

Réseaux trophiques de l'ichtyofaune des fonds meubles lagunaires de Nouvelle-Calédonie

*Trophic networks of the soft bottom fish community in the
lagoon of New Caledonia*

LAURENT WANTIEZ

ORSTOM, BP A5 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie.

RÉSUMÉ

Les réseaux trophiques de l'ichtyofaune des fonds meubles lagunaires de Nouvelle-Calédonie sont étudiés dans un vaste lagon (le lagon Nord) et une baie côtière (la baie de Saint-Vincent). L'essentiel de l'énergie prélevée par les poissons provient des niveaux supérieurs de la chaîne alimentaire. Les poissons carnivores benthiques dominent les peuplements et représentent plus des trois quarts de la biomasse. Deux autres sources d'énergie, le zooplancton et les détritiques liés aux apports terrigènes des rivières et des mangroves dans les baies côtières, sont importantes pour l'ichtyofaune des fonds meubles dans les régions côtières, contrairement au reste du lagon où elles sont peu utilisées. La principale voie de transfert d'énergie utilisée par l'ichtyofaune est la même dans le lagon Nord et la baie de Saint-Vincent : benthos → macrocarnivores benthiques → piscivores. Deux voies secondaires sont également importantes. La première, benthos → microcarnivores benthiques → piscivores, est utilisée dans le lagon Nord et la baie de Saint-Vincent. La seconde n'est importante que dans la baie côtière : zooplancton → zooplanctonophages → piscivores. Trois voies mineures utilisent directement la matière organique photosynthétique ou détritique. Il s'agit, dans le lagon Nord, de la voie algues benthiques → herbivores benthiques → piscivores. Dans la baie de Saint-Vincent, l'enrichissement côtier entraîne le développement des voies phytoplancton → phytoplanctonophages → piscivores et détritiques → détritiques → piscivores ▲

Mots clés : réseaux trophiques, ichtyofaune, fonds meubles, Nouvelle-Calédonie.

ABSTRACT

Trophic networks of the New Caledonian soft bottom fish communities are studied in a wide lagoon (the North Lagoon) and a coastal bay (St Vincent Bay). The greater part of the energy used by these fishes comes from the upper levels of the food web. The benthic carnivorous fishes dominate the communities, forming more than 75 % of the overall biomass. Two other energy sources, zooplankton and detritus linked to the alluvial deposits and mangroves in the coastal bays, are important for the soft bottom fishes in coastal areas but are of only limited use for the rest of the lagoon. The main energy path is the same in the North Lagoon and St Vincent Bay : benthos → benthic macro-carnivores → piscivores. Two secondary paths are also important. The first path, benthos → benthic micro-carnivores → piscivores, is important both in the North Lagoon and St Vincent Bay. The second path, zooplankton → zooplanktivores → piscivores, is important in St Vincent Bay only. The photosynthetic and organic detrital matter is directly assimilated through three minor paths. The path benthic algae → herbivores → piscivores in the North Lagoon, and the paths phytoplankton → phytoplanktivores → piscivores and detritus → detritus feeders → piscivores in St Vincent Bay. ▲

Key words : trophic networks, fish communities, soft bottoms, New Caledonia.

Abridged version (see p. 853)

Note présentée par Jean-Marie Pérès.

Note remise le 6 mai 1994, acceptée le 29 juillet 1994.

Correspondance : L. Wantiez.



847

- 5 AVR. 1996

O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

N° : 43824

Cote : B

Ex 1 M p23

La gestion à long terme de l'ichtyofaune des fonds meubles est un problème ardu dans la région indo-pacifique intertropicale [1, 2] où les approches classiques de dynamique des populations et l'étude des caractéristiques générales de ces communautés plurispécifiques s'avèrent insuffisantes [3]. Une approche synthétique du fonctionnement trophique de cette ichthyofaune apporte des renseignements complémentaires. Elle permet de comprendre comment ces peuplements s'intègrent dans les écosystèmes marins, de connaître à quel niveau ils prélèvent leur énergie [4], et d'estimer l'intensité des interactions existant entre les différents niveaux trophiques et le milieu [5]. Elle constitue par conséquent une étape essentielle à la compréhension de leur fonctionnement écologique [6, 7].

Cet article se propose de présenter un schéma global du réseau trophique de l'ichtyofaune des fonds meubles lagunaires de Nouvelle-Calédonie, établi pour l'ensemble d'un vaste lagon (le lagon Nord) et pour une baie côtière (la baie de Saint-Vincent). L'intérêt de cette étude est double. D'une part, peu de recherches ont été consacrées à la structure trophique de l'ichtyofaune des fonds meubles en milieu intertropical dans la région indo-pacifique [8]. D'autre part, les caractéristiques des communautés échantillonnées en Nouvelle-Calédonie présentent de fortes similitudes avec les autres peuplements de la région indo-pacifique intertropicale [8, 9], et, contrairement à ces derniers, peuvent être considérées comme vierges de toute exploitation humaine. Les résultats obtenus constituent donc un état de référence utile pour les autres pays de la région où une forte pression anthropique tend à modifier les caractéristiques de ces communautés [10]. Par ailleurs, une approche nouvelle et originale a été utilisée pour caractériser les réseaux trophiques des fonds meubles de la région indo-pacifique intertropicale [8, 9].

Matériel et méthodes

L'ichtyofaune des fonds meubles du lagon Nord et de la baie de Saint-Vincent de Nouvelle-Calédonie (Fig. 1) a été échantillonnée à l'aide d'un chalut à panneaux Le Drezen de type floridien (type 14AN°5), de 14 m de corde de dos, dont le cul a une maille de 20 mm de côté. En pêche, à 2,3 nœuds, la surface balayée par l'engin est de 2,98 ha h⁻¹ [8]. Cent cinquante-cinq traits de chaluts ont été réalisés dans le lagon Nord et 44 dans la baie de Saint-Vincent. Le protocole d'échantillonnage, les opérations et le traitement des pêches, ainsi que le mode de calcul des indices de biomasse ont été détaillés dans un travail précédent [8].

Le régime alimentaire des espèces est établi à partir de l'analyse des contenus stomacaux et d'une compilation bibliographique [8, 11]. L'approche retenue pour étudier la structure trophique est relativement originale. Le régime alimentaire d'une espèce est défini à partir de la totalité de son spectre alimentaire. Il est déterminé à partir des pourcentages volumiques moyens des différentes classes de proies consommées [8, 11]. Cette approche permet de prendre en compte la participation à plusieurs groupes trophiques d'une espèce ayant un régime alimentaire diversifié. Elle permet notamment d'éviter les nombreuses erreurs d'interprétation qui surviennent en occultant l'importance des proies secondaires [12]. La structure trophique a été étudiée à partir de 9 groupes trophiques : les piscivores, les macrocarnivores (qui consomment des invertébrés benthiques de plus de 2 mm), les microcarnivores (qui consomment des invertébrés benthiques de 2 mm ou moins), les corallivores, les zooplanctonophages, les phytoplanctonophages, les macroherbivores (qui consomment des macrophytes et des phanérogames), les microherbivores (qui consomment des algues unicellulaires et encroûtantes) et les détritivores. Elle a été étudiée à partir de la biomasse, indice qui rend

