

Université Pierre et Marie Curie, Paris 6

Diplôme d'Etudes Approfondies "Ecologie"
Filière B. "Biologie des populations et dynamique des peuplements"

Année 1996-1997

Structures des peuplements de poissons des récifs frangeants du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie

présenté par Jean Grimaud

sous la direction de Michel Kulbicki, chargé de recherche au centre ORSTOM Nouméa
et René Galzin, professeur à l'Ecole Pratique des Hautes Etudes

Centre ORSTOM de Nouméa
BP A5
98848 Nouméa cedex
Nouvelle-Calédonie

École Pratique des Hautes Études.
URA CNRS 1453
Université de Perpignan
66860 Perpignan cedex



- Septembre 1997 -

Université Pierre et Marie Curie, Paris 6

Diplôme d'Etudes Approfondies "Ecologie"
Filière B. "Biologie des populations et dynamique des peuplements"

présenté par Jean Grimaud

Année 1996-1997

Structures des peuplements de poissons des récifs frangeants du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie

Ce rapport peut être cité comme suit:

Grimaud, J. 1997. Structure des peuplements de poissons des récifs frangeants du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Diplôme d'études approfondies. Univ. Paris 6: 30 p.+ 6 Annexes

- Septembre 1997 -

Structures des peuplements de poissons des récifs frangeants du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie.

Résumé:

Cette étude porte sur les diverses structures des peuplements de poissons, sur les relations existant entre ces structures et l'environnement et sur l'effet de l'échelle spatiale d'étude sur la mise en évidence de ces relations.

Cinq types de structures fondées sur les traits biologiques des espèces sont employées: les structures trophique, démographique, de taille, de mobilité et de grégarité. Les variables environnementales s'expriment à trois échelles spatiales, celle de la station de comptage (100 m), celle d'une paire de station (de 200 à 400 m) et celle du groupe de stations situées sous un même bassin versant (5 km maximum). L'étude des relations entre structures des peuplements et variables environnementales est réalisée par deux approches. La première met en évidence les liens entre les structures et le milieu par des corrélations linéaires. La deuxième aborde les problèmes d'échelle spatiale posés par l'utilisation de telles variables. Cette démarche effectuée aux trois échelles spatiales, pour chaque structure, en richesse spécifique, densité et biomasse est destinée à définir, pour les données faunistiques comme pour les données environnementales, quelles sont les échelles d'étude les plus appropriées pour mettre en évidence les relations poissons-milieu.

L'étude des structures aboutit à un modèle conceptuel du fonctionnement du peuplement, où les micro-herbivores, qui présentent globalement des stratégies démographiques correspondant à des *turn over* faibles et qui sont généralement des poissons très mobiles, dominent le système par leur biomasse. A l'inverse, les planctonophages présentent une biomasse modérée mais un taux de renouvellement fort. Ce sont des poissons très peu mobiles donc peu susceptibles de participer aux échanges de biomasse entre biocénoses. Les macrocarnivores occupent une situation intermédiaire entre les deux précédentes et les autres voies trophiques ne représentent qu'une faible biomasse chacune. Par ailleurs, les structures des peuplements montrent les corrélations les plus importantes avec la profondeur, le benthos et particulièrement le corail, ainsi qu'avec la composition chimique des roches situées sur la côte. Enfin, bien que pour les variables du milieu la grande échelle spatiale (bassin versant) soit la plus apte à mettre en évidence des relations entre données environnementales et faunistiques, l'échelle la plus appropriée pour les poissons est celle de la station.

Mots clés: Peuplements de poissons de récif corallien - Structures - Environnement - Echelle spatiale d'étude - Récif frangeant - Nouvelle Calédonie.

Structure of fringing reef fish communities in the South West lagoon of New Caledonia.

Abstract:

This work deals with the structure of fringing reef fish communities, with the relationships between these structures and the environment and with the influence of spatial scale on the relationships shown.

Five structures have been defined. They are based on biological characteristics of fish species such as feeding ethology, life history strategies, size, mobility and schooling behaviour. The environmental variables are expressed at three spatial scales, which are: (1) the fish census station (100m), (2) the couple of stations (200 to 400 m) and (3) the group of stations located in front of the same river drainage basin (5km maximum). Two different ways were used to study the relationships between the community structures and the environment. The first one shows links between habitat and structures, using linear correlation. With respect to the type of the environmental variables chosen, a second approach is used to tackle the effect of spatial scale. This procedure is carried out at the three above-mentioned spatial scales, for each structure, in terms of species richness, density and biomass respectively. The aim is to define for the faunistic data as well as for the environmental data what is the most appropriate spatial scale to the fish-environment relationships.

The structure study enabled us to modelise conceptually some aspects of the community functioning. Microherbivores dominate the assemblage in terms of biomass and are generally very mobile fish but their turn over is fairly low. In contrast, planktivores have a very high turn over with a moderate biomass. These fishes are mainly sedentary and thus contribute little to biomass exchanges between communities. Macrocarnivores are intermediate between the two previous groups and the other trophic categories represent a small part of the total biomass. The community structures are mostly significantly correlated to depth, benthos composition, in particular coral, and the chemical composition of rocks on the shore. Finally, although environmental parameters expressed at the larger spatial scale are the most appropriate to describe fish-environment relationships, it appears that fish community studied at the station scale are the most representative.

Key words: Reef fish communities - Structures - Environment - Spatial scale - Fringing reef - New Caledonia.

Remerciements

Je tiens à remercier le centre ORSTOM de Nouméa et son directeur Mr. F. Jarrige pour m'avoir accueilli pendant la première partie de mon stage, de même que René Galzin qui m'a reçu au laboratoire de l'EPHE à Perpignan et orienté dans la rédaction de ce mémoire. Grand merci à Michel Kulbicki pour l'encadrement scientifique à Nouméa, ainsi qu'à Gérard Mou Tham qui m'a accompagné sur le terrain. Merci à Christophe Chevillon et Emmanuel Bourdon, pour leur aide dans des disciplines qui m'étaient inconnues. Enfin, je n'oublierai pas les joyeux "Province Nord" Pierre Labrosse, Yves Letourneur et James Paddon pour les discussions avisées et leur bonne humeur en tous genres (vive le multimédia!), les Ecotropiens avec qui j'espère poursuivre ce travail et les étudiants de Nouméa, de Perpignan...

- SOMMAIRE -

1. INTRODUCTION.....	1
2. MATERIEL ET METHODES.....	4
2.1: Aire d'étude.....	4
2.1.1. Situation de la Nouvelle-Calédonie.....	4
2.1.2. Le complexe récifo-lagonaire.....	4
2.2. Acquisition des données.....	4
2.2.1. Zone échantillonnée.....	4
2.2.2. Protocole de comptage des poissons.....	5
2.2.3. Description de l'environnement.....	5
2.2.3.1. Substrat.....	5
2.2.3.2. Benthos.....	6
2.2.3.3. Sédimentologie marine.....	6
2.2.3.4. Données de courantologie.....	6
2.2.3.5. Morphologie et recouvrement des bassins versants.....	6
2.2.3.6. Données de géologie.....	6
2.3. Méthodes d'analyse.....	7
2.3.1. Elaboration des données de comptage.....	7
2.3.1.1. Calcul de la densité et de la biomasse.....	7
2.3.1.2. Structures.....	7
2.3.2. Relation entre les peuplements et leur environnement.....	8
2.3.2.1. Echelles d'analyse.....	8
2.3.2.2. Première approche : corrélations entre structures de peuplements et descripteurs de l'environnement.....	8
2.3.2.3. Deuxième approche : analyse hiérarchique et ANOVA.....	9
3. RESULTATS.....	10
3.1. L'environnement.....	10
3.1.1. L'environnement à l'échelle de la station.....	10
3.1.2. L'environnement à l'échelle des paires de stations.....	11
3.1.3. L'environnement à l'échelle du bassin versant.....	13
3.2. Les peuplements de poissons.....	13
3.2.1. Taxons échantillonnés.....	13
3.2.2. Densité et biomasse sur l'ensemble de la zone d'étude.....	14
3.2.3. Structures des peuplements.....	16
3.2.3.1. Richesse spécifique.....	16
3.2.3.2. Densité.....	16
3.2.3.3. Biomasse.....	16
3.2.4. Synthèse: schéma de fonctionnement d'un peuplement de poissons de récif frangeant.....	17
3.3. Relations entre les peuplements et l'environnement.....	20
3.3.1. Première approche : corrélations.....	20
3.3.1.1. Corrélations avec les variables décrivant les stations.....	20
3.3.1.2. Corrélations avec les variables décrivant les paires de stations.....	21
3.3.1.3. Corrélations avec les variables décrivant les bassins versants.....	22
3.3.2. Deuxième approche : analyse hiérarchique et ANOVA.....	22
4. DISCUSSION.....	24
4.1. Les données.....	24
4.2. Méthodes employées.....	24
4.3. Composition, structures et fonctionnement des peuplements.....	25
4.4. Relation des peuplements à leur environnement.....	27
4.5. Echelles d'étude et processus de structuration des peuplements de poissons coralliens.....	28
5. CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	30
6. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	31
7. ANNEXES.....	34

1. INTRODUCTION

Pour tenter d'expliquer la coexistence d'organismes dans un même biotope, les approches de l'écologie des peuplements ont considérablement évolué depuis les années 60. La théorie de la diversification de la niche fut le principal paradigme de recherche des décennies 60 et 70: les recherches se sont axées sur le problème de l'utilisation et du partage des ressources entre espèces potentiellement compétitives. Cette hypothèse privilégie exagérément le rôle de la compétition interspécifique dans l'organisation des peuplements puisqu'elle prédit que pour coexister les espèces doivent avoir des niches écologiques strictement juxtaposées (Mc Arthur, 1972; Tillman 1982; Pianka, 1974). Par la suite, une perspective beaucoup plus large a été adoptée. Au vu de la variabilité spatiale et temporelle des peuplements, de nouvelles théories alternatives sont apparues donnant à la compétition interspécifique un rôle secondaire voire absent. Les principales, revues par Connel (1978) se distinguent en théories d'équilibre (ex. la diversification de la niche, les réseaux d'interactions circulaires, la mortalité compensatoire) et théories de non équilibre (ex. les perturbations intermédiaires, la loterie compétitive, les changements graduels de l'environnement). C'est à ce moment qu'apparaît la notion de chaos dans les communautés (ex: Sale, 1974). Or le renouveau de l'écologie des peuplements ne s'opère pas seulement grâce à une approche mécaniste, qui vise à comprendre les interactions biotiques et tester des processus de régulation, mais aussi grâce à une approche soucieuse de rendre compte du fonctionnement d'ensemble des écosystèmes (Barbault, 1992). Cette dernière, principalement employée par l'étude de réseaux trophiques, s'avère plus globale que la première du point de vue des espèces considérées mais aussi des échelles spatio-temporelles prises en compte.

Au cours de cette évolution épistémologique, les relations entre les peuplements et leur environnement ont toujours tenu un rôle relativement important, parfois central. L'environnement rassemble en effet toujours des composants abiotiques (facteurs physico-chimiques du milieu) et, en fonction de la délimitation accordée au peuplement, des composants biotiques sous forme de ressources (proies, symbiontes, abris ou supports vivants), de contraintes (prédateurs, compétiteurs) ou de présence neutre. Par exemple: dans la théorie de diversification de la niche, l'environnement comme ressource est mis en valeur; dans les théories des perturbations intermédiaires ou de la mortalité compensatoire (Connel, 1978), l'environnement comme contrainte (biotique ou abiotique) est primordial.

Comme il a été mentionné plus haut la délimitation de l'environnement est étroitement dépendante de la définition exacte du peuplement auquel on s'intéresse: un peuplement commence théoriquement avec deux espèces différentes, et peut atteindre une biocénose complète. La plupart des études mécanistes opèrent sur des peuplements restreints (une guildes de quelques espèces, un groupe taxonomique relativement homogène) tandis que les études fonctionnelles (réseaux trophiques) ont tendance à élargir leur notion de peuplement et en conséquence à diminuer la gamme des facteurs environnementaux biotiques. Les échelles d'études spatiales et temporelles sont dans une certaine mesure conditionnées par les espèces prises en compte. Ces problèmes d'échelles ne sont pas toujours explicités et provoquent parfois des discordances entre théories.

A l'aide du jeu de données dont dispose l'ORSTOM de Nouméa sur le lagon sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie, nous aborderons ces questions d'échelles spatiales, en étudiant les structures des peuplements de poissons de récifs coralliens en relation avec les facteurs environnementaux.

Les communautés de poissons de récifs coralliens détiennent des records de richesse spécifique chez les vertébrés. Ainsi, en Nouvelle-Calédonie, qui n'est pas dans la zone de diversité maximale de l'Indo-Pacifique, il est fréquent d'observer plus de 200 espèces sur quelques dizaines de mètres carrés de récif. Ces peuplements hors du commun ont suscité beaucoup d'intérêt parmi les écologistes américains, australiens et français. De nombreuses théories des milieux tempérés ont tentées d'y être vérifiées, d'autres plus spécifiques au milieu corallien sont apparues. Ainsi, Ebeling et Hixon (1991) passent en revue huit processus de régulation dont la plupart sont illustrés par des observations ou expériences de terrain en récif corallien: la diversification de niche (par ex. Smith, 1978; Thresher, 1983), la mortalité compensatoire (prédation sur les espèces communes par exemple) ainsi que la prédation sur les espèces rares (Hixon et Beets, 1989), l'utilisation différentielle des localités sources et puits (Dale, 1978), la loterie compétitive (Sale, 1974, 1975; Robertson et Lassig, 1980) et la limitation par le recrutement (Doherty, 1983; Shulman et Ogden, 1987). Par ailleurs les études concernant le fonctionnement des peuplements sont éparpillées. Elles

font à juste titre intervenir les communautés benthiques mais requièrent la participation de nombreux spécialistes, ce qui n'est pas toujours réalisé. En conséquence certains compartiments se trouvent hyper-simplifiés.

Cependant l'ensemble de ces études est d'une très grande hétérogénéité: certaines prennent en compte toutes les espèces, d'autres n'en considèrent que quelques unes, certaines reposent sur des suivis temporels, d'autres sur des relevés ponctuels, et enfin certaines sont réalisées sur des superficies de quelques mètres carrés alors que d'autres recouvrent la surface d'un récif (au minimum quelques centaines de mètres carrés) (Sale, 1991).

Les variations spatiales des peuplements ont fait l'objet de nombreux travaux sur les récifs coralliens. A grande échelle, il s'agit de comparaisons entre îles ou entre zones géographiques d'un océan (Harmelin Vivien, 1989; Kulbicki, 1992; Letourneur *et al.*, 1997). Les grands espaces océaniques représentent une certaine barrière à la dispersion des espèces, qui, vivant près du fond, sont inféodées au moins une partie de leur vie au récif. La plupart d'entre elles ont une phase larvaire pélagique d'une durée variable (15 à 100 jours), phase pendant laquelle la colonisation de nouvelles îles peut avoir lieu (Dufour *et al.*, 1995). Ainsi la biogéographie insulaire est une voie d'étude des variations spatiales à macro-échelle des peuplements de poissons coralliens.

A méso-échelle, au niveau d'un lagon par exemple, les études de variations spatiales sur un axe côte-large prédominent (Williams et Hatcher, 1983; Galzin et Legendre, 1987; Galzin, 1987; Letourneur 1996). Plusieurs habitats récifaux différents (récif frangeant, récif intermédiaire, récif barrière interne ou externe) sont ainsi traversés, chacun étant subdivisé en plusieurs faciès. A cette échelle est également posée la question des causes de grande diversité spécifique. Galzin et Legendre (1987) tentent de confirmer la théorie de l'ordre suggérée par Smith (1977, 1978) selon laquelle l'espace vital est un facteur limitant qui permet de prévoir une structure dans les communautés de poissons de récif. L'influence de ce facteur environnemental (l'espace vital, autrement dit le microhabitat des poissons) est plus facilement mise en évidence avec des stations de mesure présentant une certaine variabilité spatiale: les études précédemment citées comparent en effet plusieurs types de récifs, correspondant aux différentes zones physiographiques d'un lagon.

Enfin de très nombreuses études sont effectuées à micro-échelle (mesures sur quelques mètres carrés). La plupart d'entre elles tentent de valider ou d'invalider localement des hypothèses relatives à la régulation des communautés (ex. Sale, 1974, 1978).

La présente étude se situe à méso-échelle spatiale. L'influence des facteurs environnementaux n'est pas recherchée à travers la totalité d'un lagon mais au sein d'un ensemble physiographique côtier, les récifs frangeants. Les 150 km de récif frangeant du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie offrent non seulement une grande diversité de microhabitats, mais aussi se situent face à des zones terrestres morphologiquement très variées. Un échantillonnage côtier sur le récif frangeant est donc propice à mettre en évidence d'éventuels facteurs du milieu influant sur la structure des communautés de poissons.

Les peuplements envisagés rassemblent toutes les espèces de poissons présentes et sont considérés *a priori* structurés de diverses manières. Les espèces sont réparties selon plusieurs traits écologiques tels que la taille, le régime alimentaire, la stratégie démographique, la mobilité ou la grégarité. La plupart des travaux réalisés sur la totalité des espèces reposent sur l'analyse de la richesse spécifique et de la densité. La biomasse évaluée ici, fournira un indice de fonctionnement supplémentaire, offrant une meilleure description du réseau trophique.

L'étude portera également sur les relations entre les structures des peuplements et certains facteurs environnementaux. Les problèmes d'échelle d'étude seront alors abordés, d'une part, du côté des variables du milieu qui sont recueillies à trois échelles spatiales (la station, la paire de stations, et le groupe de stations sous un même bassin versant) et, d'autre part, du côté des poissons dont les données sont disponibles à ces mêmes échelles. L'objectif est donc parmi ces trois échelles spatiales de dégager celles qui, pour les peuplements, d'une part, et pour les variables du milieu, d'autre part, sont les plus représentatives des relations habitat-poissons. Si l'on considère qu'en général l'environnement joue un rôle dans la régulation des peuplements, on pourra se prononcer sur les échelles d'étude les plus appropriées et comparer diverses théories en fonction des échelles employées pour leur validation.

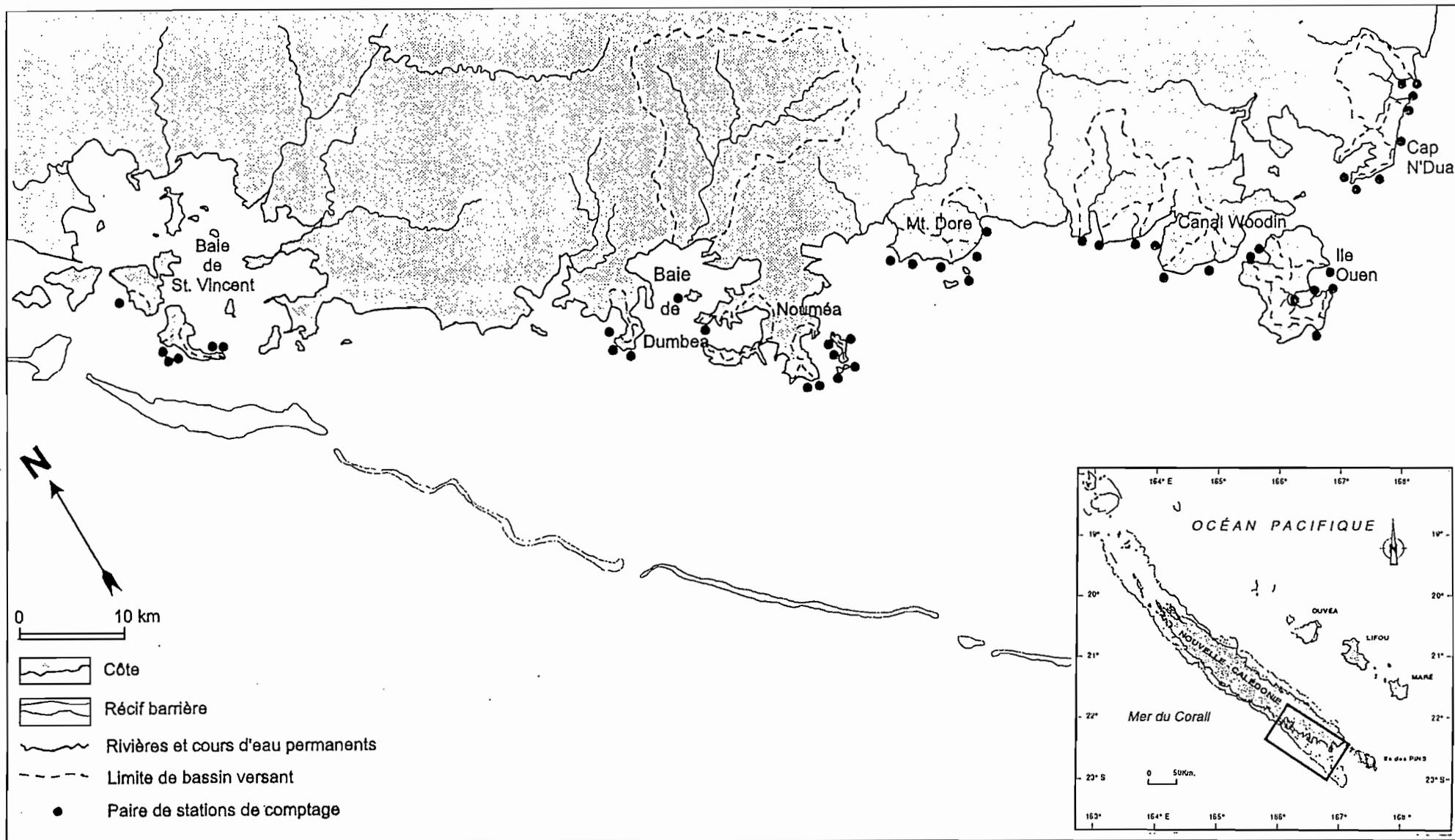


Figure 1. Carte de la zone d'étude: le lagon sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Aire d'étude

2.1.1. Situation de la Nouvelle-Calédonie

Située dans le sud-ouest du Pacifique (entre 20° et 22°30' de latitude sud et 164° et 167° de longitude est), la Nouvelle Calédonie fait partie de la Mélanésie, région qui regroupe plusieurs îles et archipels dont la Papouasie Nouvelle-Guinée, le Vanuatu, les îles Salomon et les îles Fiji. A une distance d'environ 5000 km des Célèbes, centre de diversité du Pacifique, la Nouvelle Calédonie possède une ichthyofaune particulièrement riche (1659 espèces) (Kulbicki et Rivaton, 1997). Cette composition spécifique est très voisine de celle du nord de la Grande Barrière australienne, située au delà de la mer du Corail à environ 1500 km des côtes calédoniennes.

D'une longueur de 400 km et large d'environ 50 km, l'île principale (la Grande Terre) est orientée nord-ouest / sud-est. La côte est, abrupte, est entrecoupée de vallées encaissées tandis que la côte ouest se caractérise par des plaines côtières de plusieurs kilomètres de large. Le sous-sol de l'île est formé d'un vaste massif péridotitique (riche en nickel), bordé de roches volcano-sédimentaires. Le réseau hydrographique est constitué de nombreuses petites rivières aux bassins versants généralement réduits, sauf dans les grandes plaines de la côte ouest. Les alizés, vents dominants proviennent de l'est sud-est et les dépressions tropicales arrosent préférentiellement la côte est.

2.1.2. Le complexe récifo-lagonaire

Le lagon néo-calédonien est limité d'une part par la Grande Terre et d'autre part par un récif barrière (le Grand Récif) de 1600 km environ qui englobe la Grande Terre, l'archipel des Belep et l'île des Pins. Sa surface est de 23 400 km² au total (Testau et Conand, 1983). Cet ensemble récifo-lagonaire est un des plus vastes complexes récifaux d'île haute. Il présente le second développement linéaire continu après celui de la Grande Barrière australienne (Richer de Forges *et al.*, 1987).

On peut subdiviser ce vaste ensemble en plusieurs sous-unités géographiques: le lagon sud-ouest, le lagon est, le lagon nord et le petit lagon nord-ouest. Le littoral est composé de côtes rocheuses bordées de récifs frangeants, de plages sableuses ou caillouteuses ou encore de zones envasées et colonisées par une mangrove bordière de fond de baie ou d'estuaire. L'ensemble lagonaire se caractérise par la présence d'îles hautes dans les baies et d'îlots coralliens alignés à l'intérieur du lagon.

Le lagon sud-ouest comporte environ 250 km en linéaire de côtes. Du nord-ouest au sud-est il s'élargit de 5 à 50 km. A l'extrémité de la Grande Terre le lagon s'ouvre sur l'océan.

