

**THESE DE DOCTORAT DE  
L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE**

ED Sciences de l'Environnement

Spécialité : Biologie et écologie marine

Présentée par  
**Haizea JIMENEZ**

Pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE**

**Structure et fonctionnement des assemblages d'invertébrés récifaux :  
Applications aux platiers pêchés de Nouvelle-Calédonie**

Soutenue le 1<sup>er</sup> juin 2011, devant le jury composé de :

Dr. FERRARIS Jocelyne	IRD CoRéUs 2	Directrice de thèse
Dr. DUMAS Pascal	IRD CoRéUs 2	Co-directeur thèse
Pr. GUARINI Jean-Marc	Université Pierre et Marie Curie	Président du jury
Pr. MOUILLOT David	Université Montpellier II	Rapporteur
Dr. BORJA Ángel	AZTI	Rapporteur
Dr. AMOUROUX Jean-Michel	CNRS	Examinateur
Dr. WANTIEZ Laurent	Université de la Nouvelle-Calédonie	Examinateur



## Remerciements

Ces trois années et demie représentent une étape importante dans ma vie que je n'aurai jamais pu franchir sans l'aide de nombreuses personnes. C'est avec une grande sincérité que je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont soutenue, aidée et encouragée dans cette aventure.

Tout d'abord, je remercie mes directeurs de thèse Pascal Dumas et Jocelyne Ferraris. Pascal, merci pour ta patience, ta sympathie et ton esprit scientifique critique. J'espère que tu es fier de « ta » première thésarde. Jocelyne, merci de m'avoir lancée dans le monde de la recherche à l'occasion du stage de Master 1 et de m'avoir fait confiance pendant cette thèse malgré la distance.

J'adresse mes remerciements aux membres du jury : Angel Borja, pour avoir de suite dit « oui je veux examiner ce travail de recherche benthos tropical » malgré un emploi du temps plus que chargé, David Mouillot, pour m'avoir toujours encouragée lors de nos échanges par mail ou de vive voix, Jean-Michel Amouroux, d'avoir accepté de juger une thèse nouvelle version, en espérant qu'elle ait été agréable à lire, Laurent Wantiez, pour avoir accepté d'examiner ce travail « benthos » qui doit lui rappeler quelques vagues souvenirs, et enfin Jean-Marc Guarini, d'avoir présidé la soutenance de thèse.

Je tiens également et tout particulièrement à remercier Dominique Ponton, membre de mon comité de thèse et de l'UR CoRéUs, pour avoir été là, à tout moment, depuis les débuts difficiles jusqu'à la course contre la montre de la fin. Tu as été d'un grand soutien autant intellectuel que moral, je ne sais comment te remercier. Je regrette que nous n'ayons pas eu le temps de construire cette collection didactique des invertébrés des platières calédoniens, qui sait, on en aura peut être l'occasion dans un avenir proche ! J'espère en tout cas que nos routes scientifiques se recroiseront ici ou ailleurs.

Je souhaiterai remercier les autres membres du comité de thèse : Lionel Bigot, merci pour tout, ta gentillesse, ton soutien, tes encouragements, tes corrections sur les papiers, tes lettres de recommandations et j'en passe, Marc Léopold, merci pour tes critiques, toujours constructives, qui m'ont beaucoup fait avancer dans ce domaine pour moi obscur qu'est l'halieutique, Hans Hartmann, merci pour votre sympathie, votre soutien depuis le DEUG, en espérant vous revoir un jour à La Rochelle ou au Costa Rica !

Merci à Fabrice Colin puis à Gilles Fédières de m'avoir accueillie au centre IRD de Nouméa et à Claude Payri, de m'avoir accueillie au sein de l'équipe CoRéUs 2 et de m'avoir encouragée ces dernières semaines.

Je suis également reconnaissante à tout le personnel administratif de l'IRD de Nouméa qui a facilité mon séjour en tous points : commandes, biblio, billets d'avions, courriers, conventions etc... Je pense bien sûr à Marie Noëlle, Elisabeth, Véronique (les deux), Léon et tous les autres.

J'adresse un merci particulier à toute l'équipe CoRéUs, pour l'accueil chaleureux et le soutien pendant cette thèse. Cette équipe est formée de « cerveaux » en ébullition dont les discussions m'ont toujours beaucoup intéressée et amusée. Je voudrai remercier chaleureusement Joseph, mon ami Jojo, pour toutes ces sorties terrain, pour avoir supporté de travailler avec moi (et oui ça n'a pas toujours été facile !), pour ces 10 000 pesées de biomasses et les mauvaises odeurs endurées (ça sent mauvais un troca calciné !). Tu as été un bras droit de labo pour moi, merci pour tout, oletti!

Les sorties de terrain dans ce lagon calédonien, n'auraient pas été aussi agréables et faciles à mener s'il n'y avait eu à bord des super pilotes : Merci à Miguel, Sam et Napo pour votre bonne humeur en toutes circonstances. Un grand merci également à l'équipe des plongeurs IRDiens notamment à Armelle, ma « neska », pour ces moments de rigolades sous l'eau, sur terre ou ailleurs. Merci aussi aux stagiaires ainsi qu'aux volontaires qui ont questionné les pêcheurs à pied avec moi, et aux pêcheurs eux-mêmes !

*Je voudrais aussi remercier tous les chercheurs et étudiants qui ont partagé mon quotidien à l'IRD. Je pense particulièrement à Hervé, Ludo, Serge et les stagiaires, doctorants et post-doctorants qui ont rendu cette fin de thèse plus vivable. Je pense notamment à Laure, Elodie, Christelle, Laury, Julie, Mélanie, Séb, Adeline, Audrey, Anne-So, Gaby... Et merci à toutes les personnes que j'ai oubliées, à tous les anonymes qui ont contribué de près ou de loin à l'aboutissement de ce travail.*

*Je rajoute un petit clin d'œil pour mes collègues de bureau, qui m'ont supportée (et oui !) ces quelques années : d'abord Laure (mon modèle, si si !), Nico et Isa, puis Christelle et Bastien. J'espère ne pas avoir été trop difficile à vivre ces derniers mois. En espérant vous recroiser à l'occasion d'un congrès ou d'une mission sur une autre île tropicale.*

*C'est avec beaucoup d'émotion que je souhaite remercier une personne très importante à mes yeux, M. Georges Richard, qui a été un mentor pour moi. Je me souviens encore de ma découverte des récifs coralliens, à travers vos cours et surtout vos récits passionnantes à l'Université puis au Muséum d'Histoires Naturelles de La Rochelle. Sans oublier toutes ces choses que j'ai apprises sur cette fabuleuse famille des Conidae. Sans vous je n'aurai pas eu le déclencheur, et je ne serai sûrement pas à cette place aujourd'hui. Merci pour tout, et longue vie à vous, prince d'Hercheretue !*

*Un grand merci à ma tante Annie, qui a peint pour moi les aquarelles qui ornent ce manuscrit de thèse. Ton talent m'a toujours épater. De la même manière merci à mon amie d'enfance Maider, pour la super BD rigolote. Tu me connais si bien, qui d'autre aurait pu le faire !*

*Merci à mes amis d'enfance du Pays Basque (toute la team de l'ikastola) qui, même s'ils n'ont pas toujours compris mes choix, ont été là à tous mes retours aux sources. Et aux autres amis rencontrés au hasard d'une route quelque part sur cette planète. Je pense notamment à mes amis de La Rochelle (twin tu me manques !), des Canaries (Monica, Angela je pense toujours à vous), de Paris (ma petite Clara qui est maintenant grande Docteur, Bertrand et Andrea), d'Indonésie (Tanti, promis un jour je passerai te voir à Surabaya) et La Réunion (Maud ma petite ornithologue et Antoine). Et bien sûr à mes amis calédoniens qui sont pour la plupart déjà repartis (ps : Céline & Arnaud il faudra lire ma thèse jusqu'au bout pour vérifier si j'ai bien relevé le pari !). Vous avez été là pour me soutenir malgré la distance et les années qui passent. Et à tous les petits bouts de vie qui ont vu le jour pendant cette période, et il y en a !*

*Je remercie sincèrement Gotzon, qui a toujours été présent à mes côtés, pendant toutes ces années. Merci de m'avoir encouragée et aidée à réaliser mes rêves de petite fille. Sans ton soutien quotidien je n'aurai jamais pu aller aussi loin dans la réalisation de tous ces projets et être aujourd'hui en train de rédiger ces remerciements. Betirako maite zaitut.*

*Enfin, n'ayant pas eu l'occasion ni le courage de le faire avant, je souhaiterai remercier ma famille, mes parents et mon frère. Si je suis devenue la personne que je suis aujourd'hui c'est en grande partie grâce à vous. Merci de m'avoir laissée partir si loin de ma terre d'origine et de m'avoir fait confiance. Avec le prénom que vous m'avez donné, « le vent », j'étais destinée (si le destin existe vraiment !) à parcourir les terres et mers à la recherche de mes rêves.*

*L'aventure calédonienne se termine ici. Et parce que les voyages forment la jeunesse, il est temps d'aller explorer des nouvelles destinations lointaines.*



*“...Gizonen lana jakintza dugu ezagutuz aldatzea,  
naturarekin bat izan eta harremanetan sartzea.  
Eta indarrak ongi errotuz, gure sustraiak lurraldi lotuz,  
bertatikan irautea: ezaren gudaz baietza sortuz,  
ukazioa legetzat hartuz beti aurrera joatea.*

*...Gu sortu ginengen enbor beretik sortuko dira besteak,  
burruka hortan iraungo duten zuhaitz ardaska gazteak.”*

Extrait de la chanson “Izarren hautsa”,  
écrite par Xabier Lete et interprétée par Mikel Laboa.

Agur eta ohore.



# Haizea du Pays Basque aux îles tropicales

Hendaye - La Rochelle - Iles Canaries - Paris - La Réunion - Nouvelle Calédonie - ?



Illustration de Maider Galant



## **Structure et fonctionnement des assemblages d'invertébrés récifaux: Applications aux platiers pêchés de Nouvelle-Calédonie**

### **RESUME**

Les assemblages d'invertébrés benthiques sont particulièrement vulnérables aux changements de l'environnement et leur gestion nécessite la prise en compte des divers facteurs naturels et anthropiques, comme la pêche. L'objectif de cette thèse était d'étudier l'influence de la pêche à pied et des facteurs de l'environnement sur les assemblages d'invertébrés des platiers en Nouvelle-Calédonie. La pression de pêche, les variables environnementales ainsi que les assemblages d'invertébrés (substrats durs et meubles) ont été caractérisés sur huit stations, quatre en zone pêchée et quatre en zone AMP à deux saisons pendant deux années. Les assemblages sont apparus diversifiés (371 espèces recensées), dominés par les mollusques, polychètes, crustacés et échinodermes. Une soixantaine d'espèces ont été définies comme ciblées par les pêcheurs qui fréquentent les platiers pendant cinq mois (d'avril à août) et capturent ~9 tonnes d'invertébrés par an. Lors des analyses, la pêche a été définie comme le facteur majeur influençant les assemblages d'invertébrés, les variables environnementales agissant à une échelle plus locale. L'impact de la pêche sur les populations cibles majeures s'est révélé moins drastique qu'escompté en raison d'un nombre élevé de reproducteurs permettant un renouvellement des stocks. L'effet de la pêche sur les assemblages s'est en revanche manifesté de manière marquée notamment en termes de composition spécifique et écologique (traits biologiques). Les AMP se sont avérées être des outils de gestion efficaces pour les invertébrés des fonds durs, nettement moins pour ceux des fonds sédimentaires, suggérant une gestion par habitat des ressources d'invertébrés tropicaux.

### **Mots clés :**

Invertébrés benthiques ; assemblages ; pêche ; environnement ; AMP ; platiers tropicaux.



## **Structure and functioning of reef invertebrate assemblages in the south Pacific: A case study in New Caledonian harvested flats**

### **ABSTRACT**

Benthic invertebrate assemblages are especially vulnerable to environmental changes and their management needs to take into consideration natural as well as anthropogenic factors like fishing. This dissertation's aim was to study harvesting and environmental factors influence on invertebrate assemblages in New Caledonian harvested flats. Harvesting pressure, environmental characteristics and invertebrate assemblages (hard and soft-bottom) were described in eight locations, four harvested and four MPAs during two seasons over two years. Assemblages appeared diversified (371 species), dominated by molluscs, polychaetes, crustaceans and echinoderms. Almost sixty species were exploited by harvesters during five months (from April to August) fishing ~9 tons of invertebrates. Analyses revealed that harvesting during low tides was the most influent factor structuring invertebrate assemblages, environmental conditions acting at a smaller (i.e. local) scale. Harvesting effects on highly exploited species were not as drastic as expected due to a high reproduction potential of these populations. Harvesting effects on assemblages were in opposition marked, particularly in terms of species and ecological (biological traits) composition. MPAs were revealed as efficient management tools for hard-bottom invertebrates and less adapted to soft-bottom invertebrates, suggesting habitat-dependent management of tropical invertebrate resources.

### **Key words:**

Benthic invertebrates; assemblages; harvesting; environment; MPA; tropical flats.



# **Avant-propos**

## **1. Contexte institutionnel et collaborations**

Cette thèse a débuté au sein de l'UR CoRéUs « Communautés Récifales et Usages » puis s'est achevée au sein de l'UR CoRéUs 2 « Biocomplexité des écosystèmes coralliens de l'Indo-Pacifique» au centre IRD de Nouméa. Les thématiques de recherche de l'équipe s'articulent autour de la biodiversité, des ressources et des usages dans les écosystèmes coralliens, essentiellement du Pacifique. Les ressources concernent en grande partie les poissons, mais aussi les invertébrés sur lesquels j'ai eu l'occasion de me pencher pendant ce travail de thèse.

Ce projet de recherche n'aurait pas vu le jour sans le soutien financier du Gouvernement Basque/Eusko Jaurlaritza qui a accepté de me consacrer une bourse de thèse doctorale pour travailler sur un projet de recherche dans le Pacifique. Ce travail de recherche a également bénéficié du soutien financier des programmes ANR PAMPA (indicateurs de la Performance des Aires Marines Protégées pour la gestion des écosystèmes côtiers, des ressources et de leurs usages), GAIUS (Gouvernance des Aires marines protégées pour la gestion durable de la biodiversité et des usages côtiers) ainsi que du programme CRISP (Coral Reef Initiative for the South Pacific).

Dans le cadre de ce travail de recherche, des collaborations avec des chercheurs de disciplines différentes ont été entreprises. Il s'agit de J. M. Amouroux (laboratoire ARAGO de Banyuls-sur-mer) et de M. Tavares (Universidad de Sao Palo, Brésil) pour les identifications des espèces, ainsi que J. Bremner (CEFAS), D. Mouillot (Université Montpellier 2) et L. Bigot (ECOMAR, Université de La Réunion) pour la caractérisation des traits d'histoires de vie des espèces.

Ce travail de recherche a été suivi par le comité de thèse composé, outre des directeurs administratif (J. Ferraris) et scientifique (P. Dumas), des membres suivants : D. Ponton (CoRéUs, IRD Banyuls-sur-mer), M. Léopold (CoRéUs, IRD Vanuatu), L. Bigot (ECOMAR Université de La Réunion) et H. Hartmann (LIENSs La Rochelle).

Ce travail de recherche a bénéficié de la contribution d'étudiantes en stage qui ont participé aux sorties de terrain et aux analyses en laboratoire :

- Madeleine Boula et Elodie Pouahili de Licence 3 de Géographie à l'UNC, stage obligatoire de 2 mois. "Activités de pêche à pied ; caractéristiques sociales des usages".
- Leïla Apithy de l'Agrocampus de Rennes, stage de CESURE de 4 mois. "Utilisation de questionnaires pour quantifier les activités de pêche à pied sur les platiers récifaux".
- Laura Burlot de Licence 3 Sciences de la Vie à l'UNC, stage obligatoire de 4 mois. "Variation temporelle des trois espèces de bivalves pêchées; densité et structure de taille".
- Carole Martin de Licence 3 de Sciences de la Vie à l'UNC, stage optionnel de 4 mois, "Quantification de la pression de pêche sur les invertébrés intertidaux".
- Aurélie Bousquet de Licence 2 Sciences de la vie à l'Université de Toulouse, stage optionnel de 2 mois. "Caractérisation des paramètres environnementaux sur les platiers tropicaux".
- Carina Mulonturala de Licence 2 Sciences de la vie de l'UNC, stage optionnel de 3 mois. "Echantillonnage des assemblages d'invertébrés sur les platiers ; herbiers et récifs".
- Elsa Dillesenger de Licence 3 Sciences de la vie de l'UNC, stage obligatoire de 3 mois. "Structure spatiale des assemblages d'invertébrés sur les platiers, et établissement d'une collection de référence".

## **2. Formations, missions et congrès**

Pendant ces trois années de thèse, des formations diverses, des missions ainsi que des participations à des congrès internationaux ont été effectuées.

En termes de formation, l'accent a été mis sur les statistiques avec un premier workshop sur le design expérimental « Quantitative Marine Ecology » enseigné par les Pr. A.J. Underwood et M.G. Chapman du Centre for Research on Ecological Impacts of Coastal Cities de Sidney à Vigo, Espagne (2 semaines) et une deuxième formation d'analyses de données multivariées « Multivariate analysis for biologists, ecologists and environmental scientists » enseignée par les Dr. B. Clarke et M.J. Anderson à l'Université de Massey, Auckland, Nouvelle-Zélande (2 semaines). Une formation universitaire sur la dynamique des populations d'invertébrés benthiques « Dynamique des populations d'invertébrés benthiques » enseignée par F. Gentil et E. Thiébaut à Roscoff, France (2 semaines) a été également suivie.

Durant la thèse chaque année, l'état d'avancement du projet de recherche a été présenté aux Doctoriales de l'Université de la Nouvelle-Calédonie. Ces présentations ont fait l'objet de l'attribution du prix d'encouragement à la recherche en 2009 et du prix jeune chercheur en 2010.

Ce travail de recherche a également abouti à la participation à des congrès internationaux; le « Pacific Science Intercongress » à Tahiti en mars 2009 où une communication orale et un poster ont été présentés, ainsi que le « European Marine Biology Symposium » à l'Université de Liverpool, Angleterre en septembre 2009 où un poster a été présenté (voir Annexe A).

### **3. Organisation du manuscrit**

Ce manuscrit a été rédigé sous la forme d'une compilation de sept articles scientifiques rédigés en langue anglaise, publiés, soumis ou en cours de rédaction pour des revues internationales de rang A. Pour faciliter la lecture du manuscrit, ces articles sont regroupés en trois chapitres thématiques, indépendamment de l'ordre de parution des articles qui les composent. Outre ces trois chapitres, une introduction générale, les résumés des articles, une discussion ainsi qu'une conclusion générale, et les perspectives envisagées à l'issue de ce travail sont rédigés en Français. Cette structure de manuscrit impose une gymnastique pour le lecteur qui devra régulièrement passer de parties rédigées en Français à des parties rédigées en Anglais. Cependant l'essentiel des résultats se trouvant dans les articles, le manuscrit est présenté sous forme « articles ».

L'introduction générale présente un état de l'art avec le contexte scientifique du travail de recherche, mettent l'accent sur l'étude des relations entre les communautés benthiques et les perturbations en milieu tempéré, bien connues, puis en milieu tropical où les données quantitatives sont rares. Elle présente également la démarche du travail de recherche ainsi que la stratégie et les méthodes d'échantillonnage.

Le premier chapitre de la thèse est consacré à la méthodologie employée pour décrire les assemblages d'invertébrés et l'environnement. Il est composé de deux articles se rapportant aux premiers jeux de données. Le deuxième chapitre de la thèse répond de façon détaillée à la problématique de recherche. Il est composé de trois articles basés sur les jeux de données complets. Le troisième chapitre de la thèse traite des applications des résultats obtenus en termes de gestion des ressources, et est composé de deux articles.

La discussion générale, la conclusion et les perspectives abordent des résultats obtenus de manière plus générale et des apports de ce travail de recherche.





## Table des matières

INTRODUCTION GENERALE.....	27
1. Importance des invertébrés : intégrateurs de changements environnementaux .....	29
1.1. Cadre théorique .....	29
1.2. Historique de l'étude des invertébrés benthiques marins : de la taxonomie au développement de bio-indicateurs.....	31
1.3. Invertébrés benthiques en milieu intertidal : particularités .....	33
2. Relation entre les assemblages d'invertébrés benthiques et leur environnement : forçages naturels et anthropiques.....	34
2.1. Forçages .....	34
2.2. Particularité de la pêche à pied.....	36
2.3. Effets de la pêche à pied sur les assemblages d'invertébrés benthiques .....	37
3. Communautés benthiques tropicales .....	45
3.1. Récifs coralliens et importance des ressources d'invertébrés .....	45
3.2. Pêche à pied des invertébrés dans le Pacifique sud.....	48
3.3. Rareté des données quantitatives des invertébrés tropicaux .....	49
4. Problématique, objectifs et organisation de la thèse .....	53
5. Contexte local de la thèse .....	59
5.1. La Nouvelle-Calédonie et le lagon sud-ouest .....	59
5.2. Les études sur les invertébrés benthiques et la pêche à pied en Nouvelle-Calédonie .....	62
5.3. Sites d'étude et stratégie d'échantillonnage .....	65
5.4. Echantillonnage des assemblages d'invertébrés benthiques .....	69
 CHAPITRE I.....	75
Caractérisation des assemblages d'invertébrés benthiques et de l'environnement.....	75
I. 1. Niveau de résolution taxonomique nécessaire à la description des assemblages d'invertébrés benthiques .....	79
Article A <sub>1</sub> .....	81
I. 2. Métriques adaptées à la description des assemblages d'invertébrés benthiques .....	95
Article A <sub>2</sub> .....	97
I. 3. Description des conditions environnementales.....	125
Conclusions du chapitre I.....	145
 CHAPITRE II.....	147
Effets de la pêche sur la structure et le fonctionnement des assemblages d'invertébrés benthiques des platiers .....	147
II. 1. Description des activités de pêche à pied : fréquentation, pression de pêche et espèces cibles.....	151
Article A <sub>3</sub> .....	153
II. 2. Effets de la pêche sur les assemblages d'invertébrés benthiques .....	165
Article A <sub>4</sub> .....	169
Article A <sub>5</sub> .....	205
Conclusions du chapitre II.....	237



<b>CHAPITRE III .....</b>	241
Contribution à la gestion des ressources en invertébrés récifaux.....	241
III. 1. Influence hiérarchique des facteurs de l'environnement ; définition de bio-indicateurs .....	245
Article A <sub>6</sub> .....	247
III. 2. Exemple de gestion des invertébrés au Vanuatu.....	283
Article A <sub>7</sub> .....	285
Conclusions du chapitre III .....	297
<b>DISCUSSION GENERALE .....</b>	301
1. Structure spatiale et temporelle des assemblages d'invertébrés benthiques .....	305
1.1. Contribution majeure à l'étude de la biodiversité des invertébrés des platiers de Nouvelle-Calédonie.....	305
1.2. Composition des assemblages : quelles résolutions taxonomiques et métriques pour la décrire ? .....	307
1.3. Variations naturelles des assemblages .....	311
2. Influence de la pêche à pied sur les assemblages d'invertébrés benthiques .....	312
2.1. Les activités de pêche à pied sur les platiers.....	312
2.2. Les effets de la pêche à pied sur les populations cibles .....	315
2.3. Les effets de la pêche à pied sur les assemblages .....	317
3. Influence de l'environnement sur les assemblages d'invertébrés et application à la gestion des ressources .....	321
3.1. Les conditions environnementales sur les platiers .....	321
3.2. Les outils de prédictions : classification hiérarchique des facteurs de l'environnement structurant les assemblages .....	323
3.3. Efficacité des AMP et gestion des ressources d'invertébrés tropicaux.....	325
<b>CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES .....</b>	329
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....</b>	335
<b>ANNEXES .....</b>	387
Annexe A : Posters créés et présentés pendant la thèse. ....	389
Annexe B : Liste faunistique des espèces recensées sur les platiers du Grand Nouméa. ..	393
Annexe C : Questionnaire utilisé pour les enquêtes menées auprès des pêcheurs.....	401



## Liste des figures

Figure 1 : L'hypothèse de perturbation intermédiaire selon Connell (1978).....	30
Figure 2 : Définition de la capacité de charge selon la relation entre le pourcentage de recouvrement de corail vivant et le nombre de visiteurs par mètre carré et par an (modifié d'après Leujak et Ormond 2007). .....	43
Figure 3 : Effets directs et indirects du piétinement sur les herbiers (modifié d'après Milazzo et al. 2002).....	44
Figure 4 : Schéma synthétique de la problématique de thèse avec les principales questions abordées par chapitre et les articles associés.....	56
Figure 5 : Situation de la Nouvelle-Calédonie dans l'Océan Pacifique.....	58
Figure 6 : Situation du lagon sud-ouest (□) et de Nouméa (●) en Nouvelle-Calédonie. ....	58
Figure 7: Sites d'échantillonnage situés sur le Grand Nouméa, lagon sud-ouest de Nouvelle Calédonie dans le Pacifique sud. Les Aires Marines Protégées (○) et les zones exploitées (●) sont situées sur la côte ou sur les îlots.....	64
Figure 8 : Ensembles géomorphologiques d'un récif frangeant montrant les différentes parties d'un platier (d'après Naim 2002).....	68
Figure 9 : Succession de l'étagement des platières tropicaux avec la présence de palétuviers sur l'étage supralittoral, de blocs de rochers et d'herbiers sur le médiolittoral et de complexes récifaux sur l'infralittoral.....	68
Figure 10 : Stratégie d'échantillonnage des assemblages d'invertébrés benthiques. Pour chaque habitat, deux stations en zone AMP et deux en zone non-AMP ont été échantillonnées, et ce, pendant deux années et deux saisons.....	70
Figure 11 : Schéma de synthèse des méthodes d'échantillonnage des assemblages d'invertébrés benthiques sur les fonds récifaux (a) et à herbiers (b). .....	70
Figure 12 : Analyse de la richesse spécifique cumulée (tous taxons confondus) en fonction de l'effort d'échantillonnage (nombre d'échantillons) sur les substrats durs (a) et meubles (b). .....	306
Figure 13 : Schéma de succession des populations selon un gradient de perturbation croissant (d'après Pearson et Rosenberg 1978).....	317
Figure 14 : Schéma de succession des populations selon un gradient croissant de pêche. Adapté d'après Pearson et Rosenberg (1978) au cas d'étude présent.....	320
Figure 15 : Schéma de synthèse de la problématique de thèse avec les principales questions posées par chapitre, les articles associés et les réponses apportées durant ce travail de recherche. .....	332



## Liste des tableaux

Tableau 1 : Synthèse des études sur les effets de la pêche à pied sur les communautés benthiques. Pour chaque effet recensé, la référence, le lieu d'étude, le milieu, les organismes concernés et les paramètres mesurés sont spécifiés. ....	38
Tableau 2 : Production des pêcheries côtières annuelle moyenne dans le Pacifique sud de 1989 à 1992 (modifié d'après Dalzell al. 1996).....	46
Tableau 3 : Production de subsistance et commerciale moyenne annuelle des pêcheries dans le Pacifique sud de 1989 à 1992 (modifié d'après Dalzell al. 1996). .....	46
Tableau 4 : Synthèse des études menées sur les communautés benthiques tropicales. Pour chaque objectif, la référence, le lieu d'étude, les organismes concernés et les facteurs pris en compte sont spécifiés.....	50
Tableau 5 : Caractéristiques des stations d'études ; localisation, coordonnées géographiques, surface, distance à Nouméa, statut et habitats associés. AMP : Aire Marine Protégée, non-AMP : zone où la pêche est autorisée. ....	66
Tableau 6 : Synthèse des données disponibles sur les communautés d'invertébrés benthiques en Nouvelle-Calédonie. Pour chaque référence le lieu, la méthode d'échantillonnage ainsi que les principaux résultats obtenus en terme de richesse spécifique et de composition des assemblages sont spécifiés. ....	308



## INTRODUCTION GENERALE





# INTRODUCTION GENERALE

## 1. Importance des invertébrés<sup>1</sup> : intégrateurs de changements environnementaux

### 1.1. Cadre théorique

La compréhension des processus écologiques qui régissent la structure et le fonctionnement des communautés est fondamentale pour tenter d'assurer la conservation et la gestion durable des écosystèmes. L'étude des communautés s'est traditionnellement développée autour de la théorie de la niche selon laquelle les espèces ont des exigences écologiques (Grinnell 1917, Hutchinson 1957) et des fonctions écologiques (Elton 1927) qui leur sont propres. Ainsi, l'environnement (conditions abiotiques) jouerait un rôle majeur dans la distribution des organismes, c'est pourquoi la définition de la nature et du rôle de ce facteur représente un objectif majeur en écologie (Begon et al. 1996). Les changements qui agissent dans cet environnement peuvent être exprimés en termes de perturbations; elles influencent fortement la structure et la dynamique des communautés (Pickett et al. 1989). Selon « l'hypothèse de perturbation intermédiaire » de Connell (1978) (cf. Figure 1), un écosystème atteint une diversité maximale lorsqu'il est soumis à un régime de perturbations de fréquence et d'intensité moyennes ; en effet dans ce cas, la co-existence des espèces est maintenue dans un état de non-équilibre et aucun compétiteur ne devient dominant. A l'inverse, sans perturbation, le nombre d'espèces est faible en raison d'une pression biotique forte, et lorsque la perturbation est forte les facteurs abiotiques provoquent une diminution d'espèces.

---

<sup>1</sup> Bien que le terme « invertébrés » n'ait plus aucune valeur d'un point de vue taxonomique et phylogénétique, il est encore utilisé pour faire référence à la macrofaune et la mégafaune benthique non vertébrée.

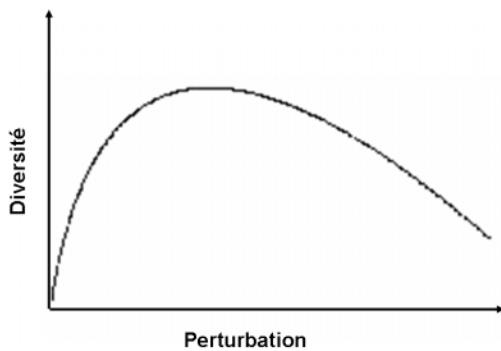


Figure 1 : L'hypothèse de perturbation intermédiaire selon Connell (1978).

Cependant, les conséquences des perturbations dépendent fortement de la capacité de résistance et de résilience des écosystèmes. En effet, la théorie de « l'Habitat Templet » de Southwood (1977 et 1988) prédit que les conditions environnementales sélectionnent des stratégies d'histoires de vie (traits biologiques par exemple) adaptées à la survie des espèces.

Dans ce contexte, une des principales tâches actuelles des écologues est de mesurer et de prévoir les effets des changements de l'environnement (Keough et Quinn 1991). Dans ce cadre, les invertébrés benthiques représentent des indicateurs potentiels intéressants pour évaluer les changements de l'environnement. Effectivement, leurs caractéristiques biologiques (faible mobilité, longue durée de vie, large spectre de sensibilité) les rendent particulièrement vulnérables aux changements qui opèrent dans l'environnement (Pearson et Rosenberg 1978, Ferraro et Cole 1995, Olsgard et Gray 1995, Paiva 2001, Rosenberg 2001, Mendez 2002, Lancellotti et Stotz 2004, Shin et Ellingsen 2004). C'est dans ce cadre théorique général que s'inscrit ce travail de thèse.

## **1.2. Historique de l'étude des invertébrés benthiques marins : de la taxonomie au développement de bio-indicateurs**

L'étude des invertébrés benthiques, la benthologie, peut se résumer en trois phases principales ; une phase descriptive basée sur des approches taxonomiques, une phase statistique qui repose sur le traitement quantitatif des données, et une phase de gestion avec le développement de bio-indicateurs.

En Europe, l'écologie benthique des invertébrés marins a un long historique ; les travaux essentiellement descriptifs basés sur des études taxonomiques ont débuté dès les années 1900 en mer du Nord (par exemple Petersen 1913, Molander 1928, Thorson 1957, Holme 1950) et en mer Méditerranée (exemple Pérès et Picard 1964).

Par la suite, l'utilisation d'outils statistiques a permis de développer l'écologie quantitative avec notamment l'école de benthologie de Plymouth (Clarke et Warwick 1994) en Angleterre qui a développé, la première, un logiciel dédié au traitement de données benthos : le « Plymouth Routines In Multivariate Research » (PRIMER par Clarke et Gorley, 2006). L'ère de l'écologie quantitative a permis de faire des avancées importantes en termes de compréhension de la dynamique des populations et des relations avec les forçages externes (par exemple les paramètres environnementaux).

Enfin, face à la prise de conscience générale de la nécessité de préservation de la biodiversité et à la demande croissante d'outils de gestion, les invertébrés benthiques ont été utilisés comme bio-indicateurs<sup>2</sup> dès les années 70 (en eau douce notamment), puis plus récemment dans la Directive Européenne Cadre de l'Eau (DCE 2000/60/CE) (Borja et al. 2003, Rosenberg et al. 2004). En effet, le benthos est utilisé comme intégrateur (cf. Hily 1984) des changements de l'environnement car : 1) les organismes sont sédentaires et donc

---

<sup>2</sup> Un bio-indicateur est un organisme, une espèce ou une communauté d'organismes biologiques qui reflète des conditions environnementales auxquelles il est sensible (Vandermeulen 1998). Il est complémentaire des données physico-chimiques puisqu'il intègre des variations des paramètres de l'environnement sur un plus long terme.

réflètent les conditions environnementales locales; 2) la longévité de nombreuses espèces permet une intégration des sources de stress dans le temps; 3) la majorité des espèces vivent dans l'interface eau-sédiment où les polluants se concentrent; 4) les communautés sont taxonomiquement diversifiées avec des espèces qui ont des tolérances au stress différentes (Pearson et Rosenberg 1978, Gray 1980, Boesch et Rosenberg 1981, Glémarec et Hily 1981, Hartley 1982, Phillips et Segar 1986, Gray et al. 1988). Ainsi, les changements dans la composition de la faune benthique sont le reflet des perturbations d'origine naturelle ou anthropique (Glémarec 1979, Gray 1979, 1981, Bilyard 1987, Ibanez et al. 1993, Warwick 1993, Borja et al. 2000, Salen-Picard et al. 2002, 2003). Ceci explique l'essor manifeste d'une multitude d'indices de qualité des eaux côtières basés sur les données des assemblages<sup>3</sup> benthiques. C'est le cas, par exemple, des indices biotiques AMBI (Borja et al. 2000), BENTIX (Simboura et Zenetos 2002), BQI (Rosenberg et al. 2004), ISD (Reizopoulou et Nicolaïdou 2007) et BITS (Mistri et Munari 2008) basés essentiellement sur le dénombrement de taxons en fonction de leur régime trophique et de leur tolérance à la pollution notamment.

Cependant, l'utilisation potentielle des invertébrés comme indicateurs d'autres types de perturbations anthropiques comme la pêche reste peu documentée (McClanahan et Muthiga 1988, Roberts 1995, Jennings et al. 2005). En effet, les modalités d'exploitation et les effets de la pêche étant complexes (Castilla et Fernandez 1998), et difficilement dissociables des effets des autres paramètres de l'environnement, définir des bio-indicateurs de la pêche n'est pas aisé. C'est dans ce cadre plus concret que cette thèse a tenté de définir la réponse des communautés benthiques à la perturbation « pêche ».

---

<sup>3</sup> Les assemblages correspondent à un regroupement d'organismes/d'espèces en interaction appartenant à toutes les positions trophiques et apparaissant dans un habitat donné et à travers un échantillonneur donné (Menge et Sutherland 1976, Drake 1990). Ils constituent une partie de la communauté d'invertébrés.

### **1.3. Invertébrés benthiques en milieu intertidal : particularités**

La zone intertidale correspond à la zone de balancement des marées, entre les plus hautes et les plus basses mers. Il s'agit d'un affleurement sur la zone côtière. On l'appelle plus communément estran ou platier. Sur cette zone, les organismes se distribuent selon les étages<sup>4</sup> ; le degré d'exondation est variable, offrant différentes conditions de vie et délimitant les biocénoses.

A toutes les latitudes, les zones intertidales se développent le long des côtes mondiales (Veenstra 1970, Mathieson et Nienhuis 1991). Cet environnement côtier offre des habitats propices au développement d'une faune riche et abondante. En effet, à la limite entre la terre et la mer, le milieu intertidal fonctionne comme une zone de transition pour certains stades de vie de nombreux organismes, ainsi que pour l'énergie et la matière (Reise 1985, Gätje et Reise 1998). Depuis des décennies, de nombreuses études écologiques se sont intéressées aux processus qui structurent les communautés benthiques en milieu intertidal en zone tempérée (par exemple Wolff 1983, Reise 1985 puis récemment Benedetti-Cecchi et al. 2003, Zilli et al. 2008).

Les zones intertidales étant particulièrement exposées aux pressions anthropiques, les communautés d'invertébrés benthiques doivent, par conséquent, s'adapter à de nombreuses variations de l'environnement. Facilement accessibles à l'homme, ces écosystèmes constituent un terrain de jeu idéal pour l'étude de la dynamique des communautés benthiques et de leur réponse aux perturbations environnementales.

---

<sup>4</sup> L'étage est « l'espace vertical du domaine benthique marin où les conditions écologiques fonction de la situation par rapport au niveau de la mer, sont sensiblement constantes ou varient régulièrement entre les deux niveaux critiques marquant les limites de l'étage. Ces étages ont chacun des peuplements caractéristiques et leur limites sont révélées par un changement de ces peuplements au voisinage des niveaux critiques marquant les conditions limites des étages intéressés » (Pérès et Picard 1964).

## 2. Relation entre les assemblages d'invertébrés benthiques et leur environnement : forçages naturels et anthropiques

### 2.1. Forçages

De nombreux facteurs naturels et anthropiques sont susceptibles d'influencer la distribution des assemblages d'invertébrés benthiques. Parmi ceux qui sont cités dans la littérature, les suivants ont été retenus pour les besoins de cette étude :

- **L'habitat<sup>5</sup>** peut être de nature sédimentaire ou de substrat dur. Il détermine la distribution spatiale des organismes benthiques (Gray 2000, Bergen et al. 2001). Par exemple, ceci a été démontré pour les organismes intertidaux dont la distribution des abondances est fortement corrélée à la nature et aux caractéristiques des substrats rocheux en Australie (Crowe 1996) et en mer Méditerranée (Bulleri et Chapman 2004). Ceci s'explique essentiellement par leur mode de vie sédentaire et leur forte affinité à la nature du substrat (Olsgard et Gray 1995, Rosenberg 2001, Shin et Ellingsen 2004).
- La **profondeur** est un facteur qui influence la distribution des assemblages en milieu meuble (Riedl 1980, Gray 1981) ou dur (Zmarzly et al. 1994, Bergen et al. 2001) tel qu'il a été démontré par exemple sur les côtes en Californie. De la même manière, le niveau d'exondation est à l'origine de l'étagement des organismes notamment dans la zone intertidale (voir synthèses de Pérès et Picard 1964, Buchanan et al. 1986).
- L'**hydrodynamisme** général (Rhoads et Young 1970, Pearson et Rosenberg 1978, Snelgrove et Butman 1994) est également répertorié comme un des facteurs

---

<sup>5</sup> L'habitat fait référence au biotope, c'est-à-dire à l'environnement physique benthique.

structurant les assemblages d'invertébrés benthiques. Effectivement, l'hydrodynamisme affecte la distribution des organismes vivants dans les habitats peu profonds (Fulton et al. 2001) et notamment la structure de la communauté sessile (Fulton et Bellwood 2004).

- L'enrichissement en **matière organique** dans la colonne d'eau peut s'avérer être un facteur primordial de présence ou d'absence de certaines espèces (Snelgrove et Butman 1994; Rosenberg 1995; Karakassis et Eleftheriou 1997; Ellingsen 2002). En effet, selon le modèle de succession secondaire de Pearson et Rosenberg (1978), la richesse spécifique et l'abondance de la macrofaune sédimentaire tendent à diminuer avec l'enrichissement en matière organique après une brève explosion de l'abondance et de la biomasse d'espèces opportunistes. Ainsi, dans un contexte d'enrichissement en matière organique dans la colonne d'eau, provoqué par des effluents urbains, la colonisation par des espèces dépositaires comme les annélides polychètes Capitellidae peut être favorisée (exemple issu de Frouin 2000).
- La **granulométrie** du sédiment est aussi identifiée comme un facteur structurant la faune sédimentaire (Snelgrove 1999). Elle détermine notamment l'oxygénation au sein du sédiment et la capacité d'enfouissement, et par conséquent favorise la présence de certaines espèces.
- La pression de **pêche** constitue un paramètre structurant majeur reporté dans les études d'impact d'activité de dragage (exemple Brown et Wilson 1997; Jennings et al. 2005, Griffiths et al. 2006) ou de pêche côtière (exemple Addessi 1994, Brazeiro et Defeo 1999, Airoldi et al. 2005) dans les milieux tempérés. Généralement la pêche entraîne une diminution des densités et des tailles des espèces cibles, ainsi qu'une modification de la composition des assemblages (cf. section 2.3. ci-dessous).

## **2.2. Particularité de la pêche à pied**

La pêche à pied peut se définir par l'ensemble des techniques de pêche qui sont pratiquées sans l'emploi (ou l'emploi accessoire) d'une embarcation le long du rivage par des pêcheurs se déplaçant essentiellement à pied (Prigent 1999). Elle consiste principalement en une activité de « cueillette » qui peut être de loisir, c'est la pêche récréative, professionnelle, destinée au commerce, ou bien de subsistance, pour la propre consommation des populations. C'est probablement l'une des premières pêches pratiquées par les habitants du littoral (Bigalke 1973), et constitue aujourd'hui encore une activité répandue de par le monde (par exemple sur les côtes sud-africaines d'après Rius et al. 2006, sud-américaines selon Gelcich et al. 2007 ou européennes d'après Martins et al. 2008).

La pêche à pied peut être caractérisée par différents éléments (d'après Catterall et Poiner 1987 et repris par Lasiak 1993, Lasiak et Field 1995):

- les organismes sont ramassés par les pêcheurs pendant les marées basses sur la zone intertidale ;
- les organismes sont collectés en surface ou dans le sédiment à la main ou à l'aide d'outils rudimentaires tels que des pelles, des râteaux ou des bâtons ;
- les individus trop petits sont rejettés, les pêcheurs concentrant leur attention sur les individus au delà de 20 à 30 millimètres dans leur plus grande longueur ;

Le caractère informel et ubiquiste de cette pêche rend difficile l'estimation qualitative et quantitative des captures, et par conséquent l'évaluation des impacts sur les communautés intertidales.

### **2.3. Effets de la pêche à pied sur les assemblages d'invertébrés benthiques**

Parmi les activités anthropiques affectant les écosystèmes<sup>6</sup> côtiers, l'impact de la pêche à pied a intéressé la communauté scientifique dès les années 80 (Lasiak et Field 1995) et constitue encore un sujet d'actualité (exemple Smith et Murray 2005). Les études ont été notamment menées en milieu tempéré (exemple Afrique du Sud, Amérique du Sud, Amérique du Nord, Océanie et Europe) (Tableau 1). Cependant, peu d'études se sont intéressées aux activités de pêche à pied et à leurs conséquences sur les communautés intertidales en milieu tropical (cf. références en grisé, Tableau 1).

D'une manière générale, l'exploitation d'invertébrés intertidaux peut altérer la structure des assemblages benthiques (de Boer et Prins 2002a, 2002b) et ce, de façon directe ou indirecte (Underwood 1991). Ainsi, l'effet de la pêche s'exerce de façon directe sur les espèces cibles, mais aussi de façon indirecte (en cascade) sur d'autres organismes affectés à leur tour par l'exclusion des espèces cibles (Castilla et Paine 1987, Hockey et al. 1988). Par exemple, l'exclusion d'une espèce herbivore dominante peut entraîner une augmentation de sa source de nourriture (Moreno et al. 1984, 1986, Oliva et Castilla 1986, Godoy et Moreno 1989, Underwood 1993) au profit d'autres espèces qui étaient en compétition pour cette ressource ou pour l'espace (Moreno et al. 1984, Godoy et Moreno 1989).

Les effets détaillés recensés dans la littérature sont compilés dans le Tableau 1 ci-dessous :

---

<sup>6</sup> L'écosystème est « un système d'interactions complexes des espèces entre elles et entre celles-ci et le milieu » (Frontier et Pichod-Viale 1993). Ici il s'agit de l'écosystème « benthique » qui englobe le biotope et la biocénose benthique.

Tableau 1 : Synthèse des études sur les effets de la pêche à pied sur les communautés benthiques. Pour chaque effet recensé, la référence, le lieu d'étude, le milieu, les organismes concernés et les paramètres mesurés sont spécifiés.

Effets recensés	Auteurs	Lieu et zone géographique	Milieu	Organismes	Paramètres testés			
					Densité Biomasse	Taille	Biodiversité	Composition
Diminution densité et taille moyenne, augmentation richesse spécifique, modification composition Pas d'effet sur la diversité et modification composition	Hockey et Bosman 1986	Transkeï, Afrique du Sud	Tempéré	Gastéropodes	x	x	x	x
"	Lasiak et Field 1995	Transkeï, Afrique du Sud	Tempéré	Macrofaune rocheuse			x	x
"	de Boer et Prins 2002 a	Tanzanie, Afrique du Sud	Tropical	Macrofaune sédimentaire Patelles <i>Patella concolor</i> <i>Cellana capensis</i>			x	x
Diminution densité et taille moyenne	Branch 1975	Afrique du Sud	Tempéré	Moule <i>Perna perna</i>	x	x		
"	Siegfried et al. 1985	Transkeï, Afrique du Sud	Tempéré	Patelle <i>Cellana capensis</i>	x	x		
"	Lasiak 1993	Transkeï, Afrique du Sud	Tempéré	Communauté intertidale	x	x		
"	Griffiths et Branch 1997	Afrique du Sud	Tempéré					
Diminution densité moyenne	Newton et al. 1993	Tanzanie, Afrique du Sud	Tropical	Gastéropodes	x			
Aucun effet	de Boer et Prins 2002 b	Tanzanie, Afrique du Sud	Tropical	Macrofaune sédimentaire Moule <i>Mytilus galloprovincialis</i>	x	x	x	x
"	Rius et al. 2006	Tanzanie, Afrique du Sud	Tropical	Abalone <i>Concholepas concholepas</i>	x	x		
Diminution densité et taille moyenne	Castilla et Duran 1985	Chili, Amérique du Sud	Tempéré	Abalone <i>Concholepas concholepas</i>	x			
"	Moreno et al. 1986	Chili, Amérique du Sud	Tempéré		x	x		

Tableau 1 (suite)

Effets recensés	Auteurs	Lieu et zone géographique	Milieu	Organismes	Densité Biomasse	Paramètres testés		
						Taille	Biodiversité	Composition
"	Oliva et Castilla 1986	Chili, Amérique du Sud	Tempéré	Patelles <i>Fissurella crassa</i> <i>Fissurella limbata</i>	x	x		
"	Castilla et Bustamante 1989	Chili, Amérique du Sud	Tempéré	Kelp <i>Durvillea antarctica</i>	x	x		
"	Ortega 1987	Costa Rica, Amérique du Sud	Tropical	Patelle <i>Siphonaria gigas</i>	x	x		
"	Defeo et Alava 1995	Uruguay, Amérique du Sud	Tempéré	Flion <i>Donax hanleyanus</i>	x	x		
"	Brazeiro et Defeo 1999	Uruguay, Amérique du Sud	Tempéré	Palourde jaune <i>Mesodesma mactroides</i>	x	x		
Diminution de taille moyenne	Pombo et Escofet 1996	Californie, Amérique du Nord	Tempéré	Patelle <i>Lottia gigantea</i>		x		
"	Roy et al. 2003	Californie, Amérique du Nord	Tempéré	Gastéropodes		x		
"	Smith et Murray 2005	Californie, Amérique du Nord	Tempéré	Moule <i>Mytilus californianus</i>	x	x		
Diminution densité et taille moyenne, pas d'effet sur la diversité	Smith et al. 2008	Californie, Amérique du Nord	Tempéré	Moule <i>Mytilus californianus</i>	x	x	x	
Diminution densité et taille moyenne	Catterall et Poiner 1987	Australie, Océanie	Tempéré	Gastéropodes	x	x		
"	Keough et Quinn, 2000	Australie, Océanie	Tempéré	Gastéropodes	x	x		
"	Kingsford et al. 1991	Australie, Océanie	Tempéré	Mégafaune rocheuse	x			
Pas d'effet	Keough and Quinn 1991	Australie, Océanie	Tempéré	Gastéropodes			x	
Diminution densité et taille moyenne	Rius et Cabral 2004	Portugal, Europe	Tempéré	Moule <i>Mytilus galloprovincialis</i>	x	x		



- Effet sur l'abondance, la taille des espèces cibles et la biomasse de la communauté

Généralement, l'exploitation des invertébrés intertidaux entraîne une diminution allant jusqu'à 90% de l'abondance (exemple Branch 1975, Castilla et Duran 1985, Siegfried et al. 1985, Hockey et Bosman 1986, Oliva et Castilla 1986, Ortega 1987, Castilla et Bustamante 1989, Griffiths et Branch 1997, Roy et al. 2003). La diminution de la densité des espèces exploitées entraîne une diminution de la densité et de la biomasse totale (Wynberg et Branch 1994, Lasiak et Field 1995, Griffiths et Branch 1997, DeBoer et Prins 2002b). Par ailleurs, les pêcheurs optimisent leur stratégie de pêche en collectant les individus les plus grands disponibles par espèce. Ainsi, la distribution des tailles des espèces collectées est modifiée (Branch 1975, Castilla et Duran 1985, Ortega 1987, Lasiak 1991, Pombo et Escofet 1996, Roy et al. 2003). Généralement la taille moyenne diminue de 10 à 20% (Moreno et al. 1984, Hockey et Bosman 1986, Ortega 1987).

Or, une densité réduite et l'altération de la structure de taille peuvent avoir de profondes répercussions sur le succès reproducteur des populations intensivement exploitées (Zedler 1978, Branch 1975, McLachlan et Lombard 1981, Robertson 1996, Griffith et Branch 1997, Wells 1997). Effectivement, les individus de plus grande taille d'une espèce sont généralement les plus féconds (Moreno et al. 1984, Tsuchiya et Bellan-Santini 1989) et les contributeurs majeurs à la reproduction (Lasiak 1991, Catterall et Poiner 1987, Rius et Cabral 2004).

- Effet sur la diversité et la composition des assemblages d'invertébrés

Bien que les changements d'abondance et de taille soient bien documentés, l'impact de l'exploitation sur la diversité et le fonctionnement de l'écosystème semble plus difficile à évaluer. En effet, la prédation peut influencer l'abondance d'espèces à différents niveaux trophiques ; les espèces cibles peuvent disparaître et par conséquent la richesse spécifique diminuer (Duran et Castilla 1989, Dye 1998). Cependant, à des niveaux de perturbation intermédiaire, la prédation peut libérer de l'espace en diminuant l'abondance d'un compétiteur dominant et favoriser ainsi la colonisation de nouvelles espèces (Paine 1974, Branch 1984). Par exemple Hockey et Bosman (1986) puis Lasiak et Field (1995) ont mis en évidence une augmentation du nombre d'espèces de gastéropodes non exploitées sur les côtes sud-africaines en raison de la pêche. En revanche, Sharpe et Keough (1998) et Robinson (2003) n'ont détecté aucune modification de la diversité spécifique des communautés benthiques sur les côtes rocheuses australiennes et sableuses indonésiennes.

Les assemblages d'espèces sur des sites perturbés présentent généralement des compositions d'espèces différentes de celles des sites non-perturbés (exemple Chapman et al. 1995). En effet, la pêche entraîne le retrait de certaines espèces clés qui peut modifier la dynamique des populations associées (Siegfried et al. 1985, Hockey et Bosman 1986, Addessi 1994, Branch et Moreno 1994). Les communautés non perturbées tendent à être dominées par des espèces climaciques (croissance lente, longévité importante, forte masse corporelle, faible densité) de stratégie K<sup>7</sup>. Les communautés perturbées ont tendance à être composées d'espèces opportunistes (croissance rapide, longévité faible, faible biomasse, forte densité) de stratégie r. Ceci a par exemple été démontré par Lasiak et Field (1995) pour les communautés intertidales de fonds rocheux en Afrique du Sud.

---

<sup>7</sup> Les écologistes Mac Arthur et Wilson (1967) avaient identifié deux grands types de stratégie biologiques en réponse à une perturbation.

- Effet sur l'habitat

De nombreux auteurs se sont intéressés aux effets du piétinement des zones côtières peu profondes depuis les années 80 (par exemple Beauchamp et Gowing 1982, Ghazanshahi et al. 1983, Bally et Griffiths 1989) jusqu'à plus récemment (par exemple Erickson et al. 2003, Rodgers et Cox 2003, Milazzo et al. 2004, Casu et al. 2006a, b). Le piétinement est un phénomène ayant des conséquences écologiques importantes (détaillées plus bas) dont les effets tendent à augmenter avec l'utilisation croissante des zones côtières (Brosnan et Crumrine 1994).

L'effet sur l'habitat peut être appréhendé par la capacité de charge définie comme le nombre maximum de personnes pouvant fréquenter le site sans dégradation majeure (Martin et Uysal 1990). Elle correspond aussi au degré de perturbation qu'un écosystème peut tolérer au-delà de laquelle la dégradation apparaît (Hawkins et Roberts 1997 voir Figure 2) ou encore à la quantité d'usagers au-delà duquel l'impact excède des niveaux acceptables évalués par des standards (Shelby et Hebelein 1986, Wielgus et al. 2002).

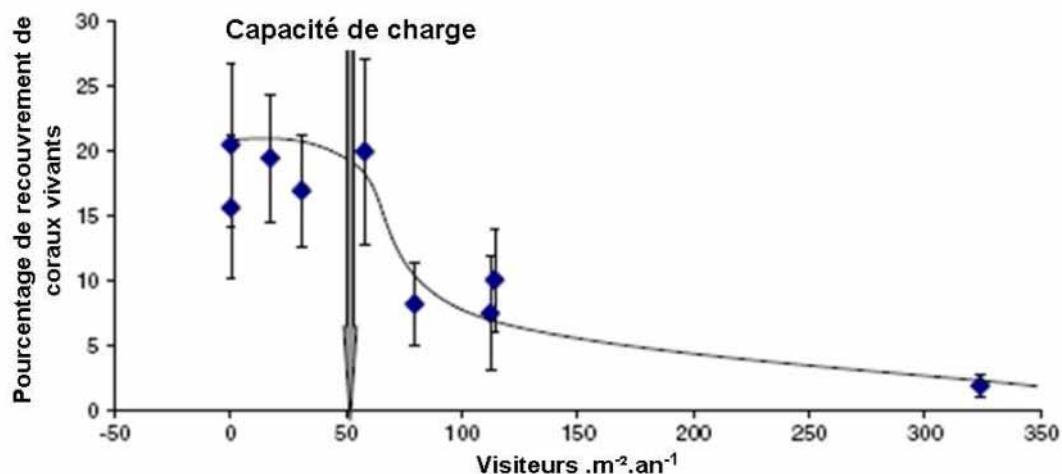


Figure 2 : Définition de la capacité de charge selon la relation entre le pourcentage de recouvrement de corail vivant et le nombre de visiteurs par mètre carré et par an (modifié d'après Leujak et Ormond 2007).

En milieu tropical par exemple, le piétinement des platiers récifaux se traduit par une fracture directe des colonies de corail, une remise en suspension du sédiment qui entraîne un stress chez les coraux, ainsi qu'une augmentation des formes encroûtantes (Neil 1990). Leujak et Ormond (2007) dans leur étude menée sur les platiers de la mer Rouge, ont montré que la capacité de charge des zones étudiées s'élèvait à 50 personnes par mètre carré et par an correspondant à une diminution maximale de 10% de recouvrement corallien (cf. Figure 2). En substrat meuble (herbiers), le piétinement est moins visible physiquement mais les effets existent et ont été répertoriés. Milazzo et al. (2002) ont, par exemple, mis en évidence une diminution du recouvrement des herbiers de phanérogames et de l'abondance de la faune mobile et des invertébrés sessiles en mer Méditerranée (cf. Figure 3) et Johnson et al. 2007 ont constaté un enfouissement des invertébrés en réaction aux vibrations du substrat en mer du Nord.

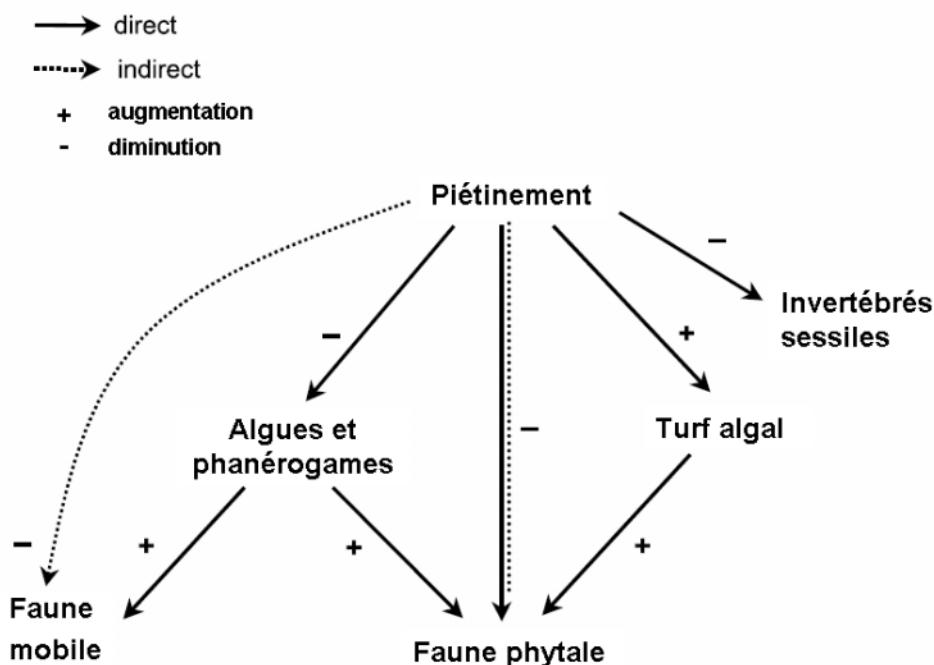


Figure 3 : Effets directs et indirects du piétinement sur les herbiers (modifié d'après Milazzo et al. 2002).

### **3. Communautés benthiques tropicales**

#### **3.1. Récifs coralliens et importance des ressources d'invertébrés**

Les récifs coralliens sont caractérisés par une forte diversité souvent comparée à celle des forêts tropicales humides (Connell 1978). Cependant, ces écosystèmes sont largement impactés par des perturbations naturelles à différentes échelles, depuis les cyclones (phénomènes globaux) jusqu'aux phénomènes locaux (par exemple l'ingestion de coraux par les poissons perroquets d'après Bruggemann 1994 et Peyrot-Claussade et al. 1995 ou le broutage par les oursins d'après Hutchings 1986) ou par des perturbations anthropiques amplifiées au cours des dernières décennies. Celles-ci sont nombreuses : il s'agit de la surexploitation des ressources (Grigg 1984, Wells et Alcala 1987, Pauly et al. 2002, Newton et al. 2007), incluant les techniques de pêche destructrices (Carpenter et Alcala 1977, Alcala et Gomez 1987, McManus et al. 1997, Salvat et al. 2002, Erdmann 2000, Jackson et al. 2001, Fox et al. 2005), l'exploitation de corail (White 1987, Brown et Dunne 1988), les perturbations climatiques (Stone et al. 1999, Wilkinson et al. 1999, Goreau et al. 2000, Hughes et al. 2003), la pollution (Hughes 1994, McClanahan et al. 2002, Fernandez et al. 2007) ainsi que le développement du tourisme sur la frange littorale (Tilmant 1987, Allison 1996, Hawkins et Roberts 1997, Guzman et Castillo 2003). Ces perturbations, associées à l'accroissement de la pression démographique humaine, ont conduit à un déclin majeur des écosystèmes coralliens à l'échelle mondiale (Bellwood et al. 2004) ; on estime qu'à ce jour 30% de ces écosystèmes sont gravement perturbés et que 60% auront probablement disparu à l'horizon 2030 (Hughes et al. 2003, Pandolfi et al. 2003, Bellwood et al. 2004, Veron et al. 2009, Bischof 2010). Cette « crise écologique » (sensu Bellwood et al. 2004) se traduit par une diminution de la résistance et de la résilience des écosystèmes récifaux qui menace la pérennité des ressources économiques qui y sont associées (Nyström et al. 2000).

Tableau 2 : Production des pêcheries côtières annuelle moyenne dans le Pacifique sud de 1989 à 1992 (modifié d'après Dalzell al. 1996).

Captures	Poids (milliers de tonnes)	Valeur (\$US)
Poissons de récif commerciaux	10 476	26 034 723
Poissons pélagiques commerciaux	4 419	14 708 216
Poissons estuariens commerciaux	1 586	4 280 170
Crustacés commerciaux	1 903	15 343 502
Bêches-de-mer commerciales	1 717	12 371 240
Trocas, turbos, huîtres perlières commerciales	2 147	8 688 686
Captures totales commerciales	24 609	83 353 790
Captures totales subsistance	80 049	160 323 747
Captures totales	104 658	243 677 346

Tableau 3 : Production de subsistance et commerciale annuelle moyenne des pêcheries dans le Pacifique sud de 1989 à 1992 (modifié d'après Dalzell al. 1996).

Pays	Production pêcheries de subsistance (tonnes)	Valeur (\$US)	Production pêcheries commerciales (tonnes)	Valeur (\$US)	Production totale pêcheries (tonnes)	Valeur (\$US)
Samoa américaines	215	814 238	52	178 762	267	993 000
Iles Cook	858	3 047 863	124	314 491	982	3 362 174
Etats fédérés de Micronésie	6 243	11 237 400	646	1 502 296	6 889	12 739 696
Fidji	16 200	40 117 924	6,506	18 979 880	22 706	59 097 804
Polynésie Française	3 108	12 432 000	2,891	15 573 555	5 999	28 005 555
Guam	472	1 935 632	114	433 894	586	2 369 526
Kiribati	9 084	13 373 667	3 240	4 770 000	12 324	18 143 667
Iles Marshall	2 000	3 103 213	369	714 504	2 369	3 817 717
Nauru	98	219 600	279	628 605	377	848 205
Nouvelle-Calédonie	2 000	7 344 417	1 032	4 833 410	3 032	12 177 827
Niue	103	471,504	12	54 720	115	526 224
Mariannes	202	826 685	120	493 601	322	1 320 095
Palau	750	1 805 192	736	2 412 071	1 486	4 217 263
Papouasie Nouvelle-Guinée	20 588	41 176 000	4 966	22 096 908	25 554	63 272 908
Iles Pitcairn	8	16 000	0	0	8	16 000
Iles Solomon	10 000	8 405 660	1 150	4 343 811	11 150	12 749 471
Tokelau	191	104 509	0	0	191	104 509
Tonga	933	1 901 208	1 429	2 806 641	2 362	4 707 849
Tuvalu	807	657 781	120	97 811	927	755 592
Vanuatu	2 045	1 953 360	467	1 514 364	2 512	3 467 724
Wallis et Futuna	862	4 310 000	138	1 285 400	1 000	5 595 400
Samoa occidentales	3 281	5 070 074	219	319 066	3 500	5 389 140
<b>Total</b>	<b>80 048</b>	<b>160 323 927</b>	<b>24 610</b>	<b>83 353 790</b>	<b>104 658</b>	<b>243 677 346</b>

Pourtant, les récifs coralliens sont à l'origine d'une importante productivité de ces écosystèmes (Kohn et Helfrich 1957, Hatcher 1988, 1990) qui leur confère une valeur socio-économique importante (Moberg et Folke 1999), notamment à travers la pêche (Polunin et Graham 2003). En effet, ils représentent une source directe de nourriture pour près d'un milliard d'êtres humains (Salvat et Rives 2003). La pêche peut être de subsistance, récréative ou commerciale ; les îles du Pacifique sud sont ainsi caractérisées par une pêche de subsistance quatre fois supérieure à la pêche commerciale (Tableau 2) et en Nouvelle-Calédonie, par exemple, la pêche de subsistance représente environ 2000 tonnes.an<sup>-1</sup> alors que la pêche commerciale n'atteint qu'environ 1000 tonnes.an<sup>-1</sup> (Tableau 3). Ces estimations de subsistance sont basées sur la consommation des produits de la mer par les populations locales et sur la démographie, elles reflètent donc plus un ordre de grandeur qu'un chiffre exact.

Parmi les ressources exploitées, les invertébrés constituent une source alimentaire et/ou économique importante notamment dans les îles du Pacifique sud (Adams et Dalzell 1994, Dalzell et al. 1996, Kinch 2003). Sur ces îles la collecte d'invertébrés récifaux s'y pratique depuis des siècles (Swadling 1976, Volman 1978) car ces derniers constituent une ressource majeure de protéines (Poulsen 1995). Les captures en volume atteignent fréquemment celles des poissons (Adams et Dalzell 1994). A l'époque, la synthèse de Dalzell et al. (1996) sur les pêches côtières dans le Pacifique sud faisait état d'une forte production commerciale de bêches de mer, trocas, turbos et huîtres perlières (Tableau 2). Depuis, les rares études traitant de l'état des ressources en invertébrés ont montré une diminution générale des stocks exploitables au cours des 20 dernières années à l'échelle du Pacifique (Adams et Dalzell 1994, Dalzell et al. 1996, programme PROCFish<sup>8</sup>).

---

<sup>8</sup> The Pacific Regional Oceanic and Coastal Fisheries (PROCFish)

### **3.2. Pêche à pied des invertébrés dans le Pacifique sud**

La pêche à pied, pratiquée sur les zones peu profondes des formations récifalagonaires, constitue l'expression la plus simple et la plus courante d'une forme de prélèvement de la ressource (Dalzell et al. 1996) à l'aide d'outils rudimentaires (Adams et Dalzell 1994, Thomas 2001). En effet, les espèces récifales sont simplement ramassées à la main, tandis que les espèces enfouies dans le sable ou la vase sont extraites à la main ou à l'aide d'un outil de type pelle. Pour les espèces attachées au substrat rocheux un outil d'extraction tel qu'un bâton en fer est souvent nécessaire. C'est une activité principalement menée par les femmes et les enfants (Dalzell et al. 1996).

Le nombre d'espèces potentiellement consommées est élevé (près d'une centaine dans une île-type du Pacifique sud d'après Adams et Dalzell 1994), mais le spectre d'espèces effectivement prélevées dans le milieu présente d'importantes variations selon les zones géographiques, les populations concernées et les objectifs de la collecte. On peut cependant noter que les pêcheurs collectent traditionnellement une grande variété de mollusques pour leur consommation, pour la nacre de leur coquille ou pour des intérêts de collection (Swadling 1976). Les espèces les plus recherchées sont le troca *Trochus niloticus*, le turbo *Turbo marmoratus*, l'huître perlière *Pinctada margaritifera* ainsi que les bénitiers *Tridacna maxima* et *Hippopus hippopus*. Ces pêches concernent également des céphalopodes tels que des poulpes ainsi que des holothuries, ces dernières essentiellement pour l'exportation vers l'Asie. Les crustacés tels que le crabe de mangrove *Scylla serrata* et le crabe nageur *Portunus pelagicus* font également l'objet de pêche pendant les marées basses (Dalzell et al. 1996).

La question des conséquences de ces prélèvements sur les ressources et le milieu se pose de façon d'autant plus cruciale que les données quantitatives sont rares, notamment au niveau des communautés (espèces pêchées et non pêchées).

### **3.3. Rareté des données quantitatives des invertébrés tropicaux**

Si les communautés benthiques des zones tempérées ont été abondamment étudiées et ce depuis le début du XX<sup>ième</sup> siècle (voir Pearson et Rosenberg 1978 pour une revue), celles des zones tropicales restent encore mal connues (Alongi 1990, Kendall et Aschan 1993).

Les études menées sur le benthos tropical peuvent être regroupées en quatre principaux types, selon leurs objectifs (Tableau 4). La majorité des études se sont attachées à quantifier les impacts de perturbations d'origines différentes (exemple contamination ou pêche) sur le benthos. Les études descriptives de recensement de biodiversité ainsi que celles détaillant les relations des assemblages avec les paramètres de l'environnement sont également relativement nombreuses. Par contre, peu d'auteurs se sont intéressés à la dynamique des populations avec l'étude des variations temporelles des assemblages.

De plus, la structure de ces communautés a été étudiée dans des écosystèmes relativement différents (voir lieu et organismes dans le Tableau 4) ; les zones continentales ont été relativement bien étudiées, c'est le cas en Australie, ainsi qu'en Asie et en Amérique. Les zones tropicales insulaires ont par contre été très largement ignorées probablement en raison de moyens de recherche limités et de l'éloignement géographique de ces îles ; les études des assemblages au niveau taxonomique spécifique restent rares.

Ce sont généralement des études descriptives basées sur le recensement de la biodiversité, la relation avec les paramètres de l'environnement, et pour certains cas, des mesures de l'impact de perturbations telles que la pollution (exemple de Bigot et al. 2006a) ou la pêche (DeBoer et al. 2002).

Tableau 4 : Synthèse des études menées sur les communautés benthiques tropicales. Pour chaque objectif, la référence, le lieu d'étude, les organismes concernés et les facteurs pris en compte sont spécifiés.

<b>Objectifs</b>	<b>Auteurs</b>	<b>Lieu</b>	<b>Organismes/Facteurs</b>
Effets des perturbations	Inglis et Kross 2000	Queensland, Australie	Macrofaune sédimentaire estuarienne/contaminants
"	Lu et Wu 2000	Hong Kong, Asie	Macrofaune sédimentaire/anoxie
"	Lindegarth et Hoskin 2001	Nord-est Australie	Macrofaune sédimentaire estuarienne/pollution
"	Morrissey et al. 2003	Nord-est Australie	Macrofaune sédimentaire estuarienne/contaminants
"	Cruz-Motta et Collins 2004	Queensland, Australie	Macrofaune sédimentaire/draguage
"	Currie et Issacs 2005	Port Campbell, Australie	Macrofaune sédimentaire/forage de gaz
"	Mendez 2002	Mexique, Amérique	Annélides/pollution
"	Lancelloti et Stotz 2004	Nord du Chili, Amérique	Macrofaune sédimentaire/pollution
"	Bigot et al. 2006a, 2008	Réunion	Macrofaune sédimentaire/pollution
"	Agard et al. 1993	Trinidad, Caraïbes	Macrofaune sédimentaire/pollution
"	Bailey-Brock et al. 2002	Hawaï	Macrofaune sédimentaire/pollution
"	Dreyer et al. 2005	Hawaï	Macrofaune sédimentaire/cyclone
"	Netto et al. 1999	Atoll Rocas, Brésil	Macrofaune sédimentaire/sédimentation
"	McClanahan 1989	Kenya, Afrique	Macrofaune rocheuse/pêche
"	DeBoer et Prins 2002a	Mozambique, Afrique	Macrofaune sédimentaire/pêche
"	Frouin 2001, 2001	Tahiti	Macrofaune sédimentaire/pollution
Recensement biodiversité	Maurer et Vargas 1984	Costa Rica, Amérique	Macrofaune sédimentaire estuarienne
"	Parulekar et Wagh 1985	Mer d'Arabie, Asie	Macrofaune sédimentaire/zonation
"	Riddle 1998	GBR, Australie	Macrofaune sédimentaire/zonation
"	Posey et al. 1998	Golfe de Mexique, Amérique	Macrofaune sédimentaire
"	Dittmann 2000	Nord-est Australie	Macrofaune sédimentaire/zonation

Tableau 4 (suite)

<b>Objectifs</b>	<b>Auteurs</b>	<b>Lieu</b>	<b>Organismes</b>
"	Dittman et Vargas 2001	Queensland, Australie	Macrofaune sédimentaire
"	Paiva 2001	Brésil, Amérique	Macrofaune sédimentaire/zonation
"	Diaz-Castañeda et Harris 2004	Mexique, Amérique	Polychètes
Relation avec paramètres de l'environnement	Long et Poiner 1994	Nord-est Australie	Macrofaune sédimentaire/sédiment
"	Coates 1998	Nord-est Australie	Macrofaune rocheuse/exposition
"	Meksumpum et Meksumpum 1999	Thaïlande, Asie	Polychètes/sédiment
"	DosSantos et DaSilva 2000	Brésil, Amérique	Polychètes/sédiment
"	Shin et Ellingsen. 2004	Hong Kong, Asie	Macrofaune sédimentaire
"	Lu 2005	Singapour, Asie	Macrofaune sédimentaire/sédiment
Variabilité temporelle des assemblages	McCarthy et al. 2000	Hawaï	Macrofaune sédimentaire
"	Delgado Blas et al. 2001	Mexique, Amérique	Polychètes
"	Jayaraj et al. 2008	Mer d'Arabie, Asie	Macrofaune sédimentaire
"	Cruz-Motta 2007	Venezuela	Macrofaune rocheuse



## **4. Problématique, objectifs et organisation de la thèse**

La problématique générale de cette thèse est l'étude des effets de la pêche à pied et des paramètres de l'environnement sur la structure (caractéristiques biologiques à un instant donné) et le fonctionnement (dynamique, relations entre les espèces) des assemblages d'invertébrés benthiques. Les réponses apportées par cette étude ont pour but de fournir des éléments à la réflexion sur la gestion durable des ressources en invertébrés dans les îles du Pacifique sud.

Ce manuscrit a été conçu de manière à présenter d'abord les assemblages d'invertébrés benthiques et leur environnement par une approche essentiellement descriptive, puis les effets de la pêche sur la communauté benthique et enfin l'identification de mesures de gestion potentielles et l'analyse de leur efficacité. Cette problématique générale sera décomposée en trois chapitres comprenant chacun plusieurs articles thématiques (Figure 4):

### **Chapitre I : Caractérisation des assemblages d'invertébrés benthiques et de l'environnement**

Ce chapitre vise à décrire les assemblages d'invertébrés benthiques étudiés et des caractéristiques environnementales associées.

- **Article A<sub>1</sub>** : « Niveau de résolution taxonomique nécessaire pour décrire les assemblages d'invertébrés et pour détecter un effet pêche dans les écosystèmes coralliens ».

Cet article explore l'effet de la résolution taxonomique sur la description des assemblages d'invertébrés benthiques et sur la capacité à détecter un effet pêche.

- **Article A<sub>2</sub>** : « Détection des effets de la pêche à pied sur les assemblages d'invertébrés tropicaux : choix des métriques structurales et fonctionnelles ».

Cet article s'attache à définir les variables permettant de décrire la structure et le fonctionnement des assemblages d'invertébrés benthiques.

## **Chapitre II : Effets de la pêche et de l'environnement sur la structure et le fonctionnement des assemblages d'invertébrés benthiques des platiers**

Ce chapitre aborde de manière détaillée les activités de pêche à pied et leurs effets sur les assemblages d'invertébrés benthiques à travers des analyses descriptives et de modélisation statistique.

- **Article A<sub>3</sub>** : « Collecte d'invertébrés sur les zones urbaines tropicales: tendances et impacts sur les populations naturelles (Nouvelle-Calédonie, Pacifique sud) ».

Cet article décrit les activités de pêche à pied sur les platiers du Grand Nouméa en estimant la fréquentation et en quantifiant les captures et les densités et tailles « *in situ* » des populations naturelles.

- **Article A<sub>4</sub>** : « Effets de la pêche et conservation des assemblages d'invertébrés tropicaux sur les récifs et herbiers de Nouvelle-Calédonie ».

Cet article quantifie les effets de la pêche sur les assemblages d'invertébrés benthiques et teste l'efficacité des aires marines protégées sur les ressources en invertébrés.

- **Article A<sub>5</sub>** : « Détermination des effets de la pêche à pied sur les assemblages d'invertébrés tropicaux par l'analyse des traits biologiques ».

Cet article étudie l'effet de la pêche sur le fonctionnement des assemblages d'invertébrés benthiques à travers l'étude de la diversité fonctionnelle basée sur les traits d'histoires de vie des espèces.

### **Chapitre III : Contribution à la gestion des ressources d'invertébrés tropicaux**

Ce chapitre aborde les outils de conservation potentiels pour la gestion des ressources en invertébrés en milieu tropical à travers une approche prédictive.

- **Article A<sub>6</sub>** : « Prédictions de la composition des assemblages d'invertébrés selon la pression de pêche et les caractéristiques de l'environnement sur les platières tropicaux ».

Cet article se base sur une approche de modélisation pour définir l'influence hiérarchique de différents facteurs de l'environnement sur les assemblages d'invertébrés benthiques, et fournir des pistes de réflexion pour leur gestion.

- **Article A<sub>7</sub>** : « Efficacité des réserves marines locales sur les invertébrés récifaux à Emau, Vanuatu ».

Cet article teste les mesures de gestion locales, consistant en des aires marines protégées de petite taille, sur la conservation des ressources en invertébrés au Vanuatu.

Les différentes questions abordées ainsi que les articles associés aux chapitres sont présentés sur la Figure 4.

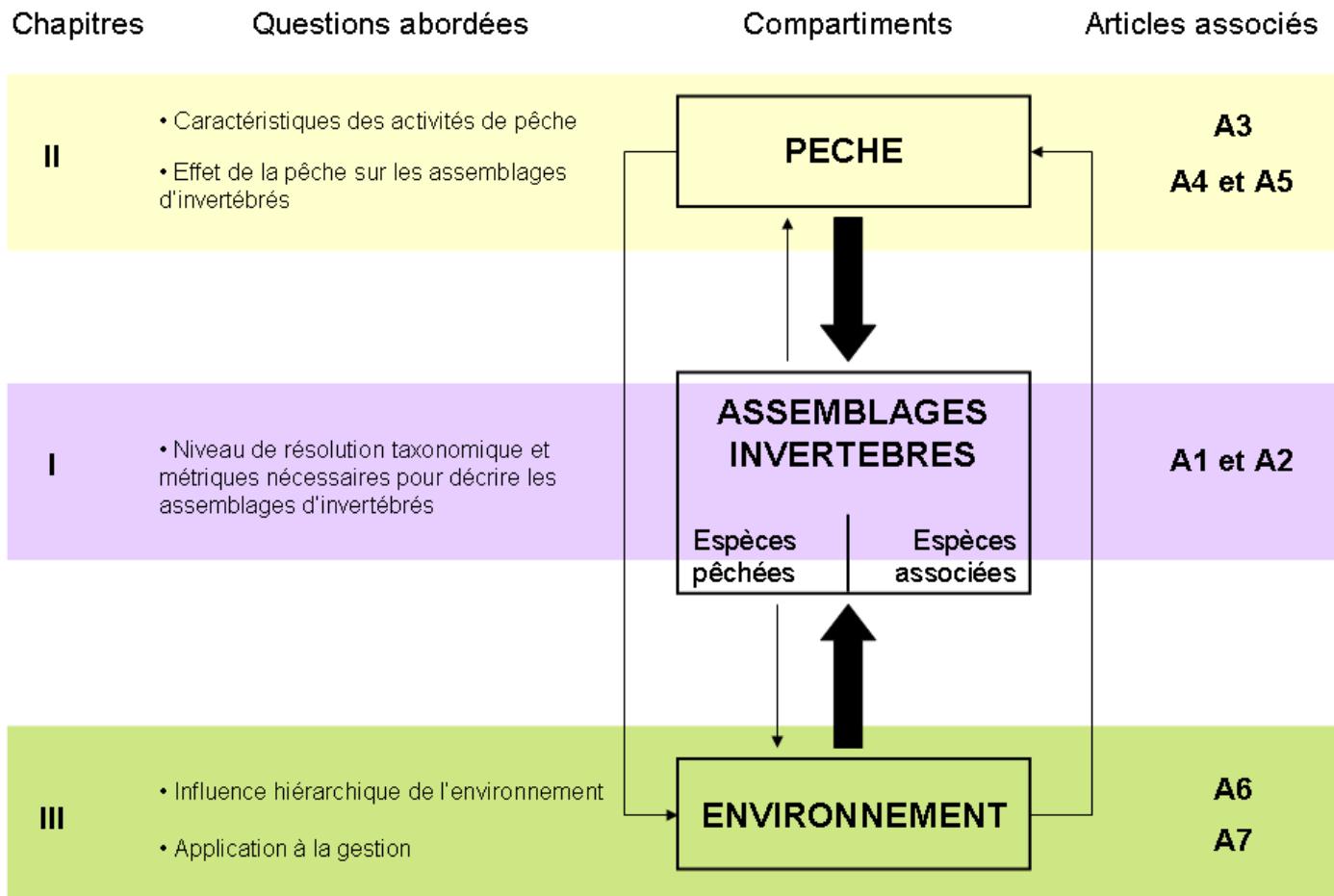


Figure 4 : Schéma synthétique de la problématique de thèse avec les principales questions abordées par chapitre et les articles associés.



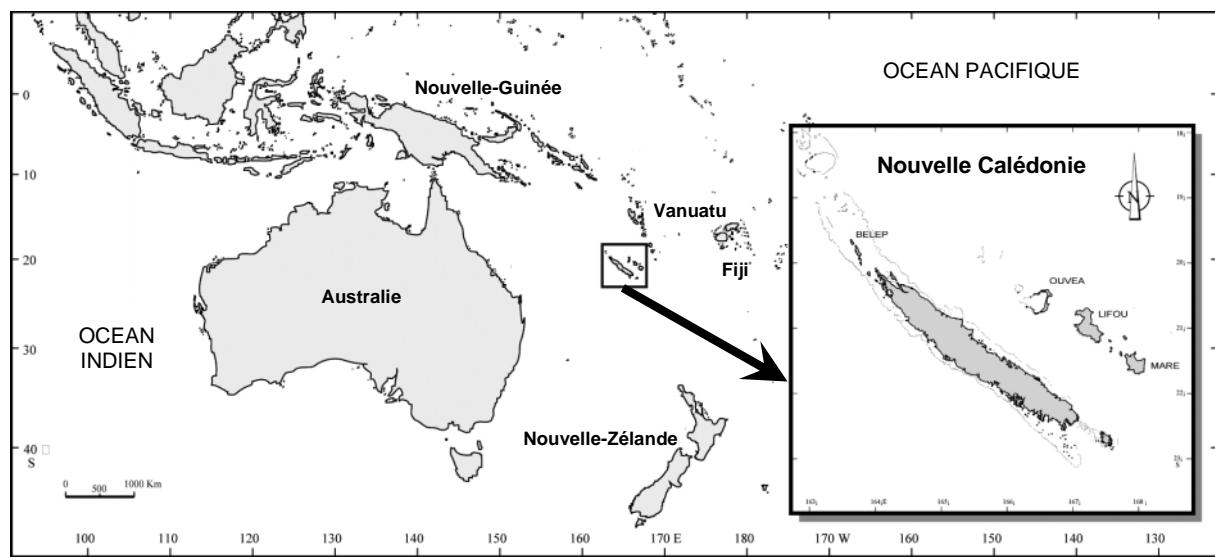


Figure 5 : Situation de la Nouvelle-Calédonie dans l'Océan Pacifique.

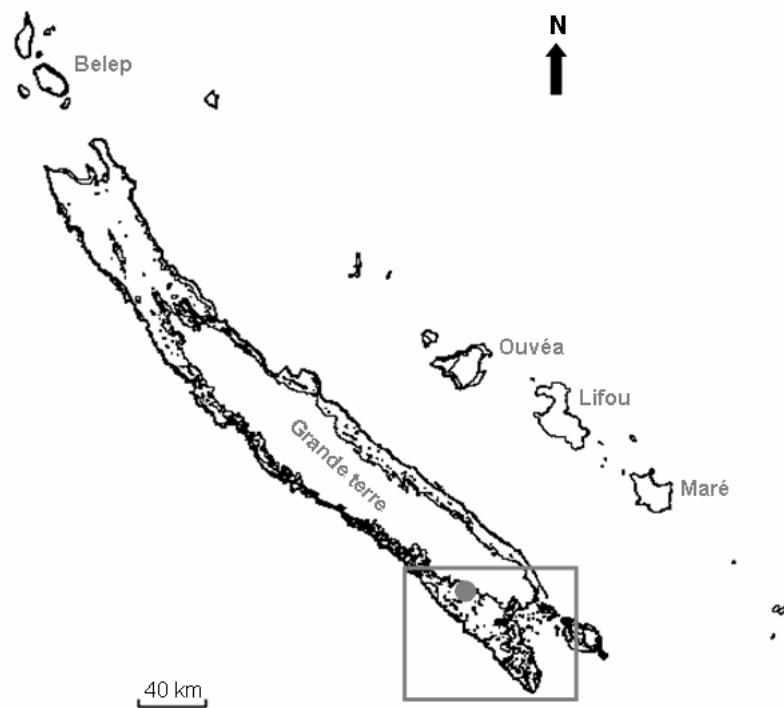


Figure 6 : Situation du lagon sud-ouest (□) et de Nouméa (●) en Nouvelle-Calédonie.

## 5. Contexte local de la thèse

### 5.1. La Nouvelle-Calédonie et le lagon sud-ouest

- Contexte géographique et géomorphologique

La Nouvelle-Calédonie est un ensemble d'îles et d'archipels mélanésiens couvrant 19 100km<sup>2</sup>, qui se situe dans le Pacifique sud, entre les latitudes 19°S et 23°S et les longitudes 163°E et 168°E (Figure 5). Elle se trouve à environ 1 200km à l'est de l'Australie et à 1 500km au nord-est de la Nouvelle-Zélande. L'archipel est constitué d'une île principale (la Grande-Terre), de trois groupes d'îles (Loyautés à l'est, île des Pins au sud et les îles Bélep au nord) et de quelques atolls inhabités (Chevillon 1996). La Grande-Terre est bordée par un récif barrière de 1 600km de long (Richer des Forges 1991, Gabrié 1998), représentant une superficie de 8 000km<sup>2</sup> (Andréfouët et Torres-Pulliza 2004). La distance entre la Grande-Terre et le récif barrière varie entre 1 et 65km. Ce récif délimite un lagon de 23 400km<sup>2</sup> ce qui en fait l'un des plus grands lagons du monde. Sa profondeur est variable et peut atteindre 40m en certains endroits (Testau et Conand 1983). Il est divisé en quatre ensembles ; le lagon nord-est, le lagon de la côte est, le lagon de la côte ouest et celui du sud-ouest (Figure 6). Ce dernier s'étend de Téremba au nord jusqu'à l'île des Pins au sud, avec une surface d'environ 5 554km<sup>2</sup> (Richer de Forges 1991). Sa profondeur moyenne oscille entre 15 et 20m (Douillet 1998). Les fonds du lagon sont recouverts à 95% de substrats meubles, les 5% restants étant recouverts de substrats durs (structures coralliniennes) (Chardy et al. 1988). Le littoral du lagon sud-ouest est découpé par de larges baies et de nombreuses presqu'îles (Figure 6). Plusieurs unités récifales se succèdent le long du gradient côte-large : le récif frangeant, les récifs intermédiaires (formations coralliniennes intra-lagonaires, comprenant les platiers d'îlots) et le récif barrière.

- Caractéristiques climatologiques et hydrographiques

La Nouvelle-Calédonie est située au nord du Tropique du Capricorne, elle bénéficie par conséquent d'un climat tempéré qualifié de tropical océanique. Il existe deux saisons principales : la saison chaude et humide, et la saison fraîche et sèche (ORSTOM 1981, MétéoFrance 2007). La saison chaude et humide s'étend de mi-novembre à mi-avril, et se caractérise par le passage de dépressions tropicales qui évoluent parfois en cyclones tropicaux, qui peuvent affecter le territoire en provoquant de fortes pluies (de l'ordre de 500  $m^3.s^{-1}$  Bujan et al. 2000). Les températures moyennes sont comprises entre 25 et 27°C. La saison fraîche et sèche s'étend de mi-mai à mi-septembre; les températures diminuent et sont les plus basses de l'année (19 à 20°C), la pluviosité est à son minimum ( $5m^3.s^{-1}$ ) et les alizés soufflent en quasi permanence. Ces deux saisons sont séparées par deux saisons transitoires. La première d'entre elles va de mi-avril à mi-mai et la deuxième de mi-septembre à mi-novembre.

Dans cette région du Pacifique sud, le régime de vent est dominé par les alizés d'est, sud-est (110°) (Douillet et al. 2001). Les alizés sont présents tout au long de l'année et se renforcent entre les mois d'octobre et de mars. Un second régime de vent vient de l'ouest et caractérise plutôt la saison hivernale, les dépressions tropicales et les cyclones. Pendant la saison sèche, le régime de vent subit l'influence de l'intrusion d'air polaire et certains coups de vent de secteur ouest peuvent dépasser  $20m.s^{-1}$  pendant un court laps de temps (Rougerie 1986).

Les masses d'eaux côtières sont caractérisées par des conditions méso-trophiques, voire eutrophiques par endroits, tandis que les masses d'eaux lagunaires sont plutôt oligotrophes (Faure et al. 2006). Dans les baies, d'importants apports terrigènes (Tenório et al. 2005) entraînent de fortes concentrations en chlorophylle (Bujan et al. 2000), des biomasses phytoplanctoniques importantes (Pinazo et al. 2004) et des densités élevées de

zooplancton (Champalbert 1993). À l'inverse, les eaux lagonaires, plus éloignées des côtes, sont généralement moins riches en phytoplancton et zooplancton (Champalbert 1993) et plutôt soumises à l'influence océanique (Pinazo et al. 2004).

En Nouvelle-Calédonie la marée est de type semi-diurne à inégalité diurne dont l'amplitude maximale est exceptionnellement de 1,8m, et de périodicité moyenne de 12h25 (Rougerie 1986). Dans le lagon sud-ouest, par vent nul et pression atmosphérique de 1013 hPa, le marnage de vives eaux est de l'ordre de 1,4m (marée basse et marée haute respectivement 0,2 et 1,6m). Il est de 0,3m (1,1 et 0,8m) durant les mortes eaux. L'onde de marée arrive par le sud-est (Jarrige et al. 1975, Douillet 1998) et subit des variations dues à la topographie du lagon et à la pression du vent.

## 5.2. Les études sur les invertébrés benthiques et la pêche à pied en Nouvelle-Calédonie

Les premiers travaux sur les communautés benthiques de Nouvelle-Calédonie remontent aux années 1960-1970 avec les études taxonomiques de Salvat (1964) sur la macrofaune benthique subtidale de la baie de Saint-Vincent, et de Plaziat (1974) sur les mollusques des mangroves. Ensuite Thomassin (1981) et Picard et al. (1981) ont étudié la macrofaune benthique subtidale lagunaire, ainsi que Gout (1991) les peuplements sablo-vaseux sous influence d'apports terrigènes. Par la suite des études qualitatives (Richer de Forges et al. 1987) et quantitatives ont été menées par l'ORSTOM<sup>9</sup> sur les communautés sédimentaires subtidales (Chardy et al. 1988, Cesa 1998, Garrigue et al. 1998, Richer de Forges 1998, Clavier et Garrigue 1999), intertidales (Wantiez 1988, Baron et Clavier 1992, Baron et Clavier 1994) et récifales (Bouchet et al. 2002), ainsi que sur des embranchements particuliers comme les annélides polychètes (Roman et Levie 1999). Des études plus appliquées aux espèces d'intérêt commercial ont concerné le troca *Trochus niloticus* (Bour et al. 1982, Bour 1988), les pectinidés (Buestel et al. 1986, Clavier et Laboute 1987, Balsaux 1988), les holothuries (Conand 1981, 1988), les bivalves d'intérêt commercial (Clavier 1987, Baron et Clavier 1992) et le crabe de palétuviers *Scylla serrata* (Delathière 1990).

Ce travail de recherche a par conséquent débuté dans un contexte général de rareté des données quantitatives sur les **assemblages d'invertébrés intertidaux** en Nouvelle-Calédonie, et ceci aussi bien du point de vue de la taxonomie que de la structure des communautés. Une connaissance approfondie des communautés benthiques en milieu intertidal, facilement accessible à l'homme et à la merci des impacts anthropiques s'avérait par conséquent

---

<sup>9</sup> Office de Recherche Scientifique et Technique de l'Outre Mer, actuellement IRD

nécessaire, et en accord avec les priorités requises par le récent classement du lagon calédonien au patrimoine mondial de l'UNESCO<sup>10</sup>.

La pêche à pied est abondamment pratiquée sur les côtes de Nouvelle-Calédonie. Traditionnellement les mélanésiens ont toujours consommé des invertébrés (Locard 1896, Gifford et Shutter 1956) et aujourd’hui cette pratique est devenue essentiellement récréative autour des centres urbains (Baron et Clavier 1992). Les outils utilisés sont rudimentaires ; il s’agit de harpons, de crocs et même de barre à mine (Loubens 1978). Les espèces d’invertébrés ciblées par la pêche sont nombreuses. Elles appartiennent essentiellement à l’embranchemement des mollusques, des échinodermes et des crustacés (cf. données PROCFish<sup>11</sup> pour ce qui concerne les espèces commerciales). Il existe peu de données sur les quantités d’invertébrés intertidaux ciblés par la pêche à pied, notamment au niveau spécifique. En effet, bien souvent les prises sont identifiées par leur nom vernaculaire, ce qui ne facilite pas les déterminations de capture par espèce.

---

<sup>10</sup> United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization

<sup>11</sup> Le programme PROCFish a été mis en place par le Secrétariat général de la Communauté du Pacifique (SPC) en 2002. Il a pour but d’améliorer la gestion des pêcheries récifales dans les îles du Pacifique en fournissant des données scientifiques de comptages des espèces cibles.

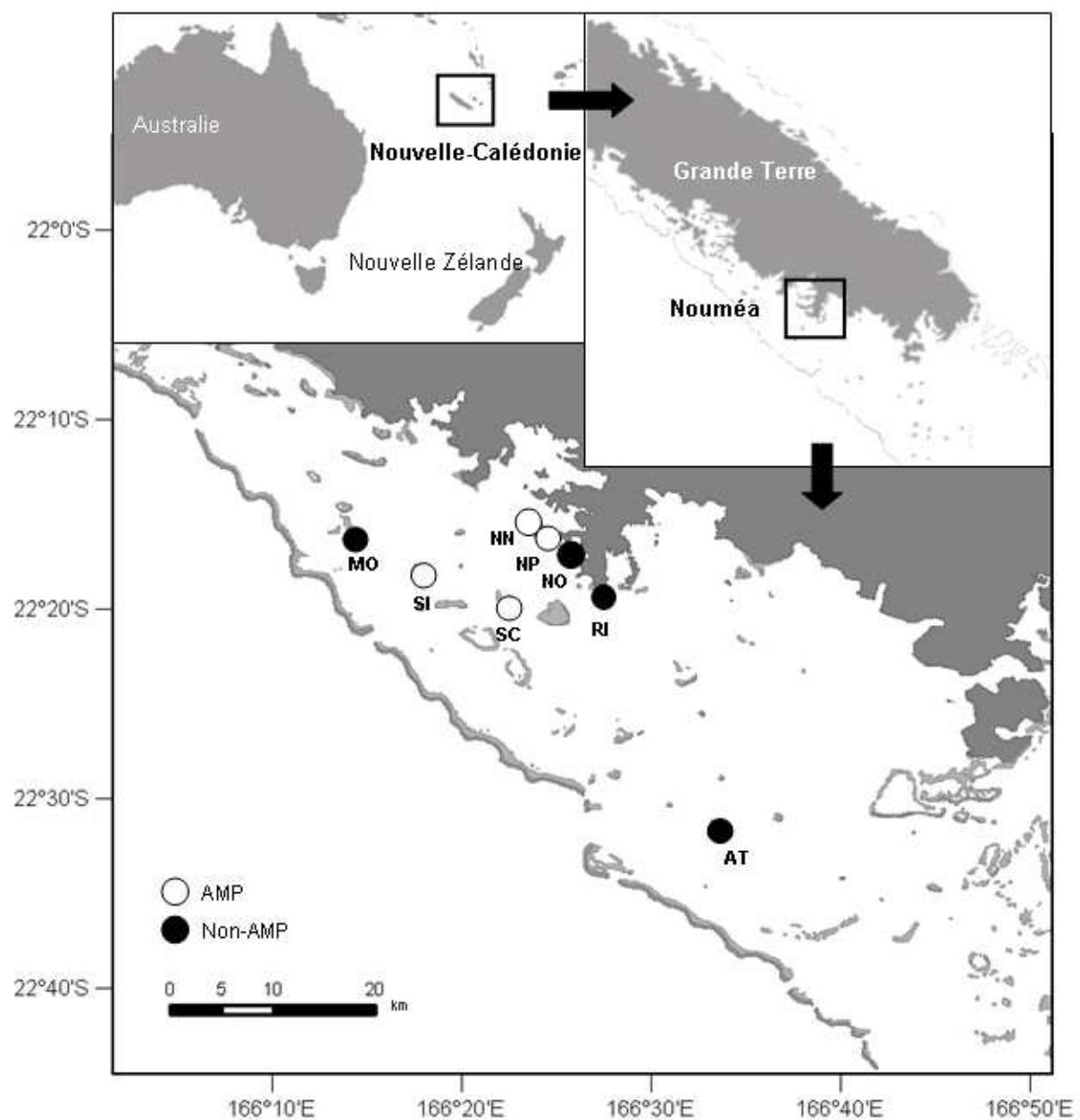


Figure 7: Sites d'échantillonnage situés sur le Grand Nouméa, lagon sud-ouest de Nouvelle Calédonie dans le Pacifique sud. Les Aires Marines Protégées (○) et les zones exploitées (●) sont situées sur la côte ou sur les îlots.

### **5.3. Sites d'étude et stratégie d'échantillonnage**

Toutes les données présentées ont été acquises pendant ce travail de thèse, que ce soit sur les activités de pêche, la caractérisation de l'environnement ou des communautés benthiques.

Pour des raisons essentiellement logistiques (proximité de Nouméa, présence de réserves, facilité des trajets en bateaux, etc.), la majeure partie des sites d'études choisis se situe dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, plus particulièrement sur la zone dite du « Grand Nouméa » (Figure 7). Sur cette zone les platiers intertidaux constituent ~13% de la surface totale (Rougeri 1986). Dans les années 1990, dans un souci de conservation de la biodiversité et de gestion durable des ressources marines, des Aires Marines Protégées (AMP) ont été créées et mises en place principalement dans cette zone où la fréquentation est la plus élevée du fait de la proximité de la capitale.

Les assemblages benthiques, les caractéristiques environnementales ainsi que la pression de pêche, ont été quantifiés sur huit stations principalement (Figure 7, Tableau 5). La stratégie d'échantillonnage se base sur la comparaison de ces éléments entre les sites pêchés et les réserves, ainsi qu'entre habitat « herbier » et « récif » (voir plus bas). Les stations retenues sont les platiers côtiers de Ricaudy (Côte Blanche), de Nouville (une zone pêchée et deux AMP), ainsi que les platiers d'îlots Atire, Mbo (pêchés) et Sèche-Croissant, Signal (AMP).

Tableau 5 : Caractéristiques des stations d'études ; localisation, coordonnées géographiques, surface, distance à Nouméa, statut et habitats associés. AMP : Aire Marine Protégée, non-AMP : zone où la pêche est autorisée.

Station	Localisation	Coordonnées géographiques	Surface (Ha)	Distance à Nouméa (km)	Statut année d'implantation	Habitats
Ricaudy (RI)	Côte	166.45°S; -22.31°E	55.78	4.40	non-AMP	herbiers récifs
Nouville 1 (NO)	Côte	166.41°S; -22.27°E	12.27	6.18	non-AMP	herbiers récifs
Nouville 2 (NP)	Côte	166.39°S; -22.26°E	24.18	29.99	AMP (1998) <sup>12</sup>	herbiers récifs
Nouville 3 (NN)	Côte	166.38°S; -22.25°E	15.43	29.00	AMP (1998) <sup>12</sup>	herbiers récifs
Atire (AT)	Ilot	166.55°S; -22.52°E	31.59	17.46	non-AMP	récifs
Mbo (MO)	Ilot	166.23°S; -22.26°E	48.57	22.18	non-AMP	récifs
Sèche-Croissant (SC)	Ilot	166.37°S; -22.32°E	41.75	23.78	AMP (1994) <sup>13</sup>	récifs
Signal (SI)	Ilot	166.29°S; -22.29°E	5.80	26.62	AMP (1989) <sup>14</sup>	récifs

<sup>12</sup> Les deux stations de Nouville appartiennent à la réserve spéciale marine de la pointe du Kuendu créée en 1998. « Il est interdit de capturer ou de détruire par quelque procédé que ce soit des poissons, crustacés, coquillages et autres animaux marins ainsi que la récolte du corail ». Extrait du Code de l'environnement.

<sup>13</sup> La réserve de Sèche-Croissant est une réserve spéciale de faune créée en 1994. « Il est interdit d'accéder aux parties découvertes, sauf cas de force majeure attachée à la sauvegarde de la vie humaine, et dérogations pour études scientifiques ». Extrait du Code de l'environnement.

<sup>14</sup> La réserve de l'îlot Signal est une réserve spéciale créée en 1989. « Il est interdit de chasser ou de capturer des animaux à terre ou en mer par quelque moyens que ce soit ». Extrait du Code de l'environnement.

Cette étude s'est plus particulièrement intéressée au platier récifal (Figure 8), défini ici comme l'« unité géomorphologique des récifs coralliens qui est la zone d'accroissement des récifs à fleur d'eau » (Hopley 2010). Contrairement à son homologue en milieu tempéré, cette zone a la particularité d'être bio-construite, les coraux constructeurs faisant partie de l'habitat lui-même. Il se situe dans la zone de balancement des marées, et subit des périodes régulières d'exondation et le déferlement des vagues. Il se divise en une partie externe et une partie interne. Il est entrecoupé de chenaux profonds, disposés dans le prolongement des sillons de la pente externe. Le platier interne quant à lui, présente des éléments transversaux bioconstruits, séparés par des couloirs peu profonds et des éléments coralliens dispersés au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la crête récifale (Montaggioni et Faure 1980).

On y distingue différents habitats<sup>15</sup> :

- Les herbiers, caractérisés par la présence majoritaire de phanérogames marines appartenant aux espèces *Cymodocea serrulata* et *Halodule uninervis*, suivie des algues vertes (des genres *Halimeda*, *Ulva*, *Codium*) et brunes (*Padina* sp., *Sargassum* spp., *Turbinaria ornata*) et enfin de sable (~16%). Ce sont des fonds sédimentaires propices au développement d'une faune essentiellement enfouie (endogée) et épigée sur les phanérogames et les algues. La zone « herbier » étudiée se trouve sur la frange médiolittorale en arrière de la zone sableuse (cf. Figure 9).
- Les récifs frangeants, constitués principalement de coraux morts, de blocs ou de débris, d'algues encroûtantes (~13%), de coraux vivants (~4%) et d'éponges (~1%). La zone «récif » quand à elle se situe plus en aval sur l'infralittoral, au niveau de la crête récifale (cf. Figure 9).

---

<sup>15</sup> Ici le terme habitat est utilisé pour définir les ensembles récifs et herbiers.

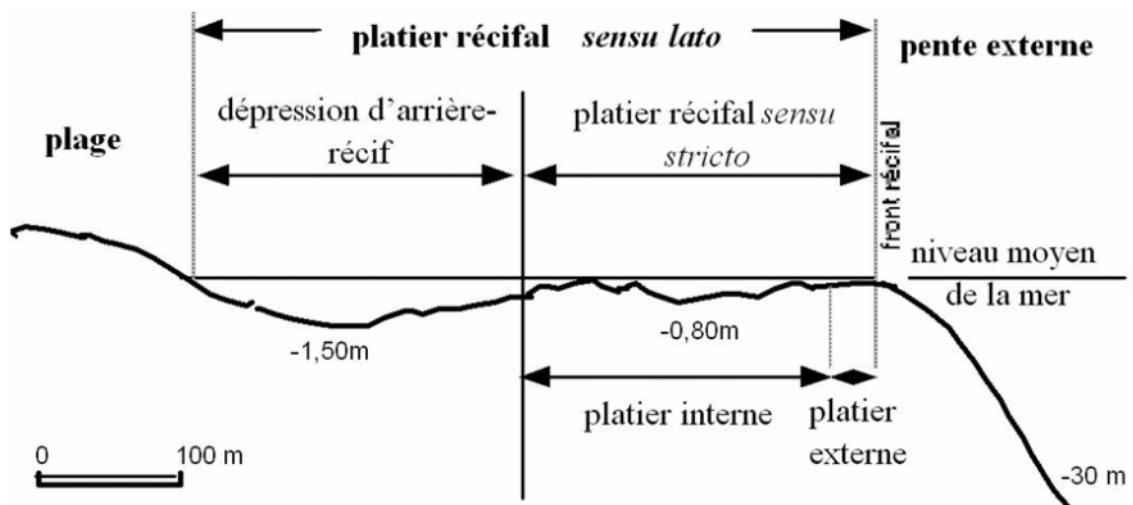


Figure 8 : Ensembles géomorphologiques d'un récif frangeant montrant les différentes parties d'un platier (d'après Naim 2002).