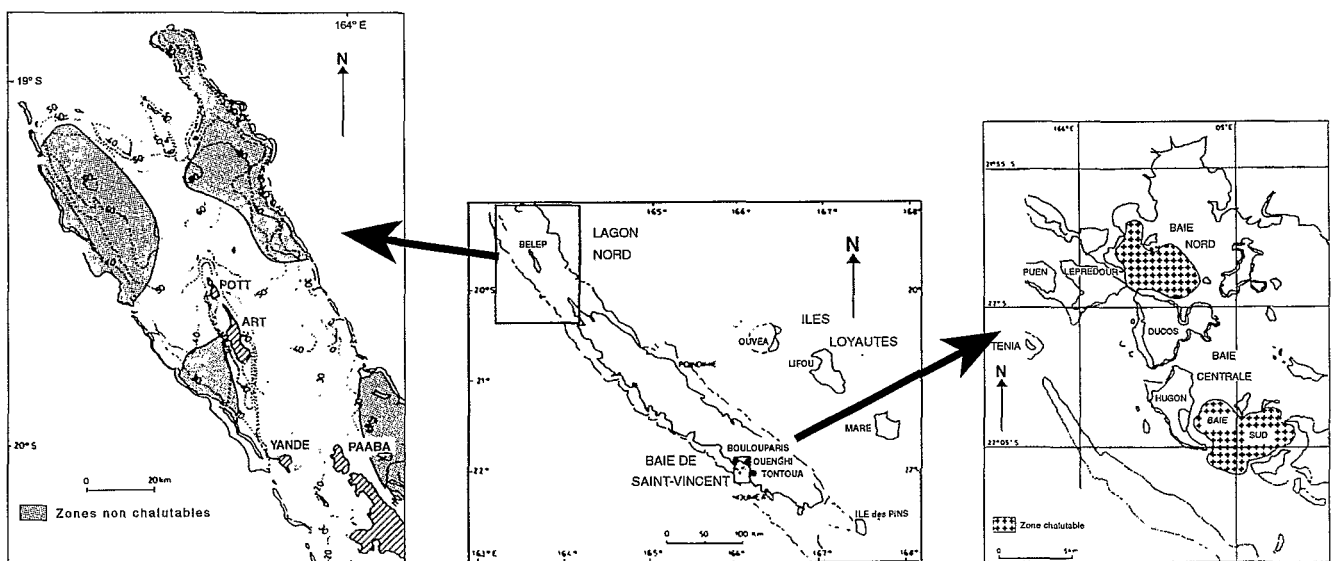


Figure 1. Localisation des sites étudiés.

le mieux compte des transferts d'énergie en l'absence de données de production.

Les études de la structure trophique du lagon Nord, de la baie Sud et de la baie Nord de Saint-Vincent ont été réalisées séparément, ces ensembles présentant des caractéristiques morphologiques, physiques et ichtyofaunistiques différentes [8].

Résultats

La structure trophique de l'ichtyofaune des fonds meubles lagunaires du lagon Nord et de la baie de Saint-Vincent (Fig. 2) nous renseigne sur l'origine de la matière organique assimilée par ces communautés. Ces poissons prélèvent l'essentiel de l'énergie dont ils ont besoin dans les niveaux supérieurs de la chaîne alimentaire. En effet, les carnivores représentent plus des trois quarts de la biomasse totale (de 78 % dans la baie Sud de Saint-Vincent à plus de 98 % dans le lagon Nord) (Fig. 2). L'ensemble formé par les macro- et les microcarnivores benthiques forme le groupe le plus important (70 % de la biomasse dans le lagon Nord et 35 % dans la baie de Saint-Vincent).

La structure trophique présente cependant une importante variabilité spatiale (Fig. 2). Dans le lagon Nord, elle est principalement déterminée par le régime alimentaire des espèces démersales, essentiellement carnivores benthiques. En effet, les espèces pélagiques sont peu abondantes près du fond dans ce lagon (moins de 2 % de la biomasse [8]). En revanche, une composante pélagique importante apparaît dans la baie de Saint-Vincent (plus de 30 % de la biomasse totale [8]). Ces espèces sont, pour la plupart, des Leiognathidae (petits pélagiques côtiers) et dominent les peuplements. Elles sont principalement planctonophages et détritivores, d'où un pourcentage sensiblement plus important de ces groupes trophiques dans la baie Sud et la baie Nord de Saint-Vincent. Ces trois groupes trophiques (zooplanctonophages, phytoplanctonophages et détritivores) sont en revanche très peu représentés dans le lagon Nord où ils constituent moins de 1,5 % de la biomasse. Il est également possible de différencier la structure trophique de la baie Sud de celle de la baie Nord de Saint-Vincent, la première étant caractérisée par un plus grand pourcentage de planctonophages et de détritivores.

Ces résultats ont permis de bâtir un schéma synthétique des réseaux trophiques du lagon Nord, de la baie Sud et de la baie Nord de Saint-Vincent, qui permet de décrire l'importance relative des différentes voies de transfert d'énergie au sein des communautés ichtyologiques des fonds meubles lagunaires (Fig. 3). Les voies indirectes de transfert d'énergie ont également été représentées bien qu'il ne soit pas possible de quantifier l'importance relative des flux d'énergie véhiculés.

La principale voie de transfert d'énergie est la même dans le lagon Nord et dans la baie de Saint-Vincent : benthos → macrocarnivores benthiques → piscivores. Cette voie est suivie par la composante démersale des communautés, la matière organique assimilée provenant de trois sources : phytoplancton, algues et détritus. Les principaux macrocarnivores benthiques sont *Nemipterus peronii* et *Upeneus* sp.1 dans le lagon Nord, *Lethrinus genivittatus* dans la baie Sud de Saint-Vincent et *Upeneus*