2.2. Acquisition des données

2.2.1. Zone échantillonnée

Pour le présent travail, 90 stations de comptage de poissons ont été sélectionnées dans une base de données en comprenant 561 sur l'ensemble du lagon sud-ouest, car elles sont positionnées sur le récif frangeant. Elles sont donc toutes côtières et situées soit immédiatement sur le récif frangeant de la Grande Terre, soit sur celui d'îles importantes ou d'îlots à proximité de la côte. Les stations sont associées géographiquement par paires, deux stations d'une même paire étant au plus séparées de 200 m. Elles se répartissent le long de 23 bassins versants eux mêmes distribués en sept secteurs géographiques, respectivement du nord au sud, St Vincent (secteur 1), Dumbea (secteur 2), Nouméa (secteur 3), Mt Dore (secteur 4), ouest du canal Woodin (secteur 5), île Ouen (secteur 6), cap N'Dua (secteur 7) (carte fig. 1). Les stations ont toutes été échantillonnées de jour entre juillet 1986 et mars 1991.

2.2.2. Protocole de comptage des poissons

Les peuplements ont été étudiés par la méthode des *line-transects* (Buckland *et al.*, 1993). Sur chaque station, un transect de 100 m est matérialisé par un filin. Deux plongeurs, un de chaque côté du transect, effectuent les relevés visuels. Pour chaque observation, ils identifient l'espèce concernée et ils évaluent le nombre d'individus, la taille et la distance perpendiculaire du poisson ou du banc au transect (fig. 2).

Les tailles sont appréciées au centimètre près pour les poissons de moins de 10 cm, par classes de 2 cm pour les poissons entre 10 et 30 cm, par classes de 5 cm pour les poissons entre 30 et 60 cm, par classes de 10 cm entre 60 cm et 1m et par classes de 20 cm au delà de 1m. Les distances sont notées en classes de 1 m jusqu'à 5 m, puis par classes de 2 m (Kulbicki *et al.*, 1994, 1995). Les notes sont prises sur du papier immersible.

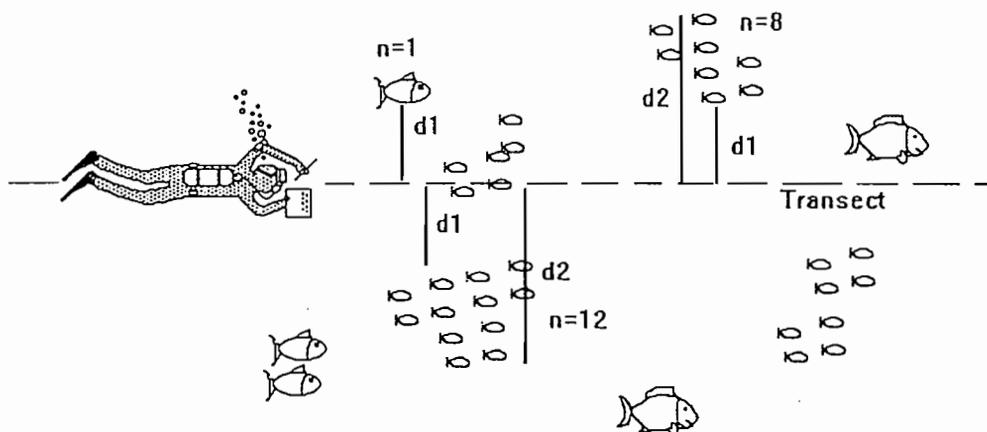


Figure 2. Comptages visuels en plongée selon la méthode des line transect (Buckland *et al.*, 1993): d= distance du poisson au transect, n= nombre de poissons.

2.2.3. Description de l'environnement

L'environnement des stations de comptage des poissons est décrit par diverses variables. Certaines d'entre elles (profondeur, substrat, benthos) étaient disponibles dans la base de données sur le lagon sud-ouest. Par ailleurs, des relations ayant été mises en évidence entre les peuplements de poissons et certains indices sédimentologiques dans le lagon d'Ouvéa (Kulbicki *et al.*, 1994), la sédimentologie des fonds meubles avoisinant les stations est exploitée plus en détail dans la présente étude. Enfin, dans le but de caractériser d'éventuels apports terrigènes, l'environnement terrestre de ces stations côtières a été abordé par le biais, d'une part, de la morphologie et du recouvrement des bassins versants et, d'autre part, de la nature géologique du sous-sol. Nous nous sommes limités à ces variables pour des raisons d'accessibilité de données.

2.2.3.1. Substrat

Le long des transects de comptage le substrat est décrit par section de 10 mètres. Le plongeur évalue la couverture des constituants du substrat suivant les catégories indiquées dans le tableau I (Kulbicki *et al.*, 1994, 1995). La couverture par des organismes vivants (coraux, alcyonaires, algues, phanérogames) est notée séparément. En particulier, les coraux morts sont comptés en tant que substrat, alors que les coraux vivants ne sont pas considérés comme substrat, sauf pour les formes massives (Kulbicki *et al.*, 1994, 1995).

TABLEAU I. Les différentes catégories du substrat et leurs descriptifs relevés sur les stations de comptage.

Dénomination	Descriptif
Vase	particules de taille inférieure à 0,063 mm
Sable + Gravier	particules de 0,063 mm à 1 cm
Débris	particules de 1 cm à 10 cm
Blocs	particules de 10 cm à 100 cm
Roche	roche massive d'origine organique ou non
Corail mort	bloc de plus de 1m de diamètre de nature corallienne

2.2.3.2. Benthos

Les organismes benthiques de grande taille (supérieure à 5 cm environ), animaux fixés ou mobiles et végétaux, ont été répertoriés: Algues, Phanérogames, Coraux durs, Alcyonaires, autres Cnidaires, Spongiaires, Ascidies, Echinodermes, Gastéropodes et Bivalves. Leur abondance est appréciée par un indice variant de 1 à 5. L'identification spécifique de certains organismes tels que les coraux étant impossible sans prélèvement, ces données sont souvent limitées au nom de genre. Pour cette raison les données de benthos sont seulement exploitées en terme de richesse "taxonomique" et abondance au sein de chaque catégorie (Kulbicki *et al.*, 1994).

2.2.3.3. Sédimentologie marine

a. Données cartographiées

Les cartes sédimentologiques marines à l'échelle 1/50 000 (Dugas et Debenay, 1980) ont fourni un indice de pourcentage des débris grossiers, des sables et graviers et des lutites ainsi qu'un indice de la teneur en carbonates à proximité des stations (classes en Annexe 1).

b. Granulométrie des fonds meubles avoisinants

Des échantillons de sédiment ont été récoltés durant les mois d'avril et mai 1997. A l'emplacement des paires de stations, 3 carottes de sédiment ont été prélevées et mélangées pour l'analyse granulométrique, selon le protocole mis au point par Chevillon (1990, 1995). Huit indices granulométriques ont été calculés à partir de courbes cumulatives semi-logarithmiques exprimées en échelle Phi (ϕ): le pourcentage de vase (Va%), la médiane (Md ϕ), la taille moyenne (Mz), le classement (D ϕ), le triage (σ), l'asymétrie (Ski), la normalité (Kg) et le facteur hydrodynamique (Fh). La signification et les formules de chacun de ces indices sont données en Annexe 1.

2.2.3.4. Données de courantologie

La vitesse du courant moyennée sur la colonne d'eau a été calculée grâce à un modèle mathématique tridimensionnel établi dans une partie du lagon sud-ouest (Douillet, à paraître). Les stations à l'est du canal Woodin étant situées dans une zone tampon dans laquelle le modèle n'est pas valide, aucune valeur de vitesse de courant n'a pu leur être attribuée.

2.2.3.5. Morphologie et recouvrement des bassins versants

Les bassins versants terrestres faisant face aux stations ont été tracés à partir de cartes IGN à l'échelle 1/50 000. Les variables de morphologie et de recouvrement des bassins versants ont été choisies en rapport avec les influences terrigène et anthropique sur les récifs frangeants. Les indices morphologiques employés sont la surface et l'altitude du point culminant. Le recouvrement du sol est évalué en pourcentage de forêt, savane, sol nu, plantation et zone urbanisée. Ont été définis dans la présente étude un indice de densité du réseau hydrographique (1: absence de cours d'eau, 2: présence de cours d'eau temporaires, 3: petits à moyens cours d'eau permanents, 4: grands cours d'eau) et un indice de densité d'habitation (1: absence d'habitation, 2: habitat dispersé, 3: habitat groupé en villages, 4: zone urbanisée).

2.2.3.6. Données de géologie

La nature chimique des roches affleurant sur terre a été prise en compte, de manière semi-quantitative. A partir de la carte géologique à l'échelle 1/200 000 et du mémoire du BRGM associé (Paris, 1981), les teneurs moyennes en 6 éléments chimiques principaux (Fer, Nickel, Chrome, Silice, Calcium, Magnésium) ont été évaluées pour chacune des roches éruptives et volcano-sédimentaires présentes dans la zone d'étude. Ces teneurs ont été ordonnées en 4 classes (Bourdon, com.pers.; Latham *et al.*, 1978) (Annexe 2).

A l'échelle d'une paire de stations seule la composition de la roche présente face au point perpendiculairement à la côte a été prise en compte.

A l'échelle d'un bassin versant les pourcentages d'affleurement des principales roches ont permis de pondérer les indices de composition chimique affectés à chaque roche. Une composition chimique moyenne du sous-sol d'un bassin versant est ainsi obtenue, ce qui rend compte des proportions d'éléments chimiques susceptibles d'être déversés dans le lagon.

2.3. Méthodes d'analyse

2.3.1. Elaboration des données de comptage

2.3.1.1. Calcul de la densité et de la biomasse

Les densités et biomasses de poissons ont été calculées à partir des relevés visuels et d'après la méthode de Burnham *et al.* (1980). A de rares exceptions près, le nombre de poissons détectés diminue avec la distance au transect. Cette distribution permet d'estimer le nombre de poissons théoriquement présents sur le transect et donc la densité. Cette estimation peut se faire par de nombreuses méthodes (Burnham *et al.*, 1980), mais il s'avère que la distance moyenne pondérée "dm" donne pour la majorité des espèces des résultats comparables aux autres méthodes et présente l'avantage d'un calcul simple.

Pour l'espèce j on a:
$$dm_j = (\sum n_i d_i) / (\sum n_i)$$
 avec i : compteur d'observations de l'espèce j
 d_i : distance du poisson i au transect
 n_i : nombre de poissons i ($n_i = 1$, mais en cas de banc peut être supérieur)

La densité D_j s'obtient alors par la relation:
$$D_j = \sum n_j / dm_j L$$
 avec L : longueur du transect

L'estimation des biomasses est obtenue grâce à l'utilisation de relations poids-longueur (Kulbicki *et al.*, 1993, 1994). La valeur obtenue est une mesure de biomasse par unité de surface; par commodité nous emploieront le terme de "biomasse".

Pour l'espèce j on a:
$$B_j = (\sum n_i w_i) / dm_j L$$
 avec w_i : poids estimé du poisson i

Ces calculs peuvent se faire pour chaque espèce séparément ou pour l'ensemble des poissons. Les meilleures estimations globales sont obtenues en faisant la somme des estimations par espèce et non en considérant les espèces prises dans leur ensemble. Les écarts entre ces deux types d'estimations peuvent être assez importants, surtout quand le nombre d'espèces est élevé.

2.3.1.2. Structures

Cinq types de structures sont choisies pour la présente étude en raison des données biologiques sur les espèces dont on dispose. La structure trophique, la structure de taille et la structure de mobilité ont déjà été utilisées par d'autres auteurs (Legendre *et al.*, 1997). La structure démographique et la structure de grégarité sont employées par Kulbicki (1992; 1996; com. pers.).

a. Structure de taille

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

b. Structure trophique

La plupart des espèces présentent un régime alimentaire varié, plusieurs catégories d'aliments intervenant. Les régimes alimentaires utilisés sont ceux donnés par Kulbicki *et al.* (1994): necton (poissons), macroinvertébrés (taille supérieure à 20 mm), microinvertébrés, plancton (essentiellement du zooplancton), macroalgues, microalgues, détritus et coraux. La contribution de chaque espèce à un régime alimentaire est fonction du pourcentage de cet aliment dans la consommation totale. Ainsi, un poisson de 100 g dont la nourriture est constituée à 20% de necton, participe à hauteur de 20 g à la biomasse des piscivores. Les 80 g restants sont répartis dans les autres classes trophiques selon les pourcentages respectifs des autres composants de son régime alimentaire.

c. Structure de mobilité

Afin de rendre compte du mode d'utilisation de l'espace vital des poissons, les espèces sont qualifiées de territoriales, sédentaires (non territoriales), mobiles à petit rayon d'action ou très mobiles à grand rayon d'action.

d. Structure démographique

Chaque espèce de poisson possède des caractéristiques biologiques qui lui sont propres, telles que sa longévité, son âge de maturité sexuelle, sa croissance, sa mortalité, sa taille. Ces traits d'histoire de vie servent à définir la stratégie démographique de l'espèce (Annexe 3). Ces stratégies ont été réparties en six catégories qui décrivent un continuum entre les stratégies de type "r" (classe 1) et celle de type "K" (classe 6). Cette classification n'a pas été effectuée dans le but de se pencher sur les implications théoriques du concept "r-K" (Pianka, 1970), mais parce qu'elle permet de considérer simultanément plusieurs traits biologiques.

e. Structure de grégarité

Afin de mieux marquer les différences de niches écologiques, les espèces ont été caractérisées selon leur mode de grégarité : on distingue ainsi les espèces solitaires, celles qui vivent par paire, par banc de moins de 20 individus, par banc de 20 à 50 et par banc de plus de 50 individus.

2.3.2. Relation entre les peuplements et leur environnement

La mise en relation des peuplements avec les variables environnementales est effectuée par deux approches complémentaires selon plusieurs échelles d'étude.

2.3.2.1. Echelles d'analyse

Les descripteurs de l'environnement choisis pour cette étude s'expriment à des échelles spatiales très diverses allant de la centaine de mètres à plusieurs dizaines de kilomètres carrés. Les trois échelles spatiales prises en compte pour l'étude des relations environnement-peuplements sont: l'échelle de la station de comptage (unité de 100 m), l'échelle d'une paire de stations (unité de 400 m maximum) et l'échelle du bassin versant (unité de 5 km maximum) (tab. II).

TABLEAU II. Les trois échelles d'analyse, leurs ordres de grandeur et les variables environnementales qui y ont été mesurées.

Echelles d'analyse	1 - Station	2 - Paire de stations	3 - Groupes de stations sous un même bassin versant
Dimensions	100 m	de 200 à 400 m	de 400 m à 5 km
Variables environnementales	Profondeur Substrat Organismes recouvants (%) Benthos (diversité) Benthos (abondance)	Courant Granulométrie des fonds meubles Sédimentologie marine générale Géologie	Surface du bassin versant Altitude du point culminant Réseau hydrographique Habitat Recouvrement du bassin versant Géologie du bassin versant

2.3.2.2. Première approche : corrélations entre structures de peuplements et descripteurs de l'environnement

a. Tableaux de corrélation

Cette approche consiste à calculer les coefficients de corrélation entre les structures des peuplements et les variables de l'environnement. Pour les peuplements, toutes les classes des cinq types de structures sont considérées indépendamment en richesse spécifique, en densité puis en biomasse. Les variables environnementales sont elles aussi considérées les unes séparément des autres. La significativité (5%, 1% et 0.05%) des coefficients de corrélation est déterminée par un test de Student.

b. Scores

Des valeurs score de 1, 2 et 3 sont attribuées respectivement aux corrélations significatives à 5%, 1% et 0.05%; les corrélations non significatives sont affectées d'un score de 0. Pour une vision plus synthétique, les sommes des scores par lignes (les variables du milieu) sont représentées graphiquement.

2.3.2.3. Deuxième approche : analyse hiérarchique et ANOVA

a. Groupement des stations par similarité spécifique de peuplement

La similarité spécifique entre stations est calculée à partir des données de présence/absence, de densité et de biomasse de chaque espèce. Dans tous les cas les espèces qui n'ont été observées qu'une fois (un individu) dans une seule station ne sont pas prises en compte ; elles représentent un total de 30 espèces sur 304.

Le calcul des matrices de distance entre échantillons est réalisé à l'aide de l'indice de Jaccard pour les valeurs de présence et à l'aide de l'indice de Bray-Curtiss pour les valeurs de densité et de biomasse (Legendre et Legendre, 1984).

Calcul de l'indice de Jaccard :

$$J = C / (A + B - C)$$

A : nombre d'espèces du premier échantillon

B : nombre d'espèces du second échantillon

C : nombre d'espèces communes aux deux échantillons

J est compris entre 0 et 1 (1 = identité de la composition spécifique de deux échantillons).

Calcul de l'indice de Bray-Curtiss :

$$BC = 2 \cdot \sum_i \min(x_{1i}, x_{2i}) / (\sum_i x_{1i} + \sum_i x_{2i})$$

x_{1i} : valeur du paramètre (densité ou biomasse) pour l'espèce i, dans l'échantillon 1.

x_{2i} : valeur du paramètre (densité ou biomasse) pour l'espèce i, dans l'échantillon 2.

BC est compris entre 0 et 1 (1 = identité des échantillons).

Les groupements sont effectués à partir des matrices de distances au moyen d'analyses hiérarchiques. Le mode de groupement choisi est la méthode de Ward, méthode agglomérative dont le principe est de minimiser la variance au sein de chaque groupe (Anonyme, 1994; Jongman *et al.*, 1995). Comme il a été mentionné plus haut cette analyse est répétée aux trois échelles spatiales envisagées (station, paire de stations et bassin versant).

A l'issue de chaque analyse hiérarchique on obtient un dendrogramme reliant les échantillons; ceci permet de classer les échantillons par groupes de similarité spécifique.

b. Groupement des stations par similarité structurelle de peuplement

Afin de bien rendre compte des différences et similarités de niches écologiques rencontrées dans les stations, on utilise pour cette analyse les valeurs de richesse spécifique, de densité ou de biomasse des cinq types de structures séparément: la structure de taille, la structure trophique, la structure écologique, la structure de grégarité et la structure démographique. Les données sont centrées et réduites par station. La distance euclidienne est utilisée pour le calcul de distances entre échantillons puis la méthode de Ward comme mode de groupement de l'analyse hiérarchique. Comme précédemment, cette analyse est répétée aux trois échelles spatiales envisagées (station, paire de stations et bassin versant) et le dendrogramme obtenu permet de regrouper les stations par affinité structurelle.

c. Effets des variables environnementales sur les groupes obtenus.

L'effet des variables environnementales sur les groupes obtenus par les analyses hiérarchiques est testé par analyse de variance (ANOVA 1). Pour chaque variable, on teste ainsi la différence de moyenne entre les groupes de similarité faunistique (spécifique et structurelle). Les différences significatives à plus de 5%, 1% et 0,05% sont mises en évidence. Avant de réaliser l'ANOVA, l'homoscédasticité des groupes est vérifiée par le test de Levène (seuil de significativité: 5%); en cas de rejet l'ANOVA n'est pas effectuée.

3. RESULTATS

3.1. L'environnement

3.1.1. L'environnement à l'échelle de la station

Les stations dans lesquelles ont eu lieu les comptages de poissons sont en moyenne profondes de 3,4 m (avec un intervalle de confiance à $\alpha=0,05$ de $\pm 0,4$ m), situation représentative des tombants de récifs frangeants en Nouvelle-Calédonie. Les fonds durs dominent (68%) avec une majorité de débris (29%) car les transects sont placés en bordure du platier corallien parallèlement à la côte (fig. 3A). La majeure partie du substrat dur est d'origine organique (corail mort, débris et blocs coralliens). Parmi les fonds meubles les sables sont plus fréquents que les vases (respectivement 28 et 4%). La plupart des sables sont d'origine corallienne et les vases d'origine exogènes. Provenant d'apports alluviaux les vases sont souvent caractéristiques de milieux riches en matière organique en suspension. Leur présence peut avoir ainsi des effets positifs sur la chaîne trophique (forte productivité primaire) mais aussi négatifs sur l'installation ou la survie du benthos fixé, qui supporte mal un envasement trop important; par voie de conséquence les structures des peuplements de poissons en sont affectées.

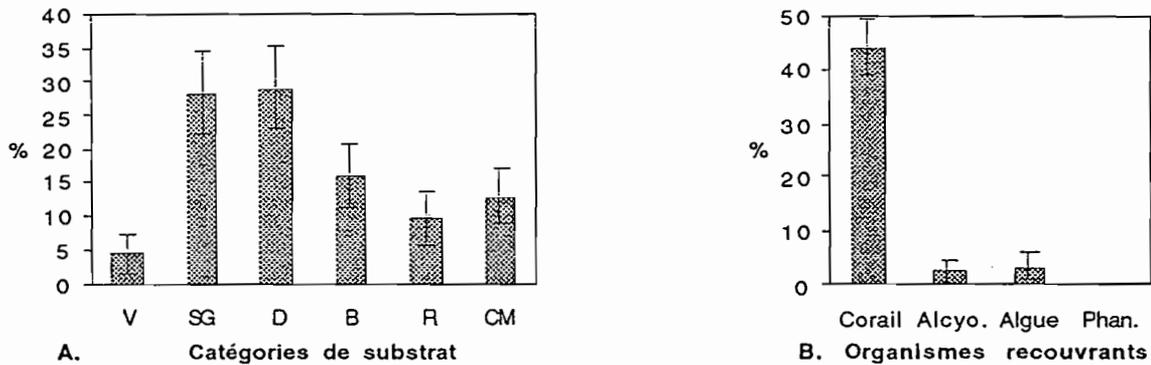


Figure 3. Occurrence des différentes catégories de substrat (A) et des différents organismes recouvants (B). Valeurs moyennes de 90 stations, intervalles de confiance à 95%. V: vase, SG: sable et graviers, D: débris, B: blocs, R: roche, CM: corail mort. Alcyo.: Alcyonaires, Phan.: Phanérogames.

Les communautés benthiques représentent la composante biotique de l'environnement des poissons (fig. 4). D'une part, au sein des organismes mobiles, les Echinodermes sont les plus représentés en richesse taxonomique et en abondance. D'autre part, les coraux durs constituent la majeure partie des organismes recouvants (fig. 3B). La moyenne de recouvrement en corail est de 44,2% ($\pm 5,0\%$). Dix pour cent des stations ont un recouvrement en corail inférieur à 10%; ce sont pour la plupart des biotopes en bordure d'estuaires ou de fond de lagon. Treize pour cent des stations présentent un recouvrement supérieur à 70%. Il s'agit dans la plupart des cas de champs de coraux branchus du genre *Acropora*. Enfin les végétaux, essentiellement des algues, sont peu présents dans ces milieux.

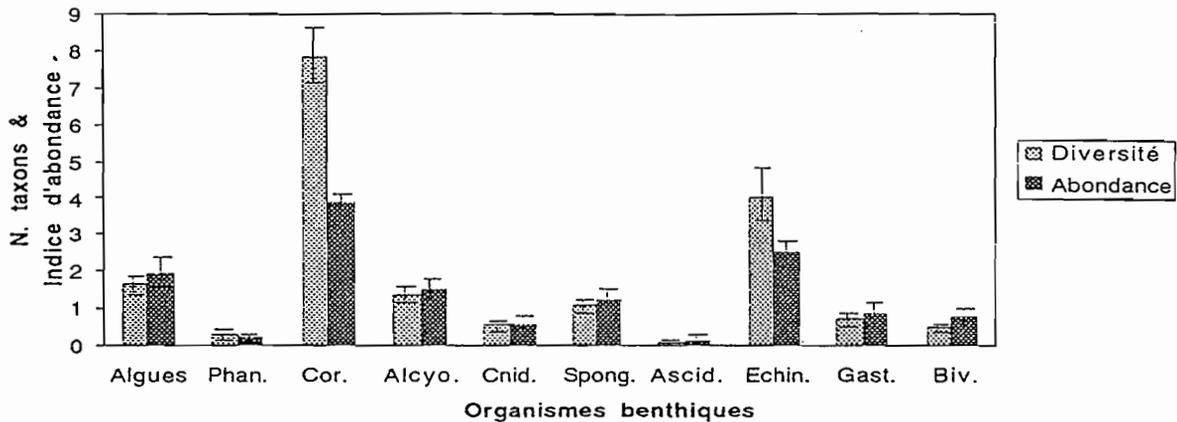


Figure 4. Diversité (nombre de taxons) et abondance (indice variant de 1 à 5) des différents organismes benthiques. Valeurs moyennes de 90 stations et intervalles de confiance à 95%. Phan.: Phanérogames, Cor.: coraux durs, Alcyo.: Alcyonaires, Cnid.: autres Cnidaires, Spong.: Spongiaires, Ascid.: Ascidies, Echin.: Echinodermes, Gast.: Gastéropodes, Biv.: Bivalves.

3.1.2. L'environnement à l'échelle des paires de stations

La vitesse du courant moyennée sur la colonne d'eau est de $8,72 \text{ cm.s}^{-1}$ ($\pm 2,18 \text{ cm.s}^{-1}$).