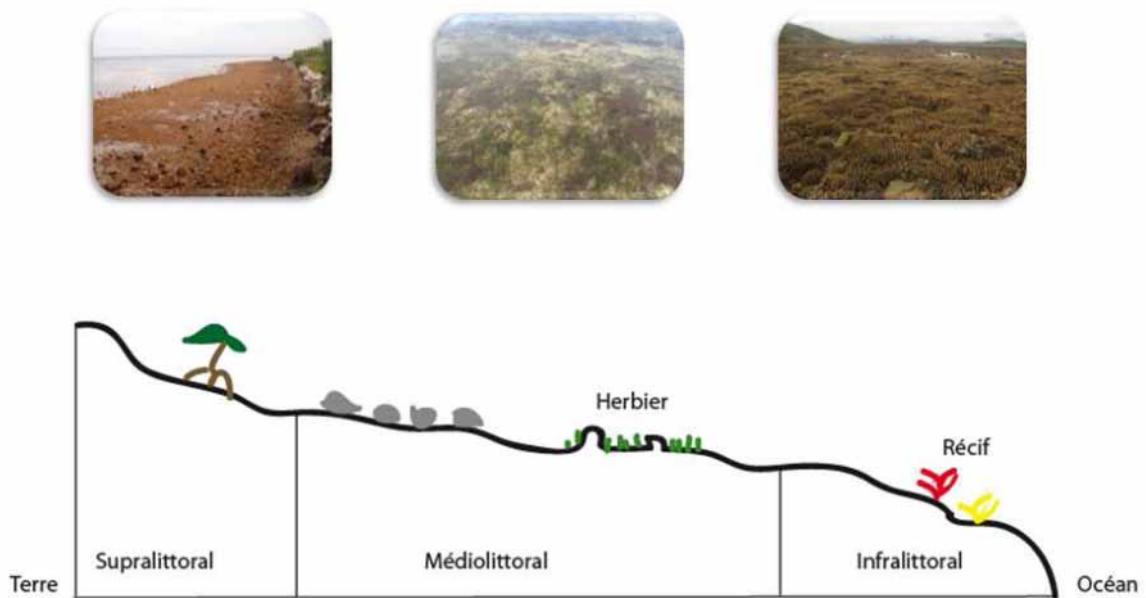


Figure 9 : Succession de l'étagement des platiers tropicaux avec la présence de palétuviers sur l'étage supralittoral, de blocs de rochers et d'herbiers sur le méiolittoral et de complexes récifaux sur l'infralittoral.

#### **5.4. Echantillonnage des assemblages d'invertébrés benthiques**

Les organismes collectés étaient majoritairement de taille égale ou supérieure à 1mm correspondant à la macrofaune ( $>1\text{mm}$ ) et à la mégafaune ( $>2\text{cm}$ ). Cinq prélèvements (répliquats) par saison (été vs. hiver), par année (2008-2009 et 2009-2010), par station et par habitat ont été réalisés sauf pour les stations NN et NP la première saison, soit un total de 70 échantillons pour les fonds meubles, et 150 échantillons pour les fonds durs (Figure 10).

##### Prélèvements sur le terrain

Différentes méthodes ont été utilisées selon l'habitat considéré (Figure 11). Sur les fonds durs (récifaux), l'échantillonnage le long de transect est communément admis pour les invertébrés récifaux (McClanahan et al. 1988, Nanami et al. 2005, Zuschin et al. 2001). Le comptage visuel a été effectué visuel le long de transects déroulables de 20m de long et sur 1m de part et d'autre de celui-ci (cf. Figure 11a). Sur les fonds meubles, le sable et la faune ont été prélevés à l'aide d'un cylindre métallique (carottier) délimitant une surface de  $0,1\text{m}^2$ . Celui-ci est enfoncé dans le sédiment jusqu'à 20cm de profondeur à l'aide de poignées, et de dents qui permettent de couper les phanérogames et de délimiter une surface complète standardisée (cf. Figure 11b). Le sédiment délimité a été prélevé à l'aide d'une pelle ordinaire, puis tamisé sur une maille de 1mm. Ce choix concorde avec les pratiques d'une majorité d'auteurs, même s'il ne permet pas d'appréhender les espèces de très petite taille, ou les stades juvéniles de la macrofaune (Warwick et Clarke 1996).

Les organismes prélevés sont congelés pour analyses ultérieures.

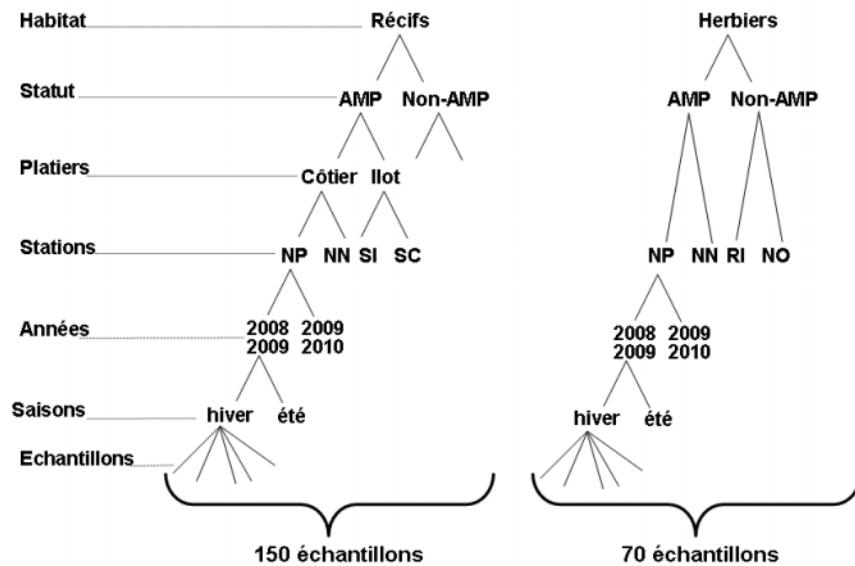


Figure 10 : Stratégie d'échantillonnage des assemblages d'invertébrés benthiques. Pour chaque habitat, deux stations en zone AMP et deux en zone non-AMP ont été échantillonnées, et ce, pendant deux années et deux saisons.

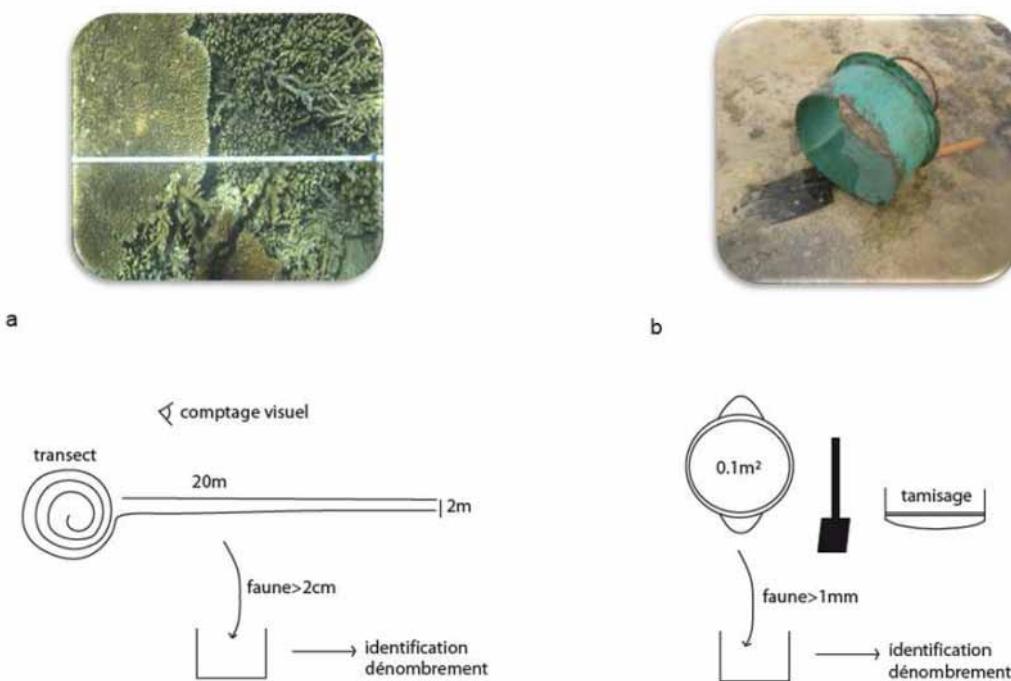


Figure 11 : Schéma de synthèse des méthodes d'échantillonnage des assemblages d'invertébrés benthiques sur les fonds récifaux (a) et à herbiers (b).

### Traitement des échantillons au laboratoire

Les échantillons faunistiques (refus de tamis pour les herbiers, individus bruts pour les récifs) ont fait l'objet d'un tri minutieux individu par individu. Pour la macrofaune sédimentaire les organismes ont été triés et séparés du sédiment et des débris végétaux à l'aide d'une coloration au rose Bengale puis placés dans des piluliers, fixés à l'alcool à 70°. Pour les organismes récifaux les espèces sont directement triées et fixées à l'alcool à 70°.

Le dénombrement des individus (abondance par unité de surface) a été effectué pour chaque prélèvement, c'est-à-dire par station et échantillon temporel. Selon les besoins, les abondances ont été répertoriées soit à 0,1m<sup>2</sup> pour les herbiers et 40m<sup>2</sup> pour les récifs selon l'unité d'échantillonnage, soit à 1m<sup>2</sup> afin d'effectuer des comparaisons avec les données existantes dans la littérature.

L'évaluation des biomasses s'est faite par calcul de poids individuel par espèce et par échantillon. Les individus ont été tout d'abord séchés à l'étuve à 100°C pendant 24h puis pesés ( $P_1$  poids sec) sur une balance précision (à 1.10<sup>-4</sup>g). Ils ont par la suite été calcinés au four à 450°C pendant 5h puis pesés après retour à température ambiante ( $P_2$  poids sec calciné). La différence des deux pesées a permis d'estimer le poids sec sans cendres (PSSC =  $P_1-P_2$ ) exprimé en mg (à 0,01 de précision) pour chaque échantillon.

### Identifications des espèces

Le travail d'identification des espèces constitue un élément fondamental de cette thèse. Cette étape est d'autant plus complexe et importante que lorsque ce travail de recherche a débuté, il n'existant aucune collection, publication de référence, ou de monographie spécifique aux communautés benthiques intertidales de la Nouvelle-Calédonie. Les individus collectés ont été identifiés au plus précis niveau taxonomique possible, dans 90% des cas au niveau de l'espèce (voir Annexe B).

Les déterminations d'espèces ont été réalisées grâce à l'aide de différents intervenants et en utilisant des guides d'identifications différents selon les embranchements concernés :

- Annélides polychètes : J. M. Amouroux (Laboratoire Océanologique de Banyuls, ARAGO). « Faune de l'empire français VIII Annélides Polychètes de Nouvelle-Calédonie et des îles Gambier » de P. Fauvel (1947) ;
- Mollusques : pour les bivalves C. Berthault (MNHN) et R. Von Cossel (MNHN) et pour les gastéropodes G. Richard (MNHN, Université de La Rochelle) et E. Tardy (CPS Nouméa). « Compendium of seashells » de R. T. Abbott et S. P. Dance (1983) et « Coquillages de Nouvelle-Calédonie » de B. Salvat, C. Rives et P. Reversé (2004) ;
- Crustacés : J. Poupin (Institut de Recherche de l'Ecole Navale) et M. Tavares (Museu de Zoologia, Universidad de São Paulo, Brésil). « Guide des crustacés décapodes du Pacifique Sud » de J. Poupin et M. Junker (2010) ;
- Échinodermes : J. L. Menou (IRD) et T. Améziane (MNHN). « Guides des étoiles de mer, oursins et autres échinodermes du lagon de Nouvelle-Calédonie » de A. Guille, P. Laboute et J. L. Menou (1986) ;

Suite à ces identifications une collection de référence a été constituée et répertoriée sur la base de données Lagplon ([www.lagplon.ird.nc](http://www.lagplon.ird.nc)), créée par les plongeurs du Service d'Exécution et des Opérations Hyperbariques (SEOH) du centre IRD de Nouméa. Elle regroupe toutes les données relatives aux observations (comptages, prélèvements, photographies) sous-marines de Nouvelle-Calédonie.





## **CHAPITRE I**

### **Caractérisation des assemblages d'invertébrés benthiques et de l'environnement**





## CHAPITRE I

### Caractérisation des assemblages d'invertébrés benthiques et de l'environnement

Ce chapitre, fondé sur les premières données de comptages faunistiques (campagne de l'hiver 2008 et été 2009) et de l'environnement sur l'ensemble des stations du Grand Nouméa en Nouvelle-Calédonie, avait pour objectif de caractériser d'une part les assemblages d'invertébrés benthiques et d'autre part les variables de l'environnement.

Ce chapitre est composé de deux sous parties. La première, essentiellement descriptive et méthodologique, concerne les assemblages d'invertébrés benthiques ; elle aborde la résolution taxonomique minimale nécessaire pour la description des assemblages étudiés et la mise en évidence des effets de la pêche (article A<sub>1</sub>), ainsi que les variables biologiques adaptées pour répondre aux problématiques de la thèse (article A<sub>2</sub>). La seconde partie traite des habitats récifaux associés et des conditions environnementales rencontrées sur les différentes stations, analysées afin de cerner quelles variables influencent la distribution spatiale des assemblages d'invertébrés benthiques.

Les résultats majeurs obtenus ont montré que la résolution taxonomique et les métriques biologiques pertinentes pour la description des assemblages d'invertébrés benthiques dépendent avant tout de l'habitat récifal considéré (substrats meubles vs. substrats durs). Les conditions environnementales se sont avérées assez contrastées entre les fonds meubles et durs, ainsi qu'entre les platiers d'îlots et côtiers. Ces résultats ont conduit à la sélection de la résolution taxonomique et des métriques adéquates pour la description des assemblages d'invertébrés. Ils ont également permis de choisir les différentes stratégies d'échantillonnage employées dans la suite de ce travail, qui constituent la base des analyses des chapitres II et III.



## I. 1. Niveau de résolution taxonomique nécessaire à la description des assemblages d'invertébrés benthiques

La description d'un assemblage implique une bonne connaissance taxonomique des espèces rencontrées et des attributs biologiques à mesurer. Initialement, peu de données étaient disponibles sur les communautés intertidales des platiers de Nouvelle-Calédonie (cf. Introduction) ; c'est pourquoi l'identification au niveau des espèces représentait une étape obligatoire mais aussi un défi et une charge de travail importante. Partant de cette constatation, et à partir du premier jeu de données faunistiques obtenu, une analyse sur le niveau de résolution taxonomique adéquat pour appréhender les assemblages d'invertébrés a été menée. Il s'agit de l'application du concept de « suffisance taxonomique » (*taxonomic sufficiency*) introduit par Ellis en 1985, et par la suite abondamment appliqué pour des études d'impacts de pollutions environnementales (Somerfield et Clarke 1995). Le principe repose sur l'utilisation préférentielle de niveaux de résolution taxonomique élevés (par exemple la famille au lieu de l'espèce) pour détecter des changements au niveau des communautés, et ce, sans perte majeure de l'information. Ce principe permet notamment de gagner un temps considérable lors du travail d'identification, un gain de temps qui pourrait servir à augmenter le nombre de réplicats spatiaux sur le terrain par exemple. Les nombreuses études sur l'application de cette approche en milieu tempéré, notamment dans le cadre de détection de perturbations (par exemple Warwick 1988, Ferraro et Cole 1990, Gray et al. 1990, Ferraro et Cole 1992, Warwick et Clarke 1993, Ferraro et Cole 1995, Somerfield et Clarke 1995, Karakassis et Hatziyanni 2000) ont montré que le niveau de résolution taxonomique de la famille était suffisant pour décrire les assemblages benthiques et détecter un changement lié à la perturbation étudiée. Cette approche a été appliquée dans le contexte particulier de cette étude, c'est-à-dire l'analyse de la perturbation pêche sur des communautés tropicales.

hautement diversifiées. Les résultats obtenus ont constitué le cœur d'un article (A<sub>1</sub>) : Jimenez H., Dumas P., Bigot L., Amouroux J. M. et Ferraris J. 2010. Taxonomic resolution needed to describe invertebrate assemblages and to detect harvesting effects on coral reef ecosystems.

*Marine Ecology Progress Series* **406**: 211-222.

---

## Article A<sub>1</sub>

### Niveau de résolution taxonomique nécessaire pour décrire les assemblages d'invertébrés et pour détecter un effet pêche dans les écosystèmes coralliens

H. Jimenez, P. Dumas, L. Bigot, J. M. Amouroux, J. Ferraris

Marine Ecology Progress Series 406: 211–222

---

Cet article est une valorisation des résultats obtenus à l'issue d'une campagne d'échantillonnage effectuée en mars 2009 sur l'ensemble des stations. L'objectif était de déterminer le niveau de résolution taxonomique adéquat pour décrire les assemblages d'invertébrés et détecter un effet de la pêche.

#### Résumé

L'identification des espèces requiert du temps et des moyens importants, c'est pourquoi l'approche de la suffisance taxonomique a été développée afin de détecter les réponses des communautés à une perturbation, basée sur l'utilisation de résolution taxonomique élevée sans grande perte d'information. Ce concept a été largement utilisé pour les études de suivi de pollution mais rarement pour d'autres types de perturbation comme l'exploitation anthropique des ressources marines. Cette méthode a été appliquée aux communautés d'invertébrés tropicaux des substrats meubles (herbiers) et durs (coralliens) en Nouvelle-Calédonie, Pacifique sud. L'objectif était de tester si des niveaux de résolution intermédiaires ou élevés (genre, famille, classe ou phylum au lieu de l'espèce) sont de bons descripteurs des modèles de distribution des communautés et des changements associés à la pêche, en comparant des zones exploitées et non exploitées pour les deux habitats. Nous avons agrégé les données au niveau de l'espèce en catégories taxonomiques plus élevées (du genre au phylum) et montré que les matrices à différents niveaux de résolution taxonomique étaient fortement corrélées, particulièrement avec le genre et la famille pour les deux habitats. Les différences entre les stations pêchées et non pêchées dépendent clairement de l'habitat; pour les habitats meubles, les résolutions genre et famille permettent de détecter les changements entre les assemblages exploités et protégés, tandis que pour les habitats durs la séparation entre les zones pêchées et non pêchées est moins claire à des niveaux de résolution taxonomique élevés et nécessite des identifications au niveau de l'espèce. Ces résultats suggèrent que l'approche de la suffisance taxonomique doit être appliquée avec précaution dans des environnements peu connus. Le niveau de la famille est un bon descripteur de la composition des assemblages d'invertébrés tropicaux. La détection des changements dus à la pêche nécessite des résolutions taxonomiques différentes selon l'habitat considéré.

**Mots Clés :** résolution taxonomique, transformation de données, invertébrés tropicaux, effet de la collecte, aires marines protégées.



## Taxonomic resolution needed to describe invertebrate assemblages and to detect harvesting effects on coral reef ecosystems

H. Jimenez<sup>1,\*</sup>, P. Dumas<sup>1</sup>, L. Bigot<sup>2</sup>, J. M. Amouroux<sup>3</sup>, J. Ferraris<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Centre IRD de Noumea, BP A5, 98848 Noumea Cedex, New Caledonia

<sup>2</sup>Laboratoire d'Ecologie Marine, ECOMAR, Université de La Réunion, Avenue René Cassin, BP 7151, 97715 Saint Denis Cedex, Réunion Island, France

<sup>3</sup>Laboratoire d'Océanographie Biologique de Banyuls, UMR 7621, CNRS–Université Paris VI, BP 44, 66651 Banyuls-sur-Mer Cedex, France

<sup>4</sup>Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Université de Perpignan, 52 avenue Paul Alduy, 66860 Perpignan, France

**ABSTRACT:** Due to the cost and time required for species identification, the taxonomic sufficiency approach has been developed in order to detect community response to a disturbance, using high taxonomic level without great loss of information. This concept has been widely applied to pollution monitoring studies but rarely to other forms of perturbations such as anthropogenic exploitation of marine resources. We applied this method both to soft-bottom (seagrasses) and hard-bottom (coralline) tropical invertebrate communities in New Caledonia, South Pacific. The objective was to test whether intermediate or high taxonomic levels (genus, family, class or phylum instead of species) are good descriptors of community patterns and changes in assemblages related to harvesting, by comparing harvested to non-harvested areas for the 2 habitats. We pooled species data into coarser taxonomic categories (from genus to phylum) and showed that matrices at different taxonomic resolutions were highly correlated, particularly for genus and family level for both habitats. Differences between harvested and non-harvested locations appeared to be clearly habitat-dependent; for soft habitats, genus and family resolution allowed the detection of changes between exploited and protected assemblages, while for hard habitats, the separation between harvested and non-harvested areas was less clear at high taxonomic level and required species-level identifications. These results suggest that the taxonomic sufficiency approach could be carefully applied to poorly known environments. Family level is a good descriptor of community composition for tropical reef invertebrates. Detecting changes due to anthropogenic exploitation requires different taxonomic resolutions depending on the considered habitat.

**KEY WORDS:** Taxonomic resolution · Data transformation · Tropical reef invertebrates · Harvesting effect · Marine protected areas

*Resale or republication not permitted without written consent of the publisher.*

### INTRODUCTION

Identifying the species that constitute a community is a general first step in conservation biology. Yet, for marine benthic invertebrates, monitoring plans require time, skills (Ferraro & Cole 1995), and extensive knowledge about the local fauna (Warwick 1988). For

example, in monitoring the effectiveness of marine protected areas (MPAs), several biological indicators based on species richness, densities and biomasses are usually recommended but others are more synthetic and pertinent parameters exist. One of them is the taxonomic sufficiency (TS) approach, developed to improve cost-effectiveness when describing spatial

\*Email: haizea.jimenez@ird.fr

© Inter-Research 2010 · www.int-res.com

patterns (Ellis 1985), in particular for disturbance-related changes in benthic communities (Somerfield & Clarke 1995). This method uses coarser taxonomic levels when performing community comparisons, instead of species level. Several papers have addressed the validity of TS in marine ecosystems (Warwick 1988, Ferraro & Cole 1990, 1992, 1995, Gray et al. 1990, Warwick & Clarke 1993, Somerfield & Clarke 1995, Karakassis & Hatziyanni 2000). As well as a reduced need for taxonomic expertise, expected benefits include the removal of ecological redundancy attributed to the use of multiple species, when loss of information has no significant effect (Gray et al. 1988, Warwick 1988, 1993). Despite its increasing popularity on impact assessment, TS is still controversial (May 1990, Mauret 2000), in particular in the context of a global decline of taxonomic resources and species knowledge (Scheltema 1996, Boero 2001).

Most studies using TS were in marine benthic habitats, including temperate soft-bottom benthic communities such as coastal gravel and sandy beaches (James et al. 1995, Somerfield & Clarke 1995, Vanderklift et al. 1996, Olsgard et al. 1998, Baldo et al. 1999, Rumohr & Karakassis 1999, Dauvin et al. 2003, Gomez-Gesteira et al. 2003, Stark et al. 2003, Thompson et al. 2003, Defeo & Lercari 2004), lagoons (Lardicci & Rossi 1998, Mistri & Rossi 2001, Arvanitidis et al. 2009), estuaries (MacFarlane & Booth 2001, Roach et al. 2001, De Biasi et al. 2003) or deep-sea environments (Narayanaswamy et al. 2003). Hard-bottom systems have also been studied, e.g. rocky shores (Juanes & Canteras 1995, Urkiaga-Alberdi et al. 1999, Pagola-Carte et al. 2002, Terlizzi et al. 2002, Anderson et al. 2005) and other temperate, coastal environments (Chapman 1998, Terlizzi et al. 2003).

These studies usually showed that analyses at higher taxonomic levels (most of the time family instead of species) do not necessarily result in a significant loss of information, and tend to better reflect perturbation gradients than those based on species abundances (Olsgard et al. 1997). This is especially true within pollution-related gradients, where the response of the assemblages is usually more evident at higher taxonomic levels (Warwick 1988, 1993). Yet, the use of coarser taxonomic resolution may not perform as well in different disturbance contexts. To date, only one study specifically investigated the performance of the TS approach on other types of disturbance (e.g. invertebrate exploitation), comparing rocky-shore communities in exploited and protected areas at different taxonomic resolutions (Lasiak 2003). Lasiak (2003) found that even though the data matrices at different taxonomic resolutions were strongly correlated, clear, significant differences between exploited and non-exploited assemblages only occurred at species level. In the latter

case, anthropogenic exploitation changed the assemblages in a different way as it was essentially targeting a single group, the molluscs (Bigalke 1973, Lasiak 1992), therefore, resulting in differences in abundance rather than in species composition (Lasiak 1998).

In addition, the efficiency of TS may also vary depending on the objectives of the study, sampling protocol, statistical design and data transformation. In fact, comparisons of impacted and non-impacted assemblages require decisions about the level of taxonomic resolution to which organisms are identified as well as the transformation of data prior to statistical analysis. The effects of data transformation can be as important as the taxonomic level to which organisms are identified (Clarke & Green 1988, Olsgard et al. 1997, 1998, Legendre & Gallagher 2001, Anderson et al. 2005). In multivariate analyses, the raw data transformation thus determines the aspect of the assemblage that is emphasised and can affect the outcome of analyses, in particular when data are aggregated at higher taxonomic levels (Olsgard et al. 1998, Karakassis & Hatziyanni 2000). When raw (untransformed) data are used, the focus is only on common taxa, while when severe 4th-root transformation is used, as recommended by Field et al. (1982), the focus shifts to all of the species constituting the assemblage (Clarke & Warwick 1994).

In the tropics and coral reef environments, data supporting the TS approach remain scarce and concern changes in soft-bottom macrofauna due to pollution in coastal embayments (Agard et al. 1993), coastal and deep continental shelves (Guzman & Garcia 1996, Guzman-Alvis & Carrasco 2005), estuaries (Torres Mendes et al. 2007) and subtidal environments (Gray 2002). No studies specifically addressed the efficiency of TS on tropical hard- and soft-bottom communities in the context of MPA management.

The main objective of the present study was therefore to assess how decisions about taxonomic resolution and data transformation influence (1) the ability to accurately describe community structure and composition, and (2) the efficiency in detecting differences between exploited and non-exploited tropical invertebrates communities, in contrasted (hard vs. soft) reef environments. It was expected that this pilot study would provide results and recommendations to detect and measure particular anthropogenic perturbation of tropical scarcely known invertebrate assemblages.

## MATERIALS AND METHODS

**Study area.** This study was carried out in New Caledonia, southwest Pacific ( $166^{\circ}$ E,  $22^{\circ}$ S), characterised by a large lagoon covering an area of  $19\,000\text{ km}^2$ , with

numerous patch reefs, islets and fringing reefs. In New Caledonia, coastal and islet reef flats have been subjected to human exploitation for centuries, mainly through traditional reef-top gathering. Fishing pressure increased in the last few decades due to the growing urbanisation around Noumea city (Fig. 1). To conserve biodiversity and to sustainably manage marine resources in the New Caledonian lagoon, MPAs were implemented in the 1990s, mainly located in the southwest lagoon around Noumea. In this zone, intertidal reef flats cover 13% of the area, where invertebrate harvesting (i.e. collecting) activity is essentially non-commercial (Baron & Clavier 1992). Harvesting invertebrates traditionally occurs at low tide when intertidal fauna is accessible. Yet, few quantitative data are available on the spatio-temporal dynamics of har-

vesting activities and their impact on reef benthic communities.

Eight stations were chosen in the southwest lagoon around Noumea (Fig. 1); 4 of them are exploited stations, and the other 4 stations are non-exploited (MPAs). In addition, interviews with harvesters allowed us to estimate the annual harvesting pressure on coastal and islets reef flats (Table 1).

**Habitat characteristics.** Our chosen intertidal stations are subject to semi-diurnal tides (with maximum amplitude of 1.8 m) and oriented in front of a general hydrodynamic flow (from southeast to the northwest current). Two contrasted habitats (i.e. biotopes) were considered: hard-bottom and soft-bottom environments, with different harvested species (H. Jimenez unpubl. data). The description of coral reef habitats

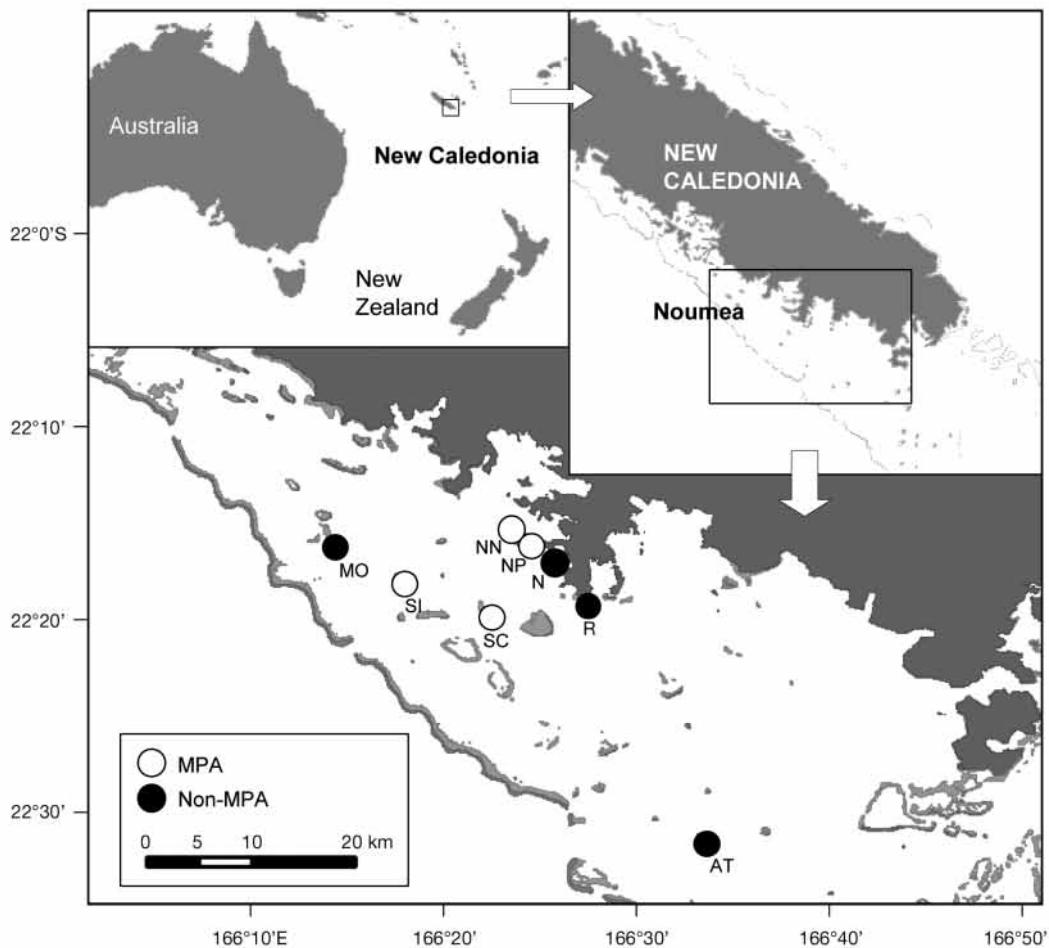


Fig. 1. Study area and sampling stations. Islet reef flats (MO: Mbo, SI: Signal, SC: Sèche-croissant, AT: Atire) present hard-bottom habitats and coastal reef flats (N: Nouville 1, NP: Nouville 2, NN: Nouville 3, R: Ricaudy) soft-bottom habitats. MPA: marine protected area

was assessed by a photographic method allowing quantitative estimation of percentage covers of different benthic categories (see Dumas et al. 2009). The soft-bottom habitat was mainly characterised by the seagrasses *Cymodocea serrulata* and *Halodule uninervis* (~62%), green (genera *Halimeda*, *Ulva*, *Codium*) and brown (*Padina* sp., *Sargassum* spp., *Turbinaria ornata*) algae (~22%) and sand (~16%). The hard-bottom habitat was essentially made up of dead corals, boulders or debris (~82%), encrusting algae (~13%), some live corals (~4%) and sponges (~1%). Benthic assemblages from these habitats were compared between harvested and non-harvested sites (Table 1).

**Faunal sampling.** Field studies were conducted in summer 2009, during 8 successive days in March. Intertidal macrofauna and megafauna assemblages (excluding nematodes, bryozoans, flatworms and nemerteans) were sampled during low tides when invertebrates were the most accessible, in the following 2 ways:

(1) Soft-bottom macrofauna was sampled by sieving sand and seagrasses on 5 randomly placed replicates per station accounting for a total of 20 samples. Grabs of 0.1 m<sup>2</sup> circumference pushed in 30 cm sediment depth were used; sand, seagrasses and associated fauna were removed with a shovel, immediately sieved on a 1 mm round mesh, fixed in 5% formalin and conserved in plastic bags. In the laboratory, all individuals coloured using Rose Bengal were separated from the sediment under a binocular microscope; counting and identification were then performed. All individuals were identified to the lowest possible taxonomic level, which in 85% of cases was species level.

(2) Hard-bottom fauna was sampled by hand along 5 randomly placed belt transects (20 × 2 m); all visible mobile and sessile epibenthic invertebrates (megafauna >1 cm) were collected, and later conserved frozen, in plastic bags. This method allows the sampling of visible and cryptic fauna encountered behind large tabular corals without disturbing the habitat.

Table 1. Sampling stations (see Fig. 1), reef flat typology, status for collecting invertebrates with associated harvesting pressure (H. Jimenez unpubl. data), and reference habitats. MPA: marine protected area

Stn	Reef flat typology	Status (implementation year)	No. of harvests yr <sup>-1</sup>	Habitat
Ricaudy (R)	Coastal	Harvested	1300	Soft-bottom
Nouville 1 (N)	Coastal	Harvested	1300	Soft-bottom
Nouville 2 (NP)	Coastal	MPA (1998)	0	Soft-bottom
Nouville 3 (NN)	Coastal	MPA (1998)	0	Soft-bottom
Atire (AT)	Islet	Harvested	600	Hard-bottom
Mbo (MO)	Islet	Harvested	600	Hard-bottom
Signal (SI)	Islet	MPA (1989)	0	Hard-bottom
Sèche-croissant (SC)	Islet	MPA (1994)	0	Hard-bottom

Then identifications were done in the laboratory under a binocular microscope and individuals were conserved in 70% alcohol. All individuals were identified to the lowest possible taxonomic level, which in 95% of cases was species level.

**Data analysis.** The influence of taxonomic resolution and data transformation on the description of community composition was assessed. From the initial species and stations table, new data matrices were created by aggregating raw data at increasingly higher taxonomic levels (genus, family, class and phylum). The following transformations were applied to each resulting matrix: none, square root, 4th root, log (x + 1) and presence or absence. Consequently, 25 matrices were obtained for each habitat (see Table 2). These data were investigated using multivariate techniques, following 2 different steps. (1) Similarities based on Bray-Curtis coefficients were calculated between the data matrices at different taxonomic levels, using Spearman rank correlations with associated levels of significance (see RELATE procedures from Clarke & Ainsworth 1993). The Rho statistic and the p-value indicate the similarity value and significance respectively of these correlations. (2) Multivariate ordination of MPA versus non-MPA replicates per station based on faunal variables was performed using non-linear multidimensional scaling (MDS) for each taxonomic level and data transformation. The adequacy of the spatial representation was assessed using a stress value considered correct when it is <0.20 (see Clarke & Warwick 1994). A 2-dimensional representation was generated for each habitat (soft vs. hard) from these 25 similarity matrices, using 'second stage' non-linear MDS procedures (see Somerfield & Clarke 1995, Olsgard et al. 1997, 1998).

Next, the ability to detect changes in community structure between harvested versus non-harvested areas was tested with multivariate analysis of similarities (ANOSIM). The R statistic gives the degree of separation of sites and the p-value indicates significance.

All data analyses were performed using PRIMER routines (Clarke & Warwick 1994).

## RESULTS

### Species assemblages

In the 8 sampled stations from the 2 habitats, 6075 individuals belonging to 242 species were recorded. The fauna from soft- and hard-bottom habitats differed markedly, with only 17 common species in both habitats. Due to these clear differences between hard-

and soft-bottom assemblages, the following analyses were done separately.

From the soft habitats, a total of 107 species, belonging to 76 genera, 55 families, 14 classes and 7 phyla were identified (Table 2). Twenty species were harvested, representing 18.7 % of the biodiversity and 18.9 % of the abundances. Molluscs accounted for 34 % of the collected individuals, followed by annelids (23 %), echinoderms (21 %), arthropods (11 %) and other taxa (11 %) (Fig. 2A). The most speciose phylum was the molluscs, with 42 % of the total species, followed by arthropods (21 %) and annelids (20 %). The most frequent species were the ophiurid *Ophiactis savignyi* (Müller and Troschel, 1842), the buried bivalves *Gafrarium tumidum* Röding, 1798 and *Anadara scapha* (Linnaeus 1758), the gastropod *Phasianella variegata* (Lamarck, 1822) and the worm *Bhawania cryptoccephala* (Gravier, 1902). They accounted for 34 % of the total abundance, while 70 % was represented by the top 21 dominant species (Fig. 2A). Among them, only the buried bivalves are commonly harvested

species while the others are usually not targeted by fishers.

From the hard habitats, a total of 152 species belonging to 92 genera, 65 families, 13 classes and 5 phyla were identified (Table 2). Twenty-seven species were harvested, representing 17.7 % of the biodiversity and 21.2 % of the abundances. Molluscs accounted for 54 % of the sampled individuals, arthropods 34 %, echinoderms 9 % and the remaining taxa 3 % (Fig. 2B). The

Table 2. Number of taxonomic units at each level of taxonomic resolution and data matrix (taxonomic units  $\times$  transformations) per habitat

Taxonomic unit	Soft substrata	Hard substrata
Species	107	152
Genus	76	92
Family	55	65
Class	14	13
Phylum	7	5
Data matrix	$5 \times 5 = 25$	$5 \times 5 = 25$

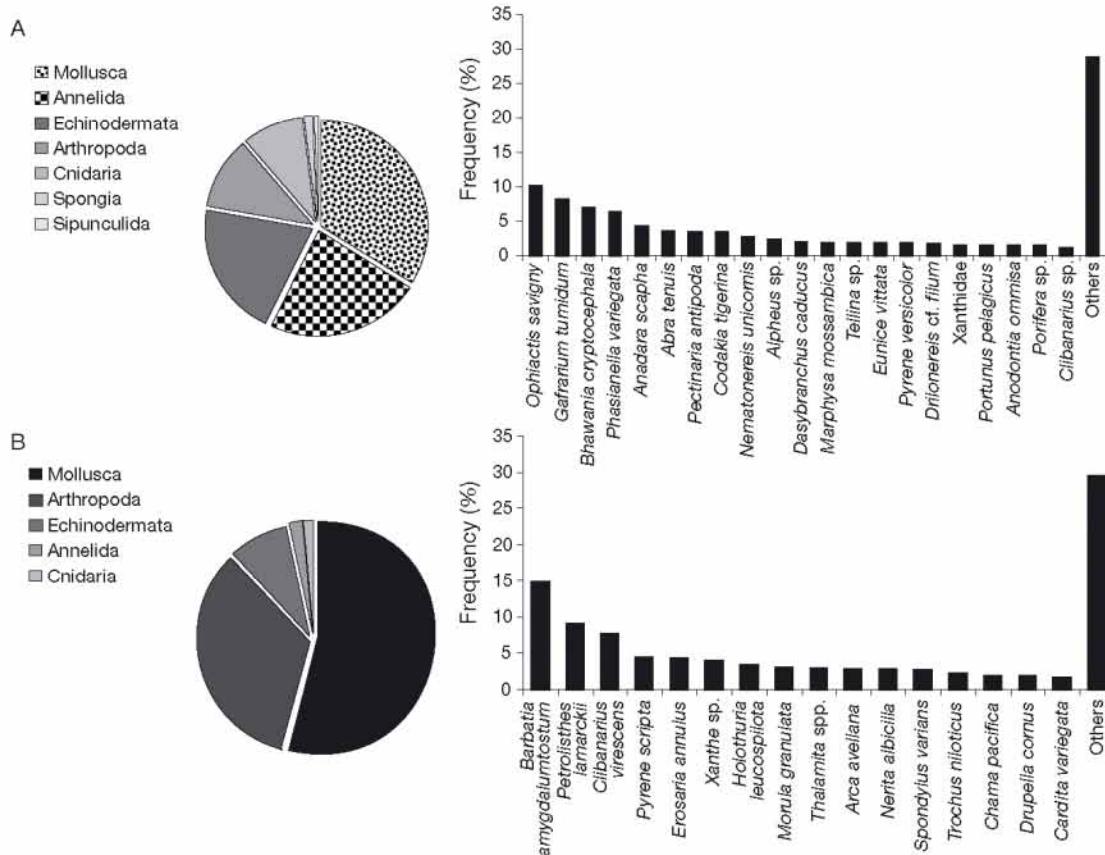


Fig. 2. Contribution (%) of each phylum and species occurrence for (A) soft- and (B) hard-bottom fauna

Table 3. Correlations between pairs (species and all other taxonomic levels) of similarity matrices at different taxonomic resolutions and data transformations for soft- and hard-bottom habitats. Values are Spearman's rho statistic. \* $p < 0.05$ ; \*\* $p \leq 0.01$ ; \*\*\* $p \leq 0.001$

Habitat	Taxonomic level	Transformation				
		None	Square root	4th root	Log ( $x + 1$ )	Presence or absence
Soft	Genus	0.98***	0.97***	0.96***	0.95***	0.94***
	Family	0.95***	0.95***	0.92***	0.91***	0.89***
	Class	0.85***	0.83***	0.80***	0.85***	0.72***
	Phylum	0.79***	0.78***	0.77***	0.75***	0.71***
Hard	Genus	0.98***	0.96***	0.93***	0.92***	0.86***
	Family	0.93***	0.92***	0.91***	0.90***	0.76***
	Class	0.83***	0.80***	0.69**	0.65**	0.45**
	Phylum	0.78***	0.76***	0.65**	0.60**	0.14*

main phylum was the molluscs (56% of species) followed by arthropods (23%) and echinoderms (14%). The most frequent species were the bivalve *Barbatia amygdalumtostum* (Röding, 1798), the spotted half-crab *Petrolisthes lamarckii* (Leach, 1820), the hermit crab *Clibanarius virescens* (Krauss, 1843), and the gastropods *Pyrene scripta* (Lamarck, 1822) and *Erosaria annulus* (Linnaeus, 1758). These 5 non-targeted species accounted for 40% of the total abundances, while 70% was represented by the top 16 dominant species (Fig. 2B). The first targeted species *Trochus niloticus* (Linnaeus, 1767) appears only at the 14th rank.

In both habitats, invertebrate assemblages showed high diversity, and targeted species constituted a minor part of the community.

#### Influence of taxonomic resolution and data transformation

First, the invertebrate assemblage structures were compared at different taxonomic resolutions. The correlation between matrices at species level and higher taxonomic resolution was generally high; Spearman rank correlation ranged from 0.71 to 0.98 in soft-bottom habitats, and from 0.14 to 0.98 in hard-bottom habitats (Table 3). These correlations decreased from genus to phylum, whatever the data transformation and habitat considered. On the whole, Spearman coefficients were highly significant ( $>0.90$ ) for genera and families except for presence-absence data. Correlation scores dropped down below 0.80 for class and phylum levels. The decrease was much stronger for hard-bottom data with increasing severity of data transformation.

The correlation patterns among matrices were visualised through 2nd stage MDS (Fig. 3). A similar pattern was observed for soft- and hard-bottom macrofauna; a horizontal, taxonomic separation could be distinguished on the diagram with species, genus and family levels on the right side while class and phylum

were located on the left. These 2 groups were significantly different in hard-bottom (ANOSIM:  $R = 0.745$ ,  $p = 0.0001$ ) and soft-bottom (ANOSIM:  $R = 0.774$ ,  $p = 0.0001$ ) habitats. In the same way, a vertical succession from raw (on the top) to severely transformed data (on the bottom) was clearly evident, whatever the taxonomic level considered. The same pattern was observed in the 2 habitats, with the exception of phylum taxonomic resolution in soft-bottom substrata. Stress values were correct (0.12 and 0.07 for soft- and hard-bottom habitats respectively) corresponding to a good ordination of taxonomic resolution-data transformations pairs of matrices in a 2-dimensional space.

Next, changes mainly related to the exploitation of invertebrate assemblages were tested by comparing harvested to non-harvested areas at different taxonomic resolutions. Investigating the differences in species composition between assemblages from these areas emphasised much stronger differences in soft-bottom habitats, compared to hard-bottom habitats (ANOSIM; Table 4). Yet in both cases the ability to discriminate between assemblages (harvested vs. non-harvested) decreased with levels of taxonomic aggregation and the severity of data transformation.

In soft habitats, differences between assemblages were significant at all taxonomic levels, except for presence-absence data at class and phylum levels. Significance decreased from species to phylum, along with data transformation (R-statistic values dropping down from 0.52 to 0.05). The corresponding MDS highlighted a clear distinction between harvested to non-harvested stations, with similar patterns at species, genus and family taxonomic levels (cf. Fig. 4). The distinction became less clear for heavily transformed data ([log ( $x + 1$ )] and presence-absence). While non-harvested stations were close to each other, harvested ones constituted 2 separated groups, with Stn R located far from the other stations, highlighting the special feature of Stn R. Stress values ranged from 0.02 to 0.20, with a decrease from species to phylum emphasising lower discrimination at coarser taxonomic levels.

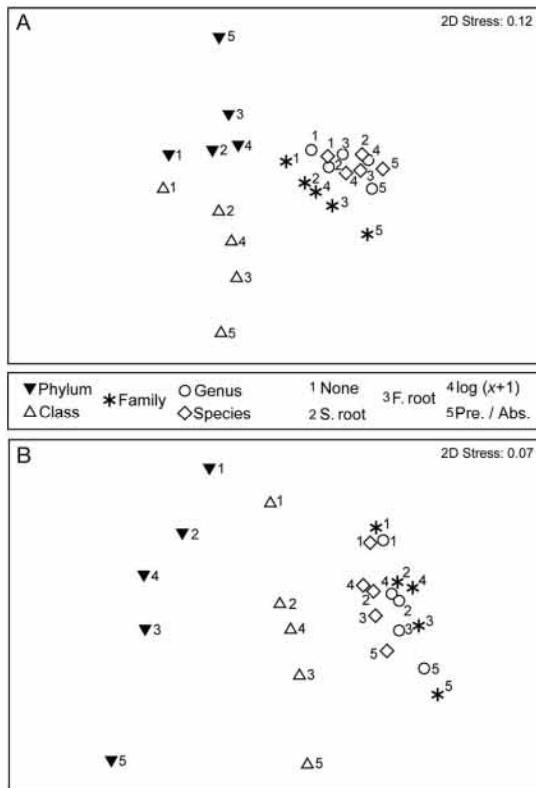


Fig. 3. Second-stage MDS from similarity matrix for all taxonomic resolution and data transformations in (A) soft- and (B) hard-bottom habitats. Each similarity matrix is defined by a symbol for taxonomic resolution and a numerical code for data transformation (1: none, 2: square root, 3: 4th root, 4:  $\log(x+1)$ , 5: presence or absence)

Table 4. Differences between harvested and non-harvested stations at different taxonomic resolution and data transformations for each habitat (soft- and hard-bottom). Values of R-statistic from one-way ANOSIM. \* $p < 0.05$ ; \*\* $p \leq 0.01$ ; \*\*\* $p \leq 0.001$

Habitat	Transformation	Species	Genus	Family	Class	Phylum
Soft	None	0.52***	0.47***	0.45***	0.44**	0.44**
	Square root	0.45***	0.40***	0.41**	0.40**	0.37**
	4th root	0.35**	0.31**	0.29**	0.22*	0.21*
	Log ( $x+1$ )	0.31**	0.27**	0.24**	0.21*	0.20*
	Presence or absence	0.28**	0.22**	0.19*	0.05	0.10
Hard	None	0.26**	0.25**	0.20**	0.17	0.16
	Square root	0.24**	0.23**	0.22**	0.17	0.15
	4th root	0.23**	0.19	0.18	0.16	0.14
	Log ( $x+1$ )	0.22**	0.17	0.16	0.10	0.09
	Presence or absence	0.21**	0.16	0.15	0.09	0.02

In hard habitats, the distinction between harvested and non-harvested areas was significant at species, genus and family taxonomic resolutions for raw or roughly transformed data only. Significance decreased at high taxonomic resolutions, along with data transformation. For heavily transformed data (4th root,  $\log(x+1)$  and presence-absence), differences between assemblages from harvested versus non-harvested sites could thus be discerned only at fine (i.e. species) taxonomic resolution (Fig. 5) with low R-statistic values but still highly significant (cf. Table 4). Compared to soft habitats, MDS plots showed rather fuzzy patterns for harvested versus non-harvested hard-bottom habitats. All stations were generally grouped, with harvested sites exhibiting higher dispersion. Stress values ranged from 0.00 to 0.21 and generally decreased from species to phylum, which enhanced the spatial representation at high taxonomic resolution.

## DISCUSSION

TS is a pragmatic concept in which the accuracy of identification is balanced against the need for information (Ellis 1985). It is of growing concern for impact assessment studies as it strongly increases the cost-effectiveness of fauna identification. The TS theory relies on the use of high taxonomic levels as one of the best proxies of community composition, e.g. to efficiently detect disturbances in community structure, without crucial loss of information. Indeed, according to Warwick (1988), anthropogenic effects modify community composition at a higher taxonomic level than natural disturbances, influencing species replacement more than the proportion of taxa. In fact, as stress increases, the adaptability of first the individual, then the species,

genus, family, class and phylum is exceeded (Ferraro & Cole 1990). Following this observation, most of the studies conducted with temperate macrofauna showed that the family taxonomic level could be considered as a good predictor of community changes in response to anthropogenic disturbance (e.g. Ferraro & Cole 1990, 1995, Olsgard et al. 1998, Olsgard & Somerfield 2000, Roach et al. 2001, Gomez-Gesteira et al. 2003, Thompson et al. 2003, Guzman-Alvis & Carrasco 2005, Terlizzi et al. 2009). Also, this theory is related to the data transformation which defines how different species constituting the community are taken into account.

The present paper is the first attempt to apply the TS approach in the context

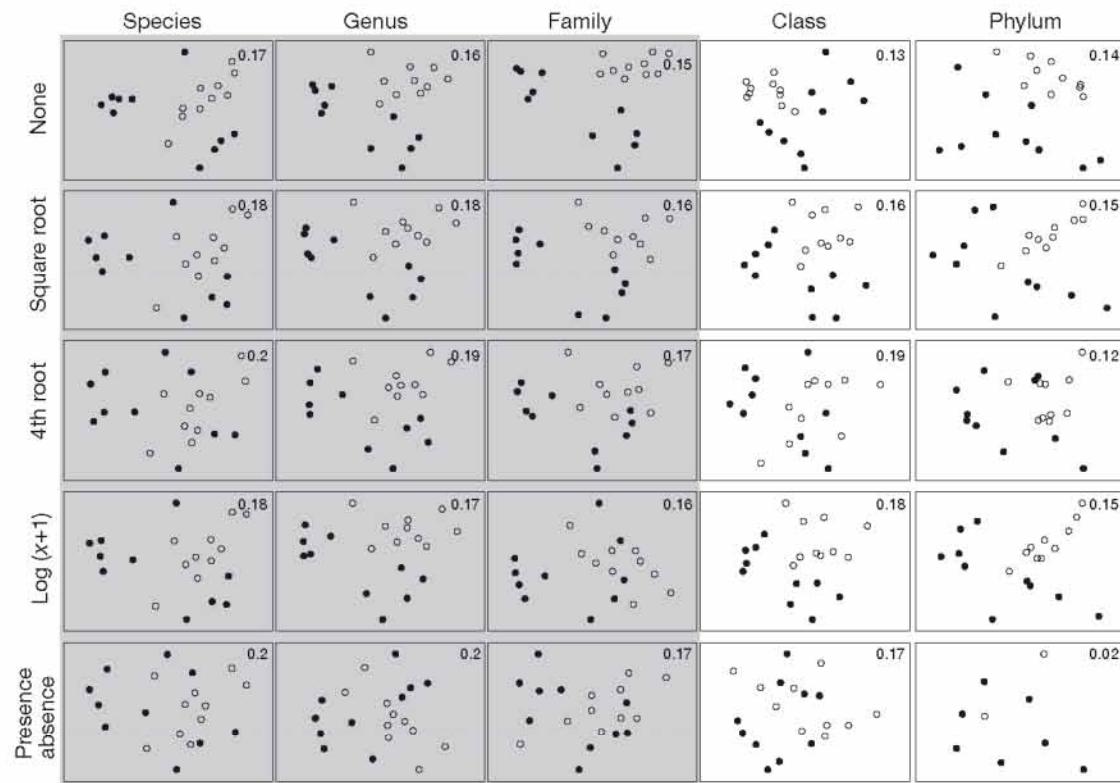


Fig. 4. MDS plots of harvested (●) and non-harvested (○) stations for different taxonomic resolutions and data transformations for soft-bottom habitats. Stress values are given. The boundary of distributions representing significant differences between harvested and non-harvested locations for a given taxonomic resolution and data transformation is matched by the grey area

of tropical marine invertebrates subjected to an anthropogenic perturbation, i.e. the harvesting of reef species. Quantitative data at species level on tropical reef macrofauna remain scarce, especially those that include all communities (i.e. hard- and soft-bottom habitats). In this context, the main goal of the present study was therefore to define the optimal taxonomic resolution and data transformation needed to (1) provide a good description of (local) reef flats benthic communities, and (2) detect changes between harvested and non-harvested invertebrate communities in 2 contrasted (hard vs. soft bottom) poorly known environments. The consequences of using high taxonomic resolution on the description of community and detection of these changes are also discussed.

#### Characterising reef invertebrate assemblages at different taxonomic resolution

The studied reef flat benthic communities were characterised by a higher number of species and individu-

als sampled in hard-bottom habitats than in soft ones, but with higher density and species richness in soft-bottom assemblages. Both habitats were dominated by mollusc species, which represented more than one-third and one-half of total abundance in soft- and hard-bottom habitats, respectively. Harvested species represented almost 20% of the abundances in the community and so ideally, studies addressing the impacts of harvesting on tropical invertebrate communities might therefore encompass the whole assemblage (e.g. using the TS approach to increase cost-effectiveness), rather than focusing on a few pre-selected species. Nevertheless, these 2 habitats were represented by contrasted benthic communities which have only 17 common species, slightly less than 7% of total biodiversity. Taxonomic aggregation could thus be expected to have different effects on hard- and soft-bottom communities.

Considering the description of invertebrate assemblages, we showed that on the whole, taxonomic aggregation had different consequences in the 2 studied habitats: while correlations between the faunal matri-

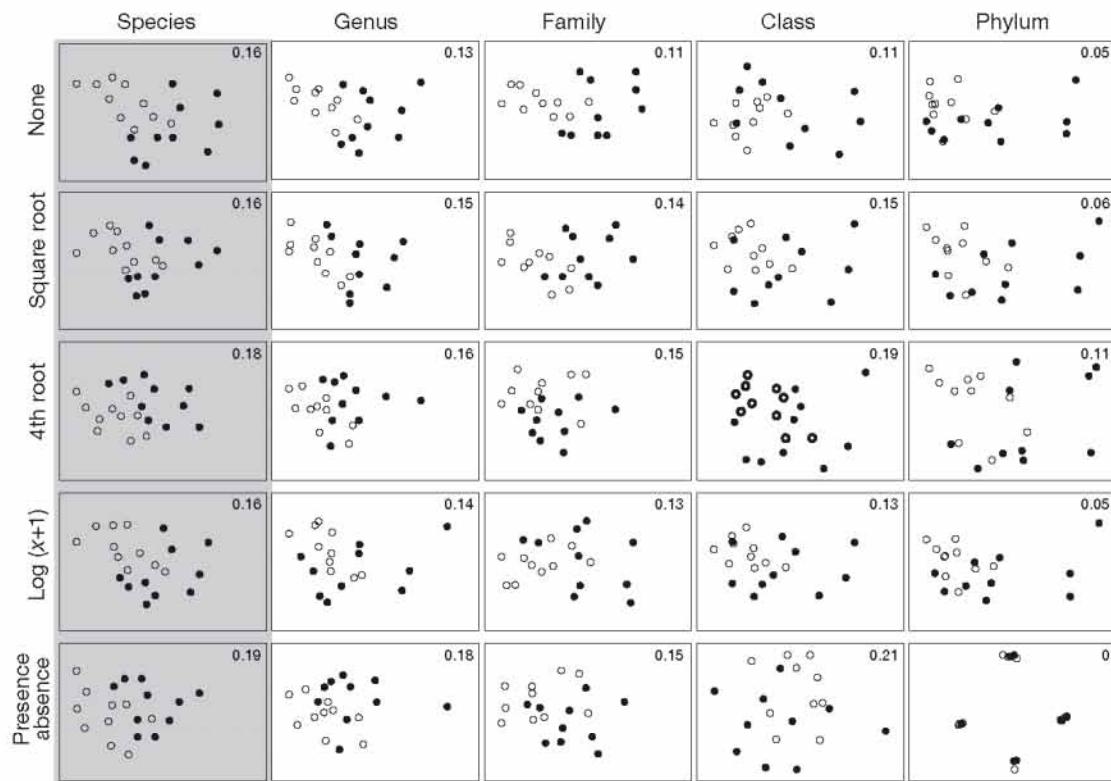


Fig. 5. MDS plots of harvested (●) and non-harvested (○) stations for different taxonomic resolutions and data transformations for hard-bottom habitats. Stress values are given. The boundary of distributions representing significant differences between harvested and non-harvested locations for a given taxonomic resolution and data transformation is matched by the grey area

ces always decreased with higher taxonomic levels and the severity of data transformation, the decrease was generally much stronger for invertebrate assemblages from hard-bottom reef habitats. This is probably due to higher taxon decreases between each taxonomic resolution in hard-bottom habitats than in soft ones. Yet, correlations were always higher than 0.90 at genus and family levels. This is related to the poor number of species per genus and genera per family, which is one of the main requirements for an effective utilisation of the TS approach (Somerfield & Clarke 1995). Thompson et al. (2003) considered that differences became blurred when correlations fell below 0.90 and results from 2nd stage MDS clearly emphasise the separation of species, genus and family matrices from class and phylum; working at family level thus appears to be a relevant surrogate of reef-community composition for the studied area. In both habitats, the practical benefits of working at coarser taxonomic resolutions include enhanced cost-benefits ratios, allowing sampling optimisations through additional replicates, control locations or periods (Thompson et al. 2003). In poorly known,

highly diverse ecosystems such as tropical reef flats, TS may therefore constitute an efficient, pragmatic approach suitable for a variety of studies addressing benthic invertebrates. For a rapid and efficient description of tropical intertidal assemblages when little information is available, family level can give a good picture of spatial patterns. Nevertheless, it should be kept in mind that assemblage knowledge at species level is a first key step before trying to define the optimal taxonomical level for routine monitoring studies (Terlizzi et al. 2003). The TS approach is clearly efficient when species-level baseline studies have already been completed (Olsgard & Somerfield 2000), and should always be cautiously framed within a given context (e.g. study objectives, sampling design).

#### Using TS to detect harvesting-related changes in tropical reef communities

The comparison of benthic communities showed different species composition between harvested and non-

harvested areas. Generally, taxonomic aggregation decreases the ability of ANOSIM to detect disturbance effects, by smoothing differences between impacted and control areas (Somerfield & Clarke 1995, Lardicci & Rossi 1998, Pagola-Carte et al. 2002). In the same way, the present study showed that the MDS stress values usually decreased with lower taxonomic resolution. According to Somerfield & Clarke (1995), this is due to the reduction of heterogeneity among species averaging harvest effects and inter-sample relationships.

Despite these general trends, our results emphasised that differences in assemblage structure of harvested versus non-harvested stations were detected at different levels of taxonomic aggregation. In soft-bottom habitats, stations clearly differed at all taxonomic resolution as a consequence of very poor numbers of species per genus and of genera per family and to the homogeneity of invertebrate assemblages. Differences decreased with the severity of data transformations but were maintained from species to phylum. Combining taxonomic resolution, data transformation and correlations between matrices, we showed that family level in all data transformations gave good results for detecting differences between harvested and non-harvested assemblages in soft-bottom habitats.

In contrast, the separation between harvested and non-harvested areas was less clear in hard-bottom habitats. In the latter case, the effects of data transformation were higher than those of taxonomic resolution, consistent with Olsgard et al. (1997, 1998) and Anderson et al. (2005). While data transformation shifts the emphasis from common taxa to the entire community, it has major consequences for assemblages where most species are relatively rare (as in the present study). In this case, Field et al. (1982) suggest to use 4th root transformed data, which is equivalent to reducing abundance to a scale of 0 = absent, 1 = 1 individual, 2 = a few individuals, 3 = several individuals, 4 = abundant and  $\geq 5$  = very abundant (Clarke & Warwick 1994). Indeed in the present study, using transformed (including 4th root transformed) rather than raw data yielded lower discrimination between group samples. Differences between harvested and non-harvested assemblages probably due to harvesting effects were hardly detectable at aggregation levels higher than species, suggesting that for specific habitats (i.e. hard-bottom in the present study), family level does not perform well as a species surrogate (Bowman & Bailey 1997, Narayanaswamy et al. 2003). This can be linked to the poor density and species richness of hard-bottom assemblages which constrain the detection of differences between sites to the lowest (i.e. species) taxonomic resolution. Working at a higher taxonomic level in this case can blur the evidence of changes related to the exploitation disturbance.

To conclude, the present study gives some recommendations about the characterisation of poorly known tropical invertebrate assemblages in the context of marine resources management. The family level seems to be a good descriptor of invertebrate community composition for tropical reef (hard- and soft-bottom) environments when assemblages are already known. Nevertheless, changes related to anthropogenic exploitation were only clearly evident at species level for hard-bottom communities. While these results emphasise that harvesting impacts were clearly habitat-dependent, more work is still required in a wider array of environmental contexts to derive general recommendations for tropical, macrobenthic invertebrates. Now that this initial methodological step is achieved, expanding the spatial and temporal coverage of the present study will allow us to address the ecological implications of the observed alterations in invertebrate assemblages caused by harvesting activities.

**Acknowledgements.** We extend our gratitude to G. Chapman for helpful comments about sampling design. We are grateful to J. Baly and C. Peignon who assisted us in the field. We thank M. Tavares, J. Poupin, E. Tardy, C. Berthault and R. Von Cosel for the contributed help in identification of the species. C. Labrune is acknowledged for helpful comments and suggestions about the manuscript. We also thank the reviewers, whose comments greatly improved the manuscript. This research was supported by the CRISP, PAMPA and GAIUS programmes and by a PhD grant from Eusko Jaurlaritza/Gobierno Vasco.

#### LITERATURE CITED

- Agard JBR, Gobin J, Warwick RM (1993) Analysis of marine macrobenthic community structure in relation to pollution, natural oil seepage and seasonal disturbance in a tropical environment (Trinidad, West Indies). *Mar Ecol Prog Ser* 92:233–243
- Anderson MJ, Connell SD, Gillanders BM, Diebel CE, Blom WM, Saunders JE, Landers TJ (2005) Relationships between taxonomic resolution and spatial scales of multivariate variation. *J Anim Ecol* 74:636–646
- Arvanitidis C, Somerfield J, Chatzigeorgiou G, Reizopoulou S, Kevrekidis T, Eleftheriou A (2009) Do multivariate analyses incorporating changes in pattern across taxonomic levels reveal anthropogenic stress in Mediterranean lagoons? *J Exp Mar Biol Ecol* 369:100–109
- Baldo F, Garcia-Martin SF, Drake P, Arias AM (1999) Discrimination between disturbed coastal ecosystems by using macrobenthos at different taxonomic levels. *Bol Inst Esp Oceanogr* 15:489–493
- Baron J, Clavier J (1992) Estimation of soft-bottom intertidal bivalve stocks on the south-west of New Caledonia. *Aquat Living Resour* 5:99–105
- Bigalke EH (1973) The exploitation of shellfish by coastal tribesmen of the Transkei. *Ann Cape Prov Mus* 9:159–175
- Boero F (2001) Light after dark: the partnership for enhancing expertise in taxonomy. *Trends Ecol Evol* 16:266
- Bowman MF, Bailey RC (1997) Does taxonomic resolution affect the multivariate description of the structure of fresh-

- water benthic macroinvertebrate communities? *Can J Fish Aquat Sci* 54:1802–1807
- ▶ Chapman MG (1998) Relationships between spatial patterns of benthic assemblages in a mangrove forest using different levels of taxonomic resolution. *Mar Ecol Prog Ser* 162: 71–78
  - ▶ Clarke KR, Ainsworth M (1993) A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar Ecol Prog Ser* 92:205–219
  - ▶ Clarke KR, Green RH (1988) Statistical design and analysis for a biological effects study. *Mar Ecol Prog Ser* 46: 213–226
  - Clarke KR, Warwick RM (1994) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and the interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth
  - ▶ Dauvin JC, Gomes-Gesteira JL, Salvande-Fraga M (2003) Taxonomic sufficiency: an overview of its use in the monitoring of sublittoral benthic communities after oil spills. *Mar Pollut Bull* 46:552–555
  - ▶ De Biasi AM, Bianchi CN, Morri C (2003) Analysis of macrobenthic communities at different taxonomic levels: an example from an estuarine environment in the Ligurian Sea (NW Mediterranean). *Estuar Coast Shelf Sci* 58: 99–106
  - ▶ Defeo O, Lercari D (2004) Testing taxonomic resolution levels for ecological monitoring in sandy beach macrobenthic communities. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 14: 65–74
  - Dumas P, Bertaud A, Peignon C, Léopold M, Pelletier D (2009) A 'quick and clean' photographic method for the description of coral reef habitats. *J Exp Mar Biol Ecol* 368:161–168
  - ▶ Ellis D (1985) Taxonomic sufficiency in pollution assessment. *Mar Pollut Bull* 16:459
  - ▶ Ferraro SP, Cole FA (1990) Taxonomic level and sample size sufficient for assessing pollution impacts on the Southern California Bight macrobenthos. *Mar Ecol Prog Ser* 67: 251–262
  - ▶ Ferraro SP, Cole FA (1992) Taxonomic level sufficient for assessing a moderate impact on macrobenthic communities in Puget Sound, Washington, USA. *Can J Fish Aquat Sci* 49:1184–1188
  - Ferraro SP, Cole FA (1995) Taxonomic level sufficient for assessing pollution impacts on the Southern California Bight macrobenthos—revisited. *Environ Toxicol Chem* 14:1031–1040
  - ▶ Field JG, Clarke KR, Warwick RM (1982) A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar Ecol Prog Ser* 8:37–52
  - ▶ Gomez-Gesteira JL, Dauvin JC, Salvande-Fraga M (2003) Taxonomic level for assessing oil spill effects on soft-bottom sublittoral benthic communities. *Mar Pollut Bull* 46: 562–572
  - ▶ Gray JS (2002) Species richness of marine soft sediments. *Mar Ecol Prog Ser* 244:285–297
  - ▶ Gray JS, Aschan M, Carr MR, Clarke KR and others (1988) Analysis of community attributes of the benthic macrofauna of Frierfjord/Langesundfjord and in a mesocosm experiment. *Mar Ecol Prog Ser* 46:151–165
  - ▶ Gray JS, Clarke KR, Warwick RM, Hobbs G (1990) Detection of initial effects of pollution on marine benthos: an example from the Ekofisk and Eldfisk oilfields, North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 66:285–299
  - Guzman A, Garcia CB (1996) Taxonomic aggregation and the detection of patterns in a tropical marine benthos data set. *Rev Biol Trop* 44(2B):907–910
  - ▶ Guzman-Alvis AI, Carrasco F (2005) Taxonomic aggregation and redundancy in a tropical macrofaunal assemblage of the southern Caribbean in the detection of temporal patterns. *Sci Mar* 69:133–141
  - ▶ James RJ, Smith MPL, Fairweather PG (1995) Sieve mesh size and taxonomic resolution needed to describe natural spatial variation of marine macrofauna. *Mar Ecol Prog Ser* 118:187–198
  - ▶ Juanes JA, Canteras JC (1995) Monitoring of sewage outfalls in northern Spain: preliminary studies of benthic communities. *Water Sci Technol* 32:289–295
  - ▶ Karakassis I, Hatziyanni E (2000) Benthic disturbance due to fish farming analyzed under different levels of taxonomic resolution. *Mar Ecol Prog Ser* 203:247–253
  - ▶ Lardicci C, Rossi F (1998) Detection of stress on macrozoobenthos: evaluation of some methods in a coastal Mediterranean lagoon. *Mar Environ Res* 45:367–386
  - Lasiak TA (1992) Contemporary shellfish gathering practices of indigenous coastal people in Transkei: implications for the interpretation of the archaeological record. *S Afr J Ethnol* 68:19–28
  - ▶ Lasiak TA (1998) Multivariate comparisons of rocky infratidal macrofaunal assemblages from replicate exploited and non-exploited localities on the Transkei coast of South Africa. *Mar Ecol Prog Ser* 167:15–23
  - ▶ Lasiak T (2003) Influence of taxonomic resolution, biological attributes and data transformations on multivariate comparisons of rocky macrofaunal assemblages. *Mar Ecol Prog Ser* 250:29–34
  - ▶ Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271–280
  - ▶ MacFarlane GR, Booth DJ (2001) Estuarine macrobenthic community structure in the Hawkesbury River, Australia: relationships with sediment physicochemical and anthropogenic parameters. *Environ Monit Assess* 72:51–78
  - ▶ Maurer D (2000) The dark side of taxonomic sufficiency (TS). *Mar Pollut Bull* 40:98–101
  - ▶ May RM (1990) Taxonomy as destiny. *Nature* 347:129–130
  - Mistri M, Rossi R (2001) Taxonomic sufficiency in lagoonal ecosystems. *J Mar Biol Assoc UK* 81:339–340
  - ▶ Narayanaswamy BE, Nickell TD, Gage JD (2003) Appropriate levels of taxonomic discrimination in deep-sea studies: species vs family. *Mar Ecol Prog Ser* 257:59–68
  - ▶ Olsgard F, Somerfield PJ (2000) Surrogates in marine benthic investigations: Which taxonomic unit to target? *J Aquat Ecosyst Stress Recovery* 7:25–42
  - ▶ Olsgard F, Somerfield PJ, Carr MR (1997) Relationships between taxonomic resolution and data transformations in analyses of macrobenthic community along an established pollution gradient. *Mar Ecol Prog Ser* 149:173–181
  - ▶ Olsgard F, Somerfield PJ, Carr MR (1998) Relationships between taxonomic resolution, macrobenthic community patterns and disturbance. *Mar Ecol Prog Ser* 172:25–36
  - ▶ Pagola-Carte S, Urkiaga-Alberdi J, Bustamante M, Saiz-Salinas JI (2002) Concordance degrees in macrozoobenthic monitoring programmes using different sampling methods and taxonomic resolution levels. *Mar Pollut Bull* 44:63–70
  - ▶ Roach AC, Jones AR, Murray A (2001) Using benthic recruitment to assess the significance of contaminated sediments: the influence of taxonomic resolution. *Environ Pollut* 112:131–143
  - ▶ Rumohr H, Karakassis I (1999) Comparison of multivariate patterns: different taxonomic levels in macrofaunal analysis versus sediment profiling imagery (SPI). *Mar Ecol Prog Ser* 190:125–132
  - Scheltema RS (1996) Describing diversity. *Oceanus* 39:16–18
  - ▶ Somerfield PJ, Clarke KR (1995) Taxonomic levels, in marine community studies, revisited. *Mar Ecol Prog Ser* 127: 113–119

- ▶ Stark JS, Riddle MJ, Simpson RD (2003) Human impacts in soft-sediment assemblages at Casey Station, East Antarctica: spatial variation, taxonomic resolution and data transformation. *Austral Ecol* 28:287–304
- ▶ Terlizzi A, Fraschetti S, Guidetti P, Boero F (2002) The effects of sewage discharge on shallow hard substrate sessile assemblages. *Mar Pollut Bull* 44:544–550
- ▶ Terlizzi A, Bevilacqua S, Fraschetti S, Boero F (2003) Taxonomic sufficiency and the increasing insufficiency of taxonomic expertise. *Mar Pollut Bull* 46:556–561
- Terlizzi A, Anderson MJ, Bevilacqua S, Fraschetti S, Włodarska-Kowalcuk M, Ellingsen KE (2009) Beta diversity and taxonomic sufficiency: Do higher-level taxa reflect heterogeneity in species composition? *Divers Distrib* 15:450–458
- ▶ Thompson BW, Riddle MJ, Stark JS (2003) Cost-efficient methods for marine pollution monitoring at Casey Station, East Antarctica: the choice of sieve mesh-size and taxonomic resolution. *Mar Pollut Bull* 46:232–243
- ▶ Torres Mendes CL, Tavares M, Soares-Gomes A (2007) Taxonomic sufficiency for soft-bottom sublittoral mollusks assemblages in a tropical estuary, Guanabara Bay, Southeast Brazil. *Mar Pollut Bull* 54:377–384
- ▶ Urkiaga-Alberdi J, Pagola-Carte S, Saiz-Salinas JI (1999) Reducing effort in the use of benthic bioindicators. *Acta Oecol* 20:489–497
- ▶ Vanderklift MA, Ward TJ, Jacoby CA (1996) Effect of reducing taxonomic resolution on ordinations to detect pollution-induced gradients in macrobenthic infaunal assemblages. *Mar Ecol Prog Ser* 136:137–145
- ▶ Warwick RM (1988) The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. *Mar Pollut Bull* 19:259–268
- ▶ Warwick RM (1993) Environmental impact studies on marine communities: pragmatical considerations. *Aust J Ecol* 18:63–80
- ▶ Warwick RM, Clarke KR (1993) Increased variability as a symptom of stress in marine communities. *J Exp Mar Biol Ecol* 172:215–226

*Editorial responsibility:* Jake Rice,  
Ottawa, Canada

*Submitted:* September 2, 2009; *Accepted:* January 29, 2010  
*Proofs received from author(s):* April 30, 2010

## I. 2. Métriques adaptées à la description des assemblages d'invertébrés benthiques

Par la suite, s'est posée la question des différentes métriques biologiques mesurées pour décrire les assemblages et mettre en évidence un éventuel effet de la pêche. Celles-ci sont nombreuses et variées, focalisant sur la structure ou sur le fonctionnement des communautés. Ainsi, les effets de la pêche peuvent être **directs**, affectant en premier lieu les caractéristiques des espèces exploitées ou **indirects**, influençant la structure et le fonctionnement de l'ensemble de la communauté (Underwood 1991) et/ou leur environnement. Les études précédentes sur la détection d'un effet de la pêche à pied ont majoritairement utilisé des métriques structurales basiques telles que l'abondance, la diversité, le nombre de taxons ou la longueur des individus exploités (par exemple Branch 1975, Moreno et al. 1984, Castilla et Duran 1985, Siegfried et al. 1985, Hockey et Bosman 1986, Oliva et Castilla 1986, Hockey 1987, Ortega 1987, Duran et Castilla 1989; McClanahan 1989, Wynberg et Branch 1994, Fernandez et Castilla 1997, Dye 1998). En revanche, les métriques plus complexes basées sur la composition, les relations ou les fonctions des espèces au sein des assemblages restent à ce jour encore peu employées (Castilla et Paine 1987, Hockey et al. 1988, Chapman 1998). Dans ce contexte, cette étude avait pour objectif de combiner ces deux types de métriques afin de déterminer lesquelles étaient les mieux adaptées à la description des assemblages et la mise en évidence d'un effet pêche. Les résultats associés à ces analyses ont fait l'objet d'un poster présenté au congrès « 44<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium » à Liverpool en septembre 2009 ainsi que d'un article (A<sub>2</sub>) : Jimenez H., Dumas P., Labrune C. et Ferraris J. Detecting harvesting effects on tropical invertebrate assemblages: choosing structural and functional metrics. Soumis à *Marine Biology*.



---

## Article A<sub>2</sub>

### Détection des effets de la pêche à pied sur les assemblages d'invertébrés tropicaux : choix des métriques structurales et fonctionnelles

Jimenez H., Dumas P., Labrune C., Ferraris J.

Soumis à Marine Biology

---

Cet article complète la description des communautés avec le choix des métriques biologiques adaptées, se basant sur les mêmes données que l'article A<sub>1</sub>. L'objectif était de déterminer les métriques structurales et fonctionnelles adéquates pour mettre en évidence un effet pêche.

#### Résumé

Cette étude se propose de tester la capacité de différentes métriques à détecter des changements engendrés par la pêche à pied sur des assemblages tropicaux en comparant des zones perturbées et non perturbées sur deux habitats majeurs (meuble et dur) des platières de Nouvelle-Calédonie, Pacifique sud. Les métriques structurales basiques (densité, indices de diversité) et fonctionnelles (taille des mollusques, composition en espèces) ont été quantifiées en prélevant et tamisant du sédiment sur les fonds meubles et par comptage visuel sur les fonds durs en février et mars 2009. Les résultats ont montré que bien que les changements entre communautés perturbées et non perturbées soient clairement évidents en utilisant les métriques structurales ou fonctionnelles pour les invertébrés des fonds durs, une combinaison de toutes les métriques s'avère nécessaire pour les invertébrés des fonds meubles. La mise en évidence d'un effet pêche demande donc de combiner différentes métriques afin de prendre en compte le fait que les habitats présentent des réponses différentes aux perturbations dues à la pêche.

**Mots Clés :** structure spatiale, fonctionnement de l'écosystème, exploitation, invertébrés tropicaux, ressources, aires marines protégées.



## **Detecting harvesting effects on tropical invertebrate assemblages: choosing structural and functional metrics**

Jimenez H., Dumas P., C. Labrune and Ferraris J

### **ABSTRACT**

This study aims to test the ability of different metrics to detect changes related to harvesting on tropical assemblages comparing disturbed and non-disturbed areas on two (soft vs. hard-bottom) main habitats in New Caledonian reef flats, South Pacific. Basic structural (density, diversity indexes) and functional metrics (mollusc's lengths, species composition) were quantified by sieving sediment on soft-bottoms and by visual accounting on hard-bottom environments during February and March 2009. Results showed that while changes between disturbed and non-disturbed communities were clearly evident using structural or functional metrics for hard-bottom invertebrates, a combination of all metrics was required to for soft-bottom communities. Evidence of harvesting effects only arises through a combination of different metrics taking into account the specificities of studied habitats which present different response to anthropogenic disturbance.

### **KEY WORDS**

Spatial structure, ecosystem functioning, exploitation, resources, marine protected areas.



## INTRODUCTION

Marine resources are confronted to rising anthropogenic pressure due essentially to increasing urbanization and over-exploitation on coastal areas. As a consequence, a widespread decrease of exploited species has been observed linked to a modification of marine ecosystems functioning (Jackson et al. 2001, Pauly et al. 2002). In fact, exploitation can alter the structure of exploited populations as well as the functioning of whole ecosystem (Underwood 1991). The case of invertebrates is especially relevant due to their vulnerability to exploitation; most of the species exhibit a close linkage with their physical environment, in relation with their affinity to the habitat and a reduced mobility (Dumas et al. 2007, Leonardsson et al. 2009). Their vulnerability however depends upon the specific life history traits of the species. Furthermore, invertebrates represent an important resource for local population, particularly on Pacific's islands (e.g. Dalzell et al. 1996, Kinch 2003). Gathering for invertebrates during low tides is a traditional expanded activity found throughout the tropics (Bigalke 1973, McLachlan & Lombard 1981, Lasiak 1993, Dalzell et al. 1996, Kyle et al. 1997, de Boer & Prins 2002). It's an informal and opportunistic occupation essentially directed to largest molluscs, crustaceans, echinoids and holothurians constituting a multispecific exploitation (Adams & Dalzell 1994). Little data is available about the consequences of invertebrate's exploitation in the tropics (except De Boer & Prins 2002) comparing to temperate areas.

The exploitation of intertidal invertebrates can alter the structure of benthic communities (de Boer & Prins 2002) directly or indirectly (Underwood 1991). Reported direct effects on structure were a decrease of abundances, diversity and individuals lengths of target species (e.g. Branch 1975, Moreno et al. 1984, Castilla & Duran 1985, Siegfried et al. 1985, Hockey & Bosman 1986, Oliva & Castilla 1986, Hockey 1987, Ortega 1987, Duran & Castilla 1989; McClanahan 1989, Wynberg & Branch 1994, Fernandez & Castilla 1997, Dye 1998). Indirect

effects on ecosystem functioning deal with changes on assemblage composition by the selection of the most competitive species who exhibit particular life history traits (Castilla & Paine 1987, Hockey et al. 1988, Chapman 1998).

Different metrics can be used to detect harvesting-related changes on invertebrate assemblages. Among them, two kinds can be distinguished; structural metrics concerning a univariate picture (e.g. density, biomass, diversity) of the community, and functional metrics referred to the relation between species constituting the community, i.e. the functioning of ecosystem. Structural metrics concern target as well as non-target species, while functional metrics included all species on the community. Authors usually compared the density and lengths of exploited species on harvested vs. non-harvested areas (see Branch 1975, Moreno et al. 1984, Castilla & Duran 1985, Siegfried et al. 1985, Hockey & Bosman 1986, Oliva & Castilla 1986, Hockey 1987, Ortega 1987, McClanahan 1989, Fernandez & Castilla 1997). Also, some of them studied the decrease of species diversity under exploitation by experimental sampling (e.g. Duran & Castilla 1989, Wynberg & Branch 1994, Dye 1998). Other few authors tested the differences between the assemblage composition in marine protected areas (MPA) and non-MPA areas (Chapman et al. 1995, Lasiak 1998, Airolidi et al. 2005). The effects of harvesting remain poorly documented particularly on tropical soft- (i.e. seagrasses) and hard- (i.e. reefs) bottom environments like in New Caledonia. Yet, the first step to quantify harvesting effects on invertebrate assemblages is to choose the best structural and functional metrics.

The main objective of this study was therefore to assess the optimal use of different metrics to detect changes related to a specific perturbation, i.e. collecting intertidal invertebrates. Specifically, soft and hard-bottom invertebrate communities were compared between non-

MPA vs. MPA areas using different structural and functional metrics in order to give some recommendations for future marine invertebrate resource assessment and management.

## MATERIAL AND METHODS

### Study area and sampling design

This study was carried out in New Caledonia, located in the southwest Pacific by 166° East and 22° South. The lagoon covers an area of 24 000 km<sup>2</sup>, the barrier reef lying between 1 and 65 km, with numerous patch reefs and islets surrounded by well-developed fringing reef flats. Intertidal coastal and islet reef flats cover a large exploitable area especially around Nouméa city town where they account for 13% of the available surface. Marine invertebrates are traditionally harvested since centuries by non-commercial gathering (Gifford & Shutler 1956), and today this activity remains recreational on urbanized areas (Baron & Clavier 1992, Jimenez et al. 2011). Harvesters collect more than 60 species, essentially molluscs, echinoderms and crustaceans during low tides when intertidal fauna is the most accessible. Annual catch was estimated at about 9 tonnes for coastal and islet flats around Nouméa (see Jimenez et al. 2011). In 90's in order to preserve biodiversity and protect exploited species of New Caledonian marine resources, MPAs were implemented around urbanized areas (cf. Table 1).

Eight stations were chosen in the south-west lagoon around Nouméa (Figure 1, Table 1); four coastal reef flats (soft-bottom) and four islets reef flats (hard-bottom). Soft-bottom habitats were mainly characterized by sand covered with seagrass and algae while hard-bottoms were made up of dead corals with boulders and debris with sparse live corals plus patches of encrusting algae (see Jimenez et al. 2010 for details). Harvested species differ on two habitats (Jimenez et al. unpublished data), expecting a different response of two kinds of communities to exploitation. All stations were chosen in front of prevailing trade-winds.

### **Invertebrate sampling**

Intertidal macrofauna and megafauna assemblages were sampled during 8 successive days on February and March 2009 low tides. Soft-bottom fauna was sampled using 0.1m<sup>2</sup> circumference grab removing sediment and fauna and sieving on a 1mm round mesh (i.e. macrofauna), later conserved in 70% alcohol. In the laboratory, all individuals coloured using Rose Bengal were separated from the sediment under binocular microscope; counting and identifications were then performed. Hard-bottom fauna was sampled along belt transects (20x2m). All the epibenthic megafauna (>1cm) was accounted by visual census, and then identified in the laboratory under binocular microscope.

Five replicates per station and per habitat were collected, which corresponds to a total of 20 samples (5 replicates x 4 stations) on MPAs and 20 samples on non-MPA stations for each habitat. All individuals were identified to the lowest possible taxonomic level following the ITIS (International Taxonomic Identification System). Molluscs were also measured to the nearest millimeter with an electronic calliper. The obtained faunal matrix were the abundances per species and per sample in the different habitats as well as individual lengths per species and per sample for molluscs.

**Table 1.** Selected sampling stations, associated flat typology, habitat surface, protection status and MPA's establishment year.

Stations	Flat typology	Habitat	Surface (Ha)	Status	MPA establishment
Ricaudy (RH)	Coastal	Soft-bottom	55.78	Non-MPA	
Nouville 1 (NH)	Coastal	Soft-bottom	9.05	Non-MPA	
Nouville 2 (NP)	Coastal	Soft-bottom	10.00	MPA	1998
Nouville 3 (NN)	Coastal	Soft-bottom	12.27	MPA	1998
Atire (AT)	Islet	Hard-bottom	24.18	Non-MPA	
Mbo (MO)	Islet	Hard-bottom	83.50	Non-MPA	
Signal (SI)	Islet	Hard-bottom	95.32	MPA	1989
Sèche-croissant (SC)	Islet	Hard-bottom	11.46	MPA	1994

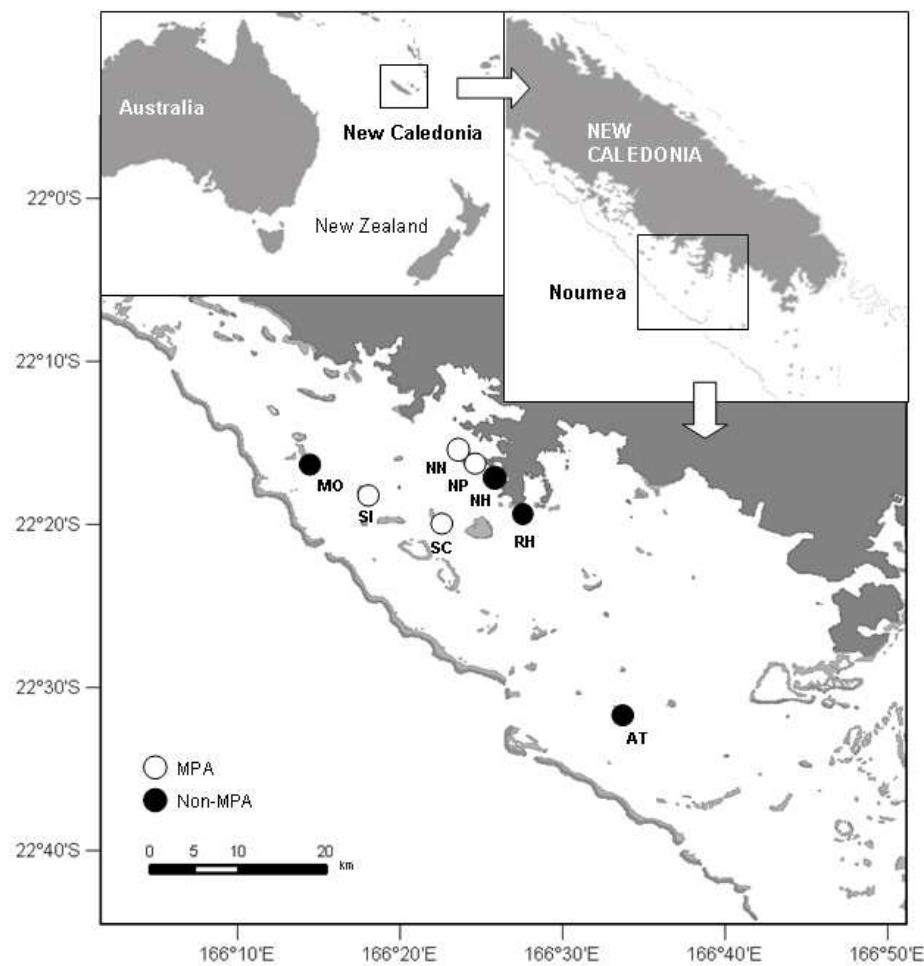


Figure 1. Location of the study area, in the south-west lagoon of New Caledonia (south Pacific) and sampling stations. Islets reef flats (MO, SI, SC, AT) present hard-bottom habitats and coastal reef flats (NN, NP, HN, RH) soft-bottom habitats.

## Data analysis

Two kinds of metrics were used; first structural metrics (abundances of entire community, species richness, Shannon-Wiener diversity and Pielou's evenness indexes) and second functional metrics (mollusc's lengths and species composition). Length was considered as a functional metric because it defines the reproduction potential of populations. All of the metrics were compared between harvested (non-MPA) and non-harvested (MPA) areas using univariate and multivariate analyses for both habitats.

Data were down-weighted by the station to avoid heterogeneity within samples (see Clarke & Warwick 1994) and square-root transformed to weight the contributions of common vs. rare species (see Legendre & Gallagher 2001). First, permutational analyses of variance (PERMANOVA) were processed to test abundance, species richness, diversity and equitability differences between MPA and non-MPA areas taking into account habitat typology and stations contribution. Second, species lengths were divided into five classes and only the two largest classes were retained to data analysis because only largest individuals per species are harvested (see Jimenez et al. 2011). Frequencies of largest sizes per species were therefore used to perform a Principal Coordinates Ordinations (PCOs); stations and associated species contributions were projected on a 2-D orthogonal plan. Each axis explained a part of data variation and defined a correlation with each species. Third, multivariate ordination of MPA vs. non-MPA samples per stations and per habitat based upon faunal variables was then performed using non-metric multi-dimensional scaling (nMDS). The adequacy of the spatial representation was assessed using stress value considered correct when it is below 0.20 (see Clarke & Warwick 1994). Differences in community composition between non-MPA vs. MPA areas were tested with analysis of similarity (ANOSIM). Associated R-statistic value gives the degree of separation of stations and the p-value the signifiacativity.

All data analyses were performed using PRIMER routines (Clarke & Warwick 1994) and PERMANOVA add-on package (Anderson 2005).

## RESULTS

### Invertebrate assemblages

A total of 6 473 individuals belonging to 242 species were recorded during the present study; 107 species were identified on soft-bottom habitats, 158 on hard-bottom habitats. Among these species, 18 and 27 respectively were commonly harvested species which represent approximately 17% of total community's density. In both habitats molluscs were dominant (34% and 56% of total abundances respectively) followed by annelids (23%) and echinoderms (21%) on soft-bottom communities (Figure 2A) and by crustaceans (34%) and echinoderms (9%) on hard-bottom habitats (Figure 2B).

In spite of these common general characteristics, species constituting each habitat were clearly different; the most frequent species on soft-bottom habitats were the ophiurid *Ophiactis savigny* (Müller and Troschel, 1842), the buried bivalves *Gafrarium tumidum* Röding, 1798 and *Anadara scapha* (Linnaeus, 1758), the gastropod *Phasianella variegata* (Lamarck, 1822) and the worm *Bhawania cryptocephala* (Gravier, 1902). On hard-bottom habitats, the bivalve *Barbatia amygdalumtostum* (Röding, 1798), the spotted half-crab *Petrolisthes lamarckii* (Leach, 1820), the hermitan crab *Clibanarius virescens* (Krauss, 1843), the gastropods *Pyrene scripta* (Lamarck, 1822) and *Monetaria annulus* (Linnaeus, 1758) were dominant. Only 23 species were common to both habitats. Subsequent analyses were therefore performed by habitat.

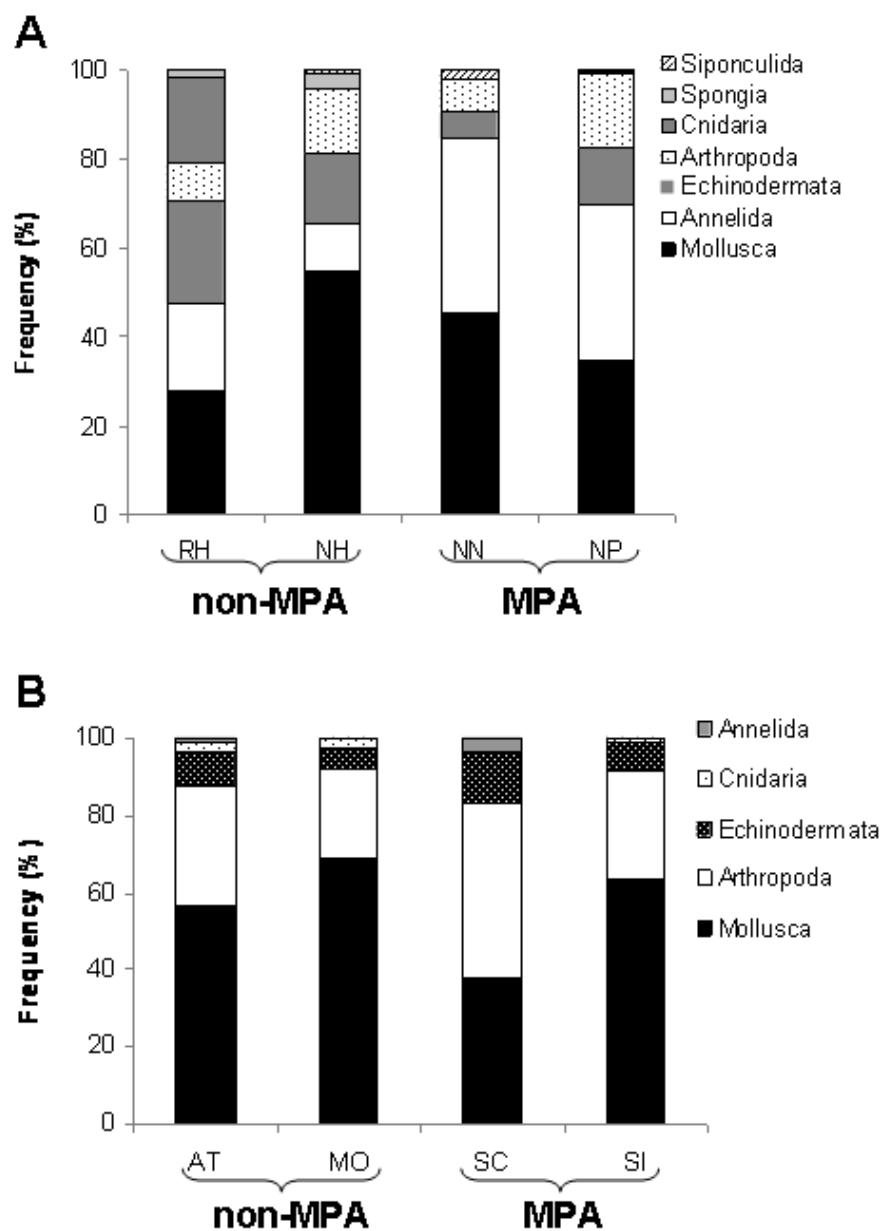


Figure 2. Contribution percentages of each phylum per station and status (MPA vs. non-MPA) on soft- (A) and hard- (B) bottom invertebrate communities.

### **Structural metrics**

Structural metrics showed different trends in function of considered habitat (Figure 3). Concerning abundances and species richness, on hard-bottom habitats the number of individuals and species differed markedly between MPA and non-MPA stations (from PERMANOVA test results), these parameters being always higher on MPAs while on soft-bottoms these metrics remained stable. In the same way, Pielou's index was similar on MPA vs. non-MPA stations for hard-bottom communities while it differed on soft-bottom communities; it has negative values on exploited areas and positive on protected ones indicating a more equitably community on MPA areas. In the other hand, the Shannon's diversity and equitability of community differed on both habitats; hard-bottom communities presented a significant difference of Shannon index with negative values on non-MPAs and positive values (i.e. more diversified) on MPA areas while on soft-bottom habitat these indexes remained stable.

Structural metrics allow to bring into light harvesting effects on hard-bottom habitats but they failed for soft-bottom environments.

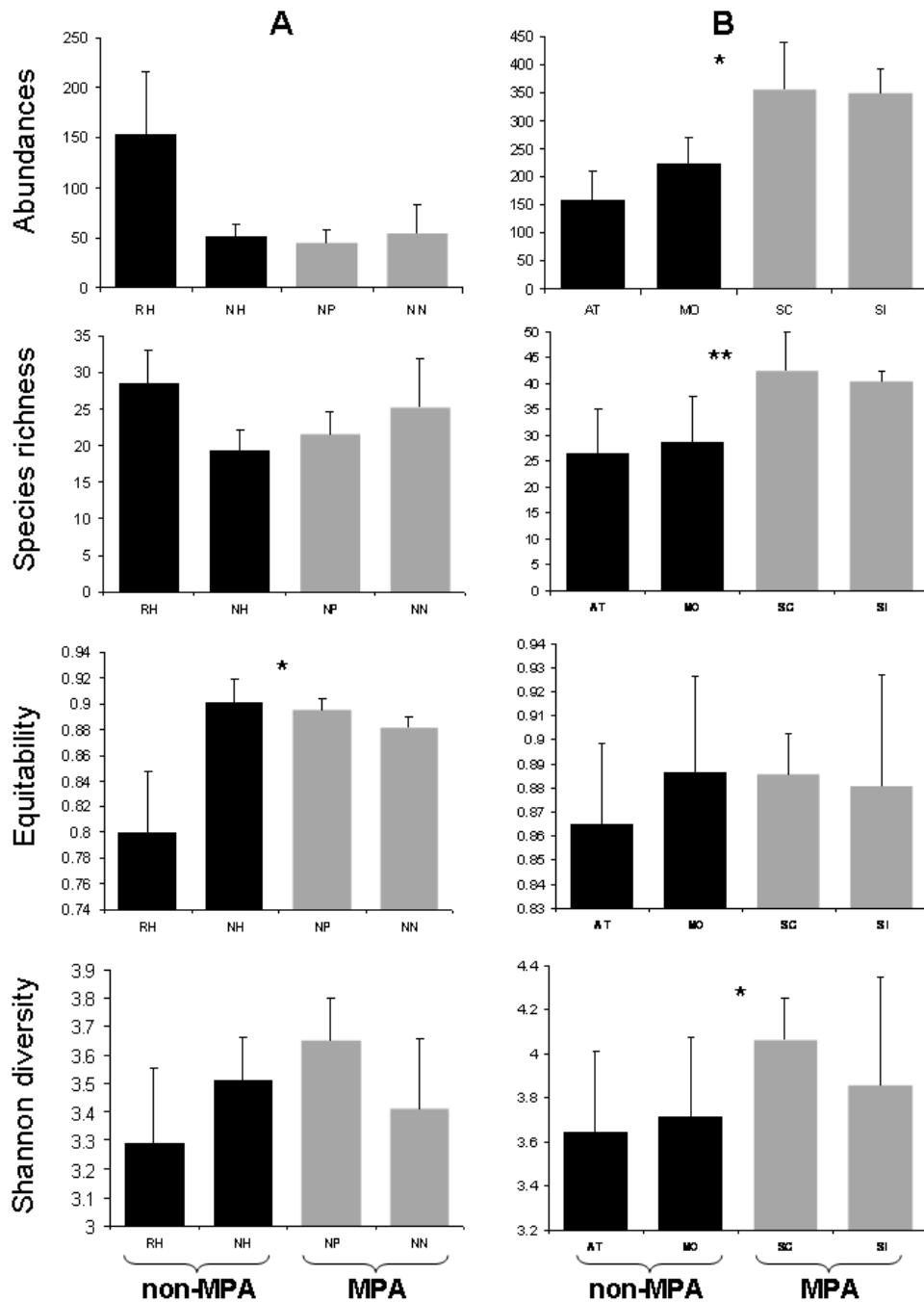


Figure 3. Densities, species richness, equitability and Shannon diversity per station on soft- (A) and hard- (B) bottom invertebrate communities for MPA and non-MPA stations. PERMANOVA test for differences between MPA and non-MPA stations are given with a significant p-values: \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ .

## Functional metrics

### *Mollusc's lengths*

The projection of stations and associated molluscs species based upon their lengths on PCO graphs (Figure 4) revealed different trends in function of the habitat. On soft-bottom habitat, the PCO highlighted the presence of three groups of stations (Figure 4A). The first axis discriminated NH station from the others with the contribution of exploited bivalve *Acrosterigma flava* which presented a correlation of 0.82 with this axis. The exploited RH station was characterized by the presence of large individuals like MPA stations. The second axis explains 23.8% of variation separating RH station from other stations. This was mainly due to the contribution of the exploited bivalves *Gafrarium tumidum* (correlation of 0.93 with axis 2), *Codakia tigerina* (correlation of 0.94) and *Tapes literatus* (correlation of 0.94). In this case therefore, collected largest individuals were found on non-MPA stations. On hard-bottom habitat, the first axis explained 74.2% of variation and divided stations into two groups (Figure 4B); the non-MPA areas on the left side and the MPAs on the right side. The species mainly responsible for this separation were *Spondylus varians* (correlation of 0.96 with axis 1), *Hippopus hippopus* (correlation of 0.96), *Turbo setosus* (correlation of 0.96) and *Lambis truncata* (correlation of 0.96). The second axis explained 20.2% of the variation and revealed a bigger separation between non-MPA stations than on MPA stations. This was due to the presence of *Erosaria spp.* (correlation of 0.93 with axis 2) and *Cryptoplax larvaeformis* (correlation of 0.83) species on MO station. The majority of larger harvested species therefore occurred on MPA stations.

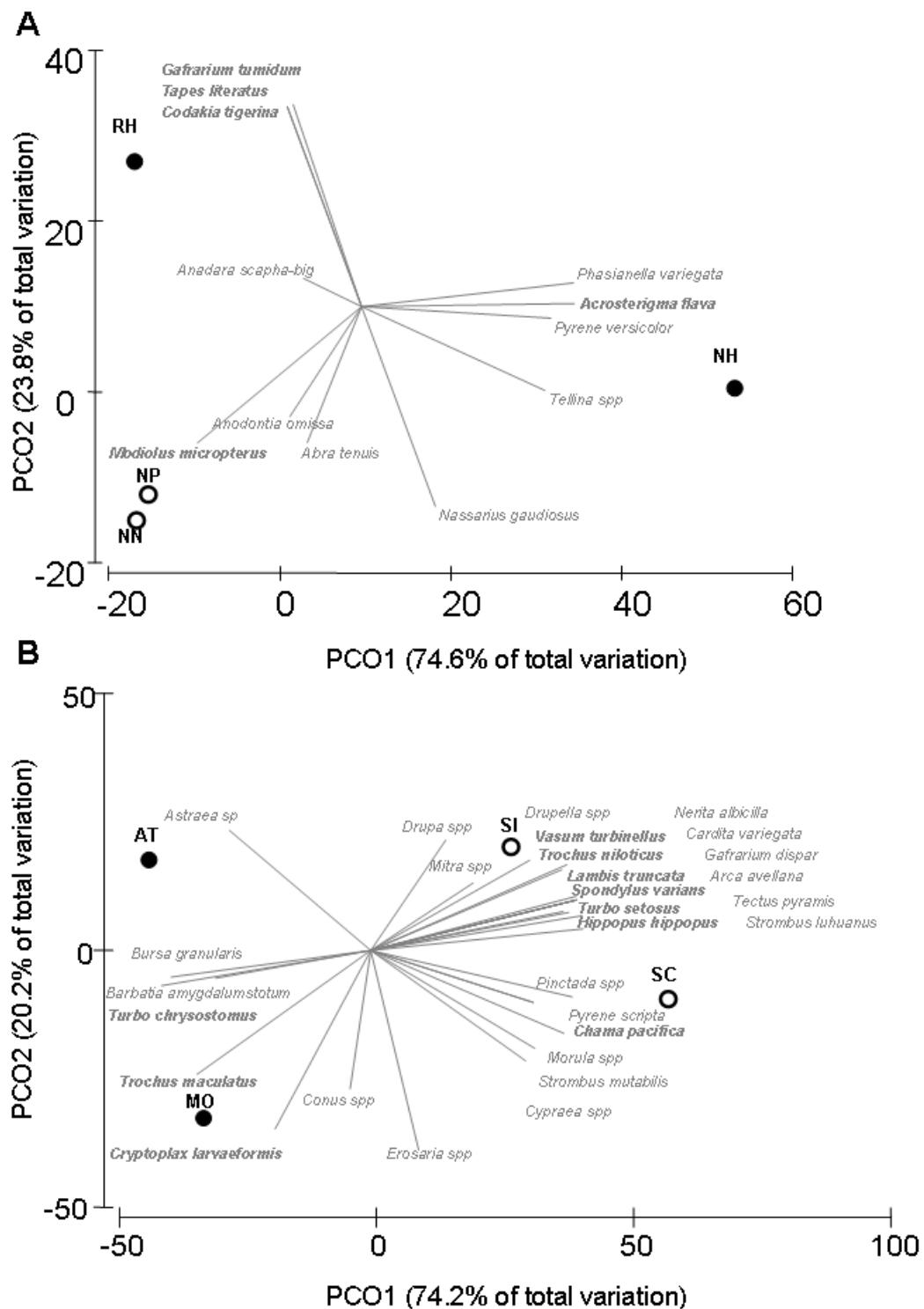


Figure 4. PCO of larger molluscs for soft- (A) and hard- (B) bottom invertebrate communities on non-MPA (●) and MPA (○) stations. Harvested species are on bold type.

