0.02
<i>Ceratonereis sp.</i>	1		<i>Pitar sp.</i>	7	0.15
<i>Glycera sp.</i>	2		<i>Tellina sp.1</i>	2	0.01
<i>Leiochrides australis</i>	2		Crustacés		
<i>Leocrates claparedii</i>	1		Amphipode indét.1	1	
<i>Loimia ingens</i>	9		<i>Caridae indét.1</i>	4	0.11
<i>Lysidice sp.</i>	1		Isopode indét.2	1	0.01
<i>Perinereis cultrifera</i>	1		<i>Macrophthalmus latreillei</i>	2	0.01
<i>Scoloplos sp.2</i>	1		<i>Paguridae indét.</i>	1	0.01
<i>Spio sp.</i>	6		<i>Xanthiidae indét.</i>	1	
<i>Syllis sp.</i>	1		Echinodermes		
<i>Terebellides stroemi</i>	1		<i>Amphiuridae indét.</i>	39	0.44
Brachlopede			<i>Synaptidae indét.</i>	8	0.13
<i>Lingula anatina</i>	101	0.49	Poisson		
Gastéropode			<i>Glicentrogobius sp.</i>	1	0.15
<i>Neritidae indét.</i>	2	0.02			

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tomo	24/04/89	1	35	241	19.74	14.43	5.41

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

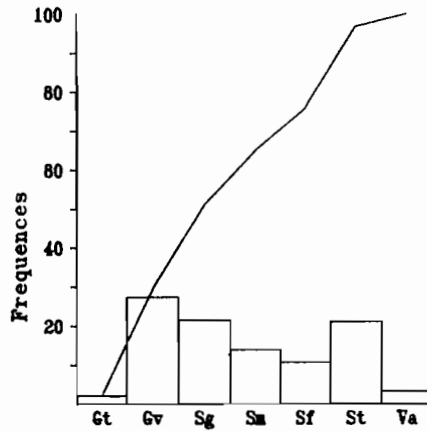


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Algue			<i>Marcia japonica</i>	4	0.68
<i>Digenia simplex</i>		0.24	<i>Periglypta puerpera</i>	1	0.05
Phanérogames			<i>Pitar sp.</i>	1	
<i>Halodule pinifolia</i>		4.36	<i>Tellina sp.1</i>	3	
<i>Halodule uninervis</i>		0.09	Crustacés		
<i>Halophila ovalis</i>		0.72	Amphipode indét.1	1	
Plathelminthe			Amphipode indét.2	1	
Plathelminthe indét.	1		Brachyoure indét.1	1	
Polychètes			<i>Caridae</i> indét.1	7	0.29
<i>Caulleriella sp.1</i>	5		<i>Charybdis charybdis</i>	1	0.05
<i>Glycera sp.2</i>	2		Isopode indét.	2	0.01
<i>Loimia ingens</i>	5		<i>Macrophtalmus latreillei</i>	5	0.09
<i>Marphysa sp.1</i>	1		<i>Paguridae</i> indét.	3	0.02
<i>Mastobranchus trinchessii</i>	1		Echlnodermes		
<i>Polynoinae</i> indét.1	1		<i>Amphiuridae</i> indét.	3	0.02
Brachiopode			<i>Synaptidae</i> indét.	9	0.12
<i>Lingula anatina</i>	93	0.48	Poissons		
Gastéropodes			<i>Micrognathus natans</i>	1	
<i>Cerithium sp.1</i>	1	0.53	<i>Phillophictus sp.</i>	1	0.07
<i>Naticidae</i> indét.2	1				
<i>Neritidae</i> indét.	2	0.01			
Bivalves					
<i>Anadara scapha</i>	12	5.21			
<i>Gafrarium tumidum</i>	26	6.68			
<i>Lucinidae</i> indét.	2				
<i>Macoma sp.</i>	2	0.02			

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tomo	25/05/89	1	39	389	30.26	10.43	19.92

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

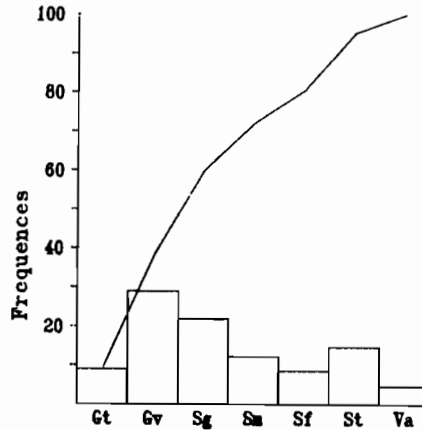


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Phanérogames			Bivalves		
<i>Cymodocea rotundata</i>		0.73	<i>Anadara scapha</i>	4	1.73
<i>Halodule pinifolia</i>		3.81	<i>Anodontia sp.</i>	1	0.01
<i>Halodule uninervis</i>		15.32	Bivalve indéterminé.1	2	0.01
<i>Halophila ovalis</i>		0.06	<i>Gafrarium tumidum</i>	37	6.30
Polychètes			<i>Gari sp.</i>	2	0.01
<i>Armandia leptocirris</i>	15		<i>Macoma sp.</i>	4	0.01
<i>Boccardia sp.</i>	1		<i>Marcia japonica</i>	2	0.02
<i>Caulleriella sp.1</i>	5	0.01	<i>Modiolus aratus</i>	1	0.01
<i>Ceratonereis sp.</i>	1		<i>Pitar sp.</i>	1	
<i>Glycera sp.2</i>	1		<i>Tapes variegatus</i>	1	0.01
<i>Loimia ingens</i>	6		<i>Tellina sp.1</i>	2	0.02
<i>Polynoïnae indéterminé.2</i>	1		Crustacés		
<i>Scoloplos sp.2</i>	2		Amphipode indéterminé.1	13	
<i>Spio sp.2</i>	5		Amphipode indéterminé.2	9	
<i>Syllis sp.</i>	1		<i>Caridae indéterminé.1</i>	2	
Brachiopode			Isopode indéterminé.2	1	
<i>Lingula anatina</i>	207	1.23	<i>Macrophthalmus latreillei</i>	8	0.22
Gastéropodes			<i>Paguridae indéterminé.</i>	5	0.04
<i>Cerithium sp.1</i>	6	0.10	<i>Peneus sp.</i>	1	
<i>Naticidae indéterminé.2</i>	1	0.04	<i>Xanthiidae indéterminé.</i>	3	
<i>Neritidae indéterminé.</i>	2	0.07	Echinodermes		
			<i>Amphiuridae indéterminé.</i>	29	0.31
			<i>Synaptidae indéterminé.</i>	7	0.18

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tomo	28/07/89	1	41	571	35.13	21.14	13.99

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

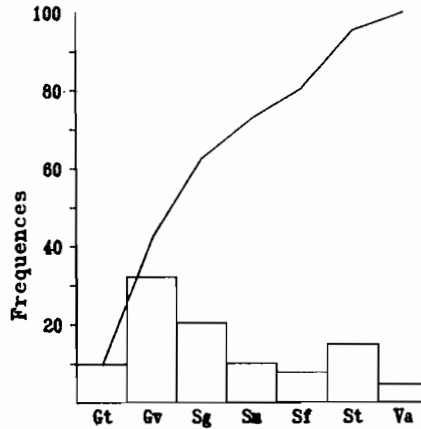


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Algue			Bivalves		
<i>Digenia simplex</i>		0.12	<i>Anadara scapha</i>	3	3.32
Phanérogames			<i>Corbula sp.</i>	1	
<i>Cymodocea rotundata</i>		2.37	<i>Fragum scruposum</i>	8	0.02
<i>Halodule pinifolia</i>		5.75	<i>Gafrarium tumidum</i>	71	12.49
<i>Halodule uninervis</i>		5.75	<i>Lucinidae indét.</i>	2	
Polychètes			<i>Modiolus aratus</i>	2	0.07
<i>Ancistrosyllis constricta</i>	2		<i>Pitar sp.</i>	1	0.01
<i>Armandia leptocirris</i>	15		<i>Tapes variegatus</i>	2	0.60
<i>Cauleriella sp.1</i>	7		<i>Tellina bruguieri</i>	2	0.14
<i>Eteone sp.</i>	1		<i>Tellina sp.1</i>	1	0.01
<i>Glycera sp.2</i>	2		Crustacés		
<i>Loimia ingens</i>	4		Amphipode indét.1	9	
<i>Minuspio sp.</i>	2		Amphipode indét.2	2	
<i>Nereidae indét.1</i>	1		<i>Caridae indét.1</i>	3	0.25
<i>Perinereis cultrifera</i>	4		<i>Macrophtalmus latreillei</i>	4	0.12
<i>Polynoinae indét.1</i>	1		<i>Paguridae indét.</i>	7	0.07
<i>Prionospio multicristata</i>	2		<i>Peneus sp.</i>	1	0.01
<i>Scoloplos sp.2</i>	10		<i>Xanthiidae indét.</i>	1	
<i>Syllis sp.</i>	3		Echinodermes		
Brachiopode			<i>Amphiuridae indét.</i>	35	0.57
<i>Lingula anatina</i>	282	1.77	<i>Echinidae indét.</i>	1	
Gastéropodes			<i>Synaptidae indét.</i>	12	0.15
<i>Cerithium sp.1</i>	62	1.40			
Gastéropode indét.	1				
<i>Neritidae indét.</i>	4	0.08			