La sédimentologie marine renseigne sur la nature des fonds meubles à proximité des stations de comptage (tab. III). On rencontre ces fonds progressivement en s'éloignant du récif frangeant perpendiculairement à la côte. Ces milieux appartiennent déjà aux fonds de lagon. Globalement les sédiments sont moyennement à fortement carbonatés (teneur moyenne en carbonate supérieure à 50%) ce qui traduirait un apport terrigène faible. La carte sédimentologique indique qu'ils sont composés de fortes quantités de sables et de faibles quantités de débris grossiers, ce qui concorde avec l'analyse des échantillons. En effet les tailles moyenne et médiane des grains (Mz , $Md\phi$) caractérisent des sables moyens à très grossiers. Ce sont des milieux faiblement envasés (pourcentage moyen en lutites dans les échantillons prélevés $6,6\%$ ($\pm 1,8\%$)). Les autres indices granulométriques employés révèlent que ces sédiments sont moyennement à faiblement classés ($D\phi = 1,29 \pm 0,14$) et mal triés ($\sigma_i = 1,94 \pm 0,12$). Ceci traduit leur faible compétence vis à vis de l'agent de transport (le facteur hydrodynamique). La distribution de taille des grains est globalement symétrique (Ski) et présente une normalité moyennement accusée (Kg). En résumé il s'agit généralement de sédiments peu évolués, c'est à dire produits *in situ* ou n'ayant été que très peu déplacés.

Les indices sédimentologiques ne présentent qu'une faible variabilité. Les paires de stations sont très similaires du point de vue sédimentologique en raison de leur appartenance à une catégorie restreinte de milieu, les récifs frangeants.

TABLEAU III. Résultats de sédimentologie marine d'après les analyses de sédiments (A) et la carte sédimentologique (B). A partir des 45 paires de stations sont calculés la moyenne et son intervalle de confiance (IC) à 95% et la médiane. Md ϕ : taille médiane des grains, Mz: taille moyenne des grains, D ϕ : classement, σ : triage, Kg: normalité, Ski: asymétrie, Fh: facteur hydrodynamique.

Données	Variables	Moyenne	IC (95%)	Médiane	
(A)	Granulométrie des fonds meubles environnants	Vase (%)	6,62	1,78	4,31
		Md ϕ (indice ϕ)	0,51	0,20	0,49
		Mz (indice ϕ)	0,40	0,22	0,29
		D ϕ (indice ϕ)	1,29	0,14	1,20
		σ (indice ϕ)	1,94	0,12	1,95
		Kg (indice ϕ)	1,12	0,09	1,06
		Ski (indice ϕ)	-0,07	0,06	-0,08
		Fh (s.u.)	-0,17	0,22	-0,09
(B)	Sédimentologie marine générale	Débris (indice: 0 à 5)	0,76	0,48	0,00
		Sable (indice: 0 à 3)	2,51	0,30	3,00
		Lutite (indice: 0 à 4)	1,40	0,32	1,00
		Carbonate (indice: 0 à 1)	0,76	0,13	1,00

L'environnement géologique proximal révèle deux groupes de paires de stations bien distincts (fig. 5). D'une part, les secteurs 1, 2, 3 et 4 (nord-ouest de la zone d'étude) sont situés sur des terrains volcano-sédimentaires de nature chimique similaire : forte teneur en Silice, faible teneur en Magnésium, absence de Nickel et Chrome. D'autre part, les secteurs 5, 6 et 7 sont situés sur le massif péridotitique, ce qui confère à leur sous-sol une nature chimique caractéristique : teneurs élevées en Nickel et Chrome, faible teneur en Silice. Dans ce groupe les stations les plus au sud du secteur 7 se distinguent par des teneurs en Fer et en Chrome remarquablement élevées et une très faible teneur en Silice.

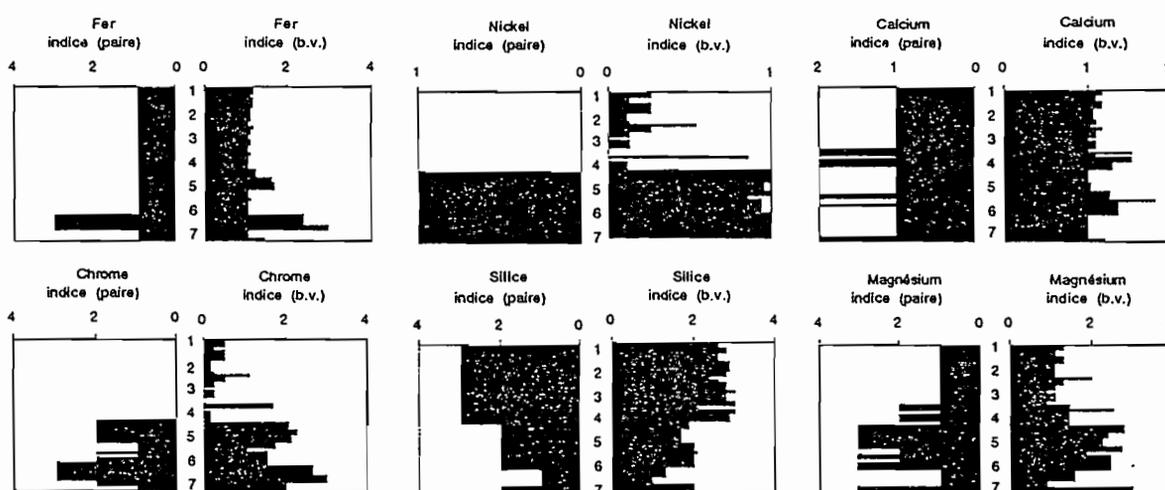


Figure 5. Indice de composition géologique au niveau des paires de station (à gauche) et des bassins versants (à droite), regroupés par secteurs (secteurs 1 à 7). Les patrons de distribution sont sensiblement symétriques. La zonation géographique (secteurs 1, 2, 3, 4 d'une part et 5, 6, 7 d'autre part) est surtout marquée pour les éléments Nickel, Chrome et Silice.

3.1.3. L'environnement à l'échelle du bassin versant

Les bassins versants sont d'une grande hétérogénéité de surface, variant d'un facteur 300 entre le plus petit (Presqu'île Maa) et le plus grand (la Dumbéa). L'indice d'abondance du réseau hydrographique varie dans le même sens que la surface: les petits bassins versants sont souvent arides et abrupts tandis que les grands correspondent aux rivières les plus grandes. L'indice d'abondance de la population humaine distingue les zones autour de Nouméa, des autres (tab. IV).

TABLEAU IV. Résultats de morphologie des bassins versants. Les indices d'abondance du réseau hydrographique et d'habitat varient de 1 à 4. N=23, IC: intervalle de confiance à 95%, Min.: valeur minimale, Max.: valeur maximale.

Variabes - bassin versant	Moyenne	IC (95%)	Mediane	Min	Max
Surface (km ²)	18,77	21,02	4,28	0,59	237,34
Point culminant (m)	335,91	122,25	258,00	67,00	1250,00
Rés. hydrographique (indice)	2,26	0,35	2,00	1,00	4,00
Habitat (indice)	2,00	0,45	2,00	1,00	4,00

Les gammes de variation des recouvrements en forêt, savane, sol nu et zone urbanisée sont en général très grandes (presque de 0 à 100%) contrairement à celles des zones cultivées rares et peu étendues dans cette région de Nouvelle-Calédonie. Remarquons que le pourcentage médian de zone urbanisée est 0% ; en effet seul un petit groupe de bassins versants situés autour de Nouméa ont un recouvrement urbain très élevé (fig. 6).

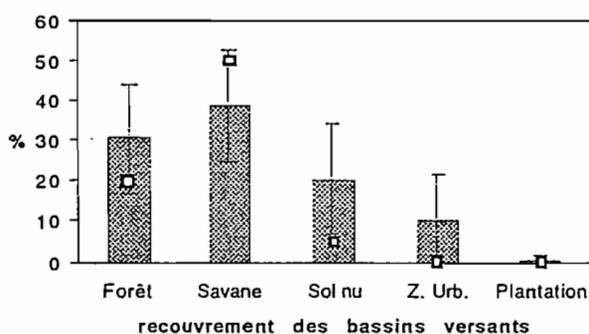


Figure 6. Pourcentage de recouvrement des bassins versants en forêt, savane, sol nu, zone urbanisée (Z. Urb.) et plantations. Valeur moyenne et son intervalle de confiance à 95%, médiane (□).

L'environnement géologique à l'échelle des bassins versants présente le même signal qu'au niveau de paires de stations (fig. 5).

3.2. Les peuplements de poissons

3.2.1. Taxons échantillonnés

Dans l'ensemble de la zone d'étude 304 espèces, réparties en 118 genres et 47 familles ont été répertoriées; 17 familles ne sont représentées que par une seule espèce (Annexe 4). Aucune espèce n'est strictement ubiquiste (rencontrée dans les 90 stations) et seulement quatre (1%) ont été recensées dans plus de 90% des stations. Les espèces rares (répertoriées dans une seule station) sont au nombre de 62 (=20%). Parmi celles-ci, trente (=10%) ne sont apparues qu'une seule fois; ce sont des espèces rares, solitaires, cryptiques ou pélagiques. Les familles les plus représentées en densité d'individus et/ou biomasse sont les Pomacentridae (demoiselles, sergents major, poissons clown), les Scaridae (poissons perroquet), les Labridae, les Acanthuridae (poissons chirurgiens), les Lutjanidae, les Serranidae (mérus), les Siganidae (poissons lapin), les Chaetodontidae (poissons

papillon), les Apogonidae (poisson cardinal) et les Carcharhinidae (requins) (tab. V). L'espèce de loin la plus communément observée est *Chromis viridis* (14% du total des individus).

TABLEAU V. Densité et biomasse des dix principales familles de poissons en valeurs absolue et relative.

Familles	DENSITE		BIOMASSE	
	N indiv/m ²	%	g/m ²	%
Pomacentridae	3,34	78,7	22,28	21,0
Scaridae	0,16	3,8	21,56	20,3
Apogonidae	0,14	3,4	1,58	1,5
Labridae	0,10	2,5	8,74	8,3
Chaetodontidae	0,09	2,3	3,69	3,5
Acanthuridae	0,05	1,3	8,26	7,8
Siganidae	0,04	1,0	4,55	4,3
Lutjanidae	0,04	1,0	7,16	6,8
Serranidae	0,01	0,3	5,84	5,5
Carcharhinidae	0,00	0,0	3,38	3,2

3.2.2. Densité et biomasse sur l'ensemble de la zone d'étude

Sur l'ensemble des stations la densité moyenne est de 4,81 ($\pm 1,03$) individus par m² et la biomasse moyenne est de 111,7 ($\pm 18,5$) g.m⁻². Les valeurs de densité et de biomasse sont très variables d'une station à une autre : les valeurs extrêmes diffèrent d'un facteur 55 en densité et 65 en biomasse. Les densités élevées sont souvent dues à la présence de bancs de poissons tels que certains Pomacentridae ou Apogonidae regroupant jusqu'à 1000 individus d'environ 5g chaque. Les biomasses élevées sont souvent à imputer aux espèces solitaires de grande taille, comme les requins (*Carcharhinus amblyrynchos* par exemple pouvant atteindre 30 kg). En moyenne, sur l'ensemble de la zone d'étude, les Pomacentridae représentent 78% de la densité totale (poissons fréquents et souvent grégaires) mais seulement 21% de la biomasse (poissons de petite taille) (tab. V). En revanche, les Scaridae, poissons de taille moyenne à élevée, contribuent pour 20% à la biomasse totale et pour seulement 4% à la densité totale.

Des variations géographiques en densité, biomasse et richesse spécifique existent (fig. 7). La richesse spécifique par station ne montre que de faibles variations. Le secteur 4 (Mont Dore) est significativement moins riche en espèces que les autres et le secteur 7 (St Vincent) détient le maximum de richesse spécifique. Ces deux secteurs sont des cas extrêmes si l'on tient compte de la proximité avec des zones physiographiques différentes: les stations côtières du secteur 7 à l'extrémité sud-est du lagon sont proches d'un grand nombre de récifs intermédiaires et subissent probablement une forte influence océanique. C'est le contraire pour les stations du secteur 4, les plus éloignées. Les légers déficits en biomasse des secteurs centraux (2, 3, 4, 5) pourraient être imputés à la pression de pêche qui s'exerce principalement autour de la ville de Nouméa et jusqu'au canal Woodin.

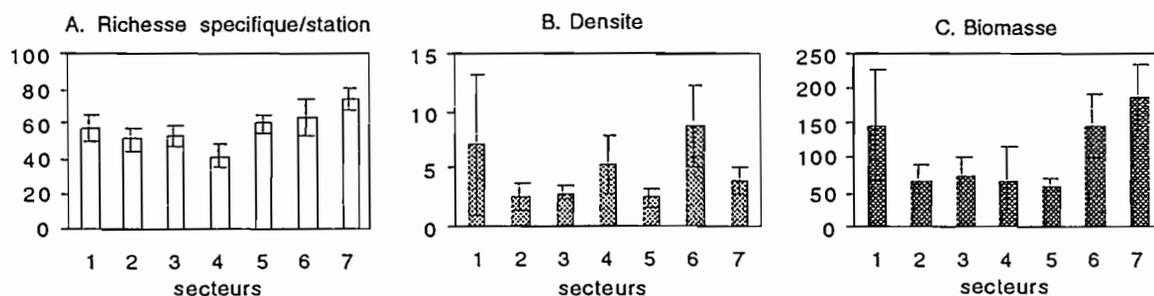


Figure 7. Variations géographiques (secteurs 1 à 7, voir carte fig. 1) de la richesse spécifique par station (nombre d'espèces) (A), de la densité (Nombre d'individus par m²) (B) et de la biomasse (g. m⁻²) (C) des peuplements de poissons. Valeur moyenne par secteur et intervalle de confiance à 95%.

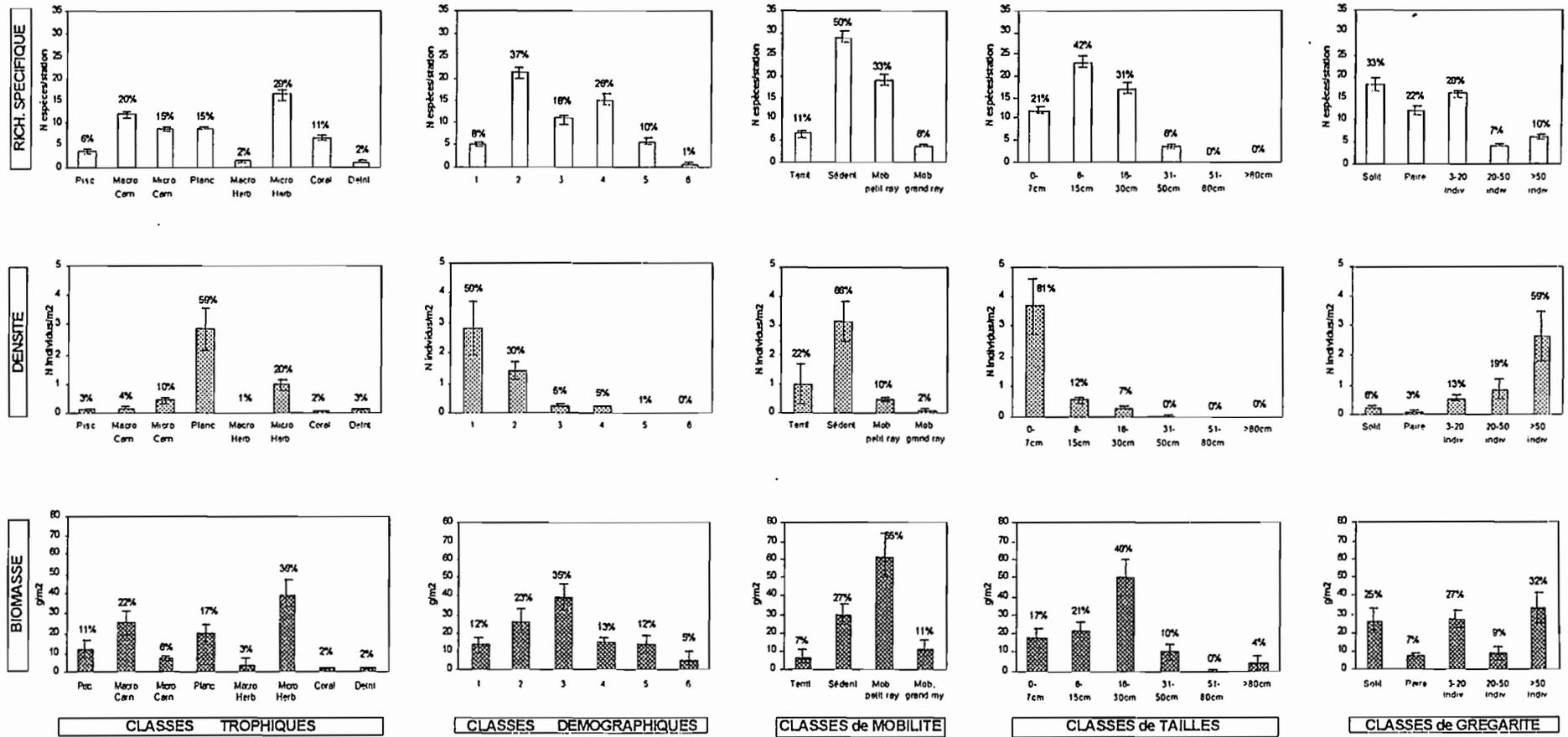


Figure 8. Structures des peuplements de poissons en classés trophiques, démographiques, de mobilité, de taille et de grégarité, en termes de richesse spécifique par station, de densité et de biomasse. Valeurs moyennes de 90 stations avec leur intervalle de confiance à 95%. Les pourcentages représentent la part de chaque classe sur le total de la richesse spécifique, de la densité et de la biomasse. Abréviations: Pisc.: piscivores, Macro carn.: macrocarnivores, Micro carn.: microcarnivores, Planct.: planctonophages, Macro herb.: macroherbivores, Micro herb.: microherbivores, Coral.: corallivores, Detrit.: détritovores, Territ.: territoriaux, Sédent.: sédentaires, Mob. petit (resp. grand) ray.: mobile à petit (resp. grand) rayon d'action, Solit.: solitaires, Paire: vivant par paire.

3.2.3. Structures des peuplements

Les peuplements côtiers de poissons récifaux du lagon sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie sont observés selon leurs structures trophique, démographique, de mobilité, de taille et de grégarité (fig. 8). Les intervalles de confiance (à 95%) de chaque catégorie sont relativement peu étendus et souvent non chevauchants, ce qui autorise dans une certaine mesure cette description globale des peuplements. Pour une meilleure compréhension des corrélations entre structures, des tableaux de structures croisées deux à deux étaient certains résultats; ces tableaux sont présentés en Annexe 5.

3.2.3.1. Richesse spécifique

Les structures en richesse spécifique globale ou en richesse spécifique par station diffèrent peu l'une de l'autre (fig. 8A). L'analyse de traits biologiques par le biais de la richesse spécifique permet d'envisager les niches écologiques les plus fréquemment exploitées par les espèces, (celles qui seraient susceptibles d'être saturées).

Certains régimes alimentaires ne supportent qu'un nombre très restreint d'espèces pour diverses raisons. Le nombre d'espèces macroherbivores est faible en zone récifale, probablement en raison de la faible abondance et diversité des algues et phanérogames, aliment principal de ces espèces. En revanche, le fait que le régime détritivore ne regroupe que 2% des espèces est probablement dû à une difficulté de classification. L'aliment détritus regroupe dans les contenus stomacaux aussi bien de la matière organique en décomposition et des excréments que du méiobenthos ou des algues unicellulaires de surface. Ainsi les espèces véritablement détritivores sont peu nombreuses. La catégorie des microherbivores est celle qui supporte une diversité maximale, peut être en raison de l'abondance et de la productivité de leur aliment principal, les algues microscopiques qui recouvrent le substrat ou les organismes fixés.

Les classifications en stratégies démographiques, en taille et en type de mobilité montrent un patron de prédominance des caractéristiques intermédiaires. Les classes extrêmes sont souvent sous-représentées en diversité: c'est le cas des stratégies démographiques 1, 5 et 6, des classes de tailles supérieures à 30 cm et des espèces très mobiles ou territoriales.

Enfin la classification en type de grégarité montre une majorité d'espèces solitaires ou par petit groupes (moins de 20 individus).

3.2.3.2. Densité

Ce qui caractérise les cinq patrons de structure en densité est la dominance d'une seule classe totalisant de 59 à 81% des effectifs (fig. 8B). Il s'agit des espèces planctonophages, des espèces à stratégie démographique 1 ("à *turn over* rapide"), des espèces sédentaires, des espèces de petite taille (inférieure à 7cm) et des espèces très grégaires (vivant par banc de plus de 50 individus). L'analyse des tableaux croisés (Annexe 5) révèle que ces catégories sont co-occurentes. Elles regroupent par ailleurs la majorité des Apogonidae et des Pomacentridae rencontrés en très grand nombre tels que *Chromis viridis*. La principale cause de ces distributions dominées par une seule classe est, en fait, la présence massive de Pomacentridae, mentionnée auparavant.

3.2.3.3. Biomasse

En termes de biomasse, les distributions sont plus étendues et non superposables aux distributions de densité (fig. 8C). Ceci prouve que les poissons les plus nombreux ne dominent pas la biomasse, donc le fonctionnement quantitatif du peuplement.

Les classes démographiques, les classes de taille et les classes de mobilité présentent, comme en richesse spécifique, des distributions unimodales et centrées sur les classes intermédiaires. La classe démographique 3 est la plus représentée en biomasse et il apparaît une diminution progressive vers les extrémités de la distribution. Le groupe des poissons de 16 à 30 cm présente la taille, la richesse spécifique et la densité optimales pour dominer largement en biomasse les autres classes de tailles (48%). Contrairement aux résultats de richesse spécifique, en biomasse les espèces mobiles à petit rayon d'action sont majoritaires (55%).

La répartition de la biomasse en catégories trophiques est comparable à celle de la richesse spécifique: dominance des microherbivores, faible participation des détritivores et des macroherbivores. Pour les corallivores le passage de 11% en richesse spécifique à 2% en biomasse peut s'expliquer par leur densité très faible (2%). En revanche ceci ne semble pas être le cas pour les micro-carnivores (passage de 15% en richesse spécifique à 6% en biomasse) puisque leur densité n'est pas

très faible (10%). L'explication restante réside dans la taille moyenne des espèces microcarnivores: ces poissons de petite taille participent peu à la biomasse (tableaux croisés, Annexe 5).

Enfin trois classes de grégarité sur cinq sont également et fortement représentées en biomasse (les espèces solitaires, celles vivant par groupes de 3 à 20 et par banc de plus de 50 individus). Cette forte contribution à la biomasse s'explique: 1/ dans le cas des solitaires, par le nombre élevé d'espèces (33%) éventuellement combiné à une grande taille de ces poissons (tableaux croisés, Annexe 5), 2/ dans le cas des groupes de 3 à 20 individus, par un nombre important d'espèces combiné à une densité non négligeable (13%) et 3/ dans le cas des bancs de plus de 50 individus, par une densité très élevée (59%).

3.2.4. Synthèse: schéma de fonctionnement d'un peuplement de poissons de récif frangeant

A défaut d'avoir accès à une mesure de productivité, le fonctionnement quantitatif du peuplement ichthyologique peut être perçu à travers la biomasse des différentes classes trophiques. Les structures démographiques renseignent sur l'intensité de renouvellement des organismes (*turn over*). Enfin les classes de mobilité donnent une idée des flux spatiaux de biomasse: les espèces mobiles participent potentiellement plus au transfert de matière entre biocénoses (prélèvement ou approvisionnement) que les espèces sédentaires. Le schéma élaboré à partir des tableaux croisés en biomasse propose un modèle de fonctionnement basé sur l'ensemble des observations de l'aire d'étude (fig. 9).

