Évaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa

1^{ère} partie : l'environnement biologique : le macrobenthos, le mégabenthos et le plancton

> Équipe LAGON ORSTOM-Nouméa

CONVENTIONS SCIENCES DE LA MER BIOLOGIE MARINE

N° 8

1993

Contrat de développement Etat - Province des ILES n°2172 du30/11/90



L'INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

CENTRE DE NOUMÉA

ÉTUDE DU BENTHOS DE L'ATOLL D'OUVÉA

Jacques CLAVIER

Table des Matières

Résumé	5
Matériel et méthodes	7
Introduction	7
Résultats et Discussion	10
ATP	10
Pigments photosynthétiques	11
Macrobenthos	13
Analyse numérique des résultats	13
Définition des principaux peuplements macrobenthiques	16
Biomasse et structure trophique	21
Relations entre les peuplements macrobenthiques	
et les paramètres biotiques	25
Conclusion	27
Références bibliographiques	29
Annexe	31

ÉTUDE DU BENTHOS DE L'ATOLL D'OUVÉA

J. Clavier

Résumé

L'étude quantitative du benthos du lagon d'Ouvéa incluant l'ATP, les pigments chlorophylliens et le macrobenthos a été menée sur 62 stations régulièrement réparties; elles ont été échantillonnées simultanément à la benne et en plongée. La quantité d'ATP, considérée comme un estimateur de la biomasse vivante ou active sur le plan métabolique, présente une valeur moyenne de 297.3 ng.cm⁻². Les quantités moyennes de chlorophylle a et de phéopigments sont respectivement de 77.01 mg.m⁻² et de 35.28 mg.m⁻². Les stations ont été classées sur la base de leurs peuplements macrobenthiques à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances (DECORANA). Les stations sont distribuées sur l'axe 1 selon un gradient croissant du pourcentage de fonds durs et de la taille moyenne des grains et sur l'axe 2 selon un gradient d'épaisseur du sédiment; enfin, l'augmentation conjointe des coordonnées sur les deux axes correspond à un gradient croissant de profondeur lié à un éloignement progressif de l'île d'Ouvéa. L'analyse conjointe de la distribution des stations dans le plan formé par les axes 1 et 2 et de leur situation géographique, permet de distinguer quatre principaux ensembles correspondant à 1) une zone côtière légèrement envasée (61% de la superficie du lagon), 2) une zone intermédiaire à dominante de fonds durs (18 %), 3) une zone de sables épais d'arrière récif (11 %) et 4) une zone profonde à dominante de fonds durs (10 %). En raison des gradients progressifs observés dans le lagon, ces groupes doivent être interprétés comme des tendances et non comme des entités bien définies. Leurs frontières sont relativement floues et certaines stations présentent des caractéristiques intermédiaires. La biomasse moyenne du macrobenthos pour l'ensemble du lagon est de 4.14 g.m⁻² en poids de matières sèches sans cendre. La biomasse végétale représente 40 % de cette valeur. Nous pouvons globalement observer un gradient de biomasse décroissante depuis le littoral de l'île d'Ouvéa, jusqu'aux secteurs les plus profonds, proches de la passe d'Anemata. Les espèces sessiles sont largement répandues sur les zones intermédiaires et profondes à dominante de fonds durs. Les algues, en revanche, présentent leur biomasse maximale en secteur côtier et se raréfient progressivement lorsque la profondeur augmente. La structure trophique du zoobenthos est dominée pondéralement par les déposivores de surface (33 % de la biomasse), les carnivores composés en majorité de nécrophages (32 %) et les filtreurs (27 %). Les herbivores sont rares. La distribution relative des groupes trophiques diffère selon les types de peuplements et suggère l'existence de caractéristiques fonctionnelles distinctes.

•

INTRODUCTION

Au cours de deux campagnes d'échantillonnage dans le lagon d'Ouvéa, en août et septembre 1991, nous avons entrepris de décrire les divers compartiments benthiques et de quantifier leurs biomasses, pour aider à l'interprétation de la distribution des peuplements de poissons. Nous avons étendu nos investigations à l'ensemble des fonds du lagon exception faite des constructions coralliennes, qu'elles soient récifales ou sous forme de massifs isolés. Nous avons exposé la totalité des données brutes dans un premier document (Clavier *et al.*, 1992); elles portent sur la quantité d'ATP dans le sédiment considérée comme proportionnelle aux biomasses du micro et du meiobenthos, la quantité de pigments photosynthétiques dans les substrats meubles et la composition et la biomasse du macrobenthos végétal et animal. En complément, nous avons calculé le pourcentage de matière organique totale dans les sédiments.

Dans le présent chapitre, nous allons compléter cette approche préliminaire par l'exposé des résultats du traitement des données brutes. Nous allons ainsi estimer les quantités moyennes d'ATP et de pigments photosynthétiques sur l'ensemble des fonds du lagon. Nous définirons ensuite la structure des peuplements benthiques des substrats meubles sur le plan taxonomique, puis nous décrirons la distribution géographique des grands groupes et des principaux taxons. Nous interpréterons ces distributions en fonction des différents paramètres du milieu. Enfin, nous exposerons les données de biomasse par ensemble taxonomique et par groupe trophique. Avant de détailler ces résultats, nous allons rappeler notre plan d'échantillonnage en réalisant de larges emprunts à notre premier rapport (Clavier *et al.*, 1992) puis nous décrirons les méthodes de traitement mises en oeuvre.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le benthos du lagon d'Ouvéa a été étudié au cours de deux missions du N.O. ALIS, du 5 au 14 août et du 3 au 21 septembre 1991. Elle s'est appuyée sur un échantillonnage de type systématique dont les avantages ont été énumérés par Scherrer (1983). Les fonds non exondables, à l'exception des constructions coralliennes, constituent la population statistique d'où nos échantillons ont été extraits. Cette population statistique correspond globalement à l'ensemble du lagon circonscrit par le récif barrière et l'île d'Ouvéa; elle a été définie à partir de la carte du SHOM n°7218; sa superficie est de 850 km². Les unités d'échantillonnage ont été réparties selon une grille de 2 milles de côté; l'effectif de l'échantillon est de 62 (Figure 1). Trois populationscibles ont été étudiées : la "small food webb" (meio et microbenthos) et le microphytobenthos abordés respectivement par le biais des mesures d'ATP et de pigments photosynthétiques, et le macrobenthos (phyto et zoobenthos). En complément, le pourcentage de recouvrement des fonds durs sur chaque station a été estimé en plongée.

La quantité d'ATP est considérée comme un estimateur de la biomasse vivante ou active sur le plan métabolique (Pamatmat *et al.* 1981); nous admettrons qu'elle est proportionnelle à la biomasse de la "small food webb". Par commodité, nous regroupons sous ce terme tous les organismes benthiques dont la dimension est inférieure à 2 mm. Cette partie comprend la fraction du macrobenthos retenue par un tamis de 1 mm mais passant à travers une maille de 2 mm, le meiobenthos et le microbenthos, y compris le microphytobenthos. Les organismes de taille supérieure sont aisés à distinguer et ils ont été enlevés des carottes de sédiment avant l'extraction par NaHCO₃. Cinq carottes d'une surface de 5.31 cm² ont été prélevées en plongée lorsque du substrat meuble était présent sur la station d'échantillonnage. Cette opération a été possible sur



Figure 1. - Présentation générale de l'atoll d'Ouvéa et localisation des stations d'échantillonnage.

tout le lagon à l'exception des stations 112 et 124 (Figure 1) où l'épaisseur du substrat était insuffisante. Dès le retour sur le bateau, soit moins de 10 minutes après le prélèvement, le premier centimètre de sédiment de chaque carotte a été délicatement découpé et mis en présence de 10 ml de NaHCO₃ (0.1 M) bouillant (Bancroft *et al.*, 1976). L'extraction s'est poursuivie pendant 2 mn puis le surnageant a été congelé. Au laboratoire, la quantité d'ATP a été dosée par bioluminescence en présence d'extrait de queue de luciole (Strehler & Totter, 1952). Les résultats sont exprimés par station en ng.cm⁻²; ils ont été corrigés en fonction du pourcentage de recouvrement des fonds durs afin d'obtenir une valeur représentative de chaque station dans son ensemble et non seulement des fonds meubles qu'elle comporte. Les valeurs que nous présentons sont sous-estimées pour chaque station, des représentants du meio et du microbenthos pouvant vivre sur les secteurs dépourvus de sédiment qui n'ont pu être échantillonnés.

La biomasse du microphytobenthos a été obtenue de manière indirecte par mesure des pigments chlorophylliens -chlorophylle a et phéopigments- contenus dans le sédiment. Cinq carottes d'une surface de 5.31 cm² ont été collectées en plongée sur chaque unité d'échantillonnage; en surface, le premier centimètre de chacune a été découpé et immédiatement congelé à l'obscurité. Au laboratoire, les prélèvements ont été lyophilisés. Les pigments ont été extraits par 20 ml d'acétone à 90% pendant 18 à 24 h. Le surnageant a été filtré, puis les densités optiques ont été lues au spectrophotomètre à 750 et 665 nm avant et après acidification avec de

l'HCl 0.5N (Garrigue & Di Matteo, 1991). Les équations de Lorenzen (1967) ont été utilisées pour calculer les concentrations de chlorophylle a fonctionnelle et des phéopigments. Les résultats sont exprimés par unité d'échantillonnage en mg.m⁻²; ils ont été corrigés de la même manière que les données d'ATP et, pour les mêmes raisons, procurent une sous-estimation des quantités réelles de pigments chlorophylliens.