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tomo	26/09/89	1	49	587	28.94	18.37	10.57

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

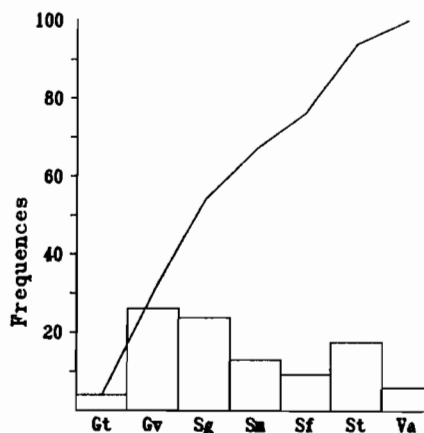


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Phanérogames			Bivalves		
<i>Cymodocea rotundata</i>		3.72	<i>Anadara scapha</i>	5	1.94
<i>Halodule pinifolia</i>		3.74	<i>Anodontia sp.</i>	2	0.02
<i>Halodule uninervis</i>		3.04	Bivalve indét.1	3	0.01
<i>Halophila ovalis</i>		0.07	<i>Fragum scruposum</i>	10	0.04
Polychètes			<i>Gafrarium tumidum</i>	53	11.49
<i>Ancistrosyllis constricta</i>	2		<i>Gari sp.</i>	1	
<i>Armandia leptocirris</i>	9		<i>Lucinidae indét.</i>	5	
<i>Caulleriella sp.1</i>	70	0.02	<i>Macoma sp.</i>	3	0.04
<i>Dasybranchus sp.</i>	1		<i>Marcia japonica</i>	2	0.07
<i>Glycera sp.2</i>	1		<i>Modiolus aratus</i>	4	0.13
<i>Leiochrides australis</i>	2		<i>Pitar sp.</i>	2	0.02
<i>Lepidonotus sp.</i>	1		Décapode		
<i>Marphysa sp.1</i>	1		Décapode indét.	1	0.03
<i>Marphysa sp.2</i>	1		Crustacés		
<i>Nereidae indét.1</i>	1		Amphipode indét.1	1	
<i>Perinereis cultrifera</i>	2		Amphipode indét.2	1	
<i>Phyllodoce sp.</i>	1		Amphipode indét.3	1	
<i>Prionospio multicristata</i>	6		Brachyoure indét.1	1	
<i>Scoloplos sp.2</i>	8		<i>Caridae indét.1</i>	3	0.05
<i>Spio sp.2</i>	4		Isopode indét.2	1	
<i>Terebellides stroemi</i>	1		<i>Macrophtalmus latreillei</i>	6	0.17
<i>Thelepinæ indét.</i>	1		<i>Paguridae indét.</i>	6	0.05
Brachlopede			Echinodermes		
<i>Lingula anatina</i>	210	1.59	<i>Amphiuridae indét.</i>	25	0.33
Gastéropodes			<i>Echinidae indét.</i>	1	0.03
<i>Cerithium sp.1</i>	112	1.87	<i>Synaptidae indét.</i>	10	0.17
<i>Collumbellidae indét.</i>	1	0.06			
<i>Naticidae indét.2</i>	2	0.07			
<i>Neritidae indét.</i>	3	0.12			

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tomo	28/11/89	1	43	344	23.45	10.76	12.69

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

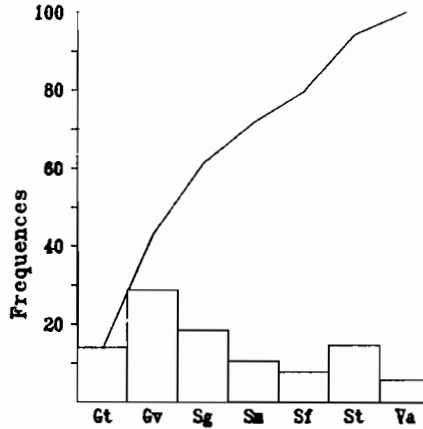


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Algues			Bivalves		
<i>Acetabularia sp.</i>		0.28	<i>Anadara scapha</i>	9	1.64
<i>Digenia simplex</i>		2.58	<i>Bivalve indét.1</i>	1	
Phanérogames			<i>Corbula sp</i>	1	
<i>Cymodocea rotundata</i>		2.08	<i>Fragum scruposum</i>	3	
<i>Halodule pinifolia</i>		6.63	<i>Gafrarium tumidum</i>	42	5.53
<i>Halodule uninervis</i>		0.81	<i>Gari sp.</i>	6	0.03
<i>Halophila ovalis</i>		0.31	<i>Lucinidae indet</i>	2	
Polychètes			<i>Macoma sp.</i>	4	0.04
<i>Ancistrosyllis constricta</i>	1		<i>Modiolus aratus</i>	2	0.05
<i>Caulleriella sp.1</i>	71		<i>Modiolus philippinarum</i>	1	0.07
<i>Lysilla sp.</i>	1		<i>Tapes variegatus</i>	1	0.61
<i>Maldanidae indét.</i>	1		Crustacés		
<i>Nereidae indét.2</i>	1		<i>Caridae indét.1</i>	4	0.04
<i>Pectinaria sp.</i>	1		<i>Isopode indét.2</i>	1	0.01
<i>Perinereis cultrifera</i>	1		<i>Macrophthalmus latreillei</i>	2	0.07
<i>Prionospio multicristata</i>	2		<i>Paguridae indét.</i>	7	0.09
<i>Scoloplos sp.2</i>	7		<i>Peneus sp.</i>	1	
<i>Serpulidae indét.</i>	1		<i>Xanthiidae indét.</i>	1	0.01
<i>Spio sp.2</i>	2		Echinodermes		
<i>Syllis sp.</i>	3		<i>Amphiuridae indét.</i>	23	0.39
<i>Terebellides stroemi</i>	12		<i>Echinidae indét.</i>	2	0.10
Brachiopode			<i>Synaptidae indét.</i>	6	0.10
<i>Lingula anatina</i>	82	0.80			
Gastéropodes					
<i>Cerithium sp.1</i>	37	1.10			
<i>Naticidae indét.2</i>	1	0.01			
<i>Neritidae</i>	1				

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tomo	15/01/90	1	49	757	37.67	17.65	20.02

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

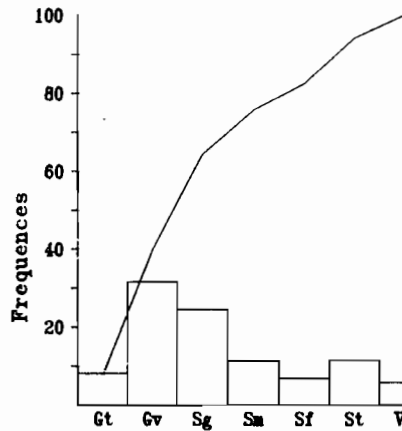


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Algue			Brachlopede		
<i>Digenia simplex</i>		0.05	<i>Lingula anatina</i>	152	1.77
Phanérogames			Gastéropodes		
<i>Cymodocea rotundata</i>		5.30	<i>Cerithium sp.1</i>	39	1.02
<i>Halodule pinifolia</i>		7.78	<i>Naticidae indét.2</i>	1	0.06
<i>Halodule uninervis</i>		5.91	<i>Neritidae indét.</i>	3	0.04
<i>Halophila ovalis</i>		0.98	Bivalves		
Plathelminthe			<i>Anadara scapha</i>	6	2.02
Plathelminthe indét.	1		<i>Anadara troscheli</i>	1	0.51
Némerte			<i>Fragum scruposum</i>	7	
Némerte indét.	1		<i>Gafrarium tumidum</i>	73	8.52
Polychètes			<i>Gari sp.</i>	7	
<i>Ancistrosyllis constricta</i>	13		<i>Lucinidae indét.</i>	4	
<i>Armandia leptocirris</i>	2		<i>Marcia japonica</i>	1	0.12
<i>Caulleriella sp.1</i>	231	0.17	<i>Modiolus aratus</i>	3	0.26
<i>Leiochrides australis</i>	1		<i>Pitar sp.</i>	1	0.01
<i>Loimia ingens</i>	6		<i>Tapes variegatus</i>	2	1.19
<i>Marphysa sp.1</i>	2		Crustacés		
<i>Mastobranthus trinchesei</i>	2		Brachyoure indét.1	6	
<i>Minuspio sp.</i>	1		<i>Caridae indét.1</i>	11	0.22
<i>Nereis sp.</i>	2		Isopode indét.2	4	0.02
<i>Perinereis cultrifera</i>	11		<i>Macrophtalmus latreillei</i>	6	0.04
<i>Polymoinae indét.1</i>	2		<i>Paguridae indét.</i>	23	0.31
<i>Prionospio multicristata</i>	9		<i>Peneus sp.</i>	1	0.03
<i>Sabellidae indét.</i>	6		<i>Xanthidae indét.</i>	5	0.11
<i>Scoloplos sp.2</i>	12		Echinodermes		
<i>Spio sp.</i>	19		<i>Amphiuridae indét.</i>	58	0.80
<i>Syllis sp.</i>	1		<i>Echinidae indét.</i>	1	0.05
<i>Terebellides stroemi</i>	8		<i>Synaptidae indét.</i>	11	0.21
<i>Thelepinae indét.1</i>	1				