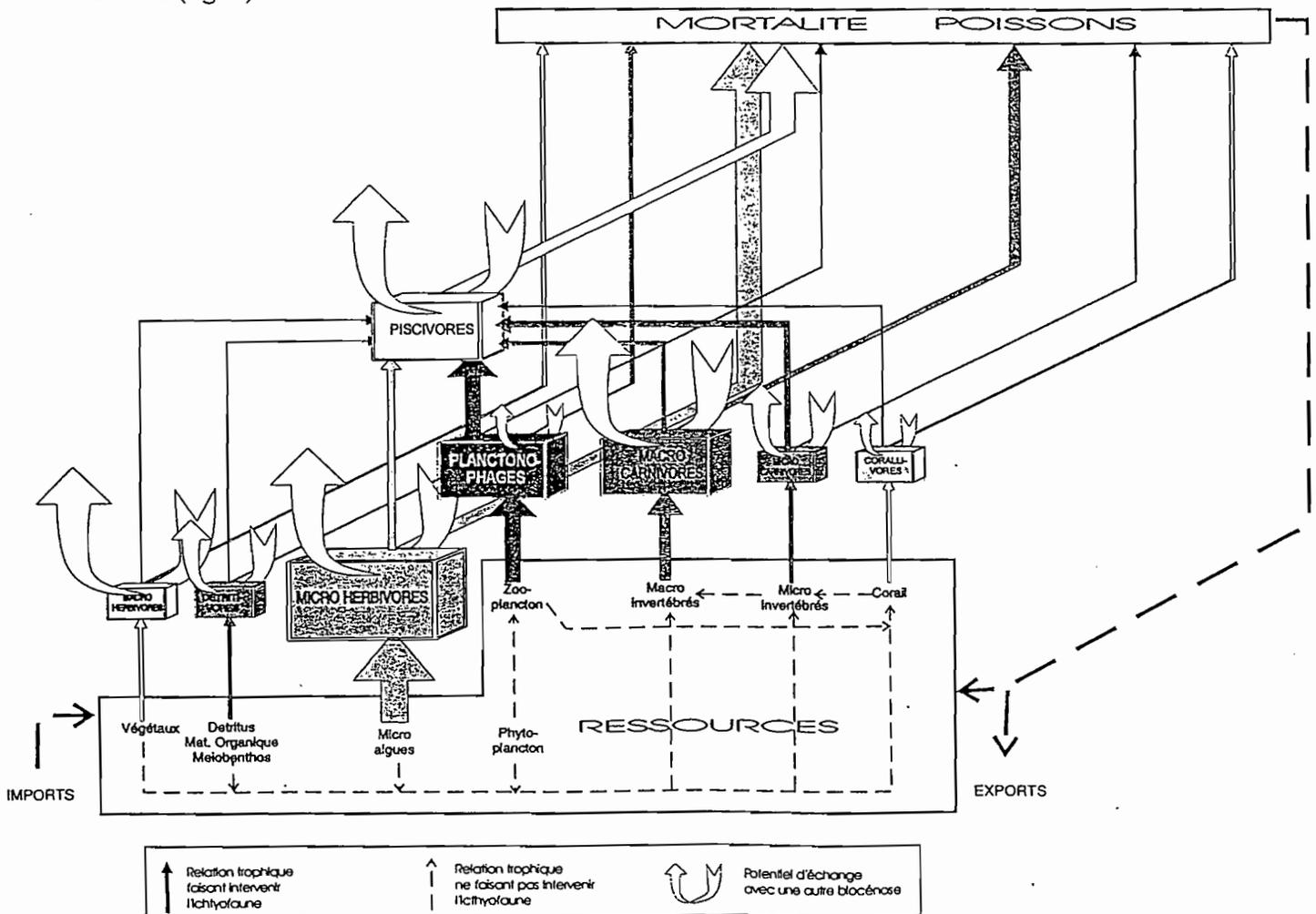


Figure 9. Modèle conceptuel du fonctionnement trophique en biomasse d'une communauté de poissons de récifs frangeants, élaboré à partir des tableaux croisés de structure trophique, démographique et de mobilité. La taille des boîtes est proportionnelle à la biomasse du compartiment. La coloration des boîtes représente le *turn over* moyen du compartiment, estimé grâce aux stratégies démographiques. La taille des flèches de flux représente le potentiel de mobilité du compartiment. La part de mortalité attribuée à la prédation par les piscivores n'a pas été quantifiée mais est évaluée à partir de la connaissance des espèces concernées.

Trois voies principales canalisent 86% de la biomasse totale. La première qui implique des poissons consommateurs primaires, les microherbivores, dispose d'une biomasse considérable (36% du total) assez lentement renouvelée (stratégie démographique 3 marquée) et d'un fort potentiel de déplacement vers d'autres écosystèmes. Cette classe trophique est en particulier bien représentée par les Scaridae et les Acanthuridae.

La deuxième voie, opposée à la précédente, fait intervenir les poissons planctonophages, essentiellement des consommateurs secondaires puisque moins de 1% sont phytoplanctonophages. Ils représentent une biomasse non négligeable (17%) mais surtout un grand nombre de poissons de petite taille et de stratégie démographique de type 1 ou 2, ce qui leur confère une grande rapidité de renouvellement de population. Les espèces concernées par cette voie ont par ailleurs des capacités migratoires réduites. Comme il a été mentionné plus haut cette classe regroupe essentiellement des Pomacentridae et des Apogonidae.

Intermédiaire entre les précédentes, la troisième voie s'appuie sur la classe trophique des macrocarnivores. Cette classe totalise une biomasse moyenne (22%) et montre globalement des stratégies démographiques intermédiaires (2, 3 voire 4) et un potentiel de déplacement élevé. Les familles contribuant pour la plupart à cette classe trophique sont les Labridae et les Serranidae. Par ailleurs elle se distingue en terme de diversité totale (96 espèces soit 28% du total). Il est probable que le milieu récifal permettent une telle diversité en raison de sa richesse spécifique élevée en macrobenthos.

Les voies impliquant les macroherbivores, les détritivores, les corallivores et les microherbivores sont beaucoup moins importantes quantitativement, même si certaines d'entre elles affichent des diversités non négligeables. La classe trophique des poissons piscivores est impliquée dans chaque voie trophique dans une mesure variable; il semblerait malgré l'absence de quantification que les piscivores interviennent majoritairement dans la voie des planctonophages.

La répartition de la richesse spécifique en structures trophique et démographique est quasi-invariante entre les différents secteurs géographiques (fig. 10A). Ceci montre que les acteurs de la chaîne trophique sont présents dans des proportions similaires partout même s'il y a des remplacements d'espèces. Selon les secteurs, ce potentiel d'espèces s'exprime de manière assez constante en densité mais variée en biomasse. La densité est toujours dominée d'une part par les planctonophages et d'autre part par la stratégie démographique 1 (sauf dans le secteur 7) (fig. 10B). La biomasse présente des variations inter-secteurs plus diverses (fig. 10C). Les microherbivores sont partout en quantité importante mais ils ne sont pas seuls: certains secteurs (1, 2 et 3) comportent également une grande quantité de macrocarnivores, le secteur 4 présente une grande biomasse de planctonophages et le secteur 6 de piscivores. La comparaison inter-secteur des structures démographiques en biomasse peut donner un aperçu de l'intensité du *turn over* de chaque région. Par ordre de vitesse de renouvellement croissante figurent les secteurs 6, 7, 5, 2 (dominés par la classe démographique 3), 3, 1 (dominés par la classe démographique 2) et 4 (dominé par la classe démographique 1). Les premiers, probablement les moins résiliants, sont parmi les plus diversifiés et situés à l'extrémité sud-est du lagon.

Ces variations géographiques de la structure des peuplements suggèrent un rôle primordial de structuration de la part de l'environnement.

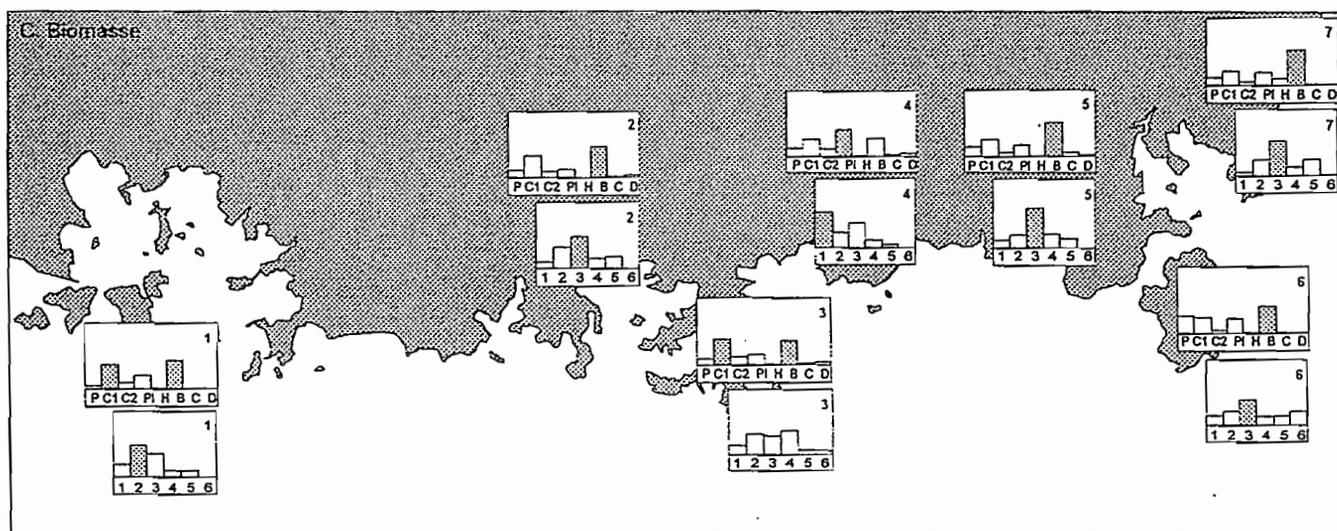
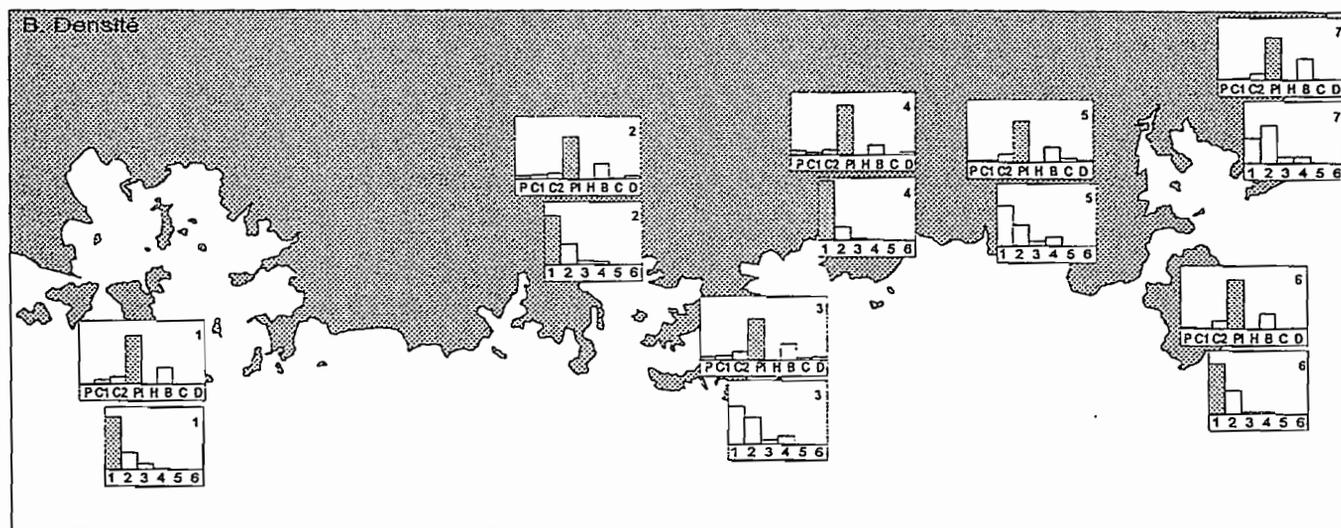
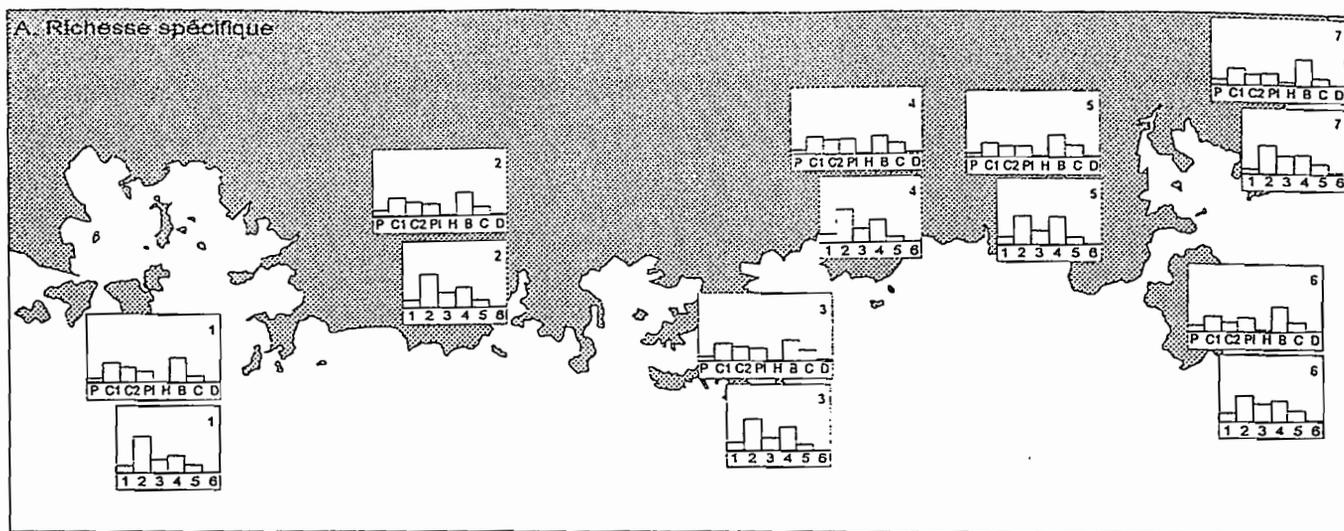


Figure 10. Variations géographiques des structures trophique (histogramme du haut) et démographique (histogramme du bas) en richesse spécifique par station (A), densité (B) et biomasse (C). Structure trophique: P: piscivores, C1: macrocarnivores, C2: microcarnivores, PI: planctonophages, H: macroherbivores, B: microherbivores (Brouteurs), C: corallivores, D: détritivores. Structure démographique: stratégies de 1 à 6. Les 7 secteurs sont St. Vincent (1), Dumbea (2), Nouméa (3), Mt Dore (4), canal Woodin (5), île Ouen (6) et cap N'Dua (7) (voir carte fig. 1).

les microherbivores (fortement corrélés en densité et biomasse à la présence de débris coralliens dont certains broutent le gazon algal recouvrant). Les macroherbivores présentent également en richesse spécifique un patron de corrélation très marqué avec le substrat: corrélations négatives avec les fonds meubles et la roche, positives avec les débris et les blocs. Ceci ne correspond pas à une corrélation entre variables du substrat et présence d'Algues ou de Phanérogames. Les macrocarnivores montrent en densité et biomasse des corrélations inverses à celles des autres classes trophiques: ils sont positivement corrélés à la présence de sable et gravier probablement car c'est le principal milieu de vie de leurs proies (coquillages et vers fousseurs). Les microcarnivores, en revanche, ne sont que faiblement corrélés à la nature du substrat. Cette classe trophique regroupe en fait de nombreux comportements alimentaires en relation avec différents types de substrat: elle rassemble des fousseurs de sable (Mullidae), des picoreurs (petits Labridae) ou aspireurs de microinvertébrés (certains Chaetodontidae) sur substrat dur ou sur corail vivant. Enfin les piscivores et détritivores ne sont pas corrélés à la nature du substrat. Cela s'explique pour une majorité des piscivores par le fait que ces poissons sont très mobiles, ils chassent en se déplaçant au dessus de toutes les catégories de substrats. Les poissons territoriaux et sédentaires qui pourraient paraître les plus inféodés à l'habitat ne sont pratiquement pas corrélés en densité ni en biomasse à la nature du substrat.

En revanche, avec la composante biotique de l'environnement les corrélations sont très élevées pour la densité et la biomasse et faibles à modérées pour la richesse spécifique. Les espèces corallivores sont, en richesse spécifique, densité et biomasse, très positivement corrélées au recouvrement ainsi qu'à la diversité de corail, ce qui est rassurant. Les poissons vivant par paire et ceux appartenant à la classe démographique 4 le sont aussi car de nombreux corallivores ont ces traits biologiques (voir tableaux croisés en Annexe 5). Les macrocarnivores, microcarnivores, planctonophages et microherbivores sont les classes trophiques les plus fortement corrélées à la présence et à la diversité du benthos non corallien. Globalement apparaissent des corrélations positives avec tous les organismes excepté les Algues et les Bivalves (corrélation négative). Parmi les classes de mobilité, les poissons très mobiles se distinguent par leur quasi-absence de corrélation avec le benthos. Il en est de même pour les poissons de grande taille (supérieure à 50 cm). Ces poissons se déplacent selon la disponibilité des ressources. Cette dernière variant dans le temps et l'espace, ceci explique le peu de corrélation observé à leur niveau.

3.3.1.2. Corrélations avec les variables décrivant les paires de stations

Les structures des peuplements de poissons ne sont que faiblement corrélées au substrat avoisinant les stations. Parmi les indices granulométriques, les corrélations les plus significatives s'observent non pas avec la taille des particules ou le pourcentage de vases mais avec les indices plus synthétiques tels que le classement ($D\phi$), le triage (σ_i) et la normalité de la distribution (Kg) (corrélations respectivement négative, négative et positive en densité et en biomasse, et positive, positive et nulle en richesse spécifique). Plus le sédiment est homogène en granulométrie plus la richesse spécifique est basse et les densités et biomasses sont élevées. Par ailleurs les abondances de débris et sables obtenues sur les cartes sédimentologiques donnent des corrélations semblables à celles mesurées au niveau du substrat d'une station. Enfin, des corrélations positives sont observées entre les peuplements (richesse spécifique, densité et biomasse) et la teneur en carbonate du sédiment.

La biomasse et la densité sont positivement corrélées à la vitesse du courant. Le courant est le vecteur de particules alimentaires pour les poissons planctonophages mais aussi pour une grande partie du benthos. Un courant important empêche les particules fines de se déposer, donc favorise le pourcentage de substrats durs propices à la fixation d'organismes benthiques. Ainsi dans une certaine limite, plus le courant est fort plus les communautés benthiques sont riches et prospères, ce qui est favorable aux peuplements de poissons essentiellement en terme de densité et de biomasse (voir corrélations avec le benthos). En milieu côtier la limite maximale d'intensité de courant au delà de laquelle le benthos ne se fixe plus n'est pas atteinte. C'est pourquoi la corrélation observée reste positive.

Les peuplements présentent avec les données de géologie d'importantes corrélations, surtout marquées au niveau de la richesse spécifique. Il a été remarqué que cette variable environne-

mentale partitionne les stations en deux principaux groupes l'un au sud, sur le massif péridotitique et l'autre au nord sur les terrains volcano-sédimentaires. Les corrélations sont positives avec le Fer, le Chrome, le Nickel et négatives avec la Silice. La quasi totalité des structures est concernée.

3.3.1.3. Corrélations avec les variables décrivant les bassins versants

Les corrélations avec le substrat géologique considéré sur l'ensemble du bassin versant sont similaires à celles observées au niveau de la roche seule faisant face à la paire de stations.

Tout comme pour la variable "géologie", les corrélations entre les peuplements et la morphologie et le recouvrement des bassins versants sont sensibles au niveau de la richesse spécifique. Le pourcentage de savane sur les bassins versants est le facteur avec lequel la richesse spécifique est la plus corrélée (positivement), tandis que pour la densité et la biomasse ce rôle est tenu par la présence de sols nus. Une hypothèse expliquant cette observation serait des apports terrigènes sur le récif plus importants en provenance de zones dénudées, ce qui favoriserait localement la production primaire.

Les peuplements ne présentent pas de corrélations avec la surface de bassin versant ou l'abondance du réseau hydrographique. Enfin, essentiellement significatives avec la diversité, des corrélations négatives sont mises en évidence entre les peuplements et l'altitude du point culminant, d'une part, ou l'indice d'abondance d'habitation, d'autre part. Dans ce dernier cas on peut évoquer la pression de pêche à proximité des zones habitées. Le fait que les grandes classes de taille (poissons les plus pêchés) ne soient pas affectées tend cependant à invalider cette hypothèse.

3.3.2. Deuxième approche : analyse hiérarchique et ANOVA

Les échantillons (station, paire de stations, et bassin versant) ont été groupés en fonction de leur composition spécifique (9 types de groupements), puis de leur structure de peuplement (45 types de groupements). La valeur moyenne des variables environnementales de ces groupes est testée par ANOVA *a posteriori* (fig. 12). Cette analyse met en évidence 1/ la différence entre une approche spécifique ou structurelle, 2/ l'importance des variables et de l'échelle spatiale à laquelle elles s'expriment et 3/ l'influence de l'échelle d'étude des peuplements de poissons dans les relations faune-milieu.

Une approche spécifique des peuplements, qu'elle soit réalisée avec des mesures de présence/absence, de densité ou de biomasse, s'avère, pour la grande majorité des variables et pour les trois échelles d'études, plus efficace que l'approche structurelle dans cette analyse. En effet les variables environnementales présentent des différences de moyenne plus significatives entre les groupes formés par affinité spécifique qu'entre les groupes formés par affinité structurelle. L'importance de la spécificité des espèces en fonction du milieu va probablement de pair avec la diversité en fonction du milieu. L'approche structurelle fondée sur la richesse spécifique montre un résultat comparable à celui de l'approche spécifique: en effet les variables environnementales présentent des différences de moyenne entre groupes nettement plus significatives quand les peuplements sont considérés en richesse spécifique plutôt qu'en densité ou biomasse.

Cette analyse confirme les résultats de la première approche quant à l'importance des variables environnementales qui s'expriment à une grande échelle spatiale. La plupart de ces variables (en particulier la géologie, la sédimentologie marine, le recouvrement des bassins versants) montrent plus de différences significatives entre les groupes, que des variables recueillies à l'échelle de la station telles que le substrat. En revanche, certaines variables telles que la surface de bassin versant, la vitesse du courant ou la plupart des indices granulométriques des fonds meubles avoisinants ne présentent pratiquement aucune différence entre les groupes.

Enfin, l'influence de l'échelle d'étude des peuplements de poissons se manifeste très clairement dans cette analyse. Lorsque l'on augmente l'échelle, la significativité des différences de moyennes entre groupes diminue globalement. Ceci s'observe pour l'ensemble des variables environnementales, y compris celles qui s'expriment à une grande échelle spatiale (ex. recouvrement de bassin versant). L'augmentation de l'échelle d'étude, puisqu'elle est basée sur des associations par paires puis par groupes de stations situées sous un même bassin versant, consiste souvent à rassembler *a priori* des stations ayant des similarités environnementales. Lorsque l'on rassemble les objets

issus de l'augmentation d'échelle (les paires ou les groupes de stations) par affinité faunistique, les groupes obtenus sont de plus en plus ressemblants du point de vue environnemental. En fait, lors du groupement des objets par affinité faunistique, il s'opère un lissage des variables environnementales et non un renforcement des différences entre groupes comme on aurait pu le penser en considérant des variables exprimées à grande échelle, sachant que les groupes faunistiques sont assez bien reliés avec la position géographique.

Finalement, bien que les variables environnementales s'expriment à grande échelle spatiale soient d'une importance remarquable (et insoupçonnée pour certaines) l'étude des relations entre les peuplements et ces variables doit être menée à la plus petite des échelles envisagées ici, c'est à dire l'échelle de la station.

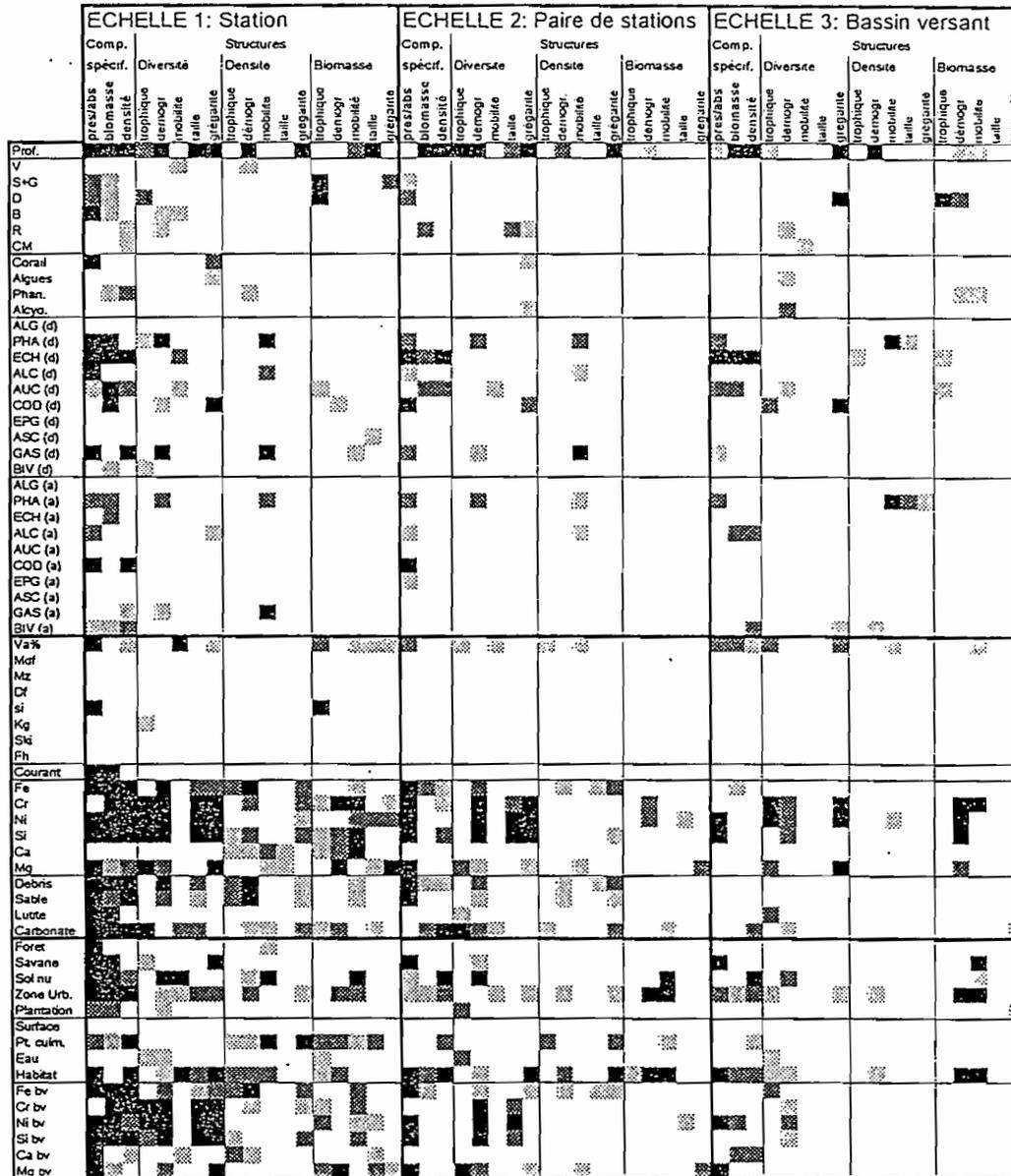


Figure 12. Résultats de la deuxième approche. En colonnes: les échantillons (stations, paires de stations ou bassins versants) ont été groupés par analyse hiérarchique, en fonction de leurs affinités spécifiques (présence/absence, densité, biomasse) et structurelle (structure trophique, démographique, de mobilité, de taille et de grégarité) en termes de richesse spécifique, de densité et de biomasse. La différence de valeur moyenne de chaque variable environnementale (lignes) entre les groupes obtenus est testée par ANOVA. La significativité des tests est représentée par la coloration des cases: incolore (non significatif), gris clair (significatif $\alpha < 5\%$), gris foncé (significatif $\alpha < 1\%$), noir (significatif $\alpha < 0,05\%$).

