



HAL
open science

Approvisionnement en larves de poissons du lagon de Wallis (Pacifique Sud)

Matthieu Juncker

► **To cite this version:**

Matthieu Juncker. Approvisionnement en larves de poissons du lagon de Wallis (Pacifique Sud). Biodiversité et Ecologie. Université de la Nouvelle-Calédonie, 2005. Français. NNT : 2005NCAL0014 . tel-03085813

HAL Id: tel-03085813

<https://unc.hal.science/tel-03085813>

Submitted on 22 Dec 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

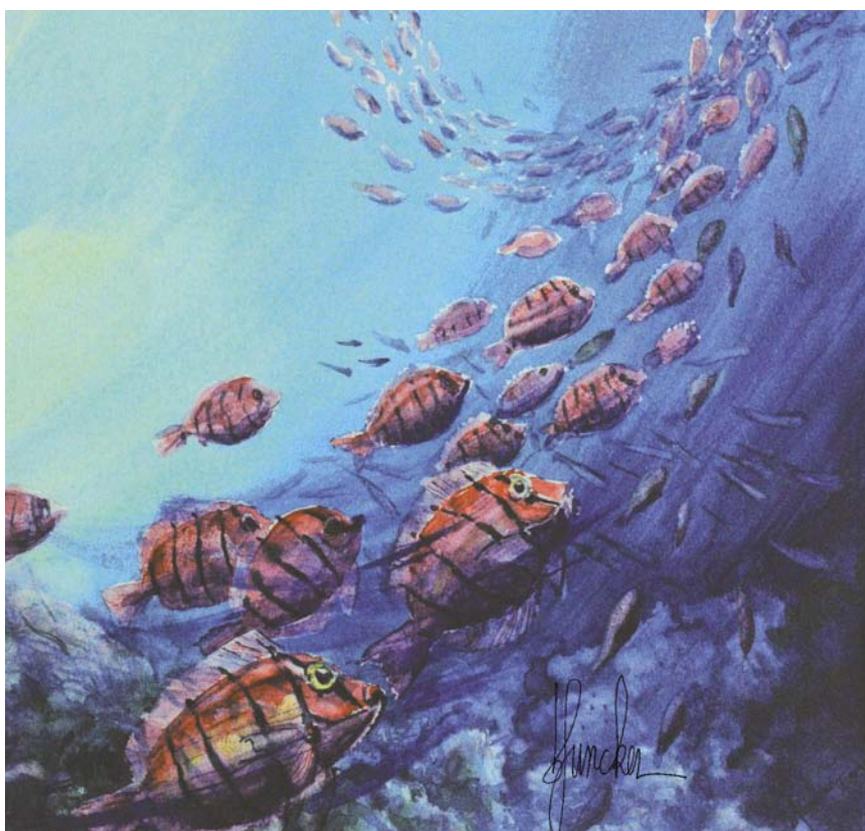
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Thèse de doctorat
Spécialité : Ecologie marine

Présentée par :

Matthieu Juncker

Approvisionnement en larves de poissons
du lagon de Wallis (Pacifique Sud)



Soutenue le 19 décembre 2005 devant le jury composé de :

Pr. Claude Chauvet	Co-directeur
Dr. Laurent Wantiez	Co-directeur
Pr. Claude Payri	Présidente
Pr. René Galzin	Rapporteur
Dr. Dominique Ponton	Rapporteur
Dr. Johann Bell	Examineur
Dr. Paino Vanai	Examineur

UNIVERSITÉ DE LA NOUVELLE-CALEDONIE

LABORATOIRE D'ÉTUDE DES RESSOURCES VIVANTES ET DE L'ENVIRONNEMENT MARIN

Thèse de doctorat
Spécialité : Ecologie marine

Présentée par :

Matthieu Juncker

Approvisionnement en larves de poissons du lagon de Wallis (Pacifique Sud)

Soutenue le 19 décembre 2005 devant le jury composé de :

Pr. Claude Chauvet	Co-directeur
Dr. Laurent Wantiez	Co-directeur
Pr. Claude Payri	Présidente
Pr. René Galzin	Rapporteur
Dr. Dominique Ponton	Rapporteur
Dr. Johann Bell	Examineur
Dr. Paino Vanai	Examineur



Service Territorial
de l'Environnement
de Wallis et Futuna

Illustration de la page de garde :

« Envolée de Manini sur le tombant d'Honikulu », aquarelle de Bertrand Juncker.