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tomo	26/03/90	1	51	513	48.64	20.16	28.48

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

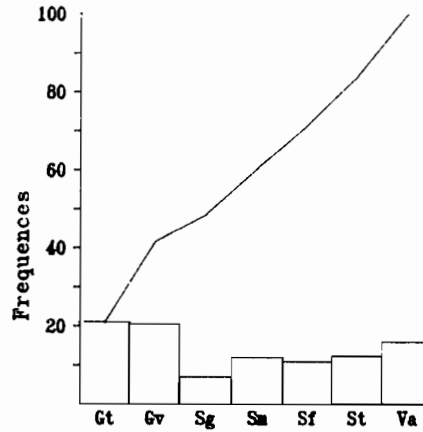


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Algues			Gastéropodes		
<i>Digenia simplex</i>		0.21	<i>Cerithium sp.1</i>	68	1.93
<i>Udothea sp.</i>		0.41	<i>Collumbellidae indét.</i>	1	0.02
Phanérogames			<i>Naticidae indét.2</i>	1	0.06
<i>Cymodocea rotundata</i>		0.77	<i>Neritidae indét.</i>	3	0.07
<i>Halodule pinifolia</i>		2.80	Bivalves		
<i>Halodule uninervis</i>		22.80	<i>Anadara scapha</i>	13	2.76
<i>Halophila ovalis</i>		1.49	<i>Anodontia sp.</i>	1	
Plathelminthe			<i>Bivalve indét.1</i>	1	
<i>Plathelminthe indét.</i>	1		<i>Bivalve indét.2</i>	1	
Némerte			<i>Fragum scruposum</i>	1	
<i>Némerte indét.</i>	2		<i>Gafrarium tumidum</i>	80	11.25
Polychètes			<i>Gari sp.</i>	4	
<i>Ancistrosyllis constricta</i>	6		<i>Macoma sp.</i>	1	0.01
<i>Branchiocapitella sp.</i>	1		<i>Pitar sp.</i>	1	
<i>Caulerliella sp.1</i>	1		<i>Tapes variegatus</i>	1	0.78
<i>Ceratonereis sp.</i>	45		<i>Tellina bruguieri</i>	1	0.03
<i>Glycera sp.2</i>	5		<i>Tellina sp.1</i>	4	0.02
<i>Leiochrides australis</i>	1		Crustacés		
<i>Loimia ingens</i>	6		<i>Amphipode indét.1</i>	2	
<i>Marphysa sp.1</i>	1		<i>Amphipode indét.2</i>	2	
<i>Microspio sp.</i>	1		<i>Brachyoure indét.</i>	5	
<i>Minuspio sp.</i>	17		<i>Caridae indét.1</i>	7	0.25
<i>Perinereis cultrifera</i>	1		<i>Isopode indét.</i>	1	0.02
<i>Prionospio multicristata</i>	1		<i>Macrophthalmus latreillei</i>	12	0.17
<i>Scoloplos sp.2</i>	17		<i>Paguridae indét.</i>	3	0.11
<i>Spio sp.</i>	5		<i>Peneus sp.</i>	2	0.17
<i>Syllis sp.</i>	2		<i>Phyllira sp.</i>	1	0.01
Brachlopede			Echinodermes		
<i>Lingula anatina</i>	148	1.73	<i>Amphiuridae indét.</i>	21	0.29
			<i>Synaptidae indét.</i>	14	0.42

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tér	05/06/89	0.5	45	269	57.05	13.70	43.35

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

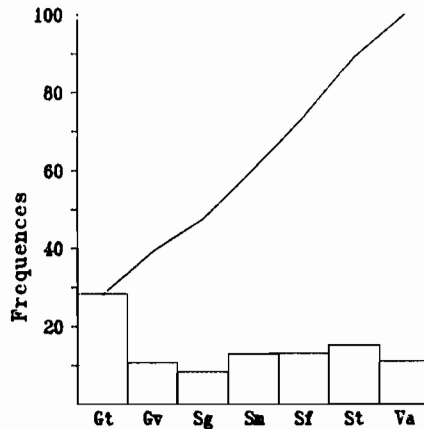


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Algue			Gastéropodes		
<i>Halimeda sp.</i>		4.82	<i>Cerithium sp.1</i>	1	0.05
Phanérogames			<i>Costellariidae indét.</i>	1	0.03
<i>Cymodocea rotundata</i>		1.08	<i>Gastéropode indét.</i>	3	0.04
<i>Cymodocea serrulata</i>		0.36	<i>Naticidae indét.</i>	1	0.01
<i>Halodule uninervis</i>		10.21	Bivalves		
<i>Thalassia hemprichii</i>		26.88	<i>Anadara scapha</i>	12	8.65
Plathelminthe			<i>Anadara troscheli</i>	3	1.09
<i>Plathelminthe indét.</i>	1		<i>Bivalve indét.3</i>	3	0.02
Némerte			<i>Gafrarium pectinatum</i>	1	0.03
<i>Némerte indét.</i>	1		<i>Gafrarium tumidum</i>	4	1.58
Polychètes			<i>Macoma sp.</i>	11	0.32
<i>Amphinomidae indét.</i>	1		<i>Marcia japonica</i>	1	0.01
<i>Ancystrosyllis constricta</i>	25	0.02	<i>Modiolus aratus</i>	1	0.05
<i>Ceratonereis sp.</i>	8	0.01	<i>Tellina sp.1</i>	128	0.70
<i>Glycera tessellata</i>	6	0.06	Crustacés		
<i>Loimia ingens</i>	3	0.10	<i>Amphipode indét.2</i>	2	
<i>Malmgrenia sp.</i>	4	0.03	<i>Amphipode indét.3</i>	1	
<i>Marphysa sanguinea</i>	3	0.01	<i>Brachyoure indét.1</i>	4	
<i>Mastobranchius trinchessii</i>	1		<i>Caridae indét.1</i>	6	0.46
<i>Nematonereis unicornis</i>	8	0.01	<i>Isopode indét.2</i>	2	
<i>Phyllodoce sp.</i>	1		<i>Paguridae indét.</i>	1	0.01
<i>Scolecopsis sp.</i>	5		<i>Parthenopidae indét.</i>	1	0.17
<i>Scoloplos sp.2</i>	5		<i>Peneidae indét.</i>	1	0.02
<i>Syllinae indét.</i>	1		<i>Thalamita sp.</i>	2	0.12
<i>Terebellides stroemi</i>	1		Echinoderme		
<i>Thelepiniae indét.</i>	1		<i>Amphiuridae indét.</i>	4	0.03

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tér	07/07/89	0.5	44	270	62.50	28.53	33.97

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

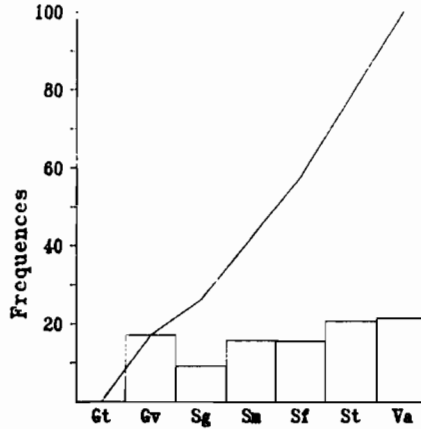


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Algue			Bivalves		
<i>Halimeda opuntia</i>		3.74	<i>Anadara scapha</i>	28	20.93
<i>Halimeda sp.</i>		0.57	<i>Anadara sp.</i>	3	0.04
Phanérogames			<i>Anadara troscheli</i>	2	0.24
<i>Cymodocea rotundata</i>		5.32	Bivalve indét.3	1	0.02
<i>Halodule uninervis</i>		3.25	<i>Gafrarium pectinatum</i>	6	0.47
<i>Thalassia hemprichii</i>		21.10	<i>Gafrarium tumidum</i>	8	0.76
Plathelminthe			<i>Macoma sp.</i>	7	0.18
Plathelminthe indét.	2		<i>Modiolus aratus</i>	1	0.02
Némerte			<i>Tellina bruguieri</i>	4	2.20
Némerte indét.	1		<i>Tellina palatam</i>	2	1.43
Polychètes			<i>Tellina sp.1</i>	81	0.47
<i>Ancistrosyllis constricta</i>	5	0.01	Crustacés		
<i>Ceratonereis sp.</i>	4	0.01	Amphipode indét.2	5	
<i>Glycera tessellata</i>	4	0.04	Amphipode indét.4	1	
<i>Loimia ingens</i>	2	0.01	Brachyoure indét.1	2	
<i>Malmgrenia sp.</i>	5	0.02	<i>Caridae</i> indét.1	17	0.70
<i>Marphysa sanguinea</i>	6	0.09	<i>Caridae</i> indét.2	1	0.05
<i>Nematonereis unicornis</i>	7	0.01	<i>Paguridae</i> indét.	4	0.05
<i>Nereis sp.</i>	1		<i>Peneidae</i> indét.	1	0.01
<i>Polynoïnae</i> indét.	1		<i>Thalassidroma sp.</i>	4	0.38
<i>Prionospio multicristata</i>	1		<i>Xanthiidae</i> indét.2	3	0.09
<i>Scolecopsis sp.</i>	31		Echinoderme		
<i>Scoloplos sp.2</i>	6		<i>Amphiuridae</i> indét.	3	0.03
<i>Syllinae</i> indét.	2		Poisson		
<i>Thelepinæ</i> indét.	1		<i>Asterropteryx ensiferus</i>	2	0.12
Gastéropode					
Gastéropode indét.	5	0.04			