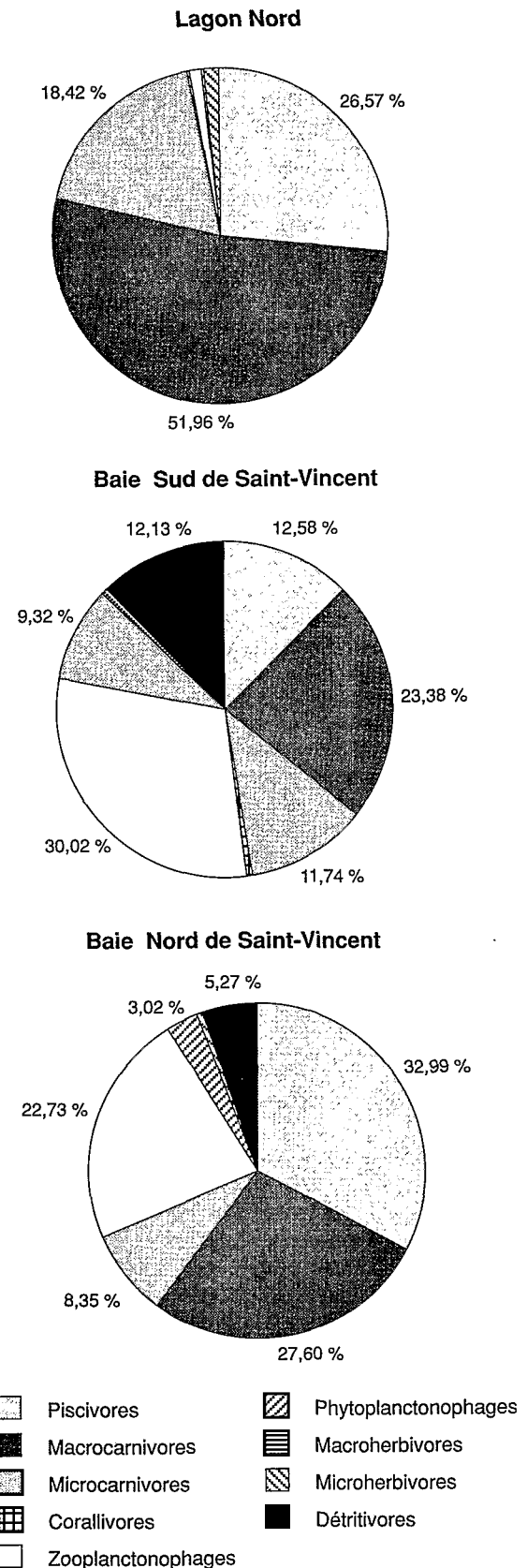


Figure 2. Structure trophique en biomasse de l'ichtyofaune des fonds meubles du lagon Nord, de la baie Sud et de la baie Nord de Saint-Vincent. Les pourcentages de la biomasse sont donnés.

moluccensis et *Arothron stellatus* dans la baie Nord de Saint-Vincent. Ces espèces ont un régime alimentaire exclusivement animal. En plus du macrobenthos, elles peuvent consommer des organismes microbenthiques et/ou des poissons.

Deux voies secondaires sont également importantes. La première (benthos → microcarnivores benthiques → piscivores) est empruntée par la composante démersale des communautés, les principaux microcarnivores étant *Upeneus* sp.1, *Upeneus* sp.2 et *Engyprosopon grandisquamma* dans le lagon Nord, et *Gerres ovatus*, *Upeneus moluccensis* et *Scolopsis temporalis* dans la baie de Saint-Vincent. Ces espèces se nourrissent presque exclusivement d'invertébrés benthiques. Cependant, certains poissons pélagiques (*Leiognathus bindus*, *Leiognathus leuciscus* et *Leiognathus splendens*), abondants dans la baie de Saint-Vincent et présentant un régime alimentaire diversifié, consomment accessoirement de petits invertébrés benthiques et utilisent cette voie de transfert. L'autre voie secondaire (zooplancton → zooplanctonophages → piscivores) n'est importante que dans la baie de Saint-Vincent. Cette voie est suivie par la composante pélagique des peuplements, la matière organique assimilée ayant pour origine le phytoplancton et les détritiques. Les principaux zooplanctonophages sont les Leiognathidae *Leiognathus bindus*, *Leiognathus leuciscus*, *Leiognathus splendens* et *Secutor ruconius*. A l'exception de *Secutor ruconius*, dont le régime alimentaire est essentiellement constitué de

zooplancton, les autres espèces présentent un régime alimentaire diversifié.

Trois voies mineures utilisent directement la matière organique primaire (algues et phytoplancton) et les détritiques. Il s'agit de la voie algues benthiques → herbivores benthiques → piscivores dans le lagon Nord. Elle est utilisée par la composante démersale des communautés. *Pseudalutarius nasicornis* et *Canthigaster compressa*, espèces présentant un régime alimentaire diversifié, sont les principaux herbivores de ce lagon. Les deux autres voies, phytoplancton → phytoplanctonophages → piscivores, d'une part, et détritiques → détritiques → piscivores, d'autre part, sont empruntées par la composante pélagique des peuplements de la baie de Saint-Vincent, notamment *Leiognathus bindus* et *Leiognathus splendens*.

Les piscivores constituent le compartiment final de ces voies de transfert. Les principaux piscivores sont des espèces démersales ou pélagiques dont le régime alimentaire est presque exclusivement composé de poissons : *Saurida undosquamis* et *Synodus hoshinonis* pour les démersales et *Gazza minuta* et *Sphyraena putnamie* pour les pélagiques. D'autres espèces démersales abondantes, au régime alimentaire diversifié, sont également des piscivores importants bien que les poissons constituent des proies secondaires dans leur bol alimentaire (*Lethrinus genivittatus*, *Nemipterus peronii* et *Mulloides flavolineatus*).