La faune de dimension comprise entre 2 et 20 mm ainsi que la macroflore, ont été échantillonnées à l'aide d'une benne Smith-McIntyre munie d'un lest complémentaire de 60 kg. Cet engin prélève le sédiment sur une surface de 0.1 m² et d'après Clavier (1982), son empreinte sur fonds de sables fins vaseux est de forme parallélépipédique et atteint une profondeur maximale de 13 cm. Des performances sensiblement inférieures pour une benne du même type ont été relevées par Riddle (1989) sur sables fins à moyens : l'empreinte était de forme elliptique avec une profondeur maximale de pénétration légèrement supérieure à 9 cm. Les caractéristiques sédimentaires du lagon d'Ouvéa ont été décrites par Chevillon et al. (1992). Les fonds durs du lagon (31% de sa superficie) consistent en une dalle compacte peu accidentée, comportant de rares petites constructions coralliennes. L'épaisseur du sédiment est faible avec une moyenne globale de 5.4 cm. Les secteurs où cette épaisseur dépasse 10 cm représentent 15% de la superficie du lagon; les zones à sédiment épais (>20 cm), susceptibles d'abriter de gros spécimens profondément enfouis, sont relativement rares et circonscrites près des Pléiades du nord. La présence de quelques terriers de Callianassidae n'a ainsi été notée que sur trois stations (80, 28 et 96; cf. Figure 1). Nous admettrons donc que notre échantillonnage a permis de collecter l'essentiel de la faune benthique et que nos valeurs de biomasses sont représentatives du lagon. La collecte des organismes par la benne, vérifiée en plongée, a été jugée satisfaisante, y compris lorsque l'épaisseur du sédiment était de l'ordre du centimètre.

L'unité d'échantillonnage a consisté en une surface de 1 m^2 , soit un total de 10 coups de benne de 0.1 m². Sur chaque station, le bateau était mouillé par l'avant et évitait sous l'influence du vent. La probabilité d'une coïncidence de deux prélèvements sur le fond est donc très faible. Lorsqu'il était présent, le sédiment des échantillons a été mélangé puis passé sur des tamis superposés de 20, 5 et 2 mm de vide de maille. Sur le terrain, les organismes retenus sur chaque tamis ont été séparés du substrat, triés par grand groupe taxonomique et conservés dans du formol à 10 % neutralisé au borax. La mégafaune épigée (dimension supérieure à 20 mm) et les macrophytes de grande taille ont été échantillonnées en plongée sur une surface de 100 m². Cette dernière a été définie au hasard à partir du point de chute d'un lest relié à une bouée. Elle était matérialisée sur le fond par une ligne de 50 m orientée vers le nord, perpendiculairement à laquelle un plongeur déplaçait une barre de 1 m, d'un côté puis de l'autre, en collectant tous les organismes à l'exception de ceux associés aux formations coralliennes. Les organismes récoltés ont été congelés avant traitement. Au laboratoire, la détermination floristique et faunistique a été menée aussi précisément que possible. Les spécimens appartenant à chaque taxon animal ont été dénombrés; leurs densités ont été exprimées en nombre d'individus par mètre carré. Les poids de matière sèche ont été mesurés après déshydratation à l'étuve (60°C) jusqu'à poids constant puis les cendres ont été pesées après passage au four à 550°C pendant au moins 3 heures; les poids de matière sèche sans cendre (PMSSC) ont été calculés par différence entre ces deux valeurs. Les biomasses par taxon ont été exprimées en g.m⁻² puis additionnées pour obtenir la biomasse totale du macrobenthos par unité d'échantillonnage de 1 m². Ces méthodes d'échantillonnage et de traitement sont analogues à celles mises en oeuvre par Chardy et al. (1988) et Chardy & Clavier (1988) pour l'étude du macrobenthos dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

ATP

La quantité moyenne d'ATP présente dans le premier centimètre de sédiment varie, selon les stations, de 5.0 à 620.5 ng.cm⁻², avec une valeur moyenne de 297.3 ng.cm⁻² (erreur standard 21.5). Cette moyenne ne diffère pas significativement des valeurs obtenues dans les mêmes conditions par Garrigue *et al.* (1992) dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie pour les mois de juillet et août 1991 (294.1 ng.cm⁻²), comme pour l'ensemble de l'année (322.6 ng.cm⁻²) (tests t, respectivement P=0.95 et P=0.50). En revanche, ces valeurs sont plus faibles que celles relevées par Charpy-Roubaud (1986) dans le sédiment de l'atoll de Tikehau (360 ng.cm⁻² en admettant une concentration constante sur le premier centimètre de sédiment).



Figure 2. - Distribution des quantités moyennes d'ATP par station, exprimées en ng.cm⁻².

L'ATP n'est pas distribué de manière homogène dans le lagon (Figure 2). Si l'on considère les valeurs moyennes par station, les plus fortes concentrations sont observées à proximité de l'île d'Ouvéa, avec un maximum devant St Joseph, et dans la partie ouest des Pléiades du nord. Les concentrations minimales sont relevées près des Pléiades du sud, entre la passe de la Meurthe et la passe du Styx, dans un secteur à très faible couverture sédimentaire. Une diminution similaire de la concentration d'ATP peut être constatée à l'approche des passes du Taureau et de la Baleine.

Les valeurs moyennes d'ATP par

station ne sont pas corrélées significativement avec la profondeur (r=-0.20, P=0.12), avec le pourcentage de fraction fine (<0.063 mm) dans le sédiment (r=0.10, P=0.45) ou avec la taille moyenne des grains (r=0.22, P=0.10). En revanche, ces valeurs sont corrélées significativement avec l'épaisseur du sédiment (r=0.39, P<0.00) et avec le pourcentage de fonds durs (r=-0.75, P<0.00). Ce dernier résultat n'a rien de surprenant, la proportion de fonds durs ayant été introduite dans le calcul de la valeur moyenne par station.

Les résultats moyens que nous venons d'exposer doivent être modulés selon les caractéristiques locales et ils sont très influencés par l'importance relative des fonds durs et meubles sur chaque station. Ainsi, des valeurs supérieures à 600 ng.cm⁻² ont été relevées dans les rares taches de sable des fonds à dominante "rocheuse", près des Pléiades du Sud. Si nous considérons exclusivement la quantité d'ATP sur les substrats meubles, les relations avec la profondeur et avec la fraction fine sont toujours faibles et non significatives et la relation avec le pourcentage de fonds durs disparaît (r=-0.08, P=0.57). En revanche, la corrélation significative avec l'épaisseur du sédiment demeure (r=-0.25, P=0.05) et la quantité d'ATP dans le sédiment des sites où l'épaisseur moyenne de substrat est inférieure à 1 cm (valeur moyenne : 494.3 ng.cm⁻²)

est significativement supérieure à celle des sites où l'épaisseur de sédiment dépasse 5 cm (valeur moyenne : 343.1 ng.cm⁻²) (test t, P=0.02). Des informations complémentaires sur les sources de matière organique par production primaire ou par flux vertical de matériel particulaire sont nécessaires pour interpréter ce phénomène.

PIGMENTS PHOTOSYNTHÉTIQUES

La biomasse microphytobenthique a été estimée par l'intermédiaire de la quantité de chlorophylle a. Cette dernière varie de 2.19 à 267.80 mg.m⁻² selon les stations et présente une valeur moyenne de 77.01 mg.m⁻² (erreur standard 6.09), sur l'ensemble du lagon. Ces chiffres sont du même ordre de grandeur que les valeurs mesurées dans les sédiments de Nossy-Bé, à Madagascar (Plante Cuny, 1978) ou à Takapoto en Polynésie française par Sournia (1976) pour une gamme de profondeurs analogue. En revanche, les valeurs sont plus élevées que celles relatives au lagon de Tikehau en Polynésie française (Charpy-Roubaud, 1988). Elles sont également supérieures à celles mesurées dans le lagon sud-ouest de la Grande Terre par Garrigue *et al.* (1992), à la même période comme pour l'ensemble de l'année (tests t, respectivement P=0.005 et P<0.001).

Les quantités de phéopigments $(1.69 \text{ à } 86.97 \text{ mg.m}^2)$, avec une valeur moyenne de 35.28 mg.m⁻² (e.s. 2.96), sont en revanche significativement plus faibles que celles relevées dans le lagon sud-ouest de la Grande-Terre en juillet et août 1991 comme sur le reste de l'année (tests t, respectivement P=0.003 et P<0.001). En conséquence, le rapport de la chlorophylle a sur les pigments totaux est élevé dans le lagon d'Ouvéa (moyenne 67.2 %) et suggère l'existence d'un milieu à forte production microphytobenthique. D'une manière générale, ce pourcentage varie peu (60 à 70 %).