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tér	02/10/89	0.5	44	300	26.06	9.64	16.42

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

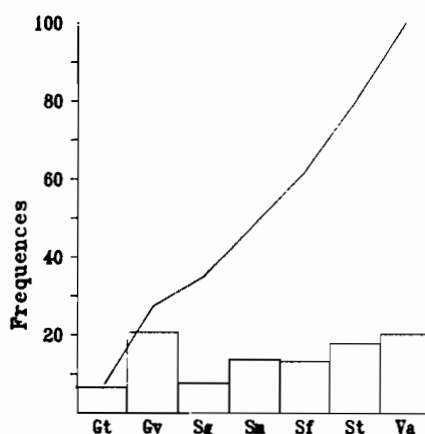


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Algue			Gastéropodes		
<i>Halimeda sp.</i>		2.22	<i>Cerithium sp.1</i>	2	0.08
Phanérogames			Tectibranche indét.	6	0.05
<i>Cymodocea rotundata</i>		2.07	<i>Naticidae</i> indét.	1	0.05
<i>Thalassia hemprichii</i>		12.13	Bivalves		
Némerte			<i>Anadara scapha</i>	13	5.34
Némerte indét.	2		<i>Anadara troscheli</i>	1	0.32
Polychètes			Bivalve indét.3	15	0.10
<i>Amphinomidae</i> indét.	1		Bivalve indét.4	2	0.01
<i>Ancistrosyllis constricta</i>	36	0.02	<i>Gafrarium pectinatum</i>	2	0.15
<i>Ceratonereis sp.</i>	3		<i>Gafrarium tumidum</i>	4	0.85
<i>Glycera tessellata</i>	2	0.01	<i>Macoma sp.</i>	4	0.11
<i>Lepidonotus dictyolepis</i>	1	0.01	<i>Pitar striatus</i>	1	0.09
<i>Loimia ingens</i>	3	0.09	<i>Tellina palatam</i>	2	1.36
<i>Malmgrenia sp.</i>	1		<i>Tellina sp.1</i>	104	0.52
<i>Marphysa sanguinea</i>	9	0.05	Crustacés		
<i>Mastrobranchus trinchessii</i>	1		Brachyoure indét.1	7	0.01
<i>Mediomastus sp.</i>	2		<i>Caridae</i> indét.1	2	
<i>Nematonereis unicornis</i>	9	0.01	<i>Caridae</i> indét.3	1	
<i>Phyllodoce sp.</i>	1		<i>Caridae</i> indét.4	1	
<i>Scolelepis sp.</i>	18		Isopode indét.2	1	
<i>Scoloplos sp.2</i>	9		<i>Paguridae</i> indét.	1	0.02
<i>Spio sp.</i>	1		<i>Thalamita sp.</i>	3	0.06
<i>Syllinae</i> indét.	9		<i>Xanthiidae</i> indét.	1	0.15
<i>Thelepinæ</i> indét.	4		Echinoderme		
Oligochète			<i>Amphiuridae</i> indét.	4	0.01
Oligochète indét.2	10				

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tér	05/12/89	0.5	49	321	44.07	28.02	16.05

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

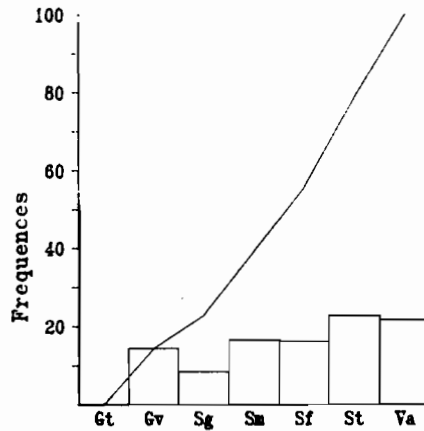


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Algue			<i>Naticidae</i> indét.	3	0.04
<i>Halimeda opuntia</i>		2.16	Tectibranche indét.	1	0.01
Phanérogames			Bivalves		
<i>Cymodocea serrulata</i>		0.64	<i>Anadara scapha</i>	28	21.40
<i>Halodule uninervis</i>		0.82	<i>Anadara</i> sp.	1	0.01
<i>Thalassia hemprichii</i>		12.43	Bivalve indét.3	6	0.07
Plathelminthe			Bivalve indét.4	2	0.01
Plathelminthe indét.	1		<i>Gafrarium pectinatum</i>	2	0.16
Némerte			<i>Gafrarium tumidum</i>	3	1.27
Némerte indét.	4		<i>Macoma</i> sp.	3	0.06
Polychètes			<i>Modiolus aratus</i>	1	
<i>Amphinomidae</i> indét.	2		<i>Tellina bruguieri</i>	1	0.46
<i>Amphiro pacifica</i>	1		<i>Tellina</i> sp.1	101	0.53
<i>Ancistrosyllis constricta</i>	18	0.01	Crustacés		
<i>Branchiocapitella</i> sp.	1		Amphipode indét.2	3	
<i>Caulleriella</i> sp.1	2		Amphipode indét.4	2	
<i>Ceratonereis</i> sp.	4	0.10	Brachyoure indét.1	6	
<i>Glycera tessellata</i>	7	0.04	<i>Caridae</i> indét.1	4	0.01
<i>Loimia ingens</i>	1	0.01	Isopode indét.	1	0.05
<i>Malmgrenia</i> sp.	1	0.01	<i>Macrophthalmus</i> sp.	3	0.12
<i>Marphysa sanguinea</i>	6	0.06	<i>Paguridae</i> indét.	14	0.13
<i>Mediomastus</i> sp.	2		<i>Peneidae</i> indét.	2	0.01
<i>Nematonereis unicornis</i>	6	0.01	<i>Portunus</i> sp.	2	2.83
<i>Prionospio multicristata</i>	1		<i>Thalamita</i> sp.	8	0.05
<i>Scolelepis</i> sp.	14		Echinoderme		
<i>Scoloplos</i> sp.2	27		<i>Amphiuroidae</i> indét.	12	0.03
<i>Spio</i> sp.	1		Poisson		
<i>Syllinae</i> indét.	7		<i>Asterropteryx ensiferus</i>	1	0.07
Gastéropode					
<i>Cancellariidae</i> indét.	2	0.03			
<i>Cerithium</i> sp.1	3	0.40			

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bari	Bvég
Tér	01/02/90	0.5	28	225	31.16	18.71	12.44

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

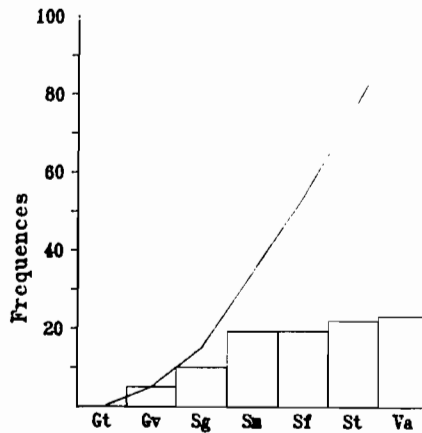


Espèce	N	B	Espèce	N	B
Phanérogames			<i>Gafrarium pectinatum</i>	2	0.31
<i>Cymodocea serrulata</i>		0.86	<i>Gafrarium tumidum</i>	3	0.97
<i>Halodule uninervis</i>		0.20	<i>Macoma sp.</i>	12	0.58
<i>Thalassia hemprichii</i>		11.39	<i>Marcia japonica</i>	3	0.26
Polychètes			<i>Tellina bruguieri</i>	2	0.94
<i>Ancistrosyllis constricta</i>	18	0.01	<i>Tellina sp.1</i>	71	0.60
<i>Ceratonereis sp.</i>	2		Crustacés		
<i>Leocrates sp.</i>	1		Amphipode indé.2	3	
<i>Loimia ingens</i>	1		Brachyoure indé.1	8	
<i>Marphysa sanguinea</i>	2	0.04	<i>Paguridae</i> indé.	15	0.14
<i>Scolelepis sp.</i>	5		<i>Peneidae</i> indé.	1	
<i>Scoloplos sp.2</i>	34		<i>Thalamita sp.</i>	4	0.01
Bivalves			<i>Xanthiidae</i> indé.	1	0.03
<i>Anadara scapha</i>	18	14.04	Echinoderme2		
<i>Anadara troscheli</i>	2	0.43	<i>Amphiuridae</i> indé.	10	0.02
<i>Anodontia sp.</i>	2	0.24			
Bivalve indé.3	4	0.06			
Bivalve indé.4	1	0.01			