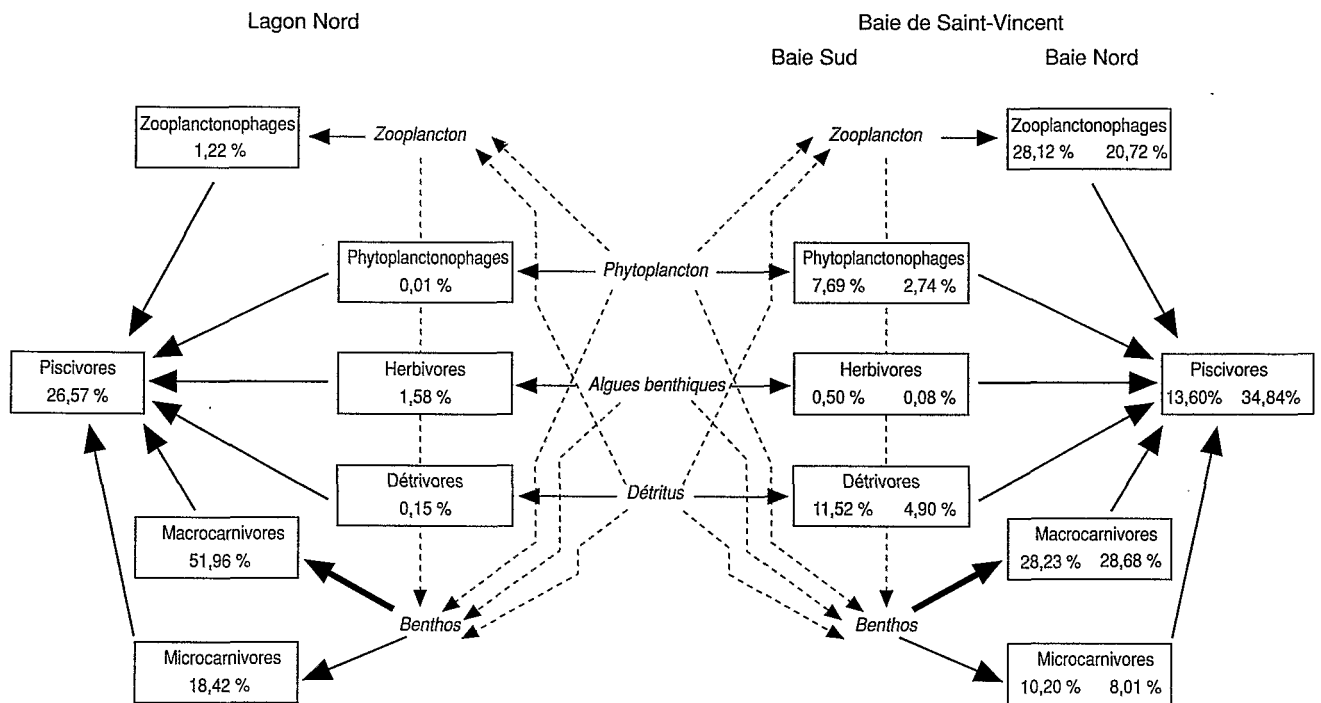


Figure 3. Schéma du réseau trophique de l'ichtyofaune démersale chalutable du lagon Nord et de la baie de Saint-Vincent. Les pourcentages en biomasse des différents groupes trophiques sont indiqués pour les différents sites. Les microcarnivores benthiques et les corallivores ont été regroupés. Pour la baie de Saint-Vincent, les pourcentages figurant à gauche des compartiments se rapportent à la baie Sud et ceux figurant à droite se rapportent à la baie Nord. — : liens trophiques faisant intervenir les poissons. - - : liens trophiques ne faisant pas intervenir les poissons (non quantifié).

Discussion

Intérêt des méthodes utilisées

Les études des réseaux alimentaires des communautés de poissons des fonds meubles de la région indo-pacifique intertropicale posent de nombreux problèmes. En effet, si des recherches approfondies ont été réalisées sur les récifs coralliens [13-17], sur les mangroves et les estuaires [18-20], il n'existe, à l'heure actuelle, que très peu d'études concernant les fonds meubles des lagons ou du plateau continental de la région indo-pacifique. De plus, ces dernières présentent plusieurs inconvénients [8] :

- la structure trophique, étudiée à partir de la richesse spécifique, n'est pas représentative du fonctionnement trophique des communautés ;
- l'effort d'échantillonnage est souvent insuffisant pour obtenir une description satisfaisante des peuplements ;
- les espèces sont classées dans le groupe trophique correspondant à l'aliment majeur de leur régime alimentaire, ce qui fausse les schémas de fonctionnement trophique ;
- les espèces généralistes sont regroupées dans un même groupe trophique, les omnivores, sans différencier les consommateurs primaires des carnivores.

Les méthodes utilisées pour la présente étude ont permis de pallier ces inconvénients.

Base énergétique du réseau trophique

Les poissons consommant la matière organique de la base du réseau trophique (algues benthiques, phytoplancton et détritus) sont peu abondants sur les fonds meubles échantillonnés. Les résultats de plusieurs études semblent indiquer que ces consommateurs primaires sont plus importants en Australie [21], aux Indes [22 *in* 21], à Singapour [23 *in* 21] et en Malaisie [24, 25]. Cependant, ces résultats ne rendent pas compte de leur importance réelle, car ils ont été obtenus à partir de la richesse spécifique, indice qui surestime l'importance de ces poissons [8].

Les herbivores sont rares sur les fonds meubles de la zone indo-pacifique intertropicale non colonisés par les herbiers de phanérogames [21, 24-27]. Il s'agit essentiellement de brouteurs qui consomment des algues épiphytes ou de petite taille se développant sur des substrats durs (blocs, dalles, coquilles, etc.). Les microherbivores benthiques sont rares, le développement de micro-algues étant aussi généralement lié à la présence de substrats durs, absents de la baie Nord et peu représentés dans le reste des régions échantillonnées. Par ailleurs, la compétition avec les invertébrés brouteurs (baie Sud et lagon Nord) limite probablement le nombre de poissons microherbivores [28 *in* 27]. La proportion de microherbivores est cependant sous-estimée dans notre étude, car les consommateurs de microphytobenthos, algues unicellulaires présentes à la surface du sédiment, ont été classés parmi les détritivores. Il n'était en effet pas possible d'estimer l'importance de cette composante durant notre étude, cette fraction étant très délicate à isoler. La présence de poissons macroherbivores ne semble pas liée à celle des macro-algues qui, peuvent être abondantes sur les fonds échantillonnés (des *Halimeda* spp. et des *Sargassum* spp. en particulier). Ces algues développent en effet des défenses naturelles (enveloppe

protectrice, défenses chimiques) qui limitent la prédation par les poissons [29-32]. En revanche, les phanérogames sont consommées par plusieurs espèces (Tetraodontidae, Siganidae) peu abondantes sur les fonds étudiés. Les herbivores des fonds meubles de la région indo-pacifique intertropicale sont généralement des espèces opportunistes ayant un régime alimentaire diversifié [24, 25, 27]. Les herbivores spécialisés sont des espèces rares faisant le plus souvent partie de l'ichtyofaune récifale (Scaridae, Acanthuridae et Siganidae).

Les phytoplanctonophages sont peu nombreux sur les fonds meubles. En effet, les organismes phytoplanctoniques présentent une distribution spatiale et temporelle irrégulière et leur valeur nutritive est probablement faible [11]. De plus, ils sont généralement de petite taille et nécessitent une certaine spécialisation de la part des poissons pour pouvoir être assimilés [11]. Toutefois, l'importance des phytoplanctonophages est certainement sous-estimée. Ces espèces sont généralement pélagiques et ne constituent pas la cible privilégiée du chalut. Si les *Leiognathidae*, susceptibles de migrations verticales, peuvent être pêchés près du fond, les autres espèces (*Amblygaster sirm*, *Decapterus russelii* et *Rastrelliger kanagurta*) restent généralement près de la surface et échappent au chalut [8]. Les phytoplanctonophages sont également peu importants dans les régions côtières malaisiennes, où l'utilisation du carbone phytoplanctonique par les poissons est limitée [24]. Les mêmes conclusions ont été émises sur le plateau continental malaisien [25]. Les principaux planctonophages capturés durant notre étude sont des espèces opportunistes consommant peu de phytoplancton (*Leiognathus bindus* et *Leiognathus splendens*; [8]), ces organismes constituant des proies secondaires ou accessoires [33].

Les détritus assimilés par les poissons sont formés par les débris d'organismes photosynthétiques et d'animaux morts, par les diverses excréments des organismes et par la flore bactérienne associée. Dans les régions côtières, il s'agit essentiellement de carbone d'origine photosynthétique [6, 7, 24]. Dans ces régions, seulement 10 % de la production primaire sont directement consommés par les animaux, le reste (90 %) se transformant en détritus [7]. Cependant, les détritus sont constitués de molécules souvent complexes, difficiles à dégrader et possèdent une faible valeur énergétique. Ainsi, les produits de dégradation provenant des mangroves sont des molécules de grande taille qui, en présence de tanins, forment des complexes avec les protéines, inhibant leur dégradation [34]. Cela explique le faible nombre de détritivores sur les fonds meubles lagunaires malgré la quantité importante de détritus (221 g m⁻² dans le lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie selon [35]). Les détritivores forment cependant le groupe trophique de la base du réseau alimentaire le plus important sur les fonds meubles lagunaires de Nouvelle-Calédonie. Cela doit probablement être également valable aux Indes [22 *in* 21], au Queensland (Australie) [21] et en Malaisie [24, 25] comme semble le montrer ces études réalisées à partir de la richesse spécifique. L'ensemble des poissons détritivores capturés durant notre étude présente un régime alimentaire diversifié [8], caractéristique commune aux autres communautés de

la région [21, 24, 25]. Cette source de carbone est le plus souvent secondaire pour les poissons qui la consomment [11], en particulier pour les plus importants (*Leiognathus bindus* et *Leiognathus splendens*) qui sont également les principaux phytoplanctonophages [8].