### *Species composition*

In both habitats, invertebrate assemblages clearly differed between MPA and non-MPA areas. Thus, the MDS performed on soft- and hard-bottom assemblages indicate the existence of two groups of stations (Figure 5A and B). The first corresponded to the MPA areas (NP and NN on soft-bottom, SI and SC stations on hard-bottom), the second to non-MPA areas (RH and NH on soft-bottom, AT and MO stations on hard-bottom). These groups showed different assemblage composition (ANOSIM tests  $R=0.35$ ,  $p<0.001$  and  $R=0.449$ ,  $p<0.01$  respectively). Soft-bottom non-MPA stations were dominated by *Gafrarium tumidum* (13.40%), *Dasybranchus caducus* (10.18%) and *Pyrene versicolor* (7.46%) while MPA stations presented high density of *Anadara scapha* (10.20%), *Abra tenuis* (9.56%) and *Acrosterigma flava* (7.37%). In the same way, hard-bottom non-MPA areas were mainly characterized by the dominance of *Barbatia amygdalumtostum* (17.41%), *Arca avellana* (11.23%) and *Monetaria annulus* (6.67%) while MPA areas were dominated by *Clibanarius virescens* (10.61%), *Thalamita spp* (10.51%) and *Trochus niloticus* (9.57%). Also, invertebrate assemblages on non-MPA stations exhibited a more fuzzy species composition than on MPA for both habitats.

Stress values of the MDS were correct (0.20 on soft- and 0.17 on hard-bottom habitats) corresponding to a quite good ordination of stations in a 2-D space with no real prospect of misinterpretation (Clarke and Warwick 2001).

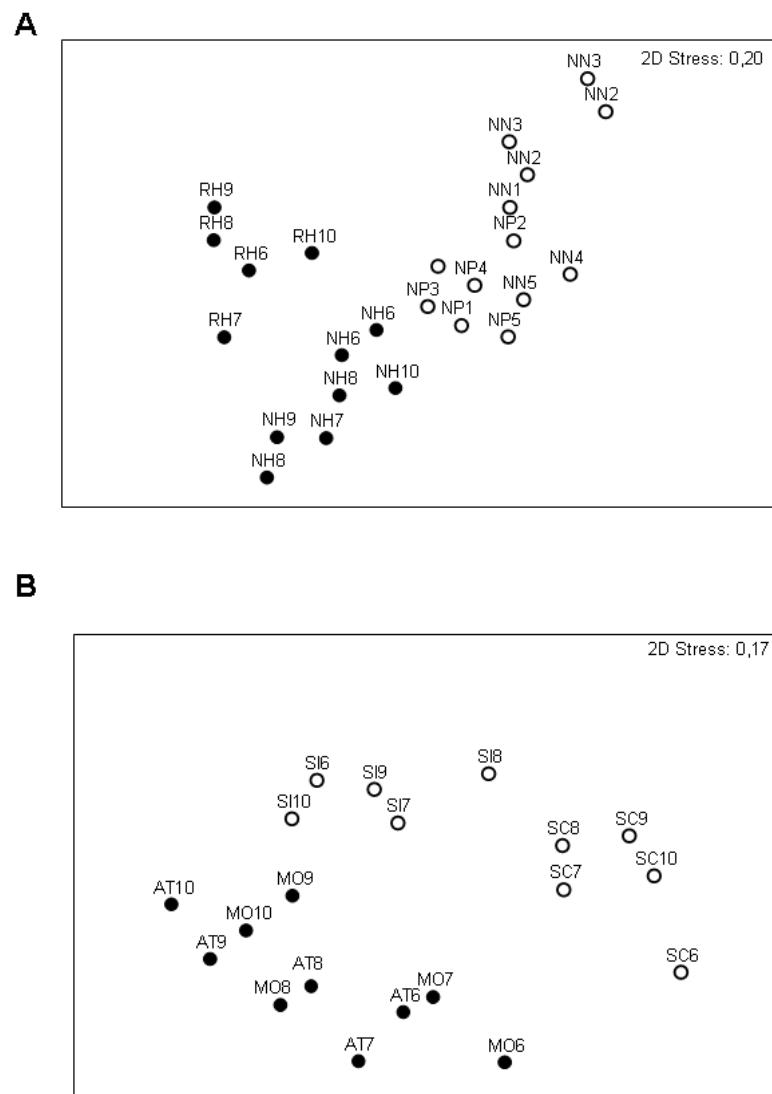


Figure 5. MDS ordination of soft- (A) and hard- (B) bottom benthic communities showing different assemblages on non-MPA (●) and MPA (○) areas.

## DISCUSSION

In a context of increasing anthropogenic disturbances, marine benthic invertebrates represent good indicators because of their reduced mobility and vulnerability to changes in environmental conditions. Choosing adapted metrics to detect disturbances constitute an essential step especially on poorly known environments like coral reef ecosystems.

### **Invertebrate communities and harvesting effects**

On tropical environments, few studies have reported species level quantitative data at community level for hard and soft-bottom habitats (except Frouin 2000 in Tahiti, Bigot et al. 2006 in La Reunion island). In the same manner, studies about harvesting effects on tropical reef flats remain very scarce (except DeBoer & Prins 2002 in South Africa). In this study, endeavour was put on sampling and determining invertebrates at species taxonomic resolution. The results shown that studied reef flat benthic communities were characterized by a dominance of molluscs as first-mentioned on coral reef flats (e.g. McClanahan and Muthiga, 1992; Zuschin et al., 2001; Bouchet et al., 2002). Less than 20% of community was man-exploited, molluscs representing 95% of harvested species. Nevertheless, these two habitats were represented by contrasted benthic communities with only 10% common species and more than 98% of species composition dissimilarity. Harvesting-related disturbance is therefore susceptible to impact these assemblages in contrasted ways and adapted metrics could be habitat-dependent.

Results for hard-bottom invertebrates emphasized clear abundance, species richness and diversity differences between MPA and non-MPA areas. Benthic invertebrate communities presented less diversified and densified assemblages under exploitation. In the same way, non-MPA areas presented less number of large molluscs comparing to MPA areas (cf. PCO

results). These harvesting effects are concordant with general observations about the effect of exploitation for temperate (Addessi 1994, Brazeiro & Defeo 1994, Airoldi et al. 2005) as well as for tropical benthic communities (Ashworth et al. 2004, Lincoln-Smith et al. 2006). However on soft-bottom communities, no changes on density, diversity and mollusc's length were observed between MPA and non-MPA areas. These observed contrasted responses between hard and soft-bottom benthic communities can be related to the biological and ecological attributes of the species occupying these habitats (Jimenez et al. unpublished data). Reef-top molluscs are recognized to be susceptible to overfishing, due to their shallow distribution, conspicuousness and sedentary lifestyle (Lucas 1994, Dumas et al. 2007). Harvesting effects are therefore directly visible on structural and functional attributes. In contrast, soft-bottom species, essentially composed by buried bivalves, seem to be less sensitive to this anthropogenic disturbance; their burying capacities, rapid growth rates and associated early and maturity length give them high renewal potential like in all sedimentary environments (deBoer & Prins 2002, Bigot et al. 2006). In this case, harvesting effect is only clear using functional metrics, suggesting that man-exploitation acts indirectly on those communities by habitat destruction (e.g. Milazzo et al. 2002) and cascading effects (e.g. Underwood 1989).

Despites these marked different response in terms of structural metrics, species composition revealed same tendencies for both habitats; invertebrate assemblages were highly different between MPA and non-MPA areas. Harvesting by selecting a few species among the community, affect the relative abundances of species and relationships between the species (Chapman et al., 1995), increasing dissimilarities (Warwick and Clarke, 1993).

Studied tropical invertebrate assemblages therefore presented different responses in function of used metric, and the consequences of using one or two kind of metrics are discussed below.

## **Optimal metrics to detect harvesting-related changes on tropical invertebrate assemblages**

Structural and functional metrics give different information about benthic assemblages. Structure is essentially related to physical composition or configuration of the community like abundances or diversity indexes. In contrast function includes the process, i.e. the relative abundances and the relations between different species constituting this community (Osenberg et al. 1999). Functional indicators could be useful for detecting minimal changes in the community (e.g. increase of opportunistic species during disturbance). They therefore are particularly valuable for detecting early signs of degradation, allowing management responses to be initiated before the degradation becomes too advanced, or for detecting initial moves away from degraded states during the early stages of restoration.

In this study due to the differences between soft and hard-bottom communities, a combination of structural and functional metrics seems to be required. While harvesting effects were clearly evident on hard-bottom invertebrate communities using basic structural metrics it was not evident on soft-bottom ones. Nevertheless, adding metrics related to species composition reveals generalized, marked differences in assemblage structure, emphasizing that traditional harvesting may alter the benthic communities with respect to the habitat characteristics as already shown by Jimenez et al. (2010). This finding suggests that exploitation may much strongly alter the functioning of tropical benthic communities through cascading changes in the dominance of common species, rather than through the direct removal of a (restricted) number of target species (see Lasiak 1998). So an analysis based upon biological and ecological traits (e.g. Bremner et al. 2006, Tillin et al. 2006, deJuan et al. 2007) can be useful to complete this study.

To conclude, this study highlights the importance of a combined use of structural and functional metrics to define and detect harvesting effects on tropical invertebrate assemblages. On hard-bottom habitats harvesting effects were clearly detected whatever used metric, while on soft-bottoms exploitation affects indirectly the community influencing species composition. This is an important result to be taken into account for marine invertebrate resources stock assessment and management purposes. Defining structural and functional characteristics of a community is necessary to test the effect of a particular anthropogenic disturbance, the harvesting of invertebrate on tropical soft and hard-bottom habitats.

## **ACKNOWLEDGMENTS**

We are grateful to C. Peignon and J. Baly who assisted us in the field and to J.M. Amouroux, M. Tavares, J. Poupin, E. Tardy, C. Berthault and R. von Cosel for the contributed help in identifications of the species. This research was supported by CRISP, PAMPA and GAIUS programs and by a PhD grant from Basque Government.

## REFERENCES

- Adams, T.J., Dalzell, P., 1994. Artisanal fishing. Paper presented at the East-West Center Workshop on Marine Biodiversity Issues in the Pacific Islands University of Hawaii, 14pp.
- Addessi, L., 1994. Human disturbance and long-term changes on rocky intertidal community. *Ecological Applications*, 4(4): 786-797.
- Airoldi, L., Bacchicocchi, F., Cagliola, C., Bulleri, F., Abbiati, M., 2005. Impact of recreational harvesting on assemblages in artificial rocky habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 299: 55–66.
- Anderson, M.J., 2005. Permanova: a fortran Computer Program for Permutational Multivariate Analysis of Variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. [http://www.stat.auckland.ac.nz/\\_mja/Programs.htm](http://www.stat.auckland.ac.nz/_mja/Programs.htm)
- Ashworth, J. S., Ormond, R. F. G., Sturrock, H. T., 2004. Effects of reef-top gathering and fishing on invertebrate abundance across take and no-take zones. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, 303(2): 221-242.
- Baron, J., Clavier, J., 1992. Effects of environmental factors on the distribution of the edible bivalves *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* and *Anadara scapha* on the coast of New Caledonia (SW Pacific). *Aquatic Living Resources*, 5: 107-114.
- Bigalke, E.H., 1973. The exploitation of shellfish by coastal tribesmen of the Transkei. *Annals of the Cape Provincial Museums*, 9: 75-195.
- Bigot, L., Conand, C., Amouroux, J.M., Frouin, P., Bruggemann, H., Grémare, A., 2006. Effects of industrial outfalls on tropical macrobenthic sediment communities in Reunion Island (Southwest Indian Ocean). *Marine Pollution Bulletin*, 52: 865-880.
- Bouchet, P., Lozouet, P., Maestrati, P., Heros V., 2002. Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75(4): 421-436.
- Branch, G. M., 1975. Notes on the ecology of *Patella concolor* and *Cellana capensis*, and the effect of human consumption on limpet populations. *Zoologia Africana*, 10: 75-85.
- Brazeiro, A., Defeo, O., 1999. Effects of harvesting and density dependence on the demography of sandy beach populations: the yellow clam *Mesodesma mactroides* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series*, 182: 127-135.
- Bremner, J., Rodgers, S. I., Frid, C. L. G., 2006. Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. *Journal of Marine Systems*, 60(3-4): 302-306.
- Castilla, J. C., Duran, L. R., 1985. Human exclusion from the rocky intertidal zone of central Chile: The effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda). *Oikos*, 45: 391-399.
- Castilla, J. C., Paine, R. T., 1987. Predation and community organization on eastern Pacific, temperate zone, rocky intertidal shores. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60: 131-151.

Chapman, M. G., Underwood, A. J., Skilleter, G. A., 1995. Variability at different spatial scales between a subtidal assemblage exposed to the discharge of sewage and two control assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 189(1-2): 103-122.

Chapman, M. G., 1998. Relationships between spatial patterns of benthic assemblages in a mangrove forest using different levels of taxonomic resolution. *Marine Ecology Progress Series*, 162: 71-78.

Clarke K. R., Warwick R. M., 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council, UK.

Clarke K. R., Warwick R. M. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series*, 216: 265-278.

Dalzell, P., Adams, T. J. H., Polunin, N. V. C., 1996. Coastal Fisheries in the Pacific Islands. *Oceanography and marine Biology*, 34: 395-531.

De Boer, W. F., Prins, H. H. T., 2002. Human exploitation and benthic community structure on a tropical intertidal reef flat. *Journal of Sea Research*, 48: 225-240.

DeJuan, S., Thrush, S. F., Demestre, M., 2007. Functional changes as indicators of trawling disturbance on a benthic community located in a fishing ground (NW Mediterranean Sea). *Marine Ecology Progress Series*, 334: 117-129.

Dumas, P., Kulbicki, M., Chifflet, S., Fichez, R., Ferraris, J., 2007. Environmental factors influencing urchin spatial distributions on disturbed coral reefs (New Caledonia, South Pacific). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 344(1): 88-100.

Duran, L. R., Castilla, J. C., 1989. Variation and persistence of the middle rocky intertidal community of central Chile, with and without human harvesting. *Marine Biology*, 103: 555-562.

Dye, A. H., 1998. Community-level analyses of long-term changes in rocky littoral fauna from South Africa. *Marine Ecology Progress Series*, 164: 47-57.

Fernandez, M. Castilla, J. C., 1997. The chilean artisanal stone crab (*Homalaspis plana*) fishery: catch trends in open access zones and the effect of management areas in Central Chile. *Journal of Shellfish Resources*, 16: 371-377.

Frouin, P. 2000. Effects of anthropogenic disturbances of tropical soft-bottom communities. *Marine Ecology Progress Series*, 194: 39-53.

Gifford, E. W., Shutler, D., 1956. Archaeological excavations in New Caledonia. *Anthropological Revue*, Univ. Calif. Press., 18: 148pp.

Hockey, P. A. R., Bosman, A. L., 1986. Man as intertidal predator in Transkei; disturbance, community convergence and management of a natural food resource. *Oikos*, 46: 3-14.

Hockey, P. A. R., 1987. The influence of coastal utilization by man on the presumed extinction of the Canarian black oystercatcher *Haematopus meadewaldoi* Bannerman. *Biological Conservation*, 39: 49-62.

Hockey, P. A. R., Bosman, A. L., Siegfried, W. R., 1988. Patterns and correlates of shellfish exploitation by coastal people in Transkei: an enigma of protein production. *The Journal of Applied Ecology*, 25: 353-363.

Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolf, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J., Warner, R.R., 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293: 629-637.

Jimenez, H., Dumas, P., Bigot, L., Amouroux, J. M., Ferraris, J., 2010. Taxonomic resolution needed to describe invertebrate assemblages and to detect harvesting effects on coral reef ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 406: 211-222.

Jimenez, H., Dumas, P., Léopold, M., Ferraris, J., 2011. Invertebrate harvesting in tropical urban areas: trends and impact on natural populations (New Caledonia, South Pacific). *Fisheries Research*, 108:195-204.

Kinch, J., 2003. Marine molluscs use among the women of Brooker Island, Lousiade Archipelago, Papua New Guinea. *SPC Women in fisheries information bulletin*, 13: 5-15.

Kyle, R., Pearson, B., Fielding, P., Robertson, W. D., Birnie, S. L., 1997. Subsistence shellfish harvesting in the Maputaland Marine Reserve in Northern Kwazulu-Natal, South Africa: rocky shore organisms. *Biological Conservation*, 82: 183-192.

Lasiak, T. A., 1993. The shellfish-gathering practices of indigenous coastal people in Transkei: patterns, preferences and perceptions. *South African Journal of Ethnology*, 16: 115-120.

Lasiak, T. A., 1998. Multivariate comparisons of rocky infratidal macrofaunal assemblages from replicate exploited and non-exploited localities on the Transkei coast of South Africa. *Marine Ecology Progress Series*, 167: 15-23.

Legendre P., Gallagher, E. D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2): 271-280.

Leonardsson, K., Blomqvist, M., Rosenberg, R., 2009. Theoretical and practical aspects on benthic quality assessment according to the EU-Water Framework Directive – examples from Swedish waters. *Marine Pollution Bulletin*, 58: 1286-1296.

Lincoln-Smith, M. P., Pitt, K. A., Bell, J.D., Mapstone, B.D., 2006. Using impact assessment methods to determine the effects of a marine reserve on abundances and sizes of valuable tropical invertebrates. *Canadian Journal of fisheries and aquatic sciences*, 63: 1251-1266.

Lucas, J.S., 1994. The biology, exploitation, and mariculture of giant clams (Tridacnidae). *Reviews of Fisheries Sciences*, 2: 181–223.

McClanahan, T. R., 1989. Kenyan coral reef-associated gastropod fauna: a comparison between protected and unprotected reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 53: 11-20.

McLachlan, A., Lombard, H. W., 1981. Growth and production in exploited and unexploited populations of a rocky shore gastropod, *Turbo sarmaticus*. *Veliger*, 23: 221-229.

- McClanahan, T. R., Muthiga, N. A., 1992. Comparative sampling methods for subtidal epibenthic gastropods. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, 164: 87-101.
- Milazzo M., Chemello R., Badalamenti F. and Riggio S. 2002. Short-term effect of human trampling on the upper infralittoral macroalgae of Ustica Island MPA (western Mediterranean, Italy). *Journal of the Marine Biological Association UK*, 82: 745-748.
- Moreno, C. A., Sutherland, J.P., Jara, F. H., 1984. Man as predator in the intertidal zone of southern Chile. *Oikos*, 41: 155-160.
- Oliva, D., Castilla, J. C., 1986. The effects of human exclusion on the population structure of key-hole limpets *Fissurella crassa* and *F. limbata* on the coast of Central Chile. *Marine Ecology*, 7: 201-217.
- Osenberg, C. W., Sarnelle, O., Goldberg, D. E., 1999. Meta-analysis in ecology: Concepts, statistics, and applications. *Ecology*, 80(4): 1103-1104.
- Ortega, S., 1987. The effect of human predation on the size distribution of *Siphonaria gigas* (Mollusca: Pulmonata) on the Pacific coast of Costa Rica. *Veliger*, 29: 251-255.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Rashid Sumaila, U., Walters, C.J., R. Watson, R, Zeller, D., 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, 418: 689-695.
- Siegfried, W. R., Hockey, P. A. R., Crowe, A. A., 1985. Exploitation and conservation of brown mussel stocks by costal people of Transkei. *Environmental Conservation*, 12: 303-307.
- Tillin, H. M., Hiddink, J. G., Jennings, S., Kaiser, M. J., 2006. Chronic bottom trawling alters the functional composition of benthic invertebrate communities on a sea-basin scale. *Marine Ecology Progress Series*, 318:31-45.
- Underwood A. J. 1989. The analysis of stress in natural populations. *Biol. J. Linn. Soc.*, 37: 51-78.
- Underwood, A. J., 1991. Experimental designs for detecting human environmental impacts on temporal variations in natural populations. *Australian Journal of Marine Freshwater Resources*, 42: 569-587.
- Warwick, R. M., Clarke, K. R. 1993. Comparing the severity of disturbance: a meta-analysis of marine macrobenthic community data. *Marine Ecology Progress Series*, 92(3): 221-231.
- Wynberg, R. P. Branch, G. M., 1994. Disturbance associated with bait-collection for sandprawns (*Callianassa kraussi*) and mudprawns (*Upogebia Africana*): long-term on the biota of an intertidal sandflat. *Journal of Marine Resources*, 52: 523-558.
- Zuschin, M., Hohenegger, J., Steininger, F. F., 2001. Molluscan assemblages on coral reefs and associated hard substrata in the northern Red Sea. *Coral Reefs*, 20(2): 107-116.

### **I. 3. Description des conditions environnementales**

Les conditions environnementales influencent fortement la distribution des espèces et la variabilité spatiale et temporelle des assemblages d'invertébrés benthiques (cf. Introduction 2.1.). Dans cette étude, l'objectif était de quantifier les paramètres environnementaux majeurs dans les différentes stations et habitats (meuble et dur) et de démontrer l'hypothèse qu'il n'y a pas d'effet statut de protection (AMP et non-AMP) sur les différences environnementales observées entre les stations. En effet, il s'agit de vérifier que les conditions environnementales varient selon les stations mais indépendamment du statut (AMP vs. non-AMP) de ces stations. Ceci permettra par la suite de mesurer un effet de la pêche et non un effet confondu de la pêche et des variables environnementales. Pour cela, chaque variable a été étudiée séparément pour tester si il existe des différences entre les stations et si c'est le cas, d'en caractériser les tendances majeures.

Les résultats concernant la description des variables environnementales et les différences entre les stations échantillonnées sont compilés sous forme d'un article scientifique. Ils serviront à comprendre la distribution des assemblages d'invertébrés et seront intégrés dans le chapitre III.



## 1. INTRODUCTION

Divers facteurs environnementaux sont susceptibles d'influencer la variabilité spatiale et temporelle des communautés d'invertébrés benthiques. Parmi eux, quatre des principaux paramètres recensés dans la littérature concernant les assemblages d'invertébrés tropicaux ont été sélectionnés ; il s'agit du type de substrat (Adjeroud 2000, Zuschin et al. 2001, Nanami et al. 2005, Cleary et al. 2005), le plus souvent caractérisé par le recouvrement de différentes catégories benthiques, l'hydrodynamisme local (Snelgrove et Butman 1994) mesuré par le taux de dissolution de blocs de plâtre, le contenu en matière organique et la granulométrie de sédiment (exemple Snelgrove 1999, Frouin 2000, Bigot et al. 2006b).

L'habitat constitue un facteur environnemental clé, principalement en raison du lien privilégié qu'entretiennent les invertébrés avec le substrat ; en effet, leurs caractéristiques biologiques et écologiques particulières (par exemple capacité locomotrice limitée, dépendance au substrat pour la nutrition ou le refuge etc.) impliquent fréquemment un mode de vie plutôt sédentaire (Lucas 1994, Dumas et al. 2007, Leonardsson et al. 2009). La structure et la diversité de l'habitat sont le plus souvent caractérisées à l'aide des pourcentages de recouvrement de diverses catégories benthiques (par exemple coraux, algues, sédiment) sur une surface donnée. Ces paramètres et leur variabilité influencent la distribution des assemblages benthiques qui seraient associées à des zones récifales différentes (Adjeroud 2000, Zuschin et al. 2001, Cleary et al. 2005, Dumas et al. 2007) ou des fonds sédimentaires variés (Snelgrove 1999).

L'hydrodynamisme au sens large est défini comme l'ensemble des mouvements d'eau tels que les courants, l'agitation de surface ou le renouvellement de l'eau (Chapell 1980). L'hydrodynamisme semble être un facteur déterminant dans la distribution des organismes

vivant dans les habitats peu profonds (Fulton et al. 2001). En effet, l'exposition aux vagues a été suggérée comme un des facteurs physiques principaux influençant notamment la structure de la communauté sessile (Fulton et Bellwood 2004). L'hydrodynamisme peut être mesuré par différentes méthodes, dont celle du « clod card » ou bloc de plâtre. Cette méthode introduite par McConnel et Siegler en 1959 puis reprise par Muss en 1968 et référencée par Doty en 1971 repose sur le taux de dissolution d'un solide (tablettes de plâtre) comme indicateur du mouvement de l'eau, intégré sur une durée de temps définie. Par la suite, des variantes de cette méthode ont été employées (Fulton et Bellwood 2005) et des standards ont été définis (Thompson et Glenn 1994, Hart et al. 2002).

Les caractéristiques du sédiment telles que le contenu en matière organique et la granulométrie sont également des facteurs connus pour influencer la distribution de la faune sédimentaire que ce soit en milieu tempéré (exemple Snelgrove 1999) ou tropical (exemple Frouin 2000, Dittman 2000, Bigot et al. 2006a, 2006b). La matière organique totale dans l'eau représente l'enrichissement des masses d'eau et constitue un apport alimentaire non négligeable pour les communautés benthiques qui se nourrissent par filtration du sédiment. Dans la colonne d'eau, ce paramètre est fortement variable au gré des conditions météorologiques, des marées etc. C'est pour cela que ce paramètre est généralement mesuré dans le sédiment ; le sédiment est en effet considéré un intégrateur à long terme des conditions environnementales de l'eau (Macleod et al. 2004). La granulométrie, quant à elle, détermine les capacités d'enfouissement des organismes, l'oxygénation du sédiment ainsi que sa mobilité dans le sédiment.

## 2. MATERIEL ET METHODES

### 2.1. Sites d'études

Les huit stations localisées dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie ont été échantillonnées (Figure 1). Il s'agit des platiers côtiers de Ricaudy et Nouville présentant des habitats contrastés (substrats durs vs. substrats meubles), et des platiers des îlots Atire, Signal, Sèche-croissant et Mbo (Tableau 1). Parmi ces stations quatre sont des AMP (Aires Marines Protégées) et quatre des non-AMP (zones exploitées). Les stations choisies sont soumises à des marées de type semi-diurnes dont l'amplitude maximale est de 1,8m, et orientées face au vent et courant général venant du sud-est. La caractérisation des variables environnementales a été menée sur l'ensemble de ces stations (cf. Tableau 1).

### 2.2. Paramètres de l'environnement

#### - L'habitat : recouvrement des catégories benthiques

En milieu récifal, le recouvrement (en pourcentage) par les diverses formes de croissance des coraux et types de substrat peut être évalué directement sur le terrain (Jennings et al. 1996, Ormond et al. 1996, Nanami et al. 2005) ou par analyse photographique (Friedlander et Parrish 1998, Kollmann et Stachowitsch 2001, Hill et Wilkinson 2004) via une analyse d'image (par exemple le nombre de points catégoriel/photo selon Houk et Van Woesig 2006). Dans ce contexte, Dumas et al. (2009) ont développé en Nouvelle-Calédonie une méthode photographique de caractérisation de l'habitat à petite/moyenne échelle, adaptée aux problématiques de suivi des populations de macroinvertébrés benthiques récifaux. Le principe est de prendre des clichés haute résolution le long de transects à l'aide d'un appareil photographique muni d'un caisson étanche.

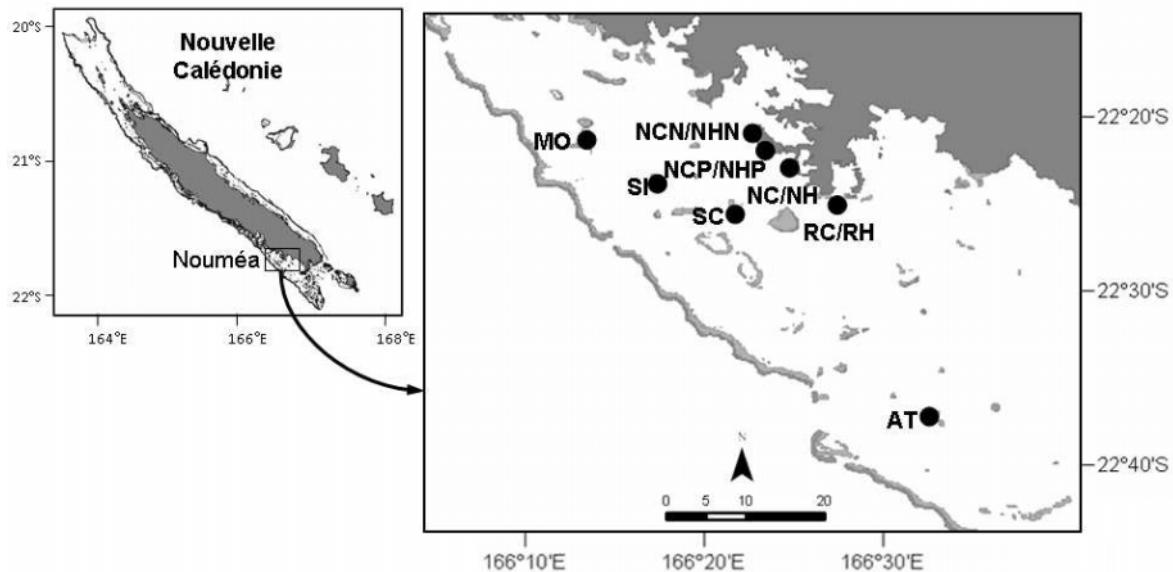


Figure 1 : Localisation des stations d'études dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie.

Tableau 1. Caractéristiques des stations échantillonnées dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Habitat, type de platier, statut et variables environnementales mesurées par station.

Station	Habitat	Type de platier	Statut	Variables environnementales mesurées			
				Habitat	Hydrodynamisme	Matière organique	Granulométrie
RC		Côtier	non-AMP	x	x	x	
NC		Côtier	non-AMP	x	x	x	
NCP		Côtier	AMP	x	x	x	
NCN	Substrat dur Récifs	Côtier	AMP	x	x	x	
AT		Ilot	non-AMP	x	x	x	
MO		Ilot	non-AMP	x	x	x	
SC		Ilot	AMP	x	x	x	
SI		Ilot	AMP	x	x	x	
RH		Côtier	non-AMP	x		x	x
NH	Substrat meuble	Côtier	non-AMP	x		x	x
NHP		Côtier	AMP	x		x	x
NHN	Herbiers	Côtier	AMP	x		x	x

L'habitat a été caractérisé sur l'ensemble des stations (cf. Tableau 1). Une photographie par mètre sur les transects de 20m de long a été prise sur les substrats durs, une photographie par prélèvement sur les substrats meubles. Cette méthode présente l'avantage d'être simple à utiliser sur le terrain, nécessitant peu de moyens logistiques. Elle permet également de stocker les données sous forme de photographie pour des analyses ultérieures, par exemple pour des séries temporelles. Elle est surtout adaptée à l'étude qui nécessite une description à petite échelle de l'habitat, en comparaison avec les LIT (Linear Intercept Transect<sup>16</sup>) classiquement utilisés pour la caractérisation de l'habitat en milieu marin.

Chaque cliché a été par la suite analysé avec le logiciel Coral Point Count développé par Kohler et Gill (2006) du "National Coral Reef Institute" en Floride. Correspondant initialement aux spécificités des peuplements benthiques (coralliens) des Caraïbes, des adaptations à celles des peuplements de la Nouvelle-Calédonie ont dû être réalisées. Une liste hiérarchisant les catégories benthiques a été établie, puis testée et utilisée. Elle comporte dans ce cas six catégories (et des sous-catégories) : les coraux durs (incluant neuf formes de vie coraliennes), le substrat dur (coraux morts, débris, blocs, rochers), les algues (brunes, vertes, corallinacées), les phanérogames (incluant différentes espèces), les sédiments (argile, vase et sable), et les autres organismes (sessiles ou mobiles). Les estimations de surface sont exprimées en pourcentage de recouvrement et calculées à partir de l'attribution de ces différentes catégories à 9 points projetés semi-aléatoirement par photo (cf. Dumas et al. 2009). En effet, il a été démontré qu'un ratio de 9 points/m<sup>2</sup> fournit des descriptions quantitatives fiables (biais faible, précision élevée) à l'échelle de l'ensemble du transect.

---

<sup>16</sup> Le LIT est une méthode de caractérisation des peuplements benthiques. Un ruban gradué est posé sur le fond parallèlement à la ligne d'eravage ou au front de déferlement et le plongeur décrit la catégorie benthique le long de ce ruban.

### - L'hydrodynamisme local : taux de dissolution de plâtre

Parmi les nombreuses méthodes existantes pour mesurer l'hydrodynamisme, nous avons retenu celle des blocs de plâtre. Effectivement, elle présente un certain nombre d'avantages pratiques sur le terrain comme une préparation rapide et une logistique simplifiée, ainsi que des faibles coûts de production. C'est aussi une méthode intégratrice fournissant des résultats comparatifs et qui permet de quantifier l'hydrodynamisme au niveau local au plus près des communautés benthiques étudiées.

L'hydrodynamisme a été estimé sur l'ensemble des stations (cf. Tableau 1). Concrètement, dans cette étude, le plâtre est mélangé avec de l'eau froide (4°C), respectant les proportions indiquées soit pour 500g de plâtre, 360g d'eau sont ajoutés. Le tout est mélangé et malaxé longuement puis versé dans les moules rectangulaires des 15\*5cm de dimensions. Une fois le mélange plâtre/eau versé dans les moules en plastique, il est secoué quelques secondes afin d'éliminer les éventuelles bulles d'air qui pourraient accélérer la dissolution. Le démoulage a lieu après 24 heures de prise à l'air libre. Ensuite, les blocs sont séchés pendant 48 heures à l'étuve à 60°C et poncés pour minimiser les irrégularités de forme et de poids. Le tout est pesé ; c'est le poids initial, fixé à 572.23+/-10 % g.

Une fois les blocs de plâtre prêts, ils sont fixés sur des planches en bois de 30\*10cm de dimension à l'aide d'élastiques. Ces planches sont à leur tour lestées afin de les immerger de façon statique. Dans le but de caractériser l'hydrodynamisme sur l'ensemble de la station, un bloc de plâtre est placé au niveau de chaque transect échantillonné. Le substrat de fixation est prioritairement choisi sur les colonies corallines afin d'approcher au plus près l'environnement hydrodynamique des assemblages d'invertébrés benthiques. 40 blocs de plâtre sont ainsi posés sur les huit stations afin qu'ils subissent les mêmes « événements » hydrodynamiques. Ils sont laissés immersés pendant 24 heures pour inclure un cycle de marée et pour ne pas dépasser la limite de 40% de perte de poids, au delà de laquelle la dissolution

n'est plus proportionnelle à l'agitation (Jokiel et Morrissey 1993). Les blocs sont ensuite rincés à l'eau douce puis séchés à l'étuve pendant 48 heures pour obtenir le poids sec final. Cette expérience a été répétée trois fois dans le temps, comptabilisant un total de 120 blocs déposés pour des conditions de mer et de marée contrastées. En effet, il est nécessaire de déployer les blocs entre 2 et 4 fois pour prendre en compte la variabilité du flux d'eau inter-jours (Foyle et al. 1997).

La perte de poids du bloc reflète l'intensité du mouvement d'eau à travers le pourcentage de dissolution avec  $\%D = (\text{Poids initial} - \text{Poids final}/\text{Poids initial}) * 100$ . Ce pourcentage de dissolution est ramené au nombre d'heures où chaque bloc a été immergé. Ainsi, les stations battues auront des pourcentages de dissolution supérieurs aux stations abritées.

#### **- L'enrichissement en matière organique et la granulométrie du sédiment**

Parmi les caractéristiques du sédiment, son contenu en matière organique ainsi que sa granulométrie sont des paramètres essentiels et facilement mesurables. L'enrichissement en matière organique a été quantifié sur l'ensemble des stations et la granulométrie uniquement sur les stations présentant un habitat de type sédimentaire (cf. Tableau 1).

A chaque prélèvement faunistique ont été associés deux prélèvements de sédiment à l'aide de tubes Falcon de 50 mL. Ces prélèvements sont effectués directement au niveau de chaque prélèvement faunistique pour les herbiers, sur la zone sédimentaire proche pour les récifs. Ces échantillons de sédiments sont rincés (pour retirer le sel) et débarrassés des macro détritus végétaux et animaux afin de ne pas biaiser les calculs de matière carbonatée, puis congelés. Ils sont par la suite séchés par sublimation (lyophilisation à -52°C) pendant 48 heures puis envoyés pour analyses au laboratoire ARAGO de Banyuls-sur-Mer.

Sur place, pour mesurer le contenu en matière organique, chaque aliquote de sédiment a été calciné au four à moulles à 450°C pendant 5 heures afin de brûler la matière organique. Après retour à température ambiante, le sédiment est de nouveau pesé à la sortie du four (poids des

cendres). La différence entre le poids sec et le poids de cendres correspond au contenu organique du sédiment (M.O.T. matière organique totale). Cette mesure est ramenée au poids sec de l'échantillon pour obtenir le pourcentage de matière organique dans le sédiment sec. Pour la granulométrie, les échantillons séchés sont passés par un granulomètre à diffraction laser Malvern®MasterSizer2000. La mesure est effectuée sur du sédiment en suspension dans de l'eau. Les différentes fractions de sédiment ainsi obtenues ont été classées suivant l'échelle de Wenworth (1922).

### **2.3. Traitement de données**

Les variables environnementales mesurées ont été comparées entre les stations.

Pour l'habitat, une analyse graphique non-paramétrique (nMDS non-linear multidimensional scaling) des catégories et sous-catégories benthiques a été réalisée basée sur la similarité de Bray-Curtis (Clarke et Warwick 1994). Cette analyse permet de comparer les ressemblances et dissemblances entre les stations des habitats (substrats durs et meubles) en fonction des recouvrements des catégories benthiques. Les différences observées ont été par la suite testées statistiquement grâce à une Analyse de Similarité (ANOSIM) entre les habitats meubles et durs. Une Analyse en Composantes Principales (ACP) a aussi permis de sélectionner les variables de l'habitat à l'origine des différences entre les stations et ceci pour chacun des habitats. Elle a été accompagnée d'une analyse basée sur les pourcentages de similarité (SIMPER) qui a permis de confirmer les variables environnementales à l'origine de la différenciation des stations.

Pour l'hydrodynamisme, les données étant continues, des « boxplots » de la dispersion des valeurs de taux de dissolution des blocs de plâtre par station ont été réalisés et présentés selon un gradient décroissant. La différence de taux de dissolution entre les stations a été testée à l'aide d'une ANOSIM.

Pour l'enrichissement en matière organique, une MDS des stations a été réalisée et accompagnée d'un test ANOSIM pour les différences entre les stations.

Pour la granulométrie, une ACP des stations basées sur les différentes fractions de sédiment a été réalisée et les différences observées testées à l'aide d'une ANOSIM.

Les résultats obtenus ont été présentés sur des cartes de la zone inventoriée. Les variables (habitat en pourcentages de recouvrement par catégorie, contenu en matière organique et granulométrie du sédiment) ont été calculées par station.

### **3. RESULTATS**

Les différents paramètres sont étudiés séparément puis regroupés sur une carte synthétique (Figures 7 et Figure 8).

#### **- L'habitat : recouvrement des catégories benthiques**

La caractérisation de l'habitat par méthode photographique a permis de distinguer clairement les substrats durs des substrats meubles (Figure 2), que ce soit au niveau des catégories (test ANOSIM  $R = 0.837$ ,  $p < 0.001$  cf. Figure 2a) ou des sous-catégories (test ANOSIM  $R = 0.41$ ,  $p < 0.001$  cf. Figure 2b). Les valeurs de stress des MDS sont inférieures à 0.20, ce qui correspond à une bonne représentation des échantillons dans l'espace à deux dimensions, sans possibilité d'interprétation erronée (Clarke et Warwick 2001).

Si l'on regarde quelles variables sont à l'origine de la différenciation des stations au sein de chaque habitat (voir ACP, Figure 3), on constate que sur les substrats meubles (Figure 3a) la station RH présente un habitat bien différent des autres stations côtières principalement dû à la contribution du recouvrement des herbiers. L'analyse SIMPER confirme cette constatation puisque le recouvrement des herbiers contribue à environ 34% de la dissimilarités et le pourcentage d'algues à 33% ; la station de Ricaudy est caractérisée notamment par un recouvrement en herbiers plus faible que les stations côtières de Nouville. Sur les substrats durs (Figure 3b), les stations des îlots et des platiers côtiers sont contrastées notamment en raison du pourcentage de recouvrement des coraux vivants et des substrats rocheux (résultats du SIMPER contributions de 26.4% et 26.3% respectivement) ; les stations des îlots présentent un recouvrement en coraux vivants plus faible et un recouvrement en débris coralliens plus élevé que sur les stations côtières.

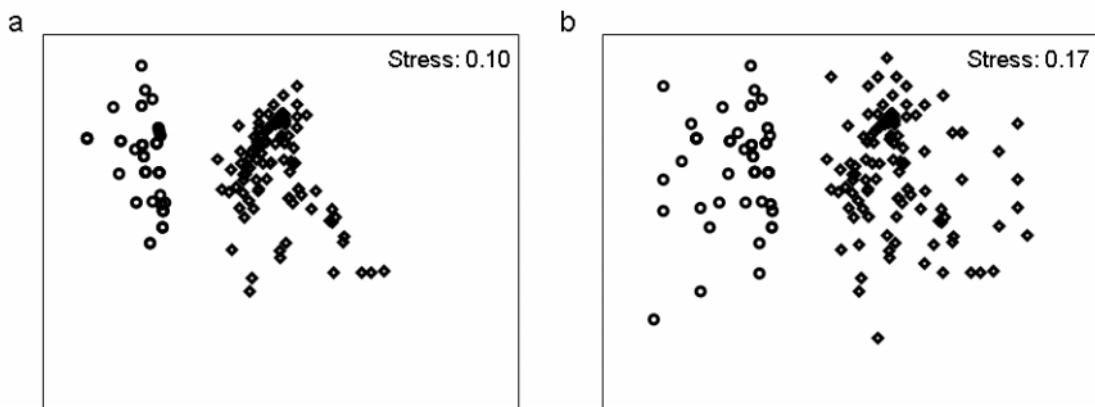


Figure 2 : MDS des variables de l'habitat par échantillon pour les catégories (a) et sous-catégories (b) benthiques. Les stations des substrats meubles sont représentées par des sphères et les stations des substrats durs par des losanges.

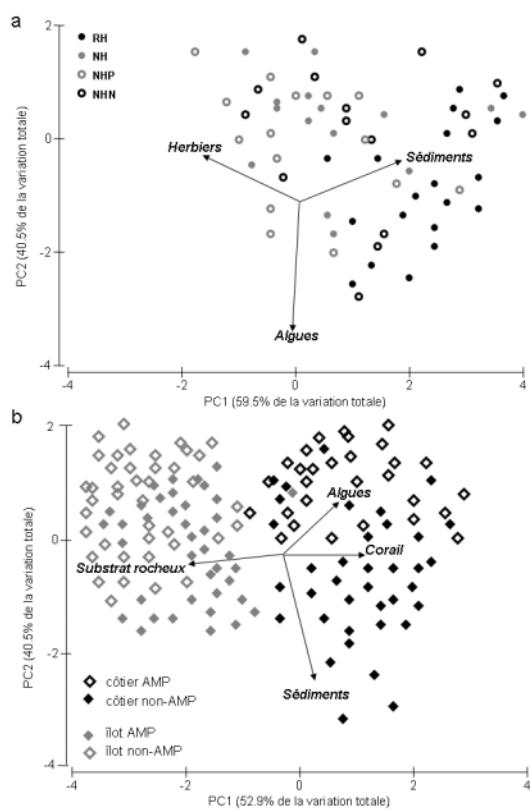


Figure 3 : ACP des variables de l'habitat par échantillon sur les substrats meubles (a) et durs (b). Les stations non-AMP sont représentées par des symboles pleins et les stations AMP par des symboles vides.

### - L'hydrodynamisme local : taux de dissolution de plâtre

Les résultats obtenus lors des trois réplicats temporels sont semblables (Figure 4). Ils montrent une grande variabilité intra-station mais une tendance générale caractérisée par un hydrodynamisme décroissant de la station Ricaudy (RC) à la station Mbo (MO). Les taux de dissolution sont effectivement différents entre Ricaudy et les autres stations, et entre Mbo et les autres stations (test ANOSIM  $R = 0.621$ ,  $p < 0.01$ ). L'hydrodynamisme n'est donc fonction ni du statut des stations (AMP vs. non-AMP) ni du type de platier (côtier vs. îlots). Il relate plutôt un gradient hydrodynamique dirigé du sud-ouest vers le nord-est.

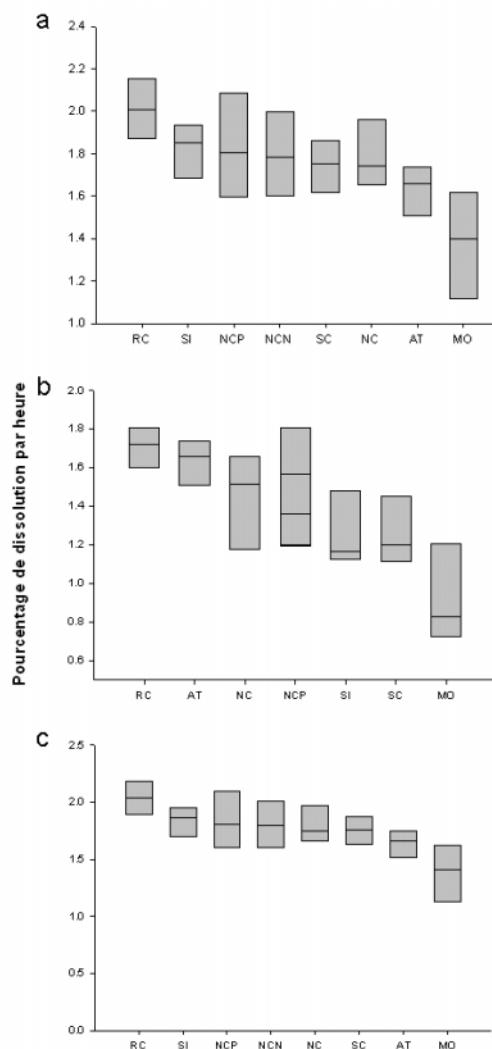


Figure 4 : Boxplots des taux de dissolution par station sur trois séries temporelles a) hiver 2008, b) été 2009 et c) hiver 2009.

### - L'enrichissement en matière organique

Les résultats sur le contenu en matière organique (Figure 5) révèlent une différenciation de la station Ricaudy (RH et RC) qui présente un taux moyen en matière organique plus faible que l'ensemble des autres stations (test ANOSIM  $R = 0.188$ ,  $p < 0.01$ ). Aucun effet du statut des stations (AMP vs. non-AMP) n'est visible. Le stress est très faible, de 0.01 correspondant à une excellente représentation des ressemblances sur un plan à 2-D (Clarke et Warwick 2001).

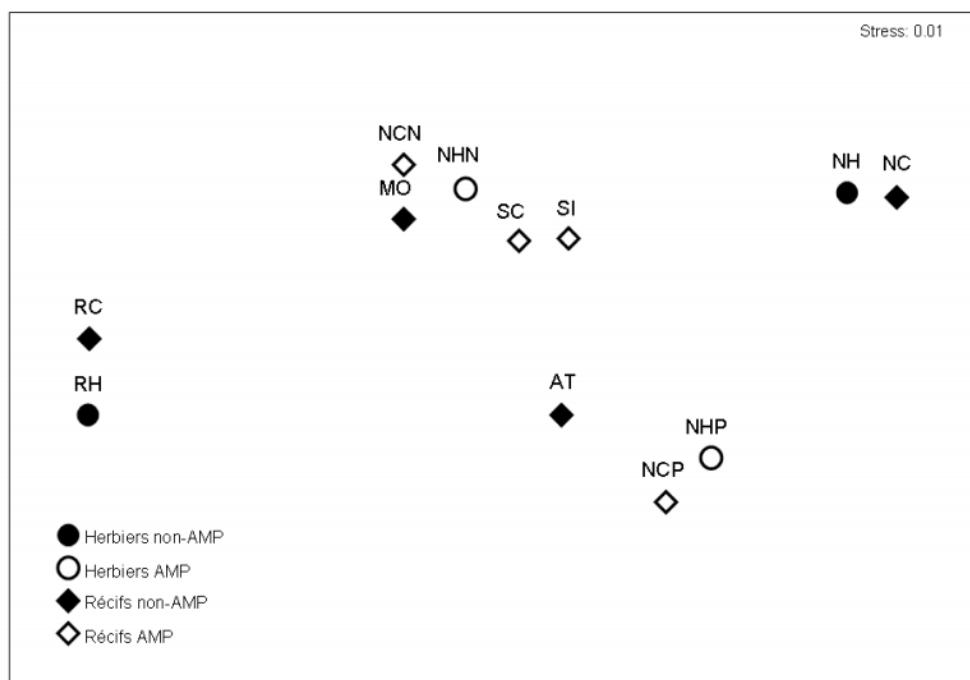


Figure 5 : MDS du contenu en matière organique dans le sédiment par station. Les stations non-AMP sont représentées par des symboles pleins et les stations AMP par des symboles vides.

### - La granulométrie du sédiment

L'analyse des fractions granulométriques par échantillon (Figure 6) a montré un effet station fort (test ANOSIM  $R = 0.074$ ,  $p < 0.05$ ) ; en effet la station Ricaudy (RH) se distingue des autres stations de Nouville (NH, NHP et NHN) principalement par sa forte teneur en sédiments grossiers (sables et gravats) et ce pour toutes les saisons. Aucun effet du statut des stations (AMP vs. non-AMP) n'est visible. L'ACP explique environ 75% de la variation totale, ce qui montre une bonne représentation du graphique à 2-D.

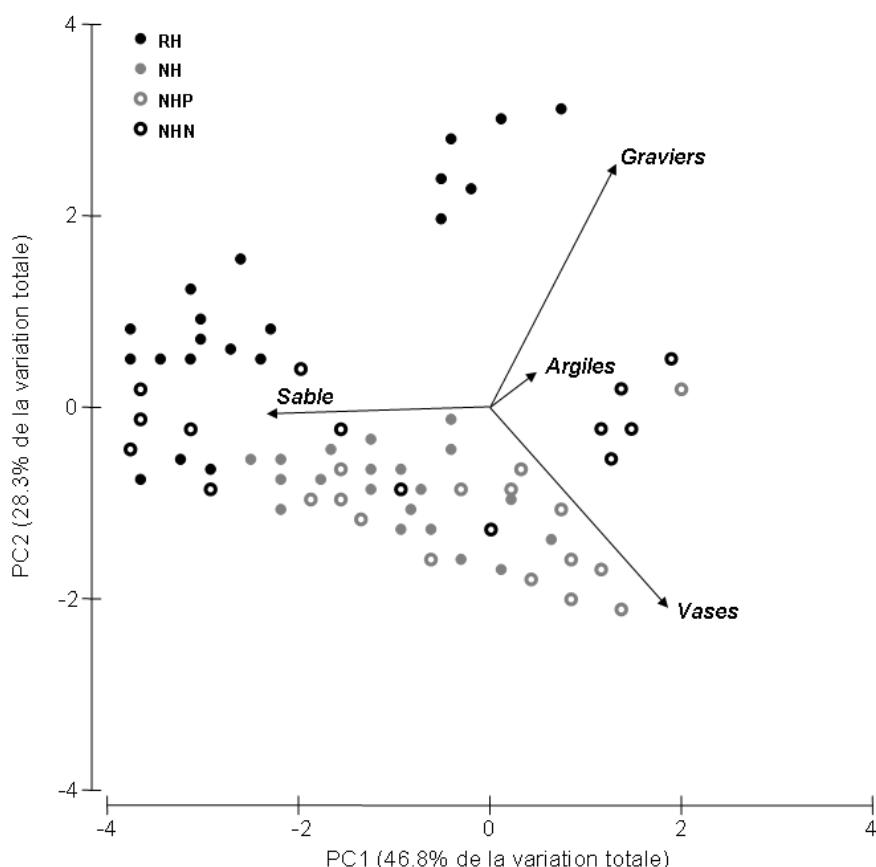


Figure 6 : ACP des fractions granulométriques par échantillon et contribution des différentes variables sur les herbiers des stations côtières.  
Les stations non-AMP sont représentées par des cercles pleins et les stations AMP par des cercles vides.

Les résultats globaux obtenus sur les variables environnementales peuvent être résumés sur les cartes suivantes (Figure 7 et Figure 8) :

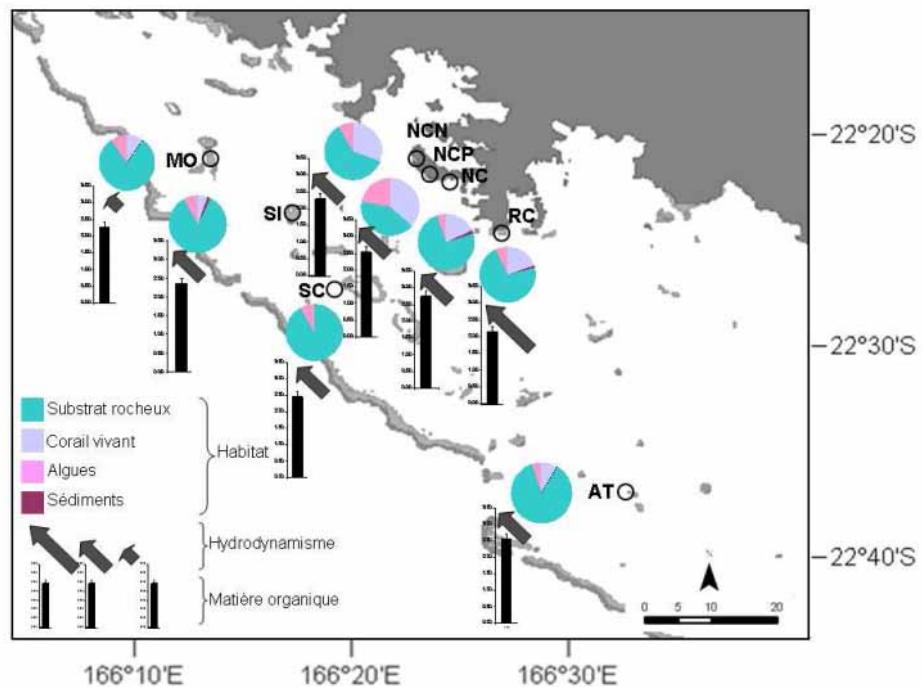


Figure 7 : Représentation graphique des différences des variables environnementales de chaque station sur les substrats durs.

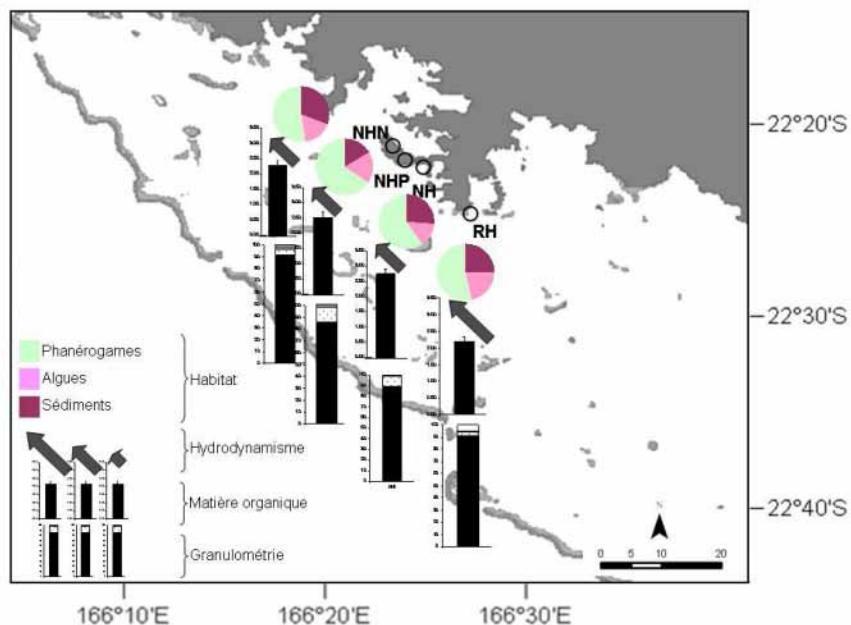


Figure 8 : Représentation graphique des différences des variables environnementales de chaque station sur les substrats meubles.

## DISCUSSION

Les résultats sur l'étude des variables environnementales ont tout d'abord confirmé les différences marquées entre les habitats durs (récifs) et meubles (herbiers) en termes de pourcentage de recouvrement en catégories benthiques (cf. Figure 2). En effet, les habitats récifaux sont principalement caractérisés par un fort recouvrement en corail vivant et débris coralliens, tandis que les habitats sédimentaires sont dominés par la présence des phanérogames et de sédiment (sable). Ces différences nettes étaient visibles au niveau des catégories comme des sous-catégories benthiques, c'est pourquoi pour la suite des analyses la description de l'habitat a été réalisée au niveau catégorie.

Pour les habitats sédimentaires plus précisément, la station de Ricaudy se distingue fortement de celles de Nouville notamment en fonction du recouvrement en herbiers et des caractéristiques du sédiment (cf. Figure 3a). Effectivement, la station Ricaudy présente un recouvrement en phanérogames inférieur aux autres stations côtières ainsi qu'un pourcentage de sédiment grossier (sable) supérieur. La différence de composition du sédiment (granulométrie) entre les stations côtières peut être due à l'orientation des stations : en effet la station de Ricaudy se trouve face au courant dominant orienté du sud-ouest au nord-est (cf. résultats sur l'hydrodynamisme Figure 4), un fort hydrodynamisme entraînant une présence de sédiment plus grossier (cf. Figure 6).

Pour les habitats récifaux, nous avons mis en évidence une différenciation nette entre les platiers côtiers et les platiers d'îlots particulièrement en termes de recouvrement corallien (cf. Figure 3b). Le pourcentage supérieur de débris coralliens sur les îlots en comparaison avec les stations côtières peut être expliqué par la courantologie générale de la zone. Ainsi, les stations d'îlots situées dans le lagon sont directement exposées à l'action des vents et des courants dominants, tandis que les stations côtières bénéficient de la protection de baies.

En ce qui concerne la matière organique dans le sédiment (cf. Figure 5), aucune différence nette n'a été détectée entre les stations côtières et les îlots contrairement à ce qui avait été envisagé. Les stations côtières reçoivent directement des apports terrigènes riches en matière organique, c'est pourquoi un taux supérieur était initialement attendu sur la frange littorale par rapport aux stations situées plus au large dans le lagon. Les résultats n'ont pas mis en évidence d'effet platier (côtier vs. îlot) suggérant que l'hydrodynamisme local semble disperser la trace d'enrichissement organique sur les stations côtières.

De fait, aucune différence environnementale n'a été mise en évidence entre les stations protégées (AMP) et les stations ouvertes à la pêche, confirmant l'hypothèse initiale. Ceci limite fortement les risques d'effets confondus de la pêche et des paramètres de l'environnement. Pour la suite de ce travail, les variables environnementales sont donc considérées comme des co-variables explicatives.



## Conclusions du chapitre I

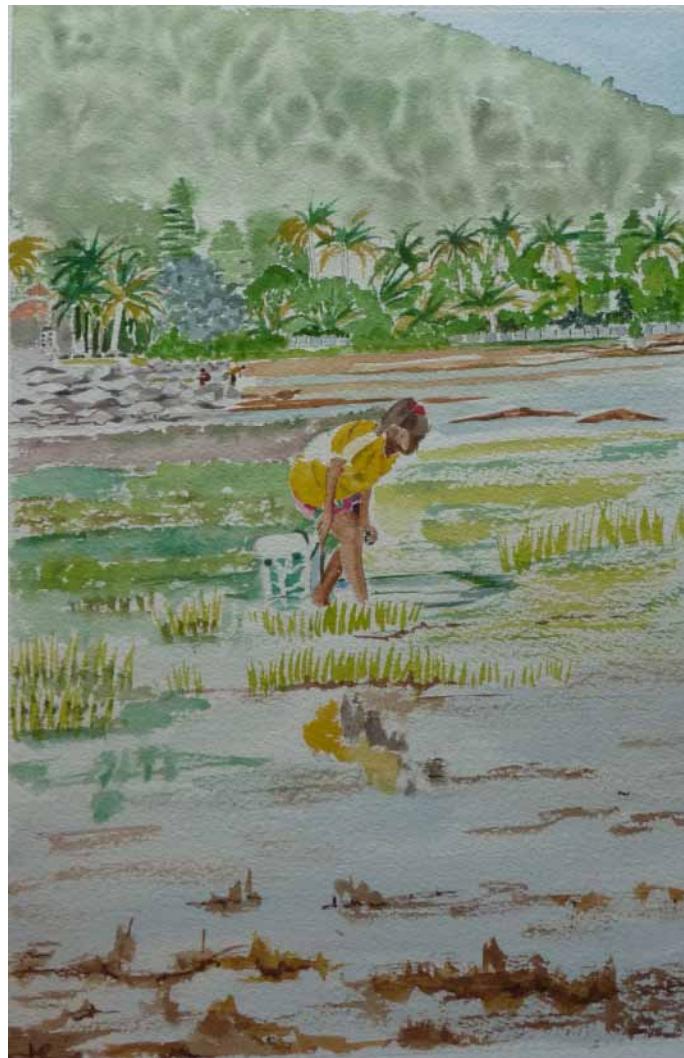
Les résultats majeurs obtenus au cours de ce chapitre peuvent être regroupés en trois points :

- L'application de l'approche de la suffisance taxonomique dans le cadre de détection d'une perturbation a montré que la résolution taxonomique de la famille représente un bon proxy des assemblages d'invertébrés tropicaux étudiés. Cependant, pour détecter les changements des assemblages dus à un effet de la pêche, une identification au niveau spécifique est nécessaire. Cela remet en cause l'utilisation des plans de monitoring rapide basés sur le suivi de quelques espèces d'intérêt actuellement développés pour la gestion des récifs coralliens ; la prise en compte de l'ensemble de la communauté et une identification au niveau de l'espèce sont préconisées.
- La mise en évidence d'un effet de la pêche à pied nécessite l'utilisation combinée de métriques structurelles (en particulier la densité et la diversité) et fonctionnelles (notamment la taille des mollusques et la composition des assemblages) afin de détecter les changements engendrés au sein des assemblages d'invertébrés benthiques. Effectivement, l'utilisation systématique des indicateurs de structure n'est pas suffisante pour détecter un effet de la pêche qui semble agir fortement sur la composition des assemblages d'invertébrés tropicaux.
- Les variables environnementales mesurées ont montré une différenciation entre les habitats (substrat dur vs. substrat meuble), les sites (platier côtier vs. îlot) et les stations. Cependant ces différences ne sont pas corrélées au statut de protection des sites (AMP vs. non-AMP). Les conditions environnementales sont donc susceptibles d'influencer la distribution des assemblages d'invertébrés benthiques au niveau local.



## CHAPITRE II

### Effets de la pêche sur la structure et le fonctionnement des assemblages d'invertébrés benthiques des platiers





## CHAPITRE II

### **Effets de la pêche sur la structure et le fonctionnement des assemblages d'invertébrés benthiques des platiers**

Ce chapitre, qui constitue le cœur de la problématique de la thèse, a pour objectif de quantifier les activités de pêche à pied et les relations entre les assemblages d'invertébrés et la pression de pêche. Il se base sur les enquêtes menées auprès des pêcheurs ainsi que sur le jeu de données faunistiques complet comprenant deux années d'échantillonnage à raison de deux saisons par année. Cette approche descriptive basée sur de la modélisation statistique a permis de mettre en évidence les effets de la pression de pêche aussi bien sur les espèces pêchées que sur les espèces associées.

Ce chapitre est composé de deux sous parties. La première est consacrée à la description des variations spatiales et temporelles ainsi qu'à la quantification des activités de pêche à pied sur les platiers du Grand Nouméa (article A<sub>3</sub>). La deuxième sous partie aborde l'effet de la perturbation « pêche » sur les assemblages d'invertébrés en termes de structure (article A<sub>4</sub>) et de fonctionnement (article A<sub>5</sub>).

Les résultats obtenus ont notamment permis de confirmer l'existence d'une période de pêche principale correspondant à la période des grandes marées de l'été austral, et de mettre en évidence un gradient marqué de pression de pêche entre les platiers côtiers et les platiers îlots. De plus, les analyses ont montré que la pêche agit de manière différente sur la structure des assemblages des récifs et des herbiers. Elle influence à la fois la structure et le fonctionnement des assemblages d'invertébrés benthiques.



## **II. 1. Description des activités de pêche à pied : fréquentation, pression de pêche et espèces cibles**

La description des activités de pêche en termes de fréquentation, de pression de pêche (espèces collectées, quantités, tailles) dans l'espace et dans le temps constitue une étape essentielle à la compréhension des effets de cette perturbation sur les assemblages d'invertébrés benthiques.

La fréquentation (nombre de pêcheurs et de visiteurs par unité de temps et de surface) est fonction de différents facteurs. Elle varie d'une part dans le temps en fonction du coefficient de marée, de la météorologie, de l'heure de la basse mer, du type de jour (semaine, week-end, congé) et de la saison (Kingsford et al. 1991, Lasiak 1997, Foster et al. 2000, Rius et Cabral 2004). Elle varie d'autre part selon le statut du site (réserve, ouvert à la pêche), l'accessibilité et la distance entre le site et l'agglomération la plus proche (Oliva et Castilla 1986, Bustamante et Castilla 1990, Keough et al. 1993, Newton et al. 1993, Robinson 2003, Rius et Cabral 2004, Rius et al. 2006). Or, la période et la fréquence à laquelle se produit la perturbation sont importantes en termes de nature des effets sur les assemblages (Skilleter 2005). Ainsi, il est essentiel de déterminer la dynamique spatiale et temporelle des activités de pêche à pied.

Malgré l'existence d'études sur les activités de pêche à pied en zone tempérée comme par exemple en Amérique du Sud (exemple Castilla et Duran 1985, Moreno et al. 1986) ou en Afrique du Sud (exemple Siegfried et al. 1985, Lasiak 1993), peu de données quantitatives existent sur les captures et la corrélation directe entre la pêche et les populations d'invertébrés cibles. Dans ce contexte, ce travail s'est attaché à décrire de façon détaillée les activités de pêche à pied dans la zone d'étude. Il a été aussi mené en parallèle un suivi mensuel des captures des pêcheurs et des ressources exploitées. Il repose sur des données issues

d'observations directes de fréquentation et de la réalisation d'enquêtes/questionnaires (voir Annexe C) menées sur les platiers du Grand Nouméa en 2008, ainsi que sur le suivi démographique mensuel de trois espèces d'invertébrés cibles (de juillet 2008 à juin 2009). Les enquêtes couplées aux données de fréquentation durant une année entière ont permis, pour la première fois en Nouvelle-Calédonie, de caractériser et de quantifier cette activité traditionnellement qualifiée d'«informelle ». Pour quantifier la pression de pêche, le parti pris était d'enquêter auprès de l'ensemble des pêcheurs à pied rencontrés lors des grandes marées basses, afin d'avoir une estimation la plus proche possible du nombre réel de pêcheurs en activité. Cette approche de caractérisation de la pêche a été menée en parallèle d'un suivi biologique mensuel de trois espèces identifiées comme les espèces les plus pêchées sur la zone étudiée (d'après les premières enquêtes de pêche). Ceci a permis de comparer directement l'abondance et la taille de ces populations « *in situ* » avec celles des mêmes populations dans les sacs de pêcheurs au cours d'une année entière. Ces résultats ont fait l'objet d'un article (A<sub>3</sub>) : Jimenez H., Dumas P., Léopold M., Ferraris J. 2011. Invertebrate harvesting on tropical urban areas: trends and impact on natural populations (New Caledonia, South Pacific). *Fisheries Research* **108**: 195-204.

.

### Article A<sub>3</sub>

#### **Collecte d'invertébrés sur les zones urbaines tropicales: tendances et impacts sur les populations naturelles (Nouvelle-Calédonie, Pacifique sud)**

H. Jimenez, P. Dumas, M. Léopold, J. Ferraris

Fisheries Research 108 : 195-204

---

Cet article est une valorisation des résultats obtenus par le suivi de la fréquentation des platiers étudiés sur une année et par les enquêtes menées auprès des pêcheurs sur cinq mois, couplés à un suivi mensuel de la taille et de l'abondance de trois espèces cibles sur une année.

#### Résumé

La collecte d'invertébrés à marée basse est une activité traditionnelle dans les îles du Pacifique, mais elle demeure peu documentée. La collecte récréative d'invertébrés a été étudiée en 2008 et 2009 sur les platiers côtiers et d'îlots aux alentours de Nouméa, la zone urbanisée majeure de Nouvelle-Calédonie (Pacifique sud). La fréquentation humaine, l'effort de pêche, les captures et leurs impacts sur la densité et la structure de taille des espèces cibles ont été simultanément quantifiés. La pêche à pied est limitée à la période hivernale de cinq mois (d'avril à août), dépendant des marées. La fréquentation ( $\sim 10\ 000$  personnes.an<sup>-1</sup> pour une aire de 324ha) est un estimateur pertinent de la pression de pêche, avec des impacts supérieurs sur les platiers côtiers par rapport aux platiers d'îlots en relation avec la distance à la ville et l'accessibilité. Globalement les pêcheurs collectent  $8,4 \pm 0,7$  t.an<sup>-1</sup> d'invertébrés (plus de 60 espèces, majoritairement des mollusques), avec en moyenne 8 pêcheurs.ha<sup>-1</sup> durant l'année. Trois espèces de bivalves représentent 50% de la biomasse totale prélevée (coquille incluse), avec une diminution des occurrences sur la période de pêche soulignant une réduction des individus de plus grande taille. La perturbation pêche n'impacte pratiquement que les grandes classes de taille, qui constituent une partie mineure (c.à.d. 3%) des adultes reproducteurs. La période non-pêchée de sept mois apparaît comme une période de récupération pour les espèces pêchées, les effets de la pêche sur les populations naturelles étant moins sévères que ceux initialement attendus.





## Invertebrate harvesting on tropical urban areas: Trends and impact on natural populations (New Caledonia, South Pacific)

Haizea Jimenez<sup>a,\*</sup>, Pascal Dumas<sup>a</sup>, Marc Léopold<sup>b</sup>, Jocelyne Ferraris<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Institut de Recherche pour le Développement, Centre IRD de Nouméa, 101 Avenue Roger Laroque, BP A5, 98848 Nouméa, New Caledonia

<sup>b</sup> Institut de Recherche pour le Développement, Fisheries Department of Vanuatu, Private Bag 9045, Port-Vila, Vanuatu

<sup>c</sup> Institut de Recherche pour le Développement, Université de Perpignan, 52 Avenue Paul Alduy, 66860 Perpignan, France

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 4 October 2010

Received in revised form

14 December 2010

Accepted 17 December 2010

#### Keywords:

Reef flats

Invertebrate resources

Harvesting impact

Catch

Low tides

Size structure

### ABSTRACT

The gathering of invertebrates during low tides is a traditional activity across the Pacific islands, but it still remains poorly documented. Recreational invertebrate harvesting was investigated in 2008 and 2009 in the coastal/islet reef flats surrounding Nouméa, the main urbanized area in New Caledonia (South Pacific). Human frequentation, harvesting effort, captures and their impacts on the density and size structure of the main targeted species were simultaneously quantified. Invertebrate harvesting was restricted to a 5-months winter period (April–August), depending mainly on low tides. Frequentation (~10,000 persons year<sup>-1</sup> for an area of 324 ha) was a relevant proxy of harvesting pressure, with higher impacts on coastal flats compared to islet flats with respect to distance from city town and accessibility. On the whole, harvesters collected 8.4 ± 0.7 t year<sup>-1</sup> of invertebrates (more than 60 species, mainly molluscs), with a mean of 8 harvesters ha<sup>-1</sup> over the year. Three clam species accounted for 50% of the total catch biomass (shell inclusive), with decreasing occurrences along the harvesting period emphasizing a reduction of the largest individuals. Harvesting-related disturbance mostly impacted the largest size classes, which constituted a minor (i.e. 3%) part of the reproductive adults. The 7-months non-harvesting period is likely to constitute a recovery period for the target species, with harvesting impacts on the natural populations less severe than initially expected.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

### 1. Introduction

The increase in population density in coastal regions within the recent decades has led to a greater level of frequentation in marine coastal habitats, particularly in tropical islands (Foale et al., 2010). Among human activities, the use of intertidal zones during low tides is one of the most popular: people can just walk on the reef or collect organisms for different purposes, with contrasted effects in terms of disturbance for both habitat and species assemblages. The harvesting/gathering of intertidal fauna is a common practice around the world and specially throughout the southern hemisphere (e.g. Hockey and Bosman, 1986; Hockey et al., 1988; Lasiak, 1993; Siegfried et al., 1994; Dye et al., 1997; Defeo and Alava, 1995; Malm, 1999). It is an informal, ubiquitous and opportunistic activity difficult to quantify, in particular across South Pacific islands where invertebrates represent a major source of proteins and/or income for the local populations (e.g. Dalzell et al., 1996; Kinch, 2003). In these regions, traditional gathering has been practised by coastal inhabitants for centuries (Swadling, 1976; Volman, 1978; Castilla

and Duran, 1985; Siegfried et al., 1985; Hockey, 1988; Siegfried, 1988). Harvested invertebrates essentially include shellfish (and, to a lesser extent, echinoderms and crustaceans), usually collected at low tide when they become easily available by hand or using simple gears. The number of target species is generally high (i.e. more than 100 in Pacific islands), with corresponding biomass equivalent to fish catches (Adams and Dalzell, 1994).

Historically, spatio-temporal patterns of human harvesting in intertidal zones were mainly studied in rocky reef communities of South Africa (e.g. Siegfried et al., 1985; Hockey and Bosman, 1986; Hockey et al., 1988; Lasiak, 1993; deBoer and Longamane, 1996; deBoer and Prins, 2002), Chile (Duran et al., 1987; Moreno, 2001), Australia (Underwood and Kennelly, 1990; Kingsford et al., 1991; Keough et al., 1993; Underwood, 1993), Portugal (Rius and Cabral, 2004) and California (Addessi, 1994; Murray et al., 1999). In South Pacific in contrast, very few studies (except the South Pacific Council PROCFish studies) involved quantitative descriptions and estimations of harvesting activities and related invertebrate catches and impacts on tropical reef flats, which is a prerequisite for any assessments of these key coastal resources.

Among the potential impacts of traditional and recreational harvesting (e.g. including decreases of catch densities, trampling-related degradation of habitats, changes of community composition

\* Corresponding author. Tel.: +687 26 07 23; fax: +687 26 43 26.  
E-mail address: [haizea.jimenez@ird.fr](mailto:haizea.jimenez@ird.fr) (H. Jimenez).

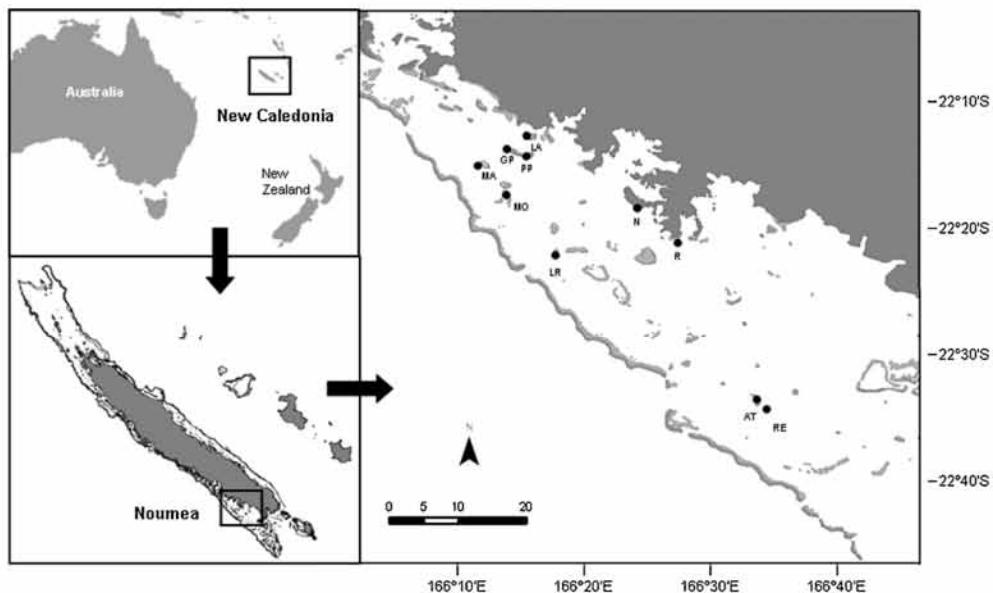


Fig. 1. Study area and sampling stations in New Caledonia, South Pacific. (●) coastal and islets reef flats stations.

via cascading effects), the modification of population size structure is one of the most documented (e.g. Branch, 1975; McLachlan and Lombard, 1981; Moreno et al., 1984; Castilla and Duran, 1985; Ortega, 1987; Lasiak, 1991; Pombo and Escofet, 1996; Kido and Murray, 2003; Sagarin et al., 2007). Harvesters generally tend to select the largest specimens available, resulting in size distributions artificially skewed towards small lengths in heavily exploited areas or during harvesting periods. Nevertheless, response magnitude is expected to vary as a function of species tolerance to harvesting pressure, which is mediated by contrasted species-specific ecological and biological characteristics.

In the South Pacific, impacts of traditional and recreational collecting of intertidal invertebrates (shellfish, crustaceans, holothurians) are poorly documented except for some popular species like arc and venus shells (see PROCFish annual reports on [www.spc.int](http://www.spc.int)). Molluscs were an important part of the coastal inhabitants diet in the past (Gifford and Shutler, 1956; Locard, 1986) and are still collected at low tide, as much for recreation as for their food value (Dalzell et al., 1996). While it is usually considered that harvesters tend to preferentially operate during very low "winter" tides and may collect a large number species, no quantitative data is available about harvesting patterns and levels, number of collected species, catch estimates or the related ecological impacts on the target species. This general trend is also observed in New Caledonia, a Melanesian South Pacific island. Considering that human exploitation would increase in urban areas in the years to come due to coastal development, it appeared necessary to quantify harvesting activities and related ecological impacts for the sustainable management of resources.

In this context, the primary objective of this study was to investigate the spatial and temporal trends of invertebrate harvesting activities (in terms of human frequentation, fishing pressure as well as traditional/recreational targeted species) in reef flats around Nouméa, the main urbanized area in New Caledonia. The second objective was to assess the effect of these practises on the population dynamics of the three main, local target species (the buried bivalves *Anadara scapha*, *Gafrarium tumidum* and *Modiolus auriculatus*) via a combined study of harvesters' catches and "in situ"

sampling surveys. In a context of growing coastal urbanization, the results from this pilot study constitute the first step towards a better knowledge and optimized management of these vulnerable, traditionally harvested resources.

## 2. Material and methods

### 2.1. Study site

The main island of New Caledonia (South Pacific) extends over 400 km and a very long coastline sheltered by a barrier reef 1600 km in length. This study focused Nouméa urbanized area (160,000 inhabitants in 2009) where invertebrate harvesting is essentially recreational (Baron and Clavier, 1992) (cf. Fig. 1). Ten main reef flat stations were selected close to the city in the expected most exploited reefs: two on the main island coast, eight on lagoonal islets (Table 1). These stations were contrasted in terms of harvesting pressure due to their accessibility (i.e. lagoon stations were only accessed by boat contrary to coastal stations) and their fishing grounds of varying size (i.e. from 5.8 to 55.8 ha). Reef flats are characterized by two main habitats. Soft, sandy habitats are dominated by seagrasses *Cymodocea serrulata* and *Halodule uninervis* usually associated with green and brown algae. Hard habitats are mostly constituted by rocky substrates (dead corals, boulders, debris) covered by sessile organisms (in particular live corals, encrusting algae, sponges). The area is subjected to moderate wave action and tides are semi-diurnal, with tidal amplitude generally lower than 0.7 m. Harvesting activities are known to mainly occur during daylight lowest tide heights (water level <0.3 m) from March to September, i.e. from the end of the summer to the beginning of the austral winter. Nevertheless the surveys were extended to water level heights <0.55 m to encompass all harvesting activities.

### 2.2. Human activities

Human frequentation and harvesting were estimated separately.

**Table 1**  
Characteristics and frequentation of the sampling stations in New Caledonia (South Pacific).

Station	Type of flat	Surface (ha)	Distance from Noumea center (km)	Observed mean ( $\pm SD$ ) and maximum number of visitors per day	Observed mean ( $\pm SD$ ) and maximum number of harvesters per day	Number of total observations
Ricaudy (R)	Coastal	55.78	4.40	16.37 $\pm$ 16.6; 135	9.08 $\pm$ 16.6; 96	106
Nouville (N)	Coastal	12.27	6.18	6.32 $\pm$ 8.6; 50	3.32 $\pm$ 4.2; 16	43
Rédiaka (RE)	Islet	24.18	29.99	4.30 $\pm$ 5.1; 18	0.20 $\pm$ 0.3; 2	10
Atire (AT)	Islet	15.43	29.00	2.70 $\pm$ 3.6; 22	0.65 $\pm$ 1.4; 7	20
Récif Larégnère (RL)	Islet	31.59	17.46	0.28 $\pm$ 0.4; 4	0.12 $\pm$ 0.2; 2	25
Mbo (MO)	Islet	41.75	23.78	2.92 $\pm$ 3.7; 22	0.40 $\pm$ 0.7; 5	25
Mba (MA)	Islet	5.80	26.62	2.08 $\pm$ 3.5; 14	0.15 $\pm$ 0.2; 1	13
Petit Pandanus (PP)	Islet	48.57	22.18	3.50 $\pm$ 4.3; 22	0.07 $\pm$ 0.1; 1	14
Grand Pandanus (GP)	Islet	49.10	23.16	13.31 $\pm$ 11.1; 33	0.50 $\pm$ 0.8; 4	16
Lange (LA)	Islet	38.82	22.56	13.40 $\pm$ 10.3; 37	0.60 $\pm$ 0.1; 3	15

Mean ( $\pm SD$ ) and maximum number of visitors vs. harvesters observed per day and per station, with the number of observation days for coastal and islets reef flats.

### 2.2.1. Human frequentation

Preliminary surveys highlighted that frequentation peaked ~90 min before and after low tide hour, for water levels below 0.55 m. The typical duration of a harvesting session was ~2 h, with no marked variations across seasons. For each surveyed reef, annual human frequentation was estimated between March 2008 and February 2009 during 125 days of observation using *in situ* direct eye-watching census of visitors and harvesters. Surveys were performed by different people simultaneously as often as possible. In each site, counts were performed at low tide hour when water levels were below 0.55 m, i.e. potentially a total of 40 days with a water level <0.3 m and 168 days with a water level between 0.3 m and 0.55 m (>0.3 m thereafter). Visitors (i.e. reef walkers who did not collect invertebrates) were easily distinguished from harvesters by the presence of a harvesting bag and by asking them for confirmation. The following information was also recorded: water height (<0.2 m, 0.2–0.3 m, >0.3 m), low tide hour (before or after 1 p.m.), type of day (week day, weekend, public holiday) and main weather conditions (sunny, cloudy, windy, rainy).

The correlation between the number of visitors and harvesters was tested using Pearson's correlation moment. Spatial frequentation patterns were investigated using 2-way nested ANOSIM (Clarke and Warwick, 1994) with location (random factor, 10 levels; see Table 1) nested in type of flat (fixed factor, 2 levels: coasts and islets) factors. Temporal trends were assessed by 4-factors PERMANOVA (Anderson, 2001) performed on the number of harvesters with respect to type of day (3 levels) orthogonal to water height (3 levels), weather conditions (4 levels) and the period of the day (2 levels). Afterwards, extrapolated values of annual human frequentation (both visitors and harvesters) were calculated using statistical inference formulas for *a posteriori* two-way stratification design with two areas (coast and islet) and tidal amplitude (water height <0.3 m or >0.3 m) strata (Bryant et al., 1960).

### 2.2.2. Harvesting

In addition, fisher-based interviews were performed to quantify harvesting pressure and to define the main invertebrate target species (e.g. Guillemot et al., 2009). During the 2008 harvesting season (from April to September), all harvesters present at low tide in the different areas were questioned (i.e. a total of 32 days of observation at 10 different stations). A 5 min questionnaire was submitted to each harvester (or group of harvesters using the same catch bag) referring to (1) preferred fishing conditions (including tide coefficients, weather, type of day, period), (2) harvesting frequency (including number of days per month and the extent of the harvesting season), and (3) general information (including socio-economics and ecological/biological knowledge of targeted species). For each harvester or group of harvesters, catch was described

*in situ* in terms of species composition (occurrence percentages), species weight (kg) and individual lengths (measured at the nearest millimetre with a manual calliper). The mean catch (kg) per fishing hour was calculated in coastal and islet areas and with respect to the observed water height (<0.3 or >0.3 m). Annual catches were then extrapolated from daily catch following this two-way stratification design and annual frequentation estimates. The correlations between (i) the number of visitors and harvesters, and (ii) the number of harvesters and catch level across the harvesting months were tested using Pearson's correlation moment. Temporal, between-months variations of median lengths (mm), occurrences (%) and catch (kg) of the three main exploited species were investigated using 1-way ANOVAs.

### 2.3. In situ sampling of clam populations

In the two coastal sites characterized by maximum frequentation, *in situ* density and size distribution of three main target invertebrate species were assessed from July 2008 to June 2009. Each month, 6 random 1 m<sup>2</sup> quadrats per site were laid in the soft-bottom habitats. On the delimited surface, sand was removed on the first 10 cm, shovelled and sieved on 1 mm mesh allowing combined sampling of juveniles and adults of the buried bivalves *Anadara scapha* (Linnaeus, 1758), *Gafrarium tumidum* (Röding, 1798), and *Modiolus auriculatus* (Krauss, 1848). Samples were immediately preserved in the field in 70% ethanol. In the laboratory, all individuals were identified to species and measured to the nearest millimetre with an electronic calliper. For each species, temporal variations of density and individual lengths between months and periods were investigated using 2-way ANOVAs. Lengths distributions for harvesting vs. non-harvesting periods were compared using non-parametric Kolmogorov-Smirnov tests.

## 3. Results

### 3.1. Human activities on reef flats

#### 3.1.1. Human frequentation

A total of 287 census records and 326 questionnaires were collected during the study, totaling 2674 persons counted and 1143 harvesters (or group of harvesters) interviewed. The spatial distribution of visitors showed strong between-site differences in terms of daily abundances, for both harvesters and walkers (Table 1). The maximal frequentation of 2.42 persons ha<sup>-1</sup> (135 visitors per day including 96 harvesters) was recorded at the coastal Ricaudy location, in contrast with the Récif Larégnère islet site where only 4 people maximum were observed accounting for 0.13 persons ha<sup>-1</sup>. The mean daily frequentation ranged from 0.1 to 10 and from 0

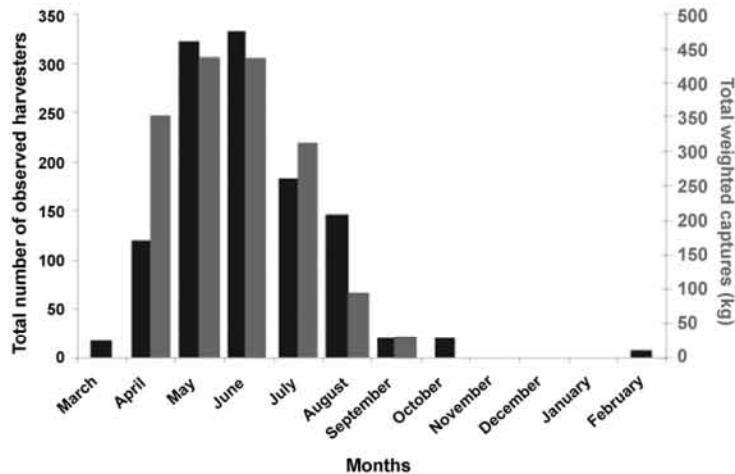


Fig. 2. Harvesting pressure between March 2008 and February 2009. Total number of observed harvesters and total weighted captures (kg).

to 15 individuals day<sup>-1</sup> for harvesters and walkers, respectively. Results emphasized that coastal flats (13.5 visitors day<sup>-1</sup> for an area of 68.05 ha) were significantly more (10 times) frequented than islets flats (4.8 persons day<sup>-1</sup> for an area of 255.24 ha), location effect being minor (2-way ANOSIM test,  $p < 0.05$ ). Daily numbers of harvesters and walkers were highly correlated, with number of walkers = 3.50 × number of harvesters (Pearson's test  $R = 0.87$ ,  $p < 0.001$ ). Subsequent analyses were therefore performed on the number of harvesters.

The number of harvesters was variable between months, peaking between April and August (Fig. 2): a maximum of 332 harvesters per month were recorded during this period, while they were 0–20 per month the rest of the year. In general, few harvesters were counted during week days characterized by rainy conditions and water heights >0.3 m occurring early in the morning. In contrast,

higher levels of frequentation were observed during holidays with afternoon water height <0.2 m (cf. Fig. 3). Analyses revealed that tide had a major, significant influence on the temporal frequentation patterns ( $\text{Pseudo-}F = 7.87$ ,  $p < 0.05$ , from Permanova results): when water height was below 0.3 m, the meteorological conditions, type of day or low tide hour did not affect the number of harvesters, for both coastal or islet flats. Interviews confirmed these results, as 95% of the harvesters questioned reported that their activity was restricted to the winter period with highest tidal range.

For the studied reef flats, extrapolations with respect to type of flats (coastal vs. islets) and water height (>0.3 m vs. <0.3 m) provided an overall estimate of  $9959 \pm 52$  visitors year<sup>-1</sup> (cf. Table 2). The annual frequentation was 2.5 times higher for coastal than for islets flats. The total number of harvesters was estimated to  $2586 \pm 32$  persons year<sup>-1</sup>, with 76% on coastal reef flats. Overall

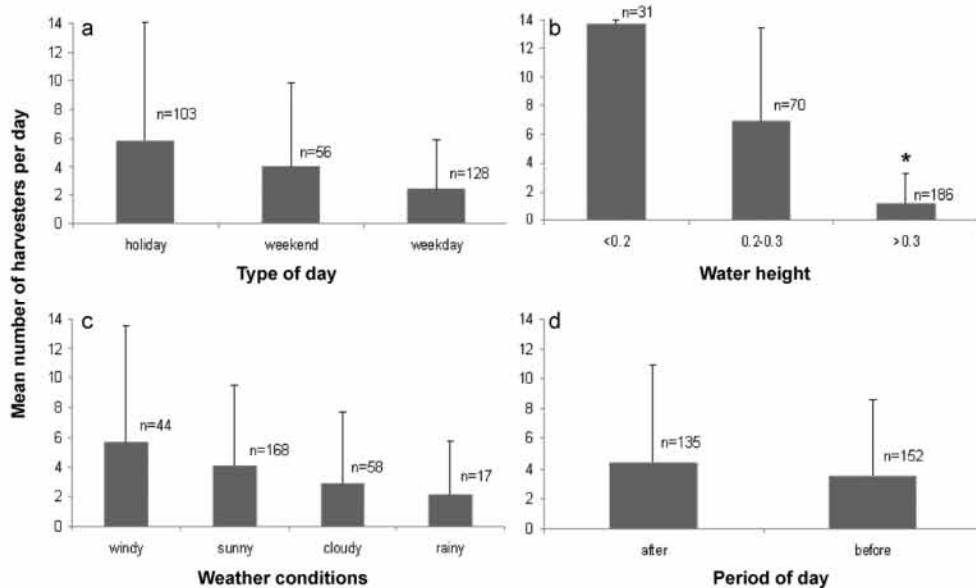


Fig. 3. Mean number of harvesters with respect to (a) type of day, (b) water height, (c) weather conditions and (d) period of the day.  $n$  = number of days of observation.  
\*Significant difference at  $p < 0.05$ .

**Table 2**  
Annual frequentation in the sampled stations, New Caledonia (South Pacific).

Strata 1	Strata 2	Number of sampled observations ( <i>n</i> )	Number of total observations ( <i>N</i> )	Visitors	Harvesters
Coastal	Coefficient <0.3	63	80	2158 ± 43	1235 ± 28
	Coefficient >0.3	86	336	1586 ± 24	742 ± 14
Islet	Coefficient <0.3	38	320	1229 ± 12	57 ± 1
	Coefficient >0.3	100	1344	4986 ± 11	557 ± 2
Total				9959 ± 52	2586 ± 32

Extrapolated estimates of numbers of visitors vs. harvesters per strata (coastal vs. islet, water height <0.3 m vs. >0.3 m) with confidence interval.

density estimates were 30 visitors vs. 8 harvesters per hectare, with much higher exploitation levels on coastal compared to islets reef flats (29 vs. 2.4 harvesters ha<sup>-1</sup>, respectively).

### 3.1.2. Catch level and composition

During spring low tides, the shellfish harvest from 1143 harvesters/group of harvesters was examined. There was a clear correlation between the number of harvesters and daily catches (Fig. 2,  $R=0.85$ ,  $p<0.05$ ) whatever the site, with catches peaking during May and June. More than 60 species were targeted, essentially molluscs (99.1% of occurrences and 98.9% of weights), followed by echinoderms (0.6% of occurrences and weights), cnidarians (0.2% of occurrences and weights) and crustaceans (0.1% of occurrences and 0.4% of weights). Ten of these species represented more than 88% and 86% of capture occurrences and weights, respectively (Fig. 4). From the latter, three species constituted ~50% and 51% of the captures occurrences and weights, respectively: there were the buried bivalves *A. scapha*, *G. tumidum* and *M. auriculatus*. The subsequent analyses focused on these three species in the two heavily exploited coastal stations.

Extrapolation gave an overall estimate of  $8.4 \pm 0.7$  t year<sup>-1</sup>, i.e. a mean daily capture of 3.25 kg day<sup>-1</sup> harvester<sup>-1</sup> for these species. Mean annual catch was 26 kg ha<sup>-1</sup>, with higher harvest rates in

coastal compared to islet reef flats (94.4 vs. 7.8 kg ha<sup>-1</sup>, respectively).

Numbers of harvesters and visitors during the harvesting season were highly correlated ( $R=0.96$ ,  $p<0.05$ ). The number of visitors constituted a relevant proxy of captures ( $R=0.82$ ,  $p<0.05$ ).

### 3.2. Influence of harvesting on main collected clam species

Harvesters clearly targeted the largest individuals from each species (Fig. 5). From the 1739 measured *A. scapha*, harvesters collected clams between 21 mm and 69 mm, in majority (75%) individuals over 44 mm. For *G. tumidum* ( $n=189$ ), size ranged from 19 mm to 40.0 mm, the majority (95%) being over 31 mm. For *M. auriculatus* ( $n=414$ ), sizes were between 21 mm and 66 mm, with the majority (78%) above 43 mm. Altogether, 76–96% of the harvested individuals belonged to the three or four largest size classes, whatever the month. In catches, average lengths remained stable across the harvesting period for these species (ANOVAs,  $p=0.06/0.107/0.120$  for *A. scapha*, *G. tumidum* and *M. auriculatus*, respectively). On the whole, the proportion of largest individuals in the catches remained stable except a slight decrease for *M. auriculatus* from June to August (Fig. 6a). Yet, the proportion of the three buried bivalves in the captures (in terms of both abun-

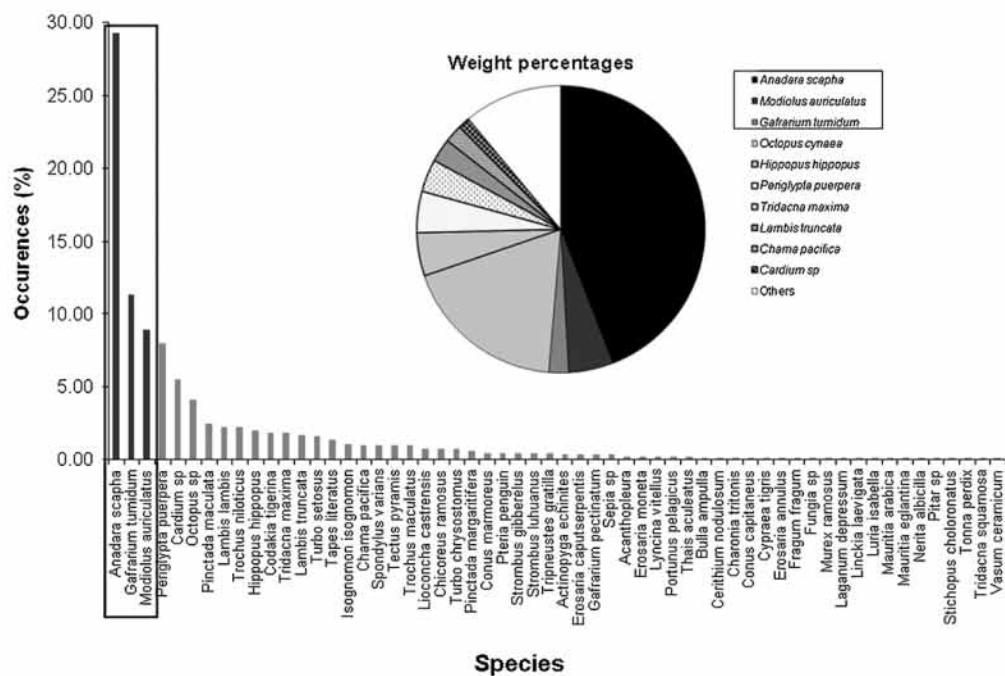


Fig. 4. Captures. Occurrence per species (%) and weight (% of total catch in kg).

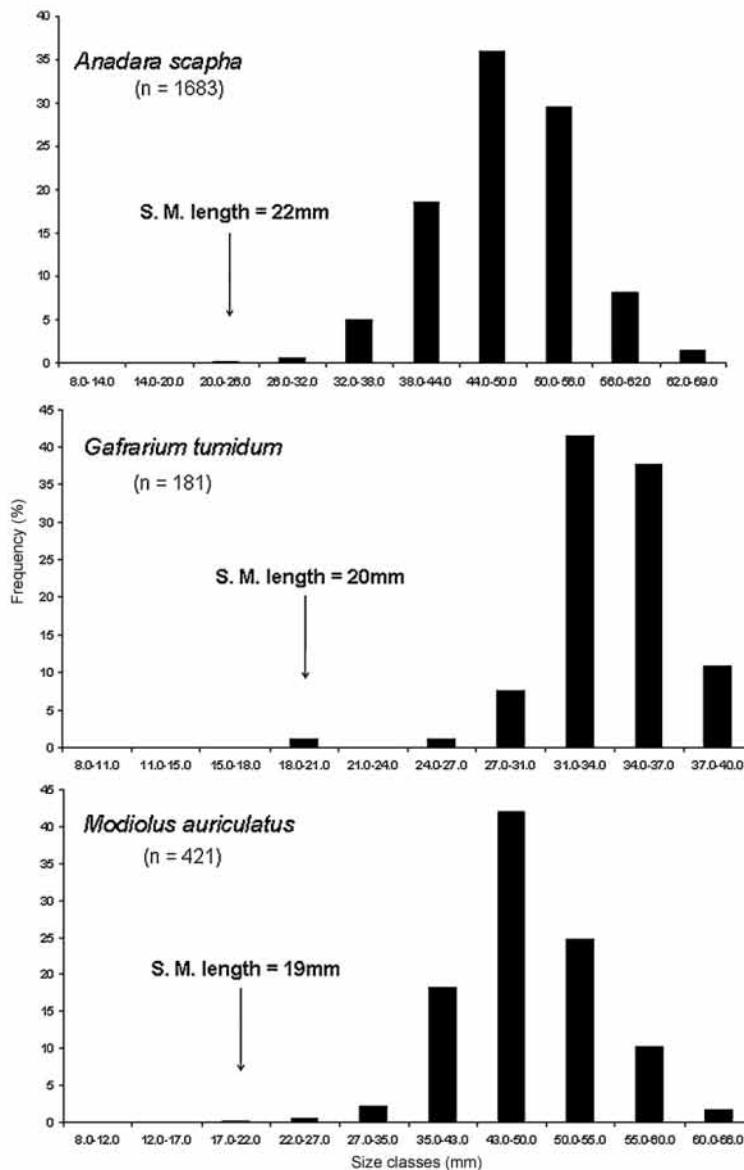


Fig. 5. Size distribution of the 3 main species in the catches. Frequency per size classes for *A. scapha*, *G. tumidum* and *M. auriculatus* from May to September 2008. SML = length at sexual maturity (mm).

dance and weight) decreased from May to August (Fig. 6b). The total catches (in kg) of *A. scapha* and *M. auriculatus* significantly decreased between the beginning and the end of harvesting period ( $F=4.001$ ,  $p<0.005$  and  $F=3.205$ ,  $p<0.05$ , respectively).

During *in situ* sampling, 419 individuals of *A. scapha*, 1109 of *G. tumidum* and 1182 of *M. auriculatus* were collected and individually measured. For the three species, the mean densities tended to increase during the non-harvesting period (from 35.00 to 41.50 individuals per  $12\text{ m}^2$  for *A. scapha*, from 98.50 to 105.83 individuals for *G. tumidum* and from 82.00 to 107.67 individuals for *M. auriculatus*) but results remained below the levels of statistical significance (Table 3). Sizes ranged from 8 mm to 60 mm for *A. scapha*, from 8 mm to 40 mm for *G. tumidum* and from 8 mm to 66 mm for *M. auriculatus*. Mean sizes were significantly higher during the

non-harvesting period for *G. tumidum* and *M. auriculatus* (ANOVAs,  $p<0.05/0.01$ , respectively, cf. Table 3). In the same way, the largest individuals (>38.60/26.02/37.79 mm for *A. scapha*, *G. tumidum* and *M. auriculatus*, respectively) were more abundant, with strong significant differences in size structures between the two periods (Kolmogorov-Smirnov test,  $p<0.05/0.01/0.001$ , cf. Table 4).

#### 4. Discussion

##### 4.1. Human frequentation and activities on reef flats

Recreational exploitation is becoming a major and recurrent source of disturbance for the coastal assemblages along the highly

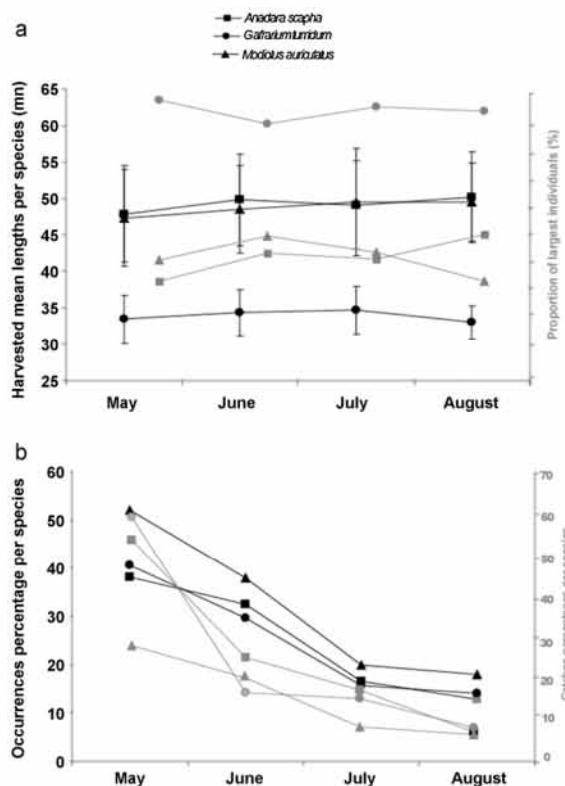


Fig. 6. Monthly variations of shell lengths for *A. scapha*, *G. tumidum* and *M. auriculatus* in captures during the exploitation period. (a) Mean lengths (in mm) and proportion of largest individuals (in %). (b) Occurrences per species (in %) and weights (%).

populated coasts of several Pacific islands (Dalzell et al., 1996). In New Caledonian study case, results highlighted marked spatial differences in terms of frequentation between islets and coastal reef flats, the latter with the highest human impacts. As confirmed by

the interviews, this was mainly a question of accessibility: coastal reef flats are very close to the city and readily accessible while islets reef flats require the use of a boat. Nevertheless, the same temporal tendencies occurred for both type of flats and revealed that human exploitation was not primarily dependent on the climatic seasons, in contradiction with other parts of the world (e.g. Airoldi et al., 2005; deBoer and Longamane, 1996; Kyle et al., 1997). The major determinant here was the tidal amplitude, and harvesters actively collected reef resources during spring tides only, i.e. during winter months in New Caledonia. This marked influence of tide range was also reported in other studies (e.g. Kingsford et al., 1991; Lasiak, 1997; Addessi, 1994; Rius and Cabral, 2004); the rest of the year, the harvesting pressure could be considered negligible. Additionally, we found no relationship between the density of harvesters at small temporal scales with time of day, state of the tide or day of the week, in contradiction with observations in other parts of the world (Addessi, 1994; Ambrose and Smith, 2004; Keough et al., 1993; Kingsford et al., 1991; Lasiak, 1997; Rius and Cabral, 2004; Underwood and Kennelly, 1990). The numbers of visitors and harvesters were highly correlated, with the same spatio-temporal trends suggesting that walking on reef flats was similarly dependent upon tidal range. In fact, the number of harvesters could be considered a good predictor of the global frequentation. In a monitoring perspective of human activities, these results suggest that observations on reef flats could be reduced to the winter period (April–August) and extrapolated from harvesters' observations.