4. DISCUSSION

4.1. Les données

Les données de substrat et de benthos ont été relevées grossièrement après les comptages, pour des raisons de contraintes de temps. Il est probable qu'avec plus de précision dans leur description et des méthodes de relevé spécialisées, les résultats soient plus marqués. Par ailleurs, les données de courantologie sont issues d'un modèle mathématique qui ne couvre pas l'ensemble de la zone d'étude.

Comme toute approche descriptive des peuplements en milieu naturel, l'échantillonnage par comptages visuels en plongée présente un biais: certaines espèces sont sous-échantillonnées en raison de leur comportement cryptique (Gobiidae, Holocentridae, Apogonidae), pélagique (Carangidae, Sphyraenidae, Clupeidae) ou farouche à l'arrivée du plongeur (Napoléon, certains Lethrinidae) (Harmelin *et al.*, 1985). Des pêches expérimentales telles que les pêches par empoisonnement à la roténone (une technique d'échantillonnage quasi exhaustive pour les poissons cryptiques mais destructive), ont montré que le biais des comptages en plongée n'excédait probablement pas 20% du nombre total de poissons répertoriés. (Kulbicki, 1990). Comparée aux autres techniques d'échantillonnage des poissons, la méthode des comptages visuels est globalement plus exhaustive et d'autant mieux adaptée aux récifs coralliens que la visibilité est bonne et l'agencement spatial du milieu est complexe (Harmelin *et al.*, 1985).

Comme il a été mentionné en introduction, les études de peuplements de poissons de récifs coralliens sont d'une grande hétérogénéité tant au niveau des espèces étudiées qu'au niveau spatio-temporel du plan d'échantillonnage. Dans cette étude est pris en compte l'ensemble des espèces de toute la colonne d'eau, ceci afin de représenter au mieux le fonctionnement global de ces communautés complexes. L'analyse du peuplement par ses structures n'était possible qu'en considérant toutes les espèces présentes. De très nombreux travaux "sur les peuplements" ne considèrent qu'une guilda (ex. les herbivores Roberts, 1987; Russ, 1984a, 1984b) ou quelques espèces parmi une famille (ex. 4 espèces de poissons demoiselles: Sale, 1974). Bien que ces observations ou expériences permettent dans une certaine mesure de tester des hypothèses sur les processus de régulation mis en jeu, il est clair qu'elles ne doivent pas être considérées comme étant représentatives du fonctionnement ou du mécanisme de régulation de la communauté.

L'échantillonnage utilisé pour la présente étude n'est constitué que de relevés ponctuels. Trois sites récifaux dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie avaient été par ailleurs suivis pendant 12 mois (Kulbicki, 1997). Les variations temporelles en composition spécifique, densité et biomasse s'avèrent minimes, comparées à celles que l'on peut observer dans d'autres biotopes tels que les herbiers, les algueraies ou les mangroves de Nouvelle-Calédonie, zones souvent considérées comme des nurseries (Thollot, 1992; Gillespie, 1996, Rossier, com. pers.). Les récifs sont pour l'essentiel peuplés de poissons adultes ou sub-adultes qui, une fois installés, ne montrent pas de variations temporelles considérables en nombre. La priorité d'échantillonnage a ici été placée sur la diversité spatiale plutôt que temporelle.

4.2. Méthodes employées

Les relations entre les peuplements et leur environnement ont été étudiées grâce à deux approches complémentaires et comparables sur certains points.

L'approche par les corrélations présente l'avantage de fournir un résultat détaillé (une corrélation positive ou négative) biologiquement interprétable: par exemple, la corrélation positive significative entre les corallivores et le taux de recouvrement de corail. Afin de pouvoir interpréter indépendamment les catégories structurelles les unes des autres, les corrélations ont été effectuées avec les valeurs absolues de richesse spécifique, densité ou biomasse. Certains auteurs emploient des coefficients de corrélation non paramétriques (Pearson) pour mettre en relation des données de composition spécifique avec l'environnement (ex. le benthos: Chabanet, 1994). Le principal inconvénient de cette dernière méthode est le fait que toutes les espèces ne sont pas présentes sur toutes les stations; ceci entraîne d'importantes difficultés de comparaison des coefficients de corrélation entre eux (Chabanet, 1994). Hors-mis le fait que l'on puisse en dégager une information fonctionnelle, l'utilisation de données structurées des peuplements autorise l'utilisation de coefficients de corrélation linéaires paramétriques tous comparables entre eux.

La deuxième approche (cluster et ANOVA) est plus synthétique. Contrairement à la première approche, cette analyse rend possible l'étude de similarité spécifique de peuplements.

L'étude par similarité structurelle est basée sur des données centrées réduites. Ainsi, contrairement à l'approche des corrélations (données en valeurs absolues), l'analyse réalisée est véritablement structurelle, c'est à dire que les groupements de stations sont effectués selon les patrons de répartition dans chaque structure, d'une manière indépendante des nombres totaux d'espèces et d'individus observés.

L'analyse hiérarchique présente l'inconvénient par rapport aux analyses multivariées graphiques comme l'AFC ou l'ACP d'avoir un calcul de distance et un mode d'amalgamation au libre choix de son utilisateur. D'une part, la nature du jeu de données oriente le choix de ces procédés et d'autre part, il est impossible de choisir la "meilleure méthode" en raison de leur nature heuristique. S'il existe une structure elle sera détectée par presque toutes les méthodes (Jongman *et al.*, 1995). Nous avons choisi l'emploi de l'analyse hiérarchique en raison de son avantage d'objectivité par rapport à une analyse graphique où la détermination de groupes sur un plan factoriel reste une opération délicate et subjective.

D'autres analyses multivariées ont été employées pour étudier les relations entre données faunistiques et données mésologiques. La méthode des nuées dynamique (MND) utilisée par Chabanet (1994) permet de réaliser des associations entre descripteurs environnementaux et faunistiques variés tels que pourcentage d'algues, taille et nombre des colonies de coraux ou diversité des coraux d'une part, et richesse spécifique, nombre d'individus herbivores ou nombre total d'individus, d'autre part (Chabanet, 1994). Les analyses de co-inertie de tableaux développées dans le logiciel ADE (Doledec et Chessel, 1994) mettent en relation une structure dans un tableau faunistique avec une structure dans un tableau de variables du milieu. Cette analyse de co-inertie met en évidence les relations faune-milieu à partir de données en composition spécifique (Ponton et Méricoux, com. pers.). Elle ne considère pas les données structurées par les traits biologiques des espèces. Deux autres méthodes connues sous les noms de l'analyse RLQ (Doledec *et al.*, 1996) et de l'analyse du 4ème coin (Legendre *et al.*, 1997) réalisent la correspondance entre traits biologiques et variables environnementales. Ces méthodes performantes ne sont pas directement applicables à la problématique telle que nous l'avons abordée, c'est à dire en considérant les peuplements *a priori* structurés. Elles s'utilisent en attribuant aux espèces des caractéristiques biologiques (équivalentes aux structures) et permettent d'explicitier le lien, s'il existe, entre certaines de ces caractéristiques biologiques et certaines des variables du milieu choisies.

Par ailleurs, les inter-dépendances entre variables environnementales n'ont pas été explicitées dans ce travail par souci de simplicité. Ces dépendances existent, sont parfois complexes mais ne compromettent en rien les analyses effectuées. En effet dans les deux approches, chaque variable est exploitée séparément des autres.

4.3. Composition, structures et fonctionnement des peuplements

Les résultats obtenus en richesse spécifique, densité et biomasse sur les récifs frangeants du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie peuvent être comparés à six autres régions du Pacifique: Ouvéa et Chesterfield (Nouvelle-Calédonie), Flores (Indonésie), Moorea (Polynésie française), Hawaii et la Grande Barrière d'Australie (tab. VI). Le nombre d'espèces échantillonnées sur le récif frangeant (304) représente environ un quart de la richesse spécifique récifale du lagon de Nouvelle-

TABLEAU VI. Données comparatives. N esp échantill.: nombre d'espèces échantillonnées, Potentiel esp.: nombre d'espèces répertoriées dans la zone d'étude, NC: Nouvelle-Calédonie, GBR: Grande Barrière d'Australie.

Aire d'étude	N esp. échantill.	Potentiel esp.	Densité (ind.m ²)	Biomasse (g. m ²)	Référence
Ouvéa (NC)	152	630	2.4	340	Kulbicki <i>et al.</i> , 1994
Chesterfield (NC)	130	550	1.2/3.3	90/200	Kulbicki <i>et al.</i> , 1990
Flores (Indonésie)	255	1140	7.1	187	Kulbicki, 1996
Moorea (Polynésie française)	80	315	2.7	175	Galzin, 1985
Hawaii	187	460	0.8/2.2	106*	Hayes <i>et al.</i> , 1982; *Brock <i>et al.</i> , 1979
GBR (Australie)	323	1300	7	92	Williams et Hatcher, 1983
Lagon sud-ouest (NC)	304	1100	4.8	111	présente étude

Calédonie (environ 1100 espèces récifales parmi un total de 1659 entre 0 et 80 m: Kulbicki et Rivaton, 1997). Cette proportion tout à fait similaire à celle des autres travaux. La densité obtenue est relativement élevée par rapport à celles d'Hawaii, de Moorea, d'Ouvea et des îles Chesterfield mais faible en comparaison de celles observées en Indonésie ou en Australie. La biomasse moyenne est intermédiaire comparée aux autres études, les fortes densités ne correspondant pas forcément aux fortes biomasses.

L'analyse des structures au niveau global (90 stations moyennées) est remarquablement proche de ce que l'on observe au niveau de chaque station. Le fait que la variance de chaque classe est faible justifie la position prise *a priori* dans la problématique, à savoir le fait de considérer les peuplements comme étant structurés. Par ailleurs, le modèle de fonctionnement proposé peut être considéré comme représentatif d'une communauté côtière de poissons récifaux.

La structure trophique est la plus employée dans la littérature. Sur les récifs frangeants la dominance des planctonophages en terme de densité est retrouvée à Flores (Indonésie, Kulbicki, 1996) mais pas aux îles Chesterfield ni à Ouvéa, où les microherbivores sont les plus nombreux (Nouvelle Calédonie, Kulbicki, 1996). Selon la structure trophique utilisée par Galzin (1985) à Moorea, les omnivores et les mangeurs d'algues sont les plus nombreux (respectivement 52% et 27% de la densité). En terme de biomasse, parmi les études précédemment citées, c'est celle réalisée à Ouvéa qui a la structure trophique la plus proche de celle obtenue ici. A Flores, les planctonophages ont une forte importance quantitative (environ 30%), de même que les microherbivores (environ 35%). Aux Chesterfields, macrocarnivores, macroherbivores et microherbivores représentent chacun de 20 à 25% de la biomasse totale. Ces variations de structures pour un même ensemble physiographique en différentes régions porte à croire que l'effet de la biogéographie agit non seulement sur les espèces, mais aussi sur le fonctionnement des communautés.

Dans d'autres milieux, la structuration trophique des peuplements est encore différente. Dans les algueraies et les herbiers, bien que les planctonophages dominent toujours la densité (algueraies: 55.1%, herbier: 41.3%), les macrocarnivores ont en biomasse une importance considérable (algueraie: 26.5%, herbier: 45.3%) (Rossier com. pers.). Sur les fonds meubles de la baie de St Vincent (secteur I de notre étude) Wantiez (1994) propose un réseau trophique avec les mêmes classes que dans la présente étude. La différence fondamentale avec les récifs frangeants est la quasi-absence des microherbivores. Regroupés avec les macroherbivores, ils représentent de 0.08 à 1.58 % de la biomasse totale. Ce sont comme dans les algueraies ou les herbiers les macrocarnivores qui rassemblent la majorité de la biomasse.

Le modèle conceptuel de fonctionnement de la communauté ichthyologique de récif frangeant proposé est rudimentaire mais a la particularité de montrer quels sont les compartiments, parmi les poissons, qui sont potentiellement les plus enclin à transporter la biomasse d'un écosystème à un autre (fig. 9). De plus, la prise en compte d'un indice de *turn over* (la classe démographique) donne un aperçu de la productivité potentielle. Ainsi, ce modèle permet d'émettre des hypothèses quant à la stabilité temporelle des classes trophiques d'un peuplement de poissons de récif frangeant, hypothèses qui restent à être confirmées. Face à une perturbation, la réaction de retour à la stabilité des voies trophiques principales pourrait s'opérer de trois façons: la résilience démographique pour les planctonophages, la résilience par recolonisation rapide des adultes pour les microherbivores et une combinaison des deux pour les macrocarnivores. Ainsi, par exemple sur un récif très isolé, une perturbation qui affecterait également toutes les classes trophiques aurait à court terme un effet plus drastique sur les microherbivores que sur les planctonophages.

Si les études dans lesquelles la biomasse est estimée sont rares, celles qui proposent des modèles de fonctionnement trophique pour les poissons le sont encore plus. C'est avec le logiciel ECOPATH II (Christensen et Pauly, 1992) que la plupart des études en milieu corallien ont été réalisées. Ce programme donne, en plus d'un modèle conceptuel comme celui que nous avons obtenu, un modèle fonctionnel. Cependant il requiert des entrées considérables c'est à dire des données de biomasse et de production pour chaque compartiment. Certaines applications de ECOPATH II aux récifs coralliens utilisent des compartiments poissons hétérogènes et non hiérarchisés. Selon l'effort d'échantillonnage pour la détermination des paramètres, on trouve chez Alino *et al.* (1993) sur un même plan, des compartiments espèce, genre, famille, groupe et niveau trophique. En revanche, les travaux de Arias (1993) à Moorea en récif frangeant fournissent des résultats comparables à ceux de la présente étude. Arias a en effet subdivisé ses classes trophiques de telle sorte qu'une comparaison est possible à l'aide des estimations de biomasse et de productivité (tab.

VII). Les principaux résultats sont similaires: les herbivores représentent la voie qui canalise la majorité de la biomasse avec une productivité relativement faible; les zooplanctonophages ont la productivité la plus forte; les piscivores ayant une biomasse non négligeable présentent le *turn over* le plus lent. Il apparaît également des résultats différents: les zooplanctonophages représentent à Moorea une biomasse très faible (mais ils ne sont représentés que par l'espèce *Chromis viridis*); les brouteurs d'invertébrés (corallivores) ont une productivité plus forte que celle estimée à l'aide des classes démographiques. Les valeurs de biomasses obtenues à Bolinao (Philippines, Alinao *et al.*, 1993) et à Hawaï (Polovina, 1984) sont beaucoup plus faibles que celles de Nouvelle-Calédonie et de Polynésie française, pour des raisons différentes. Dans le cas de Bolinao, on assiste à une surexploitation du récif, alors que dans le cas de l'archipel d'Hawaï cette différence est probablement due à sa position biogéographique extrême.

TABLEAU VII: Valeurs de biomasse (B) et de productivité (P/B)(indice de *turn over*) par classes trophiques, obtenues par Arias (1993) à Moorea, Polynésie française.

Classes trophiques	B (g. m ⁻²)	B(%)	P/B (j-1)
Piscivores	17,60	10,2%	3. 10 ⁻³
Carnivores ⁵	2,17	1,3%	5. 10 ⁻³
Carnivores ⁴	25,93	15,1%	5. 10 ⁻³
Brouteurs d'invertébrés	10,12	5,9%	7. 10 ⁻³
Zooplanctonphages	0,60	0,3%	10. 10 ⁻³
Omnivores	30,28	17,6%	6. 10 ⁻³
Herbivores	85,37	49,6%	5. 10 ⁻³

4.4. Relation des peuplements à leur environnement

Les peuplements de poissons sont indéniablement corrélés à leur environnement. Il ne faut pas oublier qu'il s'agit de corrélations, pas nécessairement de relations de causalité. L'interprétation biologique de certaines corrélations est retrouvée dans d'autres travaux (Luckhurst et Luckhurst, 1978; Bell et Galzin, 1984; Chabanet, 1994; Kulbicki *et al.*, 1994; Gillespie, 1996). Il s'agit essentiellement de corrélations impliquant des variables environnementales dites proximales c'est à dire s'exprimant à petite échelle spatiale, telles que le substrat et le benthos.

Les corrélations trouvées ici avec les différents composants du substrat ne sont pas aussi nettes que celles mises en évidence par Kulbicki *et al.* (1994) à Ouvéa et par Gillespie (1996) sur les récifs et les algueraies du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Ces auteurs constatent en effet des corrélations négatives entre les paramètres décrivant les peuplements de poissons (diversité, densité et biomasse) et le pourcentage de substrats meubles (et donc des relations positives avec les substrats durs). Dans notre étude, ce type de corrélations se manifeste surtout pour la richesse spécifique et pour certaines classes trophiques (herbivores, corallivores). Ces corrélations peu marquées avec le substrat proviennent probablement du fait que l'ensemble des stations traitées ont été sélectionnées sur un critère physiographique, l'appartenance au récif frangeant; ainsi tous les transects, positionnés parallèlement au tombant (bord du platier), recouvrent un fort pourcentage de substrat dur.

Les corrélations avec le benthos sont en revanche bien marquées et corroborent les résultats de différents auteurs. Kulbicki *et al.* (1994) ainsi que Gillespie (1996) constatent également des corrélations avec le pourcentage de recouvrement de corail et d'algues respectivement positives et négatives. L'importance des relations entre les peuplements de poissons et différents descripteurs des colonies coralliennes est controversée dans la littérature. La diversité et l'abondance des poissons sont corrélées au recouvrement en corail vivant pour certains auteurs (Carpenter *et al.*, 1981; Bell et Galzin, 1984; Sano *et al.*, 1984, 1987; Chabanet, 1994) alors qu'elles ne le sont pas pour d'autres (Luckhurst et Luckhurst, 1978; Roberts et Ormond, 1987). Comme l'explique Chabanet (1994) cette divergence de résultats est à mettre en relation avec la profondeur à laquelle les travaux ont été réalisés: à faible profondeur les corrélations existent. Nos résultats sont cohérents avec cette interprétation puisque l'échantillonnage a été effectué à faible profondeur (3.4 m. en moyenne).

L'architecture des coraux est un autre descripteur des colonies coralliennes pris en compte par de nombreux auteurs dont Luckhurst et Luckhurst (1978) et Chabanet (1994). Cette information, qui ne nous était pas accessible uniformément dans la base de données du lagon sud-ouest de Nouvelle Calédonie, n'a pas pu être utilisée. Cet indice de complexité du milieu est souvent fortement en relation avec la diversité des peuplements (Luckhurst et Luckhurst, 1978; Chabanet, 1994) et constitue un argument validant la théorie de diversification de la niche. Une zone corallienne avec une forte complexité structurale autorise davantage le partage du milieu par de nombreuses espèces. En milieu terrestre la relation entre la richesse spécifique et la complexité structurale du milieu est admise depuis longtemps chez les oiseaux (Blondel *et al.*, 1973), les lézards (Pianka, 1966) et les mammifères (Rosenzweig et Winakur, 1966) par exemple. Néanmoins Sale et Douglas (1984) ne partagent pas cet avis et pensent que la complexité topographique est une variable peu fiable pour évaluer la richesse spécifique des poissons à One Tree Reef (Grande Barrière d'Australie). Pour ces auteurs cette relation n'est effective que pour des espèces sédentaires comme *Dascyllus aruanus* (Pomacentridae).

Les variables environnementales s'exprimant à la plus grande des trois échelles de cette étude sont très rarement employées dans la littérature, peut être par manque d'intérêt ou par difficulté d'interprétation. En fait dans la plupart des cas il est vain de vouloir faire des rapprochements entre la biologie des poissons et l'effet des variables. Mis à part quelques exceptions (par ex. le courant, vecteur de particules alimentaires, l'envasement dû aux apports terrigènes étouffant les colonies coralliennes), l'interprétation biologique des effets des variables distales sur les peuplements est vouée à l'échec. Par exemple, s'il n'a été remarqué aucune corrélation entre les peuplements et certains indices granulométriques ce n'est pas parce que les poissons ne sont pas sensibles à la granulométrie des fonds meubles mais simplement parce que ces variables n'étaient pas caractéristiques d'une unité ichtyologique à moyenne échelle. Le cas inverse de la variable "géologie" est aussi un exemple type. Les structures des peuplements en richesse spécifique et en biomasse y sont fortement corrélées. L'hypothèse de différence de qualité des eaux due à la présence de Nickel, Chrome ou Fer évoquée plus haut reste très discutable. Il est fort probable que cette zonation géologique cache une zonation océanique due à la morphologie du lagon, la circulation des eaux, la proximité de l'océan ou d'autres zones physiographiques récifales.

Ainsi, tandis que les facteurs proximaux sont tous potentiellement aptes aux inférences biologiques (étude par la première approche: les corrélations), les facteurs intermédiaires et distaux ne le sont pas. En revanche certains d'entre eux sont de bons descripteurs de l'environnement à l'échelle de grandes unités ichtyologiques (étude par la deuxième approche: l'analyse hiérarchique suivie de l'ANOVA).

4.5. Echelles d'étude et processus de structuration des peuplements de poissons coralliens

D'après les résultats obtenus, pour analyser les relations entre structure des peuplements et environnement, l'échelle spatiale la plus appropriée pour l'étude des poissons est l'échelle de la station. De plus, il ne suffit pas seulement de tenir compte des variables environnementales s'exprimant à cette échelle (substrat, profondeur, benthos), mais il est nécessaire de considérer des variables décrivant un contexte environnemental régional plus ou moins étendu. Que ces variables soient les facteurs déterminant les structures ou qu'elles en cachent d'autres n'est pas le problème; l'essentiel est de remarquer qu'elles s'expriment à grande échelle.

Le fait d'avoir mis en évidence des relations entre les structures des peuplements et l'environnement nous suggère qu'il existe des mécanismes de structuration en relation avec le milieu à différentes échelles spatiales. Cette étude ne nous autorise pas de proposer un mécanisme, de confirmer ou d'infirmer une théorie sur la régulation des peuplements; elle nous permet en revanche de critiquer certaines approches des peuplements relativement à l'échelle spatiale considérée. Ceci nous mènera naturellement à préciser les échelles spatiales auxquelles les différents processus seraient susceptibles d'agir.

Les échelles spatiales utilisées ici peuvent être qualifiées de moyenne à grande comparativement aux autres travaux réalisés sur les peuplements de poissons coralliens; la petite échelle étant de l'ordre de quelques mètres carrés et la très grande échelle étant l'échelle biogéographique. Les travaux validant et invalidant différentes prédictions de la théorie de diversification de la niche chez les poissons coralliens sont très nombreux (revue par Ebeling et Hixon, 1991). Ils ont été effectués soit à petite soit à moyenne échelle et prennent en compte une partie ou la totalité des espèces. Il en est de même pour la principale théorie "adverse", la théorie de la loterie compétitive (Sale, 1974, 1978). Cette dernière a été élaborée par Sale à une petite échelle spatiale pour quatre espèces de Pomacentridae (Sale, 1974). En revanche dès que l'on opère une transposition à plus grande échelle avec toutes les espèces, les prédictions de cette théorie (le chaos) ne tiennent plus (Galzin et Legendre, 1988). A l'inverse, la théorie de "l'ordre", correspondant au volet "partition des ressources" de la diversification de la niche, a été validée à petite et grande échelle spatiale (respectivement Smith, 1978 et Galzin et Legendre, 1988).