Figure 3. - Distribution des quantités moyennes de chlorophylle a, exprimées en mg.m⁻².



Figure 4. - Distribution des quantités moyennes de phéopigments, exprimées en mg.m⁻².

La distribution de la chlorophylle a est globalement proche de celle des phéopigments (Figures 3 et 4). Comme pour l'ATP, les valeurs maximales sont observées près de l'île d'Ouvéa, devant St Joseph et les valeurs minimales sont relevées le long des Pléiades du sud et près des passes du Taureau et de la Baleine. Une zone à forte concentration couvre également le centre du



Figure 5. - Distribution des pourcentages de chlorophylle a dans les pigments totaux. Les valeurs sont données en %.

lagon. De fortes quantités de phéopigments ont été relevées près de la côte sud d'Ouvéa sur un secteur correspondant aux fortes abondances de macrophytes, les phéopigments pouvant également résulter de la dégradation des macroalgues (cf. Annexe). Les valeurs les plus faibles ont été observées près de la passe du Taureau et au nord-est de la passe d'Anemata. La distribution du pourcentage de chlorophylle a dans les pigments totaux suit une distribution différente, avec des valeurs maximales au sud de l'île d'Ouvéa, devant la passe de Coëtlogon. Les valeurs minimales correspondent aux secteurs à forte abondance de macrophytes où les concentrations de phéopigments sont élevées mais ne permettent pas de juger de l'activité photosynthétique du microphytobenthos.

La quantité de chlorophylle a dans les fonds meubles uniquement (sans corriger les valeurs en fonction du pourcentage de fonds durs) n'est pas corrélée significativement avec la quantité de matière organique, la profondeur, l'épaisseur du sédiment ou le pourcentage de fraction fine qu'il contient, contrairement au pourcentage de fonds durs (Tableau 1). Les phéopigments sont également corrélés significativement avec le pourcentage de fonds durs mais aussi avec l'épaisseur du substrat. Ce dernier point laisse supposer un apport préférentiel de débris végétaux dans les zones à faible épaisseur de sédiment. En effet, dans les secteurs à forte dominance de fonds durs, les plages sableuses sont localisées dans des dépressions du substrat ou à l'abri de constructions coralliennes et les débris organiques sont susceptibles de se concentrer. L'absence de relation entre la quantité de matière organique dans le sédiment et l'épaisseur de ce dernier (r=0.03, P=0.82) montre que cet apport ne se traduit pas par une accumulation de matière organique dans ces zones particulières. Cette hypothèse pourrait permettre d'interpréter la relation significative que nous avons mise en évidence entre l'ATP et l'épaisseur de sédiment, ce qui laisse supposer que la matière organique est rapidement dégradée sous l'activité du microbenthos et que les secteurs à faible épaisseur de sédiment sont parmi les plus productifs du lagon. Enfin, nos résultats ne permettent pas de mettre en évidence une quelconque relation entre le pourcentage de chlorophylle a dans les pigments totaux et les paramètres du milieu.

Tableau I. - Corrélations entre les pigments végétaux et les paramètres du milieu. Tmoy : taille moyenne des grains; % dur : pourcentage de fonds durs; Z : profondeur; Epais : épaisseur de sédiment; Vase : pourcentage de particules fines (<0.063 mm) dans le sédiment. r est le coefficient de corrélation et P la probabilité associée.

	Tmoy % dur		dur	Z		Epais		Vase		
	r	P	r	Р	r	P	r	Р	r	P
Chlorophylle a	-0.20	0.14	0.29	0.03	-0.02	0.89	-0.17	0.19	0.09	0.46
Phéopigments	-0.05	0.69	0.42	0.00	-0.07	0.61	-0.35	0.00	0.08	0.52
% chlorophylle a	-0.06	0.61	-0.11	0.41	-0.00	0.99	0.19	0.14	0.03	0.79

MACROBENTHOS

Analyse numérique des taxons

En dépit de récentes avancées prometteuses (Richer de Forges, 1991), la faune benthique de Nouvelle-Calédonie reste mal connue. Nous avons appuyé nos déterminations sur les documents dont nous disposions et nous ne pouvons prétendre à l'exhaustivité. Rares sont les groupes où la détermination a pu être menée au niveau spécifique et nous ne pouvons statuer sur la diversité spécifique réelle du milieu. Notre propos étant plus particulièrement orienté vers les études de biomasse et de structure trophique, nous ne mettrons pas en œuvre les descripteurs classiques des communautés benthiques détaillés notamment par Reys et Salvat (1971). Nous limiterons notre analyse à un aperçu du spectre faunistique en considérant l'abondance (nombre d'individus par m²) et la dominance (pourcentage de l'abondance d'un taxon par rapport à l'ensemble des échantillons). Nous calculerons également, à titre documentaire, la diversité spécifique H' (Shannon & Weaver, 1949) et l'équitabilité E (Pielou, 1969) en dépit des incertitudes associées à l'emploi de ces indices (Washington, 1984).

Un total de 341 taxons regroupant 3699 individus a été déterminé dans le lagon d'Ouvéa (Clavier *et al*, 1992). La richesse spécifique définie comme le nombre de taxons par station varie de 0 (station 122) à 89 taxons (station 126) avec une valeur moyenne de 27.56 taxons (erreur standard 1.65). L'abondance par station va de 0 (station 122) à 260 individus (station 16) avec une moyenne de 59.66 individus par station (e.s. 7.13). Ces chiffres sont inférieurs à ceux qui avaient été obtenus dans le lagon sud-ouest avec un protocole d'échantillonnage similaire (Chardy *et al.*, 1987). 387 taxons avaient été définis sur seulement 35 stations et la richesse spécifique moyenne (39.5 taxons) comme l'abondance (117 individus par station) étaient significativement supérieures (tests t, P < 0.00 et P = 0.01 respectivement).

Les distributions de la richesse spécifique et de l'abondance présentent un net gradient décroissant de l'est vers l'ouest, entre l'île d'Ouvéa et la passe d'Anemata (Figures 6 et 7). Ces deux paramètres sont corrélés négativement avec le pourcentage de fonds durs et avec la profondeur (Tableau 2), ce qui explique le gradient observé. En revanche, seule la richesse spécifique est corrélée positivement avec l'épaisseur du sédiment, sa teneur en vase et la taille moyenne des grains.

Tableau 2. - Corrélations entre la richesse spécifique et l'abondance du macrobenthos, et les paramètres du milieu. Tmoy : taille moyenne des grains; % dur : pourcentage de fonds durs; Z : profondeur; Epais : épaisseur de sédiment; Vase : pourcentage de particules fines (<0.063 mm) dans le sédiment. r est le coefficient de corrélation et P la probabilité associée.

	Tmoy % dur		dur	Z		Epais		Vase		
	r	Р	r	Р	r	Р	r	P	r	Р
Richesse spécifique	0.36	0.00	-0.49	0.00	-0.50	0.00	0.35	0.00	0.30	0.02
Abondance	0.25	0.06	-0.32	0.01	-0.47	0.00	0.15	0.23	0.21	0.11





Figure 6. - Distribution de la richesse spécifique. L'échelle représente des nombres de taxons par station.

Figure 7. - Distribution de l'abondance. L'échelle représente des nombres d'individus par m².

La liste des taxons les plus abondants (Tableau 3) montre une prédominance des mollusques avec une contribution équivalente des bivalves et des gastéropodes. La dominance de cet embranchement se retrouve dans le spectre d'abondance par groupe zoologique (Figure 8).

Taxon	N.m ⁻²	%
Cerithium sp. cf. tenuifilosum	8.1	13.7
Arcopagia (Pinguitellina) robusta	4.7	7.9
Paguridae indet.	4.1	6.8
Owenia fusiformis	3.7	6.3
Nassarius sp. cf. pauperus	2.6	4.4
Vexillum exasperatum	2.2	3.8
Cardiide indet.1	1.9	3.1
Tellina sp. l	1.4	2.4
Cylichna sp.	1.4	2.3
Fulvia sp.	1.3	2.2
Timoclea (Glycydonta) marica	1.1	1.9
Circe sp.	1.1	1.9
Monilea nucleus	1.1	1.8
Strombus luhuanus	1.0	1.6
Halodeima atra	0.7	1.2
Parthenope(Aulacolambrus) diacanthus	0.7	1.1
Amphictene crassa	0.6	1.0
Loimia ingens	0.6	1.0
Lucinidae indet.	0.5	0.9
Amphiuridae indet.	0.5	0.8

Tableau 3. - Liste des taxons les plus abondants classés par densités décroissantes. N.m² représente l'abondance et % la dominance.