From our estimates of almost 10,000 people visiting the reef flats in one year, about one quarter practised invertebrate harvesting. These results are hardly comparable with previous studies because of the scarcity of quantitative data (e.g. the lack of references to the sampled areas), particularly in the Pacific. Nevertheless, while the annual frequentation seems low compared to places like California or Oleron island (23,000/50,000 persons year<sup>-1</sup>, see Table 5), daily frequentation (13.5 persons day<sup>-1</sup> and 4.8 persons day<sup>-1</sup> on coastal and islets flats, respectively) is of the same order of magnitude as in Italia (15 people day<sup>-1</sup>) or California (14 people day<sup>-1</sup>). Nevertheless, these data have to be taken with caution due to the lack of reference to any area sampled and so to the impossibility of standardization.

Few estimates of invertebrate harvesting rates are available for the South Pacific region (Dalzell et al., 1996). Richard (1983) reported a catch rate of 50 kg ha<sup>-1</sup> in the subsistence diets of

Table 3  
Influence of harvesting periods on the density and sizes of the bivalves *A. scapha*, *G. tumidum* and *M. auriculatus*.

Species	Variable	Harvesting period	Non-harvesting period	F value
<i>A. scapha</i>	Density	42.0 ± 4.8	44.8 ± 12.4	0.640 NS
	Length	34.7 ± 10.4	35.1 ± 11.9	0.091 NS
<i>G. tumidum</i>	Density	94.8 ± 17.8	105.7 ± 36.8	0.163 NS
	Length	21.29 ± 7.7	22.67 ± 7.5	<b>6.996*</b>
<i>M. auriculatus</i>	Density	79.2 ± 35.4	131.2 ± 111.8	0.721 NS
	Length	37.9 ± 7.3	42.5 ± 6.9	<b>66.20**</b>

Results from ANOVAs; mean density and size (±SD) for harvesting vs. non-harvesting periods from "in situ" sampling. F values and probability (significant values in bold).

Table 4  
Comparison of size distribution of *A. scapha*, *G. tumidum* and *M. auriculatus* during harvested and non-harvested period from *in situ* sampling.

Species	Size	N (harvesting period)	N (non-harvesting period)	p-value
<i>A. scapha</i>	All	209	210	0.09 NS
	Largest	56	63	<b>0.05*</b>
<i>G. tumidum</i>	All	347	762	<0.001***
	Largest	91	224	<0.01**
<i>M. auriculatus</i>	All	395	787	<0.001***
	Largest	194	250	>0.001***

Results of Kolmogorov-Smirnov tests for all size classes vs. largest (i.e. harvested) size classes. Significant values in bold.

**Table 5**

Comparisons of human frequentation and the harvesting pressure on invertebrate resources in the literature.

Study area	Human frequentation (number of persons)	Harvesting pressure	Reference
California, United States	14 persons day <sup>-1</sup>	NA	Addessi (1994)
California, United States	23,000 persons year <sup>-1</sup>	NA	Ambrose and Smith (2004)
Ravena, Italia	15 persons year <sup>-1</sup>	NA	Airoldi et al. (2005)
Oleron island, France	50,000 persons year <sup>-1</sup>	NA	IODDE (2008)
New South Wales, Australia	23 km <sup>-1</sup>	NA	Kingsford et al. (1991)
Transkei, South Africa	NA	5500 kg km <sup>-1</sup> year <sup>-1</sup>	Siegfried et al. (1985)
New South Wales, Australia	NA	4.5 harvesters km <sup>-1</sup>	Underwood (1993)
Transkei, South Africa	NA	4.1 harvesters km <sup>-1</sup>	Lasiak (1997)
Las Cruces, Chile	NA	6000 kg km <sup>-1</sup> year <sup>-1</sup>	Duran et al. (1987)
Maputoland, South Africa	NA	11.2 kg harvester <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup>	Kyle et al. (1997)
Transkei, South Africa	NA	5572 kg km <sup>-1</sup> year <sup>-1</sup>	Hockey et al. (1988)
Saco, Mozambique	NA	8.7 kg ha <sup>-1</sup> year <sup>-1</sup>	deBoer and Prins (2002)
Cabo Roso, Portugal	NA	2.2 harvesters day <sup>-1</sup>	Rius and Cabral (2004)
Tagus, Portugal	NA	0.2 harvesters ha <sup>-1</sup>	Dias et al. (2008)
French Polynesia, South Pacific	NA	50 kg ha <sup>-1</sup>	Richard (1983)
Nauru, South Pacific	NA	1 kg ha <sup>-1</sup>	Dalzell and Deba (1994)
New Caledonia, South Pacific	9952 persons year <sup>-1</sup>	2586 harvesters year <sup>-1</sup>	This study
	30 persons ha <sup>-1</sup>	8.4 t year <sup>-1</sup>	
		8 harvesters ha <sup>-1</sup>	

French Polynesia. Dalzell and Deba (1994) reported 1 kg ha<sup>-1</sup> in Nauru. Our values (26 kg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) fall within the same range, but are very low compared to other parts of the world like Transkei (550 kg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) or Chile (600 kg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>). As emphasized by frequentation data, the (easily accessible) coastal flats were much more exploited than the islet flats (94.4 kg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> vs. 7.84 kg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>, respectively). These contrasted patterns in terms of human frequentation and harvesting pressure may therefore have practical implications in terms of spatial management initiatives in the New Caledonian context. Strong correlations were found between frequentation (total numbers of visitors and/or harvesters) and the invertebrate catch (total biomass) during the harvesting period. Keeping in mind that they will require further testing at larger (country/region) scale, our results suggested that frequentation could be considered a relevant, quantitative proxy of harvesting pressure for reef flats in the region.

#### 4.2. Recreational harvesting of invertebrates

Invertebrates are the most valuable inshore resources for export markets in the South Pacific islands and represent a significant fraction of the total reef harvest (Dalzell et al., 1996), but invertebrate fisheries is still often overlooked (Adams and Dalzell, 1994). Our results emphasized that recreational invertebrate gathering in New Caledonia was restricted to a 5-months winter harvesting season corresponding to the lowest tides (<0.3 m). During this period, harvesters tended to collect a full range of available edible invertebrates, without targeting particular species: most of them had very low occurrence in the catches (<1%) and underlined the opportunistic choice of species by traditional harvesters. Captures appeared therefore strongly diversified with more than 60 species gathered. This was consistent with data from Dalzell et al. (1996) reporting more than 50 invertebrate species traditionally collected in Tonga, Palau, Papua New Guinea, Fiji and Guam. This species diversity is high in comparison with temperate regions, where harvesters usually collect about 10 species (e.g. Kingsford et al., 1991; Addessi, 1994; Kyle et al., 1997 and Airoldi et al., 2005). Results confirmed that a significant biomass fraction was extracted from our two, small exploited reef areas:  $8.4 \pm 0.7$  t year<sup>-1</sup> for the considered period. Yet, additional data would be required to investigate long-term (e.g. between years) variability of the catches and therefore evaluate the magnitude and recurrence of this human-induced disturbance for the reef invertebrate populations.

Harvesters clearly targeted the largest individuals, either due to their higher detectability or through a voluntary choice, as already reported in marine habitats (Fenberg and Roy, 2008). This was true for the whole harvesting period, with no detectable reduction of the individual sizes for the three main harvested bivalve species. However, the occurrence of *A. scapha*, *G. tumidum* and *M. auriculatus* in the catches progressively decreased, suggesting a change in the natural populations due to the reduction of the availability of the largest individuals.

#### 4.3. Harvesting impact on clam populations

Depending on the harvesting levels and species-specific tolerance, removing a given fraction of the population during a limited period of the year may have variable consequences for the target species and/or the reef assemblage. *In situ* sampling did not reveal significant density variations of the 3 main target species despite decreasing trends after the harvesting period. This may partly result from methodological issues (e.g. high small spatial scale variability occurring between the sampled quadrats), making it difficult to relevantly quantify harvesting impacts on clam populations. As a consequence, density was not considered a good descriptor of harvesting disturbance for the considered species. Yet, sampling allowed the capture of a large range of lengths, from juveniles to adults. The largest sizes were reported during the non-harvesting period (November and September), with significant decreases for two of the three species after the winter period (8.67% for *G. tumidum*, 10.7% for *M. auriculatus*) – i.e. of the same order of magnitude but slightly lower than the 10–20% decrease reported in the literature for some exploited species (e.g. Moreno et al., 1984; Hockey and Bosman, 1986; Ortega, 1987). *In situ* results also highlighted marked alterations of population size structures, with a marked decrease of the large specimens during the exploitation period which is consistent with catch results. Unlike density, size could be considered a relevant indicator of harvesting effects. For future studies, it would be necessary to include shell size measures as well as the density as already reported for *trochus* shells in Vanuatu (Dumas et al., 2010).

Sizes targeted by harvesters correspond to mature adults for the three species: *A. scapha* is considered mature at a length of 22 mm, *G. tumidum* at a length of 20 mm (from Baron, 1992) and *M. auriculatus* at 19 mm (from Bourdelin, 1994). Considering that 70% of individuals were harvested at lengths over 44.62 mm, 29.49 mm

and 42.59 mm, respectively, a significant fraction of the reproductive population still remained unexploited. Harvesting-related disturbance mostly impacted the largest size classes, which constituted slightly 3% of the population biomass and a minor part of the reproductive adults. This suggests that harvesting may not necessarily have drastic, irreversible impacts on the dynamics of these populations as it was first expected. In this case, the 7-months non-harvesting period is likely to constitute a key period where the target species may recover and reconstitute in terms of biomass and sizes. It was not always the case; in Kiribati and Fiji for example arc shell overexploitation harvesting has lead to a general depletion of arc shells (Tawake et al., 2001). The next step to confirm this hypothesis would be to assess the temporal variations of biomass and size structures of these species in unexploited (e.g. MPA) sites, in order to discern the relative contributions of collecting activities vs. natural variations.

This pilot study constitutes a first step towards the recognition of the impact of recreational invertebrate harvesting on reef flats. Used integrative approach combining simultaneous study of captures and "in situ" sampling can be used as an example to be tested on other Pacific islands confronted to high harvesting pressure like Kiribati or Fiji, and this during a limited period (from April to August). The results demonstrated that density is not a relevant indicator of harvesting impacts on invertebrate populations in opposition to length, which largest individuals are affected only, and that extrapolations from harvesters' catches can be made to estimate human pressure on reef flats. Likewise, a better knowledge of the type, magnitude and variability of this human disturbance is urgently needed to develop and optimize the management of invertebrate resources in the South Pacific, in a context of growing industrialisation.

#### Acknowledgments

We extend our gratitude to people who participated in fisher interviews (L. Apithy, M. Boulari, E. Pouahili, R. Bernard, C. Reverse, J. Baly and C. Peignon). We would like to thank N. Guillermot for helpful advices on statistical inference. This study was supported by PAMPA (MEEDDM) and GAIUS research programs and a PhD grant from the Basque Government.

#### References

- Adams, T.J., Dalzell, P.J., 1994. Artisanal Fishing. Paper presented at the East-West Center Workshop on Marine Biodiversity Issues in the Pacific Islands University of Hawaii, 14p.
- Addessi, L., 1994. Human disturbance and long-term changes on a rocky intertidal community. *Ecological Applications* 4 (4), 786–797.
- Airoldi, L., Bacchiochi, F., Cagliola, C., Bulleri, F., Abbiati, M., 2005. Impact of recreational harvesting on assemblages in artificial rocky habitats. *Marine Ecology Progress Series* 299, 55–66.
- Ambrose, R.F., Smith, J., 2004. Restoring rocky intertidal habitats in Santa Monica Bay. Report to Santa Monica Bay Restoration Commission, 116p.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26, 32–46.
- Baron, J., Clavier, J., 1992. Effects of environmental factors on the distribution of the edible bivalves *Atacodea striata*, *Gaffarium tumidum* and *Anadara scapha* on the coast of New Caledonia (SW Pacific). *Aquatic Living Resources* 5, 107–114.
- Baron, L., 1992. Bivalves d'intérêt économique et peuplements benthiques associés sur les substrats meubles intertidaux de Nouvelle-Calédonie. PhD Thesis, Université d'Aix Marseille II, 301p.
- Bourdeline, F., 1994. Biologie et écophysiologie de deux populations de *Modiolus auriculatus* Krauss (Mytilidae) de Tahiti: application à l'étude des pollutions chimiques de milieux lagonaires. PhD Thesis, Université française du Pacifique, 212p.
- Branch, G.M., 1975. Notes on the ecology of *Patella concolor* and *Celana capensis*, and the effect of human consumption on limpet populations. *African Zoology* 10, 75–85.
- Bryant, E.C., Hartley, H.O., Jessen, R.J., 1960. Design and estimation in two-way stratification. *Journal of American Statistical Association* 55 (289), 105–124.
- Castilla, J.C., Duran, L.R., 1985. Human exclusion from the rocky intertidal zone of central Chile: the effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda). *Oikos* 45 (3), 391–399.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 1994. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. Natural Environment Research Council, UK.
- Dalzell, P., Adams, T.J.H., Polunin, N.V.C., 1996. Coastal fisheries in the pacific islands. *Oceanography and Marine Biology* 34, 395–531.
- Dalzell, P., Debaq, A., 1994. Coastal fisheries production on Nauru. Inshore Fisheries Research Project. Unpublished Country Assignment Report, South Pacific Commission, Noumea.
- deBoer, W.F., Longamane, F.A., 1996. The exploitation of intertidal food resources in Inhaca bay, Mozambique, by shorebirds and humans. *Biological Conservation* 78, 295–303.
- deBoer, W.F., Prins, H.H.T., 2002. Human exploitation and benthic community structure on a tropical intertidal reef flat. *Journal of Sea Research* 48, 225–240.
- Defeo, O., Alava, A., 1995. Effects of human activities on long-term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* 123, 73–82.
- Dias, M.P., Peste, F., Granadeiro, J.P., Palmeirim, J.M., 2008. Does traditional shellfishing affect foraging by waders? The case of the Tagus estuary (Portugal). *Oecologia* 33, 188–196.
- Dumas, P., Jimenez, H., Léopold, M., Petro, G., Jimmy, R., 2010. Effectiveness of village-based marine reserves on reef invertebrates in Emau. *Vanuatu Environmental Conservation* 37 (3), 364–372.
- Duran, L.R., Castilla, J.C., Oliva, D., 1987. Intensity of human predation on rocky shores at Las Cruces in Central Chile. *Environmental Conservation* 14, 143–149.
- Dye, A.H., Lasiak, T.A., Gabula, S., 1997. Recovery and recruitment of the brown mussel, *Perna perna* (L.), in Transkei: implications for management. *South African Journal of Zoology* 32 (4), 118–123.
- Fenberg, P.B., Roy, K., 2008. Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? *Molecular Ecology* 17, 209–220.
- Foale, S., Cohen, P., Januchowski-Hartley, S., Wenger, A., Macintyre, M., 2010. Tenure and taboos: origins and implications for fisheries in the Pacific. *Fish and Fisheries*. doi:10.1111/j.1467-2979.2010.00395.x.
- Gifford, E.W., Shutler, D., 1956. Archaeological excavations in New Caledonia. *Anthropology Review*, University California Press 18, 148.
- Guillemot, N., Léopold, M., Cufi, M., Chabanet, P., 2009. Characterization and management of informal fisheries confronted with socio-economic changes in New Caledonia (South Pacific). *Fisheries Research* 98, 51–61.
- Hockey, P.A.R., 1988. Exploitation of intertidal invertebrates in Transkei and Ciskei. In: Branch, G.M., Schackleton, L.Y. (Eds.), *South African National Scientific Programmes Report*, 15, pp. 13–15.
- Hockey, P.A.R., Bosman, A.L., Siegfried, W.R., 1988. Patterns and correlates of shellfish exploitation by coastal people in Transkei: an enigma of protein production. *The Journal of Applied Ecology* 25 (1), 353–363.
- Hockey, P.A.R., Bosman, A.L., 1986. Man as intertidal predator in Transkei: disturbance, community convergence and management of a natural food resource. *Oikos* 46, 3–14.
- Keough, M.J., Quinn, G.P., King, A., 1993. Correlations between human collecting and intertidal mollusc populations on rocky shores. *Conservation Biology* 7 (2), 378–390.
- Kido, J.S., Murray, S.N., 2003. Variation in owl limpet *Lottia gigantea* population structures, growth rates, and gonadal production on southern California rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 257, 111–124.
- Kinch, J., 2003. Marine molluscs use among the women of Brooker Island, Louisiade Archipelago, Papua New Guinea. *SPC Women in Fisheries Information Bulletin* 13, 5–15.
- Kingsford, M.J., Underwood, A.J., Kennelly, S.J., 1991. Humans as predators on rocky reefs in New South Wales, Australia. *Marine Ecology Progress Series* 72, 1–14.
- Kyle, R., Pearson, B., Fielding, P., Robertson, W.D., Birnie, S.L., 1997. Subsistence shellfish harvesting in the Maputaland Marine Reserve in Northern KwaZulu-Natal, South Africa: rocky shore organisms. *Biological Conservation* 82, 183–192.
- IODDE, 2008. La pêche à pied récréative sur Marennes-Oléron. Rapport de diagnostic 2008. Technical Report, 65p.
- Lasiak, T., 1991. Is there evidence of overexploitation of mussel beds stocks on the Transkei coast? *South African Journal of Marine Science* 10, 299–302.
- Lasiak, T.A., 1993. The shellfish-gathering practices of indigenous coastal people in Transkei: patterns, preferences and perceptions. *South African Journal of Ethnology* 16, 115–120.
- Lasiak, T.A., 1997. Temporal and spatial variations in the pattern of shoreline utilization in a region subject to subsistence exploitation. *Environmental Studies* 33, 31–46.
- Locard, A., 1986. Notice ethnographique sur les Mollusques utilisés en Nouvelle Calédonie et dans les îles avoisinantes. Imp. Pitrat ainé, A. Rey Successeur, Paris, p. 50.
- Malm, T., 1999. Shell age economics: marine gathering in the kingdom of Tonga, Polynesia. *Lund Monographs in Social Anthropology* 8, 430.
- McLachlan, A., Lombard, H.W., 1981. Growth and production in exploited and unexploited populations of a rocky shore gastropod, *Turbo sarmaticus*. *Veliger* 23 (3), 221–229.
- Moreno, C.A., 2001. Community patterns generated by human harvesting on Chilean shores: a review. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 11 (1), 19–30.
- Moreno, C.A., Sutherland, J.P., Jara, F.H., 1984. Man as predator in the intertidal zone of southern Chile. *Oikos* 41, 155–160.
- Murray, S.N., Denis, T.G., Kido, J.S., Smith, J.R., 1999. Human visitation and the frequency and potential effects of collecting on rocky intertidal populations in southern California marine reserves. *CalCOFI Reports* 40, 100–106.

## Chapitre II : Effets de la pêche sur la structure et le fonctionnement des assemblages d'invertébrés benthiques des platiers

---

- Ortega, S., 1987. The effect of human predation on the size distribution of *Siphonaria gigas* (Mollusca: Pulmonata) on the Pacific coast of Costa Rica. *Veliger* 29, 251–255.
- Pombo, O.A., Escofet, A., 1996. Effect of exploitation of the limpet *Lottia gigantea*: a field study in Baja California (Mexico) and California (USA). *Pacific Science* 50, 393–403.
- Richard, G., 1983. Importance de la production malacologique dans les écosystèmes marins de Polynésie Française. *Journal de la Société de Océanistes* 39, 77–87.
- Rius, M., Cabral, H.N., 2004. Human harvesting of *Mytilus galloprovincialis* Lamarck 1819, on the central coast of Portugal. *Scientia Marina* 68, 545–551.
- Sagarin, R.D., Ambrose, R.F., Becker, B.J., Engle, J.M., Kido, J., Lee, S.F., Miner, C.M., et al., 2007. Ecological impacts on the limpet *Lottia gigantea* populations: human pressure over a broad scale on island and mainland intertidal zones. *Marine Biology* 150, 399–413.
- Siegfried, D.R., 1988. Shellfish: food for potentates and peasants. *South African Journal of Wildlife* 42, 33–38.
- Siegfried, W.R., Hockey, P.A.R., Branch, G.M., 1994. The exploitation of intertidal and subtidal biotic resources of rocky shores in Chile and South Africa—an overview. In: Siegfried, W.R. (Ed.), *Rocky Shores: Exploitation in Chile and South Africa*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 1–15.
- Siegfried, W.R., Hockey, P.A.R., Crowe, A.A., 1985. Exploitation and conservation of brown mussel stocks by coastal people of Transkei. *Environmental Conservation* 12, 303–307.
- Swadling, P., 1976. Central province shellfish resources and their utilization in the prehistoric past of Papua New Guinea. *The Veliger* 19, 293–302.
- Tawake, A., Parks, J., Radikedike, P., Aalbersberg, B., Vuki, V., Salafsky, N., 2001. Harvesting clams and data: involving local communities in implementing and monitoring a marine protected area. A case study from Fiji. *Conservation Biology in Practice* 2 (4), 32–35.
- Underwood, A.J., 1993. Exploitation of species on the rocky coast of New South Wales (Australia) and options for its Management. *Ocean and Coastal Management* 20, 41–62.
- Underwood, A.J., Kennelly, S.J., 1990. Pilot studies for designs of surveys of human disturbance of intertidal habitats in New South Wales. *Australian Journal of Marine Freshwater Resources* 41, 165–173.
- Volman, T.P., 1978. Early archaeological evidence for shellfish collecting. *Science* 201, 911–913.

## **II. 2. Effets de la pêche sur les assemblages d'invertébrés benthiques**

La pêche peut agir à la fois sur la structure des assemblages et le fonctionnement de l'écosystème (Underwood 1991). Elle influence directement les populations d'espèces exploitées, et indirectement l'ensemble de la communauté par le biais d'« effets en cascade » et du piétinement de l'habitat. De nombreuses études se sont intéressées à l'effet de la pêche sur les ressources d'invertébrés essentiellement en Amérique du sud (par exemple Moreno et al. 1984, Castilla et Duran 1985, Duran et al. 1987, Ortega 1987, Pombo et Escofet 1996, Brazeiro et Defeo 1999) et en Afrique du sud (par exemple Hockey et Bosman 1986, Branch et Moreno 1994, Siegfried et al. 1994, Lasiak et Field 1995, Dye et al. 1997). Les hypothèses recensées dans la littérature (cf. introduction section 2.3.) ont été testées sur le jeu de données des assemblages d'invertébrés des platiers de Nouvelle-Calédonie et ont fait l'objet d'une publication (article A<sub>4</sub>) soumise à la revue *Biological Conservation*.

L'intensité des effets observés sur la structure des populations est modulée par les stratégies biologiques des espèces et leur sensibilité, définie par leurs traits d'histoire de vie. Déterminant les capacités de résistance et de résilience des populations naturelles, ces traits jouent un rôle majeur sur la vulnérabilité des espèces face à l'exploitation (Thomas 2001, Polunin et Graham 2003, Orensanz et al. 2004). Ils sont regroupés sous le concept de diversité fonctionnelle, qui se réfère à la valeur des traits fonctionnels des organismes dans un écosystème donné (Diaz et Cabido 2001). La diversité fonctionnelle semble être un paramètre particulièrement adapté à l'évaluation des changements de communautés benthiques face à une perturbation (Warwick et Clarke 2001), notamment en milieu corallien (Bellwood et al. 2004). Des études récentes ont montré l'intérêt des approches de diversité fonctionnelle par rapport aux métriques de diversités habituelles se basant sur le nombre d'espèces et d'individus (Bremner et al. 2003, Mistri et Munari 2008). En effet, face à une perturbation, la

composition de la communauté benthique peut changer en favorisant le développement de nouvelles espèces. Dans ce cas, l'indice de diversité de Shannon par exemple reste constant si le nombre d'espèce est maintenu, mais les fonctions au sein des assemblages peuvent être modifiées car les espèces ont changé (exemple issu de Warwick et al. 2002).

De nombreuses approches ont été proposées pour évaluer le fonctionnement des assemblages benthiques. Il s'agit par exemple de l'analyse des groupes trophiques (dénombrement de taxons voir Roth et Wilson 1998, Desrosiers et al. 2000), l'analyse des groupes fonctionnels (Mancinelli et al. 1998, Bonsdorff et Pearson 1999, Padilla et Allen 2000, Pearson 2001) et l'utilisation d'indices intégrateurs comme les indices biotiques (Borja et al. 2000), les indices écologiques (Orfanidis et al. 2003) et les indices de qualité écofonctionnelle (Fano et al. 2003). L'analyse des traits biologiques (Biological Trait Analysis, BTA) introduite par Statzner et al. (1994) pour l'étude des assemblages des eaux douces est actuellement de plus en plus utilisée pour les assemblages d'invertébrés marins (exemple Bremner et al. 2006a, 2006b). Elle se base sur des données des traits d'histoire de vie, des caractéristiques morphologiques et comportementales des espèces qui reflètent leur fonction écologique. Il s'agit de définir des traits comme indicateurs du fonctionnement de l'écosystème (Diaz et Cabido 2001) et d'examiner l'occurrence de ces traits fonctionnels dans les assemblages (Bremner 2008). Cette approche prometteuse peut être appliquée à des groupes taxonomiques différents (Doledec et Statzner 1994) et sur des gradients géographiques étendus (Charvet et al. 2000, Statzner et al. 2001). Ces traits d'histoire de vie permettent de classer les espèces dans des groupes selon leur fonction, les effets sur l'écosystème ou la réponse à une perturbation environnementale (Diaz et Cabido 1997). Ils permettent de calculer des indices de diversité fonctionnelle pour des sites contrastés en termes de perturbations d'origine anthropique telles que la pollution ou la pêche. En effet à travers la connaissance des relations entre les traits fonctionnels, les espèces et leur

environnement, on peut générer des outils d'aide à la gestion et à la conservation (Bremner 2008). Ces aspects de diversité fonctionnelle et d'analyse de traits d'histoire de vie sont traités dans l'article A<sub>5</sub> en cours de rédaction : Jimenez H., Dumas P., Ferraris J. (in prep.). Assessing harvesting effects on tropical invertebrate assemblages by Biological Traits Analyses (BTA).



## Article A<sub>4</sub>

### **Effets de la pêche et conservation des assemblages d'invertébrés tropicaux sur les récifs et herbiers de Nouvelle-Calédonie**

H. Jimenez, P. Dumas, L. Bigot, J. Ferraris

Soumis à *Biological Conservation*

---

Cet article est une valorisation des résultats obtenus à l'issue du traitement des données de l'ensemble des campagnes d'échantillonnage. L'objectif était de tester les effets attendus de la pêche sur les communautés d'invertébrés en fonction des habitats considérés, et de déterminer l'efficacité des aires marines protégées comme outil de gestion de ces ressources.

#### Résumé

L'exploitation humaine des invertébrés marins est connue pour affecter les espèces pêchées ainsi que l'ensemble de la communauté en milieu tempéré. Malgré l'importance des ressources d'invertébrés dans les îles du Pacifique, peu d'études se sont intéressées aux effets de la pêche à pied sur les communautés tropicales et l'efficacité des AMP sur la conservation de ces ressources vulnérables. Cet article explore les impacts de la pêche récréative et des outils de gestion sur les invertébrés des récifs et herbiers en Nouvelle-Calédonie (Pacifique sud) en comparant les communautés des zones non-AMP et AMP. Un certain nombre d'hypothèses ont été testées; réduction de la densité, biomasse, diversité et taille moyennes, altération de la structure des communautés par augmentation d'espèces opportunistes de petite taille dans les zones non-AMP en comparaison avec les AMP. L'échantillonnage a été réalisé avec une méthode standard de carottage et tamisage sur les herbiers et par comptage visuel le long de transects pour les invertébrés récifaux. Un total de 371 espèces ont été recensées, 174 sur les herbiers et 254 sur les récifs, dont 57 espèces communes. Sur les récifs tous les paramètres répondent négativement à la pêche ; les AMP semblent protéger efficacement les ressources récifales. Au contraire, aucune relation claire entre la pêche et les invertébrés n'a pu être mise en évidence pour les herbiers. L'absence de fort impact de la pêche sur les herbiers a été essentiellement attribuée au fort ratio production/biomasse et aux habitudes de vie du benthos sédimentaire tropical. Cependant, pour les deux habitats les zones AMP ont été identifiées comme non perturbées et les zones non-AMP comme modérément perturbées suggérant que la cohésion globale de la communauté est plus importante que les effets sur les espèces cibles. Ces résultats aboutissent à des recommandations de conservation en fonction de l'habitat pour les environnements tropicaux peu connus.

#### Mots clés

Pêche récréative, ressource marine, récif corallien, herbier, conservation, AMP.



## **Harvesting effects and tropical invertebrates conservation on reef and seagrass assemblages in New Caledonia**

H. Jimenez, P. Dumas, L. Bigot and J. Ferraris

### **Abstract**

Human exploitation of marine invertebrates is known to alter collected species as well as whole community on temperate areas. Despite the importance of invertebrate resources in Pacific islands, little literature has specifically addressed the effects of harvesting on tropical communities and the effectiveness of MPAs on these vulnerable resources conservation. This paper investigated the impacts of recreational harvesting and management tools on reef and seagrass invertebrates in New Caledonia (South Pacific) by comparing communities in non-MPA and MPA areas. A number of hypotheses were tested; reduction of density, biomass, diversity and mean lengths, alteration of community structure with an increase of small-sized and opportunistic species in non-MPA areas comparing to MPAs. Sampling was done using a standard core method by sieving on seagrass and by visual account along belt transects for reef invertebrates. A total of 371 species were recorded, 174 on seagrass and 254 on reefs, with 57 common species. On reefs almost all parameters responded negatively to harvesting; MPAs efficiently protect reef resources. In contrast, no clear relationship between harvesting and seagrass invertebrates was found. The absence of large exploitation impact on seagrass was essentially attributed to the high production/biomass ratio and the life-habits of tropical sedimentary benthos. Nevertheless, on both habitats MPA areas were identified as undisturbed and non-MPAs as moderately disturbed suggesting that the global cohesion of the community is more important than effects on target species. These results supplied some habitat-dependent recommendations about conservation and management issues on tropical poorly known environments.

**Key words:** Recreative fishery, marine resource, coral reef, seagrass, conservation, MPA.



## 1. Introduction

Nowadays, most marine ecological studies concern “non-pristine” habitats, i.e. that have been subjected to various kinds of human interferences. Although human disturbance is not recent, it increased in intensity over the recent decades, disrupting the functioning of ecosystems and acting as a major threat to coastal communities (Suchanek, 1994; Fraschetti et al., 2001; Jackson et al., 2001). Among anthropogenic activities, invertebrate harvesting during low tides is considered as an important cause of disturbance to intertidal communities (Moreno et al., 1984; Castilla and Duran, 1985; Duran and Castilla, 1989; Keough et al., 1993; Rius et al., 2006). Informal gathering of invertebrates has been practised by coastal inhabitants for centuries (e.g. Swadling, 1976; Hockey, 1988; Siegfried et al., 1994; Griffiths and Branch, 1997; Castilla, 1999) and still remain in their life habits, especially in most Pacific islands where invertebrates can represent a large part of the local consumption and/or cash income (Dalzell et al., 1996; Kinch, 2003).

The effects of collecting on the intertidal resources have been described in a number of studies, principally from South America (e.g. Moreno et al., 1984; Castilla and Duran, 1985; Oliva and Castilla, 1986; Duran et al., 1987; Ortega, 1987; Godoy and Moreno, 1989; Defeo and Alava, 1995; Pombo and Escofet, 1996; Brazeiro and Defeo, 1999), South Africa (e.g. Branch, 1975; Siegfried et al., 1985; Hockey and Bosman, 1986; Lasiak, 1993; Branch and Moreno, 1994; Wynberg and Branch, 1994; Lasiak and Field, 1995; Dye et al., 1997; Griffiths and Branch, 1997), Australia (Catterall and Poiner, 1987; Underwood and Kennelly, 1990; Keough and Quinn, 1991; Kingsford et al., 1991; Sharpe and Keough, 1998) and more recently in Portugal (Rius and Cabral, 2004) and California (e.g. Murray et al., 1999; Smith et al., 2008). Nevertheless, few literature deals with invertebrate harvesting activity and its

associated effects on the tropical benthic communities (Newton et al., 1993; DeBoer and Prins, 2002a, 2002b; Rius et al; 2006).

Like most Pacific islands, New Caledonia withstands rising fishing pressure, with intertidal shores close to the urban areas (reef, seagrass flats) increasingly subjected to recreative and subsistence harvesting (Jimenez et al., 2010; 2011). This situation provides a relevant opportunity to address the effects of invertebrate harvesting in tropical, contrasted reef habitats. In this paper, we compared areas subjected to distinct fishing pressure (from no invertebrate to heavy invertebrate gathering) to investigate the responses of tropical benthic assemblages with respect to the following hypotheses and scenarios:

- Lower density of exploited species, total density and total biomass

Density decrease of exploited species, generally up to 90%, has been reported as a significant effect of exploitation (Castilla and Duran, 1985; Siegfried et al., 1985; Oliva and Castilla, 1986; Ortega, 1987; Castilla and Bustamante, 1989; Fairweather, 1990; Keough et al., 1993; Griffiths and Branch, 1997; Roy et al., 2003). Prey population size decline also involves a decrease of total density and biomass (Wynberg and Branch, 1994; Lasiak and Field, 1995; Griffiths and Branch, 1997; Deboer and Prins, 2002a).

- Decrease in species diversity

Species diversity may also be affected (Hockey and Bosman, 1986; Fairweather, 1990), as some authors reported a decrease in species richness and taxonomic distinctness due to the exploitation (Duran and Castilla, 1989; Wynberg and Branch, 1994; Dye, 1998).

- Smaller average size for target species

The human preference for collecting larger individuals is correlated to changes in size distribution (Branch, 1975; McLachlan and Lombard, 1981; Ghazanshani et al., 1983; Ortega, 1987; Lasiak, 1991; Pombo and Escofet, 1996; Kido and Murray, 2003; Sagarin et al., 2007). A 10-20% decrease is generally reported by authors (Moreno et al., 1984; Hockey and Bosman, 1986; Ortega, 1987).

- Higher abundance of species with relatively low biomass

Cascading effects may lead to a disruption of the balance between species having different life strategies. Disturbed (i.e. exploited) communities usually tend to be dominated by rapidly growing, ‘opportunistic’ species (r-selected) compared to undisturbed areas (e.g. MPAs) dominated by slow-growing, large-sized ‘conservative’ species (K-selected) with low density (Lasiak and Field, 1995; Deboer and Prins, 2002a).

- Higher degree of variability among samples

Disturbance may alter the variability of invertebrate assemblages, through changes in the population structure of individual species or to changes in the succession of species (Chapman et al., 1995). This may result in an increase of the dissimilarity among samples in exploited areas (Warwick and Clarke, 1993).

Implications of obtained results for tropical invertebrate conservation and MPA management tools efficiency would be discussed.

## 2. Material and methods

### 2.1. Study site and sampling design

This study was carried out in New Caledonia, a large island located in the southwest Pacific ( $166^{\circ}$  E,  $22^{\circ}$  S). New Caledonia is characterized by a large lagoon covering an area of 19 000 km<sup>2</sup>, with numerous patch, islets and fringing reefs. Climate is subtropical to temperate with a warm and wet period from mid-November to mid-April (called “summer”), and a cool and dry period from mid-May to mid-September (called “winter”) (Météo France, 2007). Coastal and islet reef flats have been subjected to human exploitation for centuries and fishing pressure increased in the recent decades due to the growing urbanisation around Nouméa city (Figure 1). To conserve the local biodiversity and to sustainably manage marine resources, several protected areas were implemented in the 1990s. These MPAs are mainly located in the southwest lagoon around Nouméa (cf. Figure 1). In this area, intertidal reef flats cover 13% of the area, where invertebrate collecting activity is essentially recreative and non-commercial (Baron and Clavier, 1992).

Eight coastal and islet intertidal stations were selected in the southwest lagoon around Nouméa (see Figure 1 and Table 1); four of them were areas targeted by invertebrate harvesters (non-MPAs) while the other four were closed to fishing (MPAs). For non-MPAs, the annual harvesting pressure was estimated by visual censuses and interviews of harvesters (see Jimenez et al., 2011) (Table 1). All stations were subjected to semi-diurnal tides with maximum amplitude of 1.8m and oriented in front of a general hydrodynamic flow (from southwest to northeast). Two contrasted reef flat habitats were considered from the land to the sea, i.e. soft (sand/seagrass dominated) and hard (reef) bottom habitats, with different harvested species (Jimenez et al., 2011). They were characterized using a photographic-based method allowing quantitative estimation of different benthic categories percentage covers (see Dumas et al., 2009). Soft-bottom habitat was dominated by seagrasses species *Cymodocea*

*serrulata* and *Halodule uninervis* (~62%), green algae (*Halimeda spp.*, *Ulva spp.*, *Codium spp.*) and brown algae (*Padina sp.*, *Sargassum spp.*, *Turbinaria ornata*). Algae represented ~22% of community composition and sand ~16%. Hard-bottom habitat was mainly composed of dead corals, boulders or rubbles (~82%) with encrusting algae (~13%), living corals (~4%) and sponges (~1%) (from Jimenez et al., 2010).

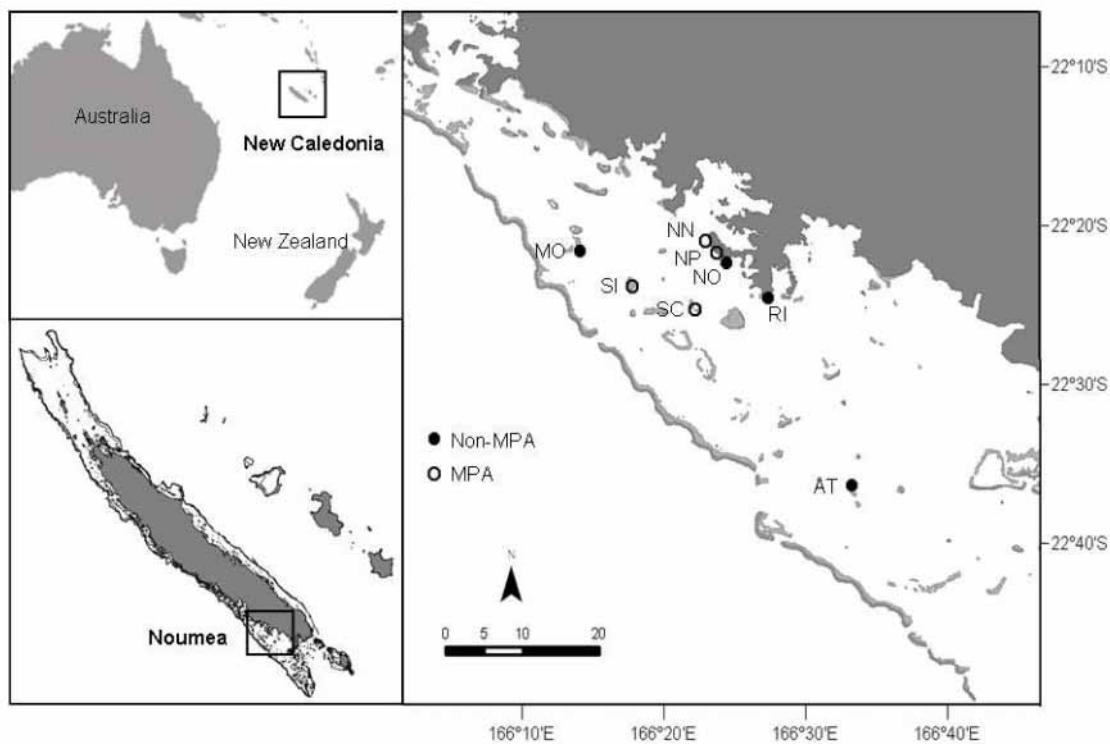


Figure 1. Map showing the position of eight sampling stations located around Nouméa town in New Caledonia.

Coastal (RI, NO, NP, NN) and islets (AT, SI, SC, MO) flats are shown with both MPA (●) and non-MPAs (○).

Table 1. Characteristics of sampled stations in New Caledonia.  
Habitat, type of flat, status and implementation year for MPAs, harvesting pressure per station.

Station	Habitat	Type of flat	Status (implementation year)	Harvesting pressure (number of harversters.Ha <sup>-1</sup> )
RI		Coastal	non-MPA	
NO		Coastal	non-MPA	29
NP		Coastal	MPA (1998)	
NN	Hard-bottom	Coastal	MPA (1998)	0
AT	Reef	Islet	non-MPA	
MO		Islet	non-MPA	2.4
SC		Islet	MPA (1989)	
SI		Islet	MPA (1994)	0
RI		Coastal	non-MPA	
NO	Soft-bottom	Coastal	non-MPA	29
NP	Seagrass	Coastal	MPA (1998)	
NN		Coastal	MPA (1998)	0

## 2.2. Invertebrates sampling

Field studies were conducted over 2 years (2008-2009 and 2009-2010) in winter (July-August) and summer (February-March), during 12 successive days for each period. Five replicates per period and per station were randomly selected in the field, accounting for a total of 80 samples (2 years\*2 seasons\*4 stations\*5 replicates) for seagrass and 160 samples (2 years\*2 seasons\*8 stations\*5 replicates) for the reef habitat. Intertidal macrofauna and megafauna assemblages (excluding nematodes, bryozoans, flatworms and nemerteans) were sampled during low tides when invertebrates were the most accessible. According to studied habitat, different sampling techniques were used (for details see Jimenez et al., 2010):

- (1) Seagrass macrofauna was sampled by removing sand from 0.1m<sup>2</sup> circular grabs pushed 30cm deep and by sieving on a 1mm round mesh, immediately fixed in 5% formalin and conserved in plastic bags.
- (2) Reef fauna was sampled by visual census and collecting along belt transects of 20\*2m. All mobile and sessile epibenthic invertebrates (megafauna >1cm) were collected and later conserved frozen in plastic bags.

Then sorting and identifications were performed in the laboratory under a binocular microscope; individuals were conserved in 70% alcohol. All specimens were identified to the lowest possible taxonomic level, which in 80% of cases was at species level. Molluscs being the most target species, there were measured to the nearest millimetre with an electronic calliper. Then, biomass (AFDW) was assessed for each taxa by drying (100°C for 24 h) and ashing (450°C for 5 h). We obtained the following biological variables: density, biomasses and diversity indexes per station, lengths per species and per station for molluscs and species composition per sample.

### 2.3. Data analysis

Benthic invertebrate communities were described by univariate and multivariate analyses. First of all, each community (reef and seagrass) was characterized by the total number of taxa and phyla. In the same way, mean density, mean biomass, species richness, Pielou's evenness, Shannon-Wiener diversity index ( $H'$ ), taxonomic diversity ( $\Delta$ ) and taxonomic distinctness ( $\Delta^*$ ) (Clarke and Warwick, 1999) were calculated per station and per habitat.

Following this general description, differences between MPA and non-MPA communities were tested with analysis of variance (ANOVA) performed on density, biomass and diversity per habitat and for target vs. non-target species. In the same way, differences in mean lengths of main target molluscs and some non-target species were tested using 1-way ANOVA test. Community structure was then analysed using multivariate methods. A 2-D ordination of the stations based upon faunal variables was performed using non-linear multi-dimensional scaling (nMDS) for a) all stations together (reef + seagrass); and b) reef vs. seagrass stations. The adequacy of the spatial representation was assessed using the stress value, considered relevant when  $< 0.20$  (see (Clarke and Warwick, 1994). Differences in community composition between non-MPA vs. MPA areas were tested with (multivariate) analysis of similarity (ANOSIM). Associated R-statistic value provided the degree of separation of stations and p-value the significativity of the difference. Subsequently, the contribution of species to between-group similarity was assessed using the SIMPER (similarity percentages) procedure (Clarke and Warwick, 1994). Dispersion values within MPA and non-MPA stations were also calculated with PERMDISP (PERmutational Multivariate analysis of DISPersion) procedure, a distance-based test for homogeneity of multivariate dispersion. This analysis tested the heterogeneity of stations within MPA vs. non-MPA areas. Finally, changes in community structure between MPA and non MPAs were compared using

abundance/biomass (ABC) plots and the associated W statistic (Dauer et al., 1993; Warwick and Clarke, 1993) was calculated.

All data analyses were performed using STATISTICA v.6 and PRIMER packages (Clarke and Gorley, 2006).

### **3. Results**

#### **3.1. Benthic survey**

Overall, almost 25 000 individuals belonging to 371 taxa were recorded during the present study: 4 707 individuals belonging to 174 taxa on the seagrass stations, 20 253 individuals belonging to 254 taxa on the reef stations. 57 species were common to both habitats (see Appendix A). On reefs, molluscs were dominant both in terms of number of taxa (150) and relative importance (50% of total abundance and 55% of total biomass) (Figure 2). The other dominant phyla were crustaceans (68 taxa, 6.1% and 26%), echinoderms (42 taxa, 12.2% and 18%), and annelids plus cnidarians (17 taxa, 1.6% and 1%). On seagrass, three phyla were dominant; molluscs (72, 31.7% of abundances and 70.3% of biomasses), followed by polychaetes (45, 23.9% and 13.3%) and echinoderms (25 taxa, 23.6% and 7.6%), then crustaceans (34 taxa, 8.6% and 5.6 %) and other taxa including cnidarians, sponges and sipunculids (1 taxa, 8.6% and 3.2%). In these communities, 32 species on reefs and 30 species on seagrass were targeted by fishers (cf. Appendix A). These species constituted a minor part of the total community in terms of abundance: 16% and 9% on reefs and seagrass, respectively. On the contrary, they accounted for a high fraction of the biomass: 52% and 64% of total dry weights respectively.

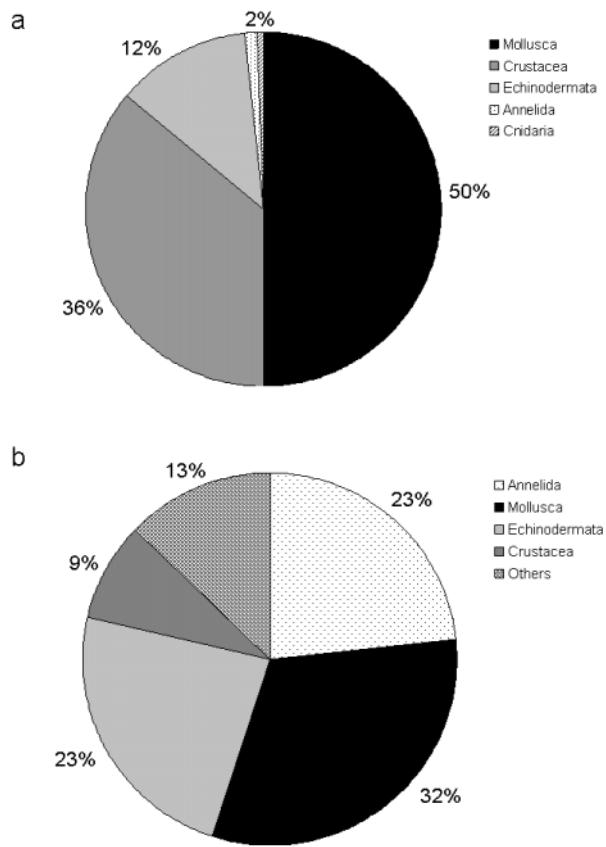


Figure 2. Community composition (abundance percentages per phyla for a) reef and b) seagrass invertebrate communities.

Table 2. Benthic invertebrate assemblage attributes per station and per habitat.  
 Mean density ( $\pm$  SD), mean biomass ( $\pm$  SD), species richness, Pielou's evenness and Shannon-Wiener ( $\log_e$ ) indexes, taxonomic diversity and distinctness per station.  
 Density and biomass for 40m<sup>2</sup> on reefs and for 0.1m<sup>2</sup> on seagrass are given.

Station	Density	Biomass	Species richness	Evenness	Shannon-Wiener	Taxonomic diversity	Taxonomic distinctness
RI	132.15 $\pm$ 90.23	6918.13 $\pm$ 5862.98	26	0.70	3.38	81.68	88.92
NO	52.72 $\pm$ 27.82	7822.56 $\pm$ 5619.39	27	0.71	3.33	80.59	89.92
NP	99.67 $\pm$ 33.20	5635.09 $\pm$ 3328.59	16	0.48	2.08	66.12	93.22
NN	144.96 $\pm$ 27.94	10461.51 $\pm$ 9045.62	18	0.43	1.96	66.79	94.08
AT	139.1 $\pm$ 45.21	9928.16 $\pm$ 7700.61	29	0.77	3.71	79.01	92.59
MO	156.6 $\pm$ 55.48	11278.72 $\pm$ 9736.49	25	0.68	3.29	75.09	83.74
SC	192.95 $\pm$ 99.44	16523.15 $\pm$ 15321.77	33	0.74	3.82	85.06	88.50
SI	186.35 $\pm$ 56.98	20192.02 $\pm$ 18569.23	32	0.73	3.72	81.04	85.43
RI	131.6 $\pm$ 53.72	2677.08 $\pm$ 2482.70	28	0.70	3.44	87.79	93.69
NO	45.75 $\pm$ 13.00	760.27 $\pm$ 754.78	24	0.79	3.57	87.64	92.88
NP	38.60 $\pm$ 15.30	913.07 $\pm$ 900.84	24	0.85	3.81	87.07	89.98
NN	38.73 $\pm$ 12.21	1052.74 $\pm$ 977.66	24	0.86	3.85	85.63	88.22

### **3.2. Invertebrate community structure**

Community analyses revealed strong differences between stations (Table 2); for reefs density, biomass and diversity indexes were generally higher on islets (e.g. 4.8 individuals.m<sup>-2</sup>, 413g.m<sup>-2</sup> and 33 species for SC station) compared to coastal flats (e.g. 1.3 individuals.m<sup>-2</sup>, 195g.m<sup>-2</sup> and 27 species for NO station). For seagrass, RI station exhibited extreme high abundance and biomass values compared to the other coastal stations.

Looking at differences between MPA and non-MPA areas, results highlighted contrasted, habitat-specific effects.

The recorded variables emphasized significant differences in abundance, biomass and diversity between MPA and non-MPA stations whatever the status of the species (target or non-target), but with opposed trends (Table 3). For reefs, density and biomass were significantly higher in MPAs, but no significant effect was detected for species richness. For seagrass, non-MPA assemblages exhibited higher density and diversity, but no significant difference for biomass.

For molluscs, harvested species were generally larger in reef MPAs, with a 5–60 % increase in mean length (e.g. *Hippopus hippopus*, *Tridacna maxima*, *Trochus niloticus* and *Turbo chrysostomus*) (cf. Table 4). Most of the low-represented species did not exhibit differences (e.g. *Astrea rhodostoma*, *Chama pacifica*, *Thais tuberosa*). Only one target species (*Lambis truncata*) showed the opposite. On the contrary, MPA effects were not detected for non-target species (including the dominant *Arca avellana* and *Barbatia amygdalumstotum*), with similar lengths observed in MPA and non-MPA stations. Effects were less evident in seagrass habitats, with most target species showing no differences in length except for buried bivalves *Codakia tigerina* and *Gafrarium tumidum*, ~30% larger in harvested stations.

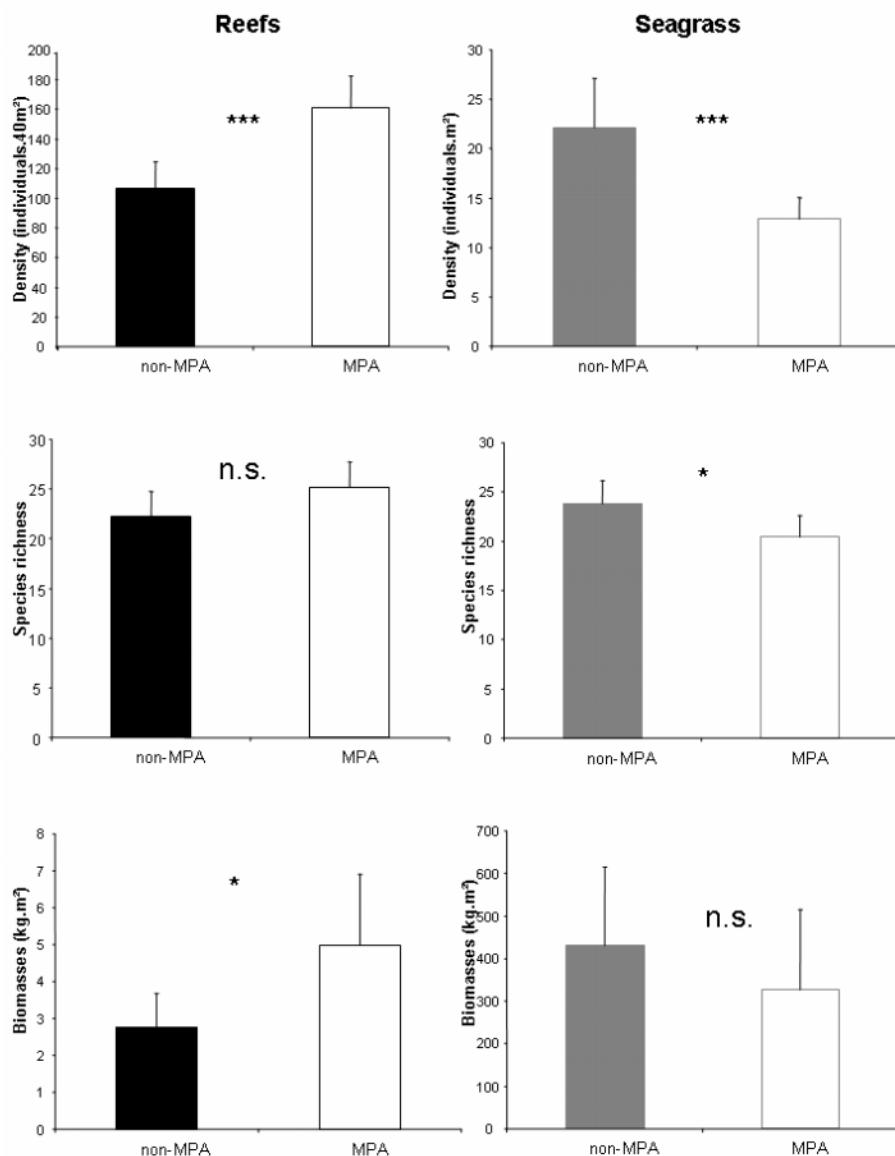


Figure 3. Invertebrate community per habitat. Mean density ( $\pm \text{SD}$ ), species richness and biomasses on reefs and seagrass are shown.

Significant differences; \*  $p\text{-value}<0.05$ , \*\*\*  $p\text{-value}<0.001$ , n.s.: non significant.

Table 3. Influence of harvesting on the abundance, biomass, and diversity of target (T) and non-target (NT) species on reef and seagrass habitats. Results from ANOVAs; F values and probability (significant values in bold).

Habitat	Species	Abundance	Biomass	Diversity
Reef	T	<b>F=9.790 ***</b>	<b>F=7.59 *</b>	<b>F=9.41 *</b>
	NT	<b>F=3.76 ***</b>	F=0.524 ns	<b>F=2.52 *</b>
Seagrass	T	<b>F=23.27 **</b>	<b>F=3.23 *</b>	<b>F=5.37 *</b>
	NT	<b>F=19.46 ***</b>	F=3.43 ns	<b>F=12.37 ***</b>

Table 4. Influence of harvesting on target (T) and non-target (NT) species. Results from ANOVAs; mean sizes ( $\pm$ SD) on MPA and non-MPA locations per species and per habitat. The number of individuals (n) and F values and probability (significant values in bold).

Habitat	Species	Status	n	MPA locations	non-MPA locations	F-value
Reef	<i>Astrea rhodostoma</i>	T	10	27.30 $\pm$ 2.7	26.18 $\pm$ 4.5	F=2.692 ns
	<i>Astrea stellare</i>	T	57	31.31 $\pm$ 7.9	25.20 $\pm$ 11.4	<b>F=4.338 *</b>
	<i>Bursa granularis</i>	T	66	29.41 $\pm$ 5.1	24.76 $\pm$ 6.3	<b>F=43.04 ***</b>
	<i>Chama pacifica</i>	T	53	18.08 $\pm$ 4.3	18.37 $\pm$ 3.5	F=2.692 ns
	<i>Cryptoplax larvaeformis</i>	T	7	79.21 $\pm$ 16.7	50.62 $\pm$ 14.0	<b>F=1.769 *</b>
	<i>Monetaria annulus</i>	T	542	20.87 $\pm$ 2.1	18.90 $\pm$ 1.8	<b>F=145.6 ***</b>
	<i>Hippopus hippopus</i>	T	7	273.71 $\pm$ 190.6	107.12 $\pm$ 70.0	<b>F=4.005 *</b>
	<i>Isognomon sulcata</i>	T	8	53.06 $\pm$ 3.3	39.11 $\pm$ 14.7	<b>F=4.003 *</b>
	<i>Lambis truncata</i>	T	19	61.65 $\pm$ 28.1	118.35 $\pm$ 27.5	<b>F=15.36 *</b>
	<i>Nerita albicilla</i>	T	237	23.74 $\pm$ 4.9	19.76 $\pm$ 3.9	<b>F=8.47 *</b>
	<i>Spondylus varians</i>	T	45	24.46 $\pm$ 7.3	19.03 $\pm$ 8.7	F=0.482 ns
	<i>Tridacna maxima</i>	T	13	86.40 $\pm$ 15.2	61.8 $\pm$ 9.67	<b>F=1.89 *</b>
	<i>Trochus niloticus</i>	T	284	41.89 $\pm$ 8.6	36.53 $\pm$ 11.72	<b>F=4.374 *</b>
	<i>Turbo chrysostomus</i>	T	272	31.82 $\pm$ 8.3	29.11 $\pm$ 9.3	<b>F=4.902 *</b>
	<i>Turbo setosus</i>	T	33	38.35 $\pm$ 13.7	30.55 $\pm$ 9.9	<b>F=2.69 *</b>
	<i>Vasum turbinellus</i>	T	58	53.25 $\pm$ 10.3	43.91 $\pm$ 14.3	<b>F=13.54 ***</b>
	<i>Thais tuberosa</i>	T	31	39.23 $\pm$ 9.7	35.29 $\pm$ 5.32	F=1.175 ns
	<i>Arca avellana</i>	NT	330	11.81 $\pm$ 2.7	12.57 $\pm$ 3.1	F=0.822 ns
	<i>Barbatia amygdalumstotum</i>	NT	2189	17.05 $\pm$ 5.2	18.20 $\pm$ 6.3	F=2.692 ns
	<i>Cardita variegata</i>	NT	197	14.58 $\pm$ 13.1	17.26 $\pm$ 3.6	F=0.172 ns
	<i>Conus ebraeus</i>	NT	46	31.52 $\pm$ 2.6	31.12 $\pm$ 7.2	F=0.063 ns
	<i>Drupa ricinus</i>	NT	62	20.30 $\pm$ 1.6	19.31 $\pm$ 1.6	F=1.749 ns
	<i>Drupella rugosa</i>	NT	118	26.68 $\pm$ 3.4	27.72 $\pm$ 3.4	F=0.101 ns
	<i>Drupella cornus</i>	NT	22	17.17 $\pm$ 6.5	17.36 $\pm$ 4.8	F=0.070 ns
	<i>Trochus maculatus</i>	NT	32	18.18 $\pm$ 7.0	20.95 $\pm$ 6.4	F=1.253 ns
Seagrass	<i>Anadara scapha</i>	T	133	27.28 $\pm$ 4.1	26.02 $\pm$ 14.3	F=0.253 ns
	<i>Codakia tigerina</i>	T	123	14.15 $\pm$ 8.2	24.10 $\pm$ 15.6	<b>F=6.60 *</b>
	<i>Gastrarium tumidum</i>	T	220	12.24 $\pm$ 6.7	18.13 $\pm$ 9.2	<b>F=11.47 **</b>
	<i>Modiolus auriculatus</i>	T	68	31.94 $\pm$ 12.7	29.73 $\pm$ 8.8	F=0.629 ns
	<i>Modiolus micropterus</i>	T	18	25.18 $\pm$ 14.8	23.25 $\pm$ 6.9	F=0.217 ns
	<i>Periglypta puerpera</i>	T	5	62.15 $\pm$ 1.2	59.40 $\pm$ 5.2	F=0.114 ns
	<i>Pinctada maculata</i>	T	13	43.50 $\pm$ 1.6	38.74 $\pm$ 18.4	F=0.062 ns
	<i>Vasticardium flavum</i>	T	30	13.16 $\pm$ 4.8	21.16 $\pm$ 11.32	F=3.584 ns
	<i>Tapes literatus</i>	T	3	47.14 $\pm$ 5.3	50.90 $\pm$ 9.8	F=3.916 ns
	<i>Anodontia omissa</i>	NT	53	8.26 $\pm$ 4.7	7.26 $\pm$ 3.3	F=0.720 ns
	<i>Abra tenuis</i>	NT	82	8.27 $\pm$ 1.8	7.34 $\pm$ 2.0	F=3.856 ns
	<i>Nassarius gaudiosus</i>	NT	159	12.37 $\pm$ 4.4	15.68 $\pm$ 3.6	<b>F=14.35 **</b>
	<i>Phasianella variegata</i>	NT	91	15.78 $\pm$ 1.2	15.69 $\pm$ 2.0	F=0.042 ns
	<i>Pyrene versicolor</i>	NT	26	14.51 $\pm$ 3.6	15.80 $\pm$ 3.3	F=0.739 ns

### **3.3. Invertebrate community composition**

In terms of community composition, reef and seagrass communities showed similar trends.

Invertebrate benthic communities were clearly different between reefs and seagrass habitats (see MDS Figure 4a and ANOSIM test  $R=0.72$ ,  $p\text{-value}<0.001$ ). On reefs, stations showed an evident separation between islets and coastal flats, as well as between MPA and non-MPA stations (Figure 4b). Tests revealed a significant effects of status (ANOSIM,  $R=0.515$ ,  $p\text{-value}<0.001$ ) and flat (ANOSIM,  $R=0.368$ ,  $p\text{-value}<0.001$ ). From the nineteen species which contributed to  $\sim 30\%$  of the dissimilarity, only four target species were responsible of 20% of this difference (see Table 5). On seagrass, MPA and non-MPA assemblages appeared also highly different (Figure 4c, ANOSIM,  $R = 0.33$ ,  $p<0.001$ ). From the thirteen species accounting for  $\sim 30\%$  of the dissimilarity, only three were harvested species explaining 30% of this difference. However, dispersion values within MPA were always smaller ( $54.92\pm 0.82$  on reefs and  $47.58\pm 0.81$  on seagrass) than within non-MPA stations ( $58.51\pm 0.58$  on reefs and  $50.80\pm 1.07$  on seagrass) as revealed by PERMDISP tests ( $F=12.89$   $p\text{-perm}=0.003$  on reefs;  $F=4.81$ ,  $p\text{-perm}=0.033$  on seagrass).

The ABC plots revealed similar results in both habitats (Figure 5). In MPA locations, abundance curves remained below the biomass curve, a disposition characteristic of large-sized (K-selected) taxa dominated community. In non-MPA locations however, these two curves crossed reflecting the dominance of small-sized taxa (r-selected species). Moreover, W index was positive in MPA areas and slightly negative in non-MPAs which - according to the designations of Warwick (1986) - would categorize MPA communities as “undisturbed” while non-MPA communities may be “moderately disturbed”.

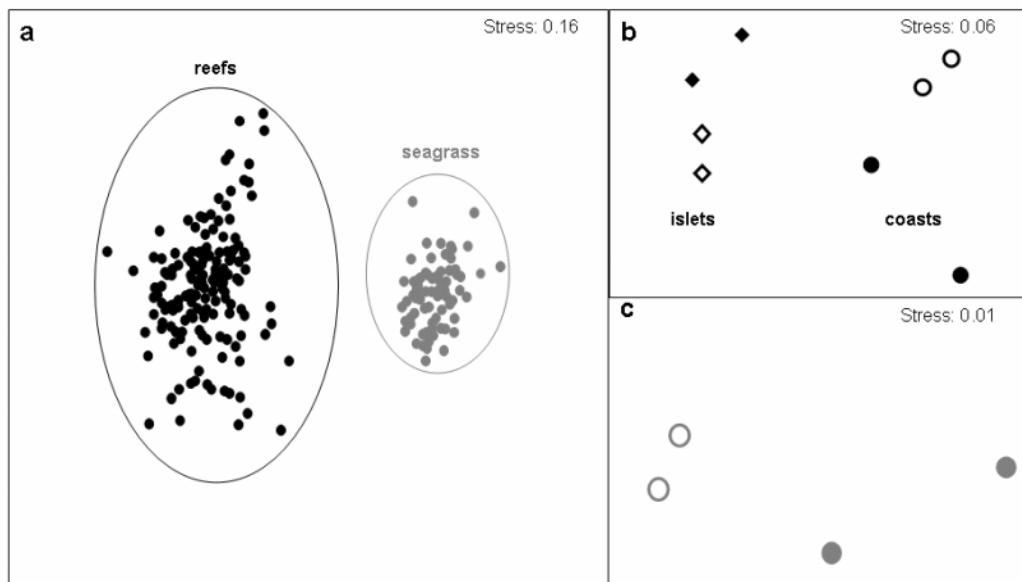


Figure 4. MDS of invertebrate assemblages a) per replicate for all the community; b) per station on reefs; c) per station on seagrasses.

Reefs are represented by black symbols, seagrasses by grey symbols. Open symbols are for MPA stations and filled symbols for exploited stations.

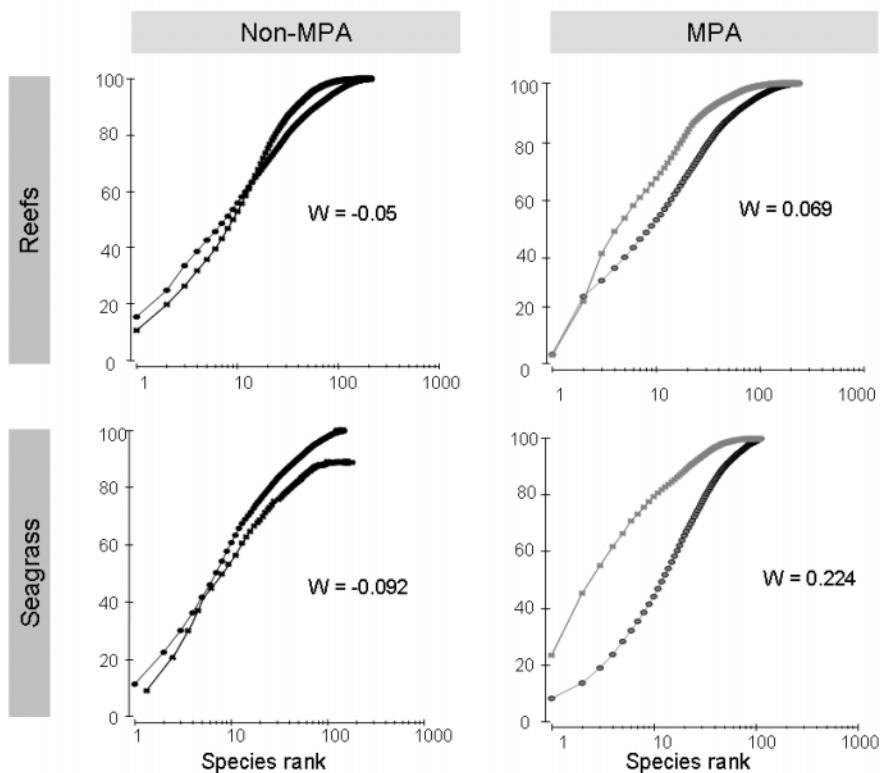


Figure 5. Comparison of abundance/biomass curves based upon invertebrate assemblages on reefs and seagrasses on MPA and non-MPA sites.

Table 5. Dissimilarities between MPA and non-MPA locations invertebrate assemblages. Species contribution to more than 30% of the dissimilarities from SIMPER analysis. Target species are indicated in bold.

Species reefs	Dissimilarity contribution %	Species seagrass	Dissimilarity contribution %
<i>Barbatia amygdalumtostum</i>	2.59	<b><i>Gafrarium tumidum</i></b>	<b>3.99</b>
<b><i>Trochus niloticus</i></b>	<b>2.4</b>	<i>Bhawania cryptocephala</i>	2.96
<i>Clibanarius virescens</i>	2.36	<i>Pyrene versicolor</i>	2.93
<i>Parasalenia gratiosa</i>	2.18	<b><i>Codakia tigerina</i></b>	<b>2.72</b>
<i>Arca avellana</i>	1.94	<i>Ircinia sp</i>	2.48
<i>Drupella cornus</i>	1.81	<i>Phasianella variegata</i>	2.32
<i>Nardoa sp</i>	1.8	<i>Ophiactis savigny</i>	2.26
<i>Echinometra mathaei</i>	1.72	<i>Amphiura sp2</i>	2.25
<b><i>Monetaria annulus</i></b>	<b>1.49</b>	<i>Eunice sp2</i>	1.91
<i>Astraea stellare</i>	1.4	<i>Pectinaria antipoda</i>	1.76
<b><i>Turbo chrysostomus</i></b>	<b>1.38</b>	<i>Marphysa mossambica</i>	1.68
<i>Pollia undosa</i>	1.29	<i>Anodontia ommisa</i>	1.58
<i>Ophioarthurum elegans</i>	1.26	<b><i>Pinctada maculata</i></b>	<b>1.58</b>
<b><i>Spondylus varians</i></b>	<b>1.26</b>		
<i>Morula granulata</i>	1.12		
<i>Morula uva</i>	1.09		
<i>Cardita variegata</i>	1.07		
<i>Ophiomastix annulosa</i>	1.06		
<i>Thalamita spp</i>	1.06		
TOTAL	30.29%	TOTAL	30.42%

## 4. Discussion

From our initial hypotheses about the impact of invertebrate harvesting and MPA effectiveness, the following conclusions can be drawn:

- Total density and biomass were clearly reduced in the harvested areas for reefs but not for seagrass habitats, whenever target or non-target species where considered;
- Individual sizes of target species were significantly reduced in harvested areas for reef invertebrates but not for seagrass invertebrates.
- In these highly diversified assemblages, species diversity was not significatively affected by harvesting (with some exceptions in seagrass habitats);
- From a community perspective, harvested areas can be considered “disturbed areas”, with fishing pressure altering the functioning of the whole assemblage with evidence of phase-shifts towards pioneer, opportunistic species.

### 4.1. Description of benthic communities and comparisons

The distribution of benthic communities in tidal flats is well known in temperate areas, especially for the northern hemisphere (e.g. Sanders et al., 1962; Kay and Knights, 1975; Whitlatch, 1977; Jaramillo et al., 1985; Reise, 1991; Beukema, 1995). Tropical environments have been less explored, despite some early studies in Asia (Broom, 1982; Lui et al., 2002; Purwoko and Wolff, 2008), America (Vargas, 1988; Fernandes and Soares-Gomes, 2006), Pacific (Dittmann, 1996; 2000; Frouin and Hutchings, 2001) and Indian Ocean (Deboer and Prins, 2002a, 2002b; Mackie et al., 2005;). So far, inventories and quantitative descriptions of invertebrate assemblages on New Caledonian flats have been limited to very few studies devoted to subtidal communities (Chardy and Clavier, 1988; Gout 1991; Garrigue et al., 1998) or to the description of some intertidal populations (Baron and Clavier, 1992). The present study identified 371 taxa, constituting the first comprehensive record of intertidal communities for the studied area. It therefore represents a significant contribution to the knowledge of the biodiversity of intertidal invertebrates in New Caledonia.

Comparisons of our records with similar studies on tropical benthos assemblages highlighted similar trends in terms of taxonomic composition. Our seagrass assemblages were dominated by polychaetes, as already reported for tropical sedimentary fauna (Alongi, 1990; Frouin, 2000; McCarthy et al., 2000; Paiva, 2001; Lancellotti and Stotz, 2004; Shin and Ellingsen, 2004; Bigot et al., 2006). Similarly, mollusc taxa were dominant in reef flats, as originally mentioned by McClanahan and Muthiga (1992), Zuschin et al. (2001) and Bouchet et al. (2002).

#### **4.2. Harvesting effects and invertebrate communities conservation**

The major result of this study may be that effects of “traditional” gathering of invertebrates on tropical flats were strongly habitat-dependent. While on reefs the tested variables highlighted a marked, positive protection (MPA) effect, on seagrass only community composition changed due to anthropogenic exploitation suggesting a minor effect of MPAs on these sedimentary resources (see DeBoer and Prins, 2002b).

As shown, biomass and species richness showed opposed trends in reef vs. seagrass habitats, with significant increases detected only in *reef* MPAs. These contrasted features may partly derive from contrasted, habitat-specific bio-ecological life traits of the considered species. The cryptic behavior resulting from burying capacity (Alongi, 1990) and crawling locomotion in sediment over short distances (Catterall and Poiner, 1987) may help soft-bottom species to partially overcome the effects of human disturbance (harvesting, trampling). In contrast, reefs macroinvertebrate species are usually more detectable which makes them more vulnerable to harvesting. Trampling may also lead to a general decrease of associated invertebrate abundances and biomasses through the destruction of coral reef habitats (e.g. Beauchamp and Gowing, 1982; Bally and Griffiths, 1989; Povey and Keough, 1991; Brosnan and Crumrine,

1994; Casu et al., 2006); this may also explain why non-target species showed significant responses to protection in reef habitats.

Size effects through selective harvesting (i.e. where the largest individuals of a particular species are preferentially collected, e.g. Birkeland and Dayton, 2005; Fenberg and Roy, 2008) are increasingly being recognized as a serious concern as they reduce the reproductive potential of target populations (Branch, 1975; Creese, 1980; Levitan, 1991; Tegner et al., 1996). As expected, most of the harvested reef species exhibited greater mean lengths in MPA areas, while lengths were not affected by fishing pressure in seagrass habitat. Again, rationales for this may include the lower vulnerability and species accessibility in seagrass habitats, as well potentially higher growth rates for seagrass compared to reef species (L. Bigot, comm. pers.). Under this hypothesis, the occurrence of larger individuals observed in the harvested, seagrass stations may result from density-dependence processes. Density being high, the population have limited space to growth and a reduced accessibility to food resource. Harvesting activity, by removing a part of individuals, releases space for other individuals (e.g. Underwood, 1989).

In terms of community composition, both communities (reef and seagrass flats) exhibited similar responses to harvesting pressure. In fact, fishing activities lead to alterations in both reef and seagrass communities, as shown by MDS and ANOSIM analyses. Interestingly, our results also emphasized that the species responsible for the main dissemblance between MPA and non-MPA areas were *not* harvested species, but “associated” species with no a-priori explicit conservation or population-enhancement goals. These finding suggest that exploitation may much strongly alter the functioning of tropical benthic communities through cascading changes in the dominance of (many) common species, rather than through the direct removal of a (restricted) number of target species (see Chapman et al, 1995; Lasiak, 2003). Furthermore, abundance/biomass curves (see Figure 5) and dispersion values clearly

categorized MPAs as “undisturbed” stations dominated by conservative species, in opposition with harvested stations dominated by opportunistic species, considered (moderately) disturbed. Despite marked differences in the magnitude and nature of disturbance, ABC curves revealed similar trends for pollution-impacted communities in temperate as well as tropical environments (see Warwick, 1986; Lasiak and Field, 1995; DeBoer and Prins, 2002a, 2002b).

On the whole, MPAs could be considered effective conservation tools for reef invertebrates subjected to (traditional) harvesting, even if no clear effect on seagrass invertebrates were found at this point. Impact of harvesting clearly differed with respect to habitat: ultimately, these results plead in favour of habitat-specific management actions for the highly diversified marine invertebrate resources of tropical flats. While studies addressing harvesting as well as conservation issues for tropical invertebrate communities would ideally encompass the whole assemblage (rather than focusing on set of few, pre-selected species), more research effort is still required in a wider array of environmental contexts and habitats before more generalized and/or operational recommendations can be made.

## **6. Acknowledgments**

The authors would like to thank J. Baly for his invaluable field and laboratory assistance. This work was made possible through joint financial support from IRD, PAMPA, GAIUS research programs and EAJ Basque Government funding for the PhD thesis of Haizea Jimenez.

## 7. References

- Alongi, D. M., 1990. The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanography and Marine Biology* 28, 381-496.
- Bally, R., Griffiths, C. L., 1989. Effects of human trampling on an exposed rocky shore. *International Journal of Environmental Studies* 34, 115-125.
- Baron, J., Clavier, J., 1992. Estimation of soft-bottom intertidal bivalve stocks on the southwest of New Caledonia. *Aquatic Living Resources* 5, 99-105.
- Beukema, J. J., 1995. Long-term effects of mechanical harvesting of lugworms *Arenicola marina* on the zoobenthic community of a tidal flat in the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 33(2), 219-227.
- Bigot, L., Quod, J. P., Conand, C., 2006. Bathymetric distribution of soft bottom tropical macrobenthos from the exposed coast of Reunion island (Southwest Indian Ocean). *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 5(1), 1-15.
- Birkeland, C., Dayton, P. K., 2005. The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 356-358.
- Bouchet, P., Lozouet, P., Maestrati, P., Heros, V., 2002. Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biological Journal of the Linnean Society* 75(4), 421-436.
- Branch, G. M., 1975. Notes on the ecology of *Patella concolor* and *Cellana capensis*, and the effect of human consumption on limpet populations. *Zoologia Africa* 10, 75-85.
- Branch, G. M., Moreno, C. A., 1994. Intertidal and subtidal grazers. In: Siegfried, W. R. (ed.), *Rocky shores: Exploitation in Chile and South Africa*. Springer-Verlag, Berlin, 75-100.
- Brazeiro, A., Defeo, O., 1999. Effects of harvesting and density dependence on the demography of sandy beach populations: the yellow clam *Mesodesma mactroides* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* 182, 127-135.
- Broom, M. J., 1982. Structure and seasonality in a malaysian mudflat community. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 15(2), 135-150.
- Brosnan, D. M., Crumrine, L. L., 1994. Effects of human trampling on marine rocky shore communities. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* 177, 79-97.
- Castilla, J. C., Duran, L. R., 1985. Human exclusion from the rocky intertidal zone of central Chile: The effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda). *Oikos* 45(3), 391-399.
- Castilla, J. C., 1999. Coastal marine communities: trends and perspectives from human-exclusion experiments. *Trends in Ecology & Evolution* 14(7), 280-284.

- Catterall, C. P., Poiner, R. T., 1987. The potential impact of human gathering on shellfish populations, with reference to some NE Australian flats. *Oikos* 50, 131-151.
- Chapman, M. G., Underwood, A. J., Skilleter, G. A., 1995. Variability at different spatial scales between a subtidal assemblage exposed to the discharge of sewage and 2 control assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 189(1-2), 103-122.
- Chardy, P., Clavier, J., 1988. Biomass and trophic structure of the macrobenthos in the southwest lagoon of New Caledonia. *Marine Biology* 99, 195-202.
- Clarke, K. R., Gorley, R. N., 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E: Plymouth, 190pp.
- Clarke, K. R., Warwick, R. M., 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council, UK.
- Clarke K. R., Warwick R. M., 1999. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine Ecology Progress Series* 184, 21-29.
- Creese, R. G., 1980. An analysis of distribution and abundance of populations of the high-shore limpet, *Notoacmea petterdi* (Tenison-Woods). *Oecologia* 45(2), 252-260.
- Dalzell, P., Adams T. J. H., Polunin N. V. C., 1996. Coastal fisheries in the Pacific Islands. *Oceanography and marine Biology* 34, 395-531.
- Dauer, D. M., Luckenbach M. W., Rodi, A. J., 1993. Abundance biomass comparison (ABC method): effects of an estuarine gradient, anoxic/hypoxic events and contaminated sediments. *Marine Biology* 116, 507-518.
- deBoer, W. F., Prins, H. H. T., 2002a. The community structure of a tropical intertidal mudflat under human exploitation. *ICES Journal of Marine Science* 59, 1237-1247.
- deBoer, W. F., Prins, H. H. T., 2002b. Human exploitation and benthic community structure on a tropical intertidal reef flat. *Journal of Sea Research* 48, 225-240.
- Defeo, O., Alava, A., 1995. Effects of human activities on long-term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* 123, 73-82.
- Dittmann, S., 1996. Effects of macrobenthic burrows on infaunal communities in tropical tidal flats. *Marine Ecology Progress Series* 134(1-3), 119-130.
- Dittmann, S., 2000. Zonation of benthic communities in a tropical tidal flat of north-east Australia. *Journal of Sea Research* 43(1), 33-51.
- Dumas, P., Bertaud, A., Peignon, C., Léopold, M., Pelletier, D., 2009. A "quick and clean" photographic method for the description of coral reef habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 368(2), 161-168.

- Duran, L. R., Castilla, J. C., 1989. Variation and persistence of the middle rocky intertidal community of central Chile, with and without human harvesting. *Marine Biology* 103, 555-562.
- Dye, A. H., 1998. Community-level analyses of long-term changes in rocky littoral fauna from South Africa. *Marine Ecology Progress Series* 164, 47-57.
- Fairweather, P. G., 1990. Ecological changes due to our use of the coast: research needs versus effort. *Proceedings of the Royal Society Australia* 16, 71-77.
- Fenberg, P. B., Roy, K., 2008. Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? *Molecular Ecology* 17, 209-220.
- Fernandes, R. S. R., Soares-Gomes, A., 2006. Community structure of macrobenthos in two tropical sandy beaches with different morphodynamic features, Rio de Janeiro, Brazil. *Marine Ecology-an Evolutionary Perspective* 27(2), 160-169.
- Fraschetti, S., Bianchi, C. N., Terlizzi, A., Fanelli, G., Morri, C., Boero F., 2001. Spatial variability and human disturbance in shallow subtidal hard substrate assemblages: a regional approach. *Marine Ecology Progress Series* 212, 1-12.
- Frouin, P. Hutchings, P., 2001. Macrobenthic communities in a tropical lagoon (Tahiti, French Polynesia, central Pacific). *Coral Reefs* 19(3), 277-285.
- Garrigue, C., Clavier, J., Chevillon, C., 1998. Investigations on the soft bottom benthos in a southwest pacific atoll lagoon (Uvea, New Caledonia). *Atoll Research Bulletin* 452, 1-18.
- Ghazanshahi, J., Huchel, T. D., Devinney, J. S., 1983. Alteration of Southern California rocky shore ecosystems by public and recreational use. *Journal of Environmental Management* 16, 379-394.
- Godoy, C. Moreno, U. A., 1989. Indirect effects of human exclusion from the rocky intertidal zone in southern Chile: a case of cross-linkage between herbivores. *Oikos* 54, 101-106.
- Griffiths, C. L., Branch, G. M., 1997. The exploitation of coastal invertebrates and seaweeds in South Africa: historical trends, ecological impacts and implications for management. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 52, 121-148.
- Hockey, P. A. R., 1988. Exploitation of intertidal invertebrates in Transkei and Ciskei. In: G. M. Branch and L. Y. Schackleton (Ed.), *South African National Scientific Programmes Report* 15, 13-15.
- Hockey, P. A. R., Bosman, A. L., 1986. Man as intertidal predator in Transkei; disturbance, community convergence and management of a natural food resource. *Oikos* 46, 3-14.
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., et al., 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293(5530), 629-638.

Jaramillo, E., Mulsow, S., Navarro, R., 1985. Intertidal and subtidal macrofauna in the Queule River Estuary, South of Chile. Revista Chilena De Historia Natural 58(2), 127-137.

Jimenez, H., Dumas, P., Bigot, L., Amouroux, J. M., Ferraris, J., 2010. Taxonomic resolution needed to describe invertebrate assemblages and to detect harvesting effects on coral reef ecosystems. Marine Ecology Progress Series 406, 211-222.

Jimenez, H., Dumas, P., Léopold, M., Ferraris, J., 2011. Invertebrate harvesting on tropical urban areas: Trends and impact on natural populations (New Caledonia, South Pacific). Fisheries Research 108, 195-204.

Kay, D. G., Knights, R. D., 1975. Macro-invertebrate fauna of intertidal soft sediments of South East England. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 55(4), 811-832.

Keough, M. J., Quinn, G. P. King, A., 1993. Correlations between human collecting and intertidal mollusc populations on rocky shores. Conservation Biology 7(2), 378-390.

Kido, J. S., Murray, S. N., 2003. Variation in owl limpet *Lottia gigantea* population structures, growth rates, and gonadal production on southern California rocky shores. Marine Ecology Progress Series 257, 111-124.

Kinch, J., 2003. Marine molluscs use among the women of Brooker Island, Lousiade Archipelago, Papua New Guinea. SPC Women in fisheries information bulletin 13, 5-15.

Kingsford, M. J., Underwood, A. J. Kennelly, S. J., 1991. Humans as predators on rocky reefs in New South Wales, Australia. Marine Ecology Progress Series 72, 1-14.

Lancellotti, D. A., Stotz, W. B., 2004. Effects of shoreline discharge of iron mine tailings on a marine soft-bottom community in northern Chile. Marine Pollution Bulletin 48(3-4), 303-312.

Lasiak, T. A., Field, J. G., 1995. Community-level of exploited and non-exploited rocky infratidal macrofaunal assemblages in Transkei. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 185, 33-53.

Lasiak, T., 2003. Influence of taxonomic resolution, biological attributes and data transformations on multivariate comparisons of rocky macrofaunal assemblages. Marine Ecology Progress Series 250, 29-34.

Levitin, D. R., 1991. Influence of body size and population-density on fertilization success and reproductive output in a free-spawning invertebrate. Biological Bulletin 181(2), 261-268.

Lui, T. H., Lee, S. Y. Sadovy, Y., 2002. Macrobenthos of a tidal impoundment at the Mai Po Marshes Nature Reserve, Hong Kong. Hydrobiologia 468(1-3), 193-212.

Mackie, A. S. Y., Oliver, P. G., Darbyshire, T., Mortimer, K., 2005. Shallow marine benthic invertebrates of the Seychelles Plateau: high diversity in a tropical oligotrophic environment.

Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series a-Mathematical Physical and Engineering Sciences 363(1826), 203-227.

McCarthy, S. A., Laws, E. A., Estabrooks, W. A., Bailey-Brock, J. H., Kay E. A. 2000. Intra-annual variability in Hawaiian shallow-water soft-bottom macrobenthic communities adjacent to a eutrophic estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 50, 245-258.

McClanahan, T. R., Muthiga, N. A., 1992. Comparative sampling methods for subtidal epibenthic gastropods. *Journal of Experimental Biology and Ecology* 164, 87-101.

McLachlan, A., Lombard, H. W., 1981. Growth and production in exploited and unexploited populations of a rocky shore gastropod, *Turbo sarmaticus*. *Veliger* 23(3), 221-229.

Météo France, 2007. *Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie*. Scientific report, 130p.

Moreno, C. A., Sutherland, J. P., Jara, F. H., 1984. Man as predator in the intertidal zone of southern Chile. *Oikos* 41, 155-160.

Murray, S. N., Denis, T. G., Kido, J. S., Smith, J. R., 1999. Human visitation and the frequency and potential effects of collecting on rocky intertidal populations in southern California marine reserves. *CalCOFI Reports* 40, 100-106.

Newton, L. C., Parkes, E. V. H., Thompson, R. C., 1993. The effects of shell collecting on the abundance of gastropods on Tanzanian shores. *Biological Conservation* 63, 241-245.

Oliva, D., Castilla, J. C., 1986. The effect of human exclusion on the population structure of key-hole limpets *Fissurella crassa* and *F. limbata* on the coast of Central Chile. *Marine Biology* 7, 201-217.

Ortega, S., 1987. The effect of human predation on the size distribution of *Siphonaria gigas* (Mollusca: Pulmonata) on the Pacific coast of Costa Rica. *Veliger* 29, 251-255.

Paiva, P. C., 2001. Spatial and temporal variation of a nearshore benthic community in southern Brazil: Implications for the design of monitoring programs. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 52(4), 423-433.

Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., McArdle, D., et al., 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301(5635), 955-958.

Pombo, O. A., Escofet A., 1996. Effect of exploitation of the limpet *Lottia gigantea*: A field study in Baja California (Mexico) and California (USA). *Pacific Science* 50, 393-403.

Povey, A., Keough, M. J., 1991. Effects of trampling on plant and animal populations on rocky shores. *Oikos* 61, 355-368.

Purwoko, A., Wolff, W. J., 2008. Low biomass of macrobenthic fauna at a tropical mudflat: An effect of latitude? *Estuarine Coastal and Shelf Science* 76(4), 869-875.

- Reise, K., 1991. Macrofauna in mud and sand of tropical and temperate tidal flats. In: Elliott, M., Ducrotoy, J.-P. (Eds.). *Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons*. Olsen and Olsen, Fredensborg, pp. 211–216.
- Rius, M., Cabral, H. N., 2004. Human harvesting of *Mytilus galloprovincialis* Lamarck 1819, on the central coast of Portugal. *Scientia Marina* 68, 545-551.
- Rius, M., Kaehler, S., McQuaid, C. D., 2006. The relationship between human exploitation pressure and condition of mussel populations along the south coast of South Africa. *South African Journal of Science* 102, 130-136.
- Roy, K., Collins, A. G., Becker, B. C., Begovic, E., Engle, J. M., 2003. Anthropogenic impacts and historical decline in body size of rocky intertidal gastropods in southern California. *Ecology Letters* 6, 205-211.
- Sagarin, R. D., Ambrose, R. F., Becker, B. J., Engle, J. M., Kido, J., Lee, S. F., Miner, C. M., et al., 2007. Ecological impacts on the limpet *Lottia gigantea* populations: human pressure over a broad scale on island and mainland intertidal zones. *Marine Biology* 150, 399-413.
- Sanders, H. L., Goudsmit, E. M., Mills, E. L., Hampson, G. E., 1962. A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts. *Limnology and Oceanography* 7, 63–79.
- Sharpe, A. K., Keough, M. J., 1998. An investigation of the indirect effects of intertidal shellfish collection. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 233, 19-38.
- Shin, P. K. S., Ellingsen, K. E., 2004. Spatial patterns of soft-sediment benthic diversity in subtropical Hong Kong waters. *Marine Ecology Progress Series* 276, 25-35.
- Siegfried, W. R., Hockey, P. A. R., Branch, G. M., 1994. The exploitation of intertidal and subtidal biotic resources of rocky shores in Chile and South Africa - an overview. In: Siegfried W. R. (Ed.), *Rocky shores: Exploitation in Chile and South Africa*. Springer-Verlag, Berlin, 1-15.
- Smith, J. R., Fong, P., Ambrose, R. F., 2008. The impacts of human visitation on mussel bed communities along the California coast: are regulatory marine reserves effective in protecting these communities? *Environmental Management* 41, 599-612.
- Suchanek, T. H., 1994. Temperate coastal marine communities - Biodiversity and Threats. *American Zoologist* 34(1), 100-114.
- Swadling, P., 1976. Central Province shellfish resources and their utilisation in the prehistoric past of Papua New Guinea. *The Veliger* 19, 293-302.
- Tegner, M. J., Basch, L. V., Dayton P. K., 1996. Near extinction of an exploited marine invertebrate. *Trends in Ecology and Evolution* 11(7), 278-279.
- Underwood, A. J., Kennelly, S. J., 1990. Pilot studies for designs of surveys of human disturbance of intertidal habitats in New South Wales. *Australian Journal of Marine and Freshwater Resources* 41, 165-173.

- Vargas, J. A., 1988. Community structure of macrobenthos and the results of macropredator exclusion on a tropical intertidal mud flat. *Revista De Biología Tropical* 36(2), 287-308.
- Underwood, A. J., 1989. The analysis of stress in natural populations. *Biol. J. Linn. Soc.* 37, 51-78.
- Volman, T. P., 1978. Early archaeological evidence for shellfish collecting. *Science* 201, 911-913.
- Warwick, R. M., 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology* 92(4), 557-562.
- Warwick, R. M., Clarke, K. R., 1993. Increased variability as a symptom of stress in marine communities. *Journal of Experimental Biology and Ecology* 172, 215-226.
- Whitlatch, R. B., 1977. Seasonal-changes in community structure of macrobenthos inhabiting intertidal sand and mud flats of Barnstable Harbor, Massachusetts. *Biological Bulletin* 152(2), 275-294.
- Wynberg, R. P. Branch, G. M., 1994. Disturbance associated with bait-collection for sandprawns (*Callianassa kraussi*) and mudprawns (*Upogebia Africana*): long-term on the biota of an intertidal sandflat. *Journal of Marine Resources* 52, 523-558.
- Zuschin, M., Hohenegger, J. Steininger, F. F., 2001. Molluscan assemblages on coral reefs and associated hard substrata in the northern Red Sea. *Coral Reefs* 20(2), 107-116.

## Appendix A

List of the invertebrate species per phyla recorded in the field on reefs and seagrass habitats with corresponding number of individuals (N).