Ces exemples illustrent le fait que les problèmes soulevés sont souvent spatio-dépendants et que pour avoir une vision comparative de la multitude de travaux réalisés à ce sujet, il est indispensable de prendre en compte les espèces étudiées et l'échelle employée. Espèces et échelle spatiale vont souvent de pair: en toute rigueur, l'échelle minimale d'étude devrait être de l'ordre du rayon d'action des espèces les plus mobiles prises en compte dans le peuplement. Ceci dans une certaine limite, car les poissons très mobiles, les pélagiques par exemple, ne sont rencontrés qu'épisodiquement et ne représentent qu'une densité minime. C'est pourquoi l'échelle minimale de notre étude était celle d'une station couvrant une surface de plusieurs centaines de m². C'est aussi le cas de nombreux travaux qui s'appuient sur l'ensemble des espèces (Harmelin-Vivien, 1981; Galzin, 1985; Galzin et Legendre, 1988, Chabanet, 1994, Letourneur, 1996). En revanche, dans le cas de Sale qui travaille sur des poissons demoiselle territoriaux et de petite taille il est logique d'employer une échelle d'étude de quelques m² à quelques dizaines de m².

Pourquoi choisir de travailler sur une partie ou la totalité des espèces, à petite ou à grande échelle spatiale ? Cela dépend évidemment des limites que l'on donne au peuplement. Comme le fait remarquer Harmelin-Vivien (1989) les résultats de Grossman *et al.* (1982) et de Rahel *et al.* (1984) sur les peuplements de poissons de Otter Creek sont caractéristiques du problème. D'une part, Grossman *et al.* (1982) on défini leur peuplement par les 10 espèces les plus abondantes de chaque saison; ils concluent à un assemblage stochastique. D'autre part, Rahel *et al.* (1984), en reconsidérant les mêmes données avec toutes les espèces, aboutissent à un assemblage régulé par des processus déterministes! Il s'agit exactement du même problème que l'apparente contradiction entre théorie du chaos (la loterie compétitive, Sale, 1974, 1978) et théorie de l'ordre (Smith, 1978; et toutes les théories déterministes).

Des processus stochastiques peuvent apparaître à petite échelle sur un nombre restreint d'espèces, voire une seule, tandis que des processus déterministes se déroulent à une plus grande échelle avec un grand nombre d'espèces, voire toutes. Dans le cas des poissons de récif corallien les processus conditionnant le choix de l'habitat peuvent se montrer déterministes au niveau d'un récif mais aléatoire au niveau d'un pâté corallien. Au moment de leur installation, il est probable que les larves, relativement mobiles, effectuent un choix parmi la variété d'habitats disponibles sur le récif. Ce choix est non seulement conditionné par les traits d'histoire de vie de l'espèce en question en relation avec le milieu mais aussi par la présence dans ce même milieu d'autres individus conspécifiques ou non. Ce que l'on désigne par choix est le résultat observable de la distribution. Il peut résulter d'un choix délibéré ou du résultat de la sélection naturelle dans le milieu (les individus n'ayant pas trouvé l'habitat adéquat ont été éliminés et on ne les observe pas). Ensuite, une fois arrivée sur un habitat convenable (le pâté corallien pour les poissons demoiselles), la larve occupe l'espace vacant, qui s'avère aléatoire étant donné qu'il dépend à la fois de l'ordre d'arrivée et de départ des poissons voisins.

La volonté d'atomiser les systèmes complexes est souvent constatée en écologie et s'avère légitime pour la compréhension de partition du système ou de processus très locaux. En revanche, il est indispensable de se garder de toute transposition directe d'une théorie locale à une plus grande échelle, sur les peuplements entiers. Cette démarche mènerait à confronter des théories qui n'ont pas lieu de l'être, semant ainsi le doute et la discorde dans la communauté scientifique.

5. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Dans ce travail à grande échelle spatiale, les corrélations obtenues entre les peuplements de poissons de récif frangeant et l'environnement suggèrent que la structuration des peuplements est largement influencée par le milieu au niveau régional. Doit-on imputer cette observation au fait que les récifs frangeants sont des milieux côtiers, donc très susceptibles d'être sous l'influence de facteurs environnementaux terrestres? Des études similaires dans d'autres milieux côtiers (mangroves, herbiers) ou océaniques (récifs intermédiaires et barrières), pourraient permettre de séparer la part des influences terrestres et marines.

Par ailleurs, en s'intéressant aux influences terrigènes et anthropiques, comme c'est le cas dans cette étude, on est parfois amené à s'interroger sur la part des fluctuations dues à ces influences terrigènes et anthropiques par rapport aux fluctuations "naturelles" des peuplements. Toutes ces fluctuations sont non seulement spatiales mais aussi temporelles. En conséquence, dans les deux cas, des problèmes d'échelle d'étude sont présents et probablement fortement interconnectés. L'effet de l'échelle temporelle pourrait être analysé, à partir de suivis temporels, d'une manière analogue à celle utilisée dans cette étude pour l'échelle spatiale. Ceci mènerait à caractériser les réactions potentielles des peuplements aux perturbations du milieu, c'est à dire définir leur résistance, leur résilience, leurs stabilités locale et globale et finalement leur robustesse dynamique, c'est à dire l'étendue des combinaisons de paramètres environnementaux pour lesquelles le système est stable.

Ce travail présente enfin la particularité de considérer les communautés de poissons de récif corallien sous leur aspect fonctionnel. Bien que nous ayons remarqué que les relations environnement-poissons sont plus significatives en terme de composition spécifique qu'en terme de structure fonctionnelle, nous pensons que l'approche structurelle des peuplements est une voie conceptuellement plus intéressante. Non seulement elle offre des possibilités d'interprétations biologiques plus larges mais elle est aussi potentiellement très généralisable. L'étude des relations milieu poissons et la surveillance des récifs (le *monitoring*) ont en commun le souci de mettre en évidence les perturbations qui affectent les peuplements. Pour cela, l'utilisation d'espèces indicatrices telles que les poissons papillon (Chaetodontidae) pour caractériser les états de santé des récifs coralliens est répandue. Cependant elle est controversée et n'est pas toujours transposable d'une région à une autre. A l'inverse l'utilisation de groupes fonctionnels de poissons (les guildes) pourrait tout à fait être généralisable car elle s'affranchirait du cadre taxonomique propre à chaque région. C'est pour cette raison que nous privilégions une approche fonctionnelle des peuplements lorsqu'il s'agit d'observer l'influence du milieu.

Pour exploiter au mieux cette approche fonctionnelle des améliorations sont nécessaires. Tout d'abord dans le choix des structures employées, la vérification de leur pertinence est à envisager. D'autres structures pourraient également être utilisées. Enfin, pour mieux évaluer le fonctionnement dynamique de la communauté, l'accès à des données de productivité, en plus de la biomasse, serait un progrès notable.

6. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alino, P. M.; McManus, L. T.; Mc Manus, J. W.; Nanola, C. L., Jr.; Fortes, M. D.; Trono, G. C., Jr.; Jacinto, G. S. 1993. Initial parameter estimation of a coral reef flat ecosystem in Bolinao, Pangasinan, northwestern Philippines. *in*: Trophic models of aquatic ecosystems. Christensen, V.; Pauly, D. (eds.) : ICLARM Conf. Proc. 26: 252-258.
- Anonyme. 1994. Cluster analysis. STATISTICA for Windows. Statsoft ed. Vol. III.
- Arias-Gonzales, J. E. 1993. Fonctionnement trophique d'un écosystème récifal: secteur de Tiahura, île de Moorea, Polynésie Française. Thèse Doct. EPHE.
- Barbault, R. 1992. Ecologie des peuplements. Structure et dynamique de la biodiversité. Masson, Paris.
- Bell, J. D.; Galzin, R. 1984. Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15: 265-274.
- Blondel, J.; Ferry, C.; Frochot, B. 1973. Avifaune et végétation, essai d'analyse de la diversité. *Alauda.* 41: 63-84.
- Brock, R. E.; Lewis, C.; Wass, R. C. 1979. Stability and structure of a fish community on a coral patch reef in Hawaii. *Mar. Biol.* 54: 281-292.
- Buckland, S. T.; Anderson, D. R.; Burnham, K. P.; Laake, J. L. 1993. Distance sampling, estimating abundance of biological populations. Chapman and Hall, London.
- Burnham, K. P.; Anderson, D. R.; Laake, J. L. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs* 72.
- Carpenter, K. E.; Miclat, R. I.; Albaladejo, V. D.; Corpuz, V. T. 1981. The influence of the substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. *Proc. 4th. Intern. Coral Reef Symp.* 1981. Manila. 2: 497-502.
- Chabanet, P. 1994. Etude des relations entre les peuplements benthiques et les peuplements ichthyologiques sur le complexe récifal de Saint-Gilles / La Saline (île de la Reunion). Thèse Doct. Aix-Marseille III.
- Chevillon, C. 1990. Biosédimentologie du grand lagon nord de la Nouvelle-Calédonie. Thèse Univ. Aix Marseille II.
- Chevillon, C. 1995. Texture, granulométrie et composition bioclastique des sédiments actuels de l'atoll d'Ouvea (îles Loyauté, Nouvelle-Calédonie). *in*: Les fonds meubles de la Nouvelle-Calédonie (Sédimentologie, benthos). Richer de Forges B. (ed.). Etudes et Thèses. ORSTOM, Paris. 2: 7-43.
- Christensen, V. Pauly, D. 1992. ECOPATH II, a soft ware for balancing steady state ecosystems models and calculating network characteristics. *Ecol. Modelling* 61: 169-185.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Dale, G. 1978. Money-in-the-bank: a model for coral reef fish coexistence. *Environ. Biol. Fishes* 3: 103-108.
- Doherty, P. J. 1983. Tropical territorial damselfishes: Is density limited by aggression or recruitment? *Ecology* 64: 176-190.
- Dolédec, S.; Chessel, D. 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* 31: 277-294.
- Dolédec, S.; Chessel, D.; Ter Braak, C. J. F.; Champely, S. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3: 143-166.
- Douillet, P. 1997 à paraître. Tidal dynamics of the South-West lagoon of New-Caledonia: observations and 2D numerical modelling. *Oceanologica Acta.*
- Dufour, V.; Planes, S.; Doherty, P. 1995. Les poissons des récifs coralliens. *La Recherche* 26 (277): 640-647.
- Dugas, F.; Debenay, J. P. 1980. Carte sédimentologique et carte annexe du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie au 1/50 000. Notice explicative 86. ORSTOM, Paris.
- Ebeling, A. W.; Hixon, M. A. 1991. Tropical and temperate reef fishes: comparison of community structures. *in*: The ecology of fishes on coral reefs. Sale, P. F. (ed). Acad. Press, Inc.; San Diego, California: 509-563.
- Galzin, R. 1985. Ecologie des poissons récifaux de Polynésie Française. Thèse Doct. Etat, Univ. Montpellier 2.
- Galzin, R. 1987. Structure of fish communities of French Polynesian coral reefs. I. Spatial scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41: 129-136.

- Galzin, R.; Legendre, P. 1987. The fish communities of a coral reef transect. *Pac. Sci.* 41: 158-165.
- Gillespie, E. R. M. 1996. A comparison of fish assemblages on reefs and algae beds in the south-west lagoon of New Caledonia, South Pacific. Master Sci. Heriot Watt Univ. (G.B.).
- Grossman, G. D.; Moyle, P. B.; Whitaker, J. O. Jr. 1982. Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana streamfish assemblage: a test of community theory. *Am. Nat.* 120: 423-454.
- Harmelin-Vivien, M. L. 1981. Trophic relationships of reef fishes in Tulear (Madagascar). *Oceanol. Acta.* 4(3): 365-374.
- Harmelin-Vivien, M. L. 1989. Reef fish community structure: an Indo-Pacific comparison. *in: Vertebrales in complex tropical systems.* Harmelin-Vivien, M. L.; Bourlière, F. (eds.) Springer-Verlag, New York, Inc.: 21-60.
- Harmelin-Vivien, M. L.; Harmelin, J. G.; Chauvet, C.; Duval, C.; Galzin, R.; Lejeune, P.; Barnabé, G.; Blanc, F.; Chevalier, R.; Duclerc, J.; Lasserre, G. 1985. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons: méthodes et problèmes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 40: 468-539.
- Hayes, T.; Hourigan, T.; Jazwinski, S.; Johnson, S.; Parrish, J.; Walsh, D. 1982. The coastal resources, fisheries and fishery ecology of Puako, West Hawaii. Hawaii Cooperative Fishery Research Unit Technical Report: 82-1.
- Hixon, M. A.; Beets, J. P. 1989. Shelter characteristics and Caribbean fish assemblage: Experiments with artificial reefs. *Bull. Mar. Sci.* 44: 666-680.
- Jongman, R. H. G.; Ter Braak, C. J. F.; Van Tongeren, O. F. R. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press.
- Kulbicki, M. 1990. Comparaisons entre empoisonnement à la roténone et comptage en plongée pour l'estimation de la biomasse de peuplements de poissons coralliens. *in: Proc. of the ISRS Congr. Noumea.* 1990. Ricard, M. (ed.). UFP, Papeete.
- Kulbicki, M. 1992. Present knowledge of the structure of coral reef fish assemblages in the Pacific. *in: Coastal resources and systems of the Pacific basin: investigation and steps toward protective management.* UNEP Regional Seas Report and Studies 147: 31-53.
- Kulbicki, M. 1996. First observations on the communities of fringing reefs in the region of Maumere (Flores-Indonesia). *Atoll Res. Bull.* 437: 1-21.
- Kulbicki, M. 1997. Bilan de 10 ans de recherche (1985-1995) par l'ORSTOM sur la diversité, la densité, la biomasse et la structure trophique des communautés des poissons lagunaires et récifaux en Nouvelle-Calédonie. *Cybiurn* 21(1): 47-79.
- Kulbicki, M.; Bargibant, G.; Menou, J. -L.; Mou Tham, G.; Thollot, P.; Wantiez, L.; Williams, J. 1994. Evaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa. 3ème partie: les poissons. *Conv. Sci. Mer, Biol. Mar.. ORSTOM, Nouméa.* 11.
- Kulbicki, M.; Doherty, P.; Randall, J. E.; Bargibant, G.; Menou, J. L.; Mou Tham, G.; Tirard, P. 1990. La campagne Corail 1 du N.O. Coriolis aux îles Chesterfield (du 15 août au 4 septembre 1988): données préliminaires sur les peuplements ichtyologiques. *Rapp. Sci. Tech. Sci. Mer. ORSTOM, Noumea.* 57.
- Kulbicki, M.; Galzin, R.; Letourneur, Y.; Mou Tham, G.; Sarramégn, S.; Thollot, P.; Wantiez, L.; Chauvet, C. 1995. Les peuplements de poissons de la réserve marine du récif Aboré (Nouvelle-Calédonie): composition spécifique, structures trophique et démographique avant l'ouverture de la pêche. *Doc. Sci. Techn. Sci. Mer, Océanogr. Biol., ORSTOM, Nouméa.* 1.
- Kulbicki, M.; Rivoton, J. 1997. Inventaire et biogéographie des poissons lagunaires et récifaux de Nouvelle-Calédonie. *Cybiurn* 21(1): 81-98.
- Latham, M.; Quantin, P.; Aubert G. 1978. Etude des sols en Nouvelle-Calédonie. Notice Explicative 78. ORSTOM, Nouméa
- Legendre, L.; Legendre, P. 1984. *Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques.* Masson, Paris.
- Legendre, P.; Galzin, R.; Harmelin-Vivien, M. L. 1997. Relating behavior to habitat: solutions to the fourth corner problem. *Ecology* 78(2): 547-562.
- Letourneur, Y. 1996. Dynamics of fish communities on Reunion fringing reefs, Indian Ocean. I. Patterns of spatial distribution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 195: 1-30.
- Letourneur, Y.; Kulbicki, M.; Galzin, R.; Harmelin-Vivien, M. L. 1997. Comparaison des peuplements de poissons marins des récifs frangeants de trois îles océaniques de l'Indo-Pacifique (La Réunion, Moorea, la Nouvelle Calédonie). *Cybiurn* 21(1): 129-145.
- Luckhurst, B. E.; Luckhurst, K. 1978. Analysis of the influence of the substrate variables on coral reef fish communities. *Mar. Biol.* 49: 317-323.

- MacArthur, R. H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper and Row, New York.
- Paris, J. P. 1981. Géologie de la Nouvelle-Calédonie, un essai de synthèse. Mémoire du BRGM 113. Orléans.
- Pianka, E. R. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology* 47(6): 1055-1059.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and K- selection. *Am. Nat.* 104: 592-597.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 71: 2141-2145.
- Polovina, J. J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. *Coral Reefs* 3: 1-11.
- Rahel, F. J.; Lyons, J. D.; Cochran, P. A. 1984. Stochastic or deterministic regulation of assemblage structure? It may depend on how the assemblage is defined. *Am. Nat.* 124: 583-589.
- Richer de Forges, B.; Bargibant, G.; Menou, J. L.; Garrigue, C. 1987. Le lagon sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie: observations préalables à la cartographie bionomique des fonds meubles. *Rapp. Sci. Tech. Sci. Mer: Biol. Mar.. ORSTOM, Noumea.* 45.
- Rivaton, J.; Richer de Forges, B.; Fourmanoir, P.; Bourret, P.; Kulbicki, M. 1989. Catalogue des poissons de Nouvelle-Calédonie. *Cat. Sci. Mer, Biol. Mar.. ORSTOM, Nouméa.*
- Roberts, C. M. 1987. Experimental analysis of resource sharing between herbivorous damselfish and blennies on the Great Barrier Reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 111: 61-75.
- Roberts, C. M.; Ormond, R. F. 1987. Habitat complexity and coral reef diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41: 1-8.
- Robertson, D. R.; Lassig, B. 1980. Spatial distribution patterns and coexistence of a group of territorial damselfishes from the Great Barrier Reef. *Bull. Mar. Sci.* 30: 187-203.
- Rozenzweig, M. L.; Winakur, J. 1966. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecology* 50: 558-572.
- Russ, G. R. 1984a. Distribution and abundance of herbivorous grazing fishes in the central Great Barrier Reef. I. Levels of variability across the entire continental shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 20: 23-34.
- Russ, G. R. 1984b. Distribution and abundance of herbivorous grazing fishes in the central Great Barrier Reef. II. Patterns of zonation of mid shelf and outer shelf reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 20: 35-44.
- Sale, P. F. 1974. Mechanisms of co-existence in a guild of territorial fishes at Heron Island. *Proc. 2nd. Intern. Coral Reef Symp.* 1: 193-206.
- Sale, P. F. 1978. Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. *Env. Biol. Fish.* 3 (1): 85-102.
- Sale, P. F. 1991. Reef fish communities: open nonequilibrium systems. *in: The ecology of fishes on coral reefs.* Sale, P. F. (ed.). Acad. Press, Inc., San Diego, California : 564-598.
- Sale, P. F.; Douglas, W. A. 1984. Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology* 65(2): 409-422.
- Sano, M.; Shimizu, M.; Nose, Y. 1984. Changes in structure of coral reef fish communities by destruction of hermatypic corals: observational and experimental views. *Pac. Sci.* 38(1): 51-79.
- Sano, M.; Shimizu, M.; Nose, Y. 1987. Long term effects of destruction of hermatypic corals by *Acanthaster planci* infestation on reef fish communities at Iriomote island, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37: 191-199.
- Shulman, M. J.; Ogden, J. C. 1987. What controls tropical reef fish populations: Recruitment or benthic mortality? An example in the Caribbean reef fishes *Haemulon flavolineatum*. *Mar. Biol. Prog. Ser.* 39: 233-242.
- Smith, C. L. 1977. Coral reef fish communities - Order and chaos. *Proc. 3rd. Intern. Coral Reef Symp.* Miami, Florida. 1: XXI-XXII.
- Smith, C. L. 1978. Coral reef fish communities: a compromise view. *Env. Biol. Fish* 3(1): 109-128.
- Testau, J. L.; Conand, F. 1983. Estimation des surfaces des différentes zones des lagons de Nouvelle-Calédonie. *Rapp. ORSTOM.*
- Thollot, P. 1992. Importance of Mangroves for Pacific reef fish species, myth or reality? *Proc. 7th. Intern. Coral Reef Symp.* Guam 2: 934-941.
- Thresher, R. E. 1983. Habitat effects on reproductive success in the coral reef fish, *Acanthochromis polyacanthus*. *Ecology* 64: 1184-1199.
- Tillman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Wantiez, L. 1994. Réseaux trophiques de l'ichtyofaune des fonds meubles lagonaire de Nouvelle-Calédonie. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sci. Nat.* 317: 847-856.
- Williams, D. McB; Hatcher, A. I. 1983. Structure of fish communities on outer slopes of inshore, mid-shelf and outer shelf reefs of the Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 239-250.

7. ANNEXES

Annexe 1: Sédimentologie marine (3 pages)

Annexe 2: Géologie des bassins versants (1 page)

Annexe 3: Stratégies démographiques (1 page)

Annexe 4: Tableaux récapitulatif des taxons échantillonnés (6 pages)

Annexe 5: Tableaux croisés des structures (2 pages)

Annexe 6: Tableaux de corrélations entre les structures des peuplements et les variables environnementales (1 page)

ANNEXE 1: Sédimentologie marine (3 pages)

Données cartographiées

Les cartes sédimentologiques marines à l'échelle 1/50 000 (Dugas et Debenay, 1982) ont fourni un indice de pourcentage des débris grossiers (Tableau I), des sables et graviers (Tableau II), et des lutites (Tableau III) ainsi qu'un indice de la teneur en carbonates (Tableau IV).

Tableau I: Signification des classes d'abondance de débris grossiers (fraction supérieure à 20 mm) dans l'échantillon total

Classes	Pourcentage de débris dans la fraction totale
0	0 %
1	0 - 5 %
2	5 - 25 %
3	25 - 50 %
4	50 - 75 %
5	75 - 100 %

Tableau II: Signification des classes d'abondance de sable (0,063-20mm) dans la fraction totale et de graviers dans la fraction sableuse.

Classes	Pourcentage de sables dans la fraction totale	Pourcentage de graviers dans la fraction sableuse
0	<5%	
1	>5%	0 - 20 %
2	>5%	20 - 60 %
3	>5%	60 - 100 %

Tableau III: Signification des classes d'abondance de lutites (vase: particules de diamètre inférieur à 0,063mm) dans la fraction totale.

Classes	Pourcentage de lutites dans la fraction totale
0	0 - 5 %
1	5 - 25 %
2	25 - 50 %
3	50 - 75 %
4	75 - 100 %

Tableau IV: Signification des classes de teneur en carbonates.

Classes	Teneur en carbonate
0	<50%
1	>50%

Etude Granulométrique

Le protocole de traitement des échantillons et le calcul des indices sont proposés par Chevillon (1990, 1995)

Protocole de traitement des échantillons de sédiment

Après un premier séchage à l'étuve (50°C pendant 48 h) les échantillons sont pesés et soumis à un tamisage humide et manuel sur un tamis de maille 0,063 mm. La fraction fine (ou vase) est ainsi éliminée, son pourcentage pondéral étant calculé par différence de poids avant et après séparation. La fraction sableuse est remise à sécher, pesée à nouveau puis passée sur une colonne granulométrique composée de 13 tamis de maille 0.063, 0.125, 0.25, 0.5, 1, 2, 2.5, 4, 5, 8, 10, 16 et 20 mm. Le temps de tamisage a été réduit à deux fois 15 minutes (colonne séparée en deux). Cela permet d'obtenir un criblage effectif sans que l'effet de broyage soit trop important. Chaque refus de tamis est ensuite pesé sur une balance précise à $\pm 0,01$ g.

Calcul des indices granulométriques

Les pourcentages pondéraux des refus de chaque tamis, cumulés dans le sens des particules les plus grossières vers les plus fines, sont utilisés pour la construction des courbes cumulatives en coordonnées semi logarithmiques. Les mailles des tamis sont portées en abscisses logarithmique. En raison de la nature des indices calculés, tous issus des travaux anglosaxons, c'est l'échelle phi (ϕ) de Krumbein qui a été utilisée en abscisse. Cette échelle correspond à une transformation logarithmique des valeurs en millimètres, donnée par la relation:

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

Les pourcentages cumulés des refus de tamis sont portés en ordonnée arithmétique, à l'abscisse même de la maille des tamis (borne supérieure des intervalles).

Les paramètres de position sont déterminés graphiquement à partir des courbes cumulatives semi logarithmiques. Ils sont l'expression de la taille des particules correspondant à différents percentiles; ils sont notés ϕ_0 , ϕ_{16} , ϕ_{75} , etc... Ils interviennent dans le calcul des indices granulométriques issus de statistiques sur les distributions (en particulier la loi Normale). Ces indices s'expriment en unité phi et sont de trois types: indices centraux ($Md\phi$, Mz) indices de dispersion ($D\phi$, σ_i) et indice de forme (Ski , Kg , Fh). Leur formule et signification sont données ci-dessous.