Les descriptions que nous venons de proposer sont directement liées à la maille du tamis utilisé lors de l'échantillonnage et elles présentent globalement un intérêt limité, notamment pour appréhender les sources potentielles de nourriture pour les poissons. Pour tenter de préciser notre analyse, nous avons établi les spectres de dominance pour trois classes de tailles correspondant à des tamis de mailles 2, 5 et 20 mm (Figure 9). Les individus d'une taille comprise entre 5 et 20 mm dominent numériquement le peuplement (61 % du total), devant la classe 2-5 mm (32 %) et les tailles supérieures à 20 mm (7 %). Dans tous les cas de figure, mollusques dominent. les

L'importance des gastéropodes croît avec le maillage considéré tandis que les bivalves suivent une tendance inverse. Les autres groupes zoologiques sont relativement constants à l'exception des annélides qui disparaissent sur la maille de 20 mm et des échinodermes dont l'abondance est

maximale pour les grandes classes de taille malgré les nombreux Ophiuridae collectés sur le tamis de 2 mm.



Figure 8. - Dominance des principaux groupes zoologiques. an: annélides; bi: bivalves; cru: crustacés; div: autres groupes; ech: échinodermes; gas: gastéropodes.

La diversité moyenne du peuplement est H'=3.96 bits.ind⁻¹ (erreur standard 0.10) et l'équitabilité E=0.87 (e.s. 0.01). Ces valeurs sont légèrement supérieures à celles qui ont été calculées pour le lagon sud-ouest de la Grande-Terre (Chardy *et al.*, 1988).



Figure 9. - Distribution des principaux groupes zoologiques collectés sur des tamis de 2, 5 et 20 mm de vide de maille. Les abréviations sont analogues à celles de la figure 8.

Définition des principaux peuplements macrobenthiques

La matrice d'abondance des taxons par station a été soumise à une ordination en espace réduit afin : 1- de définir les principaux peuplements macrobenthiques; 2- de préciser les relations entre ces peuplements et les paramètres de l'environnement. Nous avons utilisé une variante de l'analyse factorielle des correspondances dénommée "detrended correspondance analysis" (DECORANA) par Hill (1979) et Hill et Gauch (1980). Cette technique, déjà mise en œuvre pour définir les peuplements benthiques (Marchant, 1990; Alongi & Christoffersen, 1992) permet d'une part de s'affranchir de l'effet Guttman souvent lié aux méthodes classiques d'analyse factorielle des correspondances lorsque les deux premiers axes d'inertie ne sont pas indépendants et d'autre part de rétablir la linéarité des graduations sur les axes d'inertie (Gauch, 1982). Afin de permettre d'intégrer dans l'analyse les données relatives à la macroflore, les abondances ont été codées en 5 classes. Nous n'avons d'autre part retenu que les taxons présents sur plus de deux stations ou comportant plus de 3 individus.m⁻²; nous avons ainsi éliminé 148 taxons peu représentés, sur un total de 341.



Figure 10. - DECORANA. Positions des stations dans le plan formé par les axes 1 et 2.

La distribution des stations dans le plan formé par les deux premiers axes d'inertie (Figure 10) fait apparaître une raréfaction progressive du nombre de stations le long des axes, depuis un groupe principal pour les faibles valeurs des coordonnées sur l'axe 1 et les valeurs faibles à moyennes des coordonnées sur l'axe 2. Pour proposer une première interprétation de cette distribution, nous avons effectué un calcul de régression pas à pas entre les coordonnées des stations sur chaque axe (variables dépendantes) et des paramètres de l'environnement (variables explicatives). Ces derniers sont : la distance à la côte de l'île d'Ouvéa mesurée en milles, la profondeur en mètres, l'épaisseur du sédiment en centimètres, le pourcentage de fonds durs, le pourcentage de vases et la taille moyenne des grains exprimée en millimètres. Dans un premier temps, nous avons estimé le degré de liaison de ces variables en calculant leurs corrélations par paires. Tous les coefficients de corrélation sont inférieurs à 0.5, à l'exception de la profondeur et de la distance à la côte qui sont très corrélées (r=0.93). Les effets de ces deux derniers paramètres sur les variables dépendantes ne pourront donc être distingués. La régression pas à pas (Tableau 4) montre que l'axe 1 est significativement corrélé avec trois variables explicatives : le pourcentage de fonds durs, la profondeur et la taille moyenne des grains. En revanche, l'axe 2 n'est corrélé qu'avec deux variables explicatives : la profondeur et l'épaisseur du sédiment. Dans les deux cas, les paramètres pris en compte expliquent plus des deux tiers de la variabilité des coordonnées des stations sur les axes.

Tableau 4. - Résultats du calcul de régression pas à pas entre les coordonnées des stations sur les deux premiers axes de l'analyse DECORANA et les paramètres de l'environnement. Seuls les paramètres retenus par la procédure sont indiqués avec la valeur de leur coefficient dans le modèle et la valeur de t associée. ** indique une probabilité inférieure à 0.01. r² est le coefficient de détermination.

	Variable	Coefficient	t	r²
	% fond dur	0.015	6.30 **	
Axe I	profondeur	0.048	6.28 **	0.736
	taille moyenne	0.099	4.57 **	
Axe II	épaisseur	0.058	8.47 **	0.680
	profondeur	0.037	5.60 **	

A la lumière de ce traitement, nous pouvons affiner notre interprétation de la structure obtenue par l'analyse : les stations sont distribuées sur l'axe 1 selon un gradient croissant du pourcentage de fonds durs et de la taille moyenne des grains et sur l'axe 2 selon un gradient d'épaisseur du sédiment; enfin, l'augmentation conjointe des coordonnées sur les deux axes correspond à un gradient croissant de profondeur lié à un éloignement progressif de l'île d'Ouvéa.

L'analyse conjointe de la distribution des stations dans le plan formé par les axes 1 et 2 et de leur position géographique dans le lagon permet de distinguer quatre groupes principaux (Figures 10 et 11). Le groupe I, correspondant aux faibles valeurs sur les deux axes, couvre 61% de la superficie du lagon et réunit les stations les moins profondes, donc les plus proches de l'île d'Ouvéa. Le groupe II, correspondant aux fortes valeurs de l'axe 1 et aux faibles valeurs de l'axe 2 (18% de la superficie du lagon), forme une bande arquée du nord au sud entre les passes du Taureau et de la Baleine et les passes de la Meurthe et du Styx. Le groupe III, correspondant aux faibles valeurs de l'axe 1 et aux fortes valeurs de l'axe 2 (11% de la superficie), concerne la partie ouest des Pleiades du sud et la passe d'Anemata tandis que le groupe IV, correspondant aux fortes valeurs sur les deux axes (10% de la superficie), longe les Pleiades du Nord. Cette scission en quatre parties reflète les caractéristiques extrêmes des peuplements benthiques du lagon. Les stations échantillonnées sont distribuées selon des gradients progressifs et leur attribution à l'un ou l'autre groupe n'est pas toujours aisée. Les lignes de démarcation proposées sur les figures 10 et 11 ne revêtent donc pas un caractère absolu mais elles doivent être interprétées comme la position centrale de zones de transition d'un type de peuplement à l'autre.



Figure 11. - Distributions des quatre principaux peuplements benthiques définis par DECORANA

Tableau 5. - Valeurs moyennes de divers paramètres du milieu pour les stations correspondant aux quatre principaux types de peuplements benthiques définis par DECORANA. % vases : pourcentage de particules d'une taille inférieure à 0.063 mm dans le sédiment; Tmoy : taille moyenne des grains du sédiment en mm; Epaisseur, épaisseur du sédiment en cm; % dur: pourcentage de fond dur; Z: profondeur en m.

Groupe	% vases	Tmoy	Epaisseur	% dur	Z
I	5.43	0.38	4.34	18.38	14.01
II	2.27	3.97	2.31	64.58	22.43
III	2.39	0.40	24.79	13.57	24.99
IV	2.73	1.40	2.92	56.33	35.40

L'examen des caractéristiques moyennes des paramètres de l'environnement pour chaque groupe (Tableau 5) permet de les caractériser. Le groupe I correspond aux secteurs les moins profonds, à sédiment constitué de sables fins à moyens réparti en couche peu épaisse. Le groupe II correspond essentiellement à des fonds durs situés à moyenne profondeur; lorsqu'il est présent, le sédiment est constitué de sables grossiers. Le groupe III correspond également à des profondeurs moyennes mais il est caractérisé par un fort recouvrement de sables fins à moyens en couche épaisse. Enfin, le groupe IV correspond aux fonds durs à grande profondeur. En résumé, nous pouvons qualifier les quatre groupes de la manière suivante :

- Groupe I : zone côtière légèrement envasée
- Groupe II : zone intermédiaire à dominante de fonds durs
- Groupe III : zone de sables épais d'arrière récif
- Groupe IV : zone profonde à dominante de fonds durs

L'analyse des données par DECORANA permet de définir les taxons les plus contributifs à chaque groupe (Tableau 6). En effet, les coordonnées de chaque station sur les axes correspondent à la moyenne des coordonnées des taxons qui y ont été échantillonnés. Nous avons ainsi retenu :

	 pour le groupe I, les taxons dont le score est minimal sur les axes 1 et 2; pour le groupe II, les taxons dont le score est maximal sur l'axe 1 et minimal
sur l'axe 2;	
	- pour le groupe III, les taxons dont le score est minimal sur l'axe 1 et maximal
sur l'axe 2;	
11 2	- pour le groupe IV, les taxon dont le score est maximal aussi bien sur l'axe 1 que
sur l'axe 2.	