Reefs			Seagrasses		
Phyla	Species	N	Phyla	Species	N
Annelida	<i>Arabella iricolor</i>	17	Annelida	<i>Pectinaria antipoda</i>	114
Annelida	<i>Stheleneis boa</i>	0	Annelida	<i>Amphitecne crassa</i>	8
Annelida	<i>Eunice sp</i>	20	Annelida	<i>Eurithoe complanata</i>	3
Annelida	<i>Eunice cf australis</i>	6	Annelida	<i>Stheleneis cf boa</i>	23
Annelida	<i>Dasybranchus caducus</i>	1	Annelida	<i>Lepidonotus arenosus</i>	2
Annelida	<i>Glycera sp</i>	65	Annelida	<i>Psammolyce cf. arenosa</i>	12
Annelida	<i>Paralepidonotus indicus</i>	8	Annelida	<i>Dasybranchus caducus</i>	83
Annelida	<i>Nereis sp</i>	11	Annelida	<i>Capitella sp</i>	8
Annelida	<i>Terebellides sp</i>	4	Annelida	<i>Notomastus latericeus</i>	1
Annelida	<i>Dasybranchus sp</i>	4	Annelida	<i>Bhawania cryptocephala</i>	196
Annelida	<i>Eurithoe complanata</i>	62	Annelida	<i>Cirratulus sp</i>	14
Annelida	<i>Scylla sp</i>	1	Annelida	<i>Marphysa mossambica</i>	90
Annelida	<i>Aphrodicius sp</i>	1	Annelida	<i>Drilonereis cf filum</i>	65
Annelida	<i>Bhawania sp</i>	19	Annelida	<i>Nematoneis unicornis</i>	161
Annelida	<i>Sipunculus sp</i>	11	Annelida	<i>Arabella iricolor</i>	81
Cnidaria	<i>Macrodactylea sp</i>	111	Annelida	<i>Eunice vittata</i>	42
Arthropoda	<i>Urystes sp</i>	18	Annelida	<i>Eunice sp1</i>	2
Arthropoda	<i>Maera brevicaudata</i>	229	Annelida	<i>Eunice sp2</i>	31
Arthropoda	<i>Gammarus sp</i>	84	Annelida	<i>Eunice sp3</i>	3
Arthropoda	<i>Microdeutopus sp</i>	32	Annelida	<i>Glycera lancadivae</i>	25
Arthropoda	<i>Clibanarius virescens</i>	3331	Annelida	<i>Glycera sp</i>	20
Arthropoda	<i>Atergatis floridus</i>	9	Annelida	<i>Kefersteinia cf. cirrata</i>	10
Arthropoda	<i>Calcinus latens</i>	385	Annelida	<i>Perenereis sp</i>	5
Arthropoda	<i>Thalamita chaptalii</i>	9	Annelida	<i>Terebellides sp</i>	2
Arthropoda	<i>Pilumnus areolatus</i>	104	Annelida	<i>Chaponella heterochaeta</i>	3
Arthropoda	<i>Menaethius monoceros</i>	7	Annelida	<i>Nereis sp</i>	16
Arthropoda	<i>Petrolisthes lamarckii</i>	1305	Annelida	<i>Ceratonereis mirabilis</i>	4
Arthropoda	<i>Carcinus sp</i>	53	Annelida	<i>Owenia fusiformis</i>	2
Arthropoda	<i>Actaeodes hirsutissimus</i>	145	Annelida	<i>Aricidea cerrutii</i>	1
Arthropoda	<i>Dardanus lagopodes</i>	52	Annelida	<i>Phyllodoce sp</i>	2
Arthropoda	<i>Calcinus spicatus</i>	1	Annelida	<i>Ancistrosyllis constricta</i>	3
Arthropoda	<i>Cyclodius granulosus</i>	9	Annelida	<i>Sabella melanostigma</i>	5
Arthropoda	<i>Calcinus gaimardi</i>	116	Annelida	<i>Spio multioculata</i>	0
Arthropoda	<i>Xanthus sp</i>	6	Annelida	<i>Laonice cf. cirrata</i>	1
Arthropoda	<i>Pilumnus vespertilio</i>	13	Annelida	<i>Aonides cf. oxycephala</i>	1
Arthropoda	<i>Actaeodes sp</i>	11	Annelida	<i>Nerine cirratulus</i>	0
Arthropoda	<i>Dardanus deformis</i>	16	Annelida	<i>Stylaroides cf. eruca</i>	6
Arthropoda	<i>Pilumnus sp</i>	1	Annelida	<i>Scyllidia non determined</i>	4
Arthropoda	<i>Hyastenus sp</i>	9	Annelida	<i>Terebellides stroemi</i>	36
Arthropoda	<i>Pilodius nigrocrinitus</i>	367	Annelida	<i>Eupolymnia nebulosa</i>	13
Arthropoda	<i>Xanthias sp</i>	1	Cnidaria	<i>Macrodactylea sp</i>	406
Arthropoda	<i>Petrolisthes sp</i>	1	Arthropoda	<i>Ampithoe maxillissius</i>	4
Arthropoda	<i>Dardanus megistos</i>	8	Arthropoda	<i>Microdeutopus sp</i>	13
Arthropoda	<i>Xanthidae non-determined</i>	1	Arthropoda	<i>Uristes sp</i>	10
Arthropoda	<i>Carpilius convexus</i>	1	Arthropoda	<i>Dynamene sp</i>	0

Arthropoda	<i>Eriphia scapricula</i>	16	Arthropoda	<i>Maera brevicaudata</i>	15
Arthropoda	<i>Trapezia cymodoce</i>	99	Arthropoda	<i>Amphitoe sp</i>	1
Arthropoda	<i>Daira perlata</i>	1	Arthropoda	<i>Tanais sp</i>	3
Arthropoda	<i>Grapsus sp1</i>	20	Arthropoda	<i>Dardanus megistos</i>	3
Arthropoda	<i>Xanthias lamarcki</i>	6	Arthropoda	<i>Ebalia sp</i>	0
Arthropoda	<i>Grapsus sp2</i>	2	Arthropoda	<i>Cyclodius granulosus</i>	3
Arthropoda	<i>Etisus sp</i>	1	Arthropoda	<i>Alpheus sp1</i>	2
Arthropoda	<i>Percnon sp</i>	3	Arthropoda	<i>Pilumnus vespertilio</i>	0
Arthropoda	<i>Aniculus ursus</i>	5	Arthropoda	<i>Clibanarius virescens</i>	16
Arthropoda	<b><i>Thalamita aff. coeruleipes</i></b>	34	Arthropoda	<i>Dardanus deformis</i>	7
Arthropoda	<b><i>Thalamita spp</i></b>	249	Arthropoda	<i>Etisus laevimanus</i>	82
Arthropoda	<i>Cymo sp</i>	1	Arthropoda	<i>Xanthus sp</i>	18
Arthropoda	<i>Etisus laevimanus</i>	239	Arthropoda	<i>Calappa hepatica</i>	1
Arthropoda	<i>Trapezia digitalis</i>	34	Arthropoda	<i>Tumidodromia dormia</i>	4
Arthropoda	<i>Percnon planissimum</i>	8	Arthropoda	<i>Grapsus sp3</i>	9
Arthropoda	<i>Urnalana sp</i>	1	Arthropoda	<i>Alpheus sp1</i>	60
Arthropoda	<i>Crab non determined</i>	11	Arthropoda	<i>Alpheus sp2</i>	2
Arthropoda	<i>Calcinus laevimanus</i>	107	Arthropoda	<i>Grapsus sp4</i>	5
Arthropoda	<i>Ciliopagurus strugatus</i>	10	Arthropoda	<b><i>Portunus pelagicus</i></b>	43
Arthropoda	<i>Alpheus paracrinitus</i>	23	Arthropoda	<i>Crab non determined</i>	2
Arthropoda	<i>Alpheus sp1</i>	23	Arthropoda	<i>Calcinus latens</i>	32
Arthropoda	<i>Alpheus sp2</i>	25	Arthropoda	<b><i>Gonodactylaceus falcatus</i></b>	6
Arthropoda	<i>Dardanus pedunculatus</i>	4	Arthropoda	<i>Alpheus lobidens</i>	33
Arthropoda	<b><i>Gonodactylaceus falcatus</i></b>	22	Arthropoda	<i>Urnalana sp1</i>	4
Arthropoda	<b><i>Eriphia sebana</i></b>	40	Arthropoda	<i>Urnalana sp2</i>	17
Arthropoda	<b><i>Portunus pelagicus</i></b>	1	Arthropoda	<i>Actaeodes hirsutissimus</i>	3
Echinodermata	<b><i>Linckia laevigata</i></b>	4	Arthropoda	<i>Alpheus pacificus</i>	7
Echinodermata	<i>Linckia multifora</i>	5	Echinodermata	<i>Asterina burtoni</i>	24
Echinodermata	<i>Nardoa novaecaledoniae</i>	48	Echinodermata	<i>Echinocyamus sp1</i>	23
Echinodermata	<i>Nardoa gomophia</i>	2	Echinodermata	<i>Echinocyamus sp2</i>	9
Echinodermata	<i>Pentaceraster regulus</i>	1	Echinodermata	<i>Holothuria leucospilota</i>	16
Echinodermata	<i>Echinaster luzonicus</i>	32	Echinodermata	<i>Holothuria impatiens</i>	9
Echinodermata	<i>Asterina sp</i>	7	Echinodermata	<i>Holothuria hilli</i>	4
Echinodermata	<i>Fromia indica</i>	8	Echinodermata	<i>Holothuria edulis</i>	3
Echinodermata	<i>Fromia millepora</i>	105	Echinodermata	<b><i>Actinopyga echinates</i></b>	4
Echinodermata	<i>Nardoa sp</i>	133	Echinodermata	<i>Stichopus variegatus</i>	1
Echinodermata	<i>Disasterina abnormalis</i>	1	Echinodermata	<i>Synaptula media</i>	9
Echinodermata	<i>Oxycomanthus bennetti</i>	2	Echinodermata	<i>Boadschia similis</i>	22
Echinodermata	<i>Echinometra mathaei</i>	225	Echinodermata	<i>Holothuria cineracens</i>	32
Echinodermata	<i>Parasalenia gratiosa</i>	170	Echinodermata	<i>Amphiura sp1</i>	3
Echinodermata	<i>Echinocyamus sp</i>	3	Echinodermata	<i>Amphiura sp2</i>	329
Echinodermata	<b><i>Tripneustes gratilla</i></b>	10	Echinodermata	<i>Amphiura sp3</i>	1
Echinodermata	<i>Diadema setosum</i>	6	Echinodermata	<i>Amphiura sp4</i>	7
Echinodermata	<i>Heterocentrotus mammillatus</i>	7	Echinodermata	<i>Ophiactis savigny</i>	423
Echinodermata	<i>Eucidaris metularia</i>	1	Echinodermata	<i>Ophioplacus imbricatus</i>	11
Echinodermata	<i>Holothuria edulis</i>	9	Echinodermata	<i>Ophiothrix sp1</i>	6
Echinodermata	<i>Holothuria leucospilota</i>	654	Echinodermata	<i>Ophiothrix sp2</i>	124
Echinodermata	<i>Holothuria atra</i>	60	Echinodermata	<b><i>Tripneustes gratilla</i></b>	5
Echinodermata	<i>Holothuria hilli</i>	21	Echinodermata	<i>Laganum depressum</i>	1
Echinodermata	<i>Stichopus chloronotus</i>	21	Echinodermata	<i>Ophioarthurum elegans</i>	6
Echinodermata	<i>Stichopus horrens</i>	1	Echinodermata	<i>Macrophiothrix belli</i>	2
Echinodermata	<b><i>Actinopyga echinates</i></b>	9	Echinodermata	<i>Ophiactis sp</i>	37

Echinodermata	<i>Boadschia similis</i>	35	Mollusca	<b><i>Anadara scapha</i></b>	140
Echinodermata	<i>Holothuria coluber</i>	1	Mollusca	<b><i>Anadara gubernaculum</i></b>	9
Echinodermata	<i>Ophioarthurum elegans</i>	343	Mollusca	<i>Fragum fragum</i>	4
Echinodermata	<i>Ophiomastix annulosa</i>	280	Mollusca	<i>Fragum scruposum</i>	0
Echinodermata	<i>Ophiomastix variabilis</i>	2	Mollusca	<b><i>Vasticardium flavum</i></b>	30
Echinodermata	<i>Ophiocoma erinaceus</i>	135	Mollusca	<b><i>Trachycardium rugosum</i></b>	7
Echinodermata	<i>Ophiarachnella gorgonia</i>	6	Mollusca	<b><i>Cardium sp</i></b>	14
Echinodermata	<i>Ophiacarachnea incrassata</i>	1	Mollusca	<b><i>Chama pacifica</i></b>	2
Echinodermata	<i>Macrophiothrix belli</i>	16	Mollusca	<b><i>Chama limbula</i></b>	1
Echinodermata	<i>Macrophiothrix rugosa</i>	25	Mollusca	<i>Anodontia ommisa</i>	61
Echinodermata	<i>Ophioplacus imbricatus</i>	28	Mollusca	<b><i>Codakia tigerina</i></b>	173
Echinodermata	<i>Ophioplucus sp</i>	1	Mollusca	<i>Epicodakia delicata</i>	8
Echinodermata	<i>Ophiactis savigny</i>	12	Mollusca	<b><i>Modiolus vagina</i></b>	12
Echinodermata	<i>Gomophia egyptiaca</i>	34	Mollusca	<b><i>Modiolus barbatus</i></b>	4
Echinodermata	<i>Asteropsis carinifera</i>	1	Mollusca	<b><i>Modiolus auriculatus</i></b>	81
Echinodermata	<i>Euapta godeffroyi</i>	11	Mollusca	<b><i>Modiolus micropterus</i></b>	32
Mollusca	<i>Barbatia amygdalumtostum</i>	3180	Mollusca	<b><i>Mactra antecedens</i></b>	28
Mollusca	<b><i>Anadara scapha</i></b>	2	Mollusca	<b><i>Pinna aff. muricata</i></b>	2
Mollusca	<i>Cardita variegata</i>	206	Mollusca	<b><i>Pinctada maculata</i></b>	18
Mollusca	<i>Chama pacifica</i>	152	Mollusca	<b><i>Pinctada fucata</i></b>	4
Mollusca	<b><i>Isognomon sulcata</i></b>	6	Mollusca	<b><i>Pinctada margaritifera</i></b>	2
Mollusca	<b><i>Isognomon isognomon</i></b>	1	Mollusca	<i>Abra tenuis</i>	102
Mollusca	<b><i>Pinctada maculata</i></b>	3	Mollusca	<i>Tellina virgata</i>	2
Mollusca	<i>Electroma ovata</i>	8	Mollusca	<i>Tellina sp</i>	26
Mollusca	<b><i>Spondylus varians</i></b>	207	Mollusca	<i>Gari pulcherrima</i>	2
Mollusca	<i>Trapezium bicarinatum</i>	17	Mollusca	<b><i>Tapes literatus</i></b>	11
Mollusca	<b><i>Tridacna maxima</i></b>	18	Mollusca	<i>Pitar prora</i>	1
Mollusca	<b><i>Hippopus hippopus</i></b>	10	Mollusca	<i>Gafrarium dispar</i>	3
Mollusca	<b><i>Periglypta puerpera</i></b>	2	Mollusca	<b><i>Gafrarium tumidum</i></b>	254
Mollusca	<b><i>Lioconcha castrensis</i></b>	2	Mollusca	<i>Antigona persimilis</i>	3
Mollusca	<i>Arca avellana</i>	377	Mollusca	<b><i>Periglypta puerpera</i></b>	5
Mollusca	<i>Gafrarium dispar</i>	42	Mollusca	<b><i>Periglypta reticulata</i></b>	1
Mollusca	<b><i>Gafrarium tumidum</i></b>	3	Mollusca	<i>Irus macrophyllus</i>	4
Mollusca	<b><i>Pinctada margaritifera</i></b>	6	Mollusca	<i>Timoclea marica</i>	1
Mollusca	<b><i>Spondylus sp</i></b>	38	Mollusca	<i>Arca avelana</i>	6
Mollusca	<b><i>Pinctada spp</i></b>	27	Mollusca	<i>Heliaucus variegatus</i>	1
Mollusca	<b><i>Pinctada fucata</i></b>	1	Mollusca	<b><i>Bulla ampulla</i></b>	3
Mollusca	<b><i>Pinna bicolor</i></b>	1	Mollusca	<i>Cerithium rostratum</i>	1
Mollusca	<b><i>Modiolus auriculatus</i></b>	2	Mollusca	<i>Cerithium alveolus</i>	0
Mollusca	<b><i>Modiolus micropterus</i></b>	2	Mollusca	<i>Cerithium cf. columna</i>	0
Mollusca	<b><i>Modiolus sp</i></b>	3	Mollusca	<b><i>Cymatium muricinum</i></b>	2
Mollusca	<b><i>Vasticardium flavum</i></b>	1	Mollusca	<i>Nassarius gaudiosus</i>	30
Mollusca	<i>Lima aff. fragilis</i>	10	Mollusca	<i>Nassarius concinnus</i>	4
Mollusca	<i>Limaria fragilis</i>	9	Mollusca	<i>Nassarius albescens</i>	0
Mollusca	<i>Lithophaga nigra</i>	2	Mollusca	<i>Polinices flemiganus</i>	6
Mollusca	<b><i>Codakia tigerina</i></b>	5	Mollusca	<i>Phasianella variegata</i>	168
Mollusca	<b><i>Periglypta reticulata</i></b>	2	Mollusca	<i>Pyramidella sulcata</i>	7
Mollusca	<i>Barnea manilensis</i>	1	Mollusca	<b><i>Strombus mutabilis</i></b>	20
Mollusca	<i>Perna viridis</i>	21	Mollusca	<i>Pyrene versicolor</i>	116
Mollusca	<i>Fimbria firnihiata</i>	2	Mollusca	<i>Canarium erythrinum</i>	4
Mollusca	<b><i>Octopus cyanea</i></b>	3	Mollusca	<i>Scintilla sp</i>	3
Mollusca	<b><i>Cryptoplax larvaeformis</i></b>	39	Mollusca	<i>Peristernia ustulata</i>	3
Mollusca	<b><i>Acanthopleura gemmata</i></b>	49	Mollusca	<i>Peristerina sp</i>	0

Mollusca	<i>Chiton aff. discolor</i>	15	Mollusca	<i>Eucithara stromboides</i>	3
Mollusca	<i>Chiton sp</i>	5	Mollusca	<i>Eucithara celebensis</i>	4
Mollusca	<i>Bursa granularis</i>	72	Mollusca	<i>Natica onca</i>	3
Mollusca	<i>Pisania aff. ignea</i>	31	Mollusca	<i>Stomatella auricula</i>	13
Mollusca	<i>Cerithium nodulosum</i>	3	Mollusca	<i>Morula uva</i>	5
Mollusca	<i>Conus rattus</i>	4	Mollusca	<i>Drupella cornus</i>	3
Mollusca	<i>Conus nanus</i>	1	Mollusca	<i>Drupella ochrostoma</i>	1
Mollusca	<i>Conus catus</i>	5	Mollusca	<i>Hipponix conicus</i>	5
Mollusca	<i>Conus chaldaeus</i>	9	Mollusca	<i>Pisania aff. ignea</i>	3
Mollusca	<b><i>Conus marmoreus</i></b>	4	Mollusca	<b><i>Cypraea errores</i></b>	4
Mollusca	<i>Conus lividus</i>	15	Mollusca	<i>Conus miliaris</i>	1
Mollusca	<i>Conus ebraeus</i>	48	Mollusca	<i>Lima fragilis</i>	1
Mollusca	<i>Conus miliaris</i>	30	Mollusca	<i>Aplysia sp1</i>	5
Mollusca	<i>Conus capitaneus</i>	6	Mollusca	<i>Aplysia sp2</i>	2
Mollusca	<i>Conus coronatus</i>	1	Mollusca	<i>Non-determined species</i>	5
Mollusca	<i>Conus distans</i>	2	Mollusca	<i>Chiton sp</i>	13
Mollusca	<i>Conus glans</i>	1	Mollusca	<b><i>Monetaria annulus</i></b>	1
Mollusca	<b><i>Cypraea tigris</i></b>	1	Mollusca	<i>Vanikoro cancellata</i>	1
Mollusca	<b><i>Erronea cylindrica</i></b>	5	Siponculida	<i>Aspidosiphon muelleri</i>	15
Mollusca	<b><i>Cypraea pallidula</i></b>	1	Siponculida	<i>Phascolosoma nigrescens</i>	11
Mollusca	<b><i>Blasicrura hirundo</i></b>	10	Siponculida	<i>Sipunculus sp1</i>	1
Mollusca	<b><i>Cypraea lynx</i></b>	3	Siponculida	<i>Sipunculus sp2</i>	1
Mollusca	<b><i>Monetaria annulus</i></b>	626	Porifera	<i>Ircinia sp</i>	165
Mollusca	<i>Cypraea moneta</i>	25			
Mollusca	<b><i>Mauritia eglantina</i></b>	32			
Mollusca	<b><i>Erosaria caputserpentis</i></b>	18			
Mollusca	<b><i>Erronea errores</i></b>	26			
Mollusca	<b><i>Cypraea maculifera</i></b>	29			
Mollusca	<b><i>Blasicrura teres</i></b>	2			
Mollusca	<b><i>Erosaria erosa</i></b>	6			
Mollusca	<i>Cypraea sp</i>	11			
Mollusca	<i>Staphylea staphylaea</i>	2			
Mollusca	<i>Luria sabella</i>	2			
Mollusca	<i>Lyncina vitellus</i>	4			
Mollusca	<i>Persisternia nassatula</i>	21			
Mollusca	<i>Fusinus nicobaricus</i>	10			
Mollusca	<i>Pleuroploca filamentosa</i>	9			
Mollusca	<i>Haliotis coccoradiata</i>	15			
Mollusca	<i>Mitra litterata</i>	64			
Mollusca	<i>Nebularia ticaonica</i>	18			
Mollusca	<i>Mitra cucumerina</i>	17			
Mollusca	<i>Mitra scutulata</i>	26			
Mollusca	<i>Mitra aurantia</i>	14			
Mollusca	<i>Morula uva</i>	187			
Mollusca	<i>Morula funiculus</i>	43			
Mollusca	<i>Morula granulata</i>	419			
Mollusca	<i>Drupella cornus</i>	539			
Mollusca	<i>Pascula ochrostoma</i>	88			
Mollusca	<i>Drupella rugosa</i>	138			
Mollusca	<i>Purpura persica</i>	3			
Mollusca	<i>Chicoreus torrefactus</i>	1			
Mollusca	<b><i>Thais tuberosa</i></b>	33			
Mollusca	<i>Drupa ricinus</i>	63			

Mollusca	<i>Drupa grossularia</i>	16		
Mollusca	<i>Modulus aff. candidus</i>	2		
Mollusca	<i>Nerita albicilla</i>	347		
Mollusca	<i>Nerita sp</i>	10		
Mollusca	<i>Phasianella variegata</i>	13		
Mollusca	<i>Phasianella sp</i>	2		
Mollusca	<i>Pyrene scripta</i>	299		
Mollusca	<i>Pyrene versicolor</i>	16		
Mollusca	<i>Chlamys sp</i>	5		
Mollusca	<b><i>Gloripallium pallium</i></b>	1		
Mollusca	<i>Nassarius albescens</i>	2		
Mollusca	<i>Nassarius sp</i>	3		
Mollusca	<i>Latirus polygonus</i>	1		
Mollusca	<i>Strombus mutabilis</i>	72		
Mollusca	<b><i>Strombus luhuanus</i></b>	101		
Mollusca	<b><i>Lambis truncata</i></b>	19		
Mollusca	<b><i>Bursa mammata</i></b>	1		
Mollusca	<b><i>Tectus pyramis</i></b>	173		
Mollusca	<b><i>Trochus niloticus</i></b>	482		
Mollusca	<b><i>Trochus maculatus</i></b>	42		
Mollusca	<i>Clanculus clanguloides</i>	24		
Mollusca	<i>Clanculus denticulatus</i>	19		
Mollusca	<b><i>Vasum ceramicum</i></b>	2		
Mollusca	<b><i>Vasum turbinellus</i></b>	101		
Mollusca	<b><i>Turbo setosus</i></b>	34		
Mollusca	<b><i>Turbo chrysostomus</i></b>	276		
Mollusca	<i>Astraea rhodostoma</i>	10		
Mollusca	<i>Astraea stellare</i>	68		
Mollusca	<i>Lunella cinerea</i>	10		
Mollusca	<i>Vexillum cf microzonius</i>	3		
Mollusca	<i>Vanikoro cancellata</i>	3		
Mollusca	<i>Planaxis sulcatus</i>	400		
Mollusca	<i>Pollia undosa</i>	92		
Mollusca	<i>Morula nodulifera</i>	17		
Mollusca	<i>Abra tenuis</i>	4		
Mollusca	<i>Stomatella auricula</i>	7		
Mollusca	<i>Rissoa sp</i>	1		
Mollusca	<i>Cymatium muricinum</i>	2		
Mollusca	<i>Cerithium sp</i>	1		
Mollusca	<i>Hipponix conicus</i>	40		
Mollusca	<i>Bivalvia non determined</i>	7		
Mollusca	<i>Lithophaga teres</i>	12		
Mollusca	<i>Dolabella auricularia</i>	10		
Mollusca	<i>Dendrodoris nigra</i>	44		
Mollusca	<i>Dendrodoris sp</i>	34		
Mollusca	<i>Onchidium sp</i>	4		
Mollusca	<b><i>Onchidoris depressa</i></b>	15		
Mollusca	<i>Engina mendicaria</i>	17		
Mollusca	<i>Patella flexuosa</i>	29		
Mollusca	<i>Pterygia crenulata</i>	10		
Mollusca	<i>Polinices sp</i>	1		
	<b>TOTAL</b>	20242	<b>TOTAL</b>	4707

## Article A<sub>5</sub>

### Détermination des effets de la pêche à pied sur les assemblages d'invertébrés tropicaux par l'Analyse des Traits Biologiques

H. Jimenez, P. Dumas, J. Ferraris

En préparation

---

Cet article traite de l'utilisation de traits biologiques comme indicateurs de la diversité fonctionnelle au sein des assemblages d'invertébrés. Jusqu'à présent cette approche a été couramment utilisée pour les invertébrés d'eau douce mais rarement pour les invertébrés marins. Cet article se base sur une matrice traits biologiques/échantillons construite à partir de l'ensemble du jeu de données de ce travail de thèse. L'objectif est de quantifier les effets de la pêche à pied sur le fonctionnement des assemblages à travers l'étude des traits biologiques des espèces.

#### Résumé

L'analyse des traits biologiques (BTA) est une méthode récemment proposée pour la description du fonctionnement écologique des assemblages benthiques marins. Elle inclue l'information sur la distribution des espèces et leurs caractéristiques biologiques, pour obtenir la composition de traits biologiques des assemblages. Cette approche fournit un lien entre les espèces et leur environnement, qui peut potentiellement être utile pour l'étude des impacts anthropiques sur le fonctionnement écologique. Cette étude contribue au développement de l'approche BTA en l'appliquant pour la première fois aux assemblages d'invertébrés tropicaux. Ces ressources hautement diversifiées sont confrontées à une pression de pêche croissante particulièrement dans les îles du Pacifique comme la Nouvelle-Calédonie. Dans ce contexte, l'objectif principal de cette étude était d'appliquer l'approche BTA pour quantifier les effets de la pêche à pied sur des assemblages d'invertébrés contrastés (substrats meubles et durs). Dix traits biologiques divisés en 39 catégories ont été informés par espèce et la matrice trait/échantillon a été générée. La composition en traits a été comparée à la composition spécifique sur des nMDS et les analyses ANOSIM associées. Les traits et espèces responsables des différences entre les stations pêchées et non-pêchées ont été déterminés par une analyse SIMPER. Un total de 371 espèces a été recensé, 255 sur les substrats durs et 172 sur les substrats meubles. Les récifs étaient généralement caractérisés par une épifaune mobile vivant sur les coraux ou les roches, exhibant une coquille (mollusques) ou une cuticule (crabes et échinodermes). Les herbiers étaient dominés par des espèces enfouies et sédentaires, portant une coquille (essentiellement des mollusques). Les résultats ont mis en

évidence des différences de composition spécifique et de traits entre les zones AMP et non-AMP pour les deux habitats. La différence est apparue plus clairement avec la matrice des traits biologiques que des traits spécifiques. Ces assemblages étaient donc fonctionnellement distincts, notamment en raison des traits d'habitudes de vie, de taille et de mobilité pour les deux habitats. Sur les substrats durs les organismes de taille moyenne, prédateurs, sédentaires, vivant à la surface du corail étaient significativement plus dominants sur les AMP. Sur les substrats meubles, l'épifaune avec un corps irrégulier, une coquille, suspensivore et sessile était significativement plus nombreuse sur les zones non-AMP. L'approche BTA a permis de détecter des changements de la composition taxonomique des assemblages d'invertébrés tropicaux et de les interpréter en termes de fonctionnement écologique. Cette approche peut également fournir un guide fonctionnel pour la gestion. Des études sont encore nécessaires pour développer l'approche BTA dans les environnements peu connus.

### **Mots clés**

Benthos tropical, pêche, fonctionnement de l'écosystème, impacts anthropiques, AMP.

## **Assessing harvesting effects on tropical invertebrate assemblages by Biological Traits Analyses (BTA)**

H. Jimenez, P. Dumas, J. Ferraris

### **Abstract**

Biological traits analysis (BTA) is a method recently proposed for describing ecological functioning of marine benthic assemblages. It incorporates information on species' distributions and the biological characteristics they exhibit, to produce a summary of the biological trait composition of assemblages. The approach provides a link between species and their environment, and is potentially useful for the investigation of anthropogenic impacts on ecological functioning. As part of the development of BTA application to marine systems, this study applied the approach for the first time to tropical invertebrate assemblages. These highly diversified resources are confronted to rising harvesting pressure particularly on Pacific islands like in New Caledonia. In this context the main objective of this study was to apply BTA approach to quantify harvesting effects on contrasted (soft- and hard-bottom) invertebrate assemblages. Ten biological traits subdivided into 39 categories were informed per species and a trait/sample matrix was built. Patterns of trait composition were matched to patterns of species composition by nMDS and associated ANOSIM analysis. Traits and species responsible of differences between harvested and non-harvested stations were determined by SIMPER analyse. A total of 371 species were recorded, 255 on hard-bottoms and 172 on soft-bottom habitats. Hard-bottoms were generally characterized by mobile epifauna living on corals or rocks, and presenting a shell (molluscs) or a cuticle (crabs and echinoderms). Soft-bottoms were dominated by burrowed and sedentary species, with a shell (essentially molluscs). Results highlighted clear difference in species composition as well as in traits composition between MPA and non-MPAs on both habitats. Trait/sample matrix differenced those two groups more clearly than species/sample matrix. These assemblages were therefore functionally distinct, with differences in living habits, size or mobility for both habitats. On hard-bottoms medium-animals, predators, sedentary, living in coral surface were the most contrasting traits, all of these being more incident on MPAs. On soft-bottoms epifauna with irregular body form, a shell, suspension-feeder and sessile traits were those differencing harvested and non-harvested stations, all of these traits being more common on non-MPA areas. BTA approach has allowed changes in the taxonomic composition of tropical invertebrate assemblages to be determined and interpreted in terms of the ecological functioning of the system. This approach can also give functional framework for management purposes. More research is still needed to develop BTA approach particularly on poorly-known environments.

### **Keywords**

Tropical benthos, fishing, ecosystem functioning, anthropogenic impacts, MPAs.



## Introduction

Marine ecosystems are subject to increasing anthropogenic disturbances, particularly on coastal areas. The global loss of biodiversity and the prospect of ecosystem collapse have focussed the attention on the role that species play in ecosystem processes (McCann 2000; Jackson et al. 2001), particularly the relationship between biodiversity and ecosystem function (e.g. Chapin et al. 2000; Petchey and Gaston 2002). In fact, the management of these systems requires not only an evaluation of their diversity (i.e. which species are present or absent), but also of their functioning (i.e. roles played by organisms, their interactions with each other, and their interactions with their environment) (e.g. Bengtsson 1998; Diaz and Cabido 2001; Biles et al. 2002; Naeem and Wright 2003; Giller et al. 2004; Hooper et al. 2005; Jax 2005).

As such, increasing attention has been involved to investigate marine ecosystem functioning. This is a general concept that refers to the overall performance of ecosystems (see Jax 2005). Among available different parameters related to ecosystem functioning, functional diversity (FD thereafter) has become very popular in the last years. FD relates to the number, type and distribution of functions performed by organisms within an ecosystem (Diaz and Cabido 2001). It includes interactions between organisms and their environment into an ecosystem-level structure. This approach has been used to investigate the effects of different anthropogenic disturbances on marine ecosystem functioning; pollution effects (Gaston et al. 1998; Cardell et al. 1999; Mistri et al. 2000; Mirto et al. 2002), anoxia (Beukema et al. 1999), habitat modification (Schlosser 1982), fishing (Brown and Wilson 1997; Ramsay et al. 1998; Spencer et al. 1998) including bottom trawling (Garrison and Link 2000), and natural variability in environmental parameters (Roth and Wilson 1998; Desrosiers et al. 2000). From such studies the consensus is that systems with high species richness and functional diversity

should be relatively stable and insensitive to perturbations (McCann 2000; Bellwood et al. 2003).

Among different available metrics to measure FD, one of the most promising and recently proposed is the biological traits analysis (BTA thereafter) (Statzner et al. 1994). BTA uses life history, morphological and behavioural characteristics of species present in assemblages to indicate aspects of their ecological functioning (Naeem et al. 1999). Biological traits can be shared by organisms that differ widely in their taxonomic identity (Usseglio-Polatera et al. 2000), so BTA can be applied to different taxonomic groups (Doledec and Statzner 1994). Changes in the patterns of trait expression within assemblages (i.e. changes in abundance/biomass of taxa exhibiting the traits), can be used to indicate the effects of human impacts on ecological functioning. Indeed, the explanation of why certain taxa respond in a definite way to environmental change is usually a function of their life-history, behaviour, morphology, or other adaptations (Lytle and Poff 2004). BTA approach has received little attention in the marine environment, originating in terrestrial plants (McIntyre et al. 1995) and freshwater invertebrates (Townsend and Hildrew 1994; Castella and Speight 1996) ecology. Nevertheless some recent studies showed the potential of using BTA approach for describing relation with environmental conditions (Schratzberger et al. 2007; Hewitt et al. 2008), pollution effects (Marchini et al. 2008) or dredging/trawling effects (Bremner et al. 2003; Bremner et al. 2003; Bremner et al. 2005; Bremner et al. 2006; Tillin et al. 2006; Dejuan et al. 2007; Ellingsen et al. 2007; Bremner 2008; Cooper et al. 2008; Cesar and Frid 2009; Dejuan et al. 2009) in marine systems. BTA approach is also used for management purposes; giving a functional image of communities, it represents a general tool for the ecologically pointed management of coastal ecosystems (Charvet et al. 2000; Bremner 2008; Frid et al. 2008).

BTA approach has been used on marine temperate areas but in few cases on tropical highly diversified systems like coral reefs (Bellwood et al. 2003) . Although invertebrates are an important resources on these environments (see review Dalzell et al. 1996), quantitative studies about tropical reef invertebrates remain scarce (e.g. (Frouin 2000; Bigot et al. 2006), and no one applied BTA approach to these poorly-known communities before. In this context, this study attempt to assess harvesting effects on soft- (seagrass) and hard-bottom (reef) invertebrates on New Caledonian flats. In this south Pacific island, collecting invertebrates (essentially molluscs, crustaceans, holothurids) during low tides is a common practice (Baron and Clavier 1992; Jimenez et al. 2011) which leads to a reduction of some species and habitat degradation by trampling effects. Tested general hypothesis is that anthropogenic exploitation affects functional diversity and that BTA approach can give an image of this disturbance on tropical benthic communities.

This paper uses the BTA to investigate the effects of harvesting on tropical invertebrate assemblages in New Caledonian reefs flats. The aims were to (1) examine the ability of traits analysis to detect the impact and (2) elucidate the effects of harvesting on the functioning of tropical benthic community.

## Material and methods

- Study site and sampling design

The study took place on the south-west lagoon of New Caledonia (southwest Pacific, 22°17'S and 166°30'E). The large lagoon extends over 24 000 km<sup>2</sup> with numerous patch reefs and islets surrounded by well-developed fringing reef flats. Eight stations located around Nouméa were thus chosen (Figure 1). Four were coastal flats readily accessible from the city center, including two heavily harvested (locations C<sub>1</sub> and C<sub>2</sub>) and two non-harvested stations (MPAs, C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub>). Four other stations were located in the surrounding lagoon area, i.e. on islets, only accessible by boat: two harvested (I<sub>1</sub> and I<sub>2</sub>) and two non-harvested (MPAs, I<sub>3</sub> and I<sub>4</sub>) (Table 1). The study was specifically focused on intertidal flats similarly exposed to the prevailing south-east trade-winds.

Two main habitats commonly found in the area were considered (see Jimenez et al. 2010): i) soft-bottom habitats, mainly characterized by sand covered with seagrass and algae (green/brown); and ii) hard-bottom habitats, essentially made up of dead corals with boulders and debris with sparse live corals and patches of encrusting algae. These contrasted habitats were both represented in the four coastal flats (C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>) whereas islets flats (I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, I<sub>3</sub>, I<sub>4</sub>) only harbored hard-bottom habitats. New Caledonia is mainly characterized by a subtropical climate with a warm, wet period from mid-November to mid-April (called “summer”), and a cool, dry period from mid-May to mid-September (called “winter”) (MétéoFrance 2007). In order to encompass annual as well as seasonal variability, two years (2008 and 2009) and two seasons were surveyed.

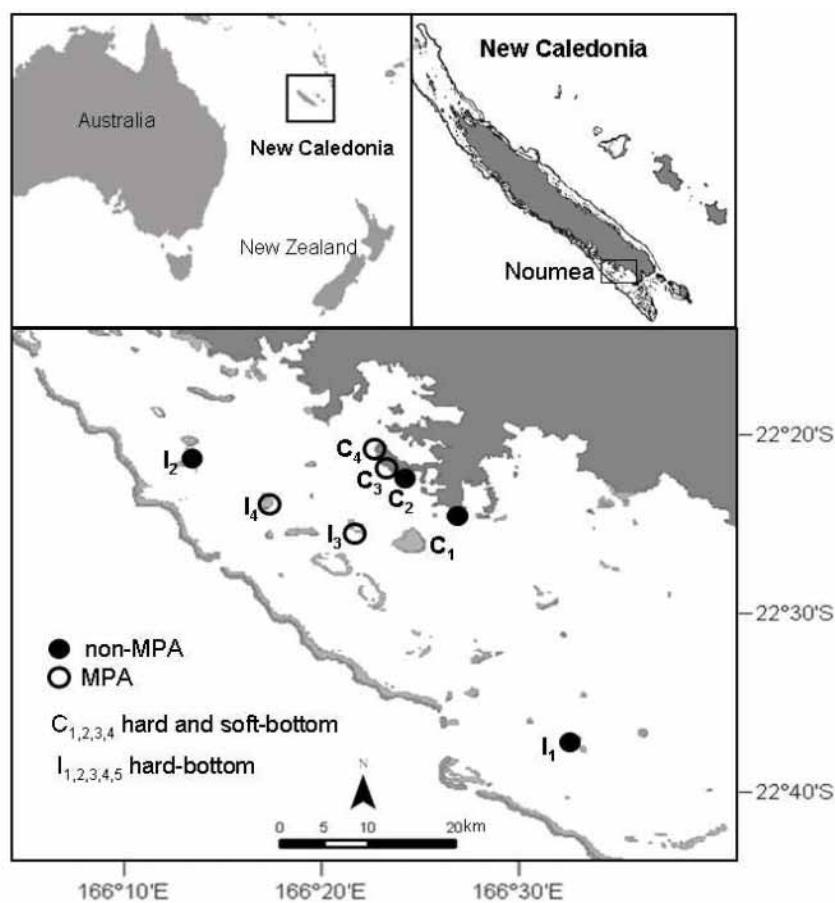


Figure 1. Study area and sampling stations on islets ( $I_1, I_2, I_3, I_4$  and  $I_5$ ) and coasts ( $C_1, C_2, C_3$ ,  $C_4$ ).

MPA (○) and non-MPA (●) stations are represented.  
Note that only hard-bottom habitat was considered for islets.

Table 1. Characteristics of sampling stations; habitat, location, status and number of samples per habitat.

C: coastal locations, I: islet locations.

non-MPA: harvested, MPA: Marine Protected Area, non-harvested.

Stations	Habitat	Location	Status	Number of samples on hard-bottom	Number of samples on soft-bottom
$C_1$	Hard-bottom and soft-bottom	Coast	non-MPA	20	20
$C_2$			non-MPA	20	20
$C_3$			MPA	15	15
$C_4$			MPA	15	15
$I_1$	Hard-bottom	Islet	non-MPA	20	0
$I_2$			non-MPA	20	0
$I_3$			MPA	20	0
$I_4$			MPA	20	0

- Harvesting activities

Harvesting during low tides is a common practice particularly on urbanized areas around Nouméa, like in other Pacific islands (see review Dalzell et al. 1996). Human frequentation is estimated to about 10 000 persons per year for an area of 324 ha. Among them, almost 2600 were actively harvesting accounting for an invertebrate annual capture of  $8.4 \pm 0.7$  t mainly directed to 10 species of molluscs and largest individuals (see Jimenez et al. 2011).

- Invertebrate collection

Fauna was collected using two different methods with respect to the sampled habitat (see Jimenez et al. 2010 for details). Soft-bottom macrobenthos was sampled using randomly placed circular grabs of 0.1m<sup>2</sup>, pushed 30cm deep in the sediment and sieved on a 1mm round mesh. Hard-bottom macrobenthos was sampled by visual census and collected by hand along randomly placed belt transect of 20\*2m.

Five replicates per station were collected for each season in both habitats, i.e. a total of 70 samples (5 replicates x 4 seasons x 4 stations-1season x 2stations due to logistical issues) in soft-bottom habitats and 150 samples (5 replicates x 4 seasons x 8 stations-1season x 2stations due to logistical issues) in hard-bottom habitats (see Table 1). In the field, samples were immediately fixed in 5% formalin. Sorting and identification at species level were performed in the laboratory to the lowest possible taxonomic level following the ITIS (International Taxonomic Identification System). The obtained faunal matrixes (abundances per species and per sample in the different habitats) were considered for subsequent analyses.

- Traits information

Ten biological traits were chosen for their potential to maximise differences between taxa (Table 2). These represented aspects of the benthic organisms' morphology (body form), feeding patterns (habits and food eaten), behaviour (mobility, burying degree) and life histories (individual size, longevity and reproductive technique). These traits were subdivided into 39 categories; for example feeding type was separated into the categories predator, deposit-feeder, suspension-feeder, scavenger and grazer (cf. Table 2). The functional traits were selected based on the current knowledge of the response of benthic fauna to harvesting disturbance. Position on the substratum (surface, <1cm, >1cm or all depths) as well as the mobility degree (none, small, medium, high) and mobility type (sessile, burrow, crawl, slip, swim) are important to avoid direct contact with the harvester. Thus organisms on the surface or highly mobile are considered more vulnerable to harvesting than burrowing or sedentary fauna. The feeding type is related to the opportunism vs. selectivity of the organisms, with filter feeders highly vulnerable, whereas scavengers potentially benefit from harvesting. Average size and life span are also defined at the scale of disturbance; fauna with an average size larger than 20 mm and life span longer than 5 years were considered to be negatively affected by collecting activities.

Table 2. Biological trait variables and categories used to describe functional diversity in the invertebrate assemblages of New Caledonian reef flats.

Trait	Category
Adult size (mm)	Small 0.5-5 Medium 5-20 Large >20
Feeding habit	Predator Deposit-feeder Grazer Suspension-feeder Scavenger
Sediment localisation	Surface 1cm depth >1cm depth All depth
Living habit	Endofauna Epifauna Epizoic
Reproductive method	Planctonic stage Benthic stage Direct
Adult mobility	None Low Medium High
Movement method	Sessile Burrow Crawl Slip Swim
Body form	Worm-like Shell Cuticle Irregular
Adult life habitat	Sand Mud Seagrass Algae Corals
Adult longevity (years)	Small <1 Medium 1-5 Large >5

Each taxa was then coded for the extent to which they displayed the categories of each trait using a ‘fuzzy coding’ procedure. Fuzzy coding, as described by Chevenet et al. (1994), allows taxa to exhibit categories of a variable to different degrees. The scoring range of 0 to 3 was adopted, with 0 being no affinity to a trait category and 3 being total affinity. Information on biological traits was obtained from a variety of sources including primary and secondary literature, personal field observations and by consulting relevant experts. The frequency of each trait category in the dataset was calculated by weighting the category scores by the abundance of each taxon exhibiting that category (Charvet et al. 1998). This resulted in a sample by trait table that showed the distribution of biological traits over the sampling dates. When no information on a particular trait was available for a taxon, zero values were entered for each trait category and the taxon did not contribute to the calculation of trait weightings.

- Data analysis

The trait by sample data set per habitat was double-root transformed in order to weight the contributions of common vs. rare traits (adapted from Legendre & Legendre 1998). An overview of species composition followed by trait composition was given before proceeding to comparisons between harvested and non-harvested areas.

Differences in trait composition between MPA and non-MPA areas were investigated using non-metric multidimensional scaling (nmMDS) for each period. This 2D spatial representation allows a description of similarities between samples in terms of their biological trait composition. Observed differences between MPA and non-MPA assemblages were further tested with one-way analysis of similarities (ANOSIM). The traits most responsible of the difference were identified by similarity percentage analysis (SIMPER). Once major traits identified, bubble representations were generated to put into light which sample by which

modality/trait was characterized. Spearman correlation between species and trait-based matrix was calculated for each habitat.

All data analyses were performed using PRIMER routines (Clarke and Warwick 1994).

## Results

### *Species and traits composition*

Overall, almost 25 000 individuals belonging to 371 taxa were recorded during the present study: 4 707 individuals from 172 taxa on soft-bottoms, 20 253 individuals from 255 taxa on hard-bottoms, 57 species being common to both habitats. On reefs, molluscs were dominant both in terms of number of taxa (151) and relative importance (50% of total abundance). The other dominant phyla were crustaceans (68 taxa, 6.1%), echinoderms (42 taxa, 12.2%) and annelids plus cnidarians (17 taxa, 1.6%). On seagrass, three phyla were dominant; molluscs (72, 31.7% of abundances), followed by polychaetes (45, 23.9%) and echinoderms (25 taxa, 23.6%), then crustaceans (32 taxa, 8.6%) and other taxa including cnidarians, sponges and sipunculids (1 taxa, 8.6%). In these communities, 32 species on reefs and 30 species on seagrass were targeted by fishers (see species on bold type Appendix A). These species constituted a minor part of the total community in terms of abundance: 16% and 9% on hard- and soft-bottoms respectively.

Considering traits composition, the occurrence of different categories gives a general framework of studied assemblages. Soft-bottoms were characterized by a large occurrence of endofauna, living in the first centimetres of sediment, with no mobility, a shell, worm-like and medium size. These categories/traits were the most incident while swim, all depths, epizoic were the less represented traits. Hard-bottoms were dominated by epifauna, living in corals or rocks, crawling, with a shell or a cuticle and medium size. In the contrary the less abundant traits were all depth, epizoic and swim.

*Harvesting effects revealed by species and trait composition*

Non-metric multidimensional scaling were performed based upon Bray-Curtis similarity (Figure 2 and Figure 3). In this 2D representation, distances between samples can be interpreted in terms of the resemblance/dissimilarity in distribution of species composition or trait composition. On hard-bottom habitat, MDS based upon species abundances revealed four groups of stations; coastal stations are located on the left side of the Figure with non-MPA areas on the top and MPAs on the bottom. Islet locations are located on the right side of the Figure with MPA locations on the top and non-MPAs on the bottom. ANOSIM test revealed significant difference between MPA and non-MPA assemblages ( $R=0.25$ ,  $p=0.1\%$ ) as well as between locations (islet vs. coast) ( $R=0.35$ ,  $p=0.1\%$ ). MDS based upon traits composition revealed two groups; non-MPAs on the left side and non-MPA on the right of the Figure. ANOSIM test confirmed this observation ( $R=0.431$ ,  $p=0.01\%$ ). In this case the separation between harvested and non-harvested areas was clearer than with species composition. SIMPER analysis revealed that the traits most influencing composition difference between MPA and non-MPA areas (61.2% of dissimilarity) were those in relation with life habits (Table 3). In fact, the position on the substratum (see surface trait), living habit (epifauna), movement capacity (crawl, sessile, none) and body characteristics (cuticle, shell) were the most influent. All of these traits showed higher frequency on MPA locations (Figure 4). Species contributing to 77.82% of composition dissimilarity between MPA and non-MPA areas were non-target species (e.g. *Clibanarius virescens*, *Barbatia amygdalumtostum*, *Petrolisthes lamarckii*, *Drupella cornus*) (see Table 3). All of these species showed higher abundances on MPA areas. On soft-bottom habitat, MDS based upon species abundances as well as trait composition revealed two main group of stations; non-MPA areas were located on the left side, while MPAs were on the right side of the Figure. ANOSIM test revealed significant difference between MPA and non-MPA assemblages ( $R=0.24$ ,  $p=0.1\%$  and

R=0.39, p=0.1% for abundances and traits respectively). SIMPER analysis revealed that the traits most influencing composition difference between MPA and non-MPA areas (51.75% of dissimilarity) were those in relation with life habits (Table 4). In fact, the position on the substratum (see Surface trait), living habit (epifauna), movement capacity (crawl, sessile, none), body characteristics (irregular, shell, worm-like) and individual size (small, medium, large) were the most influent. All of these traits showed higher frequency on non-MPA locations (see Figure 5). Corresponding species contributing to 72.96% of composition dissimilarity between MPA and non-MPA areas were non-target species (e.g. *Ophiactis savigny*, *Amphiura sp*, *Phasianella variegata*, *Pectinaria antipoda*) as well as some target ones (e.g. *Gastrarium tumidum*, *Codakia tigerina*, *Anadara scapha*) (see Table 4). All of these species showed higher abundances on non-MPA areas.

Spearman rank correlations ( $r_s$ ) between species abundance matrix and trait composition matrix were of 0.52 and 0.46 on hard- and soft-bottom habitats respectively.

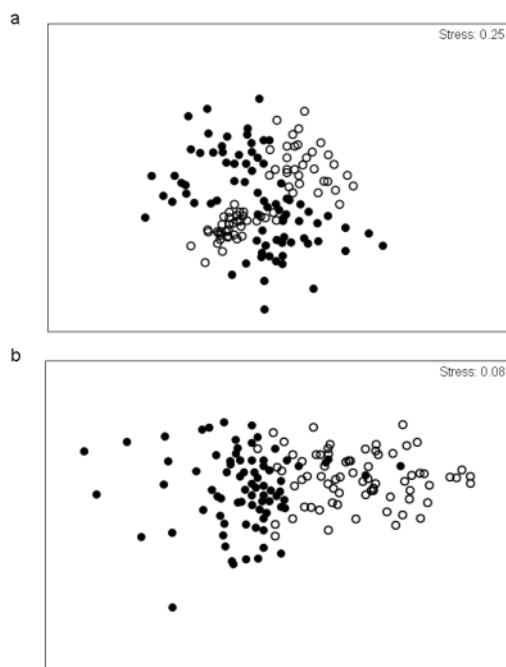


Figure 2. Multi-dimensional scaling (MDS) performed on hard-bottom assemblages based upon a) species abundances and b) trait composition information.  
MPA (○) and non-MPA (●) locations are represented.

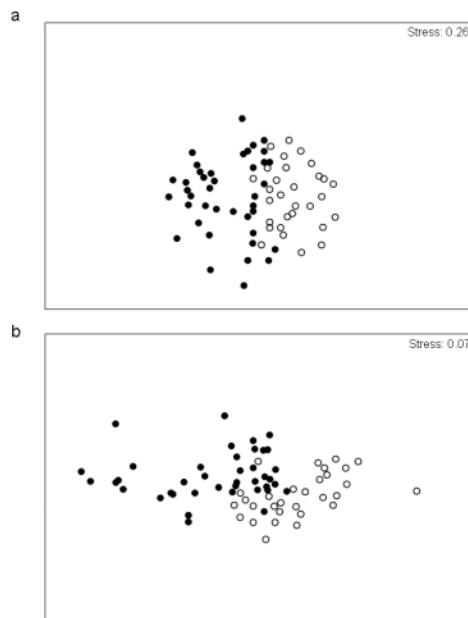


Figure 3. Multi-dimensional scaling (MDS) performed on soft-bottom assemblages based upon a) species abundances and b) trait composition information.  
MPA (○) and non-MPA (●) locations are represented.

Table 3. Dissimilarities between MPA and non-MPA hard-bottom invertebrate assemblages for trait or species composition. Traits and species contribution to more than 50% of the dissimilarities from SIMPER analysis. Target species are indicated in bold.

Trait/category	Cumulative % dissimilarity	Species	Cumulative % dissimilarity
Surface	5.47	<i>Clibanarius virescens</i>	6.70
Epifauna	10.94	<i>Barbatia amygdalumtostum</i>	12.79
Cuticle	15.79	<i>Petrolisthes lamarcki</i>	16.00
Corals-rock	20.49	<i>Holothuria leucospilota</i>	18.50
Plactonic stage	25.14	<i>Drupella cornus</i>	20.87
Medium size	29.74	<b><i>Trochus niloticus</i></b>	23.20
Crawl	34.33	<i>Monetaria annulus</i>	25.54
Shell	38.80	<i>Morula granulata</i>	27.46
None mobility	42.80	<i>Arca avellana</i>	29.38
Sessile	46.64	<i>Ophiomastix annulosa</i>	31.25
Predator	49.90	<i>Echinometra mathaei</i>	33.04
Medium mobility	53.23	<i>Parasalenia gratiosa</i>	34.67
		<i>Calcinus latens</i>	36.30
		<b><i>Turbo chrysostomus</i></b>	37.90
		<i>Ophiarthrum elegans</i>	39.50
		<i>Pyrene scripta</i>	40.90
		<i>Nardoa sp</i>	42.26
		<i>Pilodius nigrocrinitus</i>	43.60
		<b><i>Nerita albicilla</i></b>	44.91
		<i>Tectus pyramis</i>	46.21
		<i>Morula uva</i>	47.51
		<i>Planaxis sulcatus</i>	48.78
		<i>Thalamita spp</i>	50.05

Table 4. Dissimilarities between MPA and non-MPA soft-bottom invertebrate assemblages for trait or species composition. Traits and species contribution to more than 50% of the dissimilarities from SIMPER analysis. Target species are indicated in bold.

Trait/category	Cumulative % dissimilarity	Species	Cumulative % dissimilarity
Surface	5.35	<i>Ophiactis savigny</i>	3.80
Epifauna	10.68	<i>Amphiura sp</i>	7.35
Irregular	15.80	<b><i>Gastrarium tumidum</i></b>	10.67
Crawl	19.85	<i>Phasianella variegata</i>	13.74
Suspension-feeder	23.62	<b><i>Coadkia tigerina</i></b>	16.80
Shell	27.37	<i>Pectinaria antipoda</i>	19.63
Sessile	31.08	<i>Nematoneis hebes</i>	22.27
None mobility	34.61	<i>Bhawania cryptocephala</i>	24.77
Medium size	38.05	<i>Marphysa mossambica</i>	27.19
Large size	41.32	<i>Pyere versicolor</i>	29.54
Medium mobility	44.47	<i>Anadara scapha</i>	31.79
Small size	47.51	<b><i>Modiolus auriculatus</i></b>	33.96
Worm-like	50.44	<i>Arabella iricolor</i>	36.12
		<i>Abra tenuis</i>	38.27
		<i>Etisus laevimanus</i>	40.23
		<i>Apheus sp</i>	42.03
		<i>Drilonereis cf. filum</i>	43.77
		<i>Anodontia ommisa</i>	45.46
		<b><i>Portunus pelagicus</i></b>	46.96
		<i>Eunice vittata</i>	48.40
		<i>Dasybranchus caducus</i>	49.81
		<i>Calcinus latens</i>	51.18

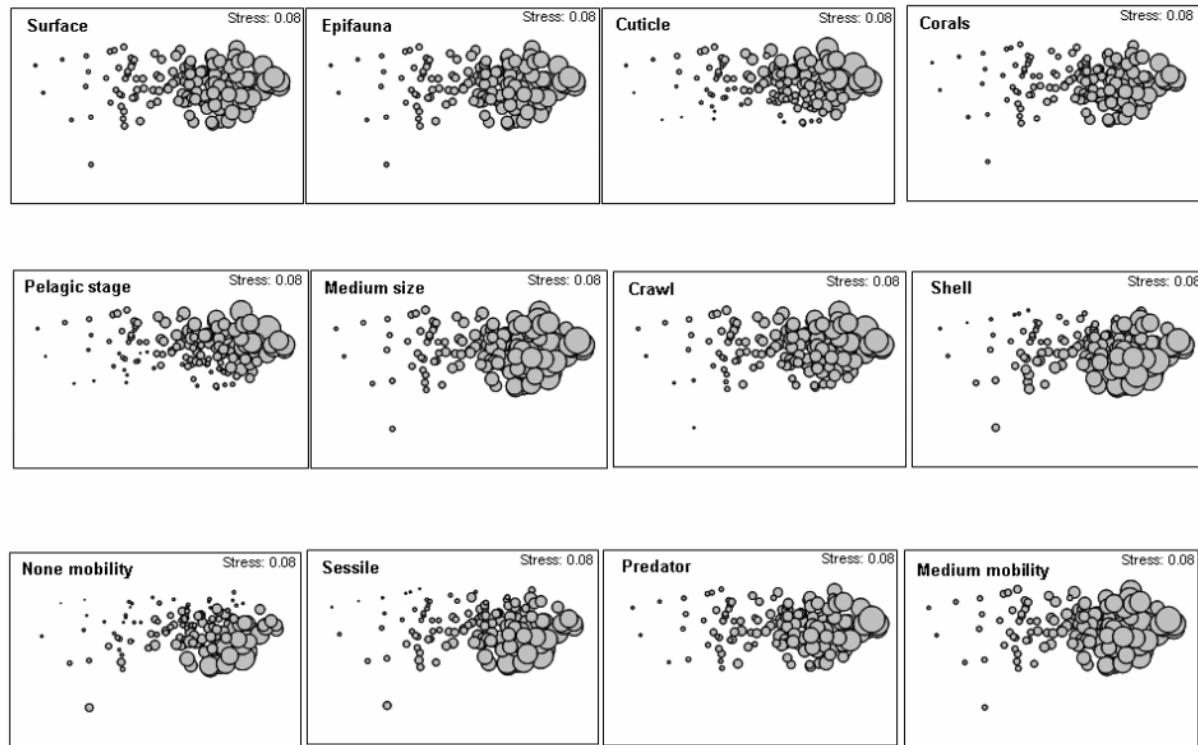


Figure 4. The occurrence of individual biological traits in the invertebrate assemblages on a hard-bottom habitats.

Bubbles are scaled to represent the frequency of occurrence of individual traits per sample.

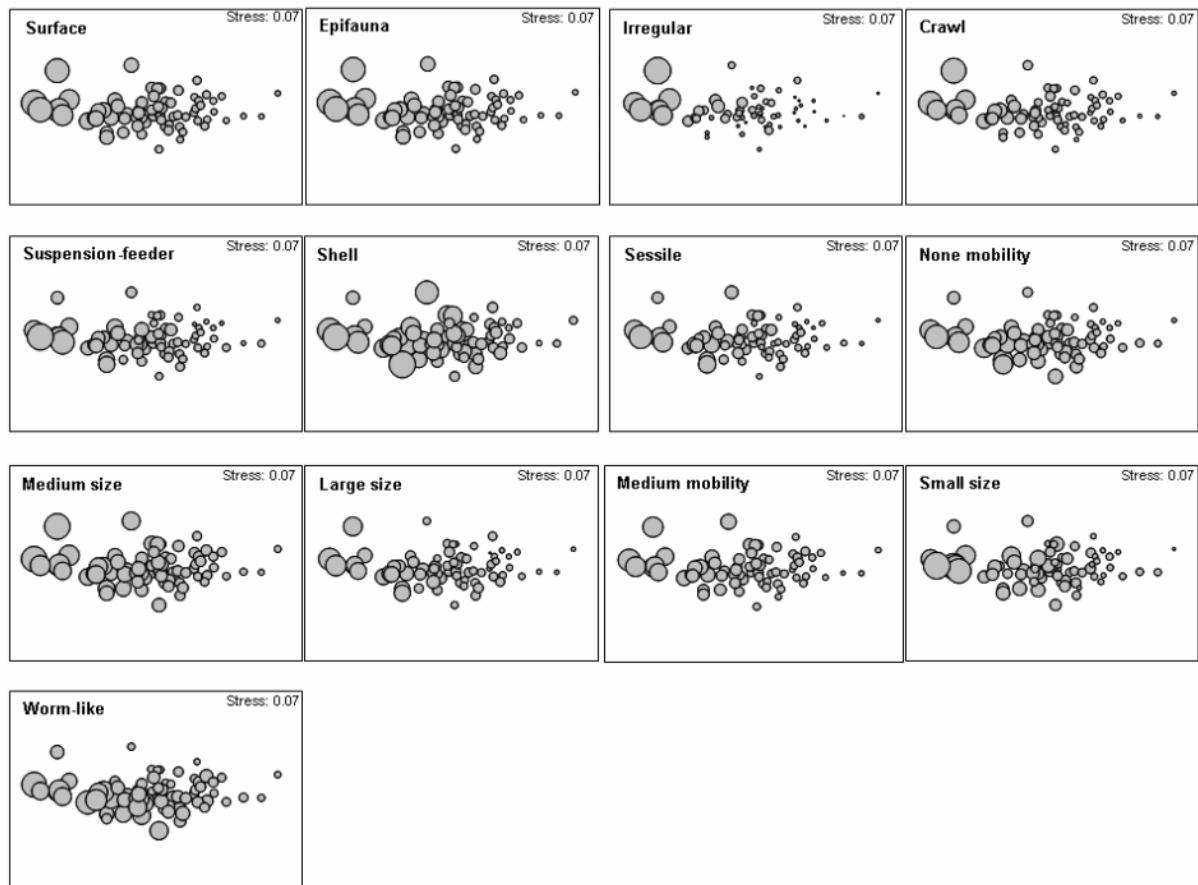


Figure 5. The occurrence of individual biological traits in the invertebrate assemblages on soft-bottom habitats.

Bubbles are scaled to represent the frequency of occurrence of individual traits per sample.

## Discussion

BTA in the marine environment is still at first and research is severely behind the freshwater and terrestrial systems. However, advances made in these areas can provide understanding about the general relationships between traits, species and their environment. BTA approach appears to have the particular potential to 1) assess the effects of human activities and 2) to guide subsequent management strategies. Applying BTA approach to detect a particular kind of anthropogenic disturbance, i.e. harvesting during low tides, on highly diversified invertebrate assemblages is still a challenge. This study therefore contributed to the advance in this context.

Studied soft and hard-bottom assemblages were highly diversified and clearly different in species composition with only 57 common species. Those assemblages also differ in function of traits composition; soft-bottom assemblages were generally characterized by burrowed species, relatively sedentary, with a shell (essentially molluscs), worm-like (annelids) and a medium size. In the contrary, hard-bottom assemblages were dominated by mobile epifauna moving essentially by crawl, living on corals or rocks, and presenting a shell (molluscs) or a cuticle (crabs and echinoderms). Harvesting is therefore expected to have different effects on invertebrate assemblages influencing species or trait composition.

Results highlighted clear species and trait composition difference between MPA and non-MPA areas (see MDS and ANOSIM results) on both habitats. On hard-bottoms, while species composition revealed four group of stations (interaction between status and flat type), trait composition only arised differences between MPA and non-MPA assemblages, suggesting the major influence of harvesting on ecosystem functioning. On soft-bottom habitat, similar differences between MPA and non-MPA assemblages were detected with species and trait composition. Nevertheless detected differences between those assemblages were probably not

based upon the same characteristics; in fact, species and trait data matrix were quite correlated (see spearman rank correlation) and trait based matrix showed clearer differences between MPA and non-MPA assemblages. Trait composition thus revealed new effects of harvesting on invertebrate assemblages.

Observed differences between MPA and non-MPA assemblages were originated by different traits; in both cases they were related principally to life habits. In fact, the position on the substratum, the mobility and the size defined the escape capacity of species to harvesting. Our results are concordant with already observed expectations about fishing effects that originate from conventional species composition studies. Generally fishing can lead to increases in certain burrowers, infauna and scavenging species and to a decrease of long life-span, and shelled species. For example, Tillin et al. (2006) shown that heavily fished sites were dominated by burrowers, infauna and scavengers while less impacted sites contained more filter feeders and attached fauna in the North Sea. In this study, we confirmed the high occurrence of infauna and burrower species on soft-bottom habitats but not the presence of scavenger. Only one trophic trait, i.e. suspension-feeder appeared as contributing trait, and it was more incident on non-MPA areas. This can be originated by the high biomass of bivalves in the community which exhibit suspension-feeder diet. Nevertheless de Juan et al. (2007) in the Mediterranean Sea observed that changes in assemblages dominated by organisms displaying traits not considered especially vulnerable to trawling. This is in accordance with our study findings; species the most responsible of differences between MPA and non-MPA areas were not targeted species. This suggest that harvesting activities clearly affect the functioning of ecosystem through cascading changes in the dominance of (many) common species, rather than through the direct removal of a (restricted) number of target species (see Chapman et al. 1995; Lasiak 2003). Bremner et al. (2005) in the North Sea showed changes on species composition due to fishing pressure but not for functional groups like trophic

habitudes. In our study trophic traits did not have major influence on MPA vs. non-MPA comparisons.

However, trait selection is constrained by the amount of information available (Gayraud et al. 2003) and the costs of processing it. In this study trait information represented a huge work as a consequence of the high number of species and the poor degree of bio-ecological knowledge of the tropical invertebrate species. The type of trait included in analyses has the potential to affect the way benthic assemblages are viewed. For this first approach, we decided to restrict the number of traits (10) and to give information for almost of species. Nevertheless as suggested by Lavorel and Garnier (2002) different traits can describe different aspects of ecological functioning and some are intimately linked to particular functions, whereas others serve only as indirect indicators. In the same way, comparisons between disturbed and non-disturbed areas in terms of functional diversity can be measured using different multivariate ordination like FCA or PCA (e.g. (Chevenet et al. 1994; Doledec et al. 1996; Bremner et al. 2006), cluster analysis (e.g. (Usseglio-Polatera et al. 2000; Ducrot et al. 2005) or calculating indices of functional diversity (e.g.(Petchey and Gaston 2002; Botta-Dukat 2005; Mason et al. 2005; Mouillot et al. 2005). Nevertheless nMDS is appropriate for providing a general picture of functioning in marine assemblages (Bremner et al. 2006).

BTA approach can be useful for management purposes. Identifying particular traits dominant on disturbed areas is ecologically significant, more than taxonomic identifications, and rapid impact assessment method. They give a functional picture which be useful to quantify the health of ecosystem. The ecological functioning can be therefore incorporated in MPA management by setting the boundary of the MPA to ensure key functions and the management objectives for the site (see Frid et al. 2008).

Management depends upon the redundancy which is defined as the capacity of ecosystem to recover for a disturbance. The loss of a species belonging to one functional group may not affect the basic functioning of the ecosystem, since the function performed by that species is taken up by another member in the same functional group (Fonseca and Ganade 2001). Whilst it is generally assumed that a greater diversity of species increases the stability and resilience of ecosystems (Cardinale et al. 2000; Cardinale et al. 2002), functional richness (number of functional groups) appears a more appropriate measure of disturbances detection and resilience quantification.

To conclude, BTA approach has allowed the changes in the taxonomic composition of tropical invertebrate assemblages to be determined and interpreted in terms of the ecological functioning of the system. This approach yields important information that can be used in addition to the traditional taxonomic-composition based methods, to elucidate the effects of harvesting and on the functioning of marine benthic ecosystems and giving key issues for management purposes. Nevertheless, more research is still needed to develop BTA approach particularly on poorly-known environments.

## Acknowledgments

We extend our gratitude to J. Bremner for helpful advices about BTA approach and traits information. We are grateful to J. Baly who assisted us in the field. We thank J. M. Amouroux, M. Tavares and G. Richard for the contributed help in biological trait information. This research was supported by the CRISP, PAMPA and GAIUS programmes and by a PhD grant from Eusko Jaurlaritza/Gobierno Vasco.

## References

- Baron J. and Clavier J. 1992. Estimation of soft-bottom intertidal bivalve stocks on the southwest of New Caledonia. *Aquatic Living Resources* **5**: 99-105.
- Bellwood D. R., Hoey A. S. and Choat J. H. 2003. Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters* **6**: 281-285.
- Bengtsson J. 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology* **10**(3): 191-199.
- Beukema J. J., Flach E. C., Dekker R. and Starink M. 1999. A long-term study of the recovery of the macrozoobenthos on large defaunated plots on a tidal flat in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research* **42**(3): 235-254.
- Bigot L., Conand C., Amouroux J. M., Frouin P., Bruggemann H. and Gremare A. 2006. Effects of industrial outfalls on tropical macrobenthic sediment communities in Reunion Island (Southwest Indian Ocean). *Marine Pollution Bulletin* **52**(8): 865-880.
- Biles C. L., Paterson D. M., Ford R. B., Solan M. and Raffaelli D. G. 2002. Bioturbation, ecosystem functioning and community structure. *Hydrology and Earth System Sciences* **6**(6): 999-1005.
- Botta-Dukat Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity on multiple traits. *J. Veg. Sci.* **16**: 533-540.
- Bremner J. 2008. Species' traits and ecological functioning in marine conservation and management. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **366**(1-2): 37-47.
- Bremner J., Frid C. L. J. and Rogers S. I. 2003. Assessing marine ecosystem health: the long-term effects of fishing on functional biodiversity in North Sea benthos. *Aquatic Ecosystem Health & Management* **6**(2): 131-137.

Bremner J., Frid C. L. J. and Rogers S. I. 2005. Biological traits of the North Sea benthos: Does fishing affect benthic ecosystem function? *Benthic Habitats and the Effects of Fishing* **41**: 477-489.

Bremner J., Rogers S. I. and Frid C. L. J. 2003. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series* **254**: 11-25.

Bremner J., Rogers S. I. and Frid C. L. J. 2006. Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. *Journal of Marine Systems* **60**(3-4): 302-316.

Bremner J., Rogers S. I. and Frid C. L. J. 2006. Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecological Indicators* **6**: 609-622.

Brown B. and Wilson W. H. 1997. The role of commercial digging of mudflats as an agent for change of infaunal intertidal populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **218**: 49-61.

Cardell M. J., Sarda R. and Romero J. 1999. Spatial changes in sublittoral soft-bottom polychaete assemblages due to river inputs and sewage discharges. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **20**(4): 343-351.

Cardinale B. L., Nelson K. and Palmer M. A. 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos* **91**(1): 175-183.

Cardinale B. L., Palmer M. A. and Collins S. L. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* **415**(6870): 426-429.

Castella E. and Speight M. C. D. 1996. Knowledge representation using fuzzy coded variables: An example based on the use of Syrphidae (Insecta, Diptera) in the assessment of riverine wetlands. *Ecological Modelling* **85**(1): 13-25.

Cesar C. P. and Frid C. L. J. 2009. Effects of experimental small-scale cockle (*Cerastoderma edule* L.) fishing on ecosystem function. *Marine Ecology-an Evolutionary Perspective* **30**: 123-137.

Chapin F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T., Naylor R. L., Vitousek P. M., Reynolds H. L., Hooper D. U., *et al.* 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**(6783): 234-242.

Chapman M. G., Underwood A. J. and Skilleter G. A. 1995. Variability at Different Spatial Scales between a Subtidal Assemblage Exposed to the Discharge of Sewage and 2 Control Assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **189**(1-2): 103-122.

Charvet S., Kosmala A. and Statzner B. 1998. Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: perspectives for a general tool in stream management. *Archiv Fur Hydrobiologie* **142**(4): 415-432.

Charvet S., Statzner B., Usseglio-Polatera P. and Dumont B. 2000. Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater Biology* **43**(2): 277-296.

Chevenet F., Doledec S. and Chessel D. 1994. A Fuzzy Coding Approach for the Analysis of Long-Term Ecological Data. *Freshwater Biology* **31**(3): 295-309.

Clarke K. R. and Warwick R. M. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. *Natural Environment Research Council, UK*.

Cooper K. M., Frojan C., Defew E., Curtis M., Fleddum A., Brooks L. and Paterson D. M. 2008. Assessment of ecosystem function following marine aggregate dredging. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **366**(1-2): 82-91.

Dalzell P., Adams T. J. H. and Polunin N. V. C. 1996. Coastal Fisheries in the Pacific Islands. *Oceanography and marine Biology* **34**: 395-531.

deJuan S., Demestre M. and Thrush S. 2009. Defining ecological indicators of trawling disturbance when everywhere that can be fished is fished: A Mediterranean case study. *Marine Policy* **33**(3): 472-478.

deJuan S., Thrush S. F. and Demestre M. 2007. Functional changes as indicators of trawling disturbance on a benthic community located in a fishing ground (NW Mediterranean Sea). *Marine Ecology-Progress Series* **334**: 117-129.

Desrosiers G., Savenkoff C., Olivier M., Stora G., Juniper K., Caron A., Gagne J. P., *et al.* 2000. Trophic structure of macrobenthos in the Gulf of St. Lawrence and on the Scotian Shelf. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* **47**(3-4): 663-697.

Diaz S. and Cabido M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* **16**(11): 646-655.

Doledec S., Chessel D., terBraak C. J. F. and Champely S. 1996. Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* **3**(2): 143-166.

Doledec S. and Statzner B. 1994. Theoretical Habitat Templets, Species Traits, and Species Richness - 548 Plant and Animal Species in the Upper Rhone River and Its Floodplain. *Freshwater Biology* **31**(3): 523-538.

Ducrot V., Usseglio-Polatera P., Pery A. R. R., Mounhon J., Lafont M., Roger M. C., Garric J., *et al.* 2005. Using aquatic macroinvertebrate species traits to build test batteries for sediment toxicity assessment: Accounting for the diversity of potential biological responses to toxicants. *Environmental Toxicology and Chemistry* **24**(9): 2306-2315.

Ellingsen K. E., Hewitt J. E. and Thrush S. F. 2007. Rare species, habitat diversity and functional redundancy in marine benthos. *Journal of Sea Research* **58**(4): 291-301.

Fonseca C. R. and Ganade G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* **89**: 118-125.

Frid C. L. J., Paramor O. A. L., Brockington S. and Bremner J. 2008. Incorporating ecological functioning into the designation and management of marine protected areas. *Hydrobiologia* **606**: 69-79.

Frouin P. 2000. Effects of anthropogenic disturbances of tropical soft-bottom communities. *Marine Ecology Progress Series* **194**: 39-53.

Garrison L. P. and Link J. S. 2000. Fishing effects on spatial distribution and trophic guild structure of the fish community in the Georges Bank region. *Ices Journal of Marine Science* **57**(3): 723-730.

Gaston G. R., Rakocinski C. F., Brown S. S. and Cleveland C. M. 1998. Trophic function in estuaries: response of macrobenthos to natural and contaminant gradients. *Marine and Freshwater Research* **49**(8): 833-846.

Gayraud S., Statzner B., Bady P., Haybachp A., Scholl F., Usseglio-Polatera P. and Bacchi M. 2003. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology* **48**(11): 2045-2064.

Giller P. S., Hillebrand H., Berninger U. G., Gessner M. O., Hawkins S., Inchausti P., Inglis C., *et al.* 2004. Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* **104**(3): 423-436.

Hewitt J. E., Thrush S. F. and Dayton P. D. 2008. Habitat variation, species diversity and ecological functioning in a marine system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **366**(1-2): 116-122.

Hooper D. U., Chapin F. S., Ewel J. J., Hector A., Inchausti P., Lavorel A., Lawton J. H., *et al.* 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**(1): 3-35.

Jackson J. B. C., Kirby M. X., Berger W. H., Bjorndal K. A., Botsford L. W., Bourque B. J., Bradbury R. H., *et al.* 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* **293**(5530): 629-638.

Jax K. 2005. Function and "functioning" in ecology: what does it mean? *Oikos* **111**(3): 641-648.

Jimenez H., Dumas P., Bigot L., Amouroux J. M. and Ferraris J. 2010. Taxonomic resolution needed to describe invertebrate assemblages and to detect harvesting effects on coral reef ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* **406**: 211-222.

Jimenez H., Dumas P., Léopold M. and Ferraris J. 2011. Invertebrate harvesting on tropical urban areas: Trends and impact on natural populations (New Caledonia, South Pacific). *Fisheries Research* **108**: 195-204.

Lasiak T. 2003. Influence of taxonomic resolution, biological attributes and data transformations on multivariate comparisons of rocky macrofaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series* **250**: 29-34.

Lavorel S. and Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**(5): 545-556.

Lytle D. A. and Poff N. L. 2004. Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology & Evolution* **19**(2): 94-100.

Marchini A., Munari C. and Mistri M. 2008. Functions and ecological status of eight Italian lagoons examined using biological traits analysis (BTA). *Marine Pollution Bulletin* **56**: 1076-1085.

Mason N. W. H., Mouillot D., Lee W. G. and Wilson J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* **111**: 112-118.

McCann K. S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* **405**(6783): 228-233.

McIntyre S., Lavorel S. and Tremont R. M. 1995. Plant Life-History Attributes - Their Relationship to Disturbance Responses in Herbaceous Vegetation. *Journal of Ecology* **83**(1): 31-44.

MétéoFrance 2007. Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie. *Scientific report*: 30pp.

Mirto S., Rosa T. L., Gambi C., Danovaro R. and Mazzola A. 2002. Nematode community response to fish-farm impact in the western Mediterranean. *Environmental Pollution* **116**(2): 203-214.

Mistri M., Fano E. A., Rossi G., Caselli K. and Rossi R. 2000. Variability in macrobenthos communities in the Valli di Comacchio, northern Italy, a hypereutrophized lagoonal ecosystem. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **51**(5): 599-611.

Mouillot D., Mason W. H. N., Dumay O. and Wilson J. B. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* **142**: 353-359.

Naeem S., Tjossem S. F., Byers D., Bristow C. and Li S. B. 1999. Plant neighborhood diversity and production. *Ecoscience* **6**(3): 355-365.

Naeem S. and Wright J. P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* **6**: 567-579.

Petchey O. L. and Gaston K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* **5**: 402-411.

Ramsay K., Kaiser M. J. and Hughes R. N. 1998. Responses of benthic scavengers to fishing disturbance by towed gears in different habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **224**(1): 73-89.

Roth S. and Wilson J. G. 1998. Functional analysis by trophic guilds of macrobenthic community structure in Dublin Bay, Ireland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **222**(1-2): 195-217.

Schlosser I. J. 1982. Fish Community Structure and Function Along 2 Habitat Gradients in a Headwater Stream. *Ecological Monographs* **52**(4): 395-414.

Schratzberger M., Warr K. and Rogers S. I. 2007. Functional diversity of nematode communities in the southwestern North Sea. *Marine Environmental Research* **63**(4): 368-389.

Spencer B. E., Kaiser M. J. and Edwards D. B. 1998. Intertidal clam harvesting: benthic community change and recovery. *Aquaculture Research* **29**: 429-437.

Statzner B., Resh V. H. and Dolédec S. 1994. Ecology of the Upper Rhône River: a test of habitat templet theories. *Freshwater Biology* **31**: 253-554.

Tillin, M. H., Hiddink, G. J., Jennings, S., Kaiser, *et al.* 2006. Chronic bottom trawling alters the functional composition of benthic invertebrate communities on a sea-basin scale. *Marine Ecology Progress Series* **318**: 31-45.

Townsend C. R. and Hildrew A. G. 1994. Species Traits in Relation to a Habitat Templet for River Systems. *Freshwater Biology* **31**(3): 265-275.

Usseglio-Polatera P., Bournaud M., Richoux P. and Tachet H. 2000. Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species trait databases? *Hydrobiologia* **422/423**: 153-162.

## Conclusions du chapitre II

Les conclusions majeures obtenues au cours de ce chapitre peuvent être résumées en trois points principaux :

- En Nouvelle-Calédonie, la pêche à pied est une activité se pratiquant pendant les grandes marées basses, limitée temporellement à cinq mois par an (de avril à août). Le dénombrement du nombre de pêcheurs à pied est un bon estimateur de la fréquentation annuelle (10 000 personnes dont 2600 pêcheurs environ) qui concerne prioritairement les platiers côtiers. Les captures s'élèvent à  $8,4 \pm 0,7$  tonnes annuelles pour la zone étudiée (324ha). Cette pêche vise essentiellement une dizaine d'espèces (principalement des mollusques) sur la soixantaine d'espèces potentiellement pêchées (consommées), et cible les individus de plus grande taille par espèce. En dépit de ces captures annuelles élevées, les populations des trois espèces majoritairement ciblées par cette activité (*Anadara scapha*, *Gastrarium tumidum*, *Modiolus auriculatus*) apparaissent relativement peu affectées par la pêche probablement en raison de leur forte biomasse et d'un potentiel reproducteur et de renouvellement élevé.
- La pêche a un effet contrasté sur les substrats durs et les substrats meubles. Pour les récifs, tous les paramètres mesurés répondent négativement à la pression de pêche. Dans ce cas, les AMP constituent des outils de gestion particulièrement adaptés à la préservation des invertébrés récifaux. En revanche la relation entre la pêche et les assemblages d'invertébrés des herbiers est moins claire. L'absence de fort impact sur ces populations semble être attribuée à leur mode de vie qui les protège naturellement de la pression de pêche. A ce titre, les réserves ne semblent pas avoir

d'influence majeure dans la conservation des macro-invertébrés benthiques inféodés aux herbiers. Ces résultats suggèrent la nécessité d'une gestion spécifique à chaque habitat.

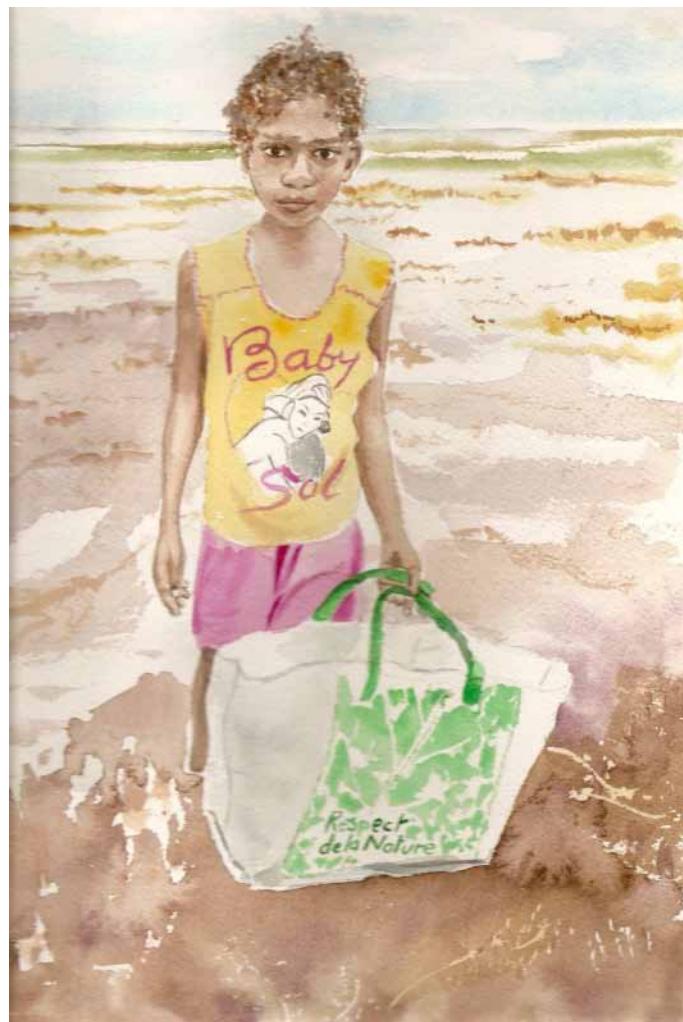
- L'approche BTA a permis de détecter les changements de composition fonctionnelle des assemblages d'invertébrés benthiques tropicaux engendrés par la pression de pêche. Ces changements peuvent être interprétés en termes de fonctions écologiques qui sont plus ou moins vulnérables à la pression de pêche. Les résultats ont montré l'influence prédominante des traits d'histoires de vie dans la différenciation des zones AMP et non-AMP. Pour les invertébrés récifaux, par exemple, les organismes vivant en surface du sédiment (épifaune), peu mobiles et portant une coquille ou une cuticule sont dominants sur les zones AMP. Pour les invertébrés des herbiers c'est en revanche les organismes vivant en surface, sessiles, vermiformes et de taille variable qui sont favorisés sur les zones non-AMP. Du travail est encore nécessaire pour interpréter ces résultats d'un point de vue écologique et utiliser de manière régulière l'approche BTA dans des environnements tropicaux encore peu connus.





## **CHAPITRE III**

### **Contribution à la gestion des ressources en invertébrés récifaux**





## CHAPITRE III

### Contribution à la gestion des ressources en invertébrés tropicaux

Ce chapitre expose les applications potentielles des résultats obtenus en termes de pistes de réflexion et d'outils de gestion adaptés aux ressources en invertébrés récifaux. Il se base sur une approche de modélisation prédictive des assemblages d'invertébrés en fonction de l'environnement, et sur l'efficacité des aires marines protégées gérées par les populations locales.

Ce chapitre est composé de deux sous parties. Dans un premier temps il aborde la question de l'influence hiérarchique des facteurs de l'environnement sur la distribution des assemblages d'invertébrés benthiques. A travers une approche modélisatrice, l'objectif est de tester s'il est possible de prédire les assemblages d'invertébrés rencontrés suivant différentes conditions environnementales (article A<sub>6</sub>). Cette approche a permis notamment de définir des familles indicatrices de chaque assemblage prédit, correspondant à une combinaison de variables environnementales. Ces familles peuvent être utilisées, par exemple, pour déterminer des habitats à protéger. Dans un second temps, il présente un cas d'étude mené en parallèle au Vanuatu, qui aborde l'évaluation des ressources en invertébrés dans un contexte particulier de gestion participative (article A<sub>7</sub>).

Les résultats obtenus ont permis de démontrer l'influence majeure de la pêche à pied sur les assemblages d'invertébrés benthiques, dont la structuration est également modulée par les paramètres de l'environnement. Le travail mené au Vanuatu a également permis de tester l'efficacité d'aires marines protégées originales (très petite taille, gestion participative) gérées par les populations locales. A partir de ces résultats, la pertinence de l'efficacité d'outils de gestion pour les ressources en invertébrés tels que les aires marines protégées est discutée.



### **III. 1. Influence hiérarchique des facteurs de l'environnement ; définition de bio-indicateurs**

Le développement de modèles prédictifs de la distribution du nombre d'individus et d'espèces selon les variables environnementales représente un défi pour l'écologie et la conservation de la biodiversité. Par exemple, la modélisation peut mettre en évidence une combinaison de conditions environnementales favorables à la présence d'une espèce à conserver et ainsi identifier les habitats à protéger. Parmi les outils de prédiction, les arbres de régression et de classification CART (Classification and Regression Trees par Breiman et al. 1984) se sont développés dans les années 80 pour des approches d'apprentissage automatique. Ils se présentent sous forme d'arbres de décision avec des dichotomies successives de groupes d'observations. Chaque groupe construit et chaque coupure sont caractérisés par des valeurs et des conditions sur les variables explicatives. Ils ont par la suite été utilisés par les écologistes en milieu terrestre (voir revues de Guisan et Zimmermann 2000, Guisan et Thuiller 2005) et plus rarement en milieu marin (Claudet et al. 2006, Carassou et al. 2008). Dans ce cas, ils permettent de classer de manière hiérarchique l'influence de l'environnement sur des paramètres biologiques tels que l'abondance ou la richesse spécifique. Parmi les CART, les arbres de régression multiples (MRT pour Multi Regression Trees par De'ath 2002) permettent la prédiction d'une multivariable, telle que la composition des assemblages faunistiques en fonction des conditions environnementales. Les MRT sont cependant encore peu utilisés en écologie (De'ath 2002) malgré leur adaptabilité aux jeux de données complexes (Elith et al. 2006). De plus, ils permettent de définir des indicateurs, espèces ou familles caractéristiques de chaque assemblage-type défini par une combinaison de variables environnementales (Dufrêne et Legendre 1997).

Le développement de modèles prédictifs de la composition des assemblages d'invertébrés en milieu tropical représente un challenge pour la connaissance de l'écologie et la conservation des ressources des récifs coralliens. C'est particulièrement le cas pour les invertébrés récifaux dont l'écologie est encore aujourd'hui peu connue. Ainsi, les approches prédictives peuvent constituer un pas supplémentaire dans la compréhension des facteurs qui régissent la dynamique de ces assemblages. Concrètement, les conditions environnementales ont été décrites (cf. chapitre I section 1.2) et les effets de la pêche mis en évidence (cf. chapitre II section 2.2). Ici, il s'agit donc de quantifier l'influence relative de chaque facteur sur la distribution des invertébrés benthiques des platiers. Pour cela, des MRT ont été utilisés afin prédire les assemblages d'invertébrés tropicaux en fonction des variables de l'environnement et de la pression de pêche. En effet, les MRT présentent la forte originalité de pouvoir inclure à la fois des variables quantitatives (les paramètres de l'environnement) et des facteurs qualitatifs (par exemple AMP vs. non-AMP) comme variables explicatives, s'adaptant parfaitement aux jeux de données de cette étude. Les résultats obtenus sont présentés sous forme d'un article (A<sub>6</sub>) actuellement en révision dans le journal *Coral Reefs* : H. Jimenez, P. Dumas, D. Ponton, J. Ferraris. Predicting invertebrate assemblage composition according to harvesting pressure and environmental characteristics on tropical flats.

---

## Article A<sub>6</sub>

### **Prédiction de la composition des assemblages d'invertébrés selon la pression de pêche et les caractéristiques environnementales sur les platiers tropicaux**

H. Jimenez, P. Dumas, D. Ponton and J. Ferraris

En révision dans *Coral Reefs*

---

Cet article présente la démarche modélisatrice employée pour prédire la composition des assemblages d'invertébrés benthiques de la zone étudiée, à partir de l'ensemble du jeu de données acquis durant cette thèse. Il inclut également une approche de validation à l'aide d'un nouveau jeu de données, approche originale testée pour la première fois sur des organismes marins.

#### **Résumé**

Les invertébrés représentent un composant essentiel des écosystèmes coralliens ; ils sont écologiquement importants et constituent une des ressources exploitées par l'homme, mais leurs assemblages demeurent largement méconnus, particulièrement dans les îles du Pacifique. La compréhension de leur distribution et l'utilisation de modèles prédictifs de la composition des assemblages en fonction des variables environnementales constituent donc un problème clé pour la gestion des ressources. L'objectif de cette étude était de définir et de classer les facteurs environnementaux majeurs influençant la distribution des invertébrés tropicaux sur les platiers de Nouvelle-Calédonie et de tester les modèles prédictifs obtenus. Les assemblages d'invertébrés ont été échantillonnés par comptage visuel pendant deux ans et deux saisons, puis couplés à différentes conditions environnementales (composition de l'habitat, hydrodynamisme, caractéristiques du sédiment) et statuts de pêche (AMP vs. non-AMP et platiers d'îlots vs. côtiers). Les conditions environnementales ont été décrites par une Analyse en Composantes Principales (ACP) et les variables majeures ont été sélectionnées. Des analyses de variance à permutations (PERMANOVA) ont été utilisées pour tester les effets de différents facteurs (statut, année, saison) sur la composition des assemblages d'invertébrés. Les arbres de régression multiples (MRT) ont été ensuite construits pour classer de manière hiérarchique les effets de l'environnement et de la pêche. Les modèles expliquent au moins 60% de la variation totale de la structure des invertébrés. Les résultats ont souligné l'influence du statut (AMP vs. non-AMP) et du type de platier (îlot vs. côtier), suivi de la composition de l'habitat, du contenu en matière organique, de l'hydrodynamisme et de l'année d'échantillonnage. Les assemblages prédis définis par des familles indicatrices sont très différents pour chaque scénario environnement-pêche et correctement accordés à la matrice de données de calibration. Les prédictions obtenues par les MRT incluant les variables environnementales et la pression de pêche peuvent être utiles pour la gestion des invertébrés dans des environnements de récifs coralliens.

**Mots Clés:** invertébrés marins, exploitation, récifs coralliens, modèles prédictifs, arbres de régression multiples.



## Predicting invertebrate assemblage composition according to harvesting pressure and environmental characteristics on tropical flats

H. Jimenez, P. Dumas, D. Ponton and J. Ferraris

### Abstract

Invertebrates represent an essential component of coral reef ecosystems; they are ecologically important and constitute one of man-exploited resources, but their assemblages remain largely unknown particularly on Pacific islands. Understanding their distribution and building predictive models of community composition as a function of environmental variables therefore constitutes a key issue for resource management. The goal of this study was to define and classify the main environmental factors influencing tropical invertebrate distributions in New Caledonian reef flats and to test the resulting obtained predictive model. Invertebrate assemblages were sampled by visual counting during two years and two seasons, then coupled to different environmental conditions (habitat composition, hydrodynamism, sediment characteristics) and harvesting status (MPA vs. non-MPA and islets vs. coastal flats). Environmental conditions were described by a Principal Component Analysis (PCA) and contributing variables were selected. Permutational Analysis of Variance (PERMANOVA) were used to test the effects of different factors (status, flat, year, season) on the invertebrate assemblage composition. Multivariate regression trees (MRT) were then performed to hierarchically classify the effects of environmental and harvesting variables. MRT Model explained at least 60% of the variation of invertebrate's structure. Results highlighted the influence of status (MPA vs. non-MPA) and location (islet vs. coastal flat), followed by habitat composition, organic matter content, hydrodynamism and sampling year. Predicted assemblages defined by indicator families were highly different for each environment-exploitation scenario and correctly matched with a calibration data matrix. Predictions computed from MRT including both environmental variables and harvesting pressure-related factors can be useful for tropical invertebrate's management on coral reef environments.

**Key words:** Marine invertebrates, exploitation, coral reefs, predictive models, multivariate regression trees.



## INTRODUCTION

While coral reef research has a long history, unraveling the ecological processes that shape the assemblages and their relative contributions to the observed structures still remains a challenge. Yet, modeling the spatio-temporal distribution of reef assemblages—especially when encompassing threatened, emblematic or resource species—is gaining prominence in a context of an increasing societal demand for predictive information serving conservation and management causes.

To date, few predictive models have been developed in coral reefs, focusing quasi-exclusively on fish assemblages (e.g., Beger and Possingham 2008; Carassou et al. 2008; Mellin et al. 2009, 2010). In contrast, data available for invertebrates remain very scarce, although they constitute a major component of these ecosystems as well as a traditional or commercial resource in most insular countries (e.g., Adams and Dalzell 1994). In a context of increasing harvesting pressure threatening the sustainability of coral reef resources, designing models which predict the composition and structure of invertebrate assemblages by defining essential habitats, may thus represent a crucial step towards a significant improvement of the efficiency of resource management.

Most of the approaches developed for predicting assemblage distributions have their roots in some forms of quantification of species/environment relationships (Guisan and Thuiller 2005). The selection of relevant predictor variables is therefore a crucial process, ideally relying upon extensive knowledge of the species ecology. In coral reefs, recent studies lead to a general consensus on the close linkage between most (macro)invertebrate species and their physical environment, as a consequence of specific life history traits including reduced mobility, marked dependence to the substrate for feeding/reproduction/sheltering, homing behavior, etc. Modeling the distribution of these assemblage thus requires to consider a rather diverse set of environmental factors relative to both substrate and water column, in particular

reef structure (Adjeroud 2000; Zuschin et al. 2001; Nanami et al. 2005; Cleary et al. 2005; Dumas et al. 2007), water characteristics, hydrodynamic conditions (Snelgrove and Butman 1994) as well as sediment structure/composition (e.g., Bigot et al. 2006; Frouin 2000) resulting from diverse natural or anthropogenic processes. However the relative contributions of these factors and the hierarchy of their influence remain poorly studied in coral reefs, since high physical complexity and invertebrate diversity usually raise severe sampling as well as taxonomic issues. Among human activities, traditional harvesting is increasingly recognized as a strong structuring factor for invertebrate assemblages, but this informal, multispecific and subsistence-oriented form of exploitation is very hard to quantify and therefore rarely taken into account in model designs.

In the south Pacific, New Caledonia exhibits developed fringing reef systems where highly diversified invertebrate assemblages are likely to be controlled by both environmental conditions and a high harvesting pressure, mainly occurring during low “spring” tides (Jimenez et al. 2010). Harvesting activities have direct impacts on target species and indirect on the whole assemblage (Jimenez et al. unpublished data). It thus provides an ideal opportunity to investigate the relative influence of diverse local parameters and develop predictive models for benthic assemblages still encompassing commercial along with non-commercial species.

The aim of this study was therefore to test our ability to accurately predict the composition of macrobenthic assemblages (molluscs, echinoderms, crustaceans, polychaetes) in tropical reefs flats characterized by contrasted habitat and harvesting pressure, in order to (1) assess the main contributing parameters at local (station) scale; (2) determine their relative influence on the composition of macrobenthic assemblages; (3) develop a predictive model, tested using a separate data set; and (4) discuss management application of obtained results.

## MATERIAL AND METHODS

### Study site and sampling design

The study took place on the south-west lagoon of New Caledonia (southwest Pacific, 22°17'S and 166°30'E). The large lagoon extends over 24 000 km<sup>2</sup> with numerous patch reefs and islets surrounded by well-developed fringing reef flats. Harvesting during low tides is a common practice particularly on urbanized areas around Noumea (Baron and Clavier 1992; Jimenez et al. 2011). Eight stations located around Nouméa were chosen (Fig. 1). Four were coastal flats readily accessible from the city center, including two heavily harvested (locations C<sub>1</sub> and C<sub>2</sub>) and two non-harvested stations (MPAs, C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub>). Four other stations were located in the surrounding lagoon area, on islets only accessible by boat: two harvested (I<sub>1</sub> and I<sub>2</sub>) and two non-harvested (MPAs, I<sub>3</sub> and I<sub>4</sub>) (Table 1). The study was specifically targeting intertidal flats similarly exposed to the prevailing south-east trade-winds.

Two main habitats were considered, commonly found in the area (Jimenez et al. 2010): i) soft-bottom habitats, mainly characterised by sand covered with seagrass and algae (green/brown); and ii) hard-bottom habitats, essentially made up of dead corals with boulders and debris with sparse live corals and patches of encrusting algae. These contrasted habitats were both represented in the four coastal flats (C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>) whereas islets flats (I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, I<sub>3</sub>, I<sub>4</sub>) only harbored hard-bottom habitats. New Caledonia is mainly characterized by a subtropical climate with a warm, wet period from mid-November to mid-April (called “summer”), and a cool, dry period from mid-May to mid-September (called “winter”) (Météo France 2007). In order to encompass annual as well as seasonal variability, two years (2008 and 2009) and two seasons were surveyed.

Apart from these eight stations, an additional station was considered for the validation of the predictive model; I<sub>5</sub> was a harvested islet location, sampled during winter 2008 (see Fig. 1 and Table 1).

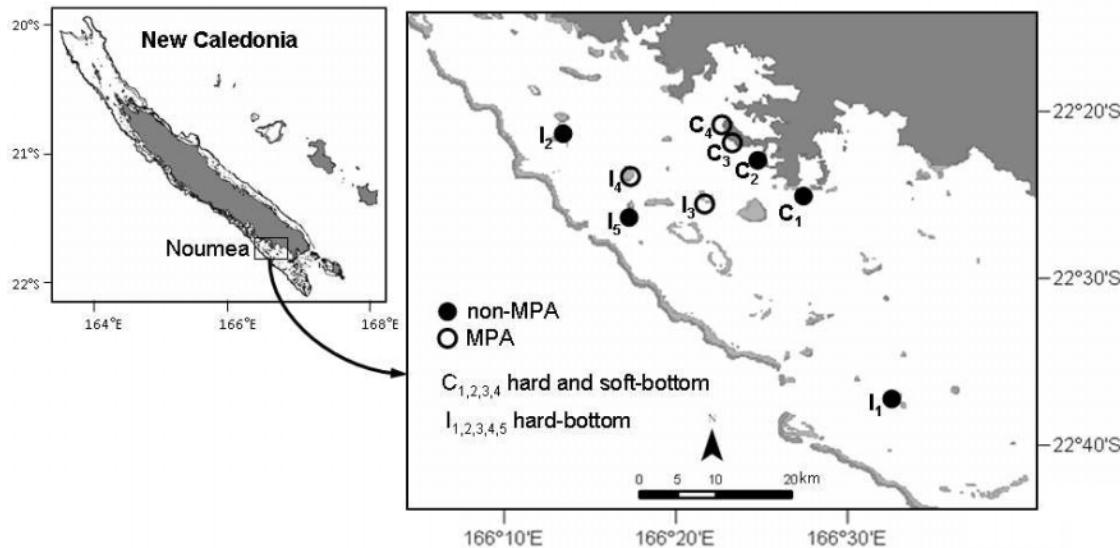


Figure 1. Study area and sampling stations on islets ( $I_1$ ,  $I_2$ ,  $I_3$ ,  $I_4$  and  $I_5$ ) and coasts ( $C_1$ ,  $C_2$ ,  $C_3$ ,  $C_4$ ).

MPA (○) and non-MPA (●) stations are represented.  
Note that only hard-bottom habitat was considered for islets.

Table 1. Characteristics of sampling stations; habitat, location, status and number of samples per habitat.

C: coastal locations, I: islet locations.

non-MPA: harvested, MPA: Marine Protected Area, non-harvested.

Stations	Habitat	Location	Status	Number of samples on hard-bottom	Number of samples on soft-bottom
$C_1$	Hard-bottom and soft-bottom	Coast	non-MPA	20	20
$C_2$			non-MPA	20	20
$C_3$			MPA	15	15
$C_4$			MPA	15	15
			TOTAL	70	70
$I_1$	Hard-bottom	Islet	non-MPA	20	0
$I_2$			non-MPA	20	0
$I_3$			MPA	20	0
$I_4$			MPA	20	0
			TOTAL	80	0
$I_5$	Hard-bottom	Islet	non-MPA	5	0

### Benthic invertebrate assemblages

Fauna was collected using two different methods with respect to the sampled habitat (see Jimenez et al. 2010 for details). Soft-bottom macrobenthos was sampled using randomly placed circular grabs of 0.1m<sup>2</sup>, pushed 30cm deep in the sediment and sieved on a 1mm round mesh. Hard-bottom macrobenthos was sampled by visual census and collected by hand along randomly placed belt transect of 20\*2m.

Five replicates per station were collected for each season in both habitats except for C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub>; no sampling was done on winter 2008 due to logistical issues (see Table 1). A total of 70 samples (5 replicates x 4 seasons x 4 stations - 1season x 2stations) in soft-bottom habitats vs. 150 samples (5 replicates x 4 seasons x 8 stations - 1season x 2stations) in hard-bottom habitats were therefore collected. In the field, samples were immediately fixed in 5% formalin. Sorting and identification at family level were performed in the laboratory, because family was proven to be a good descriptor of these assemblages (see Jimenez et al. 2010). Data were square-root transformed to weight the contributions of common vs. rare species (see Legendre and Legendre 1998). The obtained faunal matrix (abundances per family and per sample in the different habitats) were considered for subsequent analyses in conjunction with the environment data matrix.

### Environmental variables

Habitat composition was characterized using percent cover of several benthic categories, using a “quick and clean” quantitative photographic method developed by Dumas et al. (2009). Photoquadrats of 1m<sup>2</sup> were captured using a Canon 8 MPixel digital camera: one per sample in soft-bottom habitats, one each meter along the transect in hard-bottom habitats. Pictures were then processed with CPCe software (Coral Point Count with Excel extensions, Kohler and Gill 2006), discriminating six categories: live corals (including all coral forms:

massive, encrusting, digitate etc.), hard substrate (dead corals, rubble, boulders and rocks), fine sediment (silt, mud and sand), algae (brown, green and coralline), seagrass and others (sessile or mobile organisms). Surface estimates expressed in per cent cover (%) thereafter) were derived from random stratified point count technique using a nine points per  $m^2$ , i.e. nine points per photoquadrat. Data (% cover per category per photo) were then averaged per transect.

Hydrodynamism was estimated by the “clod cards” method (Doty 1971), adapted for reef conditions (e.g., Jokiel and Morrissey 1993). This method is based upon the dissolution of a clod which is proportional to the local hydrodynamic conditions, providing relative dissolution rates as a comparative measure of hydrodynamic conditions. “Clod cards” were obtained mixing gypsum (1kg) with cold water ( $4^{\circ}\text{C}$ , 500g) and by pouring this mixture on cup molds. Obtained clod molds were dried (at  $60^{\circ}\text{C}$  during 48h), weighted ( $P_1$ ) and fixed on ballasted supports by strong rubber bands. Five clod molds were immerged per station during 24h in order to encompass a tidal cycle and not exceed the critical limit of 40% weight loss, above which weight loss is not conservative (Jokiel and Morrissey 1993). After recover, clod molds were dried again (at  $60^{\circ}\text{C}$  during 48h) and weighted ( $P_2$ ). The difference between initial and final weight ( $P_2-P_1$ ) provides dissolution rates over the 24h immersion from which hourly dissolution rate per sample (in %) are derived.

Sediment organic matter content and granulometry were measured using 3cm-diameter sediment cores pushed in the first centimetres of sediment and freeze-dried for conservation. In soft-bottom habitats two replicate sediment cores per station were taken in the same area used for invertebrate sampling; organic matter content and granulometry were then measured. In hard-bottom habitats a single core per transect was taken in the immediate adjacent sandy zone to measure organic matter content only. Total organic matter (TOM) was assessed by ashing at  $450^{\circ}\text{C}$  for 5h and expressed in percentage of the initial silt fraction content

(assessed by sieving using 0.063mm mesh). The sediment grain size was measured using a laser granulometer and classified following the classification of Wentworth (1922). Three categories were chosen: silt (<2µm), mud (2-63µm), sand (>63µm including also gravel >2mm).

### **Harvesting status**

In the surveyed stations, preliminary surveys based upon direct, visual counts of the number of harvesters along with interviews confirmed that harvesting pressure could be considered negligible in MPA stations, whatever the type of flats (islet or coastal). In unprotected areas, harvesting pressure (expressed as the number of harvesters per unit of time or surface) was much greater in coastal in comparison with islet stations. Harvested species were diversified with more than 60 potentially collected by fishermen (Jimenez et al. 2011). This species belong to 34 families (see Appendix A).

### **Data analysis**

Five successive steps were required for predicting invertebrate composition assemblages and testing the resulting model (Fig. 2). This procedure was similarly used for the assemblages of both habitats.

First, contributive environmental parameters were selected from the global environmental dataset using multivariate procedures (PCA, Step 1, Fig. 2).

Second, factors contributing to differences between invertebrate assemblages were selected by multivariate analysis of variance by permutations (PERMANOVA) (Step 2, Fig. 2). This method analyses the variance of multivariate data explained by a set of explanatory factors. Discrimination was based upon Bray-Curtis similarity, as it is particularly well-suited for the

description of benthic assemblages (Anderson 2001); p-values were calculated using 9999 permutations.

Third, the hierarchical effects of selected environmental parameters and factors on invertebrate composition assemblages were assessed by MRTs (Multivariate Regression trees, De'ath 2002, Step 3, Fig. 2). This multivariate discrimination technique builds a hierarchical tree with successive dichotomies in function of the selected factors/parameters, with related invertebrate assemblages for each scenario (i.e. branch in the tree). Associated relative error (RE) represents the fit of the tree, i.e. the variation among samples not described by the tree, while the cross-validated relative error term (CVRE) measures the variability between and within branches, thus providing predictive relevance of the tree (De'ath 2002). The selection of an optimal model is based upon RE and CVRE values: the lower RE and CVRE, the better the tree for a given dataset. To complete MRT analyses, the Dufrêne-Legendre index (Dufrêne and Legendre 1997) was used to identify families characterizing each branch of the tree (groups numbered 1, 2, 3 and 4 on Fig. 2). This index, based on relative abundance and frequency, is maximum when a single or a set of families is found in all observations of defined branch of the tree and not present on other branches. Statistical significance (fixed at 0.01) was assessed by randomized permutations procedure.

Finally the relevance of the MRT model was assessed by comparing the closeness of predicted vs. real assemblages for an additional station data set, I<sub>5</sub> (Step 4 and 5, Fig. 2). Starting from the (known) environmental characteristics of the additional I<sub>5</sub> station, the predicted assemblage was identified by following the corresponding dichotomies along the MRT tree (e.g., “close to assemblage 3” on Fig. 2, Step 4). Then, a 2D Multidimensional scaling (MDS) of the faunal assemblages was generated including the new data set I<sub>5</sub>, in order to test its resemblances with the assemblages predicted by the MRT (Step 5, Fig. 2). Differences between MRT-predicted assemblages were tested using 1-way ANOSIM

(analysis of similarity), while resemblances with the additional I<sub>5</sub> station was tested using SIMPER (similarity percentages) analysis (see Clarke and Ainsworth 1993).

Multivariate analysis of variance were performed using PRIMER v.6 (Clarke and Gorley 2006) with PERMANOVA add-on package (Anderson 2001). MRTs analysis including mvpart and labdsv package (Therneau et al. 2004) with associated Dufrêne-Legendre index were performed on R 2.2.1 software (Ihaka and Gentleman 1996).

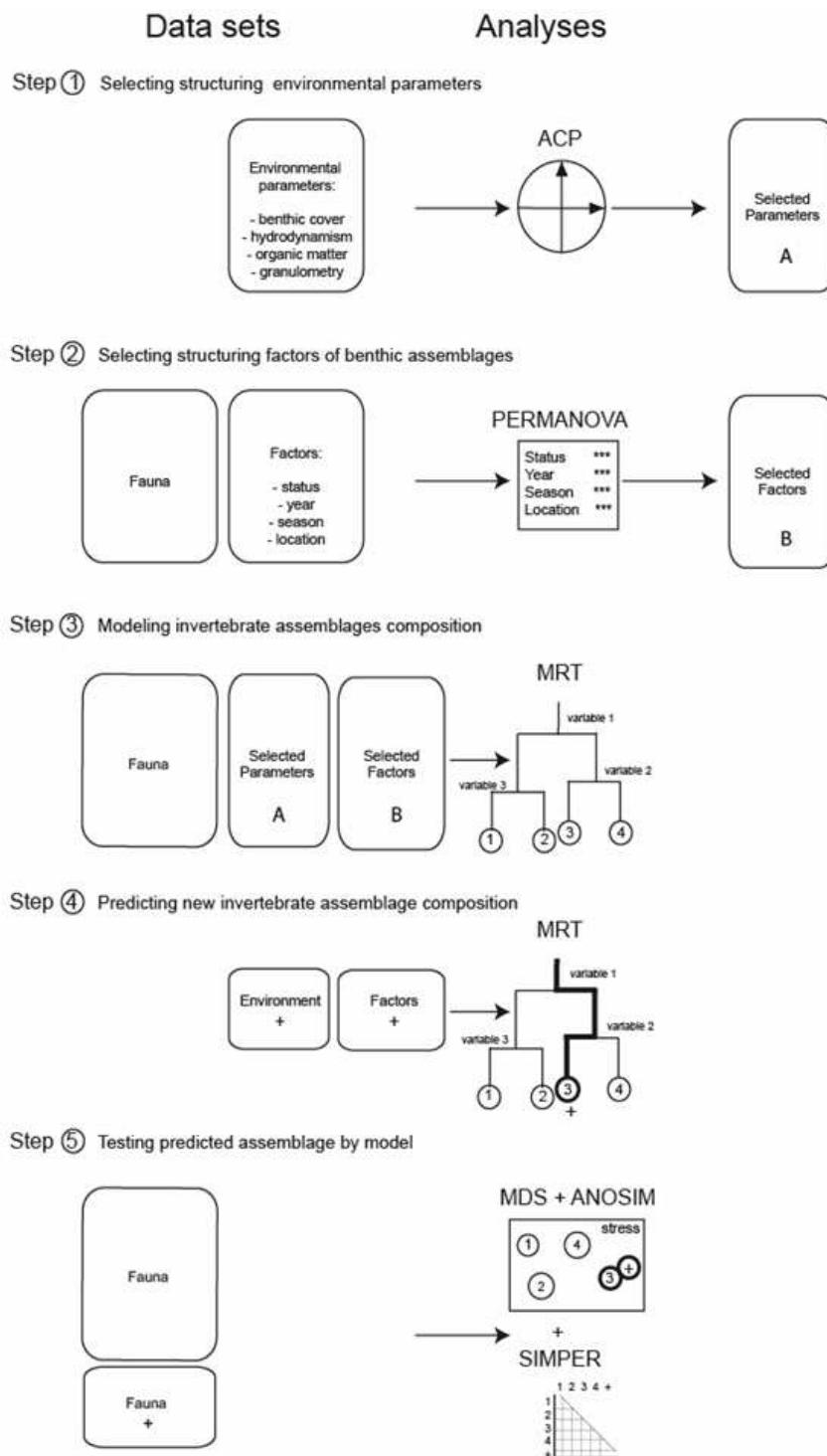


Figure 2. General scheme of analysis with used data sets and statistical tools step by step. Used data sets are initial environmental matrix (Environment), environmental matrix after selection (Selected Environment), initial faunal matrix (Fauna), tested factors (Factors), factors matrix after selection (Selected Factors), additional environmental parameters (Environment +), additional factors (Factors +) and additional fauna data set (Fauna +). Performed statistical analyses are principal component analysis (PCA), permutational multivariate analysis (PERMANOVA), multi-regression trees (MRT), multi-dimensional scaling (MDS), analysis of similarity (ANOSIM) and similarity percentages (SIMPER).

## RESULTS

### Invertebrate assemblages

A total of 24 975 individuals belonging to 134 families were observed (Electronic Supplemental Material, ESM Appendix A). Among them 28 families on hard-bottoms and 19 families on soft-bottoms were potentially harvested. They account for 48% of total abundance and 40% of species richness and 26% and 29% respectively. Invertebrate assemblages were highly different between hard-bottom and soft-bottom habitats (Fig. 3). In fact, MDS emphasized two distinct, well-discriminated groups of species separating soft-bottom (on the left) from hard-bottom samples (on the right). In hard-bottom habitat 97 families were identified while they were 86 families in soft-bottom, 55 families common to both habitats. The most abundant families (i.e. constituting more than 50% of total abundance) in hard-bottom habitats were the crabs Diogenidae and Porcellanidae, followed by the molluscs Arcidae and Muricidae. Soft-bottom habitats were dominated by the polychaete annelids Eunicidae and Chrysopetalidae, the ophiurids echinoderms Ophiactidae and Amphiuridae, as well as the molluscs Veneridae and Lucinidae and the anemones Actinidae. Subsequent analyses were therefore performed separately on hard- and soft-bottom habitats.