Ces indices ont été établis pour l'études des sédiments en rivière, milieu dans lequel le transport est unidirectionnel. Leur utilisation en milieu lagonaire est aussi possible mais toute interprétation doit être formulée avec prudence.

Taille médiane ou "Phi median diameter"

$$Md\phi = \phi_{50}$$

Taille moyenne ou " Mean size"

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

>3,98	(<0,063 mm)	Vase
3,98 - 3	(0,063 - 0,125 mm)	Sable très fin
3 - 2	(0,125 - 0,25 mm)	Sable fin
2 - 1	(0,25 - 0,5mm)	Sable moyen
1 - 0	(0,5 - 1 mm)	Sable grossier
0 - -1	(1 - 2 mm)	Sable très grossier
-1 - -2	(2 - 4 mm)	Granule
-2 - -6	(4 - 64 mm)	Gravier
<-6	(>64 mm)	Galet

Classement ou "Sorting"

Le classement caractérise le degré d'évolution du sédiment. Des faibles valeurs de $D\phi$ traduisent une compétence poussée du sédiment vis à vis de l'agent de transport.

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

<0,25	Extrêmement bien classé
0,25 - 0,5	Très bien classé
0,5 - 1	Bien classé
1 - 1,5	Moyennement classé
1,5 - 2	Faiblement classé
>2	Non classé

Triage ou "Standard deviation"

La valeur du triage augmente avec le transport du sédiment

$$\sigma_i = \{(\phi_{84} - \phi_{16}) / 4\} + \{(\phi_{95} - \phi_5) / 6,6\}$$

<0,5	Extrêmement bien trié
0,5 - 1,1	Très bien trié
1,1 - 1,5	Bien trié
1,5 - 2	Mal trié
>2	Très mal trié

Asymétrie ou "Skewness"

L'asymétrie précise la position des particules les plus abondantes par rapport au mode de distribution. Des valeurs négatives indiquent la prépondérance des particules fines, des valeurs positives indiquent une prépondérance des particules grossières.

$$Sk_i = \{[(\phi_{16} + \phi_{84}) - 2(\phi_{50})] / 2(\phi_{84} - \phi_{16})\} + \{[(\phi_5 + \phi_{95}) - 2(\phi_{50})] / 2(\phi_{95} - \phi_5)\}$$

-1 - -0,3	Très négative
-0,3 - -0,1	Négative
-0,1 - 0,1	Symétrie
0,1 - 0,3	Positive
0,3 - 1	Très positive

Normalité ou "Kurtosis"

La signification du K_g est identique à celle du D_f mais en référence à la courbe de Gauss; il mesure le rapport du triage aux extrémités de la distribution avec le triage dans la partie centrale. Une distribution bimodale présentera une normalité peu accusée (courbe cumulative aplatie), tandis qu'un pic du côté des particules fines ou grossières se traduira par une normalité très accusée (courbe cumulative aigüe).

$$K_g = (\phi_{95} - \phi_5) / \{2,44(\phi_{75} - \phi_{25})\}$$

<0,67	Très peu accusée
0,67 - 0,9	Peu accusée
0,9 - 1,11	Moyennement accusée
1,11 - 1,5	Accusée
1,5 - 3	Très accusée
>3	Extrêmement accusée

Facteur hydrodynamique

Le facteur hydrodynamique est la combinaison de deux indices. Les valeurs positives caractérisent des sédiments en cours de transport, les valeurs négatives correspondent à des sédiments qui seront difficilement remis en mouvement ou qui ne l'ont jamais été.

$$F_h = K_g - D\phi$$

<0	Très faible
0 - 0,5	Faible
0,5 - 1	Moyen
1 - 2	Très fort

ANNEXE 2: Géologie des bassins versants (1 page)

Un indice d'abondance d'élément chimique a été associé aux roches les plus fréquemment observées, à partir d'analyses totales répertoriées dans:

Paris, J. P. 1981. Géologie de la Nouvelle Calédonie, un essai de synthèse, Mémoire du BRGM 113, BRGM (eds.), Orléans.

Latham, M. ; Quantin, P.; Aubert, G. 1978. Etude des sols en Nouvelle Calédonie, Not. Expl. ORSTOM 78

Légende:

F: cuirasse ferrugineuse intacte

π : péridotite

πd : dunite

θ : gabbros

A θ : roche altérée dérivée des gabbros

β : basalte

ρ : rhyolites

c: crétacé sénonien, faciès à charbon (terrigène)

e_i : éocène supérieur, à éléments volcaniques remaniés

e_{ms} : éocène moyen à supérieur, carbonaté

e_s : éocène inférieur, phtanite

Fe: Fer

Cr: Chrome

Ni: Nickel

Si: Silice

Ca: Calcium

Mg: Magnesium

Eléments		Fe	Cr	Ni	Si	Ca	Mg
Roches	F	3	3	1	1	1	1
éruptives	$\pi + \pi d$	1	2	1	2	1	3
	$\theta + A\theta$	1	1	1	2	2	2
	β	1	0	0	3	2	2
	ρ	1	0	0	3	1	1
	Roches	c	1	0	0	2	1
volcano-sédimentaires	e_i	1	0	0	3	1	1
	e_{ms}	1	0	0	3	1	1
	e_s	1	0	0	3	1	1
Gamme de variation	0	absence		absence			
	1	0-20%	0-0,5%	0-0,5%	0-20%	0-5%	0-5%
	2	20-40%	0,5-2%	0,5-2%	20-50%	5-30%	5-30%
	3	40-100%	>2%	>2%	50-100%	30-100%	30-100%

ANNEXE 3: Stratégies démographiques (1 page)

Caractéristiques des classes de stratégies démographiques utilisées pour définir la structure démographique. L'espérance de vie est la LC50 au recrutement dans le biotope.

Groupe	Taille	Reproduction	Comportement	Croissance	Mortalité	Espérance de vie
1	Petite à moyenne < 30 cm	Très précoce Index gonado-somatique ou effort de reproduction très élevé	La plupart des espèces en banc Comportement sexuel simple	Très rapide	Forte	0.5 à 3 ans
2	Petite à moyenne < 30 cm	1-3 ans à la première reproduction Index gonado-somatique élevé	Souvent en bancs. Peut être territorial Comportement sexuel parfois complexe	Initialement très rapide	Moyenne	3 à 7 ans
3	Moyenne à grande > 30 cm	2-3 ans à la première reproduction Index gonado-somatique élevé	Souvent en bancs Rarement territorial Comportement sexuel simple	Rapide initialement et parfois toute la vie durant	Moyenne	3 à 7 ans
4	Petite à moyenne < 30 cm	Tardive Normalement > 50 % Taille maximale à la première reproduction Index gonado-somatique moyen	Rarement en bancs Souvent territorial	Initialement souvent rapide lente après la première reproduction.	Faible	7 à 12 ans
5	Moyenne à grande > 30cm en général > 50cm	Tardive Normalement > 60% Taille maximale à la première reproduction Index gonado-somatique bas	Rarement en bancs Souvent territorial	Initialement souvent rapide lente après la première reproduction	Faible	7 à 12 ans
6	Grande à très grande > 50 cm en général > 1m	Très tardive Normalement > 60% Taille maximale à la première reproduction Souvent ovovipare Index gonado-somatique bas	Très rarement en bancs sauf pour la reproduction	Très lente surtout après la première reproduction	Très faible	> 12 ans

ANNEXE 4: Tableau récapitulatif des taxons échantillonnés (6 pages)

N stations: Nombre de stations dans lesquelles a été vue l'espèce.

Nombre total: Nombre de poissons de l'espèce répertoriés dans les 90 stations.

Densité : Densité moyenne de l'espèce dans les 90 stations.

Taille moy.: Taille moyenne de l'espèce dans les 90 stations.

Poids moy.: Poids moyen de l'espèce dans les 90 stations.

Biomasse: Biomasse moyenne (par m²) de l'espèce dans les 90 stations.

Famille	Genre	Espèce	N. Station	Nombre total	Densité (indiv.m-2)	Taille Moy. (cm)	Poids Moy. (g)	Biomasse (g.m-2)
CARCHARHINIDAE	Carcharhinus	sp.	1	1	0	120	20505	0,3797
	Triaenodon	obesus	4	5	0,0001	118	17535	1,4326
DASYATIDAE	Dasyatis	kuhlii	1	1	0	40	2347	0,0372
MURAENIDAE	Muraenidae	spp.	1	1	0	70	462	0,0171
CLUPEIDAE	Amblygaster	sirm	1	6	0,0002	5	0	0,0001
	Sprat	spp.	1	30	0,0005	6	2	0,0012
CHIROCENTRIDAE	Chirocentrus	dorab	1	1	0	60	1009	0,0374
PLOTOSIDAE	Plotosus	lineatus	2	52	0,005	10,769	19	0,095
SYNODONTIDAE	Saurida	undosquamis	3	8	0,0003	16,25	44	0,0111
	Synodus	variegatus	2	4	0,0004	10,75	14	0,0063
	Synodus	dermatogennis	2	3	0,0001	13	27	0,0038
	Synodus	spp.	1	1	0	22	99	0,0037
HEMIRAMPHIDAE	Hemiramphidae	spp.	1	3	0,0003	12	33	0,011
	Hyporhamphus	dussumieri	1	4	0,0001	21,5	93	0,0103
HOLOCENTRIDAE	Myripristis	spp.	2	2	0,0001	16,5	133	0,0074
	Neonyphon	spp.	1	1	0	15	66	0,0015
	Neoniphon	sammara	14	81	0,0022	18,815	135	0,3017
	Sargocentron	nubrum	9	70	0,0019	19,371	201	0,3906
	Sargocentron	spiniferum	15	24	0,0007	23,208	324	0,2183
	Sargocentron	spp.	3	6	0,0004	15	82	0,0299
AULOSTOMIDAE	Aulostomus	chinensis	4	8	0,0001	52,5	543	0,0603
FISTULARIIDAE	Fistularia	petimba	14	56	0,0012	55,357	116	0,1414
CENTRISCIDAE	Aeoliscus	strigatus	7	154	0,0041	9,805	0	0,0013
SCORPAENIDAE	Pterois	spp.	1	1	0	15	50	0,0019
PLATYCEPHALIDAE	Cociella	crocodilla	1	3	0,0003	28,333	205	0,0683
	Papilloculicep	longiceps	2	2	0,0001	57,5	1814	0,1008
	Sugggrundus	sp.	1	1	0	40	563	0,0125
SERRANIDAE	Anyperodon	leucogrammicus	8	16	0,0005	25,625	270	0,1282
	Cephalopholis	argus	3	3	0	24	584	0,0254
	Cephalopholis	boenack	19	30	0,0009	13,667	49	0,0458
	Cephalopholis	urodeta	4	4	0,0001	20	182	0,027
	Cromileptes	altivelis	2	2	0	32,5	1023	0,0284
	Epinephelus	sp.1(juv.)	1	1	0	14	36	0,0013
	Epinephelus	spp.	1	1	0	15	44	0,0016
	Epinephelus	areolatus	3	4	0,0001	22,5	200	0,0297
	Epinephelus	caeruleopuncta	10	12	0,0005	26,25	375	0,1716
	Epinephelus	cyanopodus	12	14	0,0002	33,571	638	0,113
	Epinephelus	fasciatus	7	21	0,0008	18,095	117	0,0939
	Epinephelus	hexagonatus	26	66	0,0017	16,894	85	0,1456
	Epinephelus	macrospilos	14	16	0,0003	26,188	316	0,107
	Epinephelus	maculatus	9	14	0,0003	31,214	474	0,1274
	Epinephelus	merra	41	98	0,0023	17,704	97	0,2243
	Epinephelus	polyphekadion	1	1	0,0001	55	2733	0,3037
	Epinephelus	ongus	7	7	0,0002	19,571	161	0,0337
	Epinephelus	rivulatus	1	1	0	12	25	0,0007
	Epinephelus	tauvina	5	6	0,0001	27,333	306	0,0438
	Plectropomus	laevis	8	12	0,0002	32,5	836	0,1274
Plectropomus	leopardus	55	207	0,0035	38,179	1086	3,7942	
GRAMMISTIDAE	Diploprion	bifasciatum	45	110	0,0023	15,545	200	0,4498
PLESIOPIIDAE	Assessor	macneili	9	520	0,017	4,029	1	0,0242
PRIACANTHIDAE	Priacanthus	hamrur	11	14	0,0004	22,214	208	0,0796

Famille	Genre	Espèce	N. Station	Nombre total	Densité (indiv.m-2)	Taille Moy. (cm)	Poids Moy. (g)	Biomasse (g.m-2)
APOGONIDAE	Apogon	spp.	28	668	0,0153	5,385	3	0,0506
	Apogon	angustatus	3	9	0,0007	6,556	6	0,0042
	Apogon	cyanosoma	4	205	0,0091	4,39	2	0,0172
	Apogon	aureus	7	50	0,0018	10,44	28	0,0503
	Apogon	fraenatus	1	50	0,0056	4	1	0,0056
	Apogon	kallopterus	1	5	0,0006	8	9	0,0052
	Apogon	leptacanthus	2	340	0,0117	4,882	2	0,0196
	Apogon	sp.	6	1300	0,0496	10,027	25	1,229
	Apogon	trimaculatus	7	641	0,0234	6,927	6	0,1454
	Cheilodipterus	lachneri	6	11	0,0003	13,636	66	0,0202
	Cheilodipterus	quinquelineatu	28	239	0,0101	7,209	7	0,069
	Cheilodipterus	subulatus	2	2	0,0001	12	28	0,0031
	Rhabdamia	spp.	1	1000	0,0139	4	1	0,0139
	ECHENEIDAE	Echeneis	naucrates	2	2	0,0001	70	1191
CARANGIDAE	Carangidae	spp.	1	1	0	35	816	0,013
	Carangoides	ferdau	1	1	0,0001	33	720	0,08
	Caranx	papuensis	3	3	0	26	439	0,0191
	Caranx	spp.	2	3	0,0001	23,333	273	0,0144
	Gnathanodon	speciosus	1	3	0,0001	20	157	0,0087
	Scomberoides	lysan	1	30	0,0008	20	69	0,0574
	LUTJANIDAE	Lutjanus	adeti	1	1	0	20	119
Lutjanus		argentimaculat	1	2	0	45	1398	0,0621
Lutjanus		bohar	2	21	0,0002	46,19	1942	0,4553
Lutjanus		fulviflammus	37	736	0,0108	21,976	203	2,1903
Lutjanus		fulvus	10	47	0,0011	20,106	177	0,1941
Lutjanus		gibbus	5	69	0,001	23,812	237	0,2464
Lutjanus		kasmira	6	174	0,0028	17,718	104	0,2918
Lutjanus		quinquelineatu	4	912	0,0238	17,992	129	3,0737
Lutjanus		russelli	8	38	0,0007	23,132	202	0,1376
CAESIONIDAE	Caesio	spp.	1	200	0,0222	5	1	0,0316
	Caesio	cuning	7	219	0,003	16,74	140	0,417
	Pterocaesio	diagramma	8	271	0,007	17,033	96	0,6702
	Pterocaesio	tile	8	800	0,0135	15,163	87	1,185
HAEMULIDAE	Haemulidae	spp.	1	1	0	20	129	0,0036
	Diagramma	pictus	4	10	0,0003	29,8	429	0,1222
	Plectorhinchus	chaetodonoides	2	2	0,0001	10,5	23	0,0017
	Plectorhinchus	diagrammus	5	5	0,0001	25	290	0,0383
	Plectorhinchus	goldmanni	4	6	0,0002	34,667	759	0,1167
	Plectorhinchus	orientalis	1	2	0	20	110	0,0035
	Plectorhinchus	picus	3	4	0,0001	19,5	152	0,009
	Plectorhinchus	spp.	1	3	0,0001	29,333	665	0,0444
SPARIDAE	Acanthopagrus	berda	1	3	0,0001	29,333	665	0,0444
LETHRINIDAE	Lethrinus	spp.	1	5	0,0001	18	113	0,0125
	Lethrinus	harak	20	61	0,0009	25,951	378	0,3286
	Lethrinus	lentjan	4	5	0,0001	18,8	139	0,0125
	Lethrinus	atkinsoni	4	5	0,0001	29	586	0,0302
	Lethrinus	nebulosus	3	7	0,0001	14,286	57	0,0066
	Lethrinus	obsoletus	1	1	0	20	142	0,0031
	Lethrinus	semicinctus	2	4	0,0001	16,5	72	0,0053
	Monotaxis	grandoculis	11	39	0,0009	12,897	61	0,0564
NEMIPTERIDAE	Scolopsis	spp.	1	1	0	15	60	0,0013
	Scolopsis	bilineatus	84	1489	0,0342	16,225	111	3,8083
	Scolopsis	temporalis	1	1	0	17	86	0,0014
	Scolopsis	trilineatus	11	219	0,0032	15,265	82	0,2662
MULLIDAE	Mulloides	flavolineatus	3	34	0,0004	20,118	196	0,0811
	Parupeneus	barberinoides	2	3	0,0001	17	94	0,0117
	Parupeneus	barberinus	26	50	0,0009	21,28	248	0,2309
	Parupeneus	bifasciatus	1	1	0	22	242	0,0034
	Parupeneus	cyclostomus	1	1	0	16	80	0,0018
	Parupeneus	ciliatus	45	244	0,0049	22,303	293	1,4297
	Parupeneus	indicus	17	30	0,0006	15,467	131	0,0833
	Parupeneus	pleurostigma	1	1	0	25	324	0,0051
	Parupeneus	spilurus	4	10	0,0002	24,1	375	0,0802
	Parupeneus	trifasciatus	27	96	0,0023	14,906	86	0,1948
	Parupeneus	spp.	4	5	0,0001	15,4	117	0,0141
	Upeneus	tragula	18	55	0,0015	18,491	112	0,165
	MONODACTYLIDAE	Monodactylus	argenteus	2	10	0,0004	15,5	103

Famille	Genre	Espèce	N. Station	Nombre total	Densité (indiv.m-2)	Taille Moy. (cm)	Poids Moy. (g)	Biomasse (g.m-2)	
KYPHOSIDAE	Kyphosus	bigibbus	1	10	0,0011	30	637	0,7078	
	Kyphosus	vaigiensis	7	72	0,0009	29,403	645	0,6072	
PLATACIDAE	Platax	orbicularis	1	4	0,0001	15	139	0,0088	
CHAETODONTIDAE	Chaetodon	spp.	4	8	0,0003	11,25	42	0,0115	
	Chaetodon	auriga	66	264	0,0061	10,629	42	0,2589	
	Chaetodon	baronessa	28	105	0,0022	11,61	58	0,1303	
	Chaetodon	bennetti	58	146	0,0028	10,801	48	0,1338	
	Chaetodon	citrinellus	21	34	0,0008	7,382	13	0,1008	
	Chaetodon	ephippium	40	105	0,0019	13,286	100	0,1897	
	Chaetodon	flavirostris	67	248	0,0061	11,528	62	0,3812	
	Chaetodon	kleinii	1	1	0	7	10	0,0002	
	Chaetodon	lineolatus	26	42	0,0007	13,238	104	0,07	
	Chaetodon	lunula	2	2	0	15,5	126	0,004	
	Chaetodon	melannotus	26	60	0,0013	8,15	22	0,0286	
	Chaetodon	mertensii	16	35	0,0009	9,771	28	0,0247	
	Chaetodon	ornatissimus	3	5	0,0002	11,6	71	0,0116	
	Chaetodon	pelewensis	7	17	0,0004	8,471	19	0,0079	
	Chaetodon	plebeius	77	524	0,0142	7,057	12	0,164	
	Chaetodon	rafflesi	2	2	0	10,5	37	0,0017	
	Chaetodon	reticulatus	1	1	0	10	31	0,0007	
	Chaetodon	speculum	52	161	0,0037	9,075	30	0,1093	
	Chaetodon	trifascialis	43	178	0,0043	9,034	25	0,1069	
	Chaetodon	trifasciatus	81	1155	0,0259	8,982	24	0,6291	
	Chaetodon	ulietensis	64	175	0,004	9,394	29	0,1154	
	Chaetodon	unimaculatus	13	36	0,0006	12,583	87	0,0544	
	Chaetodon	vagabundus	54	187	0,0041	9,369	27	0,112	
	Coradion	altivelis	10	15	0,0002	15,2	146	0,0335	
	Forcipiger	flavissimus	1	1	0	12	40	0,0009	
	Forcipiger	longirostris	2	6	0,0001	13,167	54	0,006	
	Heniochus	acuminatus	31	79	0,0022	13,215	94	0,2042	
	Heniochus	chrysostomus	34	63	0,0016	12,19	90	0,1468	
	Heniochus	monoceros	11	15	0,0003	14,467	127	0,0435	
	Heniochus	singularis	1	2	0	20	307	0,0085	
	Heniochus	varius	8	16	0,0003	16,625	181	0,0585	
	POMACANTHIDAE	Centropyge	spp.	1	2	0	13,5	74	0,0023
		Centropyge	bicolor	35	192	0,0048	8,995	25	0,1218
Centropyge		bispinosus	25	108	0,0025	8,343	17	0,043	
Centropyge		flavissimus	7	9	0,0002	9,556	24	0,004	
Centropyge		libicen	38	154	0,0044	8,506	21	0,0916	
Pomacanthus		imperator	3	3	0	21	332	0,0144	
Pomacanthus		semicirculatus	8	15	0,0003	19,533	278	0,0756	
Pomacanthus	sextriatus	6	7	0,0001	20,286	364	0,0483		
POMACENTRIDAE	Pygoplites	diacanthus	5	8	0,0002	19,875	280	0,0424	
	Abudefduf	spp.	6	20	0,0005	9,8	36	0,0167	
	Abudefduf	saxatilis	7	393	0,0068	8,824	22	0,1492	
	Abudefduf	septemfasciatus	1	3	0	16	145	0,0058	
	Abudefduf	sexfasciatus	63	4183	0,0821	7,887	20	1,614	
	Abudefduf	sordidus	2	16	0,0002	7,688	23	0,0056	
	Abudefduf	whitleyi	53	2462	0,0486	10,567	46	2,2606	
	Amblyglyphidodon	aureus	1	10	0,0003	6	7	0,0018	
	Amblyglyphidodon	curacao	47	734	0,0177	6,857	11	0,1921	
	Amblyglyphidodon	leucogaster	45	480	0,0122	7,369	15	0,1791	
	Amphiprion	spp.	6	22	0,0008	6,545	11	0,0093	
	Amphiprion	akindynos	23	119	0,0033	6,773	10	0,0338	
	Amphiprion	clarkii	22	114	0,0032	7,746	15	0,0472	
	Amphiprion	melanopus	19	182	0,0053	6,923	11	0,0568	
	Amphiprion	perideraion	1	3	0	8	14	0,0005	
	Amphiprion	tricinctus	1	2	0	9	23	0,0007	
	Chromis	atripectoralis	3	1440	0,0391	5,944	7	0,2564	
	Chromis	atripes	1	70	0,0006	5	4	0,0023	
	Chromis	viridis	57	27849	0,6814	5,064	4	2,8505	
	Chromis	chrysur	3	1365	0,0239	6,769	10	0,2312	
	Chromis	fumea	8	2754	0,0531	6,24	7	0,3907	
	Chromis	ternatensis	3	250	0,0082	6,04	7	0,0602	
	Chromis	spp.	20	7045	0,1147	5,653	6	0,6696	
	Chrysiptera	biocellata	1	7	0,0001	8,286	14	0,0015	
	Chrysiptera	taupou	33	275	0,0084	5,945	6	0,047	