Tableau 6 Liste des taxons les plus contributifs	aux quatre	groupes	définis par	analyse	DECORANA,	classés par
contribution décroissante.						

Groupe I	Groupe II	Groupe III	Groupe IV
Scalptia scalarina	Corculum sp.	Stomatopode indet.2	Angaria sp.
Oliva miniacea	Caulerpa filiformis	Dasybranchus caducus	Achaeus sp.
Gobiidae indet.	Conus flavidus	Lingula sp.	Euthalenessa djibouensis
Conus miles	Microdictyon setchellianum	Ophiurae indet.	Vexillum sp. cf. polygonum
Peneidae indet.	Vexillum cadaverosum	Mastobranchus trinchesii	Stomatopode indet.2
Pyrene sp.3	Cyanophyceae indet.	Loimia ingens	Terebra affinis
Rhodophyceae indet.	Homolacantha secunda	Chloeia sp.	Pilumninae indet.3
Pyramidella sp.	Gari sp.	Pupa solidula	Nassarium (Plicarcularia) gra
Pilumninae indet.2	Symploca hydnoides	Harmothoë sp.	Imbricaria olivaeformis
Modiolus sp.	Angaria sp.	Sicyonia sp.	Glycymeris reevi
Chicoreus brunneus	Dictyosphaeria cavernosa	Euleanira ehlersi	Terebra undulata
Anadara sp.	Linckia multifora	Conus acutangulus	Brachiopode indet
Fasciolariidae indet.	lambis lambis	Leucosia sp.	Strombus mutabilis
Monilea nucleus	Sarcophyton sp.	Tellina staurella	Lioconcha ornata
Spongiaire indet.1	Caulerpa taxifolia	Terebra sp.	Fromia indica

Les taxons communs aux quatre groupes, donc répartis sur l'ensemble du lagon, sont au nombre de 10. Deux d'entre eux (*Paguridae* indet. et Spongiaire indet.) sont certainement plurispécifiques. Les huit espèces restantes sont : une cyanophycée (*Ocillatoria sp.*), un crustacé (*Achaeus sp.*), un bivalve (*Arcopagia (Pinguitellina) robusta*) et 5 gastéropodes (*Atys cylindricus, Cerithium sp. (cf. tenuifilosum), Hebra horrida, Rhinoclavis fasciata* et Vexillum exasperatum). Les taxons exclusifs à chaque groupe sont au nombre de 163 pour le groupe I, 24 pour le groupe II, 27 pour le groupe III et 15 pour le groupe IV (Tableau 7). La diversité spécifique est maximale pour le groupe I et minimale pour le groupe II; en revanche, l'équitabilité augmente du groupe I au groupe IV (Tableau 8). Le nombre d'individus par classe de taille diffère également pour les quatre ensembles de stations. Le groupe I présente toujours les abondances maximales et le groupe IV les valeurs minimales, excepté pour les plus gros individus

qui sont pratiquement absents du groupe III ou étaient trop profondément enfouis pour être échantillonnés (Tableau 8)

Groupe I	Groupe II	Groupe III	Groupe IV
Monilea nucleus	1.79 Galatheidae indet.	0.27 Alpheidae indet.	2.14 Rhinoclavis articulata
Halodeima atra	1.18 Vexillum cadaverosum	0.27 Chloeia sp.	0.43 Amphicteis gunneri
Peristernia ustulata	0.79 Angaria sp.	0.18 Fimbria fimbriata	0.29 Ascidie indet.
Rhinoclavis aspera	0.74 Cerithium nodulosum	0.18 Harmothoe sp.	0.29 Calappidae indet.
Brissidae indet.1	0.71 Liophiotoma abbreviata	0.18 Lingula sp.	0.29 Conus musicus
Sipunculien indet.	0.58 Nardoa gomophia	0.18 Mastobranchus trinchesii	0.29 Dorvillea sp.
Epicodakia delicatula	0.55 Bursa rubeta	0.09 Ophiurae indet.	0.29 Hyppocanpus sp.
Phos senticosus	0.55 Chlorodiella sp.	0.09 Stomatopode indet.2	0.29 Pista sp.2
Eunice australis	0.47 Clavus sp. l	0.09 Vexillum acupictum	0.29 Prionospio multicristata
Pilumninae indet.3	0.45 Conus amiralis	0.09 Ampeliscidae indet.	0.14 Pyrene testudinaria
Glycera tesselata	0.37 Conus distans	0.09 Callechelys sp.	0.14 Xenoturris millepunctata
Pilumninae indet.2	0.34 Epicodakia sp.	0.09 Cancilla praestantissima	0.14 Avrainvillea cf. calithina
Barbatia sp.	0.29 Microthele nobilis	0.09 Caridea indet.2	0.14 Lyngbia sp.
Natica onca	0.26 Nassarius sp.	0.09 Cerithium sp.	0.14 Pseudaxinissa cantharell
Lioconcha sp.	0.24 Pyrene turturina	0.09 Cnidaire indet.	0.14 Valoniopsis pachynema

Tableau 7. - Liste des 15 taxons exclusifs les plus abondants appartenant à chaque groupe. Les chiffres indiquent les abondances (N.m⁻²).

Tableau 8. - Valeurs moyennes de la diversité spécifique, de l'équitabilité et des abondances pour trois classes de tailles, pour chacun des quatre groupes de stations définis par DECORANA. Les erreurs standards sont indiquées entre parenthèses. N>20 mm représente l'abondance (N.m⁻²) des individus retenus par un tamis de 20 mm; 2mm<N<20mm représente l'abondance des individus traversant un tamis de 20 mm de vide de maille mais retenus sur un tamis de 5 mm et N<2mm représente l'abondance des individus passant à travers un tamis de 5 mm de vide de maille mais retenus par un tamis de 2 mm.

	Groupe 1	Groupe II	Groupe III	Groupe IV
Diversité	4.22 (0.10)	3.17 (0.15)	3.99 (0.35)	3.62 (0.29)
Equitabilité	0.86 (0.02)	0.86 (0.02)	0.91 (0.03)	0.95 (0.02)
N > 20 mm	5.47 (1.54)	3.72 (0.69)	0.86 (0.34)	1.50 (0.34)
2 mm > N > 5 mm	51.68 (7.30)	10.09 (2.72)	18.28 (3.43)	8.80 (3.67)
N < 2 mm	25.05 (4.05)	7.27 (1.85)	16.28 (3.84)	5.50 (1.73)

Cette première approche nous a permis de définir quatre principaux types de communautés benthiques dans le lagon d'Ouvéa. En conclusion à cette partie de notre exposé, nous jugeons utile de rappeler qu'un tel découpage du lagon n'est, comme la plupart des classifications, qu'une schématisation d'une réalité complexe dont l'intérêt est avant tout pratique. Le traitement des données taxonomiques montre d'abord l'existence d'un gradient est-ouest entre l'île d'Ouvéa et la passe d'Anemata. Les stations échantillonnées se répartissent irrégulièrement le long de ce gradient et nous les avons regroupées en tentant de concilier leurs caractéristiques communes et leur proximité géographique. En raison de ce fort gradient, la scission entre les groupes est peu marquée et de nombreuses stations présentent des caractéristiques de transition. Par ailleurs, notre analyse repose sur une étude faunistique relativement succincte et un examen

plus poussé aurait permis de mieux cerner les caractéristiques du macrobenthos dans le lagon. Les grandes tendances que nous avons mises en évidence sont cependant suffisamment fortes pour qu'un dépouillement faunistique exhaustif, dont l'échéance aurait vraisemblablement été très éloignée en raison de la description incomplète de la faune benthique de Nouvelle-Calédonie, ne permette qu'un raffinement peu fertile, dans l'optique de la présente étude, des résultats que nous avons obtenus.

Biomasse et structure trophique

Les relations entre le benthos et les populations de poissons s'inscrivent dans une dynamique de réseau trophique dont l'étude nécessite l'estimation des biomasses de compartiments fonctionnels. Nous allons donc estimer la biomasse du macrobenthos pour l'ensemble du lagon et pour les grandes communautés benthiques précédemment définies. Les calculs seront tout d'abord effectués sur toutes les données, puis par ensemble taxonomique. Nous considérerons les groupes suivants : macrophytes, gastéropodes, bivalves, spongiaires, crustacés et échinodermes; les autres taxons seront regroupés dans la catégorie "divers". En dépit de son hétérogénéité sur le plan de la systématique, ce découpage doit permettre de cerner la structure des peuplements du lagon. Les données seront ensuite classées par groupe trophique. Les catégories retenues sont analogues à celles qui ont été définies par Chardy et Clavier (1988); ce sont : les producteurs primaires macrobenthiques (PP); les "suspensivores" (S) comprenant essentiellement les éponges et les bivalves filtreurs; les "déposivores" scindés en "déposivores de surface" (DS) qui collectent sélectivement leur nourriture à l'interface eau-sédiment et en "déposivores de sub-surface" (DSS) qui vivent plus ou moins enfouis dans le substrat qu'ils ingérent avec les détritus associés; les herbivores qui s'alimentent aux dépens des macrophytes (H) et les carnivores (C) regroupant les prédateurs et les nécrophages. Le regroupement des taxons dans ces catégories n'est pas toujours aisé; les critères retenus ont été précisés par Chardy et Clavier (op. cit.).