Les niveaux supérieurs du réseau trophique

L'essentiel de la matière organique assimilée par l'ichtyofaune des fonds meubles provient des niveaux supérieurs de la chaîne alimentaire. Cette caractéristique est commune à d'autres régions intertropicales, que ces fonds soient situés près de formations récifales [6, 27], sur le plateau continental [25] ou proches de la côte [7, 21, 24, 36].

Le zooplancton est principalement consommé dans les régions côtières, ce qui est également le cas en Australie [21]. Ces organismes restent toujours l'aliment prépondérant des principaux zooplanctonophages présents sur les fonds meubles échantillonnés. Cette caractéristique est commune à la majorité (89 %) des zooplanctonophages de Nouvelle-Calédonie [11]. Ces espèces de petite taille ont une durée de vie courte (un an) et une croissance rapide (type *r*) [37-40]. Les fluctuations interannuelles de leurs populations sont liées à la variabilité de la ressource qu'elles exploitent. En effet, les conditions favorables au développement des larves (apports terrigènes et développement du phytoplancton) avant le recrutement, favorisent également la multiplication des organismes planctoniques qui seront consommés par les individus adultes. L'importance de ce groupe trophique est probablement sous-estimée. Les autres espèces pélagiques zooplanctonophages (Clupeidae et petits Carangidae) se situent trop haut dans la colonne d'eau pour être efficacement pêchées par le chalut.

Les carnivores benthiques (micro- et macrocarnivores) forment le principal groupe trophique des assemblages de poissons pêchés sur les fonds meubles échantillonnés en Nouvelle-Calédonie et dans la région. Les microcarnivores benthiques consomment généralement des polychètes et des petits mollusques qui sont les micro-invertébrés dominant sur les fonds meubles [41-48]. Les principaux poissons démersaux microcarnivores benthiques se nourrissent presque exclusivement d'invertébrés benthiques tandis que les principaux pélagiques microcarnivores benthiques ne se nourrissent qu'accessoirement sur le fond. Les macrocarnivores sont généralement opportunistes et consomment de nombreuses espèces d'invertébrés benthiques en fonction de leur disponibilité [11]. Toutefois, certains groupes (éponges, ascidies), protégés par des défenses chimiques ou par leur texture, sont peu consommés par les poissons [49, 50]. Les principales espèces macrocarnivores benthiques consomment, outre du macrobenthos, des organismes microbenthiques et/ou des poissons. Ces résultats sont caractéristiques de la majorité des espèces carnivores benthiques des lagons de Nouvelle-Calédonie [11]. Ces espèces démersales, d'une taille supérieure à la moyenne des captures, ont également des stratégies démographiques plus évoluées que les planctonophages. Elles présentent une durée de vie supérieure à un an [11, 51]. Leurs populations sont relativement plus stables que celles des planctonophages mais présentent tout de même d'importantes variations à court et à moyen terme [8, 9].

Cette variabilité apparaît plus directement liée aux cycles biologiques naturels de ces espèces qu'à la disponibilité de la ressource [8, 9]. Les carnivores benthiques de plus grande taille (Lethrinidae, Lutjanidae) présentent les stratégies démographiques les plus évoluées [27, 52-54] et constituent un noyau stable dans ce groupe trophique. Ils se déplacent probablement en fonction de la disponibilité de leurs proies. Leur capacité à éviter le chalut fait qu'ils sont certainement sous-estimés dans les captures.

Les piscivores sont importants sur les fonds meubles de Nouvelle-Calédonie et dans la région indo-pacifique [21-25]. Les piscivores démersaux ont une taille supérieure à la moyenne des captures et un régime alimentaire qui se compose le plus souvent de poissons et d'invertébrés benthiques. *Saurida undosquamis* et *Synodus hoshinonis*, presque exclusivement piscivores, capturent leurs proies près du fond et ont une durée de vie courte et une croissance rapide [55, 56]. Ces populations présentent des variations interannuelles de population dont l'importance est liée aux conditions dans lesquelles s'effectue le recrutement [8, 9]. *Lethrinus genivittatus*, *Nemipterus peronii* et *Mulloides flavolineatus*, carnivores benthiques opportunistes, capturent également des poissons s'échappant du sédiment qu'ils fouillent pour se nourrir [11]. Ces espèces présentent des stratégies démographiques plus évoluées que les précédentes [11, 52, 53]. Les deux piscivores pélagiques pêchés en grand nombre (*Gazza minuta* et *Sphyræna putnamie*) chassent généralement des bancs de petits poissons présents dans les baies côtières (Clupeidae, Engraulidae). Leur durée de vie dépasse 2 ans et leur croissance est rapide [11]. Ils se déplacent en fonction de la disponibilité de la ressource et ne sont pas liés à un biotope particulier [27]. Ils constituent par conséquent un groupe passager sur les fonds meubles dont l'importance est certainement sous-estimée. En effet, les espèces de grande taille (Carangidae, Scombridae, Sphyrænidae) sont capables d'éviter le chalut ou se situent près de la surface, échappant à l'engin.

Variabilité spatiale des réseaux trophiques

Les poissons utilisant directement l'énergie de la base du réseau trophique sont plus abondants dans la baie de Saint-Vincent (phytoplanctonophages et détritivores essentiellement) que dans le lagon Nord (microherbivores principalement). Les différences observées durant notre étude s'expliquent par une influence terrigène marquée dans la baie de Saint-Vincent. En effet, les nombreux apports des rivières et la présence de mangroves conduisent à un enrichissement du milieu qui génère des conditions favorables au développement des organismes planctoniques (phytoplancton et zooplancton) et à l'élaboration de nombreux détritus [8], ce qui entraîne une augmentation de l'importance des groupes trophiques consommant cette matière organique. La biomasse moyenne des organismes planctoniques (poids sec sans cendres) dans le lagon Sud-Ouest diminue effectivement des régions côtières ($12,8 \text{ mg m}^{-3}$) vers le lagon ($9,4 \text{ mg m}^{-3}$) [35]. Le même phénomène a été mis en évidence au Queensland (Australie) [21] et en Malaisie [24, 25]. Ces groupes trophiques sont plus importants dans la baie Sud que dans la baie Nord de Saint-Vincent. En effet, la première se différencie par la présence

de deux estuaires dont les embouchures sont colonisées par des mangroves de taille importante [8]. En revanche, la seconde est une aire de décantation vaseuse où le sédiment très envasé et la turbidité très importante limitent le développement des organismes photosynthétiques et l'importance du compartiment détritique [8]. Dans le lagon Nord, la présence de microherbivores benthiques a pu être reliée à la présence d'algues filamenteuses se développant sur des fonds durs recouverts d'une fine couche de sédiment, sur des fonds localisés dans l'ouest du lagon [8].