### Environment

The study of environmental variables (Step 1, Fig. 2) revealed clear differences among the stations in relation with benthic % covers, hydrodynamism, sediment organic matter content and granulometry, irrespective of station's status (MPA or non-MPA) (Fig. 4). In hard-bottom habitats, 56.4% of total variation was explained by the first two axes (Fig. 4a) with a clear distinction between islets and coast locations along axis 1: coastal locations were dominated by living corals and macrophytes while islets locations were mainly characterized by % of hard substrate. Coastal flats were characterized to a lesser extent by higher organic matter

content and sand cover (axis 2). Hydrodynamics highly influenced axis 2 showing a station but not a location gradient. In soft-bottom habitats, 60.3% of total variation was explained by the first two axes (Fig. 4b). The main difference was between C<sub>1</sub> and all the other stations (C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub>) based upon organic matter content and sediment granulometry (by Axis 1); C<sub>1</sub> had higher hydrodynamism and was dominated by sand and low organic matter content while C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> were dominated by silt and mud with higher organic matter content. All the environmental variables were therefore retained for the subsequent analyses in hard-bottom habitats whereas all except one (algal cover, which had not a significant contribution) were retained in soft-bottom habitats.

PERMANOVA analyses (Step 2, Fig. 2) showed that in hard-bottom habitats, invertebrate assemblages clearly differed between islet and coastal locations and between MPA and non-MPA areas with respect to sampling year (see significant interactions between Year, Flat and Status on Table 2). In soft-bottom habitats, invertebrate assemblages differed between MPA and non-MPA areas with a significant interaction between Year and Status. Assemblage composition differed also between seasons (summer vs. winter). Considering these results, the factors retained for following analyses were Status, Year and Location (coastal vs. islet) for hard-bottom assemblages and Status, Year and Seasons for soft-bottom assemblages.

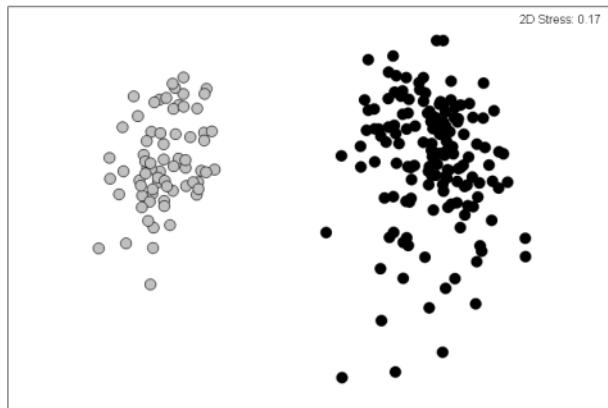


Figure 3. Multi-dimensional scaling (MDS) performed on hard-bottom (●) and soft-bottom (○) invertebrate assemblages. Stress value gives the representation of spatial dispersion based on resemblances among replicates.

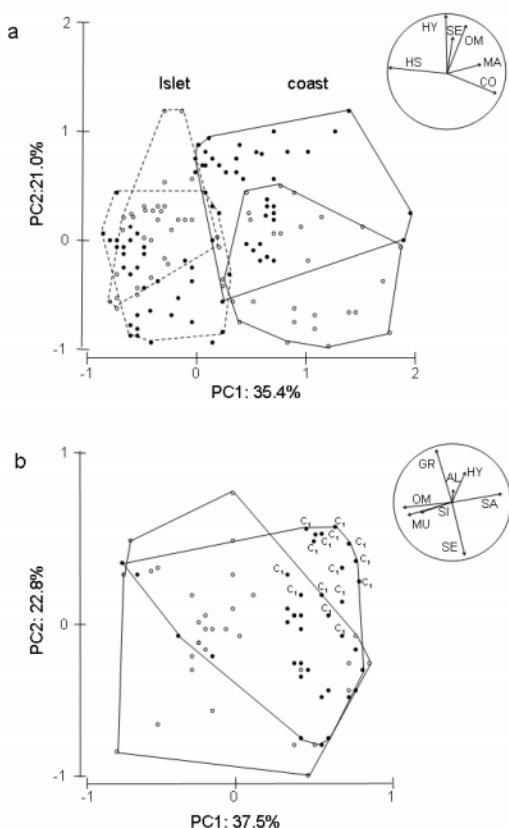


Figure 4. Principal Component Analysis (PCA) performed on the environmental variables for hard-bottom (a) and soft-bottom (b) habitats.

Convex hulls on the PCA indicate observations on islets (dotted lines) and on coasts (black lines). Blank circles represent MPA stations and full circles non-MPA stations.

Environmental variables are projected on correlation circle; HS: % of hard-substrate, HY: hydrodynamism, SE: sediment, OM: organic matter, MA: macrophytes, CO: corals, GR: grass, AL: algae, SA: sand, SI: silt, MU: mud.

**Table 2.** Results of PERMANOVA analyses on invertebrate abundances per family conducted on hard-bottom and soft-bottom habitats.

Source of variation, df (degrees of freedom), SS (sum of squares), MS (mean squares) Pseudo-F (F value by permutation) and P(perm) (p-value by permutation) are given.

<b>Source of variation</b>	<b>df</b>	<b>SS</b>	<b>MS</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P(perm)</b>
<b>Hard-bottom</b>					
Year	1	10995	10995	4.211	<0.001
Location	1	25454	25454	9.748	<0.001
Status	1	15902	15902	6.090	<0.0001
Season(Year)	2	29745	14873	5.696	<0.001
YearxLocation	1	4017	4017	1.538	<0.05
YearxStatus	1	4440	4440	1.701	<0.01
LocationxStatus	1	18973	18973	7.266	<0.001
Season(Year)xLocation	2	14021	7011	2.685	<0.001
Season(Year)xStatus	2	8535	4267	1.634	<0.001
YearxLocationxStatus	1	5050	5050	1.934	<0.01
Season(Year)xLocationxStatus	1	3165	3165	1.212	0.152
Residual	133	347280	2611		
Total	147	501750			
<b>Soft-bottom</b>					
Year	1	11232	11232	4.975	<0.001
Status	1	10790	10790	4.779	<0.001
Season(Year)	2	15034	7517	3.330	<0.001
YearxStatus	1	3262	3262	1.445	<0.05
Season(Year)xStatus	1	2579	2579	1.142	0.267
Residual	63	142240	2258		
Total	69	186490			

### Hierarchical influence of environmental factors on invertebrate assemblages

For both habitats, MRTs model (Step 3, Fig. 2) explained at least 60% of the total variation of abundances (RE=0.40 and RE=0.34 on hard and soft-bottom substrates respectively) (see Fig. 5). The predicted invertebrate assemblages were characterized by different indicator families (Table 3) for each branch of the regression trees (i.e. assemblages from A to I for hard-bottom and from J to O for soft-bottom habitats). Each branch represents a number of samples (see n values) and each obtained assemblage is a combination of different samples from different stations (see s values). Usually targeted families were not the most contributing families on predicted assemblage types.

Considering hard-bottom assemblages, MRT discriminated nine assemblages structured by six variables: location, status, % of hard substrate, organic matter, sampled year and hydrodynamism by decreasing importance (Fig. 5a). The first split separated islet from coastal locations, following by status (MPA vs. non-MPA) for coastal locations and hard substrate cover ( $\geq 75\%$  or  $< 75\%$ ) for islet locations. At the third level, organic matter content ( $\geq 2.405$  or  $< 2.405$  for non-MPAs;  $\geq 2.175$  or  $< 2.175$  for MPAs) discriminated invertebrate assemblages for coastal locations. In islet locations structuring factors of invertebrate assemblages were year (2008 vs. 2009), hydrodynamism (dissolution rate  $\geq 1.005$  or  $< 1.005$ ) and status (MPA vs. non-MPA). Most of harvested families were encountered on islet flats (see E, F and I assemblages).

For soft-bottom assemblages, MRT discriminated six assemblages structured by four variables: status, organic matter content, seagrass cover and year by decreasing importance (Fig. 5b). The first split differentiated MPA from non-MPA assemblages. Assemblages from the second split occurred with respect to seagrass cover ( $\geq 70.84\%$  or  $< 70.84\%$ ) for MPA stations, and organic matter content (percentage  $\geq 2.51$  or  $< 2.51$ ) for non-MPA stations. A third split discriminated assemblages in function of organic matter content ( $\geq 2.43$  or  $< 2.43$ )

for MPA areas, and in function of sampled year (2008 vs. 2009) for non-MPA areas. Only one harvested family (i.e. Mactridae) appeared on N assemblage type.

Table 3. Results of Dufrêne-Legendre invertebrate indicator families.  
For each identified assemblage (from A to I for hard-bottoms and from J to O for soft-bottoms) obtained characteristics families are given.  
Potentially targeted families are on bold type.

Assemblage		Families			
A	Phasianellidae	<b>Holothuriidae</b>	Diogenidae	<b>Chamidae</b>	Trochidae
B	Fasciolariidae	Porcellanidae	<b>Portunidae</b>	Crabidae	
C	Asterinidae	Ophiactidae	Phyllodocidae	Amphinomidae	
D	Diogenidae	Ophidiactidae	Parasalenidae	Echinometridae	
E	<b>Trochidae</b>	<b>Turbinidae</b>			
F	<b>Arcidae</b>	<b>Bursidae</b>	<b>Carditidae</b>	<b>Spondylidae</b>	Cypraeidae
G	Cerithidae	Xanthidae	Muricidae		
H	Neritidae	Chitonidae	<b>Strombidae</b>		
I	Echinasteridae	<b>Holothuriidae</b>	Mitridae	<b>Pectinidae</b>	Veneridae
J	Glyceridae	Amphictenidae	Siponculidae		
K	Eunicidae	Laganidae	Diogenidae		
L	Leucosiidae	Paguridae	Stilaroidae	Tellinidae	
M	Spatanguidae	Paguridae			
N	<b>Mactridae</b>	Capitellidae			
O	Sabellidae	Asterinidae	Chrysopetalidae	Ophiotricidae	Cirratulidae

### Testing predicted assemblages

The additional dataset ( $I_5$ ) was obtained from an unprotected islet reef flat characterized by hard-bottom habitat (HS cover=91.5%), sampled in 2008. Following the MRT obtained for hard-bottom assemblages with respect to these characteristics (Step 4, Fig. 2), we predicted that  $I_5$  invertebrate assemblages would close to the “H” assemblage (Fig. 6a).

The MDS performed with all groups predicted by MRT and the additional dataset (see Step 5, Fig. 2) highlighted that  $I_5$  invertebrate assemblages (labeled “X” on Fig. 2) was close indeed to the “H” assemblage (Fig. 6b). With a stress value of 0.08, this diagram could be interpreted as the result of a “good” ordination with no real prospect of misinterpretation (Clarke and Warwick 2001). ANOSIM tests showed that all these faunal groups resulting from MRT predictions were significantly different ( $R=0.495$ ,  $p=0.001$ ), except A and B, C and D, E and G (see Fig. 6b). SIMPER analyses confirmed the strong resemblance in terms of assemblage composition between  $I_5$  and H as they exhibited the smallest dissimilarity index (76.40%) compared to all the other groups (from 78.90 to 79.28% for islets, and from 80.52% to 84.4% for coastal groups). All these results confirmed that the assemblage predicted by the MRT was very close to the observed macroinvertebrate assemblage.

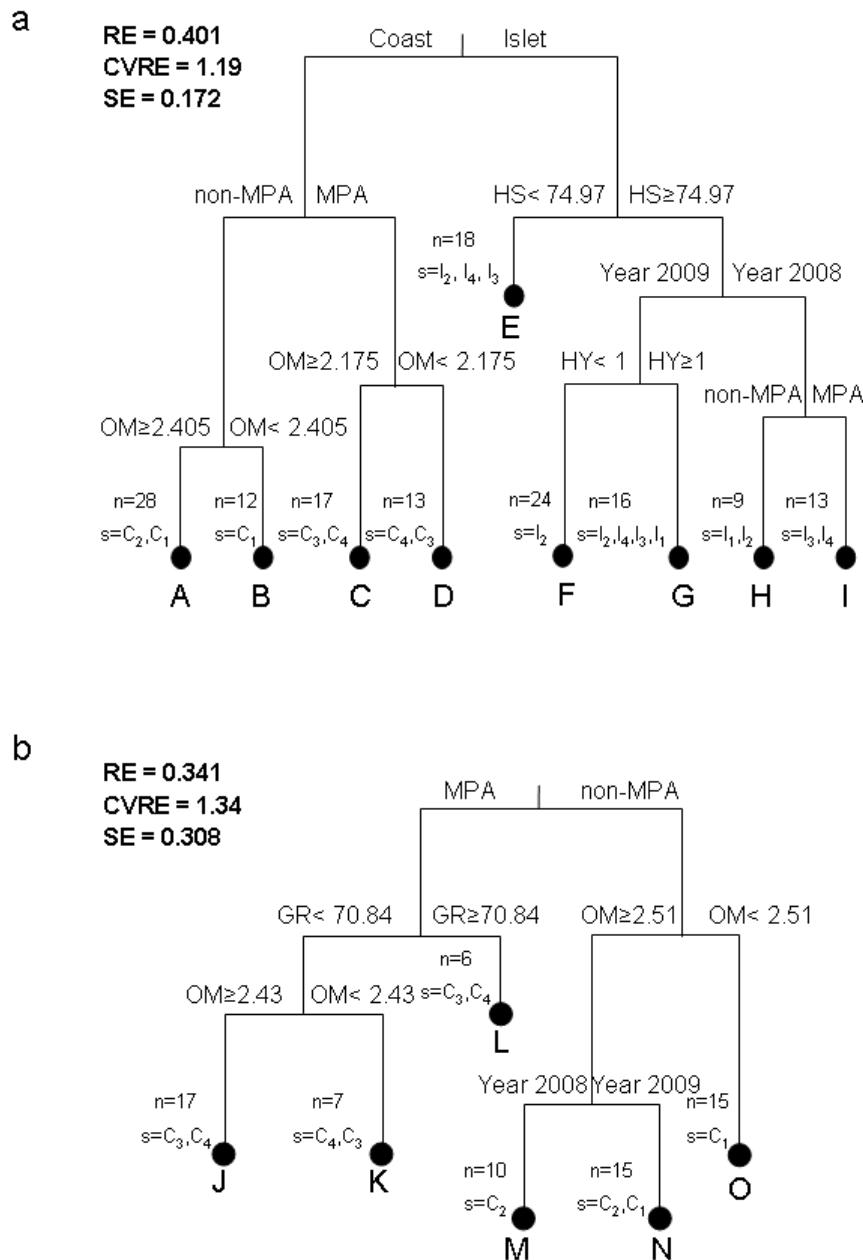


Figure 5. Multivariate regression trees (MRTs) obtained for a) hard-bottom and b) soft-bottom invertebrates identified at the family level. Predicted invertebrate assemblage types are annotated; group from A to I on hard-bottom (a) and from J to O on soft-bottom (b) habitats. For each branch the number of samples (n) and corresponding stations (s) are given. Relative error (RE), cross-validated relative error (CVRE), standard error (SE) are reported. On hard-bottom MRT: HS: % of hard substrate, OM: organic matter, HY: hydrodynamism. On soft-bottom MRT: GR: % of grass, OM: organic matter.

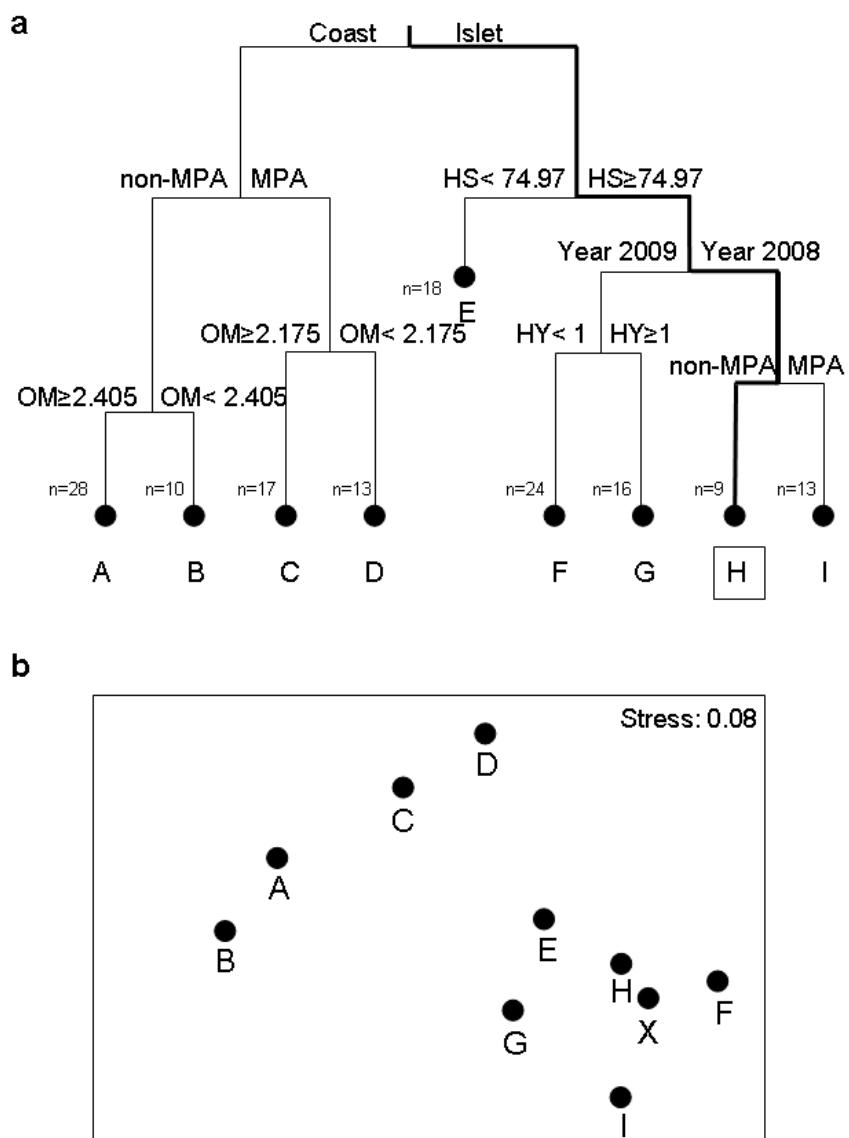


Figure 6. Testing model with a new data set by a) following environmental characteristics on MRT and b) projecting new faunal data set among obtained indicator assemblages on a multi-dimensional scaling (MDS). Stress value gives the representation of spatial dispersion based on resemblances among replicates.

X: new data set corresponding to  $I_5$  invertebrate assemblage.

A, B, C, D, E, F, G, H, I: obtained indicator assemblages on MRT.

## DISCUSSION

Trying to infer the composition of invertebrate assemblages from local environmental factors is a major challenge, especially in a context of data scarcity (partially resulting from taxonomic and/or sampling issues) usually associated with highly diverse communities such as those found in coral reefs. Indeed, quantitative data at species level require significant field and taxonomical work, especially when considering all communities (i.e. hard- and soft-bottom habitats) and with a high number of samples (150 for hard- and 70 for soft-bottoms). In this study therefore, developing such a predictive modelling approach provided was innovative and very interesting results, along with management-oriented recommendations.

A first important result of this study is that the predictive models used (MRTs) corroborated the strong relationship between invertebrate assemblages and their (local) environment, as usually suggested in the literature. In fact, most of the invertebrates exhibit a close linkage with their physical environment, in relation with their affinity to the habitat and a reduced mobility (Lucas 1994, Dumas et al. 2007, Leonardsson et al. 2009). Results confirmed that the considered macrobenthic species had close linkage with their physical habitat –in particular reef substrate-, probably deriving from their life habits. The observed spatial distributions were mainly controlled by environmental parameters, delineating two main environmental gradients across the area: a) a coastal vs. islet gradient characterized by changes in substrate composition (particularly coral and sand cover) and sediment OM content, reflecting increasing oceanic influence along with decreasing terrigenous impacts (Fernandez et al. 2005); b) a south vs. north hydrodynamic gradient, emphasizing the influence of south-west prevailing trade-winds which generate a dominant south-east / north-west current flow. All these environmental factors were retained as structuring factors in the regression trees with direct, significant influence on the composition of the benthic assemblages. Specifically, in

this study hard-substrate cover was one of the major structuring factors for hard-bottom assemblages as already demonstrated on coral reef environments (e.g., Adjeroud 2000; Zuschin et al. 2001; Nanami et al. 2005; Cleary et al. 2005; Dumas et al. 2007).

In soft-bottom habitats, our results similarly emphasized the influence of granulometry and sediment organic matter content, as reported by Dittman (2000) in Australia, Frouin (2000) in French Polynesia and Bigot et al. (2006) in La Reunion Island. Hydrodynamism is also well-known to influence benthic communities on coral reefs like for molluscs (McClanahan and Muthiga 1988), echinoderms (Dumas et al. 2007) and macrobenthic communities (Adjeroud 2000).

The present study also emphasizes the influence of harvesting on invertebrate assemblages, as evidenced by PERMANOVA results and the occurrence of the status (MPA vs. non-MPA) factor near the top of the MRT hierarchical trees. MPA implementation is therefore the main structuring factor for tropical invertebrate assemblages. Interestingly, the influence of this factor appears stronger in soft-bottom (coastal, with high frequentation) habitats as it appears at the top of the tree, highlighting the predominance of protection from fishing over other (environmental) factors for explaining the structure of invertebrate assemblages. In comparison, status appears only second for coastal, hard-bottom flats (i.e., having a moderate contribution for explaining the structure of invertebrate assemblages) or in the last position for islet, hard-bottom flats (i.e., having a minor contribution). This may be related to i) environmental differences (gradient in oceanic influences) occurring between coastal islet reef flats, and ii) harvesting pressure 11 times higher in the coastal stations than in the islets (Jimenez et al. pers. obs.). In soft-bottom habitats, seagrass cover and organic matter content were also major structuring factors for the invertebrate assemblages, in agreement with other studies (e.g., Snelgrove and Butman 1994; Widdicombe and Austen 2001; Mendez 2002; Bolam et al. 2004; Bigot et al. 2006). Surprisingly, sediment granulometry, especially mud

and sand fractions which were important in differentiating the stations (see PCA) and usually considered as major structuring factors (Bachelet et al. 1996; Ellingsen 2002) were not retained by MRTs. Rationale for this may include high inter-replicate variability in terms of granulometry resulting from sediment heterogeneity at small spatial scale, e.g. < 100 cm, a well-known phenomenon initially described from freshwater interstitial communities (Palmer et al. 1997; Ward et al. 1998). Finally, the temporal (inter-annual) variability of assemblage compositions was observed in both habitats, i.e. the factor “year” retained in the hierarchical mode, which is a key point to consider when designing monitoring surveys. Obtained assemblage types were mainly dominated by non-target families suggesting an effect on the whole assemblages as stated before. These findings suggest a whole community approach to quantify the relationships between environmental conditions, harvesting pressure and tropical invertebrate assemblages.

Looking at indicator groups, we noticed that harvested families were not the most contrasting between different groups of the tree. This results suggest that harvesting may much strongly alter the functioning of tropical benthic communities through cascading changes in the dominance of (many) common species, rather than through the direct removal of a (restricted) number of target species (see Chapman et al, 1995; Lasiak, 2003).

Keeping in mind that the “validation” of our model was performed using only a restricted dataset (a single location sampled on one occasion) and based on community composition only, we obtained very promising results with a very good similarity between the predicted and the observed macrobenthic assemblages. This is the first time that MRT prediction is validated by a new data set. Yet, complementary tests using additional datasets from different reefs will be required prior any generalization at larger (e.g., New Caledonian) scale. This is a crucial issue, as none of the community-scale models developed in coral reefs to encompass

environmental (e.g., Carassou et al. 2008) or combined environmental / anthropogenic factors (e.g., Claudet et al. 2006) could be validated using a real, independent dataset. From an ecological perspective, the predictive approach developed in this study may constitute a relevant step towards a better understanding of the assemblage / environment relationships in complex coral reefs ecosystems.

Predictive models can be used as potential management tools. MRT models have the advantages of reduced assumptions, large applicability and easy interpretability, therefore constituting an effective approach for assessing the influence of virtually any environmental and/or anthropogenic variable (Hiddink et al. 2006). They are especially well-suited for multivariate datasets with numerous (environmental, explanatory) parameters and sampling locations; in fact they are not sensible to non-linearity or interactions between explanatory variables, as well as unbalanced sampling or missing values (De'Ath 2002). Moreover, they are easily interpretable with progressive dichotomies of explanatory variables resulting in reduced size of trees, maintaining good statistical inferences (relative values of RE, CVRE, SE).

Furthermore, MRTs allow the definition of various bioindicators for each harvesting/environment scenario, through the hierarchical classification of the explanatory factors. Indicators may be species -or in this case families- whose parameters, such as density, distribution, populations structure, presence/absence, are used as a proxy measure of ecosystem condition (Pelletier et al. 2010). They are major tools increasingly used for communication and decision making (Vandermeulen 1998; Luna-Perez et al. 2010). In fact, they are sensitive to changes in environmental conditions and are therefore indicators of ecosystem health giving information for management policies (Vandermeulen 1998). In this study, we obtained families that can be considered as reliable indicators of harvesting

pressure, valuable information in impact assessment context. In the same way, if some commercial or subsistence species are identified by the MRT, corresponding environment (habitat, status, type of flat, hydrodynamism, organic matter content) would be protected as an essential ecological niche. For example in this study we have highlighted “E” assemblage type characterized by Trochidae and Turbinidae (cf. Fig. 5a and Table 3) which are important resources for Melanesian populations. We can therefore consider that islet reef flats with low hard substrate are protection priority locations. Finally, using this modeling approach to predict community composition can constitute an alternative to biological sampling, a concept gaining increasing recognition where environmental variables act as surrogates of the faunal assemblages (see review of McArthur et al. 2010). Sampling at higher spatial scale (via for instance high resolution habitat mapping, Mellin et al. 2007; Holmes et al. 2008) and over extended temporal periods would provide a more robust “calibration” dataset. Predictive maps of invertebrate assemblages for a given reef location could then be easily derived from basic information on habitat type (hard or soft-bottom with dominant benthic categories), location (islet vs. coast), protection status (MPA vs. non-MPA) and some environmental parameters easily measurable in the field such as hydrodynamism and organic matter content. If validated across relevant spatial and temporal scales, such approaches would constitute a crucial improvement in the process of decision-making and resource management.

## ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank J. Baly for his invaluable field assistance. This work was made possible through joint financial support from IRD and EAJ Basque Government funding for the PhD thesis of Haizea Jimenez.

## REFERENCE LIST

- Adams T.J. and Dalzell P.J. 1994. Artisanal fishing. Paper presented at the East-West Center Workshop on Marine Biodiversity Issues in the Pacific Islands University of Hawaii: 14 pp.
- Adjeroud M. 2000. Zonation of macrobenthic communities along two bays in an insular coral reef ecosystem (Moorea, French Polynesia). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* **323** (3): 305-313.
- Anderson M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**: 32-46.
- Bachelet G., deMontaudouin X. and Dauvin J.C. 1996. The quantitative distribution of subtidal macrozoobenthic assemblages in Arachon Bay in relation to environmental factors: a multivariate analysis. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **42**: 371-391.
- Baron J., Clavier J. 1992. Estimation of soft-bottom intertidal bivalve stocks on the southwest of New Caledonia. *Aquatic Living Resources* **5**:99-105.
- Bigot L., Conand C., Amouroux J.M., Frouin P., Bruggemann H., Grémare A. 2006. Effects of industrial outfalls on tropical macrobenthic sediment communities in Reunion Island (Southwest Indian Ocean). *Marine Pollution Bulletin* **52**: 865-880.
- Beger M. and Possingham H.P. 2008. Environmental factors that influence the distribution of coral reef fishes: modelling occurrence data for broad-scale conservation and management. *Marine Ecology Progress Series*, **361**: 1-13.
- Bolam S.G., Whomersley P. and Schratzberger M. 2004. Macrofaunal recolonization on intertidal mudflats: effect of sediment organic and sand content. *Journal of Experimental Biology and Ecology* **306**: 157-180.
- Breiman L., Friedman J.H., Olshen R.A. and Stone C.G. 1984. Classification and regression trees. *Wadsworth International Group, Chapman and Hall, Belmont*.
- Carassou L., Ponton D., Mellin C., Galzin R. 2008. Predicting the structure of larval fish assemblages by a hierarchical classification of meteorological and water column forcing factors. *Coral Reefs* **27** (4): 867-880.
- Chiappone M., Swanson D.W., Miller S.L. 2002. Density, spatial distribution and size structure of sea urchins in Florida Keys coral reef and hard-bottom habitats. *Marine Ecology-Progress Series* **235**: 117-126.
- Clarke K.R., Ainsworth M. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* **92**:205–219.
- Clarke K.R. and Warwick R.M. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 2<sup>nd</sup> edition, PRIMER-E: Plymouth.
- Clarke K.R. and Gorley R.N. 2006. PRIMER v6: User manual/Tutorial, PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK (2006).

Claudet J., Pelletier D., Jouvenel J.-Y., Bachet F., Galzin R. 2006. Assessing the effects of marine protected area (MPA) on a reef fish assemblage in a northwestern Mediterranean marine reserve: Identifying community-based indicators. *Biological Conservation* **130**: 349-369.

Cleary D.F. R., Becking L.E., De Voogd N.J., Renema W., De Beer M., Van Soest R.W.M., Hoeksema B.W. 2005. Variation in the diversity and composition of benthic taxa as a function of distance offshore, depth and exposure in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **65** (3): 557-570.

De'Ath G. 2002. Multivariate regression trees: a new technique for modelling species-environment relationships. *Ecology* **83**(4): 1105-1117.

Dittmann S. 2000. Zonation of benthic communities in a tropical tidal flat of north-east Australia. *Journal of Sea Research* **43**(1): 33-51.

Doty M. 1971. Measurement of water movement in reference to benthic algal growth. *Botanica Marina* **14**: 32-35.

Dufrêne M. and Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67**(3): 345-366.

Dumas P., Kulbicki M., Chifflet S., Fichez R., Ferraris J. 2007. Environmental factors influencing urchin spatial distributions on disturbed coral reefs (New Caledonia, South Pacific). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **344**(1): 88-100.

Dumas P., Bertaud A., Peignon C., Léopold M., Pelletier D. 2009. A "quick and clean" photographic method for the description of coral reef habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **368**(2): 161-168.

Ellingsen K.E. 2002. Soft-sediment benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability. *Marine Ecology-Progress Series* **232**: 15-27.

Fernandez J. M., Ouillon S., Chevillon C., Douillet P., Fichez R., Le Gendre R. 2006. A combined modelling and geochemical study of the fate of terrigenous inputs from mixed natural and mining sources in a coral reef lagoon (New Caledonia). *Marine Pollution Bulletin* **52**: 320-331.

Frouin P. 2000. Effects of anthropogenic disturbances of tropical soft-bottom benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* **194**: 39-53.

Guisan A. and Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**(9): 993-1009.

Hiddink J.G., Hutton T., Jennings S. and Kaiser M. J. 2006. Predicting the effects of area closures and fishing effort restrictions on the production, biomass, and species richness of benthic invertebrate communities. *Ices Journal of Marine Science* **63**(5): 822-830.

Holmes K.W., Niel K.P.V., Radford B., Kendrick G.A. and Grove S.L. 2008. Modelling distribution of marine benthos from hydroacoustics and underwater video. *Continental Shelf Research* **28**(14): 1800-1810.

Ihaka R. and Gentleman R. 1996. A language for data analysis and graphs. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **5**(3): 299-314.

Jimenez H., Dumas P., Bigot L., Amouroux J.M. and Ferraris J. 2010. Taxonomic resolution needed to describe invertebrate assemblages and to detect harvesting effects on coral reef ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* **406**: 211-222.

Jokiel P.L. and Morrissey J.I. 1993. Water Motion on Coral Reefs - Evaluation of the Clod Card Technique. *Marine Ecology-Progress Series* **93**(1-2): 175-181.

Kohler K.E. and Gill S.M. 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCE): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers and Geosciences* **32**(9): 1259-1269.

Legendre P. and Legendre L. 1998. Numerical ecology. 2nd English edition. *Elsevier Science BV, Amsterdam* : 853 pp.

Luna-Perez B., Valle C., Fernandez T.V., Sanchez-Lizaso J.L. and Ramos-Espala A.A. 2010. Halocynthia papillosa (Linnaeus, 1767) as an indicator of SCUBA diving impact. *Ecological Indicators* **10**(5): 1017-1024.

McArthur M., A., Brooke B.P., Przeslawski R., Ryan D.A., Lucieer V.L., Nichol S., McCallum A.W., Mellin C., Cresswell I.D and Radke L.C. 2010. On the use of abiotic surrogates to describe marine benthic biodiversity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **88**: 21-32.

McCarthy S.A., Laws E.A., Estabrooks W.A., Bailey-Brock J.H. and Kay E.A. 2000. Intra-annual variability in Hawaiian shallow-water soft-bottom macrobenthic communities adjacent to a eutrophic estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **50**: 245-258.

McClanahan T.R. and Muthiga N.A. 1988. Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiologia* **166**: 269-276.

Mellin C., Andrefoët S. and D. Ponton 2007. Spatial predictability of juvenile fish species richness and abundance in a coral reef environment. *Coral Reefs* **26**: 895-907.

Mellin C., Andréfouët S., Kulbicki M., Dalleau M. and Vigliola L. 2009. Remote sensing and fish-habitat relationships in coral reef ecosystems: review and pathways for systematic multi-scale hierarchical research. *Marine Pollution Bulletin* **58**: 11-19.

Mellin C., Bradshaw C.J.A., Meekan M.G. and Caley M.J. 2010. Environmental and spatial predictors of species richness and abundance in coral reef fishes. *Global Ecology and Biogeography* **19**: 212-222.

Mendez N. 2002. Annelid assemblages in soft bottoms subjected to human impact in the Urias estuary (Sinaloa, Mexico). *Oceanologica Acta* **25**(3-4): 139-147.

Météo France 2007. Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie. Scientific report, 130p.

Morrisey D.J., Underwood A.J., Howitt L. and Stark J.S. 1992. Temporal Variation in Soft-Sediment Benthos. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **164**(2): 233-245.

Nanami A., Nishihira M., Suzuki T., Yokochi H. 2005. Species-Specific Habitat Distribution of Coral Reef Fish Assemblages in Relation to Habitat Characteristics in an Okinawan Coral Reef. *Environmental Biology of Fishes* **72** (1): 55-65.

Nowlis J.S. and Roberts C.M. 1999. Fisheries benefits and optimal design of marine reserves. *Fishery Bulletin* **97**(3): 604-616.

Palmer M., Covich A.P., Finlay B.J., Gibert J., Hyde K.D., Johnson R.K., Kairesalo T., Lake S., Lovell C.R., Naiman R.J., Ricci C., Sabater F., Strayer D. 1997. Biodiversity and ecosystem processes in freshwater sediments. *AMBIO* **26**(8): 571-577

Pelletier M. C., Gold A. J., Heltshe J. F. and Buffum H. W. 2010. A method to identify estuarine macroinvertebrate pollution indicator species in the Virginian Biogeographic Province. *Ecological Indicators* **10**(5): 1037-1048.

Snelgrove P.V.R. and Butman C.A. 1994. Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology* **32**: 111-177.

Therneau T.M., Atkinson B., Ripley B., Oksanen J. and De'ath G. 2004. The mvpart package. In: De'ath, G.(Ed.), Multivariate Partioning.

Tuya F., Hernandez J.C. and Clemente S. 2006. Is there a link between the type of habitat and the patterns of abundance of holothurians in shallow rocky reefs? *Hydrobiologia* **571**: 191-199.

Vandermeulen H. 1998. The development of marine indicators for coastal zone management. *Ocean and Coastal Management* **39**(1-2): 63-71.

Ward J.V., Bretschko G., Brunke M., Danielopol D., Gibert J., Gonser T., Hildrew A.G. 1998. The boundaries of river systems: the metazoan perspective. *Freshwater biology* **40**(3): 531-569.

Wentworth C.K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology* **30**: 377-392.

Widdicombe S. and Austen M.C. 2001. The interaction between physical disturbance and organic enrichment: an important element in structuring benthic communities. *Limnology and Oceanography* **46**(7): 1720-1733.

Zmarzly D.L., Stebbins T.D., Pasko D., Duggan R.M., Barwick K.L. 1994. Spatial patterns and temporal succession in soft-bottom macroinvertebrate assemblages surrounding an ocean outfall on the southern San Diego shelf - relation to anthropogenic and natural events. *Marine biology* **118**: 293-307.

Zuschin M., Hohenegger J. and Steininger F.F. 2001. Molluscan assemblages on coral reefs and associated hard substrata in the northern Red Sea. *Coral Reefs* **20**(2): 107-116.

**APPENDIX**

Appendix A. List of the invertebrate families per phyla recorded in the field on hard and soft-bottom habitats with corresponding number of individuals (N) and species (S). Potentially collected families are in bold type.

Hard-bottom habitat				Soft-bottom habitat			
Phyla	Family	N	S	Phyla	Family	N	S
Annelida	Eunicidae	43	6	Annelida	Amphictenidae	122	2
Annelida	Aphroditidae	1	1	Annelida	Amphinomidae	3	1
Annelida	Nereidae	15	1	Annelida	Aphroditidae	37	3
Annelida	Capitellidae	5	1	Annelida	Capitellidae	92	3
Annelida	Glyceridae	65	1	Annelida	Chrysopetalidae	196	1
Annelida	Polyonidae	8	1	Annelida	Cirratulidae	14	1
Annelida	Amphinomidae	62	1	Annelida	Eunicidae	475	8
Annelida	Scyllidae	1	1	Annelida	Glyceridae	45	2
Annelida	Chrysopetalidae	19	1	Annelida	Hesionidae	10	1
Sipuncula	Sipunculidae	11	1	Annelida	Nereidae	25	3
Cnidaria	Actinidae	111	1	Annelida	Terebellidae	51	4
Arthropoda	Uristidae	18	1	Annelida	Maldanidae	3	1
Arthropoda	Melitidae	229	1	Annelida	Oweniidae	2	1
Arthropoda	Gammaridae	84	1	Annelida	Paraonidae	1	1
Arthropoda	Aoridae	32	1	Annelida	Phyllodocidae	2	1
Arthropoda	Diogenidae	4035	11	Annelida	Pilargidae	3	1
Arthropoda	<b>Wanthidae</b>	9	1	Annelida	Sabellidae	5	1
Arthropoda	<b>Portunidae</b>	293	4	Annelida	Spionidae	2	4
Arthropoda	<b>Pilumnidae</b>	117	2	Annelida	Stilaroidae	6	1
Arthropoda	Epialtidae	7	1	Annelida	Syllidae	4	1
Arthropoda	Porcellanidae	1305	1	Sipuncula	Siponculide	13	3
Arthropoda	Crabidae	255	31	Sipuncula	Aspidosiphonidae	15	1
Arthropoda	Xanthidae	726	6	Cnidaria	Actinidae	406	1
Arthropoda	Eriphiidae	7	1	Arthropoda	Ampithoidae	5	2
Arthropoda	Carpiliidae	1	1	Arthropoda	Aoridae	13	1
Arthropoda	<b>Menippidae</b>	47	1	Arthropoda	Uristidae	10	1
Arthropoda	Carpiliidae	56	1	Arthropoda	Spheromatidae	0	1
Arthropoda	Grapsidae	4	1	Arthropoda	Melitidae	15	1
Arthropoda	Alpheidae	71	1	Arthropoda	Tanaidae	3	1
Arthropoda	<b>Gonodactylidae</b>	22	1	Arthropoda	Xanthidae	17	2
Echinodermata	Ophidiasteridae	339	8	Arthropoda	Diogenidae	58	2
Echinodermata	Oreasteridae	1	1	Arthropoda	Leucosiidae	7	2
Echinodermata	Echinasteridae	32	1	Arthropoda	Alpheidae	104	2
Echinodermata	Asterinidae	8	2	Arthropoda	<b>Pilumnidae</b>	0	1
Echinodermata	Comasteridae	2	1	Arthropoda	Crabidae	123	17
Echinodermata	Echinometridae	232	2	Arthropoda	Calappidae	1	1
Echinodermata	Parasalenidae	170	1	Arthropoda	<b>Portunidae</b>	43	1
Echinodermata	Spatanguidae	3	1	Arthropoda	<b>Gonodactylidae</b>	6	1
Echinodermata	<b>Toxopneustidae</b>	10	1	Echinodermata	Asterinidae	24	1
Echinodermata	Diadematidae	6	1	Echinodermata	Spatanguidae	32	2
Echinodermata	Cidaridae	1	1	Echinodermata	<b>Holothuriidae</b>	90	7
Echinodermata	<b>Holothuriidae</b>	789	7	Echinodermata	Stichopodidae	1	1
Echinodermata	Stichopodidae	22	2	Echinodermata	Synaptidae	9	1
Echinodermata	Ophiocomidae	767	6	Echinodermata	Amphiuridae	340	4
Echinodermata	Ophiotrichidae	41	2	Echinodermata	Ophiactidae	460	2
Echinodermata	Ophiuridae	29	2	Echinodermata	Ophiidermatidae	11	1
Echinodermata	Ophiactidae	12	1	Echinodermata	Ophiotrichidae	130	2
Echinodermata	Asteropseidae	1	1	Echinodermata	<b>Toxopneustidae</b>	5	1
Echinodermata	Synaptidae	11	1	Echinodermata	Laganidae	1	1
Mollusca	<b>Arcidae</b>	3559	3	Echinodermata	Ophiocomidae	6	1
Mollusca	Carditidae	206	1	Echinodermata	Ophiotrichidae	2	1

Mollusca	<b>Chamidae</b>	152	1	Mollusca	<b>Arcidae</b>	155	3
Mollusca	<b>Isognomonidae</b>	7	3	Mollusca	<b>Cardiidae</b>	55	5
Mollusca	<b>Pteriidae</b>	45	3	Mollusca	<b>Chamidae</b>	3	2
Mollusca	<b>Spondylidae</b>	245	2	Mollusca	<b>Lucinidae</b>	242	3
Mollusca	<b>Trapeziidae</b>	17	2	Mollusca	<b>Modiolidae</b>	129	4
Mollusca	<b>Tridacnidae</b>	28	2	Mollusca	<b>Mactridae</b>	28	1
Mollusca	<b>Veneridae</b>	51	6	Mollusca	<b>Pectinidae</b>	2	1
Mollusca	<b>Pectinidae</b>	7	6	Mollusca	<b>Pteriidae</b>	24	3
Mollusca	<b>Modiolidae</b>	7	3	Mollusca	<b>Semelidae</b>	102	1
Mollusca	<b>Cardiidae</b>	1	1	Mollusca	<b>Tellinidae</b>	30	3
Mollusca	<b>Limidae</b>	19	2	Mollusca	<b>Veneridae</b>	283	10
Mollusca	<b>Mytilidae</b>	35	3	Mollusca	<b>Architectonicidae</b>	1	1
Mollusca	<b>Lucinidae</b>	5	1	Mollusca	<b>Bullidae</b>	3	1
Mollusca	<b>Pholadidae</b>	1	1	Mollusca	<b>Cerithidae</b>	1	3
Mollusca	<b>Fimbriidae</b>	2	1	Mollusca	<b>Cymatidae</b>	2	1
Mollusca	<b>Semelidae</b>	4	1	Mollusca	<b>Nassariidae</b>	34	2
Mollusca	<b>Octopodidae</b>	3	1	Mollusca	<b>Naticidae</b>	9	1
Mollusca	<b>Chitonidae</b>	108	4	Mollusca	<b>Phasianellidae</b>	168	1
Mollusca	<b>Bursidae</b>	73	2	Mollusca	<b>Pyramidellidae</b>	7	1
Mollusca	<b>Buccinidae</b>	140	3	Mollusca	<b>Strombidae</b>	140	3
Mollusca	<b>Cerithidae</b>	404	3	Mollusca	<b>Galeommatidae</b>	3	1
Mollusca	<b>Conidae</b>	126	13	Mollusca	<b>Fasciolaridae</b>	3	2
Mollusca	<b>Cypraeidae</b>	803	17	Mollusca	<b>Turridae</b>	7	2
Mollusca	<b>Fasciolaridae</b>	41	4	Mollusca	<b>Trochidae</b>	13	1
Mollusca	<b>Haliotidae</b>	15	1	Mollusca	<b>Muricidae</b>	9	3
Mollusca	<b>Mitridae</b>	149	6	Mollusca	<b>Hipponicidae</b>	5	1
Mollusca	<b>Muricidae</b>	1547	13	Mollusca	<b>Buccinidae</b>	3	1
Mollusca	<b>Nassariidae</b>	5	3	Mollusca	<b>Cypraeidae</b>	5	2
Mollusca	<b>Naticidae</b>	3	2	Mollusca	<b>Conidae</b>	1	1
Mollusca	<b>Neritidae</b>	357	2	Mollusca	<b>Limidae</b>	1	1
Mollusca	<b>Phasianellidae</b>	15	2	Mollusca	<b>Nudibranchia</b>	7	2
Mollusca	<b>Strombidae</b>	507	5	Mollusca	<b>Mollusca indt</b>	5	1
Mollusca	<b>Trochidae</b>	740	5	Mollusca	<b>Chitonidae</b>	13	1
Mollusca	<b>Turbanellidae</b>	103	2	Mollusca	<b>Vanikoridae</b>	1	1
Mollusca	<b>Turbanidae</b>	398	5	Porifera	<b>Irciniidae</b>	165	1
Mollusca	<b>Turridae</b>	6	3				
Mollusca	<b>Costellariidae</b>	3	1				
Mollusca	<b>Vanikoridae</b>	3	1				
Mollusca	<b>Stomatellidae</b>	7	1				
Mollusca	<b>Rissoidae</b>	1	1				
Mollusca	<b>Ranellidae</b>	2	1				
Mollusca	<b>Hipponicidae</b>	40	1				
Mollusca	<b>Bivalvia indet.</b>	7	1				
Mollusca	<b>Aplysiidae</b>	10	1				
Mollusca	<b>Dendrodorididae</b>	78	2				
Mollusca	<b>Onchidiidae</b>	19	2				
Mollusca	<b>Patellidae</b>	29	1				
<b>TOTAL</b>		20268	277	<b>TOTAL</b>		4707	178



### **III. 2. Exemple de gestion des invertébrés au Vanuatu**

Les stocks des ressources marines traditionnellement pêchées montrent des signes de surexploitation dans les îles du Pacifique sud (Ruddle 1998; Hunt 2003). C'est notamment le cas des invertébrés benthiques, qui sont particulièrement sensibles à la pression de pêche (Adams et Dalzell 1994, Malm 1999). La relation étroite entre les populations insulaires et le milieu marin environnant a entraîné le développement de mesures de gestion propres à aux petits états insulaires du Pacifique (Aswani 2005). La gestion coopérative, plus communément appelée gestion participative, est le pilier de ces mesures de gestion (Cinner et Aswani 2007). Elle fait référence à une gestion où la population locale est impliquée et agit activement dans le processus de préservation des ressources. La gestion participative des ressources marines est en plein essor depuis les années 2000 particulièrement dans les îles du Pacifique sud telles que les Fiji, Vanuatu, Samoa ou Palau (Tawake et al. 2001, Johannes 2002). En effet sur des îles souvent éloignées et bénéficiant de peu de moyens gouvernementaux pour la gestion des ressources, l'implication des populations locales joue un rôle majeur dans la réussite des plans de conservation.

Au Vanuatu, les stocks de mollusques récifaux tels que les trocas, les bénitiers et les turbos font face à une pression de pêche grandissante et des initiatives de protection ont été mises en place (Amos 1991, 1995, Jimmy 1995, Johannes 1998, Jimmy et Amos 2004). Parmi les actions les plus courantes, la création de réserves marines de petite taille (par village) appelées « tabu areas » rencontre un franc succès. Elle repose sur la participation active des villageois dans la gestion des ressources (Berkes 2006).

Ainsi, le contexte de l'étude et l'article publié repose sur la volonté des villageois de Marow, Mangarongo et Wiana sur l'île d'Emao (au nord-est de Efate, archipel des Vanuatu) de protéger durablement les ressources marines. Pour cela ils ont mis en place des réserves marines de petites tailles face à leurs villages. L'objectif était d'apporter un support scientifique et technique pour améliorer leurs techniques d'évaluation et de fournir des données fiables et adaptées pour la gestion de leurs ressources. Ce travail, qui s'inscrit dans ce vaste projet de recherche, s'est plus particulièrement centré sur trois espèces d'invertébrés ; le troca *Trochus niloticus*, le bénitier *Tridacna spp.* et le turbo *Turbo marmoratus* qui sont les espèces cibles majeures des pêcheurs. Les résultats obtenus sur les différences de densité et de taille des espèces dans et à l'extérieur des zones réserves ont fait l'objet d'une publication (A<sub>7</sub>) : P. Dumas, H. Jimenez, M. Léopold, R. Jimmy, G. Petro 2010. Effectiveness of village-based marine reserves on reef invertebrates in Emau, Vanuatu. *Environmental Conservation* 37(3):364-372.

---

## Article A7

### Efficacité des réserves marines locales sur les invertébrés récifaux à Emau, Vanuatu

P. Dumas, H. Jimenez, M. Léopold, R. Jimmy, G. Petro

*Environmental Conservation* 37(3):364-372

---

Cet article est une valorisation des données récoltées pendant une mission en août 2008 dont l'objectif était de mettre à disposition des outils de gestion d'aires marines protégées pour les populations locales au Vanuatu. Il repose sur un jeu de données échantillonné sur une des nombreuses îles du Vanuatu où des micro-réserves (aires « tabu ») ont été mises en place par les villages pour protéger les ressources marines. Il aborde ainsi le système de la gestion communautaire des ressources dans le Pacifique et leur efficacité.

#### Résumé

Malgré l'essor actuel des initiatives participatives de conservation marine dans le Pacifique, peu d'études ont spécifiquement traité de leur efficacité écologique pour la restauration et l'amélioration des ressources récifales d'invertébrés. Cet article étudie les effets de deux très petites ( $<0,05\text{km}^2$ ) réserves marines de village (aires *tabu*) situées le long du récif frangeant de l'île d'Emao, Vanuatu. Le suivi s'est concentré sur les espèces cibles (le troca, le bénitier et le turbo) et a impliqué des scientifiques expérimentés ainsi que des membres des communautés locales (pêcheurs). L'abondance, la densité et la taille des individus ont été échantillonnées en palme-masque-tuba le long de transects à l'intérieur et à l'extérieur d'aires *tabu*, en utilisant des outils en PVC simples spécifiquement développés pour le suivi participatif. L'habitat a été caractérisé par une méthode photographique permettant une description quantitative des habitats récifaux. Le rétablissement des ressources varie entre les zones en fonction des réponses spécifiques des différentes espèces aux caractéristiques contrastées des réserves et des pratiques de gestion locale. Le troca *Trochus niloticus*, espèce mobile à croissance rapide présente une réponse positive marquée en termes d'abondance et de taille dans les aires *tabu* les plus anciennes grâce aux effets combinés de la protection et d'actions de translocation par les pêcheurs. Des tendances similaires ont été observées pour les bénitiers sessiles et à croissance lente (*Tridacna* spp.), mais elles n'étaient pas significatives après quatre années de fermeture. Malgré l'évidence historique de leur présence sur la zone, les suivis ont souligné l'effondrement de la population du turbo (*Turbo marmoratus*). Sous certaines conditions, les réserves à très petite échelle, comme celles implantées par les initiatives de conservation des villageois, peuvent rapidement et efficacement augmenter les ressources d'invertébrés locaux. Il demeure incertain si les changements observés seront suffisants pour restaurer les stocks à des échelles plus larges et s'ils permettront de contrer l'épuisement des ressources d'invertébrés au Vanuatu.

**Mots clés :** récifs coralliens, invertébrés, gestion communautaire, Pacifique.



**1 Effectiveness of village-based marine reserves  
2 on reef invertebrates in Emau, Vanuatu**

**3 P. DUMAS<sup>1\*</sup>, H. JIMENEZ<sup>1</sup>, M. LÉOPOLD<sup>1</sup>, G. PETRO<sup>2</sup> AND  
4 R. JIMMY<sup>3</sup>**

**5** <sup>1</sup>*Centre IRD, BP A5, 98848 Noumea Cedex, Nouvelle-Calédonie, <sup>2</sup>Wan Smolbag Theatre, Port Vila, Vanuatu,  
6 PO Box 1024, Port Vila, Vanuatu and <sup>3</sup>Vanuatu Fisheries Department, PMB 045, Port Vila, Vanuatu*

**7 Date submitted: 26 August 2009; Date accepted: 9 April 2010**

**THEMATIC SECTION**

Community-based natural  
resource management  
(CBNRM): designing the  
next generation (Part 2)

**8 SUMMARY**

Despite the current expansion of community-based marine conservation initiatives in the Pacific, few studies have specifically addressed their ecological efficiency to restore or enhance reef invertebrate resources. This paper investigated the effects of two very small (<0.05 km<sup>2</sup>) recent village-based marine reserves (*tabu* areas) located along the shallow fringing reef of Emau island, Vanuatu. Surveys focused on heavily harvested species (namely *Trochus*, giant clams and green snails) and involved both experienced scientists and local villagers. Abundance, density and individual size data were collected by snorkelling along random transect belts located inside and outside the tabu areas, using simple PVC measuring tools specifically developed for participative monitoring. Habitat was assessed using a photographic method to quantitatively describe varied reef substrata. Resource recovery varied between the areas as a result of species-specific responses to contrasted reserve characteristics and local management practices. Fast-growing mobile *Trochus niloticus* exhibited strong positive abundance and size responses only within the older larger tabu area through the combined effects of protection from harvesting and translocation actions by local fishers. Similar trends were observed to a lesser extent for sessile slow-growing giant clams (*Tridacna* spp.), but these were not significant after four years of closure. Despite historical evidence of their presence in the area, surveys emphasized the severe population collapse of the heavily targeted green snail (*Turbo marmoratus*). Under certain conditions, very small-scale reserves, such as those implemented by village-based conservation initiatives, can rapidly and efficiently enhance local reef invertebrate resources. It is still unclear whether the changes are sufficient to restore critical levels of spawning biomass at larger scale and reverse the severe depletion of invertebrate resources occurring in Vanuatu.

**47 Keywords:** coral reefs, invertebrates, community-based  
48 management, Pacific

**INTRODUCTION**

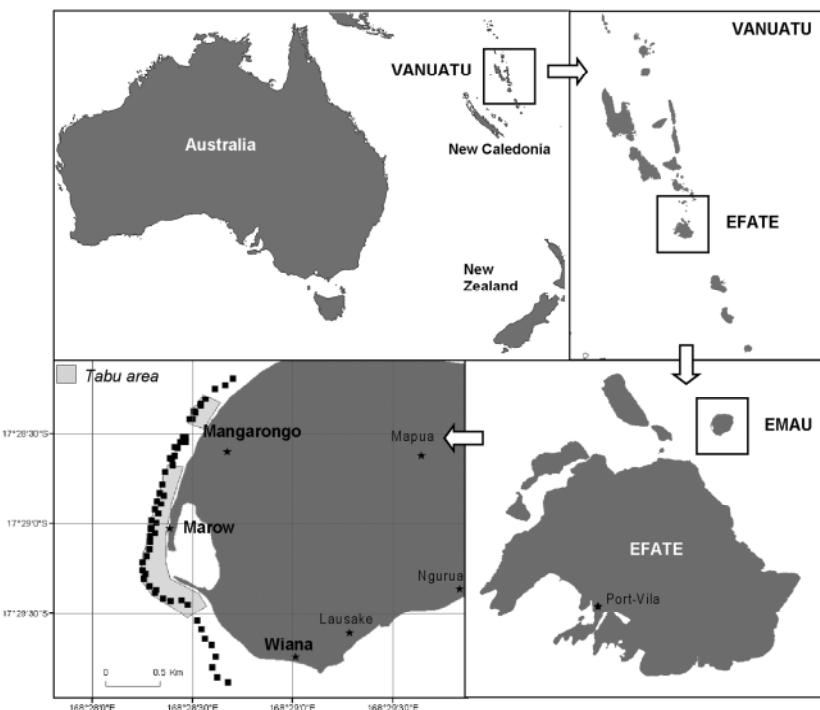
49

Concerns about overfishing in coral reef ecosystems have increased over the last decades; most Pacific insular countries are at risk of complete depletion of some vulnerable traditionally-harvested subsistence or commercial marine species (Ruddle 1998; Hunt 2003). Governance of marine tenure systems across the region, including issues of leadership, customary legitimacy and territory ownership, has a major influence on the complex relationships between communities and their environment, and more specifically on the management of fishing practices (Aswani 2005). Acknowledging that success or failure of management efforts in such systems largely depends on the attitude of the community owners and users, government fisheries managers have increasingly interacted with traditional authorities that control access rights and fishing rules over near shore areas and associated resources (Adams 1998; Zann 1999; Cooke *et al.* 2000). This situation catalysed the rise of cooperative management approaches across the whole Pacific region, where management options were decided by, and for, local communities with support from government agencies (Cinner & Aswani 2007). Community-based marine resource management may thus now be more widespread in Oceania than in any other tropical region in the world (Johannes 2002), with increasing support at national and international levels mainly owing to the worldwide failure of top-down centralized fishing regulations (Mora *et al.* 2009) and the increasing emphasis on the establishment of marine protected areas that mimic traditional fishing organizations (Cinner 2007).

In Vanuatu, fishing for sale and/or subsistence has severely affected the live stocks of reef molluscs, with populations now considered close to collapse in many locations despite the presence of suitable habitats for juveniles and adults (Amos 1995). In this context, since the early 1990s, Vanuatu has been experiencing a striking upsurge in small-scale initiatives to protect marine invertebrate resources, in particular *Trochus* (*Trochus niloticus*), giant clams (*Tridacna* spp.), green snail (*Turbo marmoratus*) and sea cucumbers (Amos 1991, 1995; Johannes 1998; Jimmy 1995; Jimmy & Amos 2004). Between 1993 and 2001, the total number of marine resource management measures more than doubled (Johannes & Hickey 2004). One of the most common actions was the creation of very small village-based marine reserves (*tabu* areas) with permanent or temporary fishing bans for invertebrate species.

\*Correspondence: Dr P. Dumas e-mail: pascal-paul.dumas@ird.fr

**Figure 1** Location of the study area in west Emau island, North Efate, Vanuatu (south Pacific). Tabu area reef sampling stations are indicated by black squares.



93 About 40 partial or total fishing ground closures were reported  
94 in 21 villages across the period, usually corresponding to  
95 very restricted parts of the reefs (Johannes & Hickey 2004).  
96 These management actions generally receive strong support  
97 from local communities, suggesting that 'the marine reserve  
98 phenomenon in Pacific will continue' (Bartlett *et al.* 2009).

99 Despite the objectives of such locally-based conservation  
100 initiatives, biological and ecological considerations may be  
101 of secondary importance compared to their expected social  
102 and cultural outputs (Horowitz 2008; Charles & Wilson 2009;  
103 Léopold *et al.* 2010). Few papers have specifically addressed  
104 the efficiency of such small-scale reserves to restore or enhance  
105 resources (for example see Cinner *et al.* 2005; McClanahan  
106 *et al.* 2006); documented effects often concern government-  
107 led marine protected areas (MPAs) (for example Pellerier *et al.*  
108 2005). Pacific island residents generally perceive reserves to  
109 be ecologically effective, but the scientific validation of these  
110 perceptions remains scarce and controversial (Bartlett *et al.*  
111 2009). Expected ecological benefits may include structural  
112 and functional enhancement of fish/invertebrate communities  
113 inside no-take zones, including increases in density, spawning  
114 biomass, body size, species or genetic diversity and ecosystem  
115 resilience with, in certain cases, fishery effects through  
116 adult/larval dispersal to the adjacent fishing grounds (see  
117 reviews in Gell & Roberts 2003; Halpern 2003; Willis *et al.*  
118 2003; Garcia-Charton *et al.* 2008; Perez-Ruzafa *et al.* 2008a, b).

119 However, while some empirical studies show that response  
120 to protection was reserve size-independent (for example  
121 Halpern 2003; Guidetti & Sala 2007), others highlight spatial

thresholds affecting reserve benefits for harvested species  
(Claudet *et al.* 2008; Perez-Ruzafa *et al.* 2008b). This raises  
the question of the ecological and fisheries benefits of small-  
scale reserves, such as those being implemented in the Pacific  
owing to village-based initiatives (Berkes 2006).

In this study, we investigated the effects of two very small  
( $<0.05 \text{ km}^2$ ) locally-managed reserves on the invertebrate  
resource at Emau island (Vanuatu). The specific objectives  
of this study were to: (1) investigate ecological effects of  
the reserves on heavily harvested invertebrate populations,  
(2) elucidate potential effects of protection from reef-top  
gathering on reef habitats, and (3) evaluate the results of  
village-based management from a conservation perspective,  
in the local context. Main commercial and subsistence species  
(trochus shell *Trochus niloticus*, giant clams *Tridacna* spp.  
and green snail *Turbo marmoratus*) were surveyed inside and  
outside the customary reserves of Marow and Mangarongo  
villages. Habitat features, invertebrate abundance, density and  
size structure were measured underwater with the support of  
local villagers.

## MATERIALS AND METHODS

### Study area

We studied a 3.7 km linear shallow fringing reef on the Western  
coast of Emau island, North Efate, Republic of Vanuatu  
(Fig. 1). Fishing activities were controlled by the villagers  
from Mangarongo and Marow over their traditional exclusive

148 fishing grounds, though territory conflicts occurred at the  
 149 boundaries between both villages. With support from local  
 150 non-governmental organizations, village-based management  
 151 has resulted in the implementation of two small customary  
 152 reserves (tabu areas hereafter) with total fishing ban on all fish  
 153 and invertebrates species (Fig. 1). The Mangarongo tabu area  
 154 covers a 0.6 ha reef area and was established in 2005, three  
 155 years before the present study. The Marow tabu area (2.3 ha)  
 156 is located c. 350 m further along the same reef and its closure  
 157 was effected in 2004, four years before the present study.

### 158 Invertebrate sampling

159 In March 2008, we surveyed 50 shallow reef stations randomly  
 160 located along the reef (29 inside and 21 outside tabu areas).  
 161 Stations were at 1–3 m depth and c.50 m apart. We laid  
 162 one randomly selected (50 × 4 m) transect belt on each  
 163 station using a 50 m colour-marked survey tape attached to  
 164 the substratum. Two snorkellers swimming simultaneously  
 165 along the two sides of the transect line collected data, each  
 166 surveying a 2-m wide corridor. We focused our study on  
 167 the harvested invertebrates trochus (*Trochus niloticus*), giant  
 168 clam (*Tridacna* spp.) and green snail (*Turbo marmoratus*).  
 169 All individuals belonging to the target species that were  
 170 detectable without disturbing the substratum were counted  
 171 and measured. Individual sizes were recorded using simple  
 172 easy-to-use field tools developed for this study and suitable  
 173 for participative monitoring (for example Tawake *et al.* 2001).  
 174 They consisted of two specific underwater PVC measuring  
 175 devices: (1) a 35-cm calliper used for giant clams, graduated  
 176 from 0 to 30 cm in 2-cm size intervals and (2) a 40 × 15 cm plate  
 177 with four calibrated holes (6–8–10–12 cm in diameter) used  
 178 to measure trochus and green snail diameters. Invertebrate  
 179 sizes were recorded by ticking individual marks directly on  
 180 the PVC devices. Abundance data per species were derived  
 181 by simply counting the individual size marks written on the  
 182 devices.

### 183 Participative monitoring

184 The invertebrate surveys involved both experienced scientists  
 185 and trained local villagers; six different snorkellers (three  
 186 scientists and three villagers) were selected for the study  
 187 needs. Before starting, local people were trained for half a  
 188 day in the sampling protocol and use of the PVC measuring  
 189 tools. Each of the 50 stations was then randomly assigned to  
 190 a unique team composed of two scientists or two villagers,  
 191 so as to investigate individual and expertise-related effects on  
 192 resource monitoring.

### 193 Habitat

194 For each station, sediment type and substratum coverage  
 195 variables were estimated using a photographic method  
 196 developed to quickly and quantitatively describe contrasting  
 197 reef habitats (Dumas *et al.* 2009). Pictures were taken

Table 1 Habitat variables referring to sediment type and substratum coverage used for habitat characterization in the selected sites (west Emau, North Efate, Vanuatu).

Sediment type	Substrate coverage
Mud	Branching corals
Sand	Digitate corals
Rubble (1–5 cm)	Tabular corals
Boulders (< 100 cm)	Massive corals
Bedrock	Submassive corals
Dead coral substrate	Foliose corals
	Encrusting corals
	Soft corals (Alcyonarians)
	Fire corals (Milleporidae)
	Seagrass
	Encrusting algae
	Macroalgae

from the surface along transects using a standard digital 198  
 8 megapixels Canon S80 camera in underwater housing,  
 199 oriented perpendicular to the substratum; 25 pictures were  
 200 taken per transect (namely one shot every two metres)  
 201 and subsequently imported into an image analysis software  
 202 including efficient user-friendly features for the estimation of  
 203 sediment/substratum cover (CPCe [Coral Point Count with  
 204 Excel extensions] software; Kohler & Gill 2006). Surface  
 205 estimates expressed in per cent cover were derived from  
 206 random stratified point count techniques using a nine points  
 207 per m<sup>-2</sup> ratio ensuring reliable habitat profiles with low  
 208 bias and high precision. Eighteen local habitat variables were  
 209 considered, related to sediment type and substratum coverage  
 210 by large sessile organisms (Table 1). Percentage cover was  
 211 then aggregated at the transect level (Dumas *et al.* 2009). 212

### 213 Data analysis

214 We assessed the influence of expertise level on field 215 observations using non-parametric Mann-Whitney U tests  
 216 on abundance estimates from scientists versus those recorded  
 217 by the trained villagers. Individual (between-diver) effects  
 218 were also tested using non-parametric analyses of variance  
 219 (Kruskall-Wallis ANOVAs).

220 We investigated the habitat-related effects of protection  
 221 using a combination of univariate and multivariate techniques.  
 222 The similarity of the habitat in tabu and non-tabu stations  
 223 was assessed in each village using multivariate ANOSIM  
 224 procedures on the 18 substratum variables (Clarke & Warwick  
 225 2001). From the 18 substratum variables, we retained six  
 226 variables with a potential protection-related effect (total live  
 227 coral, branching coral, encrusting coral, rubble, bedrock and  
 228 sand; see Leujak & Ormond 2007, 2008) for non-parametric  
 229 Mann Whitney U tests, in order to check for differences  
 230 between tabu and non-tabu areas.

231 We assessed the relationships between species spatial  
 232 patterns and habitat using multivariate techniques; the  
 233 18 substratum variables (Table 1) were ordinated using

**Table 2** Influence of training and individual effects on the invertebrate surveys in west Emau (North Efate, Vanuatu). Total transects surveyed (%) and mean abundances per transect ( $\pm SD$ ) for *Trochus niloticus* and *Tridacna* spp. Associated tests for team- and diver-effects. NS = not significant.

Team	Transects (%)	Mean abundance ( $n \pm SD$ )	
		<i>T. niloticus</i>	<i>T. maxima</i>
Team 1			
All divers	57.1	0.6 (1.1)	0.7 (1.1)
Diver 1	9.8	0.6 (1.2)	1.3 (2.1)
Diver 2	17.9	0.8 (1.2)	0.5 (0.6)
Diver 3	29.5	0.6 (1.0)	0.5 (0.7)
Team 2			
All divers	42.9	0.8 (1.8)	0.7 (1.2)
Diver 4	8.9	1.8 (3.4)	1.0 (1.6)
Diver 5	26.8	0.6 (1.0)	0.8 (1.1)
Diver 6	7.1	0.5 (1.1)	0.0
Team effect		NS	NS
Diver effect		NS	NS

234 non-metric multidimensional scaling (MDS), in order to  
 235 establish a multifactorial typology of the habitat. We then  
 236 plotted species abundances on the resulting diagrams.

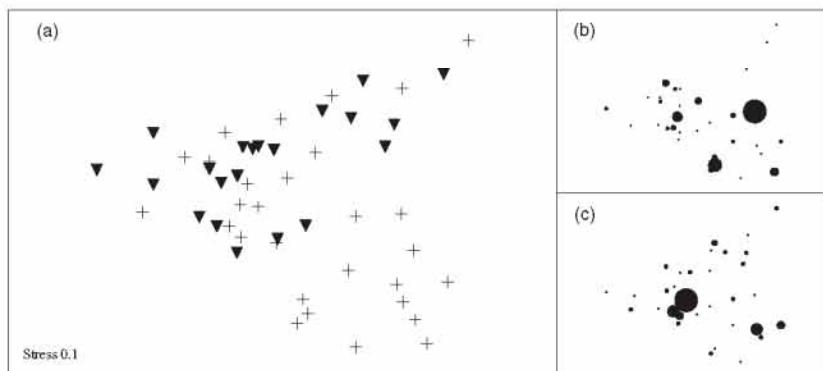
237 We assessed the ecological effects of the Mangarongo and  
 238 Marow tabu areas on invertebrate population structure by  
 239 comparing total abundance and size variations both inside and  
 240 outside tabu areas, using non-parametric Mann-Whitney U  
 241 tests. Species spatial distribution patterns were addressed by  
 242 plotting abundance data per species relative to distances from  
 243 village centre; data were fitted using non-linear least square  
 244 regressions.

## 245 RESULTS

### 246 Diver effects

247 We were unable to identify expertise-related bias when  
 248 comparing species abundance data between scientists and  
 249 local fishers (Table 2). Both teams recorded extremely similar  
 250 abundances regardless of the species considered (Mann-

**Figure 2** Two-dimensional MDS of the reef stations in west Emau (North Efate, Vanuatu) based upon habitat variables. (a) Station plot showing tabu (+) versus non-tabu (▼) stations. Same plots with black circles proportional to the abundance of (b) trochus shells (*Trochus niloticus*) and (c) giant clams (*Tridacna* spp.), respectively.



Whitney U tests,  $n = 100$ ,  $p = 0.95$  and  $0.55$  for *T. niloticus* and *Tridacna* spp., respectively). Similarly, we detected no individual effect when comparing data from the six snorkellers (Kruskall-Wallis ANOVAs,  $n = 100$ ,  $p = 0.86$  and  $0.08$  for *T. niloticus* and *Tridacna* spp., respectively).

### Invertebrate assemblages

Abundances of harvested species were generally low, ranging from 0 to 700 individuals  $ha^{-1}$  (i.e. 0–14 individuals per transect). Giant clams (*Tridacna* spp.) and trochus (*Trochus niloticus*) exhibited similar mean densities of 74 and 81 individuals  $ha^{-1}$  (1.5 and 1.6 individuals per transect), respectively, while *Turbo marmoratus* was not observed in the survey transects.

### Habitat

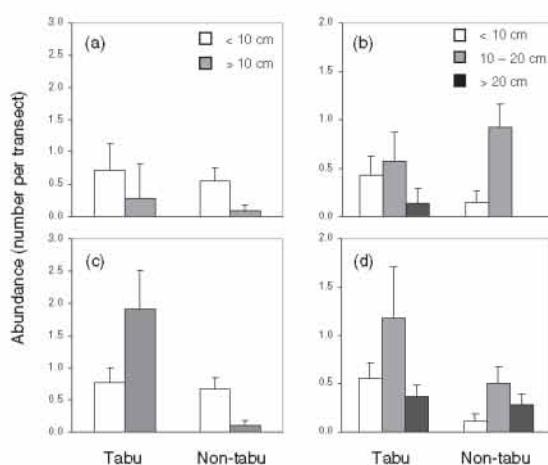
The 18 substratum variables did not reveal marked differences related to reserve status in the Marow or Mangarongo areas (Fig. 2). Only a few stations in Marow reserve indicated some habitat differences in terms of higher dead coral cover (Fig. 2a, lower right corner). Multifactorial analyses of similarity (ANOSIM) did not show any habitat differences between tabu and non-tabu areas (Marow,  $R = 0.09$ ,  $p = 0.11$ ; Mangarongo,  $R = 0.112$ ,  $p = 0.13$ ). Only encrusting coral cover and sand showed significant differences in the Marow tabu area, while other variables were similar both inside and outside the tabu area (Table 3). Protection status was not a major structuring factor for the studied reef habitats.

### Influence of tabu areas on invertebrate structure

The surveyed reef species exhibited very patchy distributions. On the whole, the Marow tabu area exhibited larger invertebrate populations (mean 2.7 individuals  $transect^{-1}$  for *T. niloticus* and 2.1 individuals  $transect^{-1}$  for *Tridacna* spp.) than the Mangarongo tabu area (mean 1.0 individuals  $transect^{-1}$  for *T. niloticus* and 1.1 individuals  $transect^{-1}$  for *Tridacna* spp.) (Fig. 3).

**Table 3** Comparisons of reef habitat variables between tabu (inside) and non-tabu (outside) areas in west Emau (North Efate, Vanuatu). Mann Whitney's U tests: \* $p < 0.05$ , NS = not significant.

Habitat variable	Mangarongo tabu area			Marow tabu area		
	inside	outside	$p$	inside	outside	$p$
Live coral (total)	28.5	32.7	NS	18.9	25.1	NS
Branching coral	1.9	2.5	NS	2.9	1.9	NS
Encrusting coral	7.7	6.1	NS	2.4	4.6	*
Rubble	0.7	2.4	NS	3.2	2.9	NS
Bedrock	35.2	28.8	NS	21.1	23.2	NS
Sand	2.6	2.8	NS	0.7	2.2	*



**Figure 3** Abundances (mean  $\pm$  SE) of different size classes of target species in tabu versus non-tabu reef stations in Mangarongo (a, b) and Marow (c, d) villages (west Emau, Vanuatu). (a, c) Trochus shells (*Trochus niloticus*) and (b, d) giant clams (*Tridacna* spp.).

For Marow, *T. niloticus* total abundance was three times greater inside the tabu area than outside (2.7 and 0.8 individuals transect $^{-1}$  for stations inside and outside the reserve, respectively; Mann-Whitney U test,  $p < 0.05$ ,  $n = 40$ ). Stations inside the tabu area harboured more large (> 10 cm) individuals of trochus (1.9 individuals transect $^{-1}$  inside as opposed to 0.1 individuals transect $^{-1}$  outside Marow reserve; Mann-Whitney U test,  $p < 0.01$ ). However small to medium size trochus abundances did not differ inside and outside the reserve (Table 4). We observed a marked longitudinal structure for *T. niloticus* in the Marow area; abundances were at their greatest in reef stations located in front of the village, then decreased towards both edges of the tabu area (Fig. 4a). We found that non-linear least square regressions of abundance data against distance from the village centre (Fig. 4b, c) indicated a significant exponential decrease in trochus abundances northward and southward from the village centre (fitted simple exponential model accounting for 51% and 45% of total variance respectively,  $p < 0.01$ ). We did not

**Table 4** Comparisons of tabu (inside) and non-tabu (outside) areas on trochus shell (*Trochus niloticus*) and giant clam (*Tridacna* spp.) densities and sizes in west Emau (North Efate, Vanuatu). Means per transect and results of Mann Whitney's U tests. Levels of significance: \* $p < 0.05$ ; \*\* $p < 0.01$ , NS = not significant.

Variable	Mangarongo tabu area			Marow tabu area		
	inside	outside	$p$	inside	outside	$p$
<i>Trochus niloticus</i>						
Total abundance	1.00	0.62	NS	2.68	0.78	*
Size $\leq$ 6 cm	0.00	0.31	NS	0.32	0.27	NS
Size 6–8 cm	0.00	0.15	NS	0.18	0.33	NS
Size 8–10 cm	0.71	0.08	NS	0.27	0.06	NS
Size 10–12 cm	0.29	0.08	NS	1.00	0.11	**
Size $\geq$ 12 cm	0.00	0.00	NS	0.91	0.00	**
<i>Tridacna maxima</i>						
Total abundance	1.14	1.08	NS	2.09	0.88	NS
Size $\leq$ 4 cm	0.00	0.00	NS	0.09	0.00	NS
Size 4–6 cm	0.00	0.00	NS	0.05	0.00	NS
Size 6–8 cm	0.29	0.15	NS	0.05	0.11	NS
Size 8–10 cm	0.14	0.00	NS	0.36	0.00	*
Size 10–12 cm	0.00	0.15	NS	0.32	0.11	NS
Size 12–14 cm	0.14	0.23	NS	0.18	0.06	NS
Size 26–28 cm	0.00	0.00	NS	0.05	0.00	NS

observe such spatial gradients for giant clams, although higher abundances were consistently found close to the north edge of the reserve ( $c.$  500 m distance from the village centre). Giant clams of all sizes were generally more abundant inside the tabu area (Fig. 3 ; mean 2.1 and 0.9 individuals transect $^{-1}$  inside and outside tabu area, respectively), but results were only significant for individuals in the 8–10 cm size class (Mann-Whitney U test,  $p < 0.05$ ).

Total abundance or abundance per size class for *T. niloticus* did not differ significantly between tabu and non-tabu reef stations at Mangarongo (0.6 and 1.0 individuals transect $^{-1}$  inside and outside tabu area, respectively; Mann-Whitney U tests,  $n = 20$ ). *Tridacna* spp. also exhibited similar abundance values both inside and outside the Mangarongo tabu area (mean 1.1 individuals transect $^{-1}$  in both). While large clams (namely those  $> 20$  cm) were only found inside this area, no differences in abundance were detected for any of the 13 size classes (Table 4).

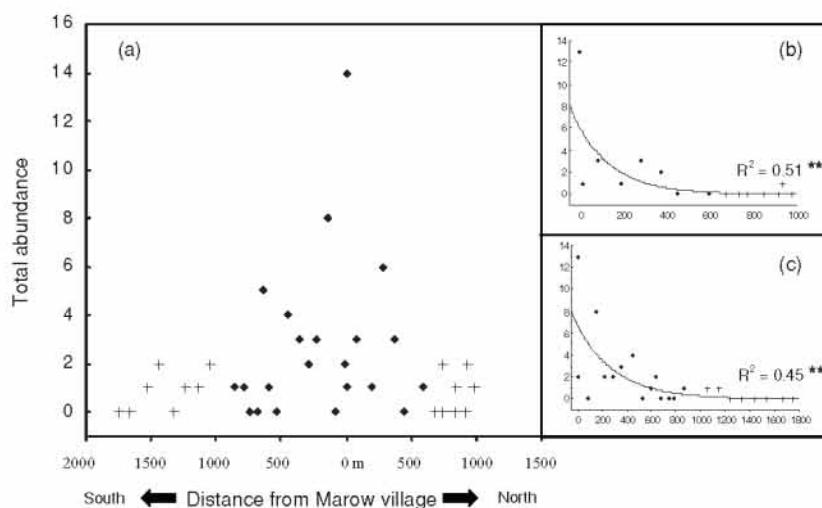
## DISCUSSION

### Effectiveness of small tabu areas on invertebrate resources

Our results suggest that, under certain conditions, even very small-scale tabu areas such as those implemented by village-based conservation initiatives can efficiently enhance reef invertebrate populations, at least at local scale. Yet, despite similar location and status, the benefits of the two tabu areas studied were strongly site-specific. Density and size estimates provide clear evidence of population enhancement in the

304  
305  
306  
307  
308  
309  
310  
311  
312  
313  
314  
315  
316  
317  
318  
319  
320  
321  
322  
323  
324  
325  
326  
327  
328  
329  
330  
331

**Figure 4** Longitudinal distribution pattern of *Trochus niloticus* along the reef stations of Marow (west Emau, Vanuatu). Abundance per transect plotted against distance (m) from the centre of Marow village for tabu (♦) and non-tabu (+) sites for (a) all transects, (b) north transects and (c) south transects. Exponential curve with associated coefficient and probability (\* $p < 0.05$ ; \*\* $p < 0.01$ ).



332 Marow tabu area, in particular for the mother-of-pearl *Trochus*  
 333 *niloticus*. The Marow tabu area also harboured large adult  
 334 individuals, in contrast with the surrounding reef stations  
 335 where they were virtually absent. We observed similar trends  
 336 for giant clams *Tridacna* spp. (almost all individuals observed  
 337 by scientist team belonging to *Tridacna maxima*), although  
 338 tabu effects were less significant. The lack of a clear positive  
 339 response for *Tridacna* spp. in Marow may also partially result  
 340 from statistical issues related to generally low abundances in  
 341 the study area (only 74 individuals were recorded across the 50  
 342 transects). On the contrary, the Mangarongo tabu area did not  
 343 significantly affect trochus or giant clam populations. Despite  
 344 historical evidence of the presence of green snails (*Turbo*  
 345 *marmoratus*) in the area, we did not observe any specimens  
 346 at the studied stations, regardless of their protection status;  
 347 this supports the likely accuracy of reports by local fishers of  
 348 a severe population collapse.

349 These results highlight different efficiencies in restoring  
 350 harvested invertebrate populations occurring along the same  
 351 reef at small spatial scales. Effects of reserves on assemblages  
 352 can be modified or obscured by confounding habitat effects  
 353 (Garcia-Charton *et al.* 2008), yet habitat may only partially  
 354 account for the observed difference between Marow and  
 355 Mangarongo tabu areas. Despite slightly higher dead coral  
 356 cover inside the Marow tabu area, the habitat typology  
 357 derived from the 18 sediment/substratum coverage variables  
 358 emphasized strong similarity between the Marow and  
 359 Mangarongo stations. Hydrological parameters (for example  
 360 water current, temperature, salinity and nutrient loads) were  
 361 not recorded in this study, but are unlikely to strongly differ  
 362 at the scales involved, in particular given the closeness of  
 363 the two tabu areas (only 350 m apart along one continuous  
 364 reef). More likely, different stages of population recovery  
 365 may be hypothesized as a result of species-specific responses

to contrasted age or size characteristics of the studied areas 366  
 and/or local management practices. 367

#### Ecological responses to protection 368

While our data support the conclusions of Halpern (2003) 369  
 that marine reserves can induce rapid increases in population 370  
 densities over short periods of time, they also suggest that 371  
 effect magnitude may be species size and time-dependent. 372  
 Thus, population recovery was currently observed only within 373  
 the older and larger Marow tabu area (2.3 ha, closed four 374  
 years before our study), in contrast with the smaller more 375  
 recent Mangarongo tabu area (0.6 ha, closed three years 376  
 before our study). Under a certain threshold, reserve size 377  
 may become a critical factor, by limiting the availability of 378  
 suitable reef habitats for species reproduction/growth, in 379  
 particular for species exhibiting ontogenetic changes in their 380  
 habitat preference such as in *T. niloticus*. Moreover, very small 381  
 reserves may not enable a significant proportion of mobile 382  
 trochus to remain protected from fishing if their displacement 383  
 range exceeds the no-take zone (Chapman & Kramer 2000). 384  
 Purcell (2004) recommended that MPAs should include a 385  
 band of reef at least 0.5 km wide, including reef slope, crest 386  
 and flats used by juvenile and adults trochus. Secondly, the 387  
 rapidity of response to protection is also mediated by species 388  
 life-history strategies, with quicker effects expected for fast- 389  
 growing and early-mature species. Large benthic invertebrates 390  
 do not usually fall into the latter category, therefore requiring 391  
 more time before significant effects on population structure 392  
 can be reached. This is more likely the case for slow-growing 393  
 bivalve species, especially if they also experience highly 394  
 variable temporal recruitment such as giant clams (Lucas 395  
 1994). These results therefore support the conclusions of 396  
 Sale *et al.* (2005), highlighting the importance of framing 397

any ecological assessment of reserve efficiency in a spatial (for example reserve size) and temporal (for example duration of protection) context.

Yet, the population increase observed in Marow tabu area for trochus (especially for large adult individuals >10 cm) may have different causes. Local (intra-reef) adult migrations may be discounted: our results clearly emphasize the absence of large individuals in adjacent non-tabu stations. Similarly, migration from remote reefs is unlikely, given the restricted displacement ability of adult trochus (Clarke *et al.* 2003). If recruitment occurs across the area, natural population growth followed by the exclusion of large individuals outside Marow tabu area through fishing could occur. Tagging experiments partly support this hypothesis, as growth rates at this island make it theoretically possible for newly settled trochus to reach 10 cm inside the tabu area in less than four years (Bour 1985). However, because the quality of trochus shell generally decreases with size owing to sun bleaching and deterioration by boring organisms, middle-sized trochus are also actively targeted by fishers throughout the Pacific (Nash 1993) and, in Vanuatu in particular, regardless of the 9 cm minimum size limit set in 1983. Protection from fishing inside the Marow tabu area should therefore not only benefit large individuals; densities of 6–8 and 8–10 cm size-classes should also increase, and we did not observe such an increase.

#### 423 Village-based management practices

So where do the large trochus come from? That observed size patterns may result from a combination of direct human intervention and natural biological processes, through the translocation of individuals from non-protected stations by the fishers themselves. Interviews with local fishers from Marow village indicated that they usually move middle and large trochus occasionally found outside the tabu area towards the centre of the protected zone. This is consistent with the trochus abundance peaking in front of the village and decreasing towards the edges of the tabu area. Similar translocation actions were reported by Marow fishers for adult individuals of *Hippopus hippopus* giant clams. According to the fishers, rationales for this primarily included the desire to avoid poaching at the boundaries of their village tabu area and to increase the stock of harvestable individuals with a view to future reopening of the tabu area. In contrast with conventional MPAs, definitive (with no time limit) fishing bans rarely occur in Vanuatu, and village-based reserves commonly experience partial or total openings, for example for customary-related events or when resource levels are considered sufficient by the community. While these translocation actions do not appear to be custom driven, they may have profound ecological consequences, in particular from the perspective of population recruitment. Indeed, fishers tend to associate breeding stock aggregation with fishery closure, in a similar way to government-supported restocking actions enforced throughout the country

(Jimmy 1995). The importance of gregarious behaviour for optimal reproduction and/or larval settlement is increasingly recognized for marine invertebrates including trochus, green snails and clams (Ettinger-Epstein *et al.* 2008; Hadfield & Paul 2001). Since recruitment appears to be strongly density-dependent for these species, increasing their density inside the tabu areas through translocation/aggregation by the fishers themselves may indirectly enhance reserve effects. Even with the support of these informal village-based management practices, self-replenishment of such severely depleted populations remains uncertain. Given the low abundances of target mollusc species recorded across the area, threshold densities of adult conspecifics ensuring natural recovery may not be reached because of Allee effects (for example Stephens *et al.* 1999), at least in the present phase. In the case of fast-growing trochus, short-term stock rebuilding could still be expected inside the tabu area if juvenile growth counterbalances natural mortality. For slow-growing sessile giant clams that cannot actively aggregate for sexual reproduction, there is a risk that reduced reproductive success may cause the progressive decline and eventually the extinction of populations in the area, unless they are replenished by recruits from other populations and/or additional measures are taken by the community to protect and aggregate breeding stocks.

#### 423 Resource surveys and monitoring

Beyond this brief study, periodic assessments are required to investigate whether and how rapidly invertebrate resources recover. For optimal results, monitoring should meet two particular criteria. Firstly, it should provide robust relevant ecological indicators of population size structure. The size data in this case helped to identify size-specific effects such as translocation. Secondly, monitoring should involve the local communities. Participatory monitoring is crucial to strong local support for conservation, therefore monitoring methods must be adapted to community education and equipment levels. In this study, we developed cheap, simple and easy-to-use devices that allowed local snorkellers to efficiently record and measure the size of trochus and giant clams, as accurately as trained scientists. A sampling design (including the location and the dimensions of transect stations) was also provided to the communities to improve their locally-based monitoring programme, with the support of both governmental and non-governmental agencies.

Restoring critical densities of spawning biomass is a challenge in coral reefs, where invertebrate populations may not easily recover from overfishing (Nash 1993). In Vanuatu, as in other Pacific countries, further scientific work will be required to validate the ecological effectiveness of highly diverse community-led resource management initiatives, at relevant temporal and spatial scales. Keeping in mind that results tend to be site- and species-specific and therefore will require further testing before they can be generalized, small-scale

504 village-based marine reserves show promising results for the  
505 management of reef invertebrates in the Melanesian context.

## 506 ACKNOWLEDGEMENTS

507 This work was funded by the Coral Reef Initiative in South  
508 Pacific (CRISP) programme and is dedicated to the people  
509 of Emau island, in particular to the villagers from Marow,  
510 Mangarongo and Wiana for their warm welcome and field  
511 assistance. Many thanks to Tevi Obed from FSP Vanuatu for  
512 his efficient support and help in the field. Official support was  
513 provided by the Fisheries Department of Vanuatu. We thank  
514 the reviewers for their helpful comments and suggestions, in  
515 particular during the final revision phase of the manuscript.

## 516 References

- 517 Adams, T. (1998) The interface between traditional and modern  
518 methods of Fishery management in the Pacific Islands. *Ocean and  
519 Coastal Management* 40: 127–142.
- 520 Amos, M. (1991) Trochus reseeding experiment in Vanuatu.  
521 Unpublished report, SPC, Noumea: 14 pp. [www.document] URL  
522 [http://www.spc.int/DigitalLibrary/Doc/FAME/InfoBull/  
523 TROC/1/TROC1\\_08\\_Amos.pdf](http://www.spc.int/DigitalLibrary/Doc/FAME/InfoBull/TROC/1/TROC1_08_Amos.pdf)
- 524 Amos, M. (1995) Combination of fisheries management regulation,  
525 traditionally based management and wild stock enhancement using  
526 hatchery reared trochus juveniles as a precautionary management  
527 principle for *Trochus niloticus* resources in Vanuatu. Unpublished  
528 report, SPC, Noumea: 10 pp.
- 529 Aswani, S. (2005) Customary sea tenure in Oceania as a case of rights-  
530 based fishery management: does it work? *Reviews in Fish Biology  
531 and Fisheries* 15: 287–305.
- 532 Bartlett, C.Y., Pakoa, K. & Manua, C. (2009) Marine reserve  
533 phenomenon in the Pacific Islands. *Marine Policy* 33(4): 673–678.
- 534 Berkes, F. (2006) From community-based resource management to  
535 complex systems: the scale issue and marine commons. *Ecology  
536 and Society* 11(1): 45.
- 537 Bour, W. (1985) Croissance des trocas à Vanuatu. Unpublished  
538 report, ORSTOM, Nouméa: 32 pp. [www document] URL  
539 [http://www2.spc.int/coastfish/sections/reef/PROCFish\\_Web/  
540 Countries/CountryBiblio.aspx?CountryCode=VU](http://www2.spc.int/coastfish/sections/reef/PROCFish_Web/Countries/CountryBiblio.aspx?CountryCode=VU)
- 541 Chapman, M.R. & Kramer, D.L. (2000) Movements of fishes within  
542 and among fringing coral reefs in Barbados. *Environmental Biology  
543 of Fishes* 57(1): 11–24.
- 544 Charles, A. & Wilson, L. (2009) Human dimensions of marine  
545 protected areas. *ICES Journal of Marine Science* 66: 6–15.
- 546 Cinner, J. (2007) Designing marine reserves to reflect local  
547 socioeconomic conditions: lessons from long-enduring customary  
548 management systems. *Coral Reefs* 26: 1035–1045.
- 549 Cinner, J. & Aswani, S. (2007) Integrating customary management  
550 into marine conservation. *Biological Conservation* 140: 201–216.
- 551 Cinner, J., Marnane, M.J. & McClanahan, T.R. (2005) Conservation  
552 and community benefits from traditional coral reef management at  
553 Ahus Island, Papua New Guinea. *Conservation Biology* 19: 1714–  
554 1723.
- 555 Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (2001) *Change in Marine  
556 Communities: an Approach to Statistical Analysis and Interpretation*,  
557 Second edition. Plymouth, UK: PRIMER-E.
- 558 Clarke, P.J., Komatsu, T., Bell, J.D., Lasi, F., Oengpepa, C.P.  
559 & Leqata, J. (2003) Combined culture of *Trochus niloticus* and  
giant clams (Tridacnidae): benefits for restocking and farming. *Aquaculture* 215(1–4): 123–144.
- Claudet, J., Osenberg, C.W., Benedetti-Cecchi, L., Domenici, P., Garcia-Charton, J.A., Perez-Ruzafa, A., Badalamenti, F., Bayle-Sempere, J., Brito, A., Bulleri, F., Culjoli, J.M., Dimech, M., Falcon, J.M., Guala, I., Milazzo, M., Sanchez-Meca, J., Somerfield, P.J., Stobart, B., Vandeperre, F., Valle, C. & Planes, S. (2008) Marine reserves: size and age do matter. *Ecology Letters* 11(5): 481–489.
- Cooke, A.J., Polunin, N.V.C. & Moce, K. (2000) Comparative assessment of stakeholder management in traditional Fijian fishing grounds. *Environmental Conservation* 27: 291–299.
- Dumas, P., Bertaude, A., Peignon, C., Leopold, M. & Pelletier, D. (2009) A ‘quick and clean’ photographic method for the description of coral reef habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 368(2): 161–168.
- Ettinger-Epstein, P., Whalan, S., Battershill, C.N. & De Nys, R. (2008) A hierarchy of settlement cues influences larval behaviour in a coral reef sponge. *Marine Ecology-Progress Series* 365: 103–113.
- Garcia-Charton, J.A., Perez-Ruzafa, A., Marcos, C., Claudet, J., Badalamenti, F., Benedetti-Cecchi, L., Falcon, J.M., Milazzo, M., Schembri, P.J., Stobart, B., Vandeperre, F., Brito, A., Chemello, R., Dimech, M., Domenici, P., Guala, I., Le Direach, L., Maggi, E. & Planes, S. (2008) Effectiveness of European Atlantic-Mediterranean MPAs: do they accomplish the expected effects on populations, communities and ecosystems? *Journal for Nature Conservation* 16(4): 193–221.
- Gell, F.R. & Roberts, C.M. (2003) Benefits beyond boundaries: the fishery effects of marine reserves. *Trends in Ecology and Evolution* 18(9): 448–455.
- Guidetti, P. & Sala, E. (2007) Community-wide effects of marine reserves in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology-Progress Series* 335: 43–56.
- Hadfield, M.G. & Paul, V.J. (2001) Natural chemical cues for settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. In: *Marine Chemical Ecology*, ed. J.B. McClintock & B.J. Baker, pp. 431–461. Boca Raton, FL, USA: CRC Press.
- Halpern, B.S. (2003) The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications* 13(1): 117–137.
- Hunt, C. (2003) Economic globalisation impacts on Pacific marine resources. *Marine Policy* 27: 79–85.
- Horowitz, L. (2008) It's up to the clan to protect: cultural heritage and the micropolitical ecology of conservation in New Caledonia. *The Social Science Journal* 45: 258–278.
- Jimmy, R. (1995). Case study: the application of traditional management to the trochus fishery in Vanuatu. *SPC Trochus Information Bulletin* 4: 29–30.
- Jimmy, R. & Amos, M. (2004) Vanuatu's progress report on the integration of broodstock replenishment with community-based management to restore trochus fisheries: an ACIAR-funded project. *SPC Trochus Information Bulletin* 11: 13–14.
- Johannes, R.E. (1998) Government-supported, village-based management of marine resources in Vanuatu. *Ocean and Coastal Management* 40(2–3): 165–186.
- Johannes, R.E. (2002) The renaissance of community-based marine resource management in Oceania. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 317–340.
- Johannes, R.E. & Hickey, F.R. (2004) Evolution of village-based marine resource management in Vanuatu between 1993 and 2001. *UNESCO Coastal Region and Small Island Papers*, 15: 1–49.

621	Kohler, K.E. & Gill, S.M. (2006) Coral point count with Excel 622 extensions (Cpce): a visual basic program for the determination 623 of coral and substrate coverage using random point count 624 methodology. <i>Computers and Geosciences</i> 32(9): 1259–1269.	
625	Léopold, M., Herrenschmidt, J.M. & Thaman, R. (2010) The 626 relevance of traditional ecological knowledge for modern 627 management of coral reef fisheries in Melanesia. <i>Proceedings of the 628 11th International Coral Reef Symposium</i> , Ft Lauderdale, Florida, 629 7–11 July 2008 (in press).	
630	Leujak, W. & Ormond, R. F. (2007) Quantifying acceptable levels of 631 visitor use on Red Sea reef flats. <i>Aquatic Conservation: Marine and 632 Freshwater Ecosystems</i> 18(6): 930–944.	
633	Leujak, W. & Ormond, R. F. (2008) Reef walking on Red Sea reef 634 flats. Quantifying impacts and identifying motives. <i>Ocean and 635 Coastal Management</i> 51(11): 755–762.	
636	Lucas, J.S. (1994) Biology, exploitation, and mariculture of 637 giant clams (Tridacnidae). <i>Reviews in Fisheries Science</i> 2: 638 181–223.	
639	McClanahan, T.R., Marnane, M., Cinner, J. & Kiene, W. 640 (2006) A comparison of marine protected areas and alternative 641 approaches to coral reef conservation. <i>Current Biology</i> 16: 1408– 642 1413.	
643	Mora, C., Myers, R.A., Coll, M., Libralato, S. & Pitcher, T.J. (2009) 644 Management effectiveness of the world's marine fisheries. <i>PLoS 645 Biol</i> 7(6): e1000131.	
646	Nash, W.J. (1993) Trochus. In: <i>Nearshore Marine Resources of the 647 South Pacific</i> , ed. A. Wright & L. Hill, pp. 451–496. Suva, Fiji: 648 Institute of Pacific Studies, Forum Fisheries Agency, International 649 Centre for Ocean Development.	
650	Pelletier, D., Garcia-Charton, J.A. & Ferraris, J. (2005) Designing 651 indicators for assessing the effects of marine protected areas on 652 coral reef ecosystems: a multidisciplinary standpoint. <i>Aquatic 653 Living Resources</i> 18:15–33.	
	Perez-Ruzafa, A., Marcos, C., Garcia-Charton, J.A. & Salas, F. (2008a) European marine protected areas (MPAs) as tools 654 for fisheries management and conservation. <i>Journal for Nature 655 Conservation</i> 16(4): 187–192.	655
	Perez-Ruzafa, A., Martin, E., Marcos, C., Zamarro, J.M., Stobart, 656 B., Harmelin-Vivien, M., Polti, S., Planes, S., Garcia-Charton, 657 J.A. & Gonzalez-Wangnemert, M. (2008b) Modelling spatial and 658 temporal scales for spill-over and biomass exportation from MPAs 659 and their potential for fisheries enhancement. <i>Journal for Nature 660 Conservation</i> 16(4): 234–255.	660
	Purcell, S.W. (2004) Management options for restocked trochus 661 fisheries. In: <i>Management Options for Restocked Trochus Fisheries</i> , 662 ed. K.M. Leber, S. Kitada, H.L. Blankenship & T. Svavand, 663 pp. 233–243. Oxford, UK: Blackwell Publishing.	664
	Ruddle, K. (1998) The context of policy design for existing 665 community-based fisheries management systems in the Pacific 666 islands. <i>Ocean Coastal Management</i> 40: 105–126.	667
	Sale, P.F., Cohen, R.K. & Danilowicz, B.S. (2005) Critical science 668 gaps impede use of no-take fishery reserves <i>Trends in Ecology and 669 Evolution</i> 20: 74–80.	670
	Stephens, P.A., Sutherland, W.J. & Freckleton, R.P. (1999) What is 671 the Allee effect? <i>Oikos</i> 87(1): 185–190.	672
	Tawake, A., Parks, J. & Radikedike, P. (2001) Harvesting clams 673 and data involving local communities in monitoring can lead to 674 conservation success in all sorts of unanticipated ways: a case in 675 Fiji. <i>Conservation in Practice</i> 2: 32–35.	676
	Willis, T.J., Millar, R.B., Babcock, R.C. & Tolimieri, N. (2003) 677 Burdens of evidence and the benefits of marine reserves: putting 678 Descartes before des horse? <i>Environmental Conservation</i> 30: 97– 679 103.	680
	Zann, L.P. (1999) A new (old) approach to inshore resources 681 management in Samoa. <i>Ocean and Coastal Management</i> 42: 569– 682 590.	683
		684
		685
		686



## Conclusions du chapitre III

Les conclusions majeures obtenues au cours de ce chapitre peuvent être regroupées en deux points :

- Les prédictions de composition des assemblages par les MRT ont mis en évidence l'influence majeure de la pêche sur la structuration des assemblages d'invertébrés benthiques des platiers à substrats durs et meubles. Les effets des conditions environnementales telles que la composition de l'habitat, l'hydrodynamisme ou le contenu en matière organique sont secondaires par rapport à ceux de la pression de pêche. Les assemblages prédits présentent des compositions bien différentes avec, pour chaque branche de l'arbre, des familles indicatrices distinctes. Le test de validité du modèle a été concluant ; l'assemblage observé « *in situ* » est très ressemblant à l'assemblage prévu par l'arbre. Les MRT peuvent contribuer d'aide à la gestion des assemblages d'invertébrés tropicaux hautement diversifiés et méconnus. En effet, ils ont montré qu'il faudrait d'abord limiter les prélèvements si on veut protéger la ressource, des espèces à caractère commercial (par exemple les bêches-de-mer) ou de subsistance (les trocas ou les bénitiers), puisque le facteur pêche est le premier facteur expliquant la composition des assemblages suivi des conditions environnementales qui favorisent leur présence.
- L'efficacité des réserves de petite taille instaurées au Vanuatu dépend très largement des espèces cibles concernées notamment en raison de leurs caractéristiques bio-écologiques. Effectivement, chaque espèce réagit de manière différente à la protection par des réserves selon notamment leur comportement de camouflage ou d'aggrégation, et les attributs biologiques tels que la croissance et la reproduction. Même si ces zones *tabu* peuvent servir à augmenter localement les stocks d'espèces

invertébrés emblématiques telles que les trocas ou les bénitiers, leur efficacité en termes de gestion sur des plus grandes échelles spatiales et temporelles est encore mal connue. Cependant, cette étude a montré que la gestion participative, seul système socialement accepté par les populations locales, semble être un moyen efficace et adapté au suivi des ressources marines dans les îles du Pacifique sud.





## **DISCUSSION GENERALE**





## **DISCUSSION GENERALE**

Les communautés d'invertébrés benthiques soumises à des contraintes environnementales évoluent dans le temps par intégration des variations de leur environnement. La part de changement attribuée à chaque contrainte environnementale est difficilement quantifiable et l'identification de ces facteurs environnementaux représente un enjeu majeur pour établir des mesures de gestion efficace des ressources en invertébrés marins (Pearson et Rosenberg 1978, Hily 1984, Warwick 1993). Cet enjeu est d'autant plus important dans les environnements très diversifiés et encore peu connus que sont les récifs coralliens. Effectivement, la forte diversité des invertébrés exploités et la dépendance des populations locales aux ressources marines (Dalzell et al. 1996) accentuent l'enjeu global de la conservation de ces écosystèmes.

Dans ce cadre, ce travail de recherche mené sur les communautés d'invertébrés benthiques des platiers en Nouvelle-Calédonie a contribué à :

- (1) la connaissance générale de la macrofaune/mégafaune benthique à différents niveaux : taxonomique, biologique (traits d'histoires de vie) et écologique (structure et fonctionnement) ;
- (2) la quantification des activités et de la pression de pêche à pied ainsi que de leurs impacts sur les assemblages incluant les espèces pêchées et non-pêchées ;
- (3) la meilleure compréhension de l'influence de l'environnement sur les assemblages d'invertébrés de la zone intertidale ;
- (4) l'évaluation de certaines mesures de gestion actuelles des ressources d'invertébrés tropicaux.



## **1. Structure spatiale et temporelle des assemblages d'invertébrés benthiques**

### **1.1. Contribution majeure à l'étude de la biodiversité des invertébrés des platiers de Nouvelle-Calédonie**

Bien que les communautés benthiques des zones intertidales soient bien connues dans les zones tempérées (par exemple Sanders et al. 1962, Kay et Knights 1975, Whitlatch 1977, Jaramillo et al. 1985, Reise 1991, Beukema 1995), en milieu tropical les études demeurent rares malgré certaines contributions précoce (par exemple Broom 1982, Vargas 1988, Dittmann 1996).

L'analyse des assemblages benthiques échantillonnés durant deux années consécutives (2008 et 2009) sur les platiers du Grand Nouméa en Nouvelle-Calédonie, a permis de recenser 371 espèces ou morphospecies, appartenant à 220 genres, 129 familles, 17 classes et 7 phylums, dont environ 250 espèces sur les substrats durs et 170 sur les substrats meubles (cf. Annexe B). La majorité des espèces identifiées apparaît dans le compendium de la biodiversité marine de Nouvelle-Calédonie de 2006. Même si la majeure partie des individus des espèces les plus fréquentes et abondantes a été dénombrée (~25 000 individus recensés dans cette étude), ce travail constitue une contribution majeure à l'étude de la biodiversité de ces communautés, notamment au vu des contraintes d'échantillonnage fortement limitatives dans ce type de milieu. Ceci est particulièrement vrai pour la mégafaune des herbiers ; en effet, l'échantillonnage par carottage n'est pas particulièrement adapté à cause de la faible surface échantillonnée face à la distribution hétérogène et à petite échelle (micro-hétérogénéité) de ces organismes. Un échantillonnage le long de transects aurait été plus approprié mais aurait considérablement augmenté le temps requis (voir Chardy et Clavier 1988). De la même manière, l'échantillonnage le long de transects pour la mégafaune des récifs peut entraîner un biais dans l'estimation de la richesse spécifique, notamment parce que

les espèces cryptiques ou mobiles sont moins facilement repérables. Cependant, un effort particulier a été fourni pour appliquer la même méthode de recherche et de comptage sur l'ensemble des campagnes d'échantillonnage (au cours des différentes saisons et années).