La biomasse moyenne du macrobenthos pour l'ensemble du lagon est de 4.14 g.m⁻² en poids de matière sèche sans cendre (erreur standard 1.03). La biomasse végétale représente 40 % de cette valeur (1.63 gPMSSC.m⁻²; e.s. 0.81); elle est largement dominée (85 %) par les chlorophycées et les cyanophycées (14 %). La biomasse de matière animale est de 2.51 gPMSSC.m⁻² (e.s. 0.32). Les mollusques, particulièrement les gastéropodes (Figure 12), dominent nettement la macrofaune (77 % de la biomasse). La biomasse moyenne du



Figure 12. - Distribution de la biomasse des principaux groupes du macrobenthos

macrobenthos est près de six fois inférieure à celle du lagon sud-ouest de la Grande Terre (Chardy et Clavier, 1988). En revanche, les importances relatives de la flore et de la faune sont similaires. La distribution par grand groupe est également proche mais la nette domination des mollusques est très accentuée dans le lagon d'Ouvéa. Les coraux libres essentiellement représentés par *Heteropsammia cochlea*, et le sipunculien *Aspidosiphon jukesi* qui leur est associé, forment un groupe majeur dans le lagon sud-ouest alors qu'ils sont pratiquement absents du lagon d'Ouvéa. La liste des espèces pondéralement dominantes dans le lagon est dominée par

Tableau 9 Liste	les	taxons	pon	déralem	ent
dominants	c	lassés	par	biomas	ses
décroissan	tes.	B.m ²	rep	résente	la
biomasse of	en g	PMSSC	par	m².	

Taxon	B. m ⁻²
Halimeda melanesica	0.61
Halimeda cylindracea	0.44
Cerithium sp. (cf. tenuifilosum)	0.43
Cyanophyceae indet.	0.17
Halimeda opuntia	0.13
Vasum turbinellus	0.13
Caulerpa urvilliana	0.09
Rhinoclavis fasciata	0.09
Rhinoclavis aspera	0.08
Cardium enode	0.07
Arcopagia (Pinguitellina) robusta	0.07
Spongiaire indet	0.07
Vexillum exasperatum	0.07
Paguridae indet.	0.07
Halodeima atra	0.07
Nassarius sp. cf. pauperus	0.06
Sarcophyton sp.	0.06
Timoclea (Glycydonta) marica	0.06
Fimbria fimbriata	0.05
Lunulicardia sp.	0.04

les mollusques et notamment les gastéropodes (Tableau 9).

La répartition de la biomasse animale présente une structure relativement simple (Figure 13). Tout comme les abondances, elle suit un net gradient décroissant de l'est vers l'ouest. Une petite irrégularité peut cependant être observée à l'arrière du récif des Pléiades du nord, dans la zone à sédiment épais. La répartition générale de la biomasse macrophytique est similaire bien que de fortes valeurs aient été rencontrées sur les fonds durs de la partie centrale du lagon (Figure 13). Elles sont imputables aux cyanophycées dont les formes en coussinet étaient parfois volumineuses et abondantes (station 90).

Les biomasses animale et végétale ne sont pas corrélées significativement avec la taille moyenne des grains, le pourcentage de fonds durs et l'épaisseur de sédiment (Tableau 10). Seule la biomasse animale est corrélée avec la profondeur et la biomasse végétale avec le pourcentage de vases, en raison notamment de la forte représentation des macrophytes sur la station 126 qui possède l'un des plus forts taux d'envasement du lagon.

La distribution des biomasses par peuplement macrobenthique est hétérogène. Comme pour les abondances, les fonds de la "zone côtière légèrement envasée" (groupe I) sont les plus riches avec une biomasse moyenne totale de 5.72 gPMSSC.m⁻² (e.s. 1.63). Les algues y sont bien représentées (Figure 13) avec notamment *Halimeda melanesica* (0.99 gPMSSC.m⁻²) et *H*.

Tableau 10. - Corrélations entre les biomasses végétale et animale et les paramètres du milieu. Tmoy : taille moyenne des grains; % dur : pourcentage de fonds durs; Z : profondeur, Epais : épaisseur de sédiment; Vase : pourcentage de particules fines (<0.063 mm) dans le sédiment. r est le coefficient de corrélation et P la probabilité associée.

	Tmoy		% dur		Z		Epais		Vase	
	r	Р	r	Р	r	Р	r	P	r	P
Biomasse végétale	0.08	0.54	0.06	0.66	-0.23	0.08	-0.08	0.53	0.34	0.00
Biomasse animale	0.04	0.75	-0.22	0.08	-0.36	0.00	0.02	0.85	0.17	0.19

cylindracea (0.72 gPMSSC.m⁻²). Le gastéropode *Cerithium sp. (cf. tenuifilosum)* (0.65 gPMSSC.m⁻²) domine la structure animale, suivi respectivement par les gastéropodes *Vasum turbinellus* (0.19 gPMSSC.m⁻²) et *Rhinoclavis aspersa* (0.12 gPMSSC.m⁻²), les bivalves *Cardium enode* (0.12 gPMSSC.m⁻²) et *Arcopagia (Pinguitellina) robusta* (0.11 gPMSSC.m⁻²), et l'holothuride *Halodeima atra* (0.11 gPMSSC.m²). Ce type de peuplement renferme plus de 60 % des crustacés prélevés dans le lagon.



Figure 13. - Distributions de la biomasse animale (A) et végétale (B) exprimées en g.m⁻² de matière sèche sans cendre.

La biomasse moyenne de la "zone intermédiaire à dominante de fonds durs" (Groupe II) est de 1.87 gPMSSC.m² (e.s. 0.33). Les végétaux ne représentent que 25% de la biomasse totale (Figure 14); ils sont largement dominés par les Cyanophycées (0.73 gPMSSC.m²) fixées au substrat dur. De même, le peuplement animal est dominé par les espèces sessiles comme *Sarcophyton sp.* (0.26 gPMSSC.m²) ou les éponges (0.18 gPMSSC.m²), accompagnées de l'holothuride *Microthele nobilis* (0.20 gPMSSC.m²) et du gastéropode *Cerithium sp. (cf. tenuifilosum)* (0.13 gPMSSC.m⁻²) déjà rencontré dans le peuplement précédent. Ce type de peuplement se distingue des autres par la forte abondance relative des spongiaires et des échinodermes (Figure 14). La catégorie "divers" est également bien représentée en raison de la biomasse relativement forte des cnidaires (*Sarcophyton sp.*).

La biomasse globale sur les "zones de sables épais d'arrière récif" (Groupe III) est proche de celle du groupe II (2.05 gPMSSC.m⁻²). En revanche, elle est presque exclusivement le fait de la macrofaune, les algues étant extrêmement rares. Cinq espèces constituent plus de 70% de la biomasse totale, il s'agit : des bivalves *Fimbria fimbriata* (0.42 gPMSSC.m⁻²) et *Trachycardium enode* (0.37 gPMSSC.m⁻²), des gastéropodes *Rhinoclavis fasciata* (0.23 gPMSSC.m⁻²) et *Strombus gibberulus* (0.21 gPMSSC.m⁻²) et du poisson *Callechelys sp.* (0.22 gPMSSC.m⁻²). Ce type de fond possède un sédiment très épais qui n'a pas été totalement échantillonné par la benne. Il est possible que certains spécimens profondément enfouis aient échappé à la benne et les chiffres de biomasse que nous proposons doivent, en toute rigueur, être considérés comme sousestimés. Le groupe III est caractérisé par une forte biomasse relative des bivalves (Figure 14). La catégorie "divers" possède aussi une biomasse relativement élevée liée à la présence de *Callechelys sp.*



Figure 14. - Pourcentage de la biomasse par grand groupe taxonomique pour chaque peuplement macrobenthique défini par DECORANA.

Comme pour le peuplement précédent, les algues sont pratiquement absentes de la "zone profonde à dominante de fonds durs" (Groupe IV). La biomasse moyenne globale est seulement de 0.75 gPMSSC.m⁻² (SE=0.04); elle est surtout le fait d'espèces sessiles comme les éponges *Pseudaxinissa cantharella* (0.17 gPMSSC.m⁻²) ou *Spirastrella sp.* (0.06 gPMSSC.m⁻²) et le cnidaire *Sarcophyton sp.* (0.12 gPMSSC.m⁻²). Les espèces vagiles pondéralement dominantes sont essentiellement des gastéropodes de fonds indurés comme *Rhinoclavis fasciata* (0.08 gPMSSC.m⁻²), *Cerithium sp. (cf. tenuifilosum)* (0.03 gPMSSC.m⁻²) et *Rhinoclavis articulata* (0.02 gPMSSC.m⁻²). Leurs biomasses moyennes restent cependant faibles et ces zones profondes apparaissent comme les plus pauvres du lagon.