Origine du carbone assimilé par les poissons et fonctionnement trophique

L'origine du carbone assimilé par les poissons des fonds meubles n'est connue que pour une petite partie du peuplement (herbivores, phytoplanctonophages et détritivores). Diverses méthodes d'analyse complexes (analyse des rapports isotopiques), non utilisables dans le cadre de cette étude, permettraient de connaître l'origine du carbone assimilé par les espèces carnivores. Ces méthodes ne sont cependant pas toujours satisfaisantes, car elles ne tiennent pas compte de toutes les sources de carbone potentielles [19]. Bien que ne connaissant pas le régime alimentaire des proies ingérées par les poissons avec exactitude, il est possible de formuler certaines hypothèses quant à l'origine du carbone assimilé. Les algues sont consommées par des invertébrés benthiques (Cerithidae, Littorinidae, Pomatidae, Echinides, etc.) susceptibles d'être ensuite consommés par les poissons. Cette voie de transfert d'énergie, limitée dans les mangroves [20], ne devrait également pas être très importante sur les fonds meubles lagunaires où les invertébrés phytophages sont rares [43]. Le carbone phytoplanctonique peut également être indirectement assimilé par les poissons. Le phytoplancton est consommé par des organismes planctoniques (copépodes), des

mollusques (bivalves) et des crustacés filtreurs (balanes), ces organismes servant ensuite de nourriture aux poissons. Enfin, le carbone détritique, dont l'origine est essentiellement photosynthétique dans les régions côtières [7], est aussi indirectement assimilé par les poissons par l'intermédiaire des espèces planctoniques et benthiques détritivores. L'importance réelle de ces différentes composantes n'est malheureusement pas quantifiable avec les données dont nous disposons. Il semble cependant qu'il s'agisse principalement de carbone phytoplanctonique ou détritique dans les régions côtières. Ces sources sont probablement plus diversifiées dans le lagon selon les conditions du milieu.

Les principales voies de transfert d'énergie décrites en Nouvelle-Calédonie se retrouvent en Malaisie [24, 25] et aux Indes [7]. Ces voies sont principalement utilisées par des espèces présentant des variations de population importantes à court et moyen terme [8]. Les flux d'énergie passant par ces voies sont, par conséquent, assujettis à d'importantes variations conditionnées par la disponibilité des ressources et les cycles biologiques des espèces principales. Ces caractéristiques pourraient rendre compte d'une adaptabilité rapide de ces communautés aux modifications du milieu. Par ailleurs, le fonctionnement trophique des composantes pélagiques et démersales de ces peuplements est relativement distinct. Les conséquences d'une modification du milieu pourraient donc affecter différemment ces deux ensembles selon que ces modifications s'appliquent aux caractéristiques du fond (sédiment, benthos) ou à celles de la masse d'eau. Toutefois, ce schéma n'est pas entièrement satisfaisant [4]. En effet, de nombreuses interactions existent entre le domaine pélagique et le domaine benthique. Ainsi, de nombreuses espèces démersales consommées par les poissons prélèvent leur énergie dans le domaine pélagique (plancton). Les mollusques filtreurs en sont un bon exemple. ▼

Remerciements : l'auteur tient à exprimer ses sincères remerciements à madame Mireille Harmelin-Vivien (Centre d'Océanologie de Marseille, France) et à monsieur Michel Kulbicki (Centre ORSTOM de Nouméa, Nouvelle-Calédonie) pour leur encadrement et les nombreux conseils prodigués durant la réalisation de ce travail effectué dans le cadre d'une thèse de doctorat de l'Université d'Aix-Marseille II. L'auteur tient également à remercier le Centre ORSTOM de Nouméa pour lui avoir donné les moyens de mener à bien ce travail de recherche.

ABRIDGED VERSION

The aim of this study is the description of the trophic networks of the soft bottom fish communities inhabiting the lagoon of New Caledonia. The trophic structure of soft bottom fishes has been so far very little studied in the Indo-Pacific inter-tropical region. These communities are usually heavily fished, however, in New Caledonia they are almost unexploited. The methods for this study has seldom been used in a tropical environment. Each species was attributed a diet having nine possible components: fish, benthic macro-invertebrate, benthic micro-invertebrate, coral, zooplankton, phytoplankton, macro-algae, micro-algae and detritus. A given species may have several components in its diet and so is included in several trophic categories. This procedure is more precise than the usual attribution of a species to a single trophic category. A wide lagoon, the North Lagoon, and a coastal bay, St Vincent Bay, were sampled with a demersal otter trawl. Trophic networks are based on the biomass index which is the best representation of energy flows when no productivity estimates are known. The utilisation of

the various trophic compartments are analysed in the following order. First the detritus and primary producers which are of minor importance for the soft bottom ichthyofauna. Second the secondary producers which are the main food source for this ichthyofauna. The major energy paths are deduced from this analysis. Finally, spatial variations in this organisation are discussed.

Primary production provides four types of food for soft bottom fishes: phanerogams and macro-algae, micro-algae, phytoplankton and indirectly detritus. Phanerogams are scarce on soft bottoms. Conversely, macro-algae, in particular *Halimeda* spp. and *Sargassum* spp. can be abundant. However, these algae are little utilised because they develop strong chemical or natural defences. Micro-algae develop essentially as epiphytes on macro-algae and to a lesser extent on hard substrates and are mainly eaten by benthic organisms. These algae are only a minor part of the diet of fish which are essentially opportunistic feeders. Phytoplankton may be periodically abundant near the coast. However these organisms show very important fluctuations. In addition, their food value is low and special adaptations are needed to consume them.

Consequently, phytoplankton is not a major food item for soft bottom fish, and the species which utilise this food source do so only occasionally. Detritus constitutes the most important fish food source in the lower part of the food web. Most available detritus originates from degraded photosynthetic organic matter made of complex molecules, which are hard for fish to assimilate. Consequently, this food item, when used by fish, is generally of secondary importance in their diet.

The secondary food sources are divided into four groups, the zooplankton, the benthic micro-invertebrates (less than 2 mm in size), the benthic macro-invertebrates and fish. Zooplankton is an important fish food component in coastal areas. When part of a fish diet, zooplankton is generally a major food item. Fish which include zooplankton in their diet are small, with short life-span and rapid growth rates. The population levels of these fish show important inter-annual variations linked to resource availability. The importance of this group is underestimated, as the zooplanktivores are pelagic species which are not always caught by demersal trawls. Benthic invertebrates constitute the main food source for these soft bottom fish assemblages. The major micro-invertebrate prey items are polychaetes and small molluscs which dominate the soft bottom micro-benthic fauna. Fish which feed on benthic macro-invertebrates are opportunistic species consuming numerous invertebrates species according to their availability. However, sponges and ascidians, which are at times abundant, are generally not consumed by fish, being protected by chemical defences or the texture of their tegument. Benthic feeders have a more evolved demographic strategy than planktivorous species. However, they also show important inter-annual variations, more linked to their natural biological cycles than to the resource availability. Piscivory is important on soft bottoms. Two types of fish include fish in their diet; species with short lives and rapid growth rates, which are exclusive piscivores, and species with longer lives and lower growth rates, for which fish is a secondary prey in a diet mainly composed of benthic invertebrates.