Caractéristiques générales du prélèvement

Lieu	Date	S	RS	Ntot	Btot	Bani	Bvég
Tér	29/03/90	0.5	37	264	30.47	18.31	12.15

Histogramme de fréquence et courbe cumulative semi-logarithmique

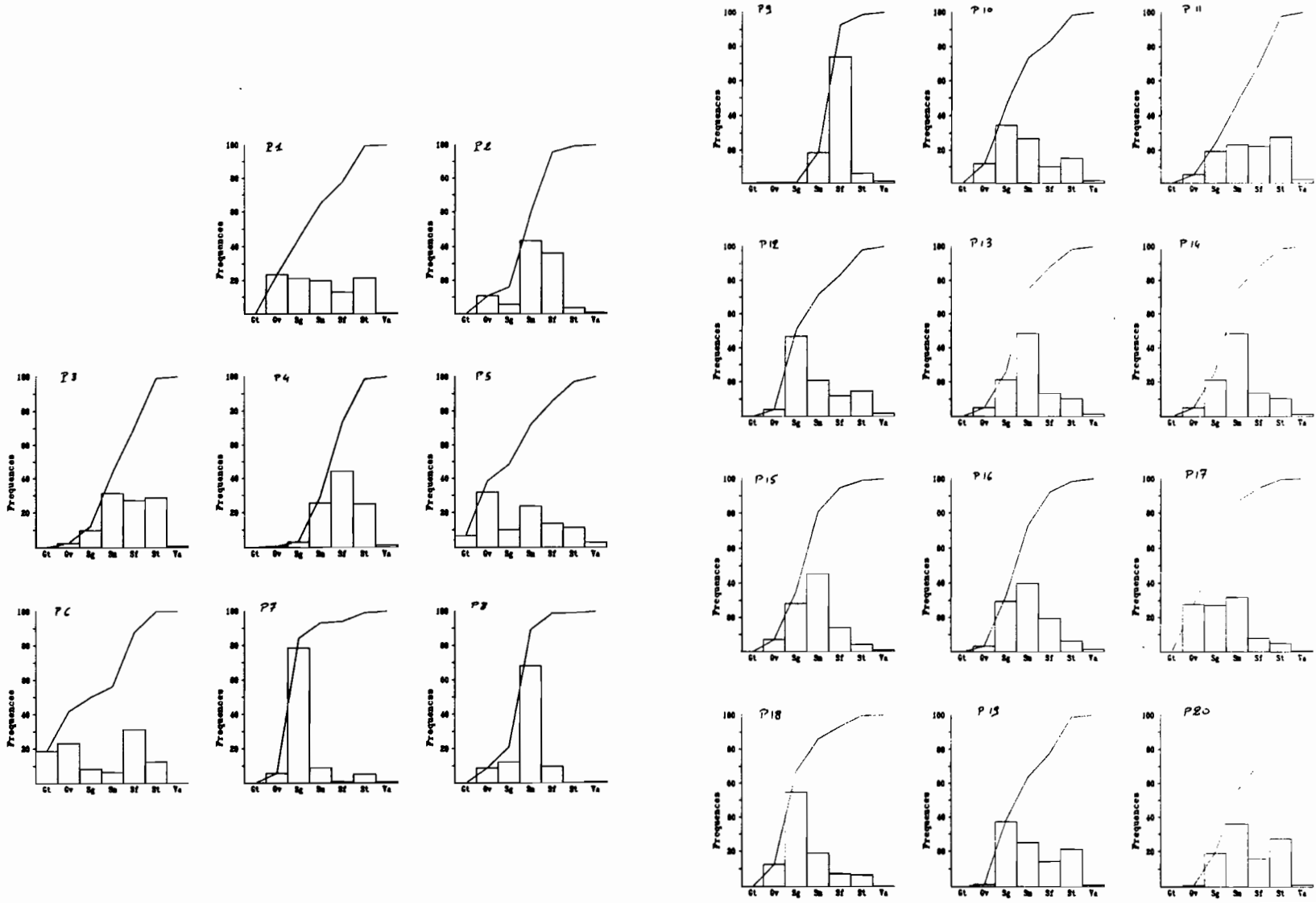


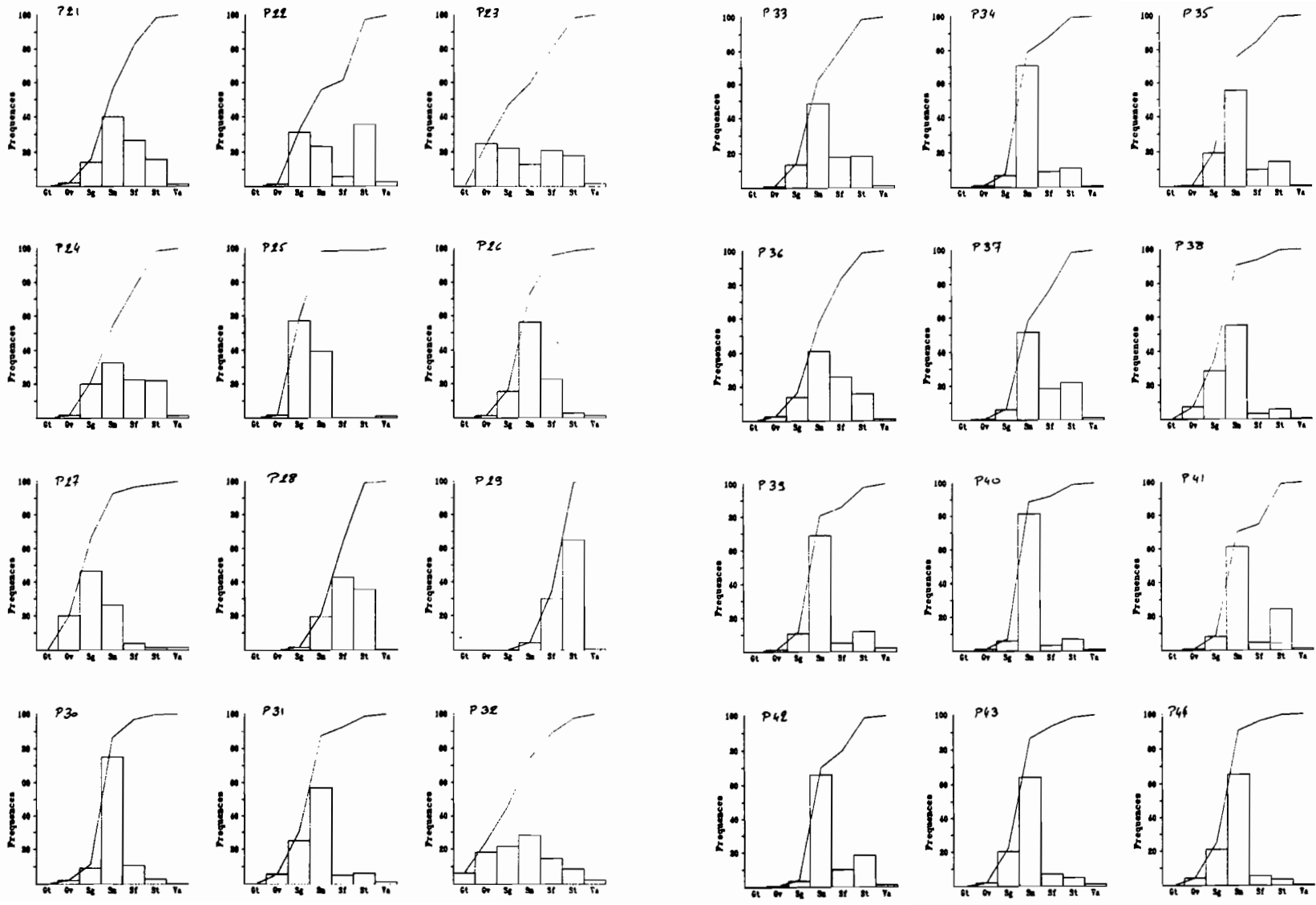
Espèce	N	B	Espèce	N	B
Algues			Bivalves		
<i>Halimeda opuntia</i>		1.06	<i>Anadara scapha</i>	16	13.63
<i>Halimeda sp.</i>		1.12	<i>Anadara troscheli</i>	5	1.36
Phanérogame			Bivalve indét.4	2	0.12
<i>Thalassia hemprichii</i>		9.97	<i>Gafrarium tumidum</i>	4	1.25
Némerte			<i>Macoma sp.</i>	26	0.47
Némerte indét.	3		<i>Marcia japonica</i>	1	0.04
Polychètes			<i>Modiolus aratus</i>	2	0.08
<i>Amphiro pacifica</i>	4		<i>Tellina palatam</i>	1	0.53
<i>Ancistrosyllis constricta</i>	29	0.02	<i>Tellina sp.1</i>	60	0.36
<i>Ceratonereis sp.</i>	4		Crustacés		
<i>Glycera tessellata</i>	6	0.02	Amphipode indét.2	2	
<i>Lepidonotus dictyolepis</i>	1		Amphipode indét.5	1	
<i>Loimia ingens</i>	21	0.13	Brachyoure indét.1	5	
<i>Malmgrenia sp.</i>	1		<i>Caridae indét.1</i>	1	
<i>Marphysa corallina</i>	1		<i>Macrophthalmus sp.</i>	1	0.03
<i>Marphysa sanguinea</i>	9	0.13	<i>Paguridae indét.</i>	4	0.05
<i>Mastobranthus trinchesei</i>	1		<i>Xanthiidae indét.</i>	1	
<i>Mediomastus sp.</i>	1		Echinoderme		
<i>Nematonereis unicornis</i>	1		<i>Amphiuridae indét.</i>	6	0.03
<i>Nereis sp.</i>	1				
<i>Phyllodoce sp.</i>	2				
<i>Scolecipis sp.</i>	6				
<i>Scoloplos sp.2</i>	35				