Basé sur un total de 220 prélèvements (150 et 70 sur les substrats durs et meubles respectivement), ce travail a permis d'obtenir une part importante des espèces présentes dans les communautés d'invertébrés. En effet, les courbes richesse spécifique/nombre d'échantillons atteignent quasiment l'asymptote, suggérant que le cortège d'espèces les plus fréquemment rencontrées a bien été identifié (Figure 12). L'estimation de la biodiversité dépendant fortement de l'effort d'échantillonnage (Gray 2000, Ellingsen 2002), un effort plus soutenu d'environ 20% aurait permis d'atteindre l'asymptote théorique.

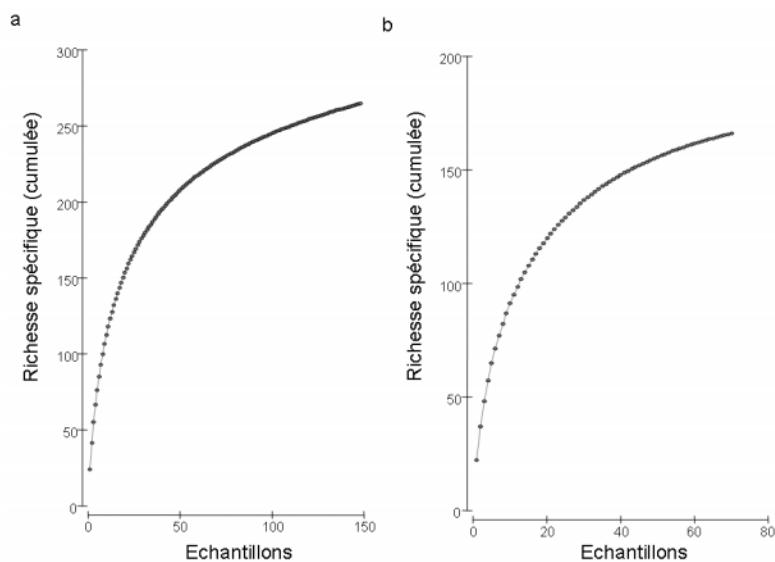


Figure 12 : Analyse de la richesse spécifique cumulée (tous taxons confondus) en fonction de l'effort d'échantillonnage (nombre d'échantillons) sur les substrats durs (a) et meubles (b).

Cette étude a donc contribué à une meilleure connaissance de la biodiversité des assemblages d'invertébrés des substrats durs et meubles des platières de Nouvelle-Calédonie. A ce titre, une collection de référence d'individus conservés dans l'alcool, intégrée et accessible via une base de données taxonomique de l'IRD de Nouméa (Lagplon, [www.lagplon.ird.nc](http://www.lagplon.ird.nc)) a été constituée.

## **1.2. Composition des assemblages : quelles résolutions taxonomiques et métriques pour la décrire ?**

La composition des assemblages décrite dans cette étude s'accorde largement aux données disponibles dans la littérature (cf. article A<sub>4</sub>). En effet, la dominance des annélides polychètes sur les substrats meubles a précédemment été constatée en Polynésie (Frouin 2000, Frouin et Hutchings 2001), à La Réunion (Bigot et al. 2006a, 2006b), à Hawaï (McCarthy et al. 2000), au Brésil (Paiva 2001), au Chili (Lancellotti et Stotz 2004), à Hong Kong (Shin et Ellingsen 2004), ainsi que celle des mollusques sur les fonds sédimentaires des îles du Pacifique (Long et Poiner 1994, Newell et Clavier 1997, Baron et al. 1993) dont la Nouvelle-Calédonie (voir Tableau 6). Sur les fonds récifaux, la dominance des mollusques constatée dans cette étude avait préalablement été mentionnée par McClanahan et Muthiga (1992) au Kenya, Zuschin et al. (2001) en Mer Rouge et Bouchet et al. (2002) en Nouvelle-Calédonie. Ces compositions sont constantes au cours des campagnes d'échantillonnage, les assemblages d'invertébrés seraient donc relativement stables dans le temps.

La diversité spécifique recensée dans cette étude est en deçà de celle recensée sur les substrats meubles (171 vs. 287 pour Cesa en 1998 ou 319 pour Garrigue et al. en 1998) mais ces études concernaient l'étage subtidal plus riche en espèces. Si l'on compare la diversité des annélides polychètes par exemple, les résultats obtenus ici (41 espèces) sont en accord avec ceux de Roman et Levie (1999) qui ont dénombré 34 espèces dans les herbiers intertidaux. L'abondance (672 individus/m<sup>2</sup>) et la biomasse moyenne (2,62g/m<sup>2</sup>) recensées sur les substrats meubles sont en accord avec celles observées au Mozambique (333 individus/m<sup>2</sup> et 0,7-3 g/m<sup>2</sup>, Makarov et Averin 1968), en Polynésie (222 individus/m<sup>2</sup> et 1,8g/m<sup>2</sup>, Frouin et Hutchings 2001) et à La Réunion (515 individus/m<sup>2</sup> et 0,12 g/m<sup>2</sup>, Bigot et al. 2006b). L'abondance (3,34 individus/m<sup>2</sup>) et la biomasse moyenne (0,3g/m<sup>2</sup>) sur les substrats durs sont difficilement comparables car les données sur ces assemblages sont inexistantes.

Tableau 6 : Synthèse des données disponibles sur les communautés d'invertébrés benthiques en Nouvelle-Calédonie. Pour chaque référence le lieu, la méthode d'échantillonnage ainsi que les principaux résultats obtenus en terme de richesse spécifique et de composition des assemblages sont spécifiés.

Habitat	Lieu	Méthode d'échantillonnage	Principaux résultats	Auteurs
Fonds sédimentaires subtidiaux	Lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie	Dragages	- 387 espèces recensées - mollusques dominants en termes de biomasse	Chardy et al. 1988 Chardy et Clavier 1988
	Lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie	Dragages	- dominance de polychètes - 319 espèces recensées - plus de 50% des mollusques	Gout 1991 Garrigue et al. 1998
	Lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie	Suceuse en plongée sur une surface de 0.2m <sup>2</sup>	- 3 types de fonds avec chacun des assemblages différents - dominance des mollusques	Richer de Forges 1998
	Ouvéa, îles Loyautés	Dragages	- 284 espèces recensées - Dominance des mollusques, annélides, polychètes et crustacés	Cesa 1998
	Lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie	Dragages	- 84 espèces recensées - polychètes et mollusques dominants	Baron et al. 1993
	Ilot Sèche-Croissant	Suceuse en plongée sur une surface de 5m <sup>2</sup>	- 15 espèces recensées - polychètes et mollusques dominants	Baron et Clavier 1994
Herbier intertidal	Tomo, sud-ouest de Nouvelle-Calédonie	Carottes de sédiment	- 34 espèces d'annélides polychètes - dominance des Eunicidae, Spionidae, Cirratulidae	Roman et Levie 1999
	Karikate, sud-ouest de Nouvelle-Calédonie	Quadrats le long de transects		
Fonds sédimentaires intertidiaux	Baie de Sainte Marie	Suceuse et quadrat intertidal		

La description des assemblages d'invertébrés requiert une connaissance taxonomique approfondie. Pour des organismes peu étudiés comme les invertébrés tropicaux, l'identification des individus au niveau de l'espèce représente un défi. Il s'agissait de déterminer si des résolutions taxonomiques au niveau de l'espèce sont nécessaires pour décrire les assemblages d'invertébrés et pour détecter un effet de la pêche à pied. En effet, au vu du temps nécessaire aux identifications des espèces, il est utile d'appliquer le concept de suffisance taxonomique (Ellis 1985). Son principe repose sur l'utilisation de niveaux de résolution taxonomiques plus faibles (famille au lieu d'espèce par exemple) pour détecter des changements dans la communauté, tout en limitant la perte d'information. Ce concept de suffisance taxonomique a donc été testé et les résultats (cf. article A<sub>1</sub>) ont montré tout d'abord que le degré de résolution taxonomique « famille » respectait fidèlement la structure des assemblages (corrélations supérieures à 90% entre les matrices à différentes résolutions taxonomiques). En effet, ceci est principalement dû au faible nombre d'espèces par genre et de genres par famille (Somerfield et Clarke 1995). Ces résultats sont en accord avec la littérature essentiellement consacrée à l'étude d'assemblages en milieu tempéré (Olsgard et al. 1997). Ils suggèrent que le niveau de résolution taxonomique « famille » est représentatif des communautés benthiques. Ainsi, dans le cas des assemblages d'invertébrés tropicaux - pour un suivi de populations emblématiques par exemple - un gain de temps significatif peut être obtenu en limitant l'identification des individus à la famille. Le gain de temps qui en résulte pourrait permettre d'acquérir des données supplémentaires (sur d'autres sites, avec une fréquence supérieure) (Thompson et al. 2003). Cependant, les résultats ont également révélé qu'une identification au niveau spécifique est nécessaire pour détecter les changements des assemblages causés par la pêche, contrairement aux résultats classiquement issus de la littérature et essentiellement consacrés à la détection d'autres types de perturbation (pollutions). Ceci confirme l'intérêt d'études préliminaires avant l'utilisation systématique de

proxy (comme ici l'identification à la famille) pour les assemblages peu connus comme c'est encore le cas en milieu tropical (Terlizzi et al. 2003).

Afin de mettre en évidence l'effet de la pêche, différentes métriques peuvent être utilisées dans le but de proposer des indicateurs de suivi de l'état des communautés benthiques. Elles sont de type structural ou fonctionnel. La structure est essentiellement liée à la composition physique ou à la configuration de la communauté (par exemple la densité, la diversité, la taille). Le fonctionnement en revanche inclut les processus, c'est-à-dire les abondances relatives et les relations entre les espèces de la communauté (Osenberg et al. 1999). Les résultats sur l'utilisation optimale des métriques (cf. article A<sub>2</sub>) ont montré que la détection d'un effet pêche n'apparaît qu'à partir du moment où l'on combine différentes métriques qui mettent en évidence des réponses différentielles à la perturbation pêche selon les habitats. En effet, les changements des assemblages dus à la pêche étaient clairement visibles quelque soit la métrique utilisée pour les invertébrés des substrats durs. En revanche, ces changements n'étaient détectables qu'au niveau du fonctionnement (sur la composition spécifique notamment) pour les invertébrés des substrats meubles. Ces conclusions suggèrent que l'utilisation habituelle de la densité ou de la diversité seule pour détecter une perturbation ne fournit pas une image exhaustive des effets de celle-ci sur l'assemblage étudié. Par la suite ces résultats ont été pris en compte pour l'évaluation des effets de la pêche sur les assemblages d'invertébrés benthiques.

### **1.3. Variations naturelles des assemblages**

La structure des assemblages d'invertébrés est aussi la résultante de variations naturelles saisonnières. Pourtant, dans le cadre de ce travail, aucune variation saisonnière des densités, biomasses et de la composition spécifique des assemblages d'invertébrés benthiques n'a pu être mise en évidence. De la même manière aucun effet saisonnier n'a été détecté pour les variables environnementales (cf. chapitre I, section 1.2.). L'absence d'effet saisonnier peut être causée par une inefficacité à détecter des variations à petite échelle. Effectivement, cette étude se base sur peu de réplicats temporels (deux saisons sur deux années), sur une échelle spatiale étendue, et sur l'influence d'une forte perturbation, la pêche à pied, qui entraîne des conséquences à plus grande échelle sur les assemblages. Or, certains auteurs ont montré qu'au-delà d'un certain seuil, seules les perturbations anthropiques sont décelables, sans qu'il soit possible de distinguer aucun effet naturel (Hatcher et al. 1989, Rogers 1993). De plus, le caractère « pulse », limité dans le temps, de la pêche ne dépend pas du cycle saisonnier et pourrait masquer l'influence de la variabilité saisonnière. Il serait donc nécessaire de mettre en place un échantillonnage sur le long-terme pour distinguer les perturbations d'origine naturelle (telles que les saisons) des perturbations d'origine anthropique (comme la pêche).

L'organisation des assemblages est aussi grandement dépendante de l'arrivée de nouveaux individus dans la communauté. Effectivement, le recrutement détermine la capacité de régénération des populations, et plus particulièrement dans un contexte de forte pression de pêche. Très peu de données existent sur le recrutement des invertébrés en milieu tropical (Alongi 1990) et étant donné les difficultés d'échantillonnage, ce paramètre n'a pas été mesuré au cours de cette étude. Cependant, quantifier le recrutement en relation avec la pression de pêche, pourrait servir à la gestion des stocks des populations exploitées.

## **2. Influence de la pêche à pied sur les assemblages d'invertébrés benthiques**

### **2.1. Les activités de pêche à pied sur les platiers**

Ces dernières décennies, l'augmentation de la population sur les zones côtières a entraîné une sur-fréquentation des habitats côtiers, particulièrement en zone tropicale (Foale et al. 2010). Parmi les activités anthropiques, la pêche à pied, pratiquée depuis des siècles (Swadling 1976, Volman 1976 pour exemple), connaît un essor grandissant (Airoldi et al. 2005). Sur les îles du Pacifique sud, l'exploitation des ressources marines est en train de devenir une perturbation récurrente en raison de l'augmentation démographique affectant les côtes (Dalzell et al. 1996). C'est également le cas en Nouvelle-Calédonie, où la démographie connaît une explosion depuis les années 1990, notamment autour de la capitale Nouméa (INSEE 2004). Cependant le peu de données existantes ne permettait pas d'apprécier les effets de cette perturbation, c'est pourquoi cette étude s'est en premier lieu attachée à décrire de manière quantitative la dynamique spatiale et temporelle des activités de pêche à pied sur les platiers du Grand Nouméa (cf. article A<sub>3</sub>).

Les campagnes d'évaluation de la fréquentation et les enquêtes menées auprès des pêcheurs à pied en 2008 et 2009 ont permis d'évaluer la pression de pêche exercée sur les ressources d'invertébrés benthiques de la zone du Grand Nouméa. Les estimations de fréquentation annuelle, de l'ordre de 10 000 personnes, sont globalement inférieures à celles publiées pour les côtes californiennes (Addessi 1994, Ambrose et Smith 2005) ou françaises (IODDE 2008). Cependant la fréquentation journalière est comparable à celle observée en Italie par exemple (Airoldi et al. 2005). Cette fréquentation est fonction du type de platier. Les platiers d'îlots sont nettement moins pêchés que les platiers côtiers principalement en raison de l'accessibilité des sites et de la nécessité d'une embarcation pour se rendre sur les îlots du lagon. Ces résultats ont également montré que le nombre de pêcheurs à pied est

essentiellement fonction du coefficient de marée comme Kingsford et al. (1991), Lasiak (1997), Addessi (1994) et Rius et Cabral (2004) l'avaient déjà reporté sur les côtes tempérées, et très peu des autres paramètres (météorologiques notamment) étudiés. La pêche à pied est donc une activité limitée dans le temps qui agit comme une perturbation ponctuelle de type « pulse<sup>17</sup> ». Cela a bien évidemment des implications en termes de gestion des ressources. En effet les assemblages d'invertébrés sont impactés durant une courte période de l'année (cinq mois, d'avril à août environ). Les peuplements benthiques bénéficieraient donc d'une période de repos (sept mois) pour le renouvellement des populations en favorisant des individus de grande taille (cf. résultats sur la densité des trois espèces cibles article A<sub>3</sub>).

Le suivi de la fréquentation a également permis de mettre en évidence une corrélation positive et significative entre le nombre de visiteurs et le nombre de pêcheurs sur les platiers. Ainsi, pour un suivi à des fins de gestion, le nombre de pêcheurs sur les platiers peut être utilisé comme estimation de la fréquentation globale ; le suivi peut être limité à la période de pêche, soit d'avril à août. Les captures annuelles, proportionnelles à la fréquentation sur les périodes d'étude, ont été estimées à presque 9 tonnes sur la zone étudiée (324ha). Ces résultats sont difficilement comparables avec les données existantes qui manquent souvent de référence à une unité de surface. Cependant elles concordent avec les observations effectuées dans les îles du Pacifique sud notamment en termes de nombre d'espèces ciblées. Si les pêcheurs à pied collectent traditionnellement plus de 50 espèces d'invertébrés dans les îles de Tonga, Palau, Papouasie Nouvelle Guinée, Fidji ou Guam (Dalzell et al. 1996), en Nouvelle-Calédonie, les résultats ont révélé une soixantaine d'espèces potentiellement exploitées. Cette diversité est bien supérieure à celle observée dans les captures des pêcheurs en zone tempérée (en général aux alentours de 10 espèces voir Kingsford et al. 1991, Addessi 1994, Kyle et al.

---

<sup>17</sup> On admet l'existence de deux types de perturbations majeures (d'après Keough et Quinn 1991) : les « pulse disturbances » qui sont saccadées, soudaines et non prolongées dans le temps, et les « press disturbances » qui sont persistantes et qui se maintiennent dans le temps.

1997, Airolди et al. 2005), reflet de la diversité des communautés benthiques des zones tropicales et coraliennes. Dans ces captures, trois espèces sont apparues majoritaires (50% des abondances), dont les populations ont fait l'objet d'un suivi mensuel détaillé. Il s'agit de la « palourde » locale *Anadara scapha* (Famille des Arcidae), de la « grisette » *Gastrarium tumidum* (Famille des Veneridae) et de la moule *Modiolus auriculatus* (Famille des Modiolidae). Ces trois bivalves fouisseurs sont des espèces couramment rencontrées sur les platiers de Nouvelle-Calédonie (Baron 1992) et constituent des espèces cibles très appréciées des pêcheurs à pied (Baron et Clavier 1994).

Bien que les données issues de ce travail sur les activités de pêche à pied des platiers du Grand Nouméa soient limitées dans le temps (1 année de suivi) et dans l'espace (324ha), elles ont permis de fournir une image détaillée des variations spatiales et temporelles de la fréquentation et des estimations fiables de la pression de pêche et des captures. L'utilisation de questionnaires couplés au suivi de la fréquentation sur la période de pêche est une méthode adaptée à la caractérisation de l'activité pêche à pied, facilement transférable pour estimer la pression de pêche et son impact sur les ressources exploitées.

## **2.2. Les effets de la pêche à pied sur les populations cibles**

Les espèces cibles choisies (palourde, grisette et moule locales) ont l'avantage d'être facilement capturables, que ce soit au stade adulte (ramassés par les pêcheurs) ou juvénile (non ramassés par les pêcheurs). Le suivi mensuel de leur densité et de leur taille (cf. article A<sub>3</sub>) a été réalisé à partir d'une méthode d'échantillonnage simple et facile d'emploi, par quadrat. Cette méthode demande peu de moyens logistiques et permet d'échantillonner simultanément les trois espèces. De plus, le choix d'une maille de 2mm a permis d'échantillonner à la fois les individus adultes de grande taille, et les juvéniles (à partir de 5mm pour les plus petits).

Selon les niveaux de pression de pêche et de tolérance des espèces, l'impact de la pêche à pied sur les populations aura des conséquences variables (cf. article A<sub>3</sub>). Le suivi mensuel n'a pas mis en évidence de variation significative de densité des trois espèces malgré une tendance à la diminution suite à la période de pêche. Ce résultat en contradiction avec les données issues de la littérature (par exemple Castilla et Duran 1985, Siegfried et al. 1985, Hockey et Bosman 1986) peut être lié à des aspects méthodologiques (par exemple forte variabilité des densités à petite échelle entre les quadrats) qui estompent les effets de la pêche sur les populations de bivalves étudiés. Ainsi, la densité ne semble pas être un bon indicateur de la perturbation pêche pour ces espèces. En revanche, les résultats ont montré une diminution du pourcentage des espèces cibles sur les captures totales au cours de la période de pêche en raison notamment de la réduction du nombre d'individus de grande taille, du même ordre de grandeur que ce qui a préalablement été observé (par exemple Castilla et Bustamante 1989, Griffiths et Branch 1997, Roy et al. 2003). Effectivement les pêcheurs ont tendance à ramasser les individus de plus grande taille d'une espèce (Roy et al. 2003) et les auteurs ont recensé une diminution générale de 10–20% de la taille moyenne des espèces exploitées (exemple Moreno et al. 1984, Ortega 1987). Ceci se reflète sur les structures de tailles des

populations : le nombre d'individus de grande taille décroît pendant la période pêche déplaçant la structure de la distribution de taille vers des individus de plus petite taille. Ainsi, dans cette étude, à la différence de la densité, la structure de taille est apparue être un bon indicateur de l'impact de la pêche sur ces populations. Cependant, la pression de pêche n'a pas les effets initialement attendus : distribution de taille fortement modifiée et profondes répercussions sur le succès reproducteur des populations intensivement exploitées (cf. Hockey et Bosman 1986). Les prélèvements ne semblent pas avoir entraîné d'effet drastique ou irréversible car la part de la population collectée ne représente que 3% du nombre d'individus potentiellement reproductibles (capables de se reproduire). Le pool de reproducteurs reste donc maintenu malgré la perturbation « pêche ». Ce potentiel reproducteur combiné à la période non-pêchée de sept mois permettrait de reconstituer les stocks de biomasses et de tailles préférentiellement ciblées pour ces espèces pêchées.

L'approche originale du suivi mensuel des populations cibles dans les captures et « *in situ* » a permis de détecter un effet de la pêche sur la structure de taille des populations cibles malgré l'absence de variation des densités. Ceci a été mis en évidence plus particulièrement par le suivi de la taille moyenne et de la structure de taille des populations cibles pendant la période de pêche (cinq mois par an) et pendant l'arrêt de celle-ci (durant les sept mois restants). À la suite de ces résultats, il serait également intéressant de suivre en parallèle les variations temporelles des densités et des structures de tailles sur des sites non exploités (par exemple des AMP). Une comparaison de l'évolution des paramètres biologiques de ces trois populations en zone AMP et non-AMP pendant la période de pêche et la période de repos permettrait de tester si les variations de structure de taille sont essentiellement contrôlées par la pêche ou par des paramètres naturels intrinsèques aux populations.

### 2.3. Les effets de la pêche à pied sur les assemblages

Lors d'une perturbation, la composition des assemblages d'invertébrés benthiques est susceptible de changer. Selon la théorie des successions écologiques de Pearson et Rosenberg (1978) démontrée en milieu tempéré, sur un gradient croissant de pollution (perturbation « press ») les espèces sensibles disparaissent au profit d'espèces tolérantes, opportunistes puis indicatrices de pollution. Si le degré de perturbation augmente et devient maximale, le système atteint un état azoïque (absence de vie) (Figure 13). De telles successions ont également été observées en milieu tropical pour la macrofaune sédimentaire soumise à des perturbations de type pollution (Frouin 2000, Bigot et al. 2006). Dans le cas de cette présente étude, on peut supposer que la pêche entraîne une succession d'espèces similaire mais probablement avec des variations d'abondances moins fortes puisqu'elle agit sur une période limitée (perturbation « pulse ») et que ces variations seraient lissées dans le temps.

**Abondance relative des différents groupes**

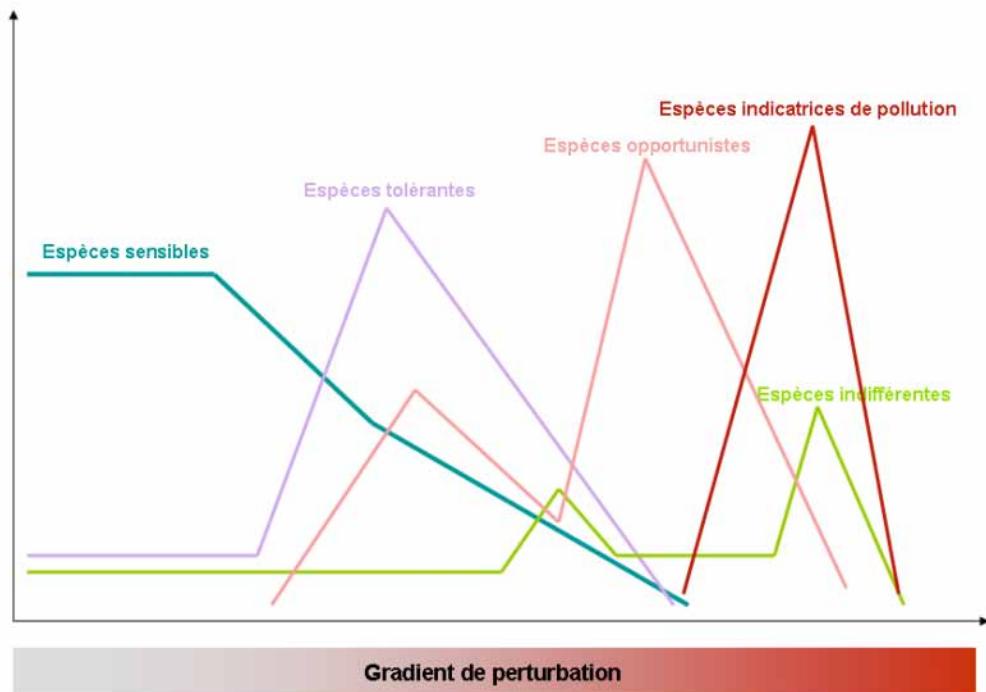


Figure 13 : Schéma de succession des populations selon un gradient de perturbation croissant (d'après Pearson et Rosenberg 1978).

Les effets attendus de la pêche à pied (diminution des densités, biomasses, diversités, taille moyenne sur les zones pêchées), ont été confirmés sur les assemblages des substrats durs mais pas sur les substrats meubles (cf. article A<sub>4</sub>). En effet, la pêche entraîne des diminutions de ces paramètres sur les sites pêchés en comparaison avec les sites protégés des substrats durs comme précédemment observé dans la littérature (voir revue Castilla et Duran 1985), aussi bien pour les espèces pêchées que les espèces associées. En revanche, sur les substrats meubles, ces paramètres apparaissent relativement stables, comme précédemment décrit par DeBoer et Prins (2002a, 2002b) sur les platiers tropicaux sablo-vaseux. Ces réponses contrastées des assemblages peuvent probablement s'expliquer par des traits d'histoires de vie différents. Les espèces des environnements sédimentaires ont notamment des capacités d'enfouissement (Alongi 1990) et de locomotion au sein du sédiment (Catterall et Poiner 1987) qui en font des espèces cryptiques et les aident à échapper partiellement aux effets de la pêche et du piétinement. De plus les espèces sédimentaires ont un fort taux de croissance qui entraînerait des considérations de densité-dépendance ; la densité étant forte, la population a un espace limité pour se développer et un accès à la ressource alimentaire réduit. La pêche libèrerait ainsi de l'espace en enlevant les individus de plus grande taille de la population (Underwood 1989). En revanche, les espèces des récifs sont plus facilement détectables car elles se situent en surface et par conséquent apparaissent plus vulnérables à la pression de pêche. Les espèces associées semblent être affectées de la même manière probablement en raison du piétinement qui engendre une diminution générale des abondances et des biomasses par destruction des habitats coralliens (par exemple Beauchamp et Gowing 1982, Bally et Griffiths 1989, Povey et Keough 1991, Brosnan et Crumrine 1994).

Ce travail a permis de montrer que la pêche entraîne également un changement de composition des assemblages des substrats durs et meubles avec une explosion d'espèces pionnières et opportunistes sur les sites pêchés (voir courbes ABC article A<sub>4</sub>), ce qui permet

selon Warwick (1986) de les caractériser de « systèmes perturbés ». Ainsi, malgré la différence de nature et de fréquence de la perturbation pêche, les résultats de cette étude sont similaires à ceux des communautés soumises à d'autres types de perturbations comme la pollution (voir Lasiak et Field 1995). La pêche agirait directement sur l'abondance/biomasse des espèces cibles, entraînant indirectement des changements des abondances relatives de l'ensemble de l'assemblage par effet cascade (Chapman et al. 1995, Lasiak 2003). Ceci a été confirmé par la forte contribution des espèces non-pêchées aux différences constatées entre les assemblages des zones AMP et non-AMP. Ce modèle (courbe ABC de Warwick 1986) peut être en conséquence utilisé pour diagnostiquer l'état de perturbation des assemblages d'invertébrés tropicaux pêchés.

Les perturbations entraînées par la pêche à pied ont aussi un impact sur le fonctionnement des assemblages. Ceci a pu être mis en évidence par l'étude de la composition des traits biologiques (cf. article A<sub>5</sub>). L'approche innovante de l'analyse des traits biologiques (BTA par Statzner et al. 1994) permet d'interpréter les changements entraînés par la pêche en termes de fonctions écologiques. Cette étude a révélé une différence majeure entre la composition de traits d'histoires de vie dans les zones AMP et non-AMP principalement expliquée par les traits concernant les « habitudes de vie ». Sur les substrats durs, les organismes vivant en surface (épifaune), peu mobiles et portant une coquille ou une cuticule (plutôt vulnérables à la pêche) sont dominants sur les zones AMP. Sur les substrats meubles, les espèces vivant en surface, sessiles, vermiformes et de taille variable (non vulnérables à la pêche) sont favorisées sur les zones non-AMP. L'identification des traits biologiques dominants sur les zones perturbées peut être utile pour l'évaluation rapide d'impact ou la gestion des AMP (Frid et al. 2008). La gestion des ressources dépend fortement de la notion de redondance, qui est définie comme la capacité de l'écosystème à faire face à une perturbation et à retrouver un état d'équilibre (Walker 1992). Ainsi la perte d'une ou plusieurs

espèces ayant la même fonction dans l'assemblage n'aura pas de grande influence sur le fonctionnement général de l'écosystème tant que cette fonction est maintenue par d'autre espèces (Fonseca et Ganade 2001).

Suite à ces résultats, le schéma des successions des populations de Pearson et Rosenberg (1978) a été transposé au contexte de la pêche à pied. Trois étapes majeures en fonction de la pression de pêche ont été déterminées (Figure 14) :

- (1) lorsqu'elle est faible, l'abondance d'espèces pêchées diminue graduellement en faveur des espèces non-pêchées ;
- (2) lorsque qu'elle augmente, l'abondance d'espèces non-pêchées diminue (densité-dépendance), entraînant l'augmentation des espèces opportunistes.
- (3) lorsque elle est forte, les espèces opportunistes deviennent dominantes, tandis que les espèces pêchées restent peu abondantes et les espèces associées moyennement abondantes. L'état azoïque n'est jamais atteint dans ce cas.

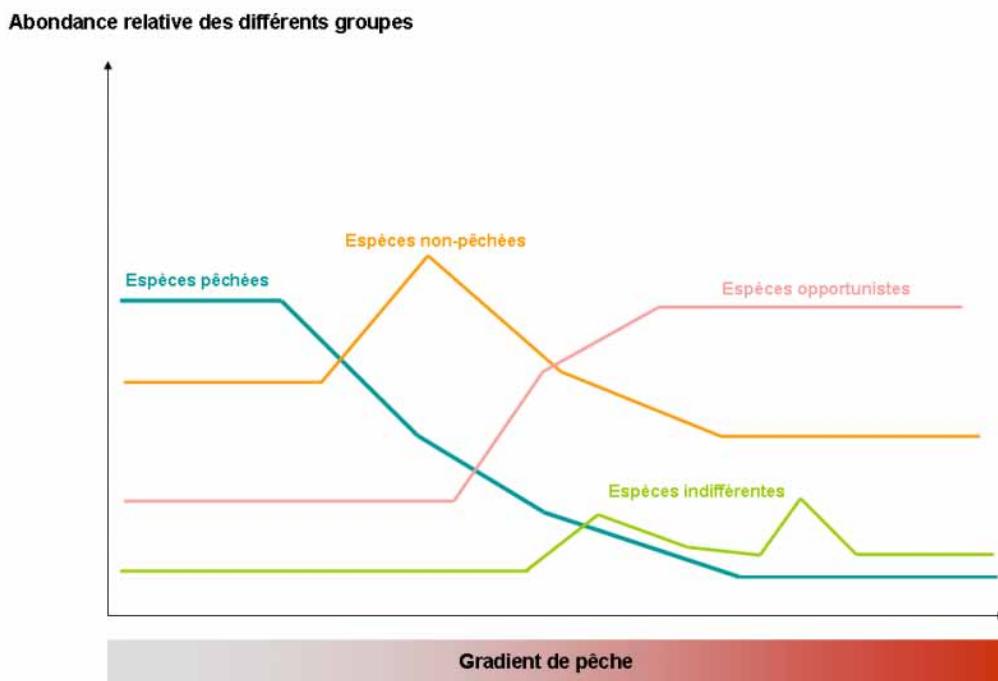


Figure 14 : Schéma de succession des populations selon un gradient croissant de pêche.  
Adapté d'après Pearson et Rosenberg (1978) au cas d'étude présent.

### **3. Influence de l'environnement sur les assemblages d'invertébrés et application à la gestion des ressources**

#### **3.1. Les conditions environnementales sur les platiers**

Généralement il est admis que de nombreuses variables sont susceptibles d'influencer les assemblages d'invertébrés benthiques en zone subtidale. Il s'agit de la profondeur, l'orientation, l'inclinaison, la nature tridimensionnelle (complexité) du substrat etc. Cependant l'amplitude de la variation de ces facteurs est relativement faible dans le cas de l'étage intertidal. De plus, l'étude des variables environnementales telles que les paramètres physico-chimiques de l'eau est quasi-inexistante en milieu intertidal principalement en raison des variations de ces paramètres au grès des marées. De plus, les effets de pollutions provenant des bassins versants et des zones côtières en général amplifient le besoin urgent de données environnementales en zone intertidale. Ce manque de données sur les conditions environnementales de la zone intertidale dans la littérature est d'autant plus prononcé en milieu tropical où les études demeurent rares.

Dans ce contexte, cette étude constitue une première approche de caractérisation des conditions environnementales locales sur les substrats durs et meubles des platiers tropicaux. Les résultats de l'étude de la variabilité spatiale des facteurs environnementaux (cf. Chapitre I, section 1.2.) ont montré qu'il existe de fortes variations entre les stations étudiées. La caractérisation du substrat a révélé une différence entre les habitats meubles (herbiers) et durs (récifs). Les substrats meubles sont majoritairement caractérisés par la présence de phanérogames, d'algues et de sédiment fins qui offrent un habitat favorable à une faune essentiellement enfouie ou épigée sur les herbiers. Les substrats durs dominés par les coraux (vivants ou morts), débris et roches sont particulièrement propices à une faune relativement mobile et épigée. Par ailleurs, la description de l'habitat « récif » a montré des différences

marquées de recouvrement de coraux morts et de débris entre les platiers côtiers et les platiers d'îlots. Ceci pourrait être lié à la courantologie générale qui engendre une exposition plus forte sur les stations des îlots, ou également conditionné par la géomorphologie propre des platiers. Cette différenciation des stations côtières et d'îlots va se répercuter sur la distribution des assemblages d'invertébrés (cf. article A<sub>6</sub>) et la distribution de l'effort de pêche (cf. article A<sub>3</sub>). L'étude de l'hydrodynamisme a mis en évidence une variabilité inter-station élevée avec un taux de dissolution supérieur au sud par rapport au nord de la zone étudiée à proximité de Nouméa. Ces résultats sont en accord avec la présence d'un courant sud-nord sous l'influence des alizés majoritairement orientés du sud-ouest vers le nord-est (Douillet et al. 2001) dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. L'étude des attributs du sédiment a révélé une différenciation nette au sein des stations côtières, probablement en raison de l'hydrodynamisme fort qui favorise la présence de sédiment grossier et un taux de matière organique inférieur sur la station située le plus au sud. Les valeurs observées de granulométrie et de matière organique dans cette étude sont en accord avec la littérature. Par exemple nous avons montré une dominance de la fraction de sable dans le sédiment meuble des platiers, associée à un taux de matière organique faible, comme préalablement démontré dans les environnements tropicaux (par exemple entre 1 et 5% en Australie d'après Dittman 2000, entre 3,62% et 13,40% à Tahiti d'après Frouin 2000, entre 0,6% et 4,10% à La Réunion d'après Bigot et al. 2006a).

Enfin, la variabilité des conditions environnementales est indépendante du statut (AMP vs. non-AMP) des stations. Ceci est un résultat important qui permet par la suite de bien isoler un effet « pêche » et non pas une combinaison de la pression de pêche et de paramètres variables de l'environnement. Les variables environnementales constituent donc bien des co-variables explicatives de la structure des assemblages d'invertébrés des platiers, qui ont une influence locale, à plus petite échelle que la pêche.

### **3.2. Les outils de prédictions : classification hiérarchique des facteurs de l'environnement structurant les assemblages**

La modélisation de la composition des assemblages d'invertébrés benthiques a permis de hiérarchiser l'influence des facteurs de l'environnement (cf. article A<sub>6</sub>). Elle a notamment révélé l'influence majeure de la pêche avec la mise en évidence du facteur statut (AMP vs. non-AMP) des stations dans les premières dichotomies de l'arbre hiérarchique. Ce résultat est concordant avec les observations recensées sur l'influence de la pêche à pied sur les invertébrés benthiques (par exemple Addessi 1994, Brazeiro et Defeo 1999, Ashworth et al. 2004, Airoldi et al. 2005). Les variables environnementales (notamment l'habitat) agissent à une échelle plus « locale ». La première variable qui influence la composition des assemblages d'invertébrés est l'habitat (composition) tel que prouvé par ailleurs pour les récifs (Adjeroud 2000, Zuschin et al. 2001, Nanami et al. 2005, Cleary et al. 2005, Dumas et al. 2007) et les substrats meubles (Gray 2000, Bergen et al. 2001). Le contenu en matière organique (Dittmann 2000, Bigot et al. 2006a) et l'hydrodynamisme (McClanahan et Muthiga 1988) apparaissent en dernier lieu.

Les arbres de régression obtenus ont permis d'expliquer un minimum de 60% de la variation totale des données dans les habitats considérés, du même ordre de grandeur que la qualité des modèles obtenus chez des poissons coralliens (exemple Mellin et al. 2006, 2007, Carassou et al. 2008). Les prédictions ont été validées par un jeu de données supplémentaires confirmant l'utilité de ces outils. Dans la majeure partie des situations, la composition des assemblages d'invertébrés benthiques tropicaux est structurée de manière hiérarchique par :

- (1) la pression de pêche : le statut (AMP vs. non-AMP) et l'accessibilité (côtier vs. îlot) ;
- (2) l'habitat : les pourcentages de recouvrement des différentes catégories benthiques ;
- (3) la matière organique dans le sédiment ;
- (4) l'hydrodynamisme local.

La prédiction de la composition des assemblages d'invertébrés par les facteurs de l'environnement représente un enjeu majeur en écologie et peut contribuer à l'aide à la gestion. Les modèles de prédiction ont par exemple permis de déterminer les habitats prioritaires pour la conservation des écosystèmes terrestres (Guisan et Zimmermann 2000, Latimer et al. 2006) mais manquent cruellement aux gestionnaires en milieu marin (Pittman et al. 2007). Dans cette étude concernant des assemblages d'invertébrés tropicaux hautement diversifiés et contrastés en termes d'habitat, l'application d'outils de prédictions tels que les arbres de régression multiples (Breiman et al. 1984) s'est avérée concluante. Ce type de modélisation statistique non-paramétrique est un outil robuste qui permet de discriminer les sources de variabilité (facteurs naturels et anthropiques) sur des jeux de données complexes (Claudet et al. 2006). Il est particulièrement adapté aux données sur les invertébrés inféodés au substrat. Il existe deux applications à ces modèles. La première est d'utiliser les variables environnementales comme une alternative à l'échantillonnage de la faune (voir McArthur et al. 2010). Ceci permettrait d'approfondir les connaissances sur la structure des assemblages d'invertébrés benthiques à grande échelle. Par exemple, à l'aide d'un système d'information géographique couplé à une description des habitats par télédétection (cf. Andrefoüet 2007), des cartes prédictives de la composition des assemblages d'invertébrés peuvent être réalisées à partir de variables environnementales simples et faciles à obtenir telles que l'habitat, la localisation, le statut etc. La deuxième application concerne les espèces emblématiques ou d'intérêt commercial. Effectivement l'identification de familles indicatrices permet de définir des habitats prioritaires à conserver. Dans cette étude les MRT ont mis en évidence que les familles pêchées n'étaient pas majoritaires dans les assemblages types prédis (cf. article A<sub>6</sub>). Cependant les familles Trochidae et Turbinidae, très appréciées des pêcheurs à pied se trouvent favorisées sur les îlots en réserve avec un recouvrement en substrat dur faible, ce qui donne une piste d'habitat à protéger.

### **3.3. Efficacité des AMP et gestion des ressources d'invertébrés tropicaux**

Face aux pressions anthropiques auxquelles les écosystèmes côtiers et les ressources marines sont soumises à travers le monde (Jackson et al. 2001), une demande croissante de mesures de gestion efficaces des populations et des ressources marines se développe (Botsford et al. 1997, Pikitch et al. 2004). L'établissement d'Aires Marines Protégées (AMP) représente un progrès majeur pour la conservation de la biodiversité et pour gérer les populations marines exploitées (Agardy 1997). Récemment, les AMP sont apparues comme des outils « idéaux » pour la gestion des pêcheries côtières notamment (Lubchenco et al. 2003, Pauly et al. 2002). Il en est de même dans les régions tropicales où les systèmes de gestion halieutique classiques (nécessitant des données, des suivis etc.) ont été généralement peu efficaces pour gérer durablement les pêcheries dispersées, multispécifiques, de subsistance ou récréative (Roberts et Polunin 1993) telles que la pêche à pied des invertébrés. Les effets attendus de ces réserves sont une augmentation de l'abondance/biomasse et de la taille moyenne des espèces exploitées, un accroissement de la diversité spécifique ou génétique et de la résilience de l'écosystème, accompagnés de migrations de juvéniles et d'adultes sur des zones adjacentes (Dugan et Davis 1993, Roberts et Polunin 1993, Bohnsack 1998, Gell et Roberts 2003, Halpern 2003, Garcia-Charton et al. 2008, Perez-Ruzafa et al. 2008). Ces effets ont largement été documentés pour les ressources ichtyologiques, mais peu de données existent sur l'efficacité de la protection des AMP pour les invertébrés, notamment tropicaux et au niveau de l'écologie des communautés (Dugan et Davis, 1993, Stoner et Ray 1996, Castilla et Defeo 2001, Ashworth et Ormond 2005). Les études sur les invertébrés des milieux tempérés ont montré une augmentation de l'abondance et de la taille moyenne des espèces pêchées dans les AMP (par exemple Castilla et Bustamante 1989, Halpern 2003, Goñi et al. 2006, Lincoln-Smith et al. 2006, Follesa et al. 2008). Les effets sur les espèces non pêchées sont encore moins documentés mais reposent sur le principe de changements

d'abondances relatives (par exemple Andrew et MacDiarmid 1991, McClanahan et Arthur 2001). La nécessité de déterminer l'efficacité des AMP pour les ressources en invertébrés est d'autant plus importante quand il s'agit d'une pêche à pied, que ce soit pour le loisir ou la subsistance particulièrement peu connue et en expansion, donc plus difficilement quantifiable (Rius et al. 2006).

Bien que le nombre de sites soit limité (platiers côtiers et d'îlots, deux habitats réduisant le nombre de réplicat) et appliqué à un contexte de pêche particulier, cette étude a permis de contribuer aux connaissances sur les effets des AMP sur les communautés benthiques.

Il a été démontré que les AMP semblent protéger efficacement les ressources d'invertébrés des platiers soumis à la pêche bien que l'effet sur les habitats meubles (herbiers) n'ait pas été clairement mis en évidence (cf. article A<sub>4</sub>). Effectivement, les résultats ont révélé une efficacité contrastée selon l'habitat, plaidant en faveur d'une gestion par habitat pour les assemblages d'invertébrés hautement diversifiés des platiers tropicaux. L'effet des AMP est significativement positif (en termes de densité, biomasse, diversité, taille) pour les invertébrés récifaux alors qu'il est négligeable pour les invertébrés cibles des herbiers. Outre les causes propres aux espèces (modes de vie), la non-réponse de la faune sédimentaire peut être simplement due à un problème de détection sur les métriques densité, diversité et taille (cf. article A<sub>3</sub>). Effectivement, pour les deux habitats, la composition des assemblages étaient bien différente entre les zones AMP (« non perturbées ») et non-AMP (« modérément perturbées ») (selon la théorie de Warwick 1986). Par ailleurs, les résultats ont révélé que les effets des AMP ne se cantonnent pas aux seules espèces pêchées mais qu'elles favorisent aussi les populations d'espèces associées. Ce résultat est à prendre en compte dans les protocoles de suivi systématique des espèces emblématiques qui ne reflètent pas à elles seules l'état de l'assemblage. Une connaissance détaillée de la dynamique des communautés

d'invertébrés serait également préconisée pour mieux étudier les successions écologiques des espèces en fonction de la variabilité temporelle et des conditions de perturbation.

Enfin, le suivi de populations emblématiques (trocas, bénitiers, turbos) au Vanuatu (cf. article A<sub>7</sub>) visait à aborder la question d'une gestion participative avec l'implication des populations locales. Les résultats ont montré que cette méthode, mise en place et acceptée par la population, semble fonctionner pour certaines ressources et au niveau local (à l'échelle du village). Ceci avait déjà été montré par ailleurs, notamment au Chili, où les pêcheurs sont impliqués dans le suivi des AMP pour les ressources d'invertébrés (cf. revue Castilla et Defeo 2001). Dans la majorité des îles du Pacifique sud où les moyens financiers et humains sont limités, l'implication de la population locale dans la gestion de leurs ressources apparaît une solution viable et prometteuse. Les micro-réserves marines pourraient donc être adaptées à la gestion des invertébrés tropicaux, sous réserve d'informations complémentaires quant à leur fonctionnement et à leurs effets écologiques à plus grande échelle.



## **CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES**





## CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Les recherches menées au cours de cette thèse ont permis de confirmer les relations entre les invertébrés des platiers coralliens, les facteurs de l'environnement et la pêche en apportant des informations sur (1) les assemblages d'invertébrés benthiques, comprenant les espèces pêchées et non-pêchées, (2) les activités de pêche à pied et leur influence sur les assemblages d'invertébrés et (3) l'influence hiérarchique de l'environnement sur ces assemblages et l'efficacité de mesures de gestion telles que les AMP (voir Figure 15).

Ce travail de thèse constitue la première étude sur les assemblages d'invertébrés benthiques des platiers à substrats durs (récifaux) et meubles (herbiers) en Nouvelle-Calédonie. Il a permis d'étendre les connaissances sur ces assemblages avec l'identification de 371 espèces, dont 251 sur les substrats durs et 172 sur les substrats meubles. Il a été démontré que les assemblages peuvent être décrits au niveau de la famille pour un recensement rapide de la biodiversité, mais qu'ils nécessitent une identification spécifique et l'utilisation d'une combinaison de métriques pour la mise en évidence d'un effet pêche.

Ce travail a enfin permis de montrer que la pêche à pied, limitée à cinq mois par an, pratiquée dans le Grand Nouméa par 2 600 pêcheurs capturant environ 9 tonnes d'invertébrés, représente le facteur majeur structurant les assemblages d'invertébrés des platiers. Elle entraîne des diminutions de densité, biomasse, diversité et taille des assemblages d'invertébrés récifaux et un changement de composition spécifique et de traits biologiques observés dans les assemblages des substrats durs et meubles. Les conditions environnementales (habitat, hydrodynamisme, contenu en matière organique du sédiment) agissent à une échelle locale. Les AMP constituent des mesures de gestion particulièrement efficaces pour les invertébrés récifaux mais moins adaptées aux invertébrés des herbiers.

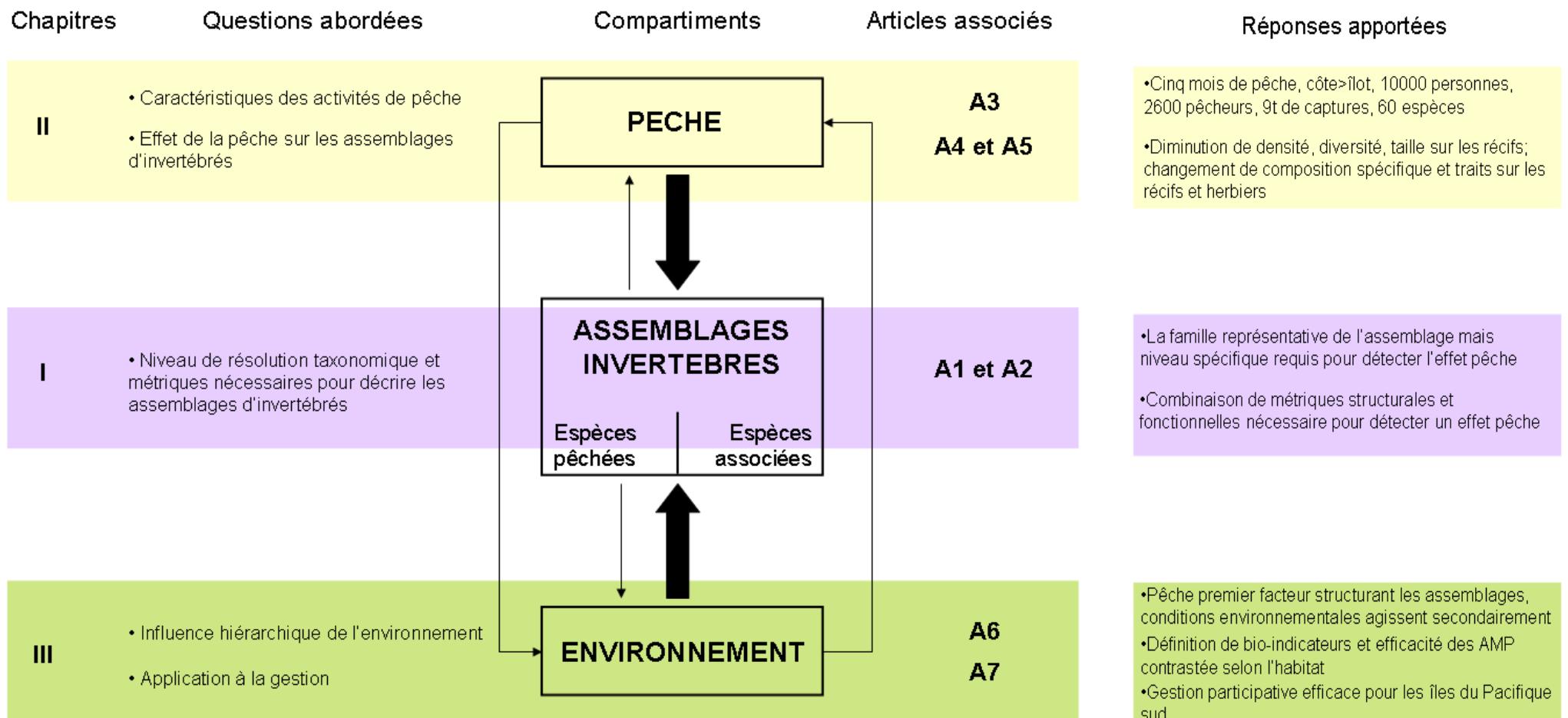


Figure 15 : Schéma de synthèse de la problématique de thèse avec les principales questions posées par chapitre, les articles associés et les réponses apportées durant ce travail de recherche.

De nombreuses questions restent cependant à résoudre particulièrement sur la capacité de résilience des assemblages d'invertébrés tropicaux soumis à la perturbation « pêche ». L'influence des paramètres biologiques (croissance, reproduction, recrutement) des populations est primordiale pour mieux comprendre la structure et le fonctionnement des assemblages ainsi que leur réponse à cette perturbation. En effet, le suivi des trois espèces cibles sédimentaires a montré un effet « pêche » limité notamment en raison du maintien d'un pool reproducteur permanent malgré l'exploitation des individus de plus grande taille par espèce. Pour les espèces cibles récifales, plus vulnérables, un suivi régulier des paramètres biologiques s'impose pour évaluer la capacité de régénération de ces populations.

Les implications majeures en termes de suivi et de gestion de la ressource en invertébrés issues des résultats de ce travail de recherche sont :

- Il semble nécessaire de prendre en compte l'ensemble de la communauté (espèces pêchées et associées) pour étudier l'impact de la pêche ;
- Dans le cadre d'un suivi de la biodiversité, l'identification des organismes peut se limiter au niveau de la famille ;
- La fréquentation annuelle des platiers peut être évaluée à travers le suivi des pêcheurs pendant cinq mois de l'année ;
- La distribution de taille des espèces cibles semble être un meilleur indicateur des effets de la pêche que la densité de ces espèces ;
- Les compositions spécifique et écologique (traits d'histoires de vie) des assemblages sont particulièrement sensibles à la pression de pêche et doivent par conséquent être prises en compte.



## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**





-A-

- Abbott R. T., Dance S. P. 1983. Compendium of seashells. *American Malacologists*, 411pp.
- Adams T. 1998. The interface between traditional and modern methods of Fishery management in the Pacific Islands. *Ocean and Coastal Management* **40**: 127-142.
- Adams T. J., Dalzell P. J. 1994. Artisanal fishing. *Paper presented at the East-West Center Workshop on Marine Biodiversity Issues in the Pacific Islands University of Hawaii*, 14 pp.
- Addessi L. 1994. Human disturbance and long-term changes on a rocky intertidal community. *Ecological Applications* **4**(4): 786-797.
- Adjeroud M. 2000. Zonation of macrobenthic communities along two bays in an insular coral reef ecosystem (Moorea, French Polynesia). *Comptes Rendus De L Académie Des Sciences Serie Iii-Sciences De La Vie-Life Sciences* **323**(3): 305-313.
- Andréfouët S. 2007. Coral reef habitat mapping using remote sensing: a user vs producer perspective. Implications for research, management and capacity building. *Spatial Science* **52**(1): 113-129.
- Andrew N. L., Macdiarmid A. B. 1991. Interrelations between sea-urchins and spiny lobsters in Northeastern New-Zealand. *Marine Ecology Progress Series* **70**(3): 211-222.
- Agard J. B. R., Gobin J., Warwick R. M. 1993. Analysis of marine macrobenthic community structure in relation to pollution, natural oil seepage and seasonal disturbance in a tropical environment (Trinidad, West-Indies). *Marine Ecology Progress Series* **92**(3): 233-243.
- Agardy T. 1997. Marine Protected Areas and Ocean Conservation. *R. E. Landes Publ., Academic Press, Austin, TX*.
- Airoldi L., Bacchiocchi F., Cagliola C., Bulleri F., Abbiati M. 2005. Impact of recreational harvesting on assemblages in artificial rocky habitats. *Marine Ecology Progress Series* **299**: 55-66.
- Alcala A. C., Gomez E. D. 1987. Dynamiting coral reefs for fish: a resources-destructive fishing method. In: Salvat B. (Ed.), Human impacts on coral reefs: facts and recommendations. *Antenne Museum EPHE, French Polynesia*: 51-60.
- Aller R. C. 1982. Carbonate dissolution in nearshore terrigenous muds: the role of physical and biological reworking. *Journal of Geology* **90**: 79-95.
- Aller R. C., Aller J. Y. and Kemp P. F. 2001. Effects of particle and solute transport on rates and extent of remineralization in bioturbated sediments. *Organism-Sediment Interactions*. *Aller, J. Y., Woodin et al. Columbia, Univ South Carolina Press*: 315-333.

## Références bibliographiques

---

- Allison W. R. 1996. Snorkeller damage to reef corals in the Maldives Islands. *Coral Reefs* **15**: 215-218.
- Alongi D. M. 1990. The Ecology of Tropical Soft-Bottom Benthic Ecosystems. *Oceanography and Marine Biology* **28**: 381-496.
- Ambrose R. F., Smith J., 2005. Restoring rocky intertidal habitats in Santa Monica Bay. *Report to Santa Monica Bay Restoration Commission*, 116pp.
- Amos M. 1991. Trochus reseeding experiment in Vanuatu. Unpublished report, SPC, Noumea, 14 pp.
- Amos M. 1995. Combination of fisheries management regulation, traditionally based management and wild stock enhancement using hatchery reared trochus juveniles as a precautionary management principle for *Trochus niloticus* resources in Vanuatu. Unpublished report, SPC, Noumea, 10 pp.
- Anderson M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**: 32-46.
- Anderson M.J. 2005. Permanova: a fortran Computer Program for Permutational Multivariate Analysis of Variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. [http://www.stat.auckland.ac.nz/\\_mja/Programs.htm](http://www.stat.auckland.ac.nz/_mja/Programs.htm)
- Anderson M. J., Connell S. D., Gillanders B. M., Diebel C. E., Blom W. M., Saunders J. E., Landers T. J. 2005. Relationships between taxonomic resolution and spatial scales of multivariate variation. *Journal of Animal Ecology* **74**(4): 636-646.
- Andréfouët S., Torres-Pulliza D. 2004. Atlas des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. Nouméa: IFRECOR Nouvelle-Calédonie.
- Arvanitidis C., Somerfield J., Chatzigeorgiou G., Reizopoulou S., Kevrekidis T., Eleftheriou A. 2009. Do multivariate analyses incorporating changes in pattern across taxonomic levels reveal anthropogenic stress in Mediterranean lagoons? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **369**(2): 100-109.
- Ashworth J. S., Ormond, R. F. G., Sturrock, H. T. 2004. Effects of reef-top gathering and fishing on invertebrate abundance across take and no-take zones. *Journal of Experimental Biology and Ecology* **303**(2): 221-242.
- Ashworth J. S., Ormond R. F. G. 2005. Effects of fishing pressure and trophic group on abundance and spillover across boundaries of a no-take zone. *Biological Conservation* **121**(3): 333-344.
- Aswani S. 2005. Customary sea tenure in Oceania as a case of rights based fishery management: does it work? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **15**: 287-305

-B-

- Bachelet G., de Montaudouin X., Dauvin J.C. 1996. The quantitative distribution of subtidal macrozoobenthic assemblages in Arcachon Bay in relation to environmental factors: a multivariate analysis. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **42**: 371-391.
- Bailey-Brock J. H., Paavo B., Barrett B. M., Dreyer J. 2002. Polychaetes associated with a tropical ocean outfall: synthesis of a biomonitoring program off O'ahu, Hawai'i. *Pacific Science* **56**: 459-479.
- Baldo F., Garcia-Martin S. F., Drake P. and Arias A. M. 1999. Discrimination between disturbed coastal ecosystems by using macrobenthos at different taxonomic levels. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* **15**: 489-493.
- Bally R., Griffiths C. L. 1989. Effects of human trampling on an exposed rocky shore *International Journal of Environmental Studies* **34**: 115-125.
- Balsaux F. 1988. Etude de la reproduction du bivalve pectinidé *Bractechlamys vexillum* dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Rapport de D.E.A. Université de Bordeaux, 24pp.
- Baron J. 1992. Reproductive cycles of the bivalve molluscs *Atactodea striata* (Gmelin), *Gafrarium tumidum* Röding and *Anadara scapha* (L.) in New Caledonia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Resources* **43**: 393-402.
- Baron J., Clavier J. 1992. Estimation of soft-bottom intertidal bivalve stocks on the south-west of New Caledonia. *Aquatic Living Resources* **5**: 99-105.
- Baron J., Clavier, J. 1992. Effects of environmental factors on the distribution of the edible bivalves *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* and *Anadara scapha* on the coast of New Caledonia (SW Pacific). *Aquatic Living Resources* **5**: 107-114.
- Baron J., Clavier J., Thomassin B. A. 1993. Structure and temporal fluctuations of two intertidal seagrass-bed communities in New Caledonia (SW Pacific Ocean). *Marine Biology* **117**: 139-144.
- Baron J., Clavier J. 1994. Structure and seasonal variations of a sandy beach macrofauna on the South-west coast of New Caledonia (SW Pacific ocean). *Asian Marine Biology* **11**: 1-7.
- Baron L. 1992. Bivalves d'intérêt économique et peuplements benthiques associés sur les substrats meubles intertidaux de Nouvelle-Calédonie. Thèse de Doctorat, Université d'Aix Marseille II, 301pp.
- Bartlett, C.Y., Pakoa, K., Manua, C. 2009. Marine reserve phenomenon in the Pacific Islands. *Marine Policy* **33**(4): 673-678.
- Beauchamp K. A., Gowing M. M. 1982. A quantitative assessment of human trampling effects on a rocky intertidal community. *Marine Environmental Resources* **7**: 279-293.

## Références bibliographiques

---

- Beger M., Possingham H.P. 2008. Environmental factors that influence the distribution of coral reef fishes: modelling occurrence data for broad-scale conservation and management. *Marine Ecology Progress Series* **361**: 1-13.
- Begon M., Harper J. H., Townsend C. R. 1996. *Ecology. 3rd edition*. Blackwell, Oxford.
- Belan T. A. 2003. Benthos abundance pattern and species composition in conditions of pollution in Amursky Bay (the Peter the Great Bay, the Sea of Japan). *Marine Pollution Bulletin* **46**(9): 1111-1119.
- Bellwood D. R., Hoey A. S., Choat J. H. 2003. Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters* **6**: 281-285.
- Bellwood D. R., Hughes T. P., Folke C., Nyström M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* **429**(6994): 827-833.
- Benedetti-Cecchi L., Maggi E., Bertocci I., Vaselli S., Micheli F., Osioa G.C., Cinelli F. 2003. Variation in rocky shore assemblages in the northwestern Mediterranean: contrasts between islands and the mainland. *Journal of Experimental Biology and Ecology* **293**: 193-215.
- Bengtsson J. 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology* **10**(3): 191-199.
- Bergen M., Weisberg S. B., Smith R. W., Cadieu D. B., Dalkey A., Montagne D. E., Stull J. K., et al. 2001. Relationship between depth, sediment, latitude, and the structure of benthic infaunal assemblages on the mainland shelf of southern California. *Marine Biology* **138**(3): 637-647.
- Berkes F. 2006. From community-based resource management to complex systems: the scale issue and marine commons. *Ecology and Society* **11**(1): 45.
- Beukema J. J. 1995. Long-term effects of mechanical harvesting of lugworms *Arenicola marina* on the zoobenthic community of a tidal flat in the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* **33**(2): 219-227.
- Beukema J. J., Flach E. C., Dekker R., Starink M. 1999. A long-term study of the recovery of the macrozoobenthos on large defaunated plots on a tidal flat in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research* **42**(3): 235-254.
- Bigalke E. H. 1973. The exploitation of shellfish by coastal tribesmen of the Transkei. *Annals of the Cape Provincial Museums* **9**: 75-195.
- Bigot L., Conand C., Amouroux J. M., Frouin P., Bruggemann H., Gremare A. 2006a. Effects of industrial outfalls on tropical macrobenthic sediment communities in Reunion Island (Southwest Indian Ocean). *Marine Pollution Bulletin* **52**(8): 865-880.

## Références bibliographiques

---

- Bigot L., Grémare A., Amouroux J. M., Frouin P., Maire O., Gaertner J. C. 2008. Assessment of the ecological quality status of soft-bottoms in Reunion Island (tropical Southwest Indian Ocean) using AZTI marine biotic indices. *Marine Pollution Bulletin* **56**: 704-722.
- Bigot L., Quod J. P., Conand C. 2006b. Bathymetric distribution of soft bottom tropical macrobenthos from the exposed coast of Reunion island (Southwest Indian Ocean). *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* **5**(1): 1-15.
- Biles C. L., Paterson D. M., Ford R. B., Solan M., Raffaelli D. G. 2002. Bioturbation, ecosystem functioning and community structure. *Hydrology and Earth System Sciences* **6**(6): 999-1005.
- Bilyard G. R. 1987. The value of benthic infauna in marine pollution monitoring studies. *Marine Pollution Bulletin* **18**(11): 581-585.
- Birkeland C., Dayton P. K. 2005. The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 356-358.
- Bischof B. G. 2010. Negotiating uncertainty: Framing attitudes, prioritizing issues, and finding consensus in the coral reef environment management "crisis". *Ocean & Coastal Management* **53**(10): 597-614.
- Boero F. 2001. Light after dark: the partnership for enhancing expertise in taxonomy. *Trends in Ecology & Evolution* **16**(5): 266-266.
- Boesch D. F., Rosenberg R. 1981. Response to stress in marine benthic communities. In: Barrett, G.-W. and Rosenberg, R., Editors, 1981. *Stress Effects on Natural Ecosystems*, Wiley, New York: 179-200.
- Bohnsack J. A. 1998. Application of marine reserves to reef fisheries management. *Australian Journal of Ecology* **23**(3): 298-304.
- Bolam S.G., Whomersley P., Schratzberger M. 2004. Macrofaunal recolonization on intertidal mudflats: effect of sediment organic and sand content. *Journal of Experimental Biology and Ecology* **306**: 157-180.
- Bonsdorff E., Pearson T. H. 1999. Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the Baltic Sea along environmental gradients: A functional-group approach. *Australian Journal of Ecology* **24**(4): 312-326.
- Borja A., Franco J., Perez V. 2000. A marine Biotic Index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin* **40**(12): 1100-1114.
- Borja A., Muxika I., Franco J. 2003. The application of a Marine Biotic Index to different impact sources affecting soft-bottom benthic communities along European coasts. *Marine Pollution Bulletin* **46**(7): 835-845.

## Références bibliographiques

---

- Botta-Dukat Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* **16**: 533-540.
- Botsford L. W., Castilla J. C., Peterson C. H. 1997. The management of fisheries and marine ecosystems. *Science* **277**(5325): 509-515.
- Bouchet P., Lozouet P., Maestrati P., Heros V. 2002. Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site. *Biological Journal of the Linnean Society* **75**(4): 421-436.
- 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. 1985. Croissance des trocas à Vanuatu. Rapport ORSTOM, Nouméa, 32 pp.
- Bour W. 1988. Biologie, écologie, exploitation et gestion rationnelle des trocas (*Trochus niloticus* L.) de Nouvelle-Calédonie. Thèse de doctorat, Université de Montpellier, 192pp.
- Bourdalin F. 1994. Biologie et écophysiologie de deux populations de *Modiolus auriculatus* Krauss (Mytilidae) de Tahiti: application à l'étude des pollutions chimiques de milieux lagunaires. Thèse de doctorat, Université française du Pacifique, 212pp.
- Bowman M. F., Bailey R. C. 1997. Does taxonomic resolution affect the multivariate description of the structure of freshwater benthic macroinvertebrate communities? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**(8): 1802-1807.
- Branch G. M. 1975. Notes on the ecology of *Patella concolor* and *Cellana capensis*, and the effect of human consumption on limpet populations. *Zoologia Africana* **10**: 75-85.
- Branch G. M. 1984. Competition between marine Organisms - ecological and evolutionary implications. *Oceanography and Marine Biology* **22**: 429-593.
- Branch G. M., Moreno C. A. 1994. Intertidal and subtidal grazers. In: Siegfried, W. R. (ed.), *Rocky shores: Exploitation in Chile and South Africa*. Springer-Verlag, Berlin: 75-100.
- Branch G. M., Odendaal F. 2003. The effects of marine protected areas on the population dynamics of a South African limpet, *Cymbiola oculus*, relative to the influence of wave action. *Biological Conservation* **114**: 255-269.
- Brazeiro A., Defeo O. 1999. Effects of harvesting and density dependence on the demography of sandy beach populations: the yellow clam *Mesodesma mactroides* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* **182**: 127-135.
- Breiman L., Friedman J.H., Olshen R.A., Stone C.G. 1984. Classification and regression trees. *Wadsworth International Group, Chapman and Hall, Belmont*.

## Références bibliographiques

---

- Bremner J. 2008. Species' traits and ecological functioning in marine conservation and management. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **366**(1-2): 37-47.
- Bremner J., Frid C. L. J., Rogers S. I. 2003. Assessing marine ecosystem health: the long-term effects of fishing on functional biodiversity in North Sea benthos. *Aquatic Ecosystem Health & Management* **6**(2): 131-137.
- Bremner J., Frid C. L. J., Rogers S. I. 2005. Biological traits of the North Sea benthos: Does fishing affect benthic ecosystem function? *Benthic Habitats and the Effects of Fishing* **41**: 477-489.
- Bremner J., Rogers S. I., Frid C. L. J. 2003. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series* **254**: 11-25.
- Bremner J., Rogers S. I., Frid C. L. J. 2006a. Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. *Journal of Marine Systems* **60**(3-4): 302-316.
- Bremner J., Rogers S. I., Frid C. L. J. 2006b. Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecological Indicators* **6**: 609-622.
- Broom M. J. 1982. Structure and seasonality in a Malaysian mudflat community. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **15**(2): 135-150.
- Brosnan D. M., Crumrine L. L. 1994. Effects of human trampling on marine rocky shore communities. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* **177**: 79-97.
- Brown B. E., Dunne R. P. 1988. The impact of coral mining on coral reefs in Maldives. *Environmental Conservation* **15**: 159-165.
- Brown B., Wilson W. H. 1997. The role of commercial digging of mudflats as an agent for change of infaunal intertidal populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **218**: 49-61.
- Brown P. J., Taylor R. B. 1999. Effects of trampling by humans on animals inhabiting coralline algal turf in the rocky intertidal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **235**: 45-53.
- Bruggemann H. J. 1994. Parrotfish grazing on coral reefs: a trophic novelty. Thèse de Doctorat, Université de Groningen, 214pp.
- Bryant E. C., Hartley H. O., Jessen R. J., 1960. Design and estimation in two-way stratification. *Journal of American Statistical Association* **55** (289): 105-124.
- Buchanan J. B., Brachi R., Christie G., Moore J. J. 1986. An analysis of a stable period in the Northumberland benthic fauna. *Jounal of Marine Biological Association UK* **66**: 659-670.

## Références bibliographiques

---

Buestel D., Gerard A., Guenole A. 1986. Growth of different batches of scallop spat *Pecten maximus* on the seabed in the Bay of Brest. *Société Française de Malacologie Symposium de Rochefort Ecologie, Ecophysiologie, Energétique des Mollusques Marins et Continentaux*.

Bujan S., Grenz C., Fichez R., Douillet P. 2000. Évolution saisonnière du cycle biogéochimique dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Application d'un modèle compartimental. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* **323**(2): 225-233.

Bulleri F., Chapman M. G. 2004. Intertidal assemblages on artificial and natural habitats in marinas on the north-west coast of Italy. *Marine Biology* **145**(2): 381-391.

Bustamante R. H., Castilla J. C. 1990. Impact of human exploitation on populations of the intertidal southern bull-kelp *Durvillea antarctica* (Phaeophyta, Durvilleales) in central Chile. *Biological Conservation* **52**: 205-220.

## -C-

Carassou L., Ponton D., Mellin C., Galzin R. 2008. Predicting the structure of larval fish assemblages by a hierarchical classification of meteorological and water column forcing factors. *Coral Reefs* **27** (4): 867-880.

Cardell M. J., Sarda R., Romero J. 1999. Spatial changes in sublittoral soft-bottom polychaete assemblages due to river inputs and sewage discharges. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **20**(4): 343-351.

Cardinale B. L., Nelson K., Palmer M. A. 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos* **91**(1): 175-183.

Cardinale B. L., Palmer M. A., Collins S. L. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* **415**(6870): 426-429.

Carpenter K. E., Alcala A. C. 1977. Philippines coral reef fisheries resources. Part II. Muro-Ami and Kayakas reef fisheries, benefit or bane? *Philippine Journal of Fisheries* **15**: 217-735.

Castella E., Speight M. C. D. 1996. Knowledge representation using fuzzy coded variables: An example based on the use of Syrphidae (Insecta, Diptera) in the assessment of riverine wetlands. *Ecological Modelling* **85**(1): 13-25.

Castilla J. C. 1999. Coastal marine communities: trends and perspectives from human-exclusion experiments. *Trends in Ecology & Evolution* **14**(7): 280-284.

Castilla J. C. and Defeo O. 2001. Latin American benthic shellfisheries: emphasis on co-management and experimental practices. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **11**: 1-30.

Castilla J. C., Duran, L. R. 1985. Human exclusion from the rocky intertidal zone of central Chile: The effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda). *Oikos* **45**: 391-399.

## Références bibliographiques

---

- Castilla J. C., Paine, R. T. 1987. Predation and community organization on eastern Pacific, temperate zone, rocky intertidal shores. *Revista Chilena de Historia Natural* **60**: 131-151.
- Castilla J. C., Bustamante R. H. 1989. Human exclusion form intertidal rocky shore of Las Cruces, central Chile: the effects on *Durvillea antarctica* (Phaeophyta, Durvilleales). *Marine Ecology Progress Series* **50**: 203-214.
- Castilla J. C., Fernandez M. 1998. Small-scale benthic fisheries in Chile: On co-management and sustainable use of benthic invertebrates. *Ecological Applications* **8**(1): 124-132.
- Casu D., Ceccherelli G., Castelli A. 2006a. Immediate effects of experimental human trampling on mid-upper intertidal benthic invertebrates at the Asinara Island MPA (NW Mediterranean). *Hydrobiologia* **555**: 271-279.
- Casu D., Ceccherelli G., Curini-Galletti M., Castelli A., Moreno C. 2006b. Human exclusion from rocky shores in a Mediterranean marine protected area (MPA): an opportunity to investigate the effects of trampling. *Marine Environmental Research* **62**: 15-32.
- Catterall C. P., Painer R. T. 1987. The potential impact of human gathering on shellfish populations, with reference to some NE Australian flats. *Oikos* **50**: 131-151.
- Cesa F. 1998. Etude de la variabilité spatiale de la biodiversité des fonds meubles d'un herbier du lagon de Nouvelle-Calédonie. Conservation de la biodiversité en milieu tropical. Mémoire de DESS Université de Nice-Sophia Antipolis, 89pp.
- Cesar C. P., Frid C. L. J. 2009. Effects of experimental small-scale cockle (*Cerastoderma edule* L.) fishing on ecosystem function. *Marine Ecology-an Evolutionary Perspective* **30**: 123-137.
- Champalbert G. 1993. Plankton inhabiting the surface-layer of the southern and southwestern lagoon of New-Caledonia. *Marine Biology* **115**(2): 223-228.
- Chapell J. 1980. Coral morphology, diversity and reef growth. *Nature* **286**: 249-252.
- Chapin F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T., Naylor R. L., Vitousek P. M., Reynolds H. L., Hooper D. U., Lavorle S., Sala O. E., Hobbie S. E., Mack, M. C., Diaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**(6783): 234-242.
- Chapman M. G. 1998. Relationships between spatial patterns of benthic assemblages in a mangrove forest using different levels of taxonomic resolution. *Marine Ecology Progress Series* **162**: 71-78.
- Chapman M. G., Underwood, A. J., Skilleter, G. A. 1995. Variability at different spatial scales between a subtidal assemblage exposed to the discharge of sewage and two control assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **189**(1-2): 103-122.

## Références bibliographiques

---

- Chapman M. R., Kramer D. L. 2000. Movements of fishes within and among fringing coral reefs in Barbados. *Environmental Biology of Fishes* **57**(1): 11-24.
- Chardy P., Chevillon C., Clavier J. 1988. Major benthic communities of the southwest lagoon of New-Caledonia. *Coral Reefs* **7**(2): 69-75.
- Chardy P., Clavier J. 1988. Biomass and trophic structure of the macrobenthos in the south-west lagoon of New Caledonia. *Marine Biology* **99**: 195-202.
- Charles A., Wilson L. 2009. Human dimensions of marine protected areas. *ICES Journal of Marine Science* **66**: 6-15.
- Charvet S., Kosmala A., Statzner B. 1998. Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: perspectives for a general tool in stream management. *Archiv Für Hydrobiologie* **142**(4): 415-432.
- Charvet S., Statzner B., Usseglio-Polatera P., Dumont B. 2000. Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater Biology* **43**(2): 277-296.
- Chevenet F., Doledec S., Chessel D. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology* **31**(3): 295-309.
- Chevillon C. 1996. Texture, granulométrie et composition bioclastique des sédiments actuels de l'atoll d'Ouvéa (Îles Loyauté, Nouvelle-Calédonie). In : Richer de Forges, B. (ed), Les fonds meubles des lagons de Nouvelle-Calédonie (Sédimentologie, benthos). *Etudes & Thèses, ORSTOM, Paris* **2**: 7-43.
- Chiappone M., Swanson D.W., Miller S.L. 2002. Density, spatial distribution and size structure of sea urchins in Florida Keys coral reef and hard-bottom habitats. *Marine Ecology Progress Series* **235**: 117-126.
- Cinner J. 2007. Designing marine reserves to reflect local socioeconomic conditions: lessons from long-enduring customary management systems. *Coral Reefs* **26**: 1035-1045.
- Cinner J., Aswani S. 2007. Integrating customary management into marine conservation. *Biological Conservation* **140**: 201-216.
- Cinner J., Marnane M. J., McClanahan T. R. 2005. Conservation and community benefits from traditional coral reef management at Ahus Island, Papua New Guinea. *Conservation Biology* **19**: 1714-1723.
- Clarke K. R., Ainsworth M. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* **92**(3): 205-219.

## Références bibliographiques

---

- Clarke K.R., Gorley R.N. 2006. PRIMER v6: User manual/Tutorial, PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK (2006).
- Clarke K. R., Green R. H. 1988. Statistical design and analysis for a biological effects study. *Marine Ecology Progress Series* **46**(1-3): 213-226.
- Clarke K. R., Warwick R. M. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. *Natural Environment Research Council, UK*.
- Clarke K. R., Warwick R. M. 1999. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine Ecology Progress Series* **184**: 21-29.
- Clarke K.R., Warwick R.M. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 2<sup>nd</sup> edition, PRIMER-E: Plymouth.
- Clarke K. R., Warwick R. M. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series* **216**: 265-278.
- Clarke P. J., Komatsu T., Bell J. D., Lasi F., Oengpepa C. P., Leqata J. 2003. Combined culture of *Trochus niloticus* and giant clams (Tridacnidae): benefits for restocking and farming. *Aquaculture* **215**(1-4): 123-144.
- Claudet J., Pelletier D., Jouvenel J.-Y., Bachet F., Galzin R. 2006. Assessing the effects of marine protected area (MPA) on a reef fish assemblage in a northwestern Mediterranean marine reserve: Identifying community-based indicators. *Biological Conservation* **130**: 349-369.
- Claudet J., Osenberg C. W., Benedetti-Cecchi L., Domenici P., Garcia-Charton J. A., Perez-Ruzafa A., Badalamenti F., Bayle-Sempere J., Brito A., Bulleri F., Culoli J. M., Dimech M., Falcon J. M., Guala I., Milazzo M., Sanchez-Meca J., Somerfield P. J., Stobart B., Vandeperre F., Valle C., Planes S. 2008. Marine reserves: size and age do matter. *Ecology Letters* **11**(5): 481-489.
- Clavier J. 1987. Contribution à la mise en valeur des populations d'ormeaux (*Haliotis tuberculata*). Thèse de doctorat université Paris VI, 319pp.
- Clavier J., Garrigue C. 1999. Annual sediment primary production and respiration in a large coral reef lagoon (SW New Caledonia). *Marine Ecology Progress Series* **191**: 79-89.
- Clavier J., Laboute P. 1987. Connaissance et mise en valeur du lagon nord de Nouvelle-Calédonie : premiers résultats concernant le bivalve pectinide, *Amusium japonicum balloti* (étude bibliographique, estimation des stocks et données annexes). *Rapport Scientifique et Technique ORSTOM Nouméa* **48**, 73pp.
- Cleary D. F. R., Becking L. E., deVoogd N. J., Renema W., deBeer M., vanSoest R. W. M., Hoeksema B. W. 2005. Variation in the diversity and composition of benthic taxa as a function

## Références bibliographiques

---

- of distance offshore, depth and exposure in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **65**(3): 557-570.
- Conand C. 1981. Ecology and reproductive biology of *Stichopus variegatus* an Indo-Pacific coral reef sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea) *Bulletin of Marine Science* **52**(3): 970-981.
- Conand C. 1988. Les holothuries Aspidochirotes du lagon de Nouvelle-Calédonie : biologie, écologie et exploitation. Thèse de Doctorat d'Etat es-Sciences Naturelles, Université de Bretagne Occidentale, 388pp.
- Connell J. H. 1978. Diversity in tropical marine forests and coral reefs. *Science* **199**: 1302-1310.
- Cooke A. J., Polunin N. V. C., Moce K. 2000. Comparative assessment of stakeholder management in traditional Fijian fishing grounds. *Environmental Conservation* **27**: 291-299.
- Cooper K. M., Frojan C., Defew E., Curtis M., Fleddum A., Brooks L., Paterson D. M. 2008. Assessment of ecosystem function following marine aggregate dredging. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **366**(1-2): 82-91.
- Creese R. G. 1980. An analysis of distribution and abundance of populations of the high-shore limpet, *Notoacmea-Petterdi* (Tenison-Woods). *Oecologia* **45**(2): 252-260.
- Crowe T. 1996. Different effects of microhabitat fragmentation on patterns of dispersal of an intertidal gastropod in two habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **206**(1-2): 83-107.
- Cruz-Motta J. J. 2007. Spatial analysis of intertidal tropical assemblages associated with rocky shores in Venezuela. *Ciencias Marinas* **33**(2): 133-148.
- Cruz-Motta J. J., Collins J. 2004. Impacts of dredged material disposal on a tropical soft-bottom benthic assemblage. *Marine Pollution Bulletin* **48**(3-4): 270-280.
- Currie D. R., Isaacs L. R. 2005. Impact of exploratory offshore drilling on benthic communities in the Minerva gas field, Port Campbell, Australia. *Marine Environmental Research* **59**(3): 217-233.
- D-**
- Dalzell P., Adams T. J. H., Polunin N. V. C. 1996. Coastal Fisheries in the Pacific Islands. *Oceanography and marine Biology* **34**: 395-531.
- Dalzell P., Debao A. 1994. Coastal fisheries production on Nauru. Inshore Fisheries Research Project. Unpublished Country Assignment Report, South Pacific Commission, Nouméa.

## Références bibliographiques

---

- Dauer D. M., Luckenbach M. W., Rodi A. J. 1993. Abundance biomass comparison (ABC method): effects of an estuarine gradient, anoxic/hypoxic events and contaminated sediments. *Marine Biology* **116**: 507-518.
- Dauvin J. C., Gomes-Gesteira J. L., Salvande-Fraga M. 2003. Taxonomic sufficiency: an overview of its use in the monitoring of sublittoral benthic communities after oil spills. *Marine Pollution Bulletin* **46**: 552-555.
- Dauvin J. C., Thiebaut E., Gesteira J. L. G., Ghertsosa K., Gentil F., Ropert M., Sylvand B. 2004. Spatial structure of a subtidal macrobenthic community in the Bay of Veys (western Bay of Seine, English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **307**(2): 217-235.
- De'Ath G. 2002. Multivariate regression trees: a new technique for modelling species-environment relationships. *Ecology* **83**(4): 1105-1117.
- De Biasi A. M., Bianchi C. N., Morri C. 2003. Analysis of macrobenthic communities at different taxonomic levels: an example from an estuarine environment in the Ligurian Sjoea (NW Mediterranean). *Estuarine Coastal and Shelf Science* **58**: 99-106.
- De Boer W. F., Blijdenstein A. F., Longamane F. 2002. Prey choice and habitat use of people exploiting intertidal resources. *Environmental Conservation* **29**(2): 238-252.
- De Boer W. F., Longamane F. A. 1996. The exploitation of intertidal food resources in Inhaca bay, Mozambique, by shorebirds and humans. *Biological Conservation* **78**: 295-303.
- De Boer W. F., Pereira T., Guissamulo A. 2000. Comparing recent and abandoned shell middens to detect the impact of human exploitation on the intertidal ecosystem. *Aquatic Ecology* **34**: 287-297.
- De Boer W. F., Prins H. H. T. 2002a. The community structure of a tropical intertidal mudflat under human exploitation. *ICES Journal of Marine Science* **59**: 1237-1247.
- De Boer W. F., Prins H. H. T. 2002b. Human exploitation and benthic community structure on a tropical intertidal reef flat. *Journal of Sea Research* **48**: 225-240.
- Defeo O., Alava A. 1995. Effects of human activities on long-term trends in sandy beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* **123**: 73-82.
- Defeo O., Lercari D. 2004. Testing taxonomic resolution levels for ecological monitoring in sandy beach macrobenthic communities. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* **14**(1): 65-74.

## Références bibliographiques

---

- De Juan S., Demestre M., Thrush S. 2009. Defining ecological indicators of trawling disturbance when everywhere that can be fished is fished: A Mediterranean case study. *Marine Policy* **33**(3): 472-478.
- De Juan S., Thrush S. F., Demestre M. 2007. Functional changes as indicators of trawling disturbance on a benthic community located in a fishing ground (NW Mediterranean Sea). *Marine Ecology Progress Series* **334**: 117-129.
- Delathière S. 1990. Biologie et exploitation du crabe de palétuviers *Scylla serrata* en Nouvelle Calédonie. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, 192pp.
- Delgado-Blas V. H. 2001. Space and time distribution of benthic polychaetes (Polychaeta) from the continental platform of Tamaulipas, Gulf of Mexico. *Revista De Biología Tropical* **49**(1): 141-147.
- Desrosiers G., Savenkoff C., Olivier M., Stora G., Juniper K., Caron A., Gagne J. P., Legendre L., Mulsow S., Grant J., Roy S., Greña A., Scaps P., Silverberg N., Klein B., J. E. Tremblay, Therriault J. C. 2000. Trophic structure of macrobenthos in the Gulf of St. Lawrence and on the Scotian Shelf. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* **47**(3-4): 663-697.
- Dias M. P., Peste F., Granadeiro J. P., Palmeirim J. M. 2008. Does traditional shellfishing affect foraging by waders? The case of the Tagus estuary (Portugal). *Oecologia* **33**: 188-196.
- Diaz S., Cabido M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* **8**(4): 463-474.
- Diaz S., Cabido M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* **16**(11): 646-655.
- Diaz-Castañeda V., Harris L. H. 2004. Biodiversity and structure of the polychaete fauna from soft bottoms of Bahia Todos Santos, Baja California, Mexico. *Deep Sea Research* **51**: 827-847.
- Dittmann S. 1996. Effects of macrobenthic burrows on infaunal communities in tropical tidal flats. *Marine Ecology Progress Series* **134**(1-3): 119-130.
- Dittmann S. 2000. Zonation of benthic communities in a tropical tidal flat of north-east Australia. *Journal of Sea Research* **43**(1): 33-51.
- Dittmann S., Vargas J. A. 2001. Tropical tidal flat benthos compared between Australia and Central America. *Ecological Studies* **151**: 275-293.
- Dixon J. A., Scura L. F., Hof T. V. t. 1993. Meeting ecological and economic goals: marine parks in the Caribbean. *Ambio* **22**: 117-125.

## Références bibliographiques

---

- Doledec S., Chessel D., terBraak C. J. F., Champely S. 1996. Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* **3**(2): 143-166.
- Doledec S., Statzner B. 1994. Theoretical habitat templets, species traits, and species richness - Plant and animal species in the Upper Rhone River and its floodplain. *Freshwater Biology* **31**(3): 523-538.
- Dos SantosBrasil A. C., da Silva S. H. G. 2000. Spatial distribution of polychaeta in a soft-bottom community at Saco Do Ceu, Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brazil. *Bulletin of Marine Science* **67**(1): 103-112.
- Doty M. 1971. Measurement of water movement in reference to benthic algal growth. *Botanica Marina* **14**: 32-35.
- Douillet P. 1998. Tidal dynamics of south-west lagoon of New Caledonia: observations and 2D numerical modelling. *Oceanologica Acta* **21**: 69-79.
- Douillet P., Ouillon S., Cordier E. 2001. A numerical model for fine sediment transport in the southwest lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs* **20**: 361-372.
- Drake J. A. 1990. Communities as assembled structure: do rules govern pattern? *Trends in Ecology & Evolution* **5**: 159-164.
- Dreyer J., Bailey-Brock J. H., McCarthy S. A. 2005. The immediate effects of hurricane Iniki on intertidal fauna on the south shore of O'ahu. *Marine Environmental Research* **59**(4): 367-380.
- Dreyer J. C., Knick K. E., Flickinger W. B., Dover C. L. V. 2005. Development of macrofaunal community structure in mussel beds on the northern East Pacific Rise. *Marine Ecology Progress Series* **302**: 121-134.
- Ducrot V., Usseglio-Polatera P., Pery A. R. R., Mounhon J., Lafont M., Roger M. C., Garric J., Ferrard J. F. 2005. Using aquatic macroinvertebrate species traits to build test batteries for sediment toxicity assessment: Accounting for the diversity of potential biological responses to toxicants. *Environmental Toxicology and Chemistry* **24**(9): 2306-2315.
- Dufrêne M., Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67**(3): 345-366.
- Dugan J. E., Davis G. E. 1993. Applications of marine refugia to coastal fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**(9): 2029-2042.
- Dumas P., Bertaude A., Peignon C., Léopold M., Pelletier D. 2009. A "quick and clean" photographic method for the description of coral reef habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **368**(2): 161-168.

## Références bibliographiques

---

- Dumas P., Jimenez H., Léopold M., Petro G, Jimmy R. 2010. Effectiveness of village-based marine reserves on reef invertebrates in Emau, Vanuatu. *Environmental Conservation* **37**(3):364-372.
- Dumas P., Kulbicki M., Chifflet S., Fichez R., Ferraris J. 2007. Environmental factors influencing urchin spatial distributions on disturbed coral reefs (New Caledonia, South Pacific). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **344**(1): 88-100.
- Duran L. R., Castilla J. C., Oliva D., 1987. Intensity of human predation on rocky shores at Las Cruces in Central Chile. *Environmental Conservation* **14**: 143-149.
- Duran L. R., Castilla J. C. 1989. Variation and persistence of the middle rocky intertidal community of central Chile, with and without human harvesting. *Marine Biology* **103**: 555-562.
- Dye A. H. 1998. Dynamics of rocky intertidal communities: analysis of long time series from South African shores. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **46**: 287-305.
- Dye A. H., 1998. Community-level analyses of long-term changes in rocky littoral fauna form South Africa. *Marine Ecology Progress Series* **164**: 47-57.
- Dye A. H., Lasiak T. A., Gabula S. 1997. Recovery and recruitment of the brown mussel, *Perna perna* (L.), in Transkei: implications for management. *South African Journal of Zoology* **32**(4): 118-123.
- E-**
- Eckrich C. E., Holmquist J. G. 2000. Trampling in seagrass assemblage: direct effects, response of associated fauna, and the role of substrate characteristics. *Marine Ecology Progress Series* **201**: 199-209.
- Elith J., Graham C. H., Anderson R. P., Dudik M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R. J., et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**(2): 129-151.
- Ellingsen K. E. 2002. Soft-sediment benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability. *Marine Ecology Progress Series* **232**: 15-27.
- Ellingsen K. E., Hewitt J. E., Thrush S. F. 2007. Rare species, habitat diversity and functional redundancy in marine benthos. *Journal of Sea Research* **58**(4): 291-301.
- Ellis D. 1985. Taxonomic sufficiency in pollution assessment. *Marine Pollution Bulletin* **16**: 459.
- Elton C. 1927. Animal Ecology. *Oxford*, 179pp.
- Erdmann M. V. 2000. Destructive fishing practices in Indonesian seas. In: Sheppard C. (Ed.), Seas at the millennium: an environmental evaluation. *Pergamon, Amsterdam*: 392-393.

## Références bibliographiques

---

Erickson A., Klinger T., Fradkin S. C. 2003. A pilot study of the effects of human trampling on rocky intertidal areas in Olympic National Park, USA. *Georgia Basin/Puget sound research conference*, 6pp.

Ettinger-Epstein P., Whalan S., Battershill C.N., De Nys R. 2008. A hierarchy of settlement cues influences larval behaviour in a coral reef sponge. *Marine Ecology Progress Series* **365**: 103-113.

### -F-

Fairweather P. G. 1990. Ecological changes due to our use of the coast: research needs versus effort. *Proceedings of the Royal Society Australia* **16**: 71-77.

Fano E. A., Mistri M., Rossi R. 2003. The ecofunctional quality index (EQI): a new tool for assessing lagoonal ecosystem impairment. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **56**(3-4): 709-716.

Faure V., Pinazo C., Torréton J. P., Douillet P. 2006. Relevance of various formulations of phytoplankton chlorophyll a: carbon ration in a 3D marine ecosystem model. *Comptes Rendus de Biologie* **329**: 813-822.

Fauvel P. 1947. Faune de l'Empire français VIII Annélides Polychètes de Nouvelle-Calédonie et des îles Gambier. *Office de la recherche scientifique coloniale Editions du Muséum*, 108pp.

Fenberg P. B., Roy K., 2008. Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? *Molecular Ecology* **17**: 209-220.

Fernandes R. S. R., Soares-Gomes A. 2006. Community structure of macrobenthos in two tropical sandy beaches with different morphodynamic features, Rio de Janeiro, Brazil. *Marine Ecology-an Evolutionary Perspective* **27**(2): 160-169.

Fernandez M., Castilla J. C. 1997. The chilean artisanal stone crab (*Homalaspis plana*) fishery: catch trends in open access zones and the effect of management areas in Central Chile. *Journal of Shellfish Resources* **16**: 371-377.

Fernandez A., Singh A., Jaffé R. 2007. A literature review on trace metals and organic compounds of anthropogenic origin in the Wider Caribbean Region. *Marine Pollution Bulletin* **54**: 1681-1691.

Fernandez J. M., Ouillon S., Chevillon C., Douillet P., Fichez R., Le Gendre R. 2006. A combined modelling and geochemical study of the fate of terrigenous inputs from mixed natural and mining sources in a coral reef lagoon (New Caledonia). *Marine Pollution Bulletin* **52**: 320-331.

## Références bibliographiques

---

- Ferraro S. P., Cole F. A. 1990. Taxonomic level and sample-size sufficient for assessing pollution impacts on the southern California Bight macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series* **67**(3): 251-262.
- Ferraro S. P., Cole F. A. 1992. Taxonomic level sufficient for assessing a moderate impact on macrobenthic communities in Puget-Sound, Washington, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**(6): 1184-1188.
- Ferraro S. P., Cole F. A. 1995. Taxonomic level sufficient for assessing pollution impacts on the southern California Bight macrobenthos - Revisited. *Environmental Toxicology and Chemistry* **14**(6): 1031-1040.
- Ferraro S. P., Swartz R. C., Cole F. A., Schults D. W. 1991. Temporal changes in the benthos along a pollution gradient - Discriminating the effects of natural phenomena from sewage industrial waste-water effects. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **33**(4): 383-407.
- Field J. G., Clarke K. R., Warwick R. M. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series* **8**: 37-52.
- Fleischer D., Gremare A., Labrune C., Rumohr H., Berghe E. V., Zettler M. L. 2007. Performance comparison of two biotic indices measuring the ecological status of water bodies in the Southern Baltic and Gulf of Lions. *Marine Pollution Bulletin* **54**(10): 1598-1606.
- Foale S., Cohen P., Januchowski-Hartley S., Wenger A., Macintyre M. 2010. Tenure and taboos: origins and implications for fisheries in the Pacific. *Fish and Fisheries* DOI: 10.1111/j.1467-2979.2010.00395.x.
- Follesø M. C., Cuccu D., Cannas R., Cabiddu S., Murenu M., Sabatini A., Cau A. 2008. Effects of marine reserve protection on spiny lobster (*Palinurus elephas* Fabr., 1787) in a central western Mediterranean area. *Hydrobiologia* **606**: 63-68.
- Fonseca C. R., Ganade G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* **89**: 118-125.
- Foster M. S., Harrold C., Hardin D. D. 1991. Point vs. photo quadrat estimates of the coral cover of sessile marine organisms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **146**: 193-204.
- Foster G. G., Hodgson A. N. 2000. Intertidal population structure of the edible mollusc *Turbo sarmaticus* (Vetigastropoda) at an unexploited and exploited sites along the coast of the Eastern Cape, South Africa. *African Zoology* **35**(2): 173-183.
- Fox H. E., Mous P., Pet J., Muljadi A., Caldwell R. L. 2005. Experimental assessment of coral reef rehabilitation following blast fishing. *Conservation Biology* **19**: 98-1075.

## Références bibliographiques

---

- Foyle T. D., Bell J. D., Gervis M., Lane I. 1997. Survival and growth of juvenile fluted giant clams, *Tridacna squamosa*, in large-scale village grow-out trials in the Solomon Islands. *Aquaculture* **148**: 85-104.
- Fraschetti S., Bianchi C. N., Terlizzi A., Fanelli G., Morri C., Boero F. 2001. Spatial variability and human disturbance in shallow subtidal hard substrate assemblages: a regional approach. *Marine Ecology Progress Series* **212**: 1-12.
- Friedlander A. M., Parrish J. D. 1998. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **224**(1): 1-30.
- Frid C. L. J., Paramor O. A. L., Brockington S. and Bremner J. 2008. Incorporating ecological functioning into the designation and management of marine protected areas. *Hydrobiologia* **606**: 69-79.
- Frontier S., Pichod-Vale P. 1993. Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution. *Coll. écologie 21 (2e ed.). Masson, Paris*, 448pp.
- Frouin P. 1996. Structure et fonctionnement des écosystèmes benthiques des lagons soumis aux perturbations anthropiques. Le lagon de Tahiti, Polynésie Française. Thèse de doctorat, Université du Pacifique, 206pp.
- Frouin P. 2000. Effects of anthropogenic disturbances of tropical soft-bottom communities. *Marine Ecology Progress Series* **194**: 39-53.
- Frouin P., Hutchings P. 2001. Macrofaunal communities in a tropical lagoon (Tahiti, French Polynesia, central Pacific). *Coral Reefs* **19**(3): 277-285.
- Fulton C. J., Bellwood D. R., Wainwright P. C. 2001. The relationship between swimming ability and habitat use in wrasses (Labridae). *Marine Biology* **139**(1): 25-33.
- Fulton C. J., Bellwood D. R. 2004. Wave exposure, swimming performance, and the structure of tropical and temperate reef fish assemblages. *Marine Biology* **144**(3): 429-437.
- Fulton C. J., Bellwood D. R. 2005. Wave-induced water motion and the functional implications for coral reef fish assemblages. *Limnology and Oceanography* **50**(1): 255-264.
- G-
- Gabrié C. 1998. L'état des récifs coralliens en France Outre-Mer. Ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement et Secrétariat à l'Outre-Mer, 136pp.
- Garcia-Charton J. A., Perez-Ruzafa A., Marcos C., Claudet J., Badalamenti F., Benedetti-Cecchi L., Falcon J. M., Milazzo M., Schembri P. J., Stobart B., Vandeperre F., Brito A., Chemello R., Dimech M., Domenici P., Guala I., Le Direach L., Maggi E., Planes S. 2008. Effectiveness of

## Références bibliographiques

---

- European Atlanto-Mediterranean MPAs: do they accomplish the expected effects on populations, communities and ecosystems? *Journal for Nature Conservation* **16**(4): 193-221.
- Garrigue C., Clavier J., Chevillon C. 1998. Investigations on the soft bottom benthos in a southwest pacific atoll lagoon (Uvea, New Caledonia). *Atoll Research Bulletin* **452**: 1-18.
- Garrison L. P., Link J. S. 2000. Fishing effects on spatial distribution and trophic guild structure of the fish community in the Georges Bank region. *Ices Journal of Marine Science* **57**(3): 723-730.
- Gaston G. R., Rakocinski C. F., Brown S. S., Cleveland C. M. 1998. Trophic function in estuaries: response of macrobenthos to natural and contaminant gradients. *Marine and Freshwater Research* **49**(8): 833-846.
- Gätje C., Reise K. 1998. Okosystem Wattenmeer Austausch, Transport und Stoffumwandlungsprozesse. *Berlin, Heidelberg (Springer)*, 570pp.
- Gayraud S., Statzner B., Bady P., Haybachp A., Scholl F., Usseglio-Polatera P., Bacchi M. 2003. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology* **48**(11): 2045-2064.
- Gelcich S., Edwards-Jones G., Kaiser M. J. 2007. Heterogeneity in fisher's harvesting decisions under a marine territorial use rights policy. *Ecological Economics* **64**: 246-254.
- Gell F.R., Roberts C.M. 2003. Benefits beyond boundaries: the fishery effects of marine reserves. *Trends in Ecology and Evolution* **18**(9): 448-455.
- Ghazanshahi J., Huchel T. D., Devinney J. S. 1983. Alteration of southern California rocky shore ecosystems by public and recreational use. *Journal of Environmental Management* **16**: 379-394.
- Giberto D. A., Bremec C. S., Acha E. M., Mianzan H. 2004. Large-scale spatial patterns of benthic assemblages in the SW Atlantic: the Río de la Plata estuary and adjacent shelf waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **61**(1): 1-13.
- Gifford E. W., Shutler D. 1956. Archaeological excavations in New Caledonia. *Anthropological Revue, University California Press* **18**, 148 pp.
- Giller P. S., Hillebrand H., Berninger U. G., Gessner M. O., Hawkins S., Inchausti P., Inglis C., Leslie H., Malmqvist B., Monaghan M. T., Morin P. J., O'Mullan G. 2004. Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* **104**(3): 423-436.
- Glémarec M. 1979. Temporal fluctuations in benthic communities in relation to climatic changes. *Oceanologica Acta* **2**(3): 365-371.

## Références bibliographiques

---

- Glémarec M., Hily C. 1981. Effects of urban and industrial discharges on the benthic macrofauna in the Bay of Concarneau. *Acta Oecologica-Oecologia Applicata* **2**(2): 139-150.
- Godoy C., Moreno U. A. 1989. Indirect effects of human exclusion from the rocky intertidal zone in southern Chile: a case of cross-linkage between herbivores. *Oikos* **54**: 101-106.
- Gomez-Gesteira J. L., Dauvin J. C., Salvande-Fraga M. 2003. Taxonomic level for assessing oil spill effects on soft-bottom sublittoral benthic communities. *Marine Pollution Bulletin* **46**(5): 562-72.
- Goni R., Quetglas A., Renones O. 2006. Spillover of spiny lobsters *Palinurus elephas* from a marine reserve to an adjoining fishery. *Marine Ecology Progress Series* **308**: 207-219.
- Goreau T., McClanahan T., Hayes R., Strong A. 2000. Conservation of coral reefs after the 1998 global bleaching event. *Conservation Biology* **14**(1): 5-15.
- Gout B. 1991. Influence des apports terrigènes dans les écosystèmes lagonaires de Mayotte et de Nouvelle-Calédonie (Province Indopacifique). Impact sur les peuplements benthiques. Thèse de doctorant, Université de Montpellier II, 252pp.
- Grall J., Glémarec M. 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **44**: 43-53.
- Gray J. S. 1974. Animal-sediment relationships. *Oceanography and Marine Biology Annual Revue* **12**(12): 223-261.
- Gray J. S. 1977. The stability of benthic ecosystems *Helgoland Marine Research* **30**(1-4): 427-444.
- Gray J. S. 1979. Pollution-induced changes in populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **286**(1015): 545-561.
- Gray J. S. 1980. Ecological Monitoring. *Marine Pollution Bulletin* **11**(9): 270-270.
- Gray J. S. 1981. Detecting pollution induced changes in communities using the log-normal distribution of individuals among species. *Marine Pollution Bulletin* **12**(5): 173-176.
- Gray J. S. 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **250**(1-2): 23-49.
- Gray J. S. 2002. Species richness of marine soft sediments. *Marine Ecology Progress Series* **244**: 285-297.
- Gray J. S., Aschan M., Carr M. R., Clarke K. R., Green R. H., Pearson T. H., Rosenberg R., Warwick R. M. 1988. Analysis of community attributes of the benthic macrofauna of Frierfjord-

## Références bibliographiques

---

- Langesundfjord and in a mesocosm experiment. *Marine Ecology Progress Series* **46**(1-3): 151-165.
- Gray J. S., Clarke K. R., Warwick R. M., Hobbs G. 1990. Detection of initial effects of pollution on marine benthos - an example from the Ekofisk and Eldfisk Oilfields, North-Sea. *Marine Ecology Progress Series* **66**(3): 285-299.
- Griffiths C. L., Branch G. M. 1997. The exploitation of coastal invertebrates and seaweeds in South Africa: historical trends, ecological impacts and implications for management. *Transactions of the Royal Society of South Africa* **52**: 121-148.
- Griffiths J., Dethier M. N., Newsom A., Byers J. E., Meyer J. J., Oyarzun F., Lenihan H. 2006. Invertebrate community responses to recreational clam digging. *Marine Biology* **149**: 1489-1497.
- Grigg R. W. 1984. Resource management of precious corals: a review and application to shallow water reef building corals. *Marine Ecology* **5**: 57-74.
- Grinnell J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist* **51**(602): 115-128.
- Guidetti P., Sala E. 2007. Community-wide effects of marine reserves in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* **335**: 43-56.
- Guille A. 1971. Bionomie benthique de plateau continental de la côte Catalane française: IV. Densités, biomasses et variations saisonnières de la macrofaune. *Vie et Milieu* **22**: 93-158.
- Guille A., Laboute P., Menou J. L. 1986. Guide des étoiles de mer, oursins et autres échinodermes du lagon de Nouvelle-Calédonie. *Editions de l'ORSTOM*, 238pp.
- Guillemot N., Léopold M., Cuif M., Chabanet P., 2009. Characterization and management of informal fisheries confronted with socio-economic changes in New Caledonia (South Pacific). *Fisheries Research* **98**, 51-61.
- Guisan A., Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**(9): 993-1009.
- Guisan A., Zimmermann N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**: 147-186.
- Guzman H. M., Castillo A. 2003. Natural disturbances and mining of Panamanian coral reefs by indigenous people. *Conservation Biology* **17**: 1396-1401.
- Guzman-Alvis A. I., Carrasco F. 2005. Taxonomic aggregation and redundancy in a tropical macroinfaunal assemblage of the southern Caribbean in the detection of temporal patterns. *Scientia Marina* **69**(1): 133-141.