The utilisation of these various energy sources follows several paths. The benthos→benthic macro-carnivores→piscivores path is the major path in both the North Lagoon and St Vincent Bay. This path is utilised by the demersal component of the fish community. Two secondary paths are also important. The first one, benthos→benthic micro-carnivores→piscivores, is utilised in the North Lagoon by the demersal component of the assemblages and in St Vincent Bay by demersal and some pelagic fishes. The second path, zooplankton→zooplanktivores→piscivores, is important only in St Vincent Bay (pelagic fishes). The photosynthetic or the organic detrital matter are directly assimilated along three minor paths, the benthic

algae→herbivores→piscivores path in the North Lagoon (demersal fishes) and the phytoplankton→phytoplanktivores→piscivores path and detritus→detritus feeders→piscivores path in St Vincent Bay (pelagic fishes). The origin of the carbon assimilated by the soft bottom fishes is only known for a small part of the community (herbivores, phytoplanktivores and detritus feeders). The real importance of the sources of carbon (photosynthetic or detrital) is not known. Benthic algae are consumed by benthic invertebrates which may be eaten by fish. This transfer should not be important on the soft bottoms where the herbivorous invertebrates are scarce. Phytoplanktonic carbon can also be indirectly assimilated by fish. Phytoplankton is consumed by zooplankton, filter feeding molluscs and crustaceans which are in turn eaten by fish. Finally, detrital carbon is also indirectly assimilated by fish *via* the benthic or plankton detritus feeders. It seems that the origin of the carbon assimilated by fish is mainly phytoplanktonic or detrital in the coastal areas, while the sources are more diversified in the lagoon according to the characteristics of the environment.

Spatial variations exist between the trophic networks of the North Lagoon and St Vincent Bay, with planktivores and detritus feeders being more important in the coastal bay. The presence of three estuaries and mangrove forests induces an enrichment of the environment in the coastal area, the consequence being a development of phytoplankton, zooplankton and the elaboration of large amounts of detritus. This induces an abundance of planktivorous and detritus feeding fish species. In the North Lagoon, the presence of micro-herbivorous fish is linked with the presence of filamentous algae which develop on hard substrates covered with a thin layer of sediment.

Studies in the Indo-Pacific region (Malaysia, Indies, Australia) suggest that a similar trophic organisation exists for the soft bottom ichthyofauna in these areas. However, these results are based only on species composition and not on biomass. These studies suggest that the inshore-offshore patterns in these regions are similar to those observed in our study.

The major energy paths are utilised by species with important population fluctuations on a short or medium range of temporal periods. Consequently, the energy flows through these different paths are submitted to important variations linked not only to the resource availability but also to the biological cycles of these species. This characterises a fast adaptability of these fish communities to modifications of the environment on soft bottoms. The demersal and pelagic components of the communities have a different trophic functioning but the numerous interactions existing between the benthic and the pelagic environment suggest that these two components are not independent. ▲

RÉFÉRENCES

- Sainsbury K.J. 1982. The biological management of Australia's multispecies tropical demersal fisheries : a review of problems and some approaches. *CSIRO Mar. Lab. Rep.147*, Australie: CSIRO Mar. Lab.
- Sainsbury K.J. 1987. Assessment and management of the demersal fishery on the continental shelf of northwestern Australia. In : *Tropical snappers and groupers : biology and fishery management*, Polovina J.J., Ralston S., eds. Londres : Westview Press, 465-503.
- Pauly D. 1979. Theory and management of tropical multispecies stocks : a review, with emphasis on the Southeast Asian demersal fisheries. *ICLARM Stud. Rev. 1*, Philippines: ICLARM.
- Longhurst A.R., Pauly D. 1987. *Ecology of tropical oceans*. Harcourt Brace Jovanovich, Londres : Academic Press Inc.
- Winemiller K.O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic network. *Ecol. Monogr.* 60: 331-67.
- Parrish J.D. 1989. Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 58: 143-60.
- Shubnikov D.A. 1977. A coastal-estuarine community of fishes of the North Indian Ocean and the ecological relationships of its components. *J. Ichtyol.* 17: 693-709.
- Wantiez L. 1993. Les poissons des fonds meubles du lagon Nord et de la baie de Saint-Vincent de Nouvelle-Calédonie. Description des peuplements - Structure et fonctionnement des communautés. Thèse Univ. Aix-Marseille II.