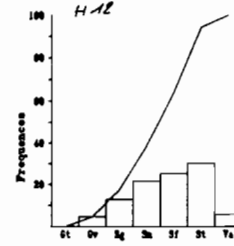
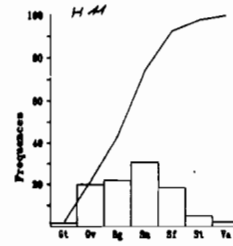
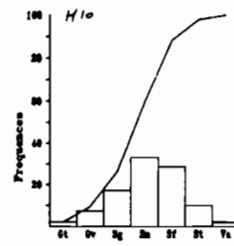
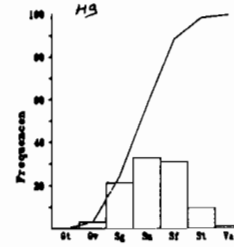
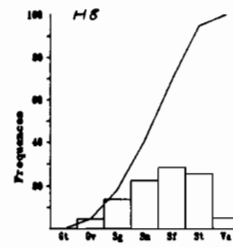
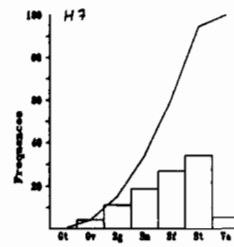
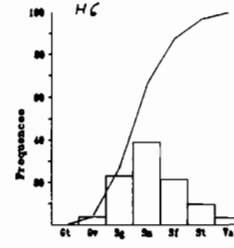
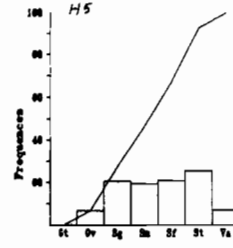
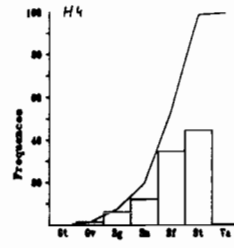
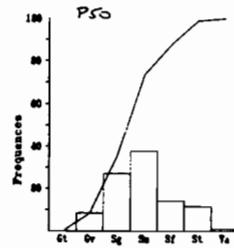
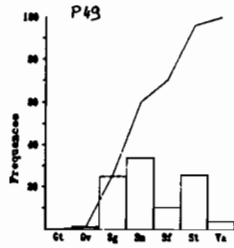
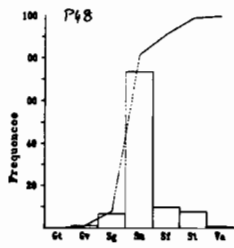
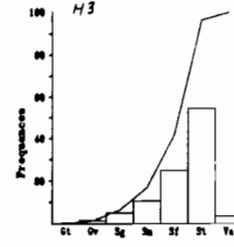
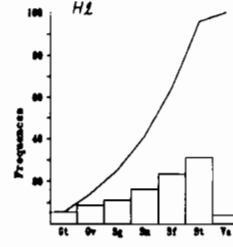
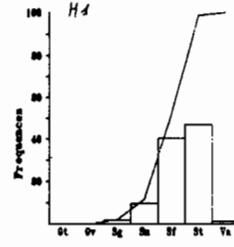
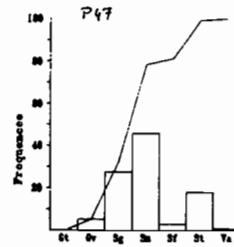
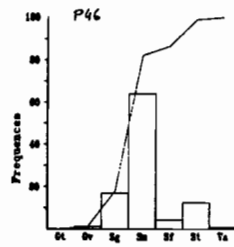
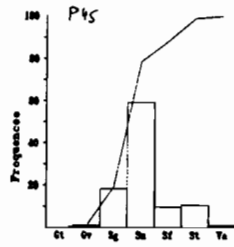
ANNEXE 4

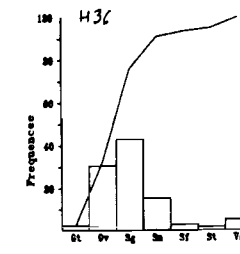
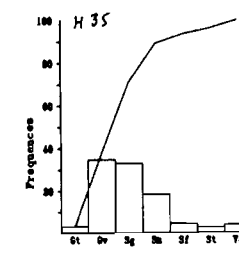
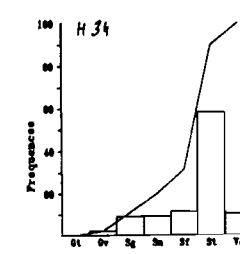
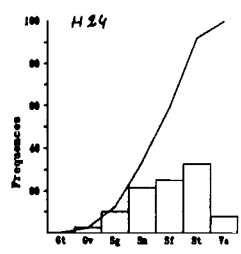
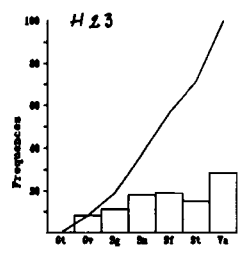
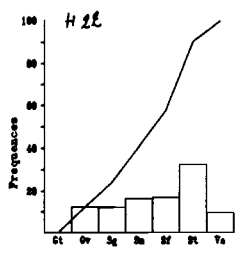
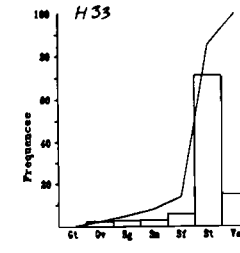
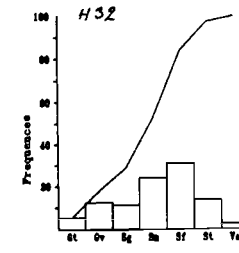
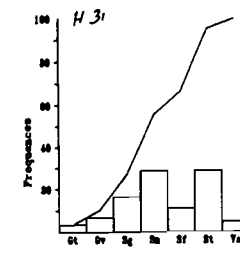
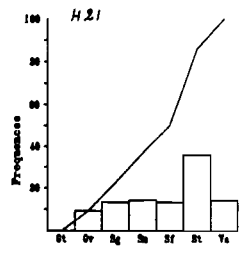
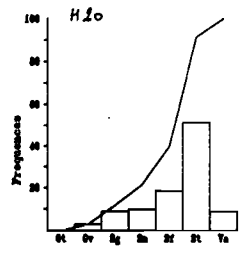
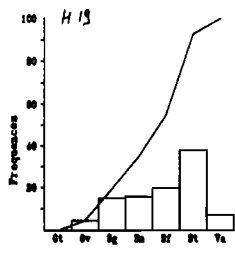
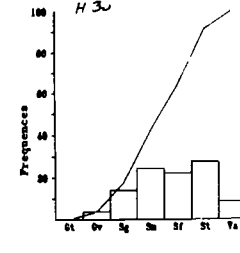
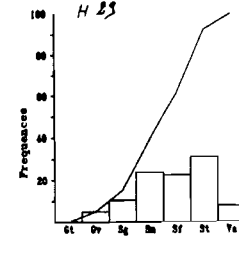
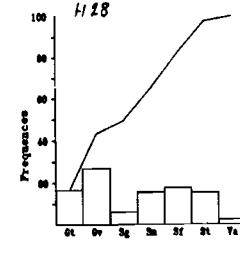
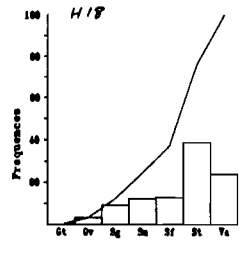
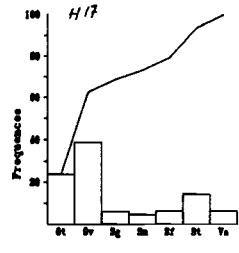
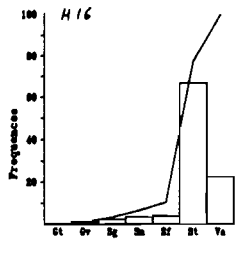
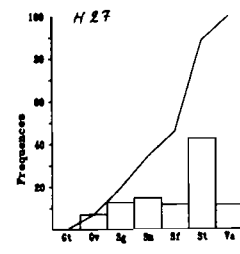
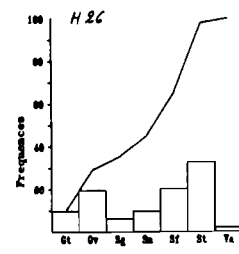
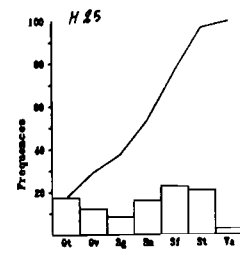
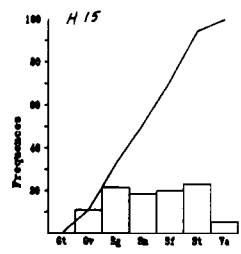
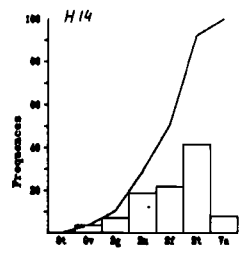
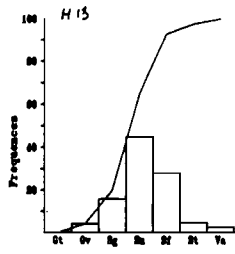
Histogrammes de fréquences et courbes cumulatives semi-logarithmiques pour les unités d'échantillonnage