Famille	Genre	Espèce	N. Station	Nombre total	Densité (indiv.m-2)	Taille Moy. (cm)	Poids Moy. (g)	Biomasse (g.m-2)	
POMACENTRIDAE (suite)	Chrysiptera	rex	3	37	0,0008	4,568	3	0,0022	
	Chrysiptera	rollandi	57	1983	0,0496	4,537	3	0,1289	
	Dascyllus	spp.	1	10	0,0002	5	6	0,0009	
	Dascyllus	aruanus	33	2713	0,066	5,158	6	0,4041	
	Dascyllus	reticulatus	14	206	0,0044	5,117	6	0,0249	
	Dascyllus	trimaculatus	2	10	0,0003	6,2	11	0,0035	
	Neopomacentrus	azysron	5	4360	0,1028	5,03	4	0,3996	
	Neopomacentrus	sp. (Allen)	8	955	0,0221	5,178	4	0,0988	
	Neopomacentrus	spp.	54	37382	0,8614	5,294	4	3,6713	
	Neopomacentrus	violascens	12	1653	0,0401	4,707	3	0,1127	
	Paraglyphidodon	melas	10	40	0,001	7,725	24	0,024	
	Paraglyphidodon	nigroris	51	714	0,0148	8,948	22	0,3233	
	Paraglyphidodon	polyacanthus	25	127	0,0041	7,583	14	0,0551	
	Plectroglyphidodon	dicki	1	2	0	9	16	0,0005	
	Plectroglyphidodon	johnstonianus	1	1	0,0001	6	5	0,0005	
	Plectroglyphidodon	lacrymatus	9	316	0,0065	7,715	11	0,0685	
	Plectroglyphidodon	leucozona	1	8	0,0009	5	3	0,0024	
	Pomacentrus	amboinensis	46	13761	0,2978	5,495	6	1,835	
	Pomacentrus	bankanensis	9	184	0,0037	5,973	8	0,0286	
	Pomacentrus	coelestis	14	1091	0,0349	5,566	5	0,1671	
	Pomacentrus	lepidogenys	7	117	0,002	5,325	5	0,0102	
	Pomacentrus	melanopterus	9	1206	0,0289	6,125	6	0,1662	
	Pomacentrus	pavo	21	464	0,0129	5,052	4	0,0462	
	Pomacentrus	philippinus	84	8315	0,1728	6,113	7	1,1898	
	Pomacentrus	simsiang	64	8956	0,1909	5,368	5	1,0102	
	Pomacentrus	smithi	22	18810	0,4288	4,96	3	1,194	
	Pomacentrus	sp.	40	3630	0,0686	5,853	5	0,3677	
	Pomacentrus	taeniometopon	35	1358	0,031	5,766	5	0,1578	
	Pomacentrus	vaiuli	10	147	0,0032	6,735	10	0,0315	
	Stegastes	nigricans	26	609	0,0153	7,803	28	0,4291	
	Stegastes	lividus	8	729	0,0143	13,262	105	1,5036	
	CIRRHITIDAE	Cirrhitichthys	falco	1	1	0	8	9	0,0002
		Paracirrhites	forsteri	1	1	0,0001	15	52	0,0058
SPHYRAENIDAE	Sphyraena	novaehollandia	1	10	0,0002	28	110	0,0245	
	Sphyraena	obtusata	8	195	0,0031	27,949	168	0,5157	
	Sphyraena	spp.	1	12	0,0001	45	653	0,0726	
LABRIDAE	Labridae	spp.	1	1	0	40	918	0,0127	
	Anampses	spp.	29	128	0,0038	10,32	17	0,0635	
	Anampses	femininus	4	5	0,0002	9,2	12	0,002	
	Anampses	geographicus	5	8	0,0002	11,75	24	0,0043	
	Anampses	neoguinaicus	10	26	0,0007	11,038	20	0,0142	
	Anampses	twistii	5	9	0,0003	11	19	0,005	
	Bodianus	axillaris	16	35	0,0007	16,143	72	0,0532	
	Bodianus	diana	2	3	0,0001	15,333	66	0,0073	
	Bodianus	loxozonus	7	11	0,0002	29,636	545	0,1033	
	Bodianus	perditio	10	16	0,0005	13,312	56	0,0277	
	Cheilinus	bimaculatus	2	67	0,002	10,582	19	0,0371	
	Cheilinus	chlorourus	68	242	0,0053	16,591	118	0,6238	
	Cheilinus	diagrammus	27	83	0,0019	14,867	76	0,1403	
	Cheilinus	fasciatus	4	5	0,0002	14,6	90	0,0147	
	Cheilinus	spp.	1	1	0	12	29	0,0011	
	Cheilinus	trilobatus	26	82	0,0014	20,098	193	0,2615	
	Cheilinus	oxycephalus	4	7	0,0002	14,571	50	0,008	
	Choerodon	fasciatus	29	78	0,0019	18,487	146	0,2727	
	Choerodon	graphicus	74	360	0,0061	28,461	640	3,8912	
	Cirrhilabrus	sp.	1	5	0,0001	11	17	0,0012	
	Coris	aygula	5	8	0,0002	30,125	741	0,1254	
	Coris	gaimard	2	8	0,0008	10,25	22	0,0174	
	Coris	variegata	28	71	0,0018	10,831	20	0,0368	
	Epibulus	insidiator	8	10	0,0002	16	115	0,0279	
	Gomphosus	varius	37	103	0,002	14,369	42	0,0818	
	Halichoeres	hoeveni	1	2	0,0001	10	15	0,0011	
	Halichoeres	hortulanus	15	30	0,0007	13,067	37	0,0253	
	Halichoeres	marginatus	1	1	0	10	15	0,0006	
	Halichoeres	melanurus	44	152	0,005	9,105	13	0,0624	
	Halichoeres	prosopeion	1	1	0,0001	8	8	0,0009	
	Halichoeres	nebulosus	1	1	0,0001	7	5	0,0006	

Famille	Genre	Espèce	N. Station	Nombre total	Densité (indiv.m-2)	Taille Moy. (cm)	Poids Moy. (g)	Biomasse (g.m-2)	
LABRIDAE (Suite)	Halichoeres	spp.	1	1	0	10	15	0,0005	
	Halichoeres	trimaculatus	7	246	0,0058	10,463	19	0,1102	
	Hemigymnus	fasciatus	21	35	0,0007	16,714	118	0,0075	
	Hemigymnus	melapterus	77	418	0,0075	18,017	166	1,2536	
	Hologymnosus	doliatus	1	2	0	15	24	0,0011	
	Labrichthys	unilineatus	3	4	0,0001	11,25	15	0,0019	
	Labroides	bicolor	4	11	0,0002	9,455	9	0,0017	
	Labroides	dimidiatus	46	137	0,0035	8,781	7	0,0256	
	Pseudocheilinus	hexataenia	2	2	0,0001	7	6	0,0007	
	Pteragogus	cryptus	1	1	0,0001	12	32	0,0036	
	Stethojulis	bandanensis	9	18	0,0005	9,333	12	0,0055	
	Stethojulis	interrupta	14	98	0,0029	8,255	8	0,0237	
	Stethojulis	strigiventer	5	40	0,0011	6,325	4	0,0038	
	Suezichthys	gracilis	3	7	0,0003	7,286	5	0,0015	
	Thalassoma	spp.	4	20	0,0004	13,6	36	0,0149	
	Thalassoma	amblycephalum	1	5	0,0002	5	2	0,0004	
	Thalassoma	hardwicke	29	167	0,0032	12,359	26	0,0838	
	Thalassoma	janseni	19	166	0,0031	12,548	27	0,0856	
	Thalassoma	lunare	81	915	0,0241	11,825	25	0,6008	
	Thalassoma	lutescens	55	265	0,0067	14,377	54	0,3603	
	Thalassoma	purpureum	3	5	0,0001	19,6	172	0,0106	
	SCARIDAE	Scaridae	spp.	26	163	0,0026	22	322	0,8223
		Scaridae	sp. (juv.)	63	4001	0,0753	12,673	61	4,5617
		Scaridae	sp. (gris)	77	2374	0,0394	18,713	196	7,7123
		Cetoscarus	bicolor	9	11	0,0002	23	318	0,062
		Hipposcarus	longiceps	2	4	0,0001	21,75	402	0,0298
Scarus		bleekeri	3	3	0,0001	23,333	337	0,0168	
Scarus		altipinnis	11	14	0,0002	31	830	0,1675	
Scarus		chameleon	12	49	0,0013	22,265	281	0,3524	
Scarus		flavipectoralis	10	117	0,0021	20,162	205	0,4336	
Scarus		rivulatus	42	289	0,0038	27,63	504	1,9032	
Scarus		frenatus	13	21	0,0003	25,524	478	0,1438	
Scarus		ghobban	68	227	0,0041	20,37	261	1,0633	
Scarus		globiceps	2	5	0,0001	26	355	0,019	
Scarus		microrrhinos	26	104	0,0016	25,481	439	0,6921	
Scarus		longipinnis	1	2	0	25	362	0,0161	
Scarus		niger	35	122	0,0019	26,492	498	0,9272	
Scarus		oviceps	3	14	0,0002	28	646	0,1437	
Scarus		schlegeli	34	229	0,0054	18,795	219	1,1806	
Scarus		sordidus	51	755	0,0143	17,344	186	2,6629	
Scarus		spinus	10	27	0,0004	26,556	414	0,1702	
MUGILOIDIDAE		Parapercis	spp.	2	2	0,0002	10	13	0,0028
		Parapercis	cylindrica	25	77	0,0028	10,74	20	0,0574
		Parapercis	polyophtalma	19	51	0,0015	16,608	81	0,1183
BLENNIIDAE		Meiacanthus	atrodorsalis	36	60	0,0019	7,717	5	0,0085
		Plagiotremus	tapeinosoma	1	2	0,0001	15	18	0,001
GOBIIDAE		Gobiidae	spp.	6	26	0,0013	11,808	20	0,0274
	Amblyeleotris	japonica	2	5	0,0003	10	13	0,0032	
	Amblygobius	spp.	1	1	0	12	23	0,0005	
	Amblygobius	phalaena	29	113	0,0035	10,381	23	0,0804	
	Ptereleotris	hanae	18	916	0,0215	9,594	5	0,1177	
ACANTHURIDAE	Valenciennesa	strigatus	2	3	0,0001	12	34	0,0037	
	Acanthurus	spp.	3	3	0,0001	7,333	11	0,001	
	Acanthurus	sp. (juv.)	5	22	0,0005	7,455	11	0,0053	
	Acanthurus	mata	4	34	0,0005	21,059	239	0,1144	
	Acanthurus	dussumieri	46	263	0,0042	18,905	279	1,169	
	Acanthurus	gahm	15	41	0,0005	24,024	437	0,2275	
	Acanthurus	blochii	80	938	0,0121	17,721	225	2,7137	
	Acanthurus	lineatus	2	3	0,0001	21,667	281	0,0148	
	Acanthurus	nigrofuscus	77	1044	0,0199	14,183	96	1,9137	
	Acanthurus	olivaceus	2	2	0	16,5	125	0,0043	
	Acanthurus	triestegus	5	22	0,0003	15,636	101	0,0265	
	Ctenochaetus	striatus	3	5	0,0001	16,2	122	0,0179	
	Naso	annulatus	3	8	0,0002	19,25	162	0,0262	
	Naso	brevirostris	16	95	0,0013	23,242	377	0,479	
	Naso	lituratus	8	33	0,0004	23,848	302	0,1205	
	Naso	tuberosus	1	1	0	35	851	0,0135	

Famille	Genre	Espèce	N. Station	Nombre total	Densité (indiv.m-2)	Taille Moy. (cm)	Poids Moy. (g)	Biomasse (g.m-2)	
ACANTHURIDAE (Suite)	Naso	unicornis	23	61	0,0009	26,049	543	0,4754	
	Zebrasoma	scopas	44	221	0,0052	10,122	38	0,1947	
SIGANIDAE	Zebrasoma	veliferum	78	363	0,0062	13,554	81	0,4995	
	Siganus	argenteus	23	756	0,0106	16,763	122	1,2881	
	Siganus	fuscescens	3	3	0,0001	8	8	0,0006	
	Siganus	corallinus	21	90	0,0015	14,833	91	0,1362	
	Siganus	doliatus	73	963	0,0161	15,339	103	1,6589	
	Siganus	lineatus	1	1	0,0001	33	797	0,0886	
	Siganus	fuscescens	11	218	0,0031	11,193	43	0,1317	
	Siganus	puellus	28	109	0,0018	20,239	173	0,3053	
	Siganus	punctatus	9	68	0,0006	21,221	221	0,1301	
	Siganus	spinus	13	96	0,002	9,385	27	0,056	
	Siganus	vulpinus	30	228	0,0039	15,193	73	0,2881	
	Siganus	spp.	1	50	0,0006	22	233	0,1297	
	ZANCLIDAE	Zanclus	cornutus	12	19	0,0003	15,842	80	0,0238
	BALISTIDAE	Balistidae	spp.	6	9	0,0002	12,444	66	0,0104
Cantherines		dumerili	1	2	0,0001	20	123	0,0068	
Oxymonacanthus		longirostris	11	36	0,0011	7,611	6	0,0068	
Pseudobalistes		fuscus	1	2	0	23,5	739	0,0253	
Rhinecanthus		aculeatus	4	15	0,0003	18,4	192	0,0565	
Sufflamen		chrysopterus	26	94	0,002	16,17	123	0,2396	
OSTRACIIDAE	Ostracion	cubicus	6	6	0,0002	9,333	54	0,0108	
TETRAODONTIDAE	Arothron	spp.	2	2	0	34	1291	0,0383	
	Arothron	hispidus	1	1	0	35	1206	0,0268	
	Canthigaster	valentini	35	81	0,0028	5,691	7	0,019	

ANNEXE 5 : Tableaux croisés des structures (2 pages)

1. Densité

DENSITE (indiv./m ²)	CLASSES DEMOGRAPHIQUES						TOTAL
	1	2	3	4	5	6	
Piscivore	0.09	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.12
Macrocarivore	0.02	0.08	0.02	0.03	0.01	0.00	0.15
Microcarivore	0.24	0.16	0.00	0.02	0.00	0.00	0.42
CLASSES TROPHIQUES	1.97	0.59	0.00	0.05	0.00	0.00	2.61
Planctonophage	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.02
Macroherbivore	0.23	0.43	0.19	0.05	0.01	0.00	0.90
Microherbivore	0.00	0.02	0.00	0.05	0.00	0.00	0.07
Corallivore	0.07	0.03	0.00	0.01	0.00	0.00	0.11
Détritivore							
TOTAL	2.61	1.33	0.23	0.20	0.03	0.00	4.41

DENSITE (indiv./m ²)	CLASSES DE TAILLE						TOTAL
	0- 7 cm	3-15 cm	16-30 cm	31-50 cm	51-80 cm	>80 cm	
Piscivore	0.09	0.01	0.02	0.01	0.00	0.00	0.12
Macrocarivore	0.01	0.04	0.09	0.00	0.00	0.00	0.15
Microcarivore	0.31	0.07	0.02	0.00	0.00	0.00	0.42
CLASSES TROPHIQUES	2.32	0.18	0.01	0.00	0.00	0.00	2.61
Planctonophage	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.02
Macroherbivore	0.58	0.11	0.12	0.01	0.00	0.00	0.90
Microherbivore	0.01	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07
Corallivore	0.08	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.11
Détritivore							
TOTAL	3.42	0.50	0.26	0.02	0.00	0.00	4.41

DENSITE (indiv./m ²)	CLASSES DE MOBILITE				TOTAL
	Territori al	Sédentair e	Mobile rav.	Pt Mobile rav.	
Piscivore	0.00	0.10	0.02	0.01	0.12
Macrocarivore	0.00	0.05	0.09	0.01	0.15
Microcarivore	0.10	0.25	0.06	0.00	0.42
CLASSES TROPHIQUES	0.65	1.78	0.05	0.05	2.61
Planctonophage	0.00	0.01	0.01	0.01	0.02
Macroherbivore	0.14	0.55	0.20	0.01	0.90
Microherbivore	0.01	0.06	0.00	0.00	0.07
Corallivore	0.01	0.09	0.01	0.00	0.11
Détritivore					
TOTAL	0.90	2.89	0.42	0.08	4.41

DENSITE (indiv./m ²)	CLASSES DE GREGARITE					TOTAL
	Solitaire	Par paire	3-20 ind.	20-50 ind.	>50 ind.	
Piscivore	0.02	0.00	0.01	0.02	0.05	0.12
Macrocarivore	0.05	0.00	0.06	0.01	0.02	0.15
Microcarivore	0.03	0.01	0.07	0.11	0.18	0.42
CLASSES TROPHIQUES	0.06	0.00	0.23	0.36	1.80	2.61
Planctonophage	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02
Macroherbivore	0.03	0.05	0.12	0.29	0.30	0.90
Microherbivore	0.02	0.05	0.00	0.00	0.00	0.07
Corallivore	0.01	0.00	0.01	0.02	0.06	0.11
Détritivore						
TOTAL	0.23	0.12	0.52	0.81	2.42	4.41

DENSITE (indiv./m ²)	CLASSES DE TAILLE						TOTAL
	0- 7 cm	8-15 cm	16-30 cm	31-50 cm	51-80 cm	>80 cm	
Territorial	0.83	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.90
CLASSES DE MOBILITE	2.58	0.27	0.02	0.00	0.00	0.00	2.89
Sédentaire	0.00	0.12	0.21	0.01	0.00	0.00	0.42
Mobile Pt ray.	0.00	0.04	0.03	0.01	0.00	0.00	0.08
Mobile Gd rav.							
TOTAL	3.42	0.50	0.26	0.02	0.00	0.00	4.41

DENSITE (indiv./m ²)	CLASSES DE GREGARITE					TOTAL
	Solitaire	Par paire	3-20 ind.	20-50 ind.	>50 ind.	
Territorial	0.05	0.02	0.03	0.09	0.72	0.90
CLASSES DE MOBILITE	0.14	0.08	0.34	0.70	1.52	2.89
Sédentaire	0.03	0.02	0.14	0.02	0.12	0.42
Mobile Pt ray.	0.00	0.00	0.01	0.00	0.06	0.08
Mobile Gd rav.						
TOTAL	0.23	0.12	0.52	0.81	2.42	4.41

2. Biomasse

BIOMASSE (g.m ⁻²)		CLASSES DEMOGRAPHIQUES						TOTAL
		1	2	3	4	5	6	
CLASSES TROPHIQUES	Piscivore	1.00	0.85	1.52	0.46	3.88	1.77	9.47
	Macrocarivore	0.54	6.99	6.32	4.02	2.94	0.72	21.54
	Microcarivore	1.00	3.22	0.19	0.98	0.87	0.00	6.26
	Planctonophage	8.46	6.36	0.41	1.39	0.00	0.00	17.12
	Macroherbivore	0.00	0.40	1.09	0.03	1.77	0.00	3.29
	Microherbivore	0.93	5.07	26.70	2.46	2.38	0.72	38.27
	Corallivore	0.00	0.31	0.00	1.72	0.01	0.00	2.04
	Détritivore	0.40	0.61	0.62	0.51	0.24	0.00	2.37
TOTAL		12.33	23.93	36.84	12.08	12.09	3.21	100.37

BIOMASSE (g.m ⁻²)		CLASSES DE TAILLE						TOTAL
		0- 7 cm	8-15 cm	16-30 cm	31-50 cm	51-80 cm	>80 cm	
CLASSES TROPHIQUES	Piscivore	0.61	0.55	2.55	4.16	0.05	1.45	9.47
	Macrocarivore	0.29	2.57	16.45	1.53	0.06	0.36	21.54
	Microcarivore	1.49	2.23	2.31	0.08	0.00	0.00	6.26
	Planctonophage	10.72	5.00	0.82	0.01	0.00	0.00	17.12
	Macroherbivore	0.00	0.37	1.74	1.13	0.00	0.00	3.29
	Microherbivore	3.17	5.00	22.58	2.03	0.00	0.00	38.27
	Corallivore	0.17	1.85	0.01	0.00	0.00	0.00	2.04
	Détritivore	0.48	1.00	0.92	0.00	0.02	0.00	2.37
TOTAL		16.93	18.66	47.28	8.94	0.13	1.81	100.37

BIOMASSE (g.m ⁻²)		CLASSES DE MOBILITE				TOTAL
		Territori	Sédentair	Mobile	Pt.Mobile	
		al	a	rav.	rav.	
CLASSES TROPHIQUES	Piscivore	0.00	1.69	6.37	1.41	9.47
	Macrocarivore	0.07	4.29	14.52	2.64	21.54
	Microcarivore	0.70	2.03	3.31	0.15	6.26
	Planctonophage	3.08	9.04	2.01	2.45	17.12
	Macroherbivore	0.02	0.49	2.06	0.67	3.29
	Microherbivore	2.38	6.15	26.92	2.72	38.27
	Corallivore	0.12	1.91	0.01	0.00	2.04
	Détritivore	0.27	0.97	1.07	0.02	2.37
TOTAL		5.64	26.57	56.26	10.05	100.37

BIOMASSE (g.m ⁻²)		CLASSES DE GREGARITE				TOTAL	
		Solitaire	Par paire	3-20 ind.	20-50 ind.		>50 ind.
CLASSES TROPHIQUES	Piscivore	6.17	0.08	1.46	0.22	1.22	9.47
	Macrocarivore	9.46	0.16	8.06	0.73	2.80	21.54
	Microcarivore	1.44	0.45	2.50	0.61	1.01	6.26
	Planctonophage	0.35	0.02	1.71	2.24	11.51	17.12
	Macroherbivore	0.05	0.39	0.69	1.26	0.65	3.29
	Microherbivore	2.95	3.93	10.08	3.17	12.59	38.27
	Corallivore	0.54	1.49	0.01	0.00	0.00	2.04
	Détritivore	0.31	0.02	1.23	0.10	0.53	2.37
TOTAL		21.27	6.53	25.75	8.34	30.51	100.37

BIOMASSE (g.m ⁻²)		CLASSES DE TAILLE						TOTAL
		0- 7 cm	8-15 cm	16-30 cm	31-50 cm	51-80 cm	>80 cm	
CLASSES DE MOBILITE	Territorial	3.87	2.69	0.07	0.00	0.00	0.00	6.64
	Sédentaire	13.06	9.57	3.47	0.34	0.00	0.00	26.57
	Mobile Pt ray.	0.00	4.47	39.01	5.84	0.00	1.43	56.26
	Mobile Gd ray.	0.00	1.93	4.73	2.77	0.13	0.38	10.05
	TOTAL	16.93	18.66	47.28	8.94	0.13	1.81	100.37

BIOMASSE (g.m ⁻²)		CLASSES DE GREGARITE				TOTAL	
		Solitaire	Par paire	3-20 ind.	20-50 ind.		>50 ind.
CLASSES DE MOBILITE	Territorial	2.15	0.33	0.59	0.45	3.11	6.64
	Sédentaire	5.60	3.55	4.41	4.28	7.12	26.57
	Mobile Pt ray.	13.04	2.64	16.38	2.94	15.85	56.26
	Mobile Gd ray.	0.49	0.00	4.37	0.67	4.43	10.05
	TOTAL	21.27	6.53	25.75	8.34	30.51	100.37

RICHESSE SPECIFIQUE		Classes trophiques		BL Demogr.	Mutillité	Taille	Grégarité
Variables	Trait	Phocens	NonPhoc	Phoc	NonPhoc	Phoc	NonPhoc
Pop
S-U
D
B
H
Ca
Coral
Algues
Phan
ASP
ALG (0)
PhA (0)
ECH (0)
ALC (0)
AUC (0)
CCO (0)
EPO (0)
ASC (0)
GAS (0)
DV (0)
ALG (1)
PhA (1)
LEH (1)
ALC (1)
AUC (1)
CCO (1)
EPO (1)
ASC (1)
GAS (1)
DV (1)
va%
mat
wt
Et
o
ng
Sh
Et
St
St
Cr
Hh
Sh
Ca
Mg
Evans
Sable
Luitte
Carbonate
Forêt
Savane
Sol nu
Zone Urb
Platelage
Surface
Ph culm
Eau
Humid
Fe br
Cr br
Hb br
Sh br
Ca br
Mg br

DENSITE		Classes trophiques		BL Demogr.	Mutillité	Taille	Grégarité
Variables	Trait	Phocens	NonPhoc	Phoc	NonPhoc	Phoc	NonPhoc
Pop
S-U
D
B
H
Ca
Coral
Algues
Phan
ASP
ALG (0)
PhA (0)
ECH (0)
ALC (0)
AUC (0)
CCO (0)
EPO (0)
ASC (0)
GAS (0)
DV (0)
ALG (1)
PhA (1)
LEH (1)
ALC (1)
AUC (1)
CCO (1)
EPO (1)
ASC (1)
GAS (1)
DV (1)
va%
mat
wt
Et
o
ng
Sh
Et
St
St
Cr
Hh
Sh
Ca
Mg
Evans
Sable
Luitte
Carbonate
Forêt
Savane
Sol nu
Zone Urb
Platelage
Surface
Ph culm
Eau
Humid
Fe br
Cr br
Hb br
Sh br
Ca br
Mg br

BIOMASSE		Classes trophiques		BL Demogr.	Mutillité	Taille	Grégarité
Variables	Trait	Phocens	NonPhoc	Phoc	NonPhoc	Phoc	NonPhoc
Pop
S-U
D
B
H
Ca
Coral
Algues
Phan
ASP
ALG (0)
PhA (0)
ECH (0)
ALC (0)
AUC (0)
CCO (0)
EPO (0)
ASC (0)
GAS (0)
DV (0)
ALG (1)
PhA (1)
LEH (1)
ALC (1)
AUC (1)
CCO (1)
EPO (1)
ASC (1)
GAS (1)
DV (1)
va%
mat
wt
Et
o
ng
Sh
Et
St
St
Cr
Hh
Sh
Ca
Mg
Evans
Sable
Luitte
Carbonate
Forêt
Savane
Sol nu
Zone Urb
Platelage
Surface
Ph culm
Eau
Humid
Fe br
Cr br
Hb br
Sh br
Ca br
Mg br

Corrélations linéaires entre les structures des peuplements et les variables environnementales. Coefficient de corrélation ("r") significativement différent de 0 avec un risque $\alpha < 5\%$ (+, -), $\alpha < 1\%$ (++, --), $\alpha < 0,05\%$ (+++, ---). Cases vides: r non significativement différent de 0. Histogrammes marginaux: scores par ligne.