Nous retrouvons donc globalement un gradient de biomasse décroissante depuis les zones les plus proches de l'île d'Ouvéa, donc les moins profondes, jusqu'aux secteurs à bathymétrie maximale, proches de la passe d'Anemata. La majeure partie des fonds du lagon porte des espèces sessiles liées aux fonds indurés, à l'exception des "zones de sables épais d'arrière récif" qui apparaissent, à cet égard, très particulières. Cette dominance pondérale des espèces sessiles est particulièrement marquée sur les fonds de type II et IV où les pourcentages de fonds durs sont maxima. Les algues, en revanche, ont une biomasse maximale en secteur côtier; elle diminue progressivement lorsque la profondeur augmente et devient très faible près de la passe d'Anemata.

La structure trophique du zoobenthos est dominée par les déposivores (0.95 g.m⁻² en poids de matière sèche sans cendre; erreur standard 0.18) et notamment par les déposivores de surface (Figure 15). Ce dernier groupe est constitué à plus de 50 % par le gastéropode *Cerithium sp. (cf. tenuifilosum)* (Tableau 9), préférentiellement réparti sur les secteurs à faible épaisseur de sédiment et susceptible de s'alimenter sur le film microphytobenthique qui couvre le substrat. Une grande abondance des *Cerithidae* en milieu corallien a également été signalée sur l'atoll ouvert de Mururoa par Salvat et Renaud-Mornant (1969). Les déposivores de sub-surface sont pondéralement dominés (95 %) par les échinodermes holothurides *Halodeima atra* et *Microthele nobilis*. Le second groupe trophique est celui des carnivores (0.79 gPMSSC.m⁻², s.e. 0.13); il est en



Figure 15. - Distribution des biomasses du zoobenthos par groupe trophique pour l'ensemble du lagon. S: suspensivores; DS: déposivores de surface; DSS: déposivores de sub-surface; H: herbivores (s'alimentant sur macrophytes); C: carnivores.

majorité constitué de nécrophages (gastéropodes et crustacés paguridés). La surabondance des macro espèces nécrophages vis à vis du reste de la faune laisse supposer un apport exogène de macro débris organiques dont les cadavres de poissons pourraient constituer l'une des sources. Les filtreurs (0.66 gPMSSC.m⁻², s.e. 0.17) comprennent surtout des bivalves (68 %) et des spongiaires (21 %). Ces derniers, pratiquement tous fixés. sont inféodés aux zones de substrats durs. Les

bivalves comprennent de rares grosses espèces (*Trachycardium enode* et *Fimbria fimbriata*) ou des espèces de petite taille mais relativement abondantes (*Timoclea (Glycydonta) marica*, *Lunulicardia sp., Circe sp.* et *Fulvia sp.*). Enfin, le groupe des herbivores est peu important (0.07 gPMSSC.m⁻², s.e. 0.02); il est constitué à 86 % par trois gastéropodes (*Chrysostoma paradoxum*, *Monilea nucleus* et *Turbo chrysostoma*).

La distribution relative des groupes trophiques diffère nettement selon les types de peuplements (Figure 16). Les groupes I, II et IV sont globalement en continuité avec une décroissance progressive des pourcentages de biomasse des producteurs primaires, des carnivores et des rares herbivores, et une évolution inverse du pourcentage des bivalves. Le groupe II se distingue cependant par ses proportions relatives des deux catégories de déposivores, les déposivores de sub-surface étant assez abondants en raison de la présence de l'holothuride *Microthele nobilis*. Le groupe III, en revanche possède une structure originale limitée à trois groupes trophiques : les déposivores de surface, les carnivores et les suspensivores. Ils présentent une biomasse presque équivalente avec un léger avantage pour les suspensivores. Ce peuplement se situe à cet égard en position intermédiaire entre les groupes II et IV.

Relations entre les peuplements macrobenthiques et les paramètres biotiques

Nous avons proposé de grouper les stations échantillonnées au cours de la présente étude en quatre ensembles. Ce classement, établi sur une base taxonomique a été interprété à partir des paramètres du milieu relevés au cours de notre échantillonnage et en considérant les données de biomasse et la structure trophique des peuplements. Dans cette dernière partie, nous allons quantifier les autres paramètres biotiques échantillonnés afin de tenter de statuer sur l'éventuelle généralisation de chaque groupe de stations. Nous considérerons ainsi l'ATP et les pigments végétaux (chlorophylle active et phéopigments). Nous compléterons cette analyse en comparant les valeurs de matière organique dans le sédiment. Dans chaque cas, l'homogénéité des moyennes a été testée par une analyse de variance complétée par un test *a posteriori* (plus petite différence significative).



Figure 16. - Distribution relative de la biomasse par groupe trophique dans chaque peuplement macrobenthique défini par analyse DECORANA.

Le groupe I présente les plus fortes moyennes pour tous les paramètres (Tableau 11). Ses valeurs sont toutes significativement plus élevées que celles du groupe II. Ce dernier, en revanche possède toujours les moyennes les plus faibles mais aucune ne diffère significativement de celles du groupe IV caractérisé aussi par un fort recouvrement de fonds durs. Enfin, le groupe III présente toujours des caractéristiques particulières avec de fortes valeurs d'ATP, de chlorophylle a et de matière organique. Ce dernier paramètre a été mesuré sur une hauteur de sédiment de 4 cm, le cas échéant, et il dépend largement de l'épaisseur effective du substrat, ce qui explique les faibles valeurs moyennes des groupes II et IV. Ces divers calculs ont été réalisés en considérant les valeurs moyennes par station qui seules permettent de caractériser le lagon. Les résultats auraient été différents en prenant en compte les valeurs brutes relevées uniquement sur les zones de sable. A titre d'exemple, les pourcentages de matière organique dans le sédiment sont de 4.0, 3.6, 3.8 et 4.0 pour les groupes I, II, III et IV respectivement. Cette dernière approche ne présente d'intérêt que pour l'étude de sites particuliers et nous ne l'adopterons pas pour la caractérisation globale du lagon. Il convient également de remarquer que la prise en compte des seules zones de fonds meubles pour les calculs provoque une sous-estimation de nos estimations globales par station, les micro organismes pouvant également être présents sur les substrats durs.

Tableau 11. - Valeurs moyennes de l'ATP et des pigments chlorophylliens dans le premier centimètre de substrat et de la matière organique sur une épaisseur maximale de 4 cm, par groupe de station défini sur une base taxonomique. Les erreurs standards sont indiquées entre parenthèses.

	Groupe I	Groupe II	Groupe III	Groupe IV
ATP (ng.cm ⁻²)	349.89 (23.05)	131.10 (42.40)	331.29 (71.77)	182.29 (54.21)
chlorophylle a (mg.m ⁻²)	93.33 (7.37)	42.99 (13.00)	58.37 (11.46)	47.12 (16.76)
phéopigments (mg.m ⁻²)	42.74 (2.43)	19.42 (6.28)	23.58 (3.75)	26.67 (8.13)
matière organique (g.m-2)	1853 (117)	632 (196)	1795 (298)	982 (349)

CONCLUSION

D'un point de vue géomorphologique, l'île d'Ouvéa et son lagon présentent les caractéristiques d'un atoll, ce qui permet de les distinguer nettement des lagons de la Grande-Terre soumis à l'influence d'une île haute. Cette spécificité se concrétise notamment, sur le plan sédimentologique, par la nature presque exclusivement carbonatée du sédiment et son faible taux d'envasement (Chevillon et al., 1992). Elle apparaît également, au niveau biologique, par de nombreux traits. Si les valeurs d'ATP observées à Ouvéa ne diffèrent pas significativement de celles relevées dans le lagon sud-ouest, les pigments photosynthétiques présentent des caractéristiques particulières avec un fort pourcentage de chlorophylle active. Cela laisse présager d'une importante production microphytobenthique constituant directement ou indirectement après transformation bactérienne, une appréciable source de nourriture pour les déposivores. Un tel phénomène peut permettre d'interpréter la prépondérance de ces derniers dans la structure trophique du lagon, les déposivores de surface constituant le seul groupe trophique dont la biomasse est comparable à celle relevée par Chardy et al. (1988) dans le lagon sud-ouest. Les carnivores semblent également abondants dans le lagon d'Ouvéa mais cette apparence relative est surtout liée à la pauvreté de la plupart des autres groupes trophiques. Leur biomasse n'atteint guère, en effet, que les deux tiers de celle mesurée dans le lagon sud-ouest, où ce groupe était considéré comme mineur.

D'une manière générale, nous constatons donc une relative pauvreté du macrobenthos, aussi bien en abondance qu'en biomasse. Ces caractéristiques globales doivent cependant être modulées selon les particularités du lagon. Nous en retiendrons deux principales : un gradient très régulier de profondeur entre l'île d'Ouvéa à l'est et la passe d'Anamata à l'ouest d'une part, et une faible épaisseur des sédiments associée à une proportion souvent importante des substrats durs d'autre part. La conjonction de ces deux phénomènes permet d'interpréter l'essentiel des structures observées. La majeure partie du benthos est répartie dans les secteurs les moins profonds, près de l'île. L'augmentation de la bathymétrie va de pair avec une diminution du recouvrement par les fonds meubles, vraisemblablement liée à l'hydrodynamisme provoqué par les larges passes, et avec un appauvrissement des peuplements. Un type particulier de communauté benthique, réparti surtout le long des Pleïades du nord, coïncide avec une accumulation de sables comparables aux "fonds de sables blancs" d'arrière récif définis dans le lagon sud-ouest (Chardy *et al.*, 1988). Il est cependant situé beaucoup plus profondément et doit représenter un secteur où l'hydrodynamisme est minimal. Une étude courantométrique complète du lagon serait nécessaire pour confirmer ces interprétations.

B

۵

.

۵

Références bibliographiques

- Alongi, D.A. Kristoffersen, P., 1992. Benthic infauna and organism-sediment relations in a shallow, tropical coastal area: influence of outwelled mangrove detritus and physical disturbance. *Marine Ecology Progress Series*, 81: 229-245.
- Bancroft, K., Paule, E.A. & Wiebe, W.J., 1976. The extraction and measurements of adenosine triphosphate. Limnol. Oceanogr., 21:473-480.
- Charpy-Roubaud, C., 1986. Le microphytobenthos du lagon de Tikehau (archipel des Tuamotu, Polynésie française): I. Biomasse (premiers résultats). *Tahiti : ORSTOM. Notes Doc. Océanogr.*, 28 : 1-49.
- Charpy-Roubaud, C.J., 1988. Production primaire des fonds meubles du lagon de Tikehau (atoll des Tuamotu, Polynésie française). Oceanologica Acta, 11: 241-248.
- Chardy P., Clavier J., Gerard P., Laboute P., Martin A., Richer De Forges B., 1987. Etude quantitative des fonds meubles du lagon sud-ouest de Nouvelle Calédonie. Liste taxonomique, densités et biomasses. *Rapp. sci. tech., Sci. Mer, Biol. mar.*, 44, 81 p.
- Chardy, P., Chevillon, C. Clavier, J., 1988. Major benthic communities of the south-west lagoon of New Caledonia. Coral Reefs, 7:69-75.
- Chardy, P. & Clavier, J., 1988. Biomass and trophic structure of the macrobuthos in the south-west lagoon of New Caledonia. *Marine Biology*, 99: 195-202.
- Chevillon, C., Clavier, J. & Garrigue, C., 1992. Preliminary data on the sediments of the Uvea lagoon (New Caledonia). Proc. 7th Int. Coral Reef Symp, Guam (sous presse).
- Clavier, J., 1982. Efficacité comparées d'un carottier manoeuvré en plongée et de deux bennes, sur substrat de sables fins vaseux. Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne, 55 : 1-4.
- Clavier, J., Garrigue, C., Boucher, G., Bonnet, S., Di Matteo, A., Hamel, P., Laboute, P. & Panche, J.Y., 1991. Flux d'oxygéne et de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie : enrichissements en aminonium et action d'un inhibiteur de la photosynthèse. Méthodes et recueil des données. Nouméa : ORSTOM. Rapp. sci. tech., Sci. Mer, Biol. mar., 61, 56 pp.
- Clavier, J., Garrigue, C., Bargibant, G., Di Matteo, A., Hamel, P., Kulbicki, M. & Urbain, R., 1992. Etude quantitative du benthos dans le lagon d'Ouvéa. Liste taxonomique, densités et biomasses du macrobenthos, ATP, pigments photosynthétiques et matière organique dans le sédiment. Nouméa : ORSTOM. Rapp. sci. tech., Sci. Mer, Biol. mar., 64, 72 pp.
- Garrigue, C. & Di Matteo, A., 1991. La biomasse végétale benthique du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Résultats bruts : liste taxonomique, biomasses, pigments chlorophylliens. Nouméa : ORSTOM. Arch. sci. Mer, Biol. mar., 1, 143 pp.
- Garrigue, C., Clavier, J., Boucher, G., Gérard, P. & Menou, J.L., 1992. Flux d'oxygène et de gaz carbonique à l'interface eau-sédiment dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Méthodes et recueil des données. Nouméa : ORSTOM. Rapp. sci. tech., Sci. Mer, Biol. mar., 62, 21 pp.
- Gauch, H.G., 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge Studies in Ecology, 1. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney., 298 pp.
- Hill, M.O., 1979. DECORANA A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. *Ecology and systematics, Cornell University, Ithaca, New York*, 14850, 52 pp.
- Hill, M.O. et Gauch, H.G., 1980. Detrended correspondance analysis: an improved ordination technique. Vegetatio, 42:47-58.
- Lorenzen, C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheo-pigments : spectrophotometric equations. Limnology and Oceanography, 12 : 343-346.
- Marchant, R., 1990. Robustness of classification and ordination techniques applied to macroinvertebrate communities from La Trobe river, Victoria. *Australian journal of Marine and Freshwater Research*, 41: 493-504.
- Pamatmat, M.M., Graf, G., Bengtsson, W. & Novak, C.S., 1981. Heat production, ATP concentration and electron transport activity of marine sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 4: 135-143.
- Pielou, E.C., 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience : New York (USA), 286 pp.
- Plante-Cuny, M.R., 1978. Pigments photosynthétiques et production primaire des fonds meubles nérétiques d'une région tropicale (Nossy-Bé, Madagascar). *Travaux et Documents ORSTOM*, 96, 359 pp.
- Richer de Forges, 1991. Les fonds meubles des lagons de Nouvelle-Calédonie : généralités et échantillonnages par dragages. *In*: Le benthos des fonds meubles des lagons de Nouvelle-Calédonie (B. Richer de Forges, ed.). 1 : 7-149.
- Reys, J.P. & Salvat, B., 1971. L'échantillonnage de la macrofaune des sédiments meubles marins. In: Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques. M. Lamotte et F. Bourlière (éditeurs). Masson et cie, 185-243.
- Riddle, M.J., 1989. Bite profiles of some benthic grab samplers. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2: 285-292.

- Salvat, B. & Renaud-Mornant, J., 1969. Etude écologique du macrobenthos et du meiobenthos d'un fond sableux du lagon de Mururoa. *Cahiers du Pacifique*, 13 : 159-179.
- Scherrer, B., 1983. Techniques de sondage en écologie. In, Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson, PUL, 62-162.
- Setubal Pires, A.M., 1992. Structure and dynamics of benthic megafauna on the continental shelf offshore of Ubatuba, southeastern Brazil. *Marine Ecology Progress Series*, 86:63-76.
- Shannon, C.E. & Weaver, W., 1949. The mathematical theory of communication. Urbana Illinois Press (USA), 117 pp.
- Sournia, A., 1976. Primary production of sands in the lagoon of an atoll and the role of Foraminiferan symbionts. Marine Biology, 37 : 29-32.
- Strehler, B.L. & Totter, J.R., 1952. Firefly luminescence in the study of energy transfer mechanism. I. Substrate and enzyme determination. Archs. Biochem. Biophys., 40: 28-41.
- Washington, H.G., 1984. Diversity, biotic ans dimilarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Research*, 18: 653-694.

Annexe

Nous présentons dans cette annexe des cartes de répartion de différents paramètres benthiques en complément des celles proposées dans le texte.



sur un tamis de 2 mm de vide de maille mais passant à travers une maille de 5 mm.



Abondance $(N.m^{-2})$ des individus retenus sur un tamis de 5 mm de vide de maille mais passant à travers une maille de 20 mm.



Abondance (N.m⁻²) des individus retenus sur un tamis de 20 mm de vide de maille.



Abondance (N.m⁻²) (A) et biomasse (g.m⁻²) (B) en poids de matière sèche sans cendre des annélides.



Abondance (N.m⁻²) (A) et biomasse (g.m⁻²) (B) en poids de matière sèche sans cendre des bivalves.



Abondance (N.m⁻²) (A) et biomasse (g.m⁻²) (B) en poids de matière sèche sans cendre des crustacés.



Abondance (N.m⁻²) (A) et biomasse (g.m⁻²) (B) en poids de matière sèche sans cendre des échinodermes.



Abondance $(N.m^{-2})$ (A) et biomasse $(g.m^{-2})$ (B) en poids de matière sèche sans cendre des gastéropodes.



Abondance (N.m⁻²) (A) et biomasse (g.m⁻²) (B) en poids de matière sèche sans cendre des spongiaires.



Abondance (N.m⁻²) (A) et biomasse (g.m⁻²) (B) en poids de matière sèche sans cendre des déposivores de surface.



Abondance (N.m⁻²) (A) et biomasse (g.m⁻²) (B) en poids de matière sèche sans cendre des déposivores de subsurface.



Abondance (N.m⁻²) (A) et biomasse (g.m⁻²) (B) en poids de matière sèche sans cendre des filtreurs.



Abondance (N.m⁻²) (A) et biomasse (g.m⁻²) (B) en poids de matière sèche sans cendre des carnivores.



Abondance (N.m⁻²) (A) et biomasse (g.m⁻²) (B) en poids de matière sèche sans cendre des herbivores.

,