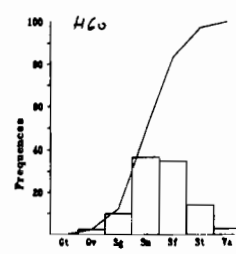
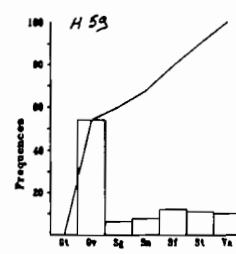
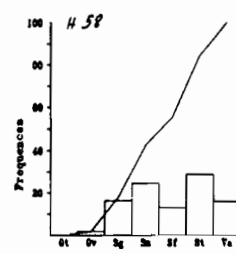
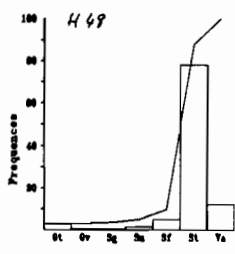
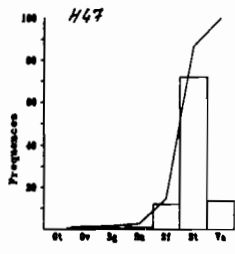
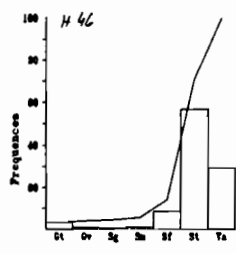
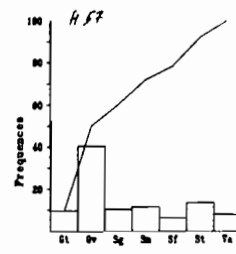
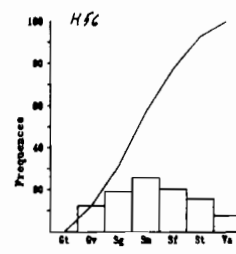
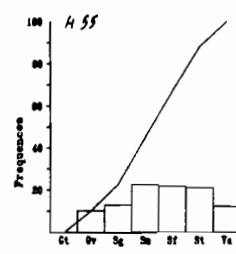
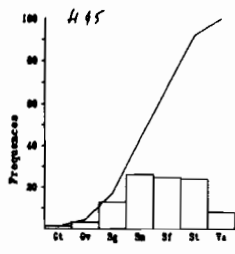
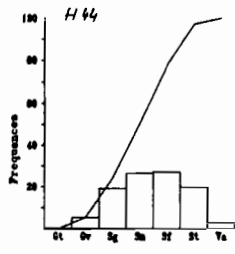
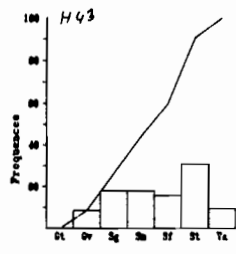
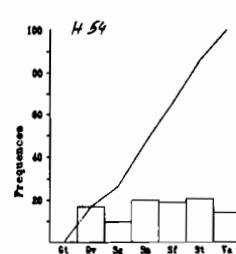
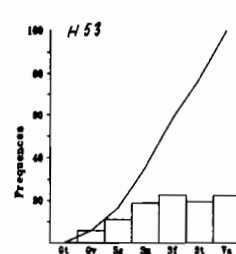
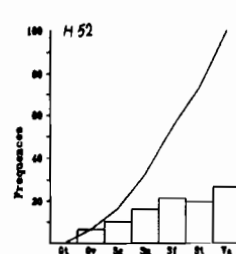
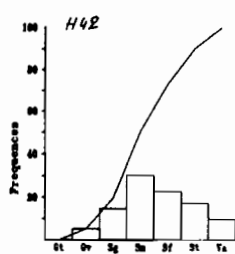
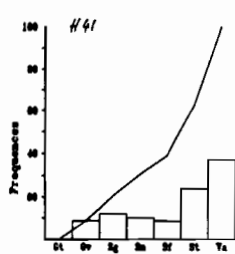
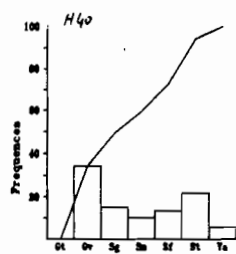
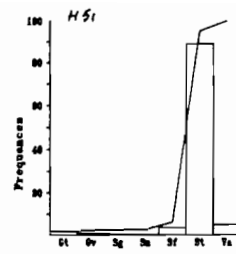
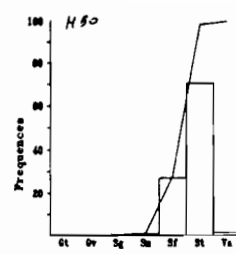
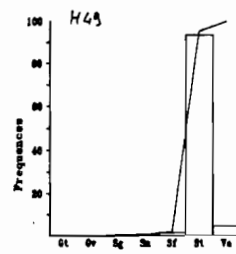
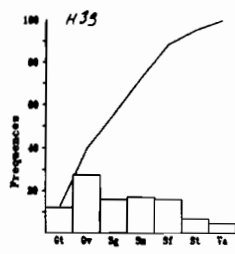
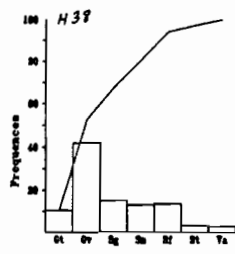
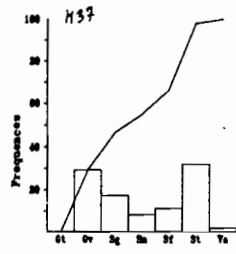
Abbreviations : P, plage; H, zone sablo-vaseuse; Gt, galets (> 20 mm); Gv, graviers (2.5 à 20 mm); Sg, sables grossiers (1 à 2.5 mm); Sm, sables moyens (0.5 à 1 mm); Sf, sables fins (0.25 à 0.5 mm); St, sables très fins (0.063 à 0.25 mm); Va, vase (< 0.063 mm).

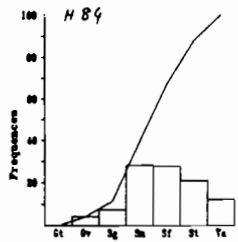
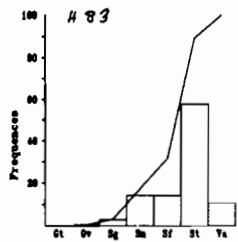
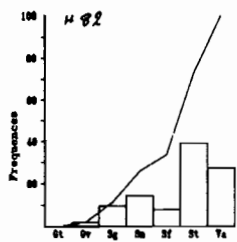
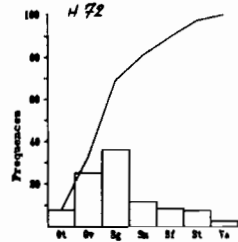
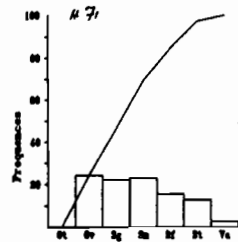
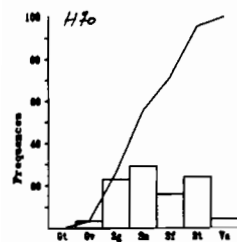
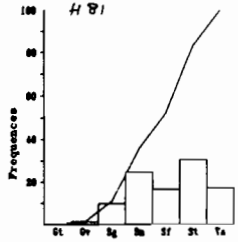
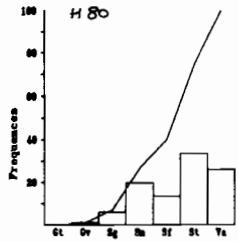
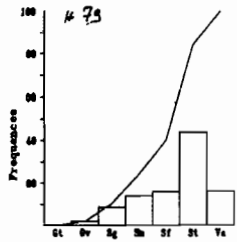
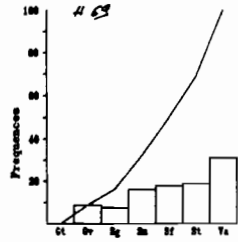
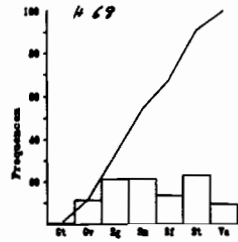
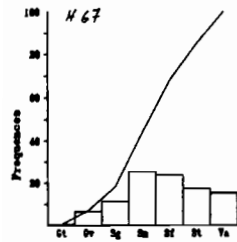
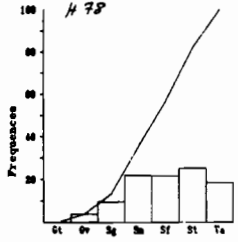
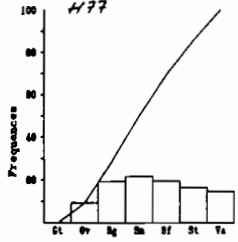
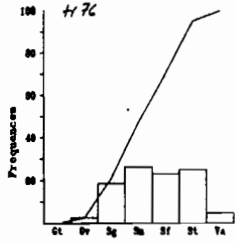
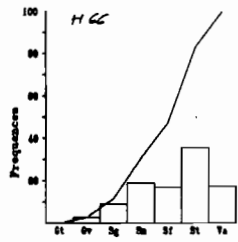
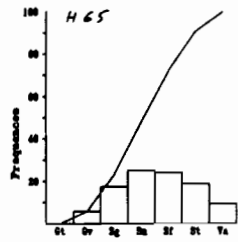
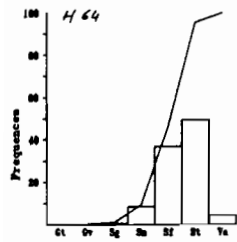
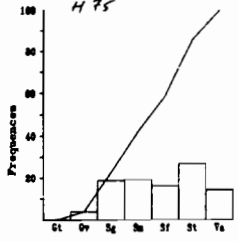
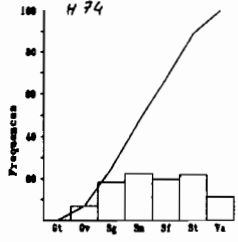
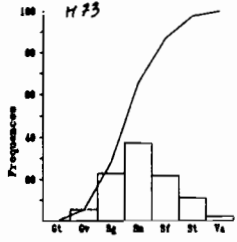
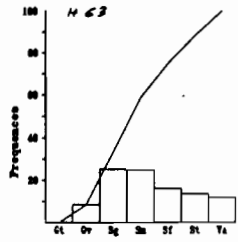
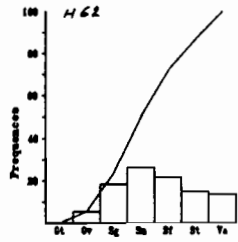
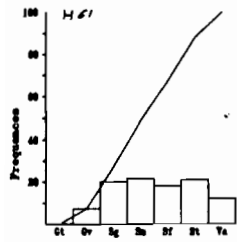