## Références bibliographiques

---

Guzman A., Garcia C. B. 1996. Taxonomic aggregation and the detection of patterns in a tropical marine benthos data set. *Revista De Biología Tropical* **44**(2B): 907-910.

### -H-

Hadfield M. G., Paul V. J. 2001. Natural chemical cues for settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. In: *Marine Chemical Ecology*, ed. J.B. McClintock and B.J Baker, Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 431-461.

Halpern B.S. 2003. The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications* **13**(1): 117-137.

Hart A. M., Lasi F. E., Glenn E. P. 2002. SLODSTM : slow dissolving standards for water flow measurements. *Aquacultural engineering* **25**: 239-252.

Hartley J. P. 1982. Methods for monitoring offshore macrobenthos. *Marine Pollution Bulletin* **13**: 150-154.

Hatcher A. 1989. Rq of Benthic Marine-Invertebrates. *Marine Biology* **102**(4): 445-452.

Hatcher B. G. 1988. Coral-reef primary productivity - a Beggars Banquet. *Trends in Ecology & Evolution* **3**(5): 106-111.

Hatcher B. G. 1990. Coral-reef primary productivity - a hierarchy of pattern and process. *Trends in Ecology & Evolution* **5**(5): 149-155.

Hawkins J. P., Roberts C. M. 1997. Estimating the carrying capacity of coral reefs for SCUBA diving. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium Panama* **2**: 1923-1926.

Hewitt J. E., Thrush S. F., Dayton P. D. 2008. Habitat variation, species diversity and ecological functioning in a marine system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **366**(1-2): 116-122.

Hiddink J.G., Hutton T., Jennings S., Kaiser M. J. 2006. Predicting the effects of area closures and fishing effort restrictions on the production, biomass, and species richness of benthic invertebrate communities. *Ices Journal of Marine Science* **63**(5): 822-830.

Hill J., Wilkinson C. 2004. Methods for monitoring of coral reefs. *Compendium of Australian Institute of Marine Science*, 117pp.

Hily C. 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la Rade de Brest. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Bretagne Occidentale, 696pp.

Hockey P. A. R. 1987. The influence of coastal utilization by man on the presumed extinction of the Canarian black oystercatcher *Haematopus meadewaldoi* Bannerman. *Biological Conservation* **39**: 49-62.

## Références bibliographiques

---

- Hockey P. A. R. 1988. Exploitation of intertidal invertebrates in Transkei and Ciskei. In: G. M. Branch and L. Y. Schackleton (Ed.), South African National Scientific Programmes Report **15**, 13-15.
- Hockey P. A. R., Bosman A. L. 1986. Man as intertidal predator in Transkei; disturbance, community convergence and management of a natural food resource. *Oikos* **46**: 3-14.
- Hockey P. A. R., Bosman A. L., Siegfried W. R. 1988. Patterns and correlates of shellfish exploitation by coastal people in Transkei: An enigma of protein production. *The Journal of Applied Ecology* **25**(1): 353-363.
- Holme N. A. 1950. Population-dispersion in *Tellina tenuis* Da Costa. *Journal of Marine Biological Association U.K.* **29**: 267-280.
- Holmes K.W., Niel K.P.V., Radford B., Kendrick G.A., Grove S.L. 2008. Modelling distribution of marine benthos from hydroacoustics and underwater video. *Continental Shelf Research* **28**(14): 1800-1810.
- Holte B., Oug E. 1996. Soft-bottom macrofauna and responses to organic enrichment in the subarctic waters of Tromso, northern Norway. *Journal of Sea Research* **36**(3-4): 227-237.
- Hooper D. U., Chapin F. S., Ewel J. J., Hector A., Inchausti P., Lavorel A., Lawton J. H., Lodge D. M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setala H., Symstad A. J., Vandermeer J., Wardle D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**(1): 3-35.
- Hopley D. 2010. Encyclopedia of modern coral reefs; structure, forms and process. *Springer-Verlag*, 1205pp.
- Horowitz L. 2008. It's up to the clan to protect: cultural heritage and the micropolitical ecology of conservation in New Caledonia. *The Social Science Journal* **45**: 258-278.
- Houk P., Woesik R. V. 2006. Coral reef benthic video surveys facilitate long-term monitoring in the commonwealth of the Northern Mariana Islands: Toward an optimal sampling strategy. *Pacific Science* **60**(2): 177-189.
- Hughes T. P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* **265**(5178): 1547-1551.
- Hughes T. P., Baird A. H., Bellwood D. R., Card M., Connolly S. R., Folke C., Grosberg R., Hoegh-Guldberg O., Jackson J. B. C., Kleypas L. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* **301**: 929-933.
- Hunt C. 2003. Economic globalisation impacts on Pacific marine resources. *Marine Policy* **27**: 79-85.

## Références bibliographiques

---

Hutchinson G. E. 1957. A treatise on limnology v.1. *Geography, Physics and Chemistry*. Wiley, 1015pp.

Hutchings P. A. 1986. Biological destruction of coral reefs - a Review. *Coral Reefs* **4**(4): 239-252.

### -I-

Ibanez F., Dauvin J. C., Etienne M. 1993. Comparaison des évolutions à long terme (1977-1990) de deux peuplements macrobenthiques de la baie de Morlaix (Manche occidentale): relations avec les facteurs hydroclimatiques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **169**(2): 181-214.

Ihaka R., Gentleman R. 1996. A language for data analysis and graphs. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **5**(3): 299-314.

Inglis G. J., Kross J. E. 2000. Evidence for systemic changes in the benthic fauna of tropical estuaries as a result of urbanization. *Marine Pollution Bulletin* **41**(7-12): 367-376.

INSEE 2004. Recensement général de la population en Nouvelle-Calédonie. [www.insee.fr](http://www.insee.fr).

IODDE 2008. La pêche à pied récréative sur Marennes-Oléron. Rapport de diagnostic 2008. Rapport technique, 65pp.

### -J-

Jackson J. B. C., Kirby M. X., Berger W. H., Bjorndal K. A., Botsford L. W., Bourque B. J., Bradbury R. H., et al. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* **293**(5530): 629-638.

James R. J., Smith M. P. L., Fairweather P. G. 1995. Sieve mesh size and taxonomic resolution needed to describe natural spatial variation of marine macrofauna. *Marine Ecology Progress Series* **118**(1-3): 187-198.

Jaramillo E., Mulsow S., Navarro R. 1985. Intertidal and subtidal macroinfauna in the Queule River Estuary, South of Chile. *Revista Chilena De Historia Natural* **58**(2): 127-137.

Jarrige F., Radok R., Krause G., Rual P. 1975. Currents in the lagoon of Nouméa. *Publication ORSTOM (Nouméa), HLIO (Adelaide) & Flinders Univ. of South Australia*, 5pp.

Jax K. 2005. Function and "functioning" in ecology: what does it mean? *Oikos* **111**(3): 641-648.

Jayaraj K. A., Josia J., Kumar P. D. 2008. Infaunal macrobenthic community of soft bottom sediment in a tropical shelf. *Journal of Coastal Research* **24**(3): 708-718.

## Références bibliographiques

---

- Jennings S., Boulle D. P., Polunin N. V. C. 1996. Habitat correlates of the distribution and biomass of Seychelles' reef fishes. *Environmental Biology of Fishes* **46**(1): 15-25.
- Jennings S., Freeman S., Parker R., Duplisea D. E., Dinmore T. A. 2005. Ecosystem consequences of bottom fishing disturbance. Benthic habitats and the effects of fishing. Barnes, B. W., Thomas and J. P. Bethesda. *American Fisheries Society* **41**: 73-90.
- Jimenez H., Dumas P., Bigot L., Amouroux J. M., Ferraris J. 2010. Taxonomic resolution needed to describe invertebrate assemblages and to detect harvesting effects on coral reef ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* **406**: 211-222.
- Jimenez H., Dumas P., Léopold M., Ferraris J. 2011. Invertebrate harvesting in tropical urban areas: trends and impact on natural populations (New Caledonia, South Pacific). *Fisheries Research* **108**:195-204.
- Jimmy R. 1995. Case study: the application of traditional management to the trochus fishery in Vanuatu. *SPC Trochus Information Bulletin* **4**: 29-30.
- Jimmy R., Amos M. 2004. Vanuatu's progress report on the integration of broodstock replenishment with community based management to restore trochus fisheries: an ACIAR-funded project. *SPC Trochus Information Bulletin* **11**: 13-14.
- Johannes R.E. 1998. Government-supported, village-based management of marine resources in Vanuatu. *Ocean and Coastal Management* **40**(2-3): 165-186.
- Johannes R. E. 2002. The renaissance of community-based marine resource management in Oceania. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 317-340.
- Johannes R.E., Hickey F.R. 2004. Evolution of village-based marine resource management in Vanuatu between 1993 and 2001. *UNESCO Coastal Region and Small Island Papers* **15**: 1-49.
- Johnson G. E. L., Attrill M. J., Sheehan E. V., Somerfield P. J. 2007. Recovery of meiofauna communities following mudflat disturbance by trampling associated with crab-tiling. *Marine Environmental Research* **64**: 409-416.
- Jokiel P. L., Morrissey J. I. 1993. Water motion on coral reefs - evaluation of the clod card technique. *Marine Ecology Progress Series* **93**(1-2): 175-181.
- Juanes J. A., Canteras J. C. 1995. Monitoring of sewage outfalls in Northern Spain - Preliminary studies of benthic communities. *Water Science and Technology* **32**(2): 289-295.
- Karakassis I., Eleftheriou A. 1997. The continental shelf of Crete: structure of macrobenthic communities. *Marine Ecology Progress Series* **160**: 185-196.

-K-

## Références bibliographiques

---

- Karakassis I., Hatziyanni E. 2000. Benthic disturbance due to fish farming analyzed under different levels of taxonomic resolution. *Marine Ecology Progress Series* **203**: 247-253.
- Kay D. G., Knights R. D. 1975. Macro-invertebrate fauna of intertidal soft sediments of South East England. *Journal of the Marine Biological Association U.K.* **55**(4): 811-832.
- Kendall M. A., Aschan M. 1993. Latitudinal gradients in the structure of macrobenthic communities - a Comparison of arctic, temperate and tropical sites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **172**(1-2): 157-169.
- Keough M. J., Quinn G. P. 1991. Causality and the choice of measurements for detecting human impacts in marine environments. *Australian Journal of Marine and Freshwater Resources* **42**(5): 539-554.
- Keough M. J., Quinn G. P., King A. 1993. Correlations between human collecting and intertidal mollusc populations on rocky shores. *Conservation Biology* **7**(2): 378-390.
- Keough M. J., Quinn G. P. 2000. Legislative vs. practical protection of an intertidal shoreline in southeastern Australia. *Ecological Applications* **10**(3): 871-881.
- Kido J. S., Murray S. N. 2003. Variation in owl limpet *Lottia gigantea* population structures, growth rates, and gonadal production on southern California rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* **257**: 111-124.
- Kinch J. 2003. Marine molluscs use among the women of Brooker Island, Lousiade Archipelago, Papua New Guinea. *SPC Women in fisheries information bulletin* **13**: 5-15.
- Kingsford M. J., Underwood A. J., Kennelly S. J. 1991. Humans as predators on rocky reefs in New South Wales, Australia. *Marine Ecology Progress Series* **72**: 1-14.
- Kohler K. E., Gill S. M. 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCE): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & Geosciences* **32**(9): 1259-1269.
- Kohn A. J., Helfrich P. 1957. Primary organic productivity of a Hawaiian coral reef. *Limnology and Oceanography* **2**: 241-251.
- Kollmann H., Stachowitsch M. 2001. Long-term changes in the benthos of the Northern Adriatic Sea: A phototransect approach. *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I* **22**(1-2): 135-154.
- Kyle R., Pearson B., Fielding P., Robertson W. D., Birnie S. L. 1997. Subsistence shellfish harvesting in the Maputaland Marine Reserve in Northern Kwazulu-Natal, South Africa: rocky shore organisms. *Biological Conservation* **82**: 183-192.

## Références bibliographiques

---

- Lancellotti D. A., Stotz W. B. 2004. Effects of shoreline discharge of iron mine tailings on a marine soft-bottom community in northern Chile. *Marine Pollution Bulletin* **48**(3-4): 303-312.
- Lardicci C., Rossi F. 1998. Detection of stress on macrozoobenthos: Evaluation of some methods in a coastal Mediterranean lagoon. *Marine Environmental Research* **45**(4-5): 367-386.
- Lasiak T.A. 1991. Is there evidence of overexploitation of mussel beds stocks on the Transkei coast. *South African Journal of Marine Science* **10**:299-302.
- Lasiak T. A. 1992. Contemporary shellfish gathering practices of indigenous coastal people in Transkei: implications for the interpretation of the archaeological record. *South African Journal of Ethnology* **88**: 19-28.
- Lasiak T. A. 1993. The shellfish-gathering practices of indigenous coastal people in Transkei: patterns, preferences and perceptions. *South African Journal of Ethnology* **16**: 115-120.
- Lasiak T. A. 1997. Temporal and spatial variations in the pattern of shoreline utilization n a region subject to subsistence exploitation. *Environmental Studies* **33**: 31-46.
- Lasiak T. A. 1998. Multivariate comparisons of rocky infratidal macrofaunal assemblages from replicate exploited and non-exploited localities on the Transkei coast of South Africa. *Marine Ecology Progress Series* **167**: 15-23.
- Lasiak T. A. 2003. Influence of taxonomic resolution, biological attributes and data transformations on multivariate comparisons of rocky macrofaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series* **250**: 29-34.
- Lasiak T. A., Field J. G. 1995. Community-level of exploited and non-exploited rocky infratidal marcofaunal assemblages in Transkei. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **185**: 33-53.
- Latimer A. M., Wu S., Gelfand A. E., Silander J. A. 2006. Building statistical models to analyse species distributions. *Ecological Applications* **16**(1): 33-50.
- Lavorel S., Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**(5): 545-556.
- Legendre P., Gallagher E. D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**(2): 271-280.
- Legendre P., Legendre L. 1998. Numerical ecology. 2nd English edition. *Elsevier Science BV, Amsterdam*, 853 pp.

## Références bibliographiques

---

- Léopold M., Herrenschmidt J. M., Thaman R. sous presse. The relevance of traditional ecological knowledge for modern management of coral reef fisheries in Melanesia. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, Ft Lauderdale, Florida, 7–11 July 2008.
- Leonardsson K., Blomqvist M., Rosenberg R. 2009. Theoretical and practical aspects on benthic quality assessment according to the EU-Water Framework Directive – examples from Swedish waters. *Marine Pollution Bulletin* **58**: 1286-1296.
- Leujak W., Ormond R. F. G. 2007. Visitor perception and the shifting social carrying capacity of South's Sinai's productivity. *Environmental Management* **39**: 472-489.
- Leujak W., Ormond R. F. 2007. Quantifying acceptable levels of visitor use on Red Sea reef flats. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **18**(6): 930-944.
- Leujak W., Ormond R. F. 2008. Reef walking on Red Sea reef flats. Quantifying impacts and identifying motives. *Ocean and Coastal Management* **51**(11): 755–762.
- Levitin D. R. 1991. Influence of body size and population-density on fertilization success and reproductive output in a free-spawning invertebrate. *Biological Bulletin* **181**(2): 261-268.
- Liddle M. J. 1991. Recreation ecology: effects of trampling on plants and corals. *Trends in Ecology & Evolution* **6**: 13-16.
- Liddle M. J., Kay M. M. 1987. Resistance, survival and recovery of trampled corals on the Great Barrier Reef. *Biological Conservation* **41**: 1-18.
- Lincoln-Smith M. P., Bell J., Ramohia P., Pitt K. A. 2001. Testing the use of marine protected areas to restore and manage tropical multispecies invertebrate fisheries at the Arnavon Islands, Salomon Islands: Termination report. *Great Barrier Reef Marine Park Authority Research Publication* **69**, 72pp.
- Lincoln-Smith M. P., Pitt K. A., Bell J. D., Mapstone B. D. 2006. Using impact assessment methods to determine the effects of a marine reserve on abundances and sizes of valuable tropical invertebrates. *Canadian Journal of fisheries and aquatic sciences* **63**: 1251-1266.
- Lindegarth M., Hoskin M. 2001. Patterns of distribution of macro-fauna in different types of estuarine, soft sediment habitats adjacent to urban and non-urban areas. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **52**(2): 237-247.
- Locard A. 1986. Notice ethnographique sur les Mollusques utilisés en Nouvelle-Calédonie et dans les îles avoisinantes. *Paris : Imp. Pitrat ainé, A. Rey Successeur*, 50 pp.
- Long B. G., Poiner I. R. 1994. Infaunal benthic community structure and function in the Gulf of Carpentaria, Northern Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **45**(3): 293-316.

## Références bibliographiques

---

- Loubens G. 1978. La pêche dans le lagon néo-calédonien. *Rapport scientifique et technique de l'ORSTOM* **1**, 54pp.
- Lubchenco J., Palumbi S. R., Gaines S. D., Andelman A. 2003. Plugging a hole in the ocean: The emerging science of marine reserves. *Ecological Applications* **13**(1): S3-S7.
- Lucas J. S. 1994. The biology, exploitation, and mariculture of giant clams (Tridacnidae). *Reviews of Fisheries Sciences* **2**: 181-223.
- Lui T. H., Lee S. Y., Sadovy Y. 2002. Macrofauna of a tidal impoundment at the Mai Po Marshes Nature Reserve, Hong Kong. *Hydrobiologia* **468**(1-3): 193-212.
- Lu L. 2005. The relationship between soft-bottom macrobenthic communities and environmental variables in Singaporean waters. *Marine Pollution Bulletin* **51**(8-12): 1034-1040.
- Lu L., Wu R. S. S. 2000. An experimental study on recolonization and succession of marine macrofauna in defaunated sediment. *Marine Biology* **136**(2): 291-302.
- Luna-Perez B., Valle C., Fernandez T. V., Sanchez-Lizaso J. L., Ramos-Espal A. A. 2010. *Halocynthia papillosa* (Linnaeus, 1767) as an indicator of SCUBA diving impact. *Ecological Indicators* **10**(5): 1017-1024.
- Lytle D. A., Poff N. L. 2004. Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology & Evolution* **19**(2): 94-100.

## -M-

- MacArthur R. H., Wilson E. O. 1967. The theory of island biogeography. *Princeton university press, Princeton, N.J.*
- MacFarlane G. R., Booth D. J. 2001. Estuarine macrobenthic community structure in the Hawkesbury River, Australia: Relationships with sediment physicochemical and anthropogenic parameters. *Environmental Monitoring and Assessment* **72**(1): 51-78.
- Macleod C. K., Crawford C. M., Moltschanivskyj N. A. 2004. Assessment of long term change in sediment condition after organic enrichment: defining recovery. *Marine Pollution Bulletin* **49**(1-2): 79-88.
- Mackie A. S. Y., Oliver P. G., Darbyshire T., Mortimer K. 2005. Shallow marine benthic invertebrates of the Seychelles Plateau: high diversity in a tropical oligotrophic environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series a-Mathematical Physical and Engineering Sciences* **363**(1826): 203-227.
- Mahuteau J. J. 2006. Mon imagier du lagon. Les éditions du Cagou, 25pp.

## Références bibliographiques

---

- Malm T. 1999. Shell age economics: marine gathering in the kingdom of Tonga, Polynesia. *Lund Monographs in Social Anthropology* **8**, 430pp.
- Mancinelli G., Fazi S., Rossi L. 1998. Sediment structural properties mediating dominant feeding types patterns in soft-bottom macrobenthos of the Northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia* **367**: 211-222.
- Marchini A., Munari C., Mistri M. 2008. Functions and ecological status of eight Italian lagoons examined using biological traits analysis (BTA). *Marine Pollution Bulletin* **56**: 1076-1085.
- Martin B. S., Uysal M. 1990. An examination of the relationship between carrying capacity and the tourism lifecycle: management and policy implications. *Environmental management* **31**: 327-333.
- Martins G. M., Jenkins S. R., Hawkins S. J., Neto A. I., Thompson R. C. 2008. Exploitation of rocky intertidal grazers: population status and potential impacts on community structure and functioning. *Aquatic Biology* **3**(1): 1-10.
- Mason N. W. H., Mouillot D., Lee W. G., Wilson J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* **111**: 112-118.
- Mathieson A. C., Nienhuis P. H. 1991. Intertidal and littoral ecosystems. *Ecosystems of the world, Elsevier, Amsterdam* **24**.
- Maurer D. 2000. The dark side of taxonomic sufficiency (TS). *Marine Pollution Bulletin* **40**(2): 98-101.
- Maurer D., Vargas J. A. 1984. Diversity of soft-bottom benthos in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Marine Biology* **81**(1): 91-106.
- May R. M. 1990. Taxonomy as destiny. *Nature* **347**: 129-130.
- McArthur M. A., Brooke B. P., Przeslawski R., Ryan D. A., Lucieer V. L., Nichol S., McCallum A. W., Mellin C., Cresswell I. D., Radke L.C. 2010. On the use of abiotic surrogates to describe marine benthic biodiversity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **88**: 21-32.
- McCann K. S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* **405**(6783): 228-233.
- McCarthy S. A., Laws E. A., Estabrooks W. A., Bailey-Brock J. H., Kay E. A. 2000. Intra-annual variability in Hawaiian shallow-water soft-bottom macrobenthic communities adjacent to a eutrophic estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **50**: 245-258.
- McClanahan T. R. 1989. Kenyan coral reef-associated gastropod fauna: a comparison between protected and unprotected reefs. *Marine Ecology Progress Series* **53**: 11-20.

## Références bibliographiques

---

- McClanahan T. R., Arthur R. 2001. The effect of marine reserves and habitat on populations of east African coral reef fishes. *Ecological Applications* **11**(2): 559-569.
- McClanahan T. R., Marnane M., Cinner J., Kiene W. 2006. A comparison of marine protected areas and alternative approaches to coral reef conservation. *Current Biology* **16**: 1408-1413.
- McClanahan T. R., Muthiga N. A. 1988. Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiologia* **166**: 269-276.
- McClanahan T. R., Muthiga N. A. 1992. Comparative sampling methods for subtidal epibenthic gastropods. *Journal of Experimental Biology and Ecology* **164**: 87-101.
- McClanahan T., Polunin N., Done T. 2002. Ecological states and the resilience of coral reefs. *Conservational Ecology* **6**(2), 18pp.
- McConnel W. J., Siegler W. F., 1959. Chlorophyll and productivity in a mountain rover. *Limnology and Oceanography* **4**: 335-351.
- McIntyre S., Lavorel S., Tremont R. M. 1995. Plant Life-History Attributes - Their Relationship to Disturbance Responses in Herbaceous Vegetation. *Journal of Ecology* **83**(1): 31-44.
- McLachlan A., Lombard H. W. 1981. Growth and production in exploited and unexploited populations of a rocky shore gastropod, *Turbo sarmaticus*. *Veliger* **23**(3): 221-229.
- McManus J. W., Nanola C. L., Reyes R. B. 1997. Effects of some destructive fishing methods on coral cover and potential rates of recovery. *Environmental Management* **21**: 69-78.
- Meksumpun C., Meksumpun S. 1999. Polychaete-sediment relations in Rayong, Thailand. *Environmental Pollution* **105**: 447-456.
- Mellin C., Andrefoët S., Ponton D. 2007. Spatial predictability of juvenile fish species richness and abundance in a coral reef environment. *Coral Reefs* **26**: 895-907.
- Mellin C., Andréfouët S., Kulbicki M., Dalleau M., Vigliola L. 2009. Remote sensing and fish-habitat relationships in coral reef ecosystems: review and pathways for systematic multi-scale hierarchical research. *Marine Pollution Bulletin* **58**: 11-19.
- Mellin C., Bradshaw C. J. A., Meekan M. G., Caley M. J. 2010. Environmental and spatial predictors of species richness and abundance in coral reef fishes. *Global Ecology and Biogeography* **19**: 212-222.
- Mellin C., Ferraris J., Galzin R., Kulbicki M., Ponton D. 2006. Diversity of coral reef fish assemblages: Modelling of the species richness spectra from multi-scale environmental variables in the Tuamotu Archipelago (French Polynesia). *Ecological Modelling* **198**(3-4): 409-425.

## Références bibliographiques

---

- Mendez N. 2002. Annelid assemblages in soft bottoms subjected to human impact in the Urias estuary (Sinaloa, Mexico). *Oceanologica Acta* **25**(3-4): 139-147.
- Menge B. A., Sutherland J. P. 1976. Species-diversity gradients - synthesis of roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *American Naturalist* **110**(973): 351-369.
- Météo France 2007. Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie. Rapport scientifique, 130pp.
- Milazzo M., Badalamenti F., Riggio S., Chemello R. 2004. Patterns of algal recovery and small-scale effects of canopy removal as a result of human trampling on a Mediterranean rocky shallow community. *Biological Conservation* **117**: 191-202.
- Milazzo M., Chemello R., Badalamenti F., Riggio S. 2002. Short-term effect of human trampling on the upper infralittoral macroalgae of Ustica Island MPA (western Mediterranean, Italy). *Journal of the Marine Biological Association UK* **82**: 745-748.
- Mirto S., Rosa T. L., Gambi C., Danovaro R., Mazzola A. 2002. Nematode community response to fish-farm impact in the western Mediterranean. *Environmental Pollution* **116**(2): 203-214.
- Mistri M., Munari C. 2008. BITS: A SMART indicator for soft-bottom, non-tidal lagoons. *Marine Pollution Bulletin* **56**: 580-606.
- Mistri M., Rossi R. 2001. Taxonomic sufficiency in lagoonal ecosystems. *Journal of the Marine Biological Association U.K.* **81**(2): 339-340.
- Mistri M., Fano E. A., Rossi G., Caselli K., Rossi R. 2000. Variability in macrobenthos communities in the Valli di Comacchio, northern Italy, a hypereutrophized lagoonal ecosystem. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **51**(5): 599-611.
- Moberg F., Folke C. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics* **29**(2): 215-233.
- Molander A. R. 1928. Animal communities in soft bottom areas in the Grullmar Gjord. *Kristineberg Zoological Station* **1876-1927**(2), 90pp.
- Montaggioni L., Faure G. 1980. Les récifs coralliens des Mascareignes (Océan Indien). Coll. Trav. Centre Univ. Fr. O. Indien, 151pp.
- Mora C., Myers R. A., Coll M., Libralato S., Pitcher, T. J. 2009. Management effectiveness of the world's marine fisheries. *PLoS Biology* **7**(6): e1000131.
- Moreno C. A. 1986. Un resumen de las consecuencias ecológicas de la exclusión del hombre en la zona intermareal de Lehuin, Chile. *Estudios de Oceanología* **5**: 59-66.
- Moreno C. A. 2001. Community patterns generated by human harvesting on Chilean shores: A review. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* **11**(1): 19-30.

## Références bibliographiques

---

- Moreno C. A., Lunecke K. M., Lepez M. I. 1986. The response of an intertidal *Concholepas conchopelas* (Gastropoda: Muricidae) to protection from an in southern Chile and its effects on benthic sessile assemblages. *Oikos* **46**: 359-364.
- Moreno C. A., Sutherland J. P., Jara F. H. 1984. Man as predator in the intertidal zone of southern Chile. *Oikos* **41**: 155-160.
- Morrissey D. J., Turner S. J., Mills G. N., Williamson R. B., Wise B. E. 2003. Factors affecting the distribution of benthic macrofauna in estuaries contaminated by urban runoff. *Marine Environmental Research* **55**(2): 113-136.
- Mouillot D., Mason W. H. N., Dumay O., Wilson J. B. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* **142**: 353-359.
- Muniz P., Pires A. M. S. 2000. Polychaete associations in subtropical environment (São Sebastião Channel, Brazil): a structural analysis. *Marine Ecology - Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* **21**: 5.
- Muniz P., Venturini N., Pires-Vanin A. M. S., Tommasi L. R., Borja A. 2005. Testing the applicability of a Marine Biotic Index (AMBI) to assessing the ecological quality of soft-bottom benthic communities, in the South America Atlantic region. *Marine Pollution Bulletin* **50**(6): 624-637.
- Murray S. N., Denis T. G., Kido J. S., Smith J. R. 1999. Human visitation and the frequency and potential effects of collecting on rocky intertidal populations in southern California marine reserves. *CalCOFI Reports* **40**: 100-106.
- Muss B.J. 1968. A field method for measuring "exposure" by means of plaster balls. A preliminary account. *Sarsia* **34**: 61-68.
- Muxika I., Borja A., Bonne W. 2005. The suitability of the marine biotic index (AMBI) to new impact sources along European coasts. *Ecological Indicators* **5**(1): 19-31.
- N-
- Naeem S., Tjossem S. F., Byers D., Bristow C., Li S. B. 1999. Plant neighborhood diversity and production. *Ecoscience* **6**(3): 355-365.
- Naeem S., Wright J. P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* **6**: 567-579.
- Naim O. 2002. *Acropora formosa* (Dana, 1846) (Anthozoa, Scleractinia) a species structuring coral reef flat communities (Reunion, S.W. Indian Ocean) *The Journal of Nature (Reunion)* **14**:27-35.

## Références bibliographiques

---

- Nanami A., Nishihira M., Suzuki T., Yokochi H. 2005. Species-specific habitat distribution of coral reef fish assemblages in relation to habitat characteristics in an Okinawan Coral Reef. *Environmental Biology of Fishes* **72**(1): 55-65.
- Nash W.J. 1993. Trochus. In: *Nearshore Marine Resources of the South Pacific*, ed. A. Wright and L. Hill, Suva, Fiji: Institute of Pacific Studies, Forum Fisheries Agency, International Centre for Ocean Development, 451–496.
- Narayanaswamy B. E., Nickell T. D., Gage J. D. 2003. Appropriate levels of taxonomic discrimination in deep-sea studies: species vs family. *Marine Ecology Progress Series* **257**: 59-68.
- Neil D. 1990. Potential for coral stress due to sediment resuspension and deposition by reef walkers. *Biological Conservation* **52**: 221-227.
- Netto S. A., Attrill M. J., Warwick R. M. 1999. The effect of a natural water-movement related disturbance on the structure of meiofauna and macrofauna communities in the intertidal sand flat of Rocas Atoll (NE, Brazil). *Journal of Sea Research* **42**(4): 291-302.
- Newell P., Clavier J. 1997. Quantitative structure of soft substrate macrobenthos of Fiji's great astrolabe lagoon. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* **1**: 455-458.
- Newton L. C., Parkes E. V. H., Thompson R. C. 1993. The effects of shell collecting on the abundance of gastropods on Tanzanian shores. *Biological Conservation* **63**: 241-245.
- Newton K., Côté I. M., Pilling G. M., Jennings S., Dulvy N. K. 2007. Current and future sustainability of island coral reef fisheries. *Current Biology* **17**: 655-658.
- Nowlis J.S., Roberts C.M. 1999. Fisheries benefits and optimal design of marine reserves. *Fishery Bulletin* **97**(3): 604-616.
- Nyström M., Folke C., Moberg F. 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology & Evolution* **15**(10): 413-417.
- O-**
- Oliva D., Castilla J. C. 1986. The effect of human exclusion on the population structure of key-hole limpets *Fissurella crassa* and *F. limbata* on the coast of Central Chile. *Marine Biology* **7**: 201-217.
- Olsgard F., Gray J. S. 1995. A comprehensive analysis of the effects of offshore oil and gas exploration and production on the benthic communities of the Norwegian continental shelf. *Marine Ecology Progress Series* **122**: 277-306.

## Références bibliographiques

---

- Olsgard F., Somerfield P. J., Carr M. R. 1997. Relationships between taxonomic resolution and data transformations in analyses of macrobenthic community along an established pollution gradient. *Marine Ecology Progress Series* **149**: 173-181.
- Olsgard F., Somerfield P. J., Carr M. R. 1998. Relationships between taxonomic resolution, macrobenthic community patterns and disturbance. *Marine Ecology Progress Series* **172**: 25-36.
- Olsgard F., Somerfield P. J. 2000. Surrogates in marine benthic investigations - which taxonomic unit to target? *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* **7**: 25-42.
- Orensanz J. M., Hand C. M., Parma A. M., Valero J., Hilborn R. 2004. Precaution in the harvest of methuselah's clams - the difficulty of getting timely feedback slow-paced dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**(8): 1355-1372.
- Orfanidis S., Panayotidis P., Stamatis N. 2003. An insight to the ecological evaluation index (EEI). *Ecological Indicators* **3**(1): 27-33.
- Ormond R. F. G., Roberts J. M., Jan R. Q. 1996. Behavioural differences in microhabitat use by damselfishes (Pomacentridae): Implications for reef fish biodiversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **202**(1): 85-95.
- ORSTOM 1981. Atlas de la Nouvelle-Calédonie et dépendances. *Editions ORSTOM, Paris*.
- Ortega S. 1987. The effect of human predation on the size distribution of *Siphonaria gigas* (Mollusca: Pulmonata) on the Pacific coast of Costa Rica. *Veliger* **29**: 251-255.
- Osenberg C. W., Sarnelle O., Goldberg D. E. 1999. Meta-analysis in ecology: Concepts, statistics, and applications. *Ecology* **80**(4): 1103-1104.
- P-**
- Padilla D. K., Allen B. J. 2000. Paradigm lost: reconsidering functional form and group hypotheses in marine ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **250**(1-2): 207-221.
- Pagola-Carte S., Urkiaga-Alberdi J., Bustamante M., Saiz-Salinas J. I. 2002. Concordance degrees in macrozoobenthic monitoring programmes using different sampling methods and taxonomic resolution levels. *Marine Pollution Bulletin* **44**(1): 63-70.
- Paine R. T. 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* **15**: 93-120.
- Paiva P. C. 2001. Spatial and temporal variation of a nearshore benthic community in southern Brazil: Implications for the design of monitoring programs. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **52**(4): 423-433.

## Références bibliographiques

---

- Palmer M., Covich A. P., Finlay B. J., Gibert J., Hyde K. D., Johnson R. K., Kairesalo T., Lake S., Lovell C.R., Naiman R. J., Ricci C., Sabater F., Strayer D. 1997. Biodiversity and ecosystem processes in freshwater sediments. *Ambio* **26**(8): 571-577.
- Pandolfi J. M., Bradbury R. H., Sala E., Hughes T. P., Bjorndal K. A., Cooke R. G., McArdle D., McClenachan L., Newman M. J. H., Paredes G., Warner R. R., Jackson J. B. C. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* **301**(5635): 955-958.
- Parulekar A. H., Wagh A. B. 1975. Quantitative studies on benthic macrofauna of Northeastern Arabian Sea. *Indian Journal of Marine Sciences* **4**: 174-176.
- Pauly D., Christensen V., Guénette S., Pitcher T. J., Sumaila U. R., Walters C. J., Watson R., Zeller D. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* **418**(6898): 689-695.
- Pearson T. H. 2001. Functional group ecology in soft-sediment marine benthos: The role of bioturbation. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* **39**: 233-267.
- Pearson T. H., Rosenberg R. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Marine Biological Annual Review* **16**: 229-311.
- Pelletier D., Garcia-Charton J.A., Ferraris J. 2005. Designing indicators for assessing the effects of marine protected areas on coral reef ecosystems: a multidisciplinary standpoint. *Aquatic Living Resources* **18**:15-33.
- Pelletier M. C., Gold A. J., Heltshe J. F., Buffum H. W. 2010. A method to identify estuarine macroinvertebrate pollution indicator species in the Virginian Biogeographic Province. *Ecological Indicators* **10**(5): 1037-1048.
- Perez-Ruzafa A., Marcos C., Garcia-Charton J. A., Salas F. 2008. European marine protected areas (MPAs) as tools for fisheries management and conservation. *Journal for Nature Conservation* **16**(4): 187-192.
- Perez-Ruzafa A., Martin E., Marcos C., Zamarro J. M., Stobart B., Harmelin-Vivien M., Polti S., Planes S., Garcia-Charton J. A., Gonzalez-Wangnemert M. 2008. Modelling spatial and temporal scales for spill-over and biomass exportation from MPAs and their potential for fisheries enhancement. *Journal for Nature Conservation* **16**(4): 234-255.
- Pérès J. M., Picard J. 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* **57**: 1-137.
- Petchey O. L., Gaston K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* **5**: 402-411.
- Petersen C. G. L. 1913. Valuation of the Sea II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. *Report of Danish Biological Station* **21**: 1-44.

## Références bibliographiques

---

- Peyrot-Claussade M., LeCamion-Alsumard T., Harmelin-Vivien M., Romano J. C., Chazotte V., Pari N., LeCampion J. 1995. La bioérosion dans le cycle des carbonates: essai de quantification des processus en Polynésie française. *Bulletin de la Société Géologique de France* **166**: 85-94.
- Phillips D. J. H., Segar D. A. 1986. Use of bio-indicators in monitoring conservative contaminants: Programme design imperatives. *Marine Pollution Bulletin* **17**(1): 10-17.
- Picard J., Bigot L., Roman M. L. 1981. Rapport sur la mission 1981-1 de l'A.T.P. 4067. 3etude de l'interprénétation des faunes marines littorales et des faunes terrestres halophiles, en bordure du lagon néo-calédonien". *Marseille : Station Marine d'Endoume*, 20pp.
- Pikitch E. K., Santora C., Babcock E. A., Bakun A., Bonfil R., Conover D. O., Dayton P., et al. 2004. Ecosystem-based fishery management. *Science* **305**(5682): 346-347.
- Pickett S. T. A., Kolasa J., Armesto J. J., Collins S. L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* **54**: 129-136.
- Pinazo C., Bujan S., Douillet P., Fichez R., Grenz C., Maurin A. 2004. Impact of wind and freshwater inputs on phytoplankton biomass in the coral reef lagoon of New Caledonia during the summer cyclonic period: a coupled three-dimensional biogeochemical modelling approach. *Coral Reefs* **23**(2): 281-296.
- Pittman S. J., Christensen J. D., Caldow C., Menza C., Monaco M. E. 2007. Predictive mapping of fish species richness across shallow-water seascapes in the Caribbean. *Ecological Modelling* **204**(1-2): 9-21.
- Plaziat J. C. 1974. Répartition des mollusques amphibiens 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.
- Polunin N. V. C., Graham N. A. J. 2003. Review of the impacts of fishing on coral reef fish populations. *Western Pacific Fishery Management Council*, 48 pp.
- Polunin N. V. C., Roberts C. M. 1993. Greater biomass and value of target coral-reef fishes in two small Caribbean marine reserves. *Marine Ecology Progress Series* **100**(1-2): 167-176.
- Pombo O. A., Escofet A. 1996. Effect of exploitation of the limpet *Lottia gigantea*: A field study in Baja California (Mexico) and California (USA). *Pacific Science* **50**: 393-403.
- Posey M. H., Alphin T. D., Banner S., Vose F., Lindberg W. 1998. Temporal variability, diversity and guild structure of a benthic community in the northeastern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* **63**(1): 143-155.
- Poupin J., Junker M. 2010. Guide des crustacés décapodes du Pacifique sud. *Edition CRISP et CPS, Nouméa, Nouvelle-Calédonie*, 320pp.

## Références bibliographiques

---

Povey A., Keough M. J. 1991. Effects of trampling on plant and animal populations on rocky shores. *Oikos* **61**: 355-368.

Poulsen A. L. 1995. Coral reef gastropods - a sustainable resource? *Pacific Conservation Biology* **2**: 142-145.

Prigent G. 1999. Pêche à pied et usages de l'estran-état des lieux des recherches. *Edition Apogée*, 189 pp.

Purcell S.W. 2004. Management options for restocked trochus fisheries. In: *Management Options for Restocked Trochus Fisheries*, ed. K.M. Leber, S. Kitada, H.L. Blankenship and T. Svasand. Oxford, UK: Blackwell Publishing, 233–243.

## -R-

Ramsay K., Kaiser M. J., Hughes R. N. 1998. Responses of benthic scavengers to fishing disturbance by towed gears in different habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **224**(1): 73-89.

Reise K. 1985. Tidal flat ecology: An experimental approach to species interactions. *Springer-Verlag* **54**.

Reise K. 1991. Macrofauna in mud and sand of tropical and temperate tidal flats. In: Elliott, M., Ducrotoy, J.-P. (Eds.). *Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons*. Olsen and Olsen, Fredensborg, 211–216.

Reizopoulou S., Nicolaïdou A. 2007. Index of size distribution (ISD): a method of quality assessment for coastal lagoons. *Hydrobiologia* **577**: 141-149.

Rhoads D. C. 1974. Organism-sediment relations of the muddy sea floor. *Oceanography and Marine Biology Annual Revue*. **12**: 263-300.

Rhoads D. C., Young D. K. 1970. The influence of deposit-feeder organisms on sediment stability and community trophic structure. *Journal of Marine Research* **28**: 150-178.

Richard G. 1983. Importance de la production malacologique dans les écosystèmes marins de Polynésie Française. *Journal de la Société de Océanistes* **39**, 77-87.

Richer de Forges B., Bargibant G., Menou J. L., Garrigue C. 1987. Le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Observations préalables à la cartographie bionomique des fonds meubles. *Rapport scientifique et technique, ORSTOM Nouméa* **45**, 110pp.

Richer de Forges B. 1991. Les fonds meubles des lagons de Nouvelle-Calédonie : généralités et échantillonnages par dragages. In : RICHER DE FORGES, B. (ed), *Le benthos des fonds meubles des lagons de Nouvelle-Calédonie. Etudes & Thèses, ORSTOM, Paris*, **1**: 8-148.

## Références bibliographiques

---

- Richer de Forges B. 1998. La diversité du benthos marin de Nouvelle-Calédonie: de l'espèce à la notion de patrimoine. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, 322pp.
- Riddle M. J. 1988. Patterns in the distribution of macrofaunal communities in coral-reef sediments on the Central Great Barrier-Reef. *Marine Ecology Progress Series* **47**(3): 281-292.
- Riedl R. 1980. Marine ecology - a century of change. *Marine Ecology* **1**(1): 3-46.
- Rius M., Cabral H. N. 2004. Human harvesting of *Mytilus galloprovincialis* Lamarck 1819, on the central coast of Portugal. *Scientia Marina* **68**: 545-551.
- Rius M., Kaehler S., McQuaid C. D. 2006. The relationship between human exploitation pressure and condition of mussel populations along the south coast of South Africa. *South African Journal of Science* **102**: 130-136.
- Roach A. C., Jones A. R., Murray A. 2001. Using benthic recruitment to assess the significance of contaminated sediments: the influence of taxonomic resolution. *Environmental Pollution* **112**(2): 131-143.
- Roberts C. M. 1995. Effects of Fishing on the Ecosystem Structure of Coral-Reefs. *Conservation Biology* **9**(5): 988-995.
- Robertson W. D. 1996. Abundance, population structure and size at maturity of *Scylla serrata* (Forskål) (Decapoda: Portunidae) in Eastern Cape estuaries, South Africa. *South African Journal of Zoology* **31**: 177-185.
- Robinson G. 2003. Human exploitation of intertidal reef flat invertebrates in the Wakatobi National Park, SE Sulawesi, Indonesia. Mémoire BSc Marine Science with French, University of Southampton, 43 pp.
- Rodgers K. S., Cox E. F. 2003. The effects of trampling on Hawaiian corals along a gradient of human use. *Biological Conservation* **112**: 383-389.
- Rodriguez-Villanueva V., Martinez-Lara R., Diaz-Castaneda V. 2000. Structure and composition of the benthic polychaete families in Bahia de Todos Santos, Baja California, Mexico. *Bulletin of Marine Science* **67**(1): 113-126.
- Rogers C. S. 1993. Hurricanes and coral-reefs - the intermediate disturbance hypothesis revisited. *Coral Reefs* **12**(3-4): 127-137.
- Roman N., Levie J. 1999. Biodiversité des annélides polychètes d'une baie tropicale sous effets anthropiques. Mémoire Université de Bretagne Occidentale, 39pp.
- Rosenberg R. 1995. Benthic marine fauna structured by hydrodynamic processes and food availability. *Netherlands Journal of Sea Research* **34**(4): 303-317.

## Références bibliographiques

---

Rosenberg R. 2001. Marine benthic faunal successional stages and related sedimentary activity. *Scientia Marina* **65**: 107-119.

Rosenberg R., Agrenius S., Hellman B., Nilsson H. C., Norling K. 2002. Recovery of marine benthic habitats and fauna in a Swedish fjord following improved oxygen conditions. *Marine Ecology Progress Series* **234**: 43-53.

Rosenberg R., Blomqvist M., Nilsson H. C., Cederwall H., Dimming A. 2004. Marine quality assessment by use of benthic species-abundance distributions: a proposed new protocol within the European Union Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin* **49**(9-10): 728-739.

Roth S., Wilson J. G. 1998. Functional analysis by trophic guilds of macrobenthic community structure in Dublin Bay, Ireland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **222**(1-2): 195-217.

Rougerie F. 1986. Le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie : spécificité hydrologique, dynamique et productivité. Paris, Editions de l'ORSTOM, 234pp.

Roy K., Collins A. G., Becker B. C., Begovic E., Engle J. M. 2003. Anthropogenic impacts and historical decline in body size of rocky intertidal gastropods in southern California. *Ecology Letters* **6**: 205-211.

Ruddle K. 1998. The context of policy design for existing community-based fisheries management systems in the Pacific islands. *Ocean Coastal Management* **40**: 105–126.

Rumohr H., Karakassis I. 1999. Comparison of multivariate patterns: different taxonomic levels in macrofaunal analysis versus sediment profiling imagery (SPI). *Marine Ecology Progress Series* **190**: 125-132.

## -S-

Sagarin R. D., Ambrose, R. F., Becker, B. J., Engle, J. M., Kido, J., Lee, S. F., Miner, C. M. *et al.*, 2007. Ecological impacts on the limpet *Lottia gigantea* populations: human pressure over a broad scale on island and mainland intertidal zones. *Marine Biology* **150**: 399-413.

Sale P. F., Cohen R. K., Danilowicz B. S. 2005. Critical science gaps impede use of no-take fishery reserves *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 74–80.

Salen-Picard C., Darnaude A. M., Arlhac D. and Harmelin-Vivien M. 2002. Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* **133**: 380-388.

Salen-Picard C., Arlhac D., Alliot E. 2003. Responses of a Mediterranean soft bottom community to short-term (1993-1996) hydrological changes in the Rhone river. *Marine Environmental Research* **55**(5): 409-427.

## Références bibliographiques

---

- Salvat B. 1964. Prospections faunistiques en Nouvelle-Calédonie dans le cadre de la mission d'études des récifs coralliens. *Cahiers du Pacifique* **6**: 77-119.
- Salvat B., Rives C., Revercé P. 1988. Coquillages de Nouvelle-Calédonie. *Les éditions du Pacifique*, 143pp.
- Salvat B., Chancerelle Y., Schrimm M., Morancy R., Porcher M., Aubanel A. 2002. Restauration d'une zone corallienne dégradée et implantation d'un jardin corallien à Bora Bora, Polynésie Française. *Revue d'Ecologie* **9**: 81-96.
- Salvat B., Rives C. 2003. Le corail et les récifs coralliens. *Edition Ouest-France, Découverte Nature*, 32pp.
- Sanders H. L., Goudsmith E. M., Mills E. L., Hampson G. E. 1962. A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts. *Limnology and Oceanography* **7**: 63-79.
- Scheltema R. S. 1996. Describing diversity. *Oceanus* **39**(1): 16-18.
- Schiel D. R., Taylor D. I. 1999. Effects of trampling on a rocky intertidal algal assemblage in southern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **235**: 213-235.
- Schlosser I. J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a Headwater Stream. *Ecological Monographs* **52**(4): 395-414.
- Schratzberger M., Warr K., Rogers S. I. 2007. Functional diversity of nematode communities in the southwestern North Sea. *Marine Environmental Research* **63**(4): 368-389.
- Sharpe A. K., Keough M. J. 1998. An investigation of the indirect effects of intertidal shellfish collection. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **233**: 19-38.
- Shelby B., Hebelein T. A. 1986. Carrying capacity in recreation settings. Oregon state university press, Corvallis, OR.
- Shin P. K. S., Ellingsen K. E. 2004. Spatial patterns of soft-sediment benthic diversity in subtropical Hong Kong waters. *Marine Ecology Progress Series* **276**: 25-35.
- Siegfried D. R. 1988. Shellfish: food for potentates and peasants. *South African Journal of Wildlife* **42**: 33-38.
- Siegfried W. R., Hockey P. A. R., Branch G. M. 1994. The exploitation of intertidal and subtidal biotic resources of rocky shores in Chile and South Africa - an overview. In: Siegfried W. R. (Ed.), *Rocky shores: Exploitation in Chile and South Africa*. Springer-Verlag, Berlin: 1-15.
- Siegfried W. R., Hockey P. A. R., Crowe A. A. 1985. Exploitation and conservation of brown mussel stocks by costal people of Transkeï. *Environmental Conservation* **12**: 303-307.

## Références bibliographiques

---

- Simboura N., Zenetos A. 2002. Benthic indicators to use in ecological quality classification of Mediterranean soft bottom marine ecosystems, including a new biotic index. *Mediterranean Marine Science* **3**: 77-111.
- Skilleter G. A., Zharikov Y., Cameron B., McPhee D. P. 2005. Effects of harvesting callianassid (ghost) shrimps on subtropical benthic communities. *Journal of Experimental Biology and Ecology* **320**: 133-158.
- Smith J. R., Fong P., Ambrose R. F. 2008. The impacts of human visitation on mussel bed communities along the California coast: are regulatory marine reserves effective in protecting these communities? *Environmental Management* **41**: 599-612.
- Smith J. R., Murray S. N. 2005. The effects of experimental bait collection and trampling on a *Mytilus californianus* mussel bed in southern California. *Marine Biology* **147**: 699-706.
- Snelgrove P. V. R. 1999. Marine species diversity - Response from Snelgrove. *Bioscience* **49**(5): 351-352.
- Snelgrove P. V. R., Butman C. A. 1994. Animal sediment relationships revisited - cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology* **32**: 111-177.
- Somerfield P. J., Clarke K. R. 1995. Taxonomic levels, in marine community studies, revisited. *Marine Ecology Progress Series* **127**(1-3): 113-119.
- Southwood T. R. E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* **46**: 337-365.
- Southwood T. R. E. 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos* **52**: 3-18.
- Spencer B. E., Kaiser M. J., Edwards D. B. 1998. Intertidal clam harvesting: benthic community change and recovery. *Aquaculture Research* **29**: 429-437.
- Stark J. S., Riddle M. J., Simpson R. D. 2003. Human impacts in soft-sediment assemblages at Casey Station, East Antarctica: Spatial variation, taxonomic resolution and data transformation. *Austral Ecology* **28**(3): 287-304.
- Statzner B., Bis B., Doledec S., Usseglio-Polatera P. 2001. Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition on invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology* **2**(1): 73-85.
- Statzner B., Resh V. H., Dolédec S. 1994. Ecology of the Upper Rhône River: a test of habitat templet theories. *Freshwater Biology* **31**: 253-554.
- Stephens P. A., Sutherland W. J., Freckleton R. P. 1999. What is the Allee effect? *Oikos* **87**(1): 185-190.

Stone L., Huppert A., Rajagopalan B., Bhasin H., Loyan Y. 1999. Mass coral reef bleaching: a recent outcome of increased En Niño activity? *Ecology Letters* **2**: 325-330.

Suchanek T. H. 1994. Temperate coastal marine communities - biodiversity and threats. *American Zoologist* **34**(1): 100-114.

Swadling P. 1976. Central Province shellfish resources and their utilisation in the prehistoric past of Papua New Guinea. *The Veliger* **19**: 293-302.

-T-

Tawake A., Parks J., Radikedike P., Aalbersberg B., Vuki V., Salafsky N. 2001. Harvesting clams and data: involving local communities in implementing and monitoring a marine protected area. A case study from Fiji. *Conservation Biology in Practice* **2**(4): 32-35.

Tegner M. J., Basch L. V., Dayton P. K. 1996. Near extinction of an exploited marine invertebrate. *Trends in Ecology & Evolution* **11**(7): 278-279.

Tenore K. R., Zajac R. N., Terwin J., Andrade F., Blanton J., Boynton W., Carey D., et al. 2006. Characterizing the role benthos plays in large coastal seas and estuaries: A modular approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **330**(1): 392-402.

Tenorio M. M. B., Borgne R. L., Rodier M., Neveux J. 2005. The impact of terrigenous inputs on the Bay of Ouinne (New Caledonia) phytoplankton communities: A spectrofluorometric and microscopic approach. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **64**(2-3): 531-545.

Terlizzi A., Bevilacqua S., Fraschetti S., Boero F. 2003. Taxonomic sufficiency and the increasing insufficiency of taxonomic expertise. *Marine Pollution Bulletin* **46**(5): 556-561.

Terlizzi A., Fraschetti S., Guidetti P., Boero F. 2002. The effects of sewage discharge on shallow hard substrate sessile assemblages. *Marine Pollution Bulletin* **44**(6): 544-550.

Testau J. L., Conand F. 1983. Estimation des surfaces des différentes zones du lagon de Nouvelle-Calédonie. *Rapport ORSTOM Nouméa*, 5pp.

Therneau T. M., Atkinson B., Ripley B., Oksanen J., De'ath G. 2004. The mvpart package. In: De'ath, G.(Ed.), Multivariate Partioning.

Thomas F. 2001. Mollusc habitats and fisheries in Kiribati: An assessment from the Gilbert Islands. *Pacific Science* **55**(1): 77-97.

Thomassin B. A. 1981. Etude d'impact du projet "NORCAL" sur l'environnement marin de Nouvelle-Calédonie. Phase III - Océanographie : benthos. *B.R.G.M.*, 108pp.

## Références bibliographiques

---

- Thompson T. L., Glenn E. P. 1994. Plaster Standards to Measure Water Motion. *Limnology and Oceanography* **39**(7): 1768-1779.
- Thompson B. W., Riddle M. J., Stark J. S. 2003. Cost-efficient methods for marine pollution monitoring at Casey Station, East Antarctica: the choice of sieve mesh-size and taxonomic resolution. *Marine Pollution Bulletin* **46**(2): 232-243.
- Thorson G. 1957. Bottom communities: In H.S. Ladd [ed.], treatise on marine ecology and paleoecology. *Geological Society of America Memoir* **67**: 461-534.
- Tillin H. M., Hiddink J. G., Jennings S., Kaiser M. J. 2006. Chronic bottom trawling alters the functional composition of benthic invertebrate communities on a sea-basin scale. *Marine Ecology Progress Series* **318**:31-45.
- Tilmant J. T. 1987. Impacts of recreational activities on coral reefs. In: Salvat B. (Ed.), *Human impacts on coral reefs: Facts and recommendations*. Antenne Museum EPHE, French Polynesia: 195-214.
- Torres-Mendes C. L., Tavares M., Soares-Gomes A. 2007. Taxonomic sufficiency for soft-bottom sublittoral mollusks assemblages in a tropical estuary, Guanabara Bay, Southeast Brazil. *Marine Pollution Bulletin* **54**: 377-384.
- Townsend C. R., Hildrew A. G. 1994. Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater Biology* **31**(3): 265-275.
- Tsuchiya M., Bellan-Santini D. 1989. Vertical distribution of shallow rocky shore organisms and community structure of mussel beds (*Mytilus galloprovincialis*) along the coast of Marseille, France. *Bulletin du Muséum d'Histoires Naturelles de Marseille* **49**: 91-110.
- Tuya F., Hernandez J.C., Clemente S. 2006. Is there a link between the type of habitat and the patterns of abundance of holothurians in shallow rocky reefs? *Hydrobiologia* **571**: 191-199.
- U-
- Underwood A. J. 1989. The analysis of stress in natural populations. *Biological Journal of the Linnean Society*. **37**: 51-78.
- Underwood A. J. 1991. Experimental designs for detecting human environmental impacts on temporal variations in natural populations. *Australian Journal of Marine Freshwater Resources* **42**: 569-587.
- Underwood A. J. 1993. Exploitation of species on the rocky coast of New South Wales (Australia) and options for its Management. *Ocean & Coastal Management* **20**: 41-62.

## Références bibliographiques

---

Underwood A. J., Kennelly S. J. 1990. Pilot studies for designs of surveys of human disturbance of intertidal habitats in New South Wales. *Australian Journal of Marine and Freshwater Resources* **41**: 165-173.

Urkiaga-Alberdi J., Pagola-Carte S., Saiz-Salinas J. I. 1999. Reducing effort in the use of benthic bioindicators. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **20**(4): 489-497.

Usseglio-Polatera P., Bournaud M., Richoux P., Tachet H. 2000. Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species trait databases? *Hydrobiologia* **422/423**: 153-162.

Uthicke S., Benzie J. A. H. 2001. Effect of bêche-de-mer fishing on densities and size structure of *Holothuria nobilis* (Echinodermata: Holothuroidea) populations on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* **19**(3): 271-276.

### -V-

Vanderklift M. A., Ward T. J., Jacoby C. A. 1996. Effect of reducing taxonomic resolution on ordinations to detect pollution-induced gradients in macrobenthic infaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series* **136**(1-3): 137-145.

Vandermeulen H. 1998. The development of marine indicators for coastal zone management. *Ocean & Coastal Management* **39**(1-2): 63-71.

Vargas J. A. 1988. Community structure of macrobenthos and the results of macropredator exclusion on a tropical intertidal mud flat. *Revista De Biología Tropical* **36**(2): 287-308.

Veenstra H. 1970. Sediments of the southern North Sea. *ICSU-SCOR Working party 31 Symposium, Cambridge* **3**: 13-23.

Veron J. E. N., Hoegh-Guldberg O., Lenton T. M., Lough J. M., Obura D. O., Pearce-Kelly P., Sheppard C. R. C., et al. 2009. The coral reef crisis: The critical importance of < 350 ppm CO<sub>2</sub>. *Marine Pollution Bulletin* **58**(10): 1428-1436.

Volman T. P. 1978. Early archaeological evidence for shellfish collecting. *Science* **201**: 911-913.

### -W-

Walker B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* **6**(1): 18-23.

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. Université Aix-Marseille, 42pp.

Ward J. V., Bretschko G., Brunke M., Danielopol D., Gibert J., Gonser T., Hildrew A. G. 1998. The boundaries of river systems: the metazoan perspective. *Freshwater biology* **40**(3): 531-569.

## Références bibliographiques

---

- Warwick R. M. 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology* **92**(4): 557-562.
- Warwick R. M. 1988. The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. *Marine Pollution Bulletin* **19**(6): 259-268
- Warwick R. M. 1993. Environmental impact studies on marine communities: Pragmatical considerations. *Australian Journal of Ecology* **18**: 63-80.
- Warwick R. M., Ashman C. M., Brown A. R., R. Clarke K., Dowell B., Hart B., Lewis R. E., Shillabeer N., Somerfield P. J., Tapp J. F. 2002. Inter-annual changes in the biodiversity and community structure of the macrobenthos in Tees Bay and the Tees estuary, UK, associated with local and regional environmental events. *Marine Ecology Progress Series* **234**: 1-13.
- Warwick R. M., Clarke K. R. 1993. Increased variability as a symptom of stress in marine communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **172**(1-2): 215-226.
- Warwick R. M., Clarke K. R. 1996. Relationships between body-size, species abundance and diversity in marine benthic assemblages: Facts or artefacts? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **202**(1): 63-71.
- Warwick R. M., Clarke K. R. 2001. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography and marine Biology* **39**: 207-231.
- Warwick R. M., Ruswahyuni 1987. Comparative-study of the structure of some tropical and temperate marine soft-bottom macrobenthic communities. *Marine Biology* **95**(4): 641-649.
- Wells S. M., Alcala A. C. 1987. Collecting of corals and shells. In: Salvat B. (Ed.), Human impacts on coral reefs: facts and recommendations. *Antenne Museum EPHE, French Polynesia*: 185-196.
- Wells S. M. 1997. Giant clams: status, trades, and mariculture, and the role of CITES in management. *World Conservation Union, Gland, Switzerland. IUCN Communications Division*, 77 pp.
- Wentworth C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology* **30**: 377-392.
- White T. J. 1987. Effects of construction activity on coral reef and lagoon systems. In: Salvat B. (Ed.), Human impacts on coral reefs: facts and recommendations. *Antenne Museum EPHE, French Polynesia*: 185-196.
- Whitlatch R. B. 1977. Seasonal-changes in community structure of macrobenthos inhabiting intertidal sand and mud flats of Barnstable Harbor, Massachusetts. *Biological Bulletin* **152**(2): 275-294.

## Références bibliographiques

---

- Widdicombe S., Austen M.C. 2001. The interaction between physical disturbance and organic enrichment: an important element in structuring benthic communities. *Limnology and Oceanography* **46**(7): 1720-1733.
- Wielgus J., Chadwick-Furman N. E., Dubinsky Z., Schechter M., Zeitouni N. 2002. Dose-response modelling of recreationally important coral-reef attributes: a review and potential application to the economic valuation of damage. *Coral Reefs* **21**(3): 253-259.
- Wilkinson C., Linden O., Cesar H., Hodgson G., Rubens J., Strong A. 1999. Ecological and socioeconomics impacts of 1998 coral mortality in the Indian Ocean: An ENSO impact and a warning of future change? *Ambio* **28**: 188-196.
- Williams I. D., Polunin N. V. C. 2000. Differences between protected and unprotected Caribbean reefs in attributes preferred by dive tourists. *Environmental Conservation* **27**: 382-391.
- Willis T. J., Millar R. B., Babcock R. C., Tolimieri N. 2003. Burdens of evidence and the benefits of marine reserves: putting Descartes before des horse? *Environmental Conservation* **30**: 97-103.
- Wolff W. J. 1983. Ecology of the Wadden Sea, 2132pp.
- Woodland D. J., Hooper J. N. 1977. The effects of human trampling on coral reefs. *Biological Conservation* **11**: 1-4.
- Wynberg R. P., Branch G. M. 1994. Disturbance associated with bait-collection for sandprawns (*Callianassa kraussi*) and mudprawns (*Upogebia Africana*): long-term on the biota of an intertidal sandflat. *Journal of Marine Resources* **52**: 523-558.
- Z-**
- Zann L.P. 1999. A new (old) approach to inshore resources management in Samoa. *Ocean and Coastal Management* **42**: 569-590.
- Zedler J. B. 1978. Public use effects in the Cabrillo National Monument intertidal zone. Project report of the U. S. Dept. of Int., National Park Service, 52pp.
- Zilli F. L., Montaldo L., Mercedes Rosa Marchese M. R. 2008. Benthic invertebrate assemblages and functional feeding groups in the Paranà River floodplain (Argentina). *Limnologica* **38**: 159-171.
- Zmarzly D. L., Stebbins T. D., Pasko D., Duggan R. M., Barwick K. L. 1994. Spatial patterns and temporal succession in soft-bottom macroinvertebrate assemblages surrounding an ocean outfall on the southern San-Diego Shelf - Relation to anthropogenic and natural Events. *Marine Biology* **118**(2): 293-307.
- Zuschin M., Hohenegger J., Steininger F. F. 2001. Molluscan assemblages on coral reefs and associated hard substrata in the northern Red Sea. *Coral Reefs* **20**(2): 107-116.





## ANNEXES





## Annexe A : Posters créés et présentés pendant la thèse.

**Spatio-temporal structure of harvested tropical reef invertebrates :  
A case study on New Caledonian reef flats**

H. Jimenez<sup>(1)</sup>, P. Dumas<sup>(1)</sup>, J. Ferraris<sup>(2)</sup>




**CONTEXT**

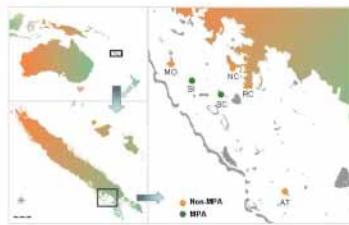
In the south-Pacific islands, the marine invertebrate resource represents a major income for the local populations, but little quantitative data is available about the ecological impacts of harvesting on the tropical reef invertebrate communities.

**Objectives**

This work is part of a PhD-thesis whose main objectives are :

1. To describe the spatio-temporal structure & functioning of benthic invertebrates communities in harvested vs. non-harvested reef flats,
2. To assess the biological & ecological impacts of harvesting within the studied systems ;
3. To derive relevant indicators metrics.

**Case Study : New Caledonia**



**Material & Methods**

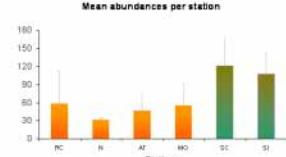
- 6 sites located in the south-west lagoon of New Caledonia, South Pacific, were sampled in 2008 : 4 harvested vs. 2 MPAs (Marine Protected Areas).
- All invertebrates including molluscs, echinoderms and crustaceans were counted and their lengths were measured.
- The mean number of harvesters and visitors was assessed for each station using questionnaires.

**PRELIMINARY RESULTS**



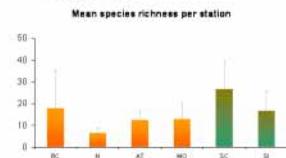
**Abundances**

Mean abundances per station



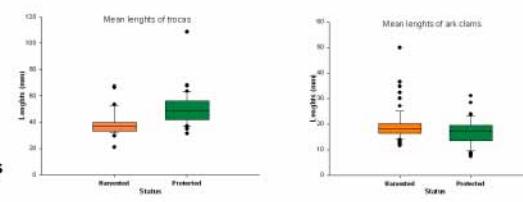
**Diversity**

Mean species richness per station



**Sizes**

Mean lengths of trochus shells and giant clams (Tridacna spp.)



A total of 2044 individuals belonging to 163 species were identified. Molluscs were dominant, followed by the crustaceans and echinoderms. The densities of benthic invertebrates were higher on MPAs than on exploited sites for all species whatever the harvesting pressure is.

Results highlighted significantly smaller body length for the harvested species outside MPAs, especially for heavily exploited species e.g. trochus shells (*Trochus niloticus*) and giant clams (*Tridacna* spp.). No significant difference in sizes were observed for non-harvested, associated species.

**CONCLUSION & PERSPECTIVES**

As suspected, these preliminary results emphasize the influence of harvesting practises on reef invertebrate abundances and sizes. On the other hand, harvesting does not seem to affect species diversity for the considered tropical intertidal communities. Valuable, heavily harvested species such as Trochus shells or giant clams exhibit strong sensitivity in terms of abundance and lengths and therefore constitute relevant indicator of harvesting activities.

While their effects on community structure are well documented, harvesting activities can also affect community functioning through changes in species dominance. This "functional diversity" approach will be investigated so as to define relevant indicators metrics of harvesting-induced disturbance, a potential tool in the context of sustainable management of marine resources.

**IRD**  
Institut de Recherche pour le Développement

(1) Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UR CoReUs - Centre IRD Nouméa, BP A5, 98869 Nouméa, New Caledonia.  
(2) Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UR CoReUs, 62 avenue Paul Alduy, 66860 Perpignan, France.

**CRISP**

**EUSKO ISLAURERIA  
CONSELLERIA DE MEDIO AMBIENTE**

**UNIVERSITÉ  
BAYONNE & SONDICOURE**





# Effect of harvesting on tropical invertebrates: from species richness to ecosystem functioning

## CONTEXT

**D**ue to the widespread decrease of marine resources with anthropogenic disturbances, adapted management tools like marine protected areas (MPAs) are required.

Among marine resources, **invertebrates** can represent an important income for local populations, particularly on the Pacific's islands where data show a general decrease. This anthropogenic disturbance may affect the **distribution of exploited species** as well as the **functioning** of the ecosystem. Thus, different indices (from densities to species composition) can be used to detect harvesting effects on tropical benthic invertebrates.

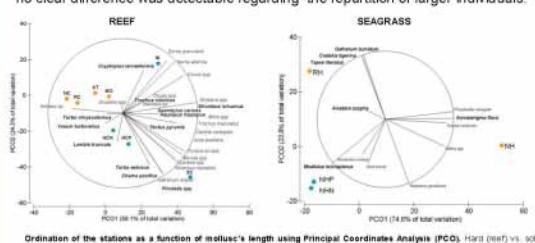
## Objectives

This work is part of a PhD-thesis whose main objectives are:

- To describe the **spatio-temporal structure** of benthic invertebrates communities in harvested vs. non-harvested reef flats,
  - To assess the biological & ecological **Impacts of harvesting** within the studied systems;
  - To derive relevant **indicators metrics**.

### Sizes

Results highlighted larger-sized molluscs and the occurrence of the majority of harvested species in protected (MPA) reef stations. However in seagrass habitats, no clear difference was detectable regarding the repartition of larger individuals.



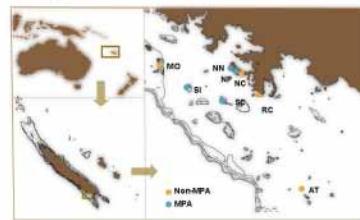
## Composition

Things change when considering species composition. In both habitats, invertebrates assemblages clearly differ in protected vs. harvested stations, suggesting an effect of exploitation on the functioning of the benthic

communities. Harvested stations exhibit higher dispersion on the diagrams, highlighting benthic assemblages with more fuzzy species composition.

Species contributing to more than 50% of dissimilarities between MPA and non-MPA areas are generally non-

### ★ Case Study : New Caledonia



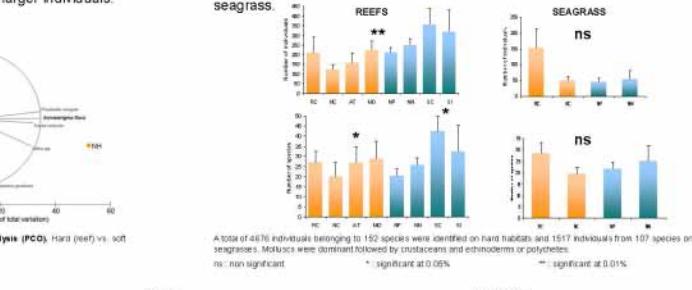
## ★ Methods

- 8 stations located in the south-west lagoon of New Caledonia, South Pacific, were sampled in 2008 and 2009 : 4 non-MPA vs. 4 MPAs.
  - 2 main reef flat habitats were considered : sandy with seagrasses (soft) and coralline (hard).
  - Density, diversity, mollusc's lengths and species composition were defined inside and outside MPAs.

## RESULTS

## ★ Abundances and diversity

Densities and species richness of the benthic assemblages differ between MPA and non-MPA stations for reef stations, but not for seagrass.



## CONCLUSION & PERSPECTIVES

Preliminary results suggest that evidence of harvesting effects only arises through a combination of different metrics. Density, species richness and molluscs' sizes differ between protected and harvested areas, but only in hard-bottom (reef) habitats. Adding metrics related to **species composition** reveals generalized, marked differences in assemblage structure, emphasizing that traditional harvesting may alter the benthic communities with respect to the intensity of human pressure and the habitat characteristics.

**R**ecently developed functional approaches (e.g. using biological/ecological life-trait as a proxy of species function) will be tested to better investigate the role of this particular disturbance in tropical reef systems, and develop relevant indicators for the sustainable management of traditional marine resources.



## Annexe B : Liste faunistique des espèces recensées sur les platiers du Grand Nouméa.

Liste faunistique des espèces par phylum recensées sur les récifs et herbiers. Le nombre d'individus totaux (N) et la biomasse totale (B) sont indiqués par espèce. Les espèces traditionnellement pêchées apparaissent en gras.

Récifs				Herbiers			
Phylum	Espèces	N	B	Phylum	Espèces	N	B
Annélides	<i>Arabella iricolor</i>	17	2162.4	Annélides	<i>Pectinaria antipoda</i>	114	369.1
Annélides	<i>Stheleneis boa</i>	1	0.2	Annélides	<i>Amphitecne crassa</i>	8	23.8
Annélides	<i>Eunice sp</i>	20	366.4	Annélides	<i>Eurithoe complanata</i>	3	2.9
Annélides	<i>Eunice cf australis</i>	6	1066.2	Annélides	<i>Stheleneis cf boa</i>	23	61.2
Annélides	<i>Dasybranchus caducus</i>	1	11.0	Annélides	<i>Lepidonotus arenosus</i>	2	6.3
Annélides	<i>Glycera sp</i>	65	43.5	Annélides	<i>Psammolyce cf. arenosa</i>	12	23.2
Annélides	<i>Paralepidonotus indicus</i>	8	43.0	Annélides	<i>Dasybranchus caducus</i>	83	2214.3
Annélides	<i>Nereis sp</i>	11	10.8	Annélides	<i>Capitella sp</i>	8	13.4
Annélides	<i>Terebellides sp</i>	4	2.2	Annélides	<i>Notomastus latericeus</i>	1	0.1
Annélides	<i>Dasybranchus sp</i>	4	11.6	Annélides	<i>Bhawania cryptocephala</i>	196	647.2
Annélides	<i>Eurithoe complanata</i>	62	1075.6	Annélides	<i>Cirratulus sp</i>	14	19.3
Annélides	<i>Scylla sp</i>	1	5.7	Annélides	<i>Marpysa mossambica</i>	90	1020.0
Annélides	<i>Aphrodiatus sp</i>	1	4.7	Annélides	<i>Drilonereis cf filum</i>	65	102.5
Annélides	<i>Bhawania sp</i>	19	2906.4	Annélides	<i>Nematoneis unicornis</i>	161	374.9
Annélides	<i>Sipunculus sp</i>	11	147.0	Annélides	<i>Arabella iricolor</i>	81	455.7
Cnidaires	<i>Macrodactylea sp</i>	111	4080.9	Annélides	<i>Eunice vittata</i>	42	1423.3
Arthropodes	<i>Urystes sp</i>	18	1.2	Annélides	<i>Eunice sp1</i>	2	8.4
Arthropodes	<i>Maera brevicaudata</i>	229	387.7	Annélides	<i>Eunice sp2</i>	31	49.6
Arthropodes	<i>Gammarus sp</i>	84	38.8	Annélides	<i>Eunice sp3</i>	3	36.6
Arthropodes	<i>Microdeutopus sp</i>	32	16.0	Annélides	<i>Glycera lancadivae</i>	25	27.9
Arthropodes	<i>Clibanarius virescens</i>	3331	151995.1	Annélides	<i>Glycera sp</i>	20	116.6
Arthropodes	<b><i>Atergatis floridus</i></b>	9	1977.3	Annélides	<i>Kefersteinia cf.cirrata</i>	10	33.2
Arthropodes	<i>Calcinus latens</i>	385	32926.1	Annélides	<i>Perenereis sp</i>	5	10.7
Arthropodes	<b><i>Thalamita chaptalii</i></b>	9	33.3	Annélides	<i>Terebellides sp</i>	2	0.8
Arthropodes	<b><i>Pilumnus areolatus</i></b>	104	1256.7	Annélides	<i>Chaponella heterochaeta</i>	3	10.1
Arthropodes	<i>Menaethius monoceros</i>	7	12.1	Annélides	<i>Nereis sp</i>	16	20.1
Arthropodes	<i>Petrolisthes lamarckii</i>	1305	6842.7	Annélides	<i>Ceratonereis mirabilis</i>	4	8.9

Récifs				Herbiers			
Phylum	Espèces	N	B	Phylum	Espèces	N	B
Arthropodes	<i>Carcinus sp</i>	53	227.5	Annélides	<i>Owenia fusiformis</i>	2	4.3
Arthropodes	<i>Actaeodes hirsutissimus</i>	145	12708.6	Annélides	<i>Aricidea cerrutii</i>	1	1.6
Arthropodes	<i>Dardanus lagopodes</i>	52	20375.6	Annélides	<i>Phyllodoce sp</i>	2	1.3
Arthropodes	<i>Calcinus spicatus</i>	1	20.4	Annélides	<i>Ancistrosyllis constricta</i>	3	3.2
Arthropodes	<i>Cyclodius granulosus</i>	9	157.9	Annélides	<i>Sabella melanostigma</i>	5	239.0
Arthropodes	<i>Calcinus gaimardi</i>	116	998.7	Annélides	<i>Spio multioculata</i>	1	1.4
Arthropodes	<i>Xanthus sp</i>	6	296.0	Annélides	<i>Laonice cf. cirrata</i>	1	2.3
Arthropodes	<i>Pilumnus vespertilio</i>	13	245.6	Annélides	<i>Aonides cf. oxycephala</i>	1	0.2
Arthropodes	<i>Actaeodes sp</i>	11	109.6	Annélides	<i>Nerine cirratulus</i>	1	0.2
Arthropodes	<i>Dardanus deformis</i>	16	1840.7	Annélides	<i>Stylaroides cf. eruca</i>	6	7.3
Arthropodes	<i>Pilumnus sp</i>	1	40.0	Annélides	<i>Scyllidien non déterminé</i>	4	4.3
Arthropodes	<i>Hyastenus sp</i>	9	424.6	Annélides	<i>Terebellides stroemi</i>	36	78.4
Arthropodes	<i>Pilodius nigrocrinitus</i>	367	2280.8	Annélides	<i>Eupolymnia nebulosa</i>	13	14.2
Arthropodes	<i>Xanthias sp</i>	1	12.8	Annélides	<i>Terrebellien non déterminé</i>	0	0.0
Arthropodes	<i>Petrolisthes sp</i>	1	20.4	Cnidaires	<i>Macrodactylea sp</i>	406	189.7
Arthropodes	<i>Dardanus megistos</i>	8	16140.1	Arthropodes	<i>Ampithoe maxillissius</i>	4	1.4
Arthropodes	<i>Xanthidae non-determined</i>	1	26.4	Arthropodes	<i>Microdeutopus sp</i>	13	1.4
Arthropodes	<i>Carpilius convexus</i>	1	9.6	Arthropodes	<i>Uristes sp</i>	10	2.8
Arthropodes	<i>Eriphia scapricula</i>	16	6.3	Arthropodes	<i>Dynamene sp</i>	1	0.3
Arthropodes	<i>Trapezia cymodoce</i>	99	241.9	Arthropodes	<i>Maera brevicaudata</i>	15	231.3
Arthropodes	<i>Daira perlata</i>	1	5.3	Arthropodes	<i>Amphitoe sp</i>	1	0.1
Arthropodes	<i>Grapsus sp1</i>	20	45.0	Arthropodes	<i>Tanaïs sp</i>	3	0.5
Arthropodes	<i>Xanthias lamarckii</i>	6	55.3	Arthropodes	<i>Dardanus megistos</i>	3	3.2
Arthropodes	<i>Grapsus sp2</i>	2	13.2	Arthropodes	<i>Ebalia sp</i>	1	1.2
Arthropodes	<i>Etisus sp</i>	1	0.4	Arthropodes	<i>Cyclodius granulosus</i>	3	2.3
Arthropodes	<i>Percnon sp</i>	3	0.9	Arthropodes	<i>Alpheus sp1</i>	2	0.3
Arthropodes	<i>Aniculus ursus</i>	5	263.6	Arthropodes	<i>Pilumnus vespertilio</i>	1	3.7
Arthropodes	<i>Thalamita aff. coeruleipes</i>	34	1993.8	Arthropodes	<i>Clibanarius virescens</i>	16	233.3
Arthropodes	<i>Thalamita spp</i>	249	6530.5	Arthropodes	<i>Dardanus deformis</i>	7	22.5
Arthropodes	<i>Cymo sp</i>	1	198.3	Arthropodes	<i>Etisus laevimanus</i>	82	396.5
Arthropodes	<i>Etisus laevimanus</i>	239	2063.1	Arthropodes	<i>Xanthus sp</i>	18	579.5
Arthropodes	<i>Trapezia digitalis</i>	34	50.5	Arthropodes	<i>Calappa hepatica</i>	1	1.4
Arthropodes	<i>Percnon planissimum</i>	8	76.2	Arthropodes	<i>Tumidodromia dormia</i>	4	1532.8

Récifs				Herbiers			
Phylum	Espèces	N	B	Phylum	Espèces	N	B
Arthropodes	<i>Urnalana sp</i>	1	0.3	Arthropodes	<i>Grapsus sp3</i>	9	11.1
Arthropodes	<i>Crabe non déterminé</i>	11	44.7	Arthropodes	<i>Alpheus sp2</i>	60	467.3
Arthropodes	<i>Calcinus laevimanus</i>	107	4139.5	Arthropodes	<i>Alpheus sp3</i>	2	245.1
Arthropodes	<i>Ciliopagurus strugatus</i>	10	1382.0	Arthropodes	<i>Grapsus sp4</i>	5	2.5
Arthropodes	<i>Alpheus paracrinitus</i>	23	276.3	Arthropodes	<b><i>Portunus pelagicus</i></b>	43	420.5
Arthropodes	<i>Alpheus sp1</i>	23	378.7	Arthropodes	<i>Crab non déterminé</i>	2	4.9
Arthropodes	<i>Alpheus sp2</i>	25	85.0	Arthropodes	<i>Calcinus latens</i>	32	131.8
Arthropodes	<i>Dardanus pedunculatus</i>	4	311.4	Arthropodes	<b><i>Gonodactylaceus falcatus</i></b>	6	56.2
Arthropodes	<b><i>Gonodactylaceus falcatus</i></b>	22	190.8	Arthropodes	<i>Alpheus lobidens</i>	33	274.0
Arthropodes	<i>Eriphia sebana</i>	40	165152.8	Arthropodes	<i>Urnalana sp1</i>	4	1.4
Arthropodes	<b><i>Portunus pelagicus</i></b>	1	3.0	Arthropodes	<i>Urnalana sp2</i>	17	25.2
Echinodermes	<b><i>Linckia laevigata</i></b>	4	993.7	Arthropodes	<i>Actaeodes hirsutissimus</i>	3	198.2
Echinodermes	<i>Linckia multifora</i>	5	161.3	Arthropodes	<i>Alpheus pacificus</i>	7	17.6
Echinodermes	<i>Nardoa novaecaledoniae</i>	48	32859.4	Echinodermes	<i>Asterina burtoni</i>	24	45.1
Echinodermes	<i>Nardoa gomophia</i>	2	507.6	Echinodermes	<i>Echinocyamus sp1</i>	23	111.5
Echinodermes	<i>Pentaceraster regulus</i>	1	971.7	Echinodermes	<i>Echinocyamus sp2</i>	9	2.9
Echinodermes	<i>Echinaster luzonicus</i>	32	297.8	Echinodermes	<i>Holothuria leucospilota</i>	16	7159.8
Echinodermes	<i>Asterina sp</i>	7	1.8	Echinodermes	<i>Holothuria impatiens</i>	9	11.2
Echinodermes	<i>Fromia indica</i>	8	342.0	Echinodermes	<i>Holothuria hilli</i>	4	514.6
Echinodermes	<i>Fromia millepora</i>	105	1316.2	Echinodermes	<i>Holothuria edulis</i>	3	364.1
Echinodermes	<i>Nardoa sp</i>	133	3192.5	Echinodermes	<b><i>Actinipyga echinites</i></b>	4	722.9
Echinodermes	<i>Disasterina abnormalis</i>	1	21.5	Echinodermes	<i>Stichopus variegatus</i>	1	186.6
Echinodermes	<i>Oxycomanthus bennetti</i>	2	83.9	Echinodermes	<i>Synaptula media</i>	9	1.1
Echinodermes	<i>Echinometra mathaei</i>	225	14603.5	Echinodermes	<i>Boadschia similis</i>	22	1851.2
Echinodermes	<i>Parasalenia gratiosa</i>	170	2642.6	Echinodermes	<i>Holothuria cineracens</i>	32	495.5
Echinodermes	<i>Echinocyamus sp</i>	3	7.1	Echinodermes	<i>Amphiura sp1</i>	3	1.9
Echinodermes	<b><i>Tripneustes gratilla</i></b>	10	2434.0	Echinodermes	<i>Amphiura sp2</i>	329	284.2
Echinodermes	<i>Diadema setosum</i>	6	102.9	Echinodermes	<i>Amphiura sp3</i>	1	0.3
Echinodermes	<i>Heterocentrotus mammillatus</i>	7	585.0	Echinodermes	<i>Amphiura sp4</i>	7	0.8
Echinodermes	<i>Eucidaris metularia</i>	1	15.5	Echinodermes	<i>Ophiactis savigny</i>	423	374.8
Echinodermes	<i>Holothuria edulis</i>	9	899.3	Echinodermes	<i>Ophioplocus imbricatus</i>	11	177.7
Echinodermes	<i>Holothuria leucospilota</i>	654	70052.1	Echinodermes	<i>Ophiothrix sp1</i>	6	90.1
Echinodermes	<i>Holothuria atra</i>	60	28380.2	Echinodermes	<i>Ophiothrix sp2</i>	124	18.0

Récifs				Herbiers			
Phylum	Espèces	N	B	Phylum	Espèces	N	B
Echinodermes	<i>Holothuria hilla</i>	21	7441.8	Echinodermes	<i>Tripneustes gratilla</i>	5	7.0
Echinodermes	<i>Stichopus chloronotus</i>	21	5683.5	Echinodermes	<i>Laganum depressum</i>	1	0.5
Echinodermes	<i>Stichopus horrens</i>	1	37.0	Echinodermes	<i>Ophioarthurum elegans</i>	6	123.5
Echinodermes	<b><i>Actinopyga echinates</i></b>	9	14629.4	Echinodermes	<i>Macrophiothrix belli</i>	2	233.1
Echinodermes	<i>Boadschia similis</i>	35	8401.5	Echinodermes	<i>Ophiactis sp</i>	37	306.6
Echinodermes	<i>Holothuria coluber</i>	1	2266.0	Mollusques	<b><i>Anadara scapha</i></b>	140	15315.1
Echinodermes	<i>Ophioarthurum elegans</i>	343	5865.1	Mollusques	<b><i>Anadara gubernaculum</i></b>	9	4.0
Echinodermes	<i>Ophiomastix annulosa</i>	280	28243.3	Mollusques	<i>Fragum fragum</i>	4	2.3
Echinodermes	<i>Ophiomastix variabilis</i>	2	7.0	Mollusques	<i>Fragum scruposum</i>	1	1.2
Echinodermes	<i>Ophiocoma erinaceus</i>	135	56914.7	Mollusques	<b><i>Vasticardium flavum</i></b>	30	321.6
Echinodermes	<i>Ophiarachnella gorgonia</i>	6	69.1	Mollusques	<b><i>Trachycardium rugosum</i></b>	7	25.0
Echinodermes	<i>Ophiacarachnea incrassata</i>	1	47.2	Mollusques	<b><i>Cardium sp</i></b>	14	3448.1
Echinodermes	<i>Macrophiothrix belli</i>	16	666.1	Mollusques	<b><i>Chama pacifica</i></b>	2	17.0
Echinodermes	<i>Macrophiothrix rugosa</i>	25	3820.3	Mollusques	<b><i>Chama limbula</i></b>	1	83.3
Echinodermes	<i>Ophioplocus imbricatus</i>	28	495.1	Mollusques	<i>Anodontia ommisa</i>	61	194.6
Echinodermes	<i>Ophioplocus sp</i>	1	19.1	Mollusques	<b><i>Codakia tigerina</i></b>	173	13974.1
Echinodermes	<i>Ophiactis savigny</i>	12	3.8	Mollusques	<i>Epicodakia delicata</i>	8	218.7
Echinodermes	<i>Gomophia egyptiaca</i>	34	415.3	Mollusques	<b><i>Modiolus vagina</i></b>	12	876.2
Echinodermes	<i>Asteropsis carinifera</i>	1	10.5	Mollusques	<b><i>Modiolus barbatus</i></b>	4	47.2
Echinodermes	<i>Euapta godeffroyi</i>	11	113.1	Mollusques	<b><i>Modiolus auriculatus</i></b>	81	4454.9
Mollusques	<i>Barbatia amygdalumtostum</i>	3180	46669.0	Mollusques	<b><i>Modiolus micropterus</i></b>	32	353.8
Mollusques	<b><i>Anadara scapha</i></b>	2	116.8	Mollusques	<b><i>Mactra antecedens</i></b>	28	518.7
Mollusques	<i>Cardita variegata</i>	206	3274.6	Mollusques	<b><i>Pinna aff. muricata</i></b>	2	10.7
Mollusques	<i>Chama pacifica</i>	152	2510.2	Mollusques	<b><i>Pinctada maculata</i></b>	18	2526.3
Mollusques	<b><i>Isognomon sulcata</i></b>	6	91.2	Mollusques	<b><i>Pinctada fucata</i></b>	4	39.0
Mollusques	<b><i>Isognomon isognomon</i></b>	1	5.2	Mollusques	<b><i>Pinctada margaritifera</i></b>	2	6.6
Mollusques	<b><i>Pinctada maculata</i></b>	3	49.4	Mollusques	<i>Abra tenuis</i>	102	147.2
Mollusques	<i>Electroma ovata</i>	8	43.8	Mollusques	<i>Tellina virgata</i>	2	49.7
Mollusques	<b><i>Spondylus varians</i></b>	207	9577.2	Mollusques	<i>Tellina sp</i>	26	20.3
Mollusques	<i>Trapezium bicarinatum</i>	17	969.6	Mollusques	<i>Gari pulcherrima</i>	2	4.6
Mollusques	<b><i>Tridacna maxima</i></b>	18	3551.8	Mollusques	<b><i>Tapes literatus</i></b>	11	289.2
Mollusques	<b><i>Hippopus hippopus</i></b>	10	7971.2	Mollusques	<i>Pitar prora</i>	1	1.6
Mollusques	<b><i>Periglypta puerpera</i></b>	2	160.0	Mollusques	<i>Gafrarium dispar</i>	3	118.8

Récifs				Herbiers			
Phylum	Espèces	N	B	Phylum	Espèces	N	B
Mollusques	<b><i>Lioconcha castrensis</i></b>	2	4.9	Mollusques	<b><i>Gafrarium tumidum</i></b>	254	6648.4
Mollusques	<i>Arca avellana</i>	377	3409.6	Mollusques	<i>Antigona persimilis</i>	3	141.5
Mollusques	<i>Gafrarium dispar</i>	42	286.8	Mollusques	<b><i>Periglypta puerpera</i></b>	5	9695.9
Mollusques	<b><i>Gafrarium tumidum</i></b>	3	32.9	Mollusques	<b><i>Periglypta reticulata</i></b>	1	913.8
Mollusques	<b><i>Pinctada margaritifera</i></b>	6	114.8	Mollusques	<i>Irus macrophyllus</i>	4	4.2
Mollusques	<i>Spondylus sp</i>	38	193.5	Mollusques	<i>Timoclea marica</i>	1	1.0
Mollusques	<b><i>Pinctada spp</i></b>	27	1549.1	Mollusques	<i>Arca avellana</i>	6	7.4
Mollusques	<b><i>Pinctada fucata</i></b>	1	1.0	Mollusques	<i>Heliacus variegatus</i>	1	2.8
Mollusques	<b><i>Pinna bicolor</i></b>	1	10.1	Mollusques	<b><i>Bulla ampulla</i></b>	3	5.3
Mollusques	<b><i>Modiolus auriculatus</i></b>	2	39.1	Mollusques	<i>Cerithium rostratum</i>	1	2.5
Mollusques	<b><i>Modiolus micropterus</i></b>	2	29.7	Mollusques	<i>Cerithium alveolus</i>	1	1.5
Mollusques	<b><i>Modiolus sp</i></b>	3	4.3	Mollusques	<i>Cerithium cf. columna</i>	1	1.7
Mollusques	<b><i>Vasticardium flavum</i></b>	1	198.5	Mollusques	<i>Cymatium muricinum</i>	2	499.6
Mollusques	<i>Lima aff. fragilis</i>	10	51.0	Mollusques	<i>Nassarius gaudiosus</i>	30	263.9
Mollusques	<i>Limaria fragilis</i>	9	20.5	Mollusques	<i>Nassarius concinnus</i>	4	12.5
Mollusques	<i>Lithophaga nigra</i>	2	28.6	Mollusques	<i>Nassarius albescens</i>	1	0.2
Mollusques	<b><i>Codakia tigerina</i></b>	5	682.5	Mollusques	<i>Polinices flemiganus</i>	6	55.3
Mollusques	<b><i>Periglypta reticulata</i></b>	2	263.2	Mollusques	<i>Phasianella variegata</i>	168	1846.8
Mollusques	<i>Barnea manilensis</i>	1	16.0	Mollusques	<i>Pyramidella sulcata</i>	7	10.8
Mollusques	<i>Perna viridis</i>	21	211.2	Mollusques	<b><i>Strombus mutabilis</i></b>	20	717.5
Mollusques	<i>Fimbria firmebiata</i>	2	852.4	Mollusques	<i>Pyrene versicolor</i>	116	926.0
Mollusques	<b><i>Octopus cyanea</i></b>	3	731.9	Mollusques	<i>Canarium erythrinum</i>	4	253.3
Mollusques	<b><i>Cryptoplax larvaeformis</i></b>	39	9833.9	Mollusques	<i>Scintilla sp</i>	3	5.3
Mollusques	<b><i>Acanthopleura gemmata</i></b>	49	56522.3	Mollusques	<i>Peristernia ustulata</i>	3	9.2
Mollusques	<i>Chiton aff. discolor</i>	15	185.4	Mollusques	<i>Peristerina sp</i>	1	0.3
Mollusques	<i>Chiton sp</i>	5	48.4	Mollusques	<i>Eucithara stromboides</i>	3	2.6
Mollusques	<i>Bursa granularis</i>	72	2453.6	Mollusques	<i>Eucithara celebensis</i>	4	11.6
Mollusques	<i>Pisania aff. ignea</i>	31	225.7	Mollusques	<i>Natica onca</i>	3	30.5
Mollusques	<i>Cerithium nodulosum</i>	3	231.2	Mollusques	<i>Stomatella auricula</i>	13	595.5
Mollusques	<i>Conus rutilus</i>	4	390.4	Mollusques	<i>Morula uva</i>	5	498.3
Mollusques	<i>Conus nanus</i>	1	5.6	Mollusques	<i>Drupella cornus</i>	3	42.0
Mollusques	<i>Conus catus</i>	5	1372.7	Mollusques	<i>Drupella ochrostoma</i>	1	6.6
Mollusques	<i>Conus chaldaeus</i>	9	481.7	Mollusques	<i>Hipponix conicus</i>	5	3.5

Récifs				Herbiers			
Phylum	Espèces	N	B	Phylum	Espèces	N	B
Mollusques	<b><i>Conus marmoreus</i></b>	4	189.9	Mollusques	<i>Pisania aff. ignea</i>	3	149.9
Mollusques	<i>Conus lividus</i>	15	1558.4	Mollusques	<b><i>Cypraea errones</i></b>	4	81.8
Mollusques	<i>Conus ebraeus</i>	48	18974.5	Mollusques	<i>Conus miliaris</i>	1	86.0
Mollusques	<i>Conus miliaris</i>	30	1454.5	Mollusques	<i>Lima fragilis</i>	1	252.2
Mollusques	<i>Conus capitaneus</i>	6	3323.1	Mollusques	<i>Aplysia sp1</i>	5	6.6
Mollusques	<i>Conus coronatus</i>	1	10.5	Mollusques	<i>Aplysia sp2</i>	2	104.6
Mollusques	<i>Conus distans</i>	2	1156.4	Mollusques	<i>Espèces non déterminées</i>	5	6.1
Mollusques	<i>Conus glans</i>	1	5.3	Mollusques	<i>Chiton sp</i>	13	1983.1
Mollusques	<b><i>Cypraea tigris</i></b>	1	18.7	Mollusques	<b><i>Monetaria annulus</i></b>	1	8.8
Mollusques	<b><i>Erronea cylindrica</i></b>	5	34.4	Mollusques	<i>Vanikoro cancellata</i>	1	2.4
Mollusques	<b><i>Cypraea pallidula</i></b>	1	2.6	Siponcles	<i>Aspidosiphon muelleri</i>	15	649.3
Mollusques	<b><i>Blasicrura hirundo</i></b>	10	38.9	Siponcles	<i>Phascolosoma nigrescens</i>	11	138.7
Mollusques	<b><i>Cypraea lynx</i></b>	3	60.2	Siponcles	<i>Sipunculus sp1</i>	1	1.4
Mollusques	<b><i>Monetaria annulus</i></b>	626	23344.4	Siponcles	<i>Sipunculus sp2</i>	1	2.4
Mollusques	<i>Cypraea moneta</i>	25	437.9	Spongiaires	<i>Ircinia sp</i>	165	2117.7
Mollusques	<b><i>Mauritia eglantina</i></b>	32	1255.9				
Mollusques	<b><i>Erosaria caputserpentis</i></b>	18	1408.8				
Mollusques	<b><i>Erronea errones</i></b>	26	731.5		<b>TOTAL</b>		<b>4717 97460.3</b>
Mollusques	<b><i>Cypraea maculifera</i></b>	29	4427.6				
Mollusques	<b><i>Blasicrura teres</i></b>	2	3.1				
Mollusques	<b><i>Erosaria erosa</i></b>	6	161.0				
Mollusques	<i>Cypraea sp</i>	11	230.4				
Mollusques	<i>Staphylea staphylaea</i>	2	13.3				
Mollusques	<i>Luria sabella</i>	2	71.6				
Mollusques	<i>Lyncina vitellus</i>	4	326.7				
Mollusques	<i>Persisternia nassatula</i>	21	102.3				
Mollusques	<i>Fusinus nicobaricus</i>	10	1360.5				
Mollusques	<i>Pleuroploca filamentosa</i>	9	641.6				
Mollusques	<i>Haliotis coccoradiata</i>	15	543.1				
Mollusques	<i>Mitra litterata</i>	64	2245.0				
Mollusques	<i>Nebularia ticaonica</i>	18	323.3				
Mollusques	<i>Mitra cucumerina</i>	17	333.9				
Mollusques	<i>Mitra scutulata</i>	26	2578.6				

Récifs				Herbiers			
Phylum	Espèces	N	B	Phylum	Espèces	N	B
Mollusques	<i>Mitra aurantia</i>	14	978.5				
Mollusques	<i>Morula uva</i>	187	5147.0				
Mollusques	<i>Morula funiculus</i>	43	504.1				
Mollusques	<i>Morula granulata</i>	419	12931.6				
Mollusques	<i>Drupella cornus</i>	539	26279.7				
Mollusques	<i>Pascula ochrostoma</i>	88	1208.3				
Mollusques	<i>Drupella rugosa</i>	138	4104.1				
Mollusques	<i>Purpura persica</i>	3	2.5				
Mollusques	<i>Chicoreus torrefactus</i>	1	23.6				
Mollusques	<b><i>Thais tuberosa</i></b>	33	27381.3				
Mollusques	<i>Drupa ricanus</i>	63	1527.7				
Mollusques	<i>Drupa grossularia</i>	16	1361.3				
Mollusques	<i>Modulus aff. candidus</i>	2	12.3				
Mollusques	<i>Nerita albicilla</i>	347	20856.5				
Mollusques	<i>Nerita sp</i>	10	573.2				
Mollusques	<i>Phasianella variegata</i>	13	97.8				
Mollusques	<i>Phasianella sp</i>	2	2.5				
Mollusques	<i>Pyrene scripta</i>	299	830.4				
Mollusques	<i>Pyrene versicolor</i>	16	36.6				
Mollusques	<i>Chlamys sp</i>	5	6.8				
Mollusques	<b><i>Gloripallium pallium</i></b>	1	56.7				
Mollusques	<i>Nassarius albescens</i>	2	4.7				
Mollusques	<i>Nassarius sp</i>	3	377.4				
Mollusques	<i>Latirus polygonus</i>	1	54.8				
Mollusques	<i>Strombus mutabilis</i>	72	824.4				
Mollusques	<b><i>Strombus luhuanus</i></b>	101	8955.9				
Mollusques	<b><i>Lambis truncata</i></b>	19	19349.8				
Mollusques	<b><i>Bursa mammata</i></b>	1	10543.0				
Mollusques	<b><i>Tectus pyramis</i></b>	173	27047.1				
Mollusques	<b><i>Trochus niloticus</i></b>	482	288457.6				
Mollusques	<b><i>Trochus maculatus</i></b>	42	2722.8				
Mollusques	<i>Clanculus clanguloides</i>	24	20.5				
Mollusques	<i>Clanculus denticulatus</i>	19	11.9				

Récifs				Herbiers			
Phylum	Espèces	N	B	Phylum	Espèces	N	B
Mollusques	<b><i>Vasum ceramicum</i></b>	2	76.2				
Mollusques	<b><i>Vasum turbinellus</i></b>	101	66227.3				
Mollusques	<b><i>Turbo setosus</i></b>	34	17011.6				
Mollusques	<b><i>Turbo chrysostomus</i></b>	276	75320.8				
Mollusques	<i>Astrea rhodostoma</i>	10	4278.6				
Mollusques	<i>Astrea stellare</i>	68	15888.4				
Mollusques	<i>Lunella cinerea</i>	10	10667.4				
Mollusques	<i>Vexillum cf microzonius</i>	3	0.2				
Mollusques	<i>Vanikoro cancellata</i>	3	74.0				
Mollusques	<i>Planaxis sulcatus</i>	400	19785.8				
Mollusques	<i>Pollia undosa</i>	92	4074.6				
Mollusques	<i>Morula nodulifera</i>	17	216.3				
Mollusques	<i>Abra tenuis</i>	4	1.6				
Mollusques	<i>Stomatella auricula</i>	7	1.8				
Mollusques	<i>Rissoa sp</i>	1	9.9				
Mollusques	<i>Cymatium muricinum</i>	2	53.7				
Mollusques	<i>Cerithium sp</i>	1	0.2				
Mollusques	<i>Hipponix conicus</i>	40	196.3				
Mollusques	<i>Bivalve non déterminé</i>	7	42.1				
Mollusques	<i>Lithophaga teres</i>	12	137.7				
Mollusques	<i>Dolabella auricularia</i>	10	1816.3				
Mollusques	<i>Dendrodoris nigra</i>	44	2903.4				
Mollusques	<i>Dendrodoris sp</i>	34	758.8				
Mollusques	<i>Onchidium sp</i>	4	282.3				
Mollusques	<b><i>Onchidoris depressa</i></b>	15	345.5				
Mollusques	<i>Engina mendicaria</i>	17	11.7				
Mollusques	<i>Patella flexuosa</i>	29	1674.6				
Mollusques	<i>Pterygia crenulata</i>	10	75.5				
Mollusques	<i>Polinices sp</i>	1	1.0				
<b>TOTAL</b>		<b>20243</b>	<b>1649554.9</b>				

## Annexe C : Questionnaire utilisé pour les enquêtes menées auprès des pêcheurs.

Questionnaire N° : .....

Enquêteur : .....

Heure : .....

Point GPS : .....

### Questionnaire sur la pêche à pied

**I. Type de pêcheur :**

1. Venu (s) pêcher :  seul (e)  en couple  en famille  entre amis  
 2. Nombre de personnes : .... hommes .... femmes .... Enfants : âge.....  
 3. Début de pêche : .....  
 4. Fin de pêche estimé : .....  
 5. Lieu de résidence : .....  
 6. Or. :  k  c  w  a  e

**II. Habitudes de pêche :**

7. Grandes Marées : à partir de quel coefficient venez-vous pêcher ? .....  
 8. Plutôt en début de période de grandes marées ou en fin de période ? .....  
 9. Vous arrive-t-il de pêcher la nuit ?  oui  non  
 10. Mois précis (cocher sur le tableau) :

Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.

11. Pêchez-vous toujours sur ce même secteur ?  oui  non  
 12. Motif et ordre de préférence :  plaisir  alimentation  commercialisation  
 ornementation/collection Quel % par espèce ? .....  
 12. Avez-vous une activité professionnelle ?  oui  non

**III. Captures :**

13. Poids total de la capture (kg) = ..... (si capture faible aller directement à la question 15)  
 14. Poids échantillon (kg) = .....  
 15. Quelles espèces, quelle quantité aujourd'hui ? Avec quelle méthode?

Espèce	Poids	Nb	Tailles (cm)										Méthode

16. Si des espèces d'intérêt majeur (bénitiers, trocas, bigorneaux, araignées, porte-montres) hors échantillon :  
 Poids (kg) = .....

Espèces	Tailles (cm)									

**IV. Connaissances écologiques et biologiques des espèces cibles :**

17. Quelles sont les meilleures périodes, saisons pour pêcher chaque espèce et pourquoi ?

18. Autres commentaires

19. IC :  0  1  2  3

20. Nom et coordonnées du pêcheur : .....

21. Fin de pêche : Heure..... Poids capture (kg): .....