Le mémoire de thèse est cité comme suit :

Juncker, M. (2005) Approvisionnement en larves de poissons du lagon de Wallis (Pacifique Sud).
Thèse de doctorat, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa : 286 pp + Annexes i-xxxviii.

PREAMBULE

J'imaginai cette thèse comme une expérience professionnelle. Certes, je me doutais que cette expérience, menée à Wallis, aurait un caractère original. Mais, en 2001, jamais je n'aurais pensé qu'une thèse puisse être aussi riche de relations humaines, d'amitiés et même d'Amour !

J'ai eu dans mon cœur, tout au long de ces quatre années, les éclats de rire des amis wallisiens, l'aide généreuse et spontanée des copains « papalangi », le soutien de ma grande famille qui m'a encouragé dans la réalisation de mes rêves ; vaste programme ! L'accomplissement de cette thèse n'aurait pu se faire sans le soutien de ma sirène et les sourires envoûtants et charmeurs de notre Violette. C'est bien sûr à vous tous, mes chers, que je dédie ce travail.

Il y a aussi un lieu qui m'a retenu et puis qui m'a aidé à partir, comme savent le faire les vrais amis. Quelque part dans le Sud-Ouest de la France, entre S^t Emilion et S^t Philippe d'Aiguille vous trouverez un vieux clocher du style Roman dans lequel vivait une Dame Blanche. Lorsque les cloches y résonnent, si vous les écoutez de tout votre être, il vous arrivera de remonter le temps et de voir, par-dessus le clocher, le « grand étang ». Entre les roseaux se tient un petit bonhomme. Ses yeux sont rivés sur ce bouchon qui daigne s'enfoncer. Il pêche, immobile. On le croirait figé dans la glaise, comme le ponton bringuebalant sur lequel il est assis. Son esprit sonde les profondeurs obscures de ces eaux.

- Où peuvent donc bien être cachés ces poissons !

Calicobas, gardons, brèmes, personne ne lui répond. Alors, l'esprit de l'enfant s'élève au delà de l'étang, plane sur les vignes et court jusqu'à la mer.

- C'est sûr, par là, ils doivent être. Ils sont même sûrement plus gros. Et peut-être bien que si je traversais cet océan j'en rencontrerai des colorés, jaunes comme des boutons d'or et violets comme le marc de raisin.

S^t Cibard, mon hameau d'enfance, cette thèse est également pour toi.

REMERCIEMENTS

Au terme de ce doctorat, je remercie Madame et Messieurs les membres du jury :

Professeur Claude CHAUVET, directeur du Laboratoire d'Etude des Ressources Vivantes et de l'Environnement Marin, pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et permis la réalisation de cette thèse. Je garde en mémoire votre connaissance presque innée, assurément exceptionnelle, de l'ichtyofaune récifale. J'espère pouvoir embrasser un jour, comme vous savez le faire de votre regard, l'ensemble des éléments qui forment un environnement pour appréhender le fonctionnement d'un écosystème.

Docteur Laurent WANTIEZ, maître de conférences à l'Université de la Nouvelle-Calédonie, pour m'avoir guidé dans mon cheminement scientifique, et pour m'avoir épaulé dans la construction et dans la rédaction de cette thèse.

Professeur René GALZIN, directeur du Laboratoire des Ecosystèmes Aquatiques et Méditerranéens et du Centre de Recherches Insulaires et d'Observatoire de l'Environnement pour son attention et son soutien. Cinq années après notre première rencontre, je vous remercie infiniment d'avoir cru, « tout simplement », dans ce p'tit gars au travers de la Polynésie Française, de Wallis et Futuna et maintenant de la Nouvelle-Calédonie. Je suis ému que vous ayez accepté de corriger ce travail.

Docteur Dominique PONTON, chargé de recherche à l'IRD, pour s'être intéressé de près à mes recherches, depuis le stade de pré-compétance jusqu'à celui de la colonisation. Votre écoute et vos conseils pertinents m'ont permis de naviguer en confiance sur des questions houleuses, scientifiques comme existentielles. Je vous remercie chaleureusement d'accepter le rôle difficile de rapporteur de cette thèse et vous témoigne mon amitié la plus sincère.

Professeur Claude PAYRI de l'Université de la Polynésie Française pour accepter d'examiner ce travail. Votre mission « corail et algues » sur Wallis en 2002 est la première à laquelle j'ai eu la chance de participer. « Poissonnier » de formation, j'ai découvert dans une ambiance amicale et studieuse que la flore sous-marine et les coraux scléactinaires pouvaient être aussi passionnant que les larves de poissons !

Docteur Johann BELL du World Fish Center, qui me fait l'honneur d'examiner ce travail avec un regard éclairé sur la collecte de larves de poissons coralliens.

Docteur Paino VANAI, chef du Service de l'Environnement de Wallis et Futuna, pour avoir élaboré les montages financiers nécessaires à la réalisation de cette thèse dans d'excellentes conditions matérielles et pour m'avoir permis d'accomplir une expérience professionnelle unique, au sein de l'IFRECOR, mêlant obligations administratives et enjeux coutumiers. Je vous témoigne ma sincère reconnaissance pour accepter, si spontanément, de participer au jury de thèse.

J'aimerais remercier également les nombreux chercheurs qui m'ont encouragé et qui ont contribué à me faire progresser sur cette « longue route » :

L'équipe du Centre Océanologie de Marseille et tout particulièrement le Docteur Mireille HARMELIN-VIVIEN, directeur de recherche au C.N.R.S., et le Docteur Yves LETOURNEUR, maître de conférences à l'Université d'Aix-Marseille II, pour leur écoute et leurs conseils au cours de mes travaux de recherche.

Docteur Serge PLANES, directeur de recherche au C.N.R.S., pour s'être intéressé à ce travail, apportant toujours des remarques perspicaces sur la réalisation de ce projet.

Monsieur Michel KULIBICKI, chargé de recherche à l'IRD, pour sa disponibilité et ses conseils pragmatiques que j'écoutais, sans me tromper, comme « la sainte parole ».

Docteur Serge ANDREFOUËT pour m'avoir fait partager son expérience de terrain à Wallis, sa bibliothèque de cartes satellites et ses avis d'expert en habitats récifo-lagonaires ; Docteur Jérôme LEFEVRE pour avoir si gentiment mis à ma disposition ses compétences dans l'univers du logiciel SODA. J'ai pu grâce à vous, remonter le temps pour m'immerger à 10, 50 et 100 m de profondeur entre les Samoa et Wallis et poser ouvertement la question : « larves de poissons : d'où venez-vous, où allez-vous et pourquoi y allez-vous ?! »

Docteur Benjamin VICTOR et Docteur Mark McCORMICK pour nos discussions passionnantes sur l'écologie des jeunes poissons et à Peter DOHERTY qui a bien failli me déstabiliser lors de mon projet de thèse au point de me faire changer radicalement de sujet !

Docteur Bruno DELESALLE, maître de conférences à l'EPHE, pour ses conseils amicaux, ses discrètes recommandations qui m'ont permis d'avancer sereinement, au-delà des embûches.

Professeur Bernard SALVAT, directeur d'études émérite à l'EPHE, pour m'avoir aidé à regarder plus loin que la thèse et aller chercher, au fond de moi, les convictions pour bâtir un avenir solide.

Enfin, je souhaite remercier les amis qui m'ont accompagné au cours de cette expérience. Vous voici placés en dernier rang dans cette longue liste de remerciements, mais soyez assurés que sans vous, l'expérience n'aurait pas voulu la peine d'être vécue ! Mes amis rencontrés à l'EPHE, venus de toute part, Alain LO-YAT, Calin SALAS GONZALES, Ilyesse RAHHOU, Mehdi et Muriel ADJEROUD, Pierre et Nathalie SASAL, José GARCIA-CHARTON, Lucie PENIN, Cécile FAUVELOT et David LECCHINI sans oublier mes collègues de rédaction : Jean-Yves MARINARO, Anne HAGUENAUER, et bien sûr Julien GRIGNON ; au CRIOBE : Yannick CHANCERELLE, James ALGRET, Christophe BRIE ; à l'IRD Nouméa : Morgane VIVIAN, Kostia ARNONE, Joseph BALI ; à l'Université de la Nouvelle-Calédonie : Olivier CHATEAU, Soazig LE MOUELLIC, Yannick LERRANT et Michel ALLENBACH ; à Wallis, les nombreux stagiaires du Service de l'Environnement de Wallis et Futuna : Ekemani MAGONI, Enelio LIUFAU, Kase FANENE, mais aussi Tamea, Tayron, Yves COULON ... Et puis mes compagnons de tous les instants, en mer comme au toafa : Sosefo MALAU, Petelo FIAHAU, Vanessa FRANKLIN, Didier LABROUSSE et leur adorable famille. Merci, Maururu, Malo te ofa pour votre gentille, votre disponibilité et pour tous ces bons moments.

Il est rare qu'on sache à l'avance où conduira une entreprise commencée en visant un objectif précis. Lorsque le but initial est atteint, on en distingue alors son complément, à peine visible au début, comme une île surgie de l'horizon. Et l'histoire se modifie par une lente métamorphose.

Bernard Moitessier
Bilan d'une expérience sur l'atoll de Hae



SOMMAIRE

INTRODUCTION

1. CONTEXTE DE PRESERVATION DES RECIFS CORALLIENS ET D'EXPLOITATION DURABLE DE LEURS RESSOURCES.....	19
2. ETAT DES CONNAISSANCES SUR L'ENVIRONNEMENT MARIN DE WALLIS ET PROBLEMATIQUES SCIENTIFIQUES.....	20

<p>CHAPITRE 1 PRESENTATION GENERALE</p>

1. GENERALITES.....	23
1.1. Cycle biologique des poissons coralliens	24
1.1.1. Reproduction	25
1.1.2. Phase pélagique	28
1.1.3. Colonisation.....	31
1.1.4. Installation et recrutement	33
1.2. Présentation des larves de poissons coralliens.....	34
1.2.1. Biologie et développement ontogénique.....	34
1.2.2. Ecologie et comportement des larves	38
2. SITE D'ETUDE	43
2.1. Wallis, une île haute dans la région du Pacifique central Sud	45
2.2. Isolement de Wallis et hypothèse d'autorecrutement	46
2.3. Géomorphologie du lagon de Wallis	47
2.4. Facteurs de l'environnement	49
2.4.1. Facteurs climatiques	49
2.4.2. Facteurs océanographiques	53
2.4.3. Facteurs physico-chimiques des eaux.....	56
3. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE.....	57
3.1. Technique d'échantillonnage des larves de poissons	57
3.1.1. Sélection d'une technique d'échantillonnage	57
3.1.2. Description du filet de collecte	61
3.2. Protocole d'échantillonnage et traitement des échantillons.....	62
3.2.1. Pêche.....	62
3.2.2. Dépouillement des collectes et identification des larves.....	62
3.2.3. Biométrie et estimation de l'âge	64
3.3. Sites d'échantillonnage.....	66
3.4. Enregistrement des variables environnementales	68

<p>CHAPITRE 2</p> <p>VARIATIONS TEMPORELLES ET SCHEMAS DE COLONISATION</p>
--

1. INTRODUCTION.....	71
2. MATERIEL ET METHODES	73
2.1. Plan d'échantillonnage	73
2.2. Variables environnementales.....	74
2.3. Analyses des données	74
2.3.1. Analyse de l'étude pilote	74
2.3.2. Analyse de l'influence de la lune sur la colonisation.....	75
2.3.3. Analyses structurelles de l'assemblage.....	80
2.3.4. Analyse des liens entre les variables environnementales et le flux larvaire	82
3. RESULTATS	83
3.1. Etude pilote.....	83
3.2. Suivi temporel	85
3.2.1. Bilan des captures	85
3.2.2. Influence des quartiers de lune sur la colonisation	88
3.2.3. Influence des mois lunaires la colonisation : étude des variations saisonnières	96
3.4. Structure de l'assemblage.....	99
3.5. Liens entre les variables environnementales et la colonisation	105
4. DISCUSSION	106
4.1. Efficacité du filet de crête à Wallis.....	106
4.2. Variations lunaires de la colonisation.....	108
4.3. Variations saisonnières de la colonisation.....	110
4.4. Influence de l'environnement sur la colonisation.....	112
4.5. Hypothèse pour expliquer l'absence présumée de saisonnalité marquée de la colonisation à Wallis	114

<p>CHAPITRE 3</p> <p>VARIATIONS SPATIALES ET SYNCHRONISATION DE LA COLONISATION</p>

1. INTRODUCTION.....	117
2. MATERIEL ET METHODES	119
2.1. Site d'étude et stratégie d'échantillonnage	119
2.2. Variables environnementales.....	121
2.3. Analyses des données	124
2.3.1. Comparaisons du classement des espèces entre les sites	124
2.3.2. Analyse des variations spatiales du flux larvaire	124
2.3.3. Analyse de la synchronisation des captures entre les sites.....	126
2.3.4. Analyse des liens entre les variables environnementales et le flux larvaire.....	126
3. RESULTATS	128
3.1. Evaluation du linéaire de bourrelet détritique correspondant à la collecte	128
3.2. Variations spatiales du flux larvaire	129
3.2.1. Bilan global.....	129
3.2.2. Variations spatiales à l'échelle du quartier de lune et du mois lunaire	133
3.2.3. Variations spatiales à l'échelle de l'année	137
3.2.4. Structure spatiale des assemblages	138
3.3. Synchronisation des captures entre les sites	142
3.4. Liens entre les variables environnementales et les abondances.....	148
4. DISCUSSION	153
4.1. Efficacité du filet de crête et les limites de l'étude.....	153
4.2. Variations spatiales du flux larvaire	155
4.2.1. A l'échelle du mois lunaire et du quartier de lune	155
4.2.2. A l'échelle de l'année	156
4.2.3. Gradient de richesse et d'abondance sur la façade Est de Wallis	157
4.3. Effets des variables environnementales sur le différentiel de colonisation entre les sites	158
4.4. Hypothèse sur la structuration spatiale des assemblages.....	160

CHAPITRE 4 TAILLE A LA COLONISATION ET DUREE DE VIE PELAGIQUE
--

1. INTRODUCTION.....	169
2. MATERIEL ET METHODES	170
2.1. Espèces étudiées	170
2.2. Stratégie d'échantillonnage et sites d'étude	172
2.3. Sous-échantillonnage des poissons, biométrie et estimation de l'âge	172
2.4. Analyses des données	172
3. RESULTATS	174
3.1. Taille à la colonisation et durée de vie pélagique	174
3.2. Variations spatiales et temporelles de la taille à la colonisation et de la durée de vie pélagique	180
4. DISCUSSION	183
4.1. Variations globales de la taille et de la durée de vie pélagique	183
4.1.1. Variations de la taille	183
4.1.2. Variations de la durée de vie pélagique	183
4.1.3. Lien entre la taille à la colonisation et la durée de vie pélagique.....	185
4.2. Sources de variations spatiales et temporelles de la taille à la colonisation et de la durée de vie pélagique	185
4.2.1. Sources de variations spatiales	186
4.2.2. Sources de variations temporelles.....	187
4.3. Taille à la colonisation et durée de vie pélagique vs. stratégie de reproduction des adultes	188

CHAPITRE 5 RELATION ENTRE LES LARVES COLONISANTES ET LES POPULATIONS INSTALLEES DANS LAGON

1. INTRODUCTION.....	192
2. MATERIEL ET METHODES	193
2.1. Sélection des assemblages des poissons juvéniles et adultes et des espèces étudiées	193
2.2. Analyse des assemblages en tenant compte de leur distribution spatiale	196
2.2.1. Zonation des assemblages de poissons juvéniles et adultes	196
2.2.2. Analyse qualitative : étude de similarité de la richesse spécifique	199
2.2.3. Analyse semi-quantitative : comparaison du classement des espèces	200
2.3. Comparaison des assemblages sans a priori sur leur distribution spatiale.....	201
3. RESULTATS	202
3.1. Comparaison des assemblages en tenant compte de leur distribution spatiale	203
3.1.1. Similarité de la richesse spécifique.....	203
3.1.2. Comparaison du classement des espèces	205
3.2. Comparaison des assemblages sans a priori sur leur distribution spatiale.....	209
4. DISCUSSION	212
4.1. Biais et limites de l'étude	212
4.2. Liens entre les assemblages de larves et de poissons juvéniles et adultes.....	214

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

1. SYNTHÈSE	220
1.1. Variations temporelles de l’approvisionnement larvaire	220
1.2. Variations spatiales de l’approvisionnement larvaire	222
1.3. Variations de la taille et de l’âge à la colonisation	223
1.4. Influence de l’environnement sur la colonisation	224
1.5. Relations entre les larves colonisantes et les populations de juvéniles et d’adultes installées	225
2. PERSPECTIVES DE RECHERCHE	226
2.1. Continuité de l’étude sur l’approvisionnement larvaire	226
2.2. Etude d’autres compartiments ichtyologiques	229
2.3. Etude d’autres compartiments biologiques	230
3. PERSPECTIVES APPLIQUÉES	231

BIBLIOGRAPHIE

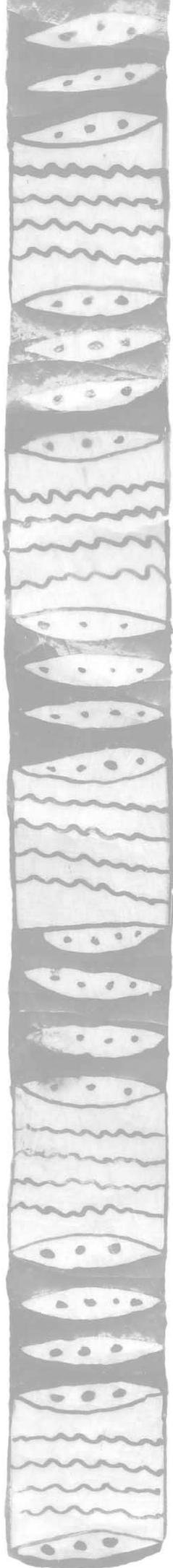
.....	234
-------	-----

LISTE DES TABLEAUX ET DES FIGURES
--

1. LISTES DES TABLEAUX	262
2. LISTES DES FIGURES	267

ANNEXES

1. ANNEXE 1	i
1. ANNEXE 2	xx



Introduction



1. Contexte de préservation des récifs coralliens et d'exploitation durable de leurs ressources

Les récifs coralliens s'étirent sur 15 % des littoraux mondiaux (Smith, 1978). A la base du développement économique d'une centaine de pays dans le monde, les récifs coralliens fournissent 39 % à 90 % des apports en protéines animales dans le Pacifique (Salvat, 1992 ; Dalzell *et al.*, 1996). Cette situation est encore plus marquée en Polynésie et en Micronésie où les ressources terrestres sont limitées par l'exiguïté des îles (Coyne *et al.*, 1984).

Cependant, ces dernières décennies, l'exploitation de ces zones littorales s'est accentuée par une pression démographique croissante, l'usage d'engins de pêche plus performants, le développement du tourisme et la création de nouveaux marchés comme l'aquariophilie marine. Cette situation a entraîné une surpêche et des dégradations importantes des habitats coralliens principalement dans le Sud-Est asiatique mais également dans les autres régions du monde (Caraïbes, Mer Rouge, Pacifique occidental) (Birkeland, 1996 ; Wilkinson, 2004).

Dans un souci de préservation de la biodiversité de l'écosystème corallien et de développement durable des activités qui en dépendent, une initiative internationale en faveur des récifs coralliens (ICRI) a été lancée en 1995 à laquelle participent plus de 80 pays. La France a mis en place un programme d'action national intitulé « Initiative Française sur les Récifs Coralliens » (IFRECOR) porté conjointement par le Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable et par le Ministère de l'Outre-Mer. Ces actions ont quatre objectifs : (i) sensibiliser le public sur l'importance des récifs coralliens, (ii) établir un réseau de surveillance, (iii) organiser des échanges entre collectivités françaises, enfin (iv) assurer la préservation des récifs ainsi que l'exploitation durable de leur habitats et ressources. Le présent travail de recherche, financé par le Service de l'Environnement de Wallis et Futuna sur des fonds de l'IFRECOR, s'inscrit dans le cadre de cette dernière action.

2. Etat des connaissances sur l'environnement marin de Wallis et problématiques scientifiques

A notre connaissance, le premier inventaire de la faune et de la flore sous-marine de Wallis (Pacifique central Sud) a été réalisé en 1980 (Richard *et al.*, 1982). Cette étude a permis de recenser, dans le lagon des îles Wallis et sur les formations coralliennes de Futuna et Alofi, 330 espèces de poissons réparties en 55 familles.

Près de 20 ans plus tard, une nouvelle expertise a permis d'obtenir les premières données quantitatives (densité et biomasse) et structurales sur l'ichtyofaune corallienne de Wallis (Wantiez et Chauvet, 2003). Cependant, seulement 194 espèces de poissons (32 familles) ont pu être recensées. Un échantillonnage spatial moins important que celui de Richard *et al.* (1982) pourrait expliquer l'absence de certaines espèces précédemment répertoriées. Il est également possible que les variations du recrutement puissent expliquer ces différences de richesse.

L'année suivante, un effort d'échantillonnage considérable a permis d'obtenir une « photographie » relativement exhaustive des communautés de poissons (648 espèces recensées appartenant à 79 familles) (Williams *et al.*, sous presse) et a confirmé l'existence d'importantes variations spatiales et temporelles des abondances des populations de juvéniles et d'adultes (LERVEM, 2001 ; Wantiez et Chauvet, 2003). Ainsi, le Laboratoire d'Etude des Ressources Vivantes et de l'Environnement Marin (Université de la Nouvelle-