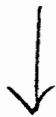
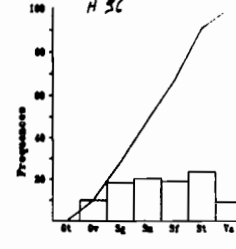
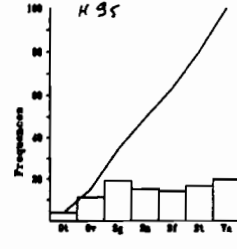
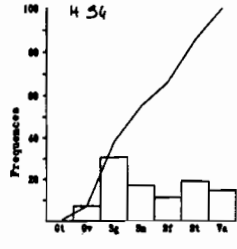
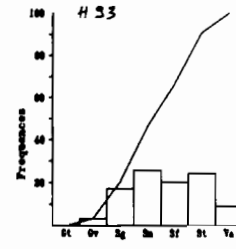
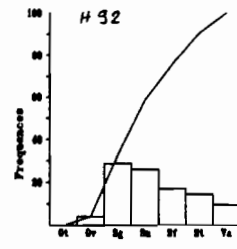
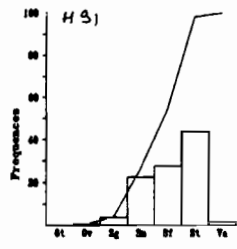
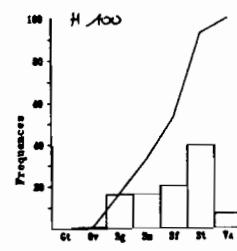
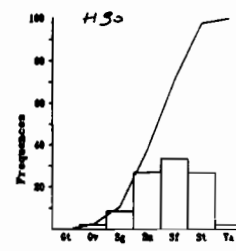
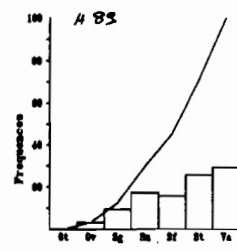
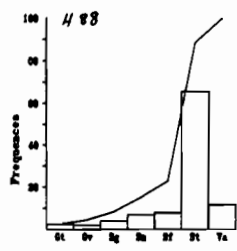
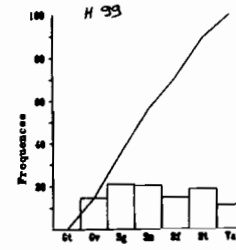
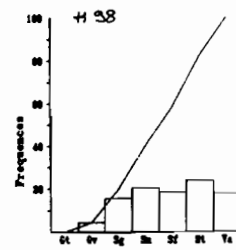
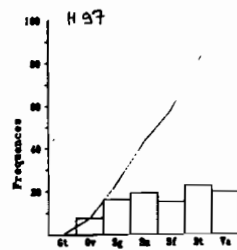
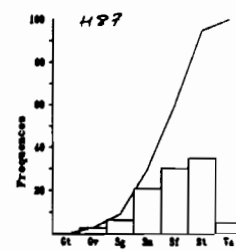
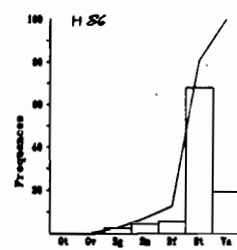
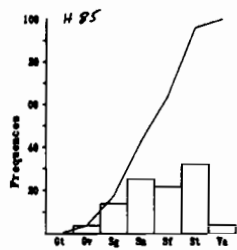












RESUME

Cette étude traite des bivalves *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* et *Anadara scapha* et des peuplements macrobenthiques dont ils font partie, sur la côte sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie. *A. striata* et *G. tumidum* ont une activité sexuelle pratiquement continue au cours de l'année; elle se traduit par un apport de juvéniles constant et faible. La reproduction d'*A. scapha* est plus tranchée, avec un repos sexuel en saison fraîche. La température et la disponibilité constante de la nourriture jouent un rôle prépondérant sur le cycle sexuel des bivalves. La croissance de *G. tumidum* est lente et constante. La croissance d'*A. scapha* est lente mais l'accroissement est supérieur en saison fraîche. Le rôle des facteurs de l'environnement sur la distribution des bivalves a été précisé : *A. striata* est surtout observé sur les plages dont le sédiment est un sable grossier; *G. tumidum* est plutôt rencontré sur des substrats sablo-vaseux découvrant lors des basses mers de grandes mortes-eaux; les adultes d'*A. scapha* sont trouvés sur des substrats découvrant lors des basses mers de vives-eaux, dans des sédiments comportant 20% de vase et 40% de sables fins à très fins. Sur le littoral sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie, *A. striata* ne présente d'intérêt que pour la pêche récréative. En revanche, les stocks de *G. tumidum* (270 tonnes) et d'*A. scapha* (418 tonnes) peuvent supporter une exploitation artisanale qui devrait couvrir les besoins du marché local. Le peuplement benthique de la plage de sable étudiée présente une richesse spécifique et une biomasse faibles, constantes au cours de l'année. Les peuplements de deux herbiers littoraux montrent une remarquable stabilité de structure et d'organisation, même lors des températures élevées et des pluies abondantes. *G. tumidum* et *A. scapha* interviennent peu dans le fonctionnement des herbiers, dont la microflore benthique est le moteur énergétique. Les deux systèmes côtiers sont excédentaires en énergie, ce qui suggère une importante exportation de matériel organique vers le lagon.

MOTS CLES : Tropical, Nouvelle-Calédonie, Intertidal, Bivalve, *Atactodea*, *Gafrarium*, *Anadara*, Stock, Ecologie, Biologie, Dynamique de population, Macrofaune, Organisation trophique, Flux d'énergie.

TITLE : Soft bottoms bivalves and macrobenthic communities on the coast of New Caledonia

ABSTRACT

This study deals with bivalves *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* and *Anadara scapha* and with macrobenthic communities which support them, on the south-west coast of New Caledonia. *A. striata* and *G. tumidum* have an extended breeding period during the year; it translate into a continuous and low arrival of juveniles. The reproduction of *A. scapha* is more clear-cut, with a resting phase during the cool season. Temperature and constant food availability play an important role in the sexual cycle of bivalves. Growth of *G. tumidum* is slow and continuous. Growth of *A. scapha* is slow but the increase is greater during the cool season. The effect of environmental factors on bivalves' distribution has been studied : *A. striata* is found on beaches with high coarse sand content; *G. tumidum* is preferentially distributed on sandy-muddy substrates located close to the lower limit of outgoing neap tides; *A. scapha* adults occur on substrates uncovered during outgoing spring tides, in sediments composed of 20% of mud and 40% medium, fine and very fine sand. On the south-west coast of New Caledonia, *A. striata* would seem to be of interest only for recreational fishing. On the other hand, stocks of *G. tumidum* (270 metric tonnes) and *A. scapha* (418 metric tonnes) can be able to sustain an artisanal type of fishery which can nevertheless be expected to meet the demand of the domestic market. The benthic community of the sandy beach studied shows low and constant species richness and biomass values during the year. The two littoral seagrass beds communities show a notable stability of structure and organization, even during high temperatures and important rains. *G. tumidum* and *A. scapha* have not an important role in the whole systems, in which benthic microflora is the energy source. The two coastal systems are in excess considering the energy, suggesting an important flow of organic material to the lagoon.

KEYWORDS : Tropical, New Caledonia, Intertidal, Bivalve, *Atactodea*, *Gafrarium*, *Anadara*, Stock, Ecology, Biology, Populations dynamics, Macrofauna, Trophic organization, Energy flow.