9. Kulbicki M., Wantiez L. 1990. Variations in the fish catch composition in the Bay of St Vincent, New Caledonia, as determined by experimental trawling. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 41: 121-44.
10. Harris A.N., Poiner J.R. 1991. Changes in species composition of demersal fish fauna of southeast Gulf of Carpentaria, Australia, after 20 years of fishing. *Mar. Biol.* 111: 503-19.
11. Kulbicki M., Parrish J.D., Thollot P., Wantiez L. in prep. Main food types of lagoon fishes from New Caledonia. Soumis à *Pac. Sci.*
12. Parrish J.D., Norris J.E., Callahan M.W., Callahan J.K., Magarifugi E.J., Schroeder R. 1986. Piscivory in a coral reef community. In : *Contemporary studies in the fish feeding*, Simenstad C.A., Cailliet G.M., eds. Hollande: Dr. Junk, 285-97.
13. Odum H.T., Odum E.P. 1955. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwatok Atoll. *Ecol. Monogr.* 25: 291-320.
14. Hobson E.S., Chess J.R. 1978. Trophic relationships among fishes and plankton in the lagoon at Eniwetok Atoll, Marshall Islands. *Fish. Bull. U.S.* 76: 133-53.
15. Harmelin-Vivien M.L. 1981. Trophic relationships of reef fishes in Tulear (Madagascar). *Oceanologica Acta* 4: 365-74.
16. Parrish J.D., Callahan M. W., Norris J. E. 1985. Fish trophic relationships that structure reef communities. In : *Proceedings of the 5th international coral reef congress*, Vol. 4, Gabrie C., Salvat B., eds. Tahiti : Antenne Museum-EPHE, 73-8.
17. Kulbicki M. 1992. Present knowledge of the structure of coral reef fish assemblages in the Pacific. *UNEP Regional Seas Rep. Studies* 147: 31-53.
18. De Sylva D.P. 1975. Nektonic food webs in estuaries. In : *Estuarine Research* 1, Cronin L.E., ed., 420-47.
19. Robertson A.I. 1987. The determination of trophic relationships in mangrove dominated ecosystems: areas of darkness. In : *Mangrove ecosystems of Asia and the Pacific : status, exploitation and management*, Field C.D., Dartnall A.J., eds. Towsville : AIMS, 292-304.
20. Thollot P. 1992. Les poissons de mangrove du lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie. Ecologie des peuplements. Relations avec les communautés ichtyologiques côtières. Thèse Univ. Aix-Marseille II.
21. Blaber S.J.M. 1980. Fish of the Trinity inlet system of North Queensland with notes on the ecology of fish faunas of tropical indo-pacifique estuaries. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 31: 137-46.
22. Jones R.S., Sujansangani K.H. 1954. Fish and fisheries of the Chilka Lake with statistics of fish catches for the years 1948-1950. *Indian J. Fish.* 1: 256-344.
23. Chua Thia-Eng. 1973. An ecological study of the Ponggol Estuary in Singapore. *Hydrobiologia* 43: 503-33.
24. Ong T.L., Sasekumar A. 1984. The trophic relationship of fishes in the shallow waters adjoining a mangrove shore. In : *Proceedings of the asian symposium of mangrove environment - research and management*, Soepadmo E., Rao A.N., Macintosh D.J., eds. Kuala-Lumpur, 453-6.
25. Thong K.L., Sasekumar A. 1984. The trophic relationships of the fish community of the Angsa Bank, Selangor, Malaysia. In : *Proceedings of the asian symposium of mangrove environment - research and management*, Soepadmo E., Rao A.N., Macintosh D.J., eds. Kuala-Lumpur, 385-99.
26. Blaber S.J.M., Young J.W., Dunning M.C. 1985. Community structure and zoogeographic affinities of the coastal fishes of the Dampier region of north-western Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 36: 247-66.
27. Parrish J.D. 1987. Characteristics of fish communities on coral reefs and in potentially interacting shallow habitats in tropical oceans of the world. *UNESCO Rep. Mar. Sci.* 46: 171-217.
28. Carpenter R.C. 1985. Sea urchin mass-mortality : effects on coral reef algal abundance, species composition, and metabolism and other coral reef herbivores. In : *Proceedings of the 5th international coral reef congress*, vol. 4, Gabrie C., Salvat B., eds. Tahiti : Antenne Museum-EPHE, 53-60.
29. Paul V.J. 1985. Chemical adaptation in pantropical green algae of the genus *Halimeda*. In : *Proceedings of the 5th international coral reef congress*, vol. 5., Gabrie C., Salvat B., eds. Tahiti : Antenne Museum-EPHE, 39-45.
30. Paul V.J. 1987. Chemical defenses in the seaweeds of Guam and Micronesia. In : *16th congress of the Pacific science association*, Seoul, résumé 191.
31. Paul V.J., Van Alstyne 1988. Antiherbivore defenses in *Halimeda*. In : *Proceedings of the 6th international coral reef congress*, Vol. 1, Choat J.H. et al., eds. Towsville : James Cook University, 175-86.
32. Paul V. J., Wilye C.R., Sauger H.R. 1988. Effects of algal chemical defenses toward different coral-reef herbivorous fishes : a preliminary study. In : *Proceedings of the 6th international coral reef congress*, vol. 3., Choat J.H. et al., eds. Towsville : James Cook Univ. 73-8.
33. Walsh J.J. 1983. Death in the sea : enigmatic phytoplankton losses. *Prog. Oceanog.* 12: 1-86.
34. Birkeland C. 1985. Ecological interactions between tropical coastal ecosystems. *UNEP Regional Seas Rep. Studies* 73: 1-26.
35. Chardy P., Clavier J. 1988. An attempt to estimate the carbon budget for the South-West lagoon of New Caledonia. In : *Proceedings of the 6th international coral reef congress*, vol. 4., Choat J.H. et al., eds. Towsville : James Cook Univ. 541-6.
36. Bradbury R.H. 1978. Complex system in simple environments : a demersal fish community. *Mar. Biol.* 50: 17-28.
37. Balan V. 1963. Biology of the silver belly *Leiognathus bindus* of the Calicut Coast. *Indian J. Fish.* 10A: 118-34.
38. Conand F. 1988. Biologie et écologie des poissons pélagiques du lagon de Nouvelle-Calédonie utilisables comme appât thonier. Etudes et thèses, Paris : ORSTOM.
39. Kulbicki M., Thollot P., Wantiez L. in prep. Life-history strategies of fish assemblages from reefs, soft bottom and mangroves from New Caledonia. Soumis à *Coral Reef*.
40. Tiews K., Caces-Borja P. 1965. On the availability of fish of the family Leiognathidae Lacépède in Manila Bay and San Miguel Bay and on their accessibility to controversial fishing gears. *Philippines J. Fish.* 7: 56-86.
41. Baron J. 1992. Bivalves d'intérêt économique et peuplements benthiques associés sur les substrats meubles intertidaux de Nouvelle-Calédonie: Thèse Univ. Aix-Marseille II.
42. Broom M.J. 1982. Structure and seasonality in a Malaysian mudflat community. *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 15: 135-50.
43. Chardy P., Clavier J. 1988. Biomass and trophic structure of macrobenthos in the South-West Lagoon of New Caledonia. *Mar. Biol.* 99: 195-202.
44. Chardy P., Chevillon C., Clavier J. 1988. Major benthic communities of the South-West Lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs* 7: 69-75.
45. Chardy P., Clavier J., Gerard P., Laboute P., Martin A., Richer de Forges B. 1987. Etude quantitative du benthos dans le lagon Sud-Ouest de Nouvelle-Calédonie. Liste taxonomique, densité et biomasse. *Rapp. Sci. Tech. : Sci. Mer : Biol. Mar.* 44, Nouméa: ORSTOM.
46. Faudel A. 1984. On the abundance and activity pattern of zoobenthos inhabiting a tropical reef area, Cebu, Philippines. *Coral Reefs* 3: 203-13.
47. Riddle M.J. 1988. Patterns in the distribution of macrofaunal communities in coral reef sediments on the central Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 47: 281-92.
48. Riddle M.J., Alongi D.M., Dayton P.K., Hansen J.A., Klumpp D.W. 1990. Detrital pathways in a coral reef lagoon. 1- Macrofaunal biomass and estimates of production. *Mar. Biol.* 104: 109-18.
49. Bakus G.J. 1969. Energetics and feeding in shallow marine waters. *Int. Rev. Gen. Exp. Zool.* 4: 275-369.
50. Bakus G.J. 1981. Chemical defense mechanism on the Great Barrier Reef. *Australia. Sci.* 211: 497-9.
51. Sainsbury K.J., Whitelaw A.W. 1984. Biology of Peron's threadfin bream *Nemipterus peronii* from the North West shelf of Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 35: 167-85.

52. Loubens G. 1980. Biologie de quelques espèces de poissons du lagon néo-calédonien. III. Croissance. *Cah. Indo-Pacifique* 2: 101-53.

53. Loubens G. 1980. Biologie de quelques espèces de poissons du lagon néo-calédonien. II. Sexualité et reproduction. *Cah. Indo-Pacifique* 2: 41-72.

54. Walker M.H. 1975. Aspects of the biology of emperor fishes, family Lethrinidae, in North Queensland Barrier Reef waters. Ph. D. James Cook Univ.

55. Ben-Yami M., Glaser T. 1973. The invasion of *Saurida undosquamis* (Richardson) into the Levant Basin - an example of biological effect of interoceanic canals. *Fish. Bull. U.S.* 72: 359-73.

56. Budnichneko V.A., Nor L.A. 1978. Some features of the growth of *Saurida undosquamis* and *S. tumbil* (Pisces, Synodontidae) in the Arabian Sea. *J. Ichthyology* 18: 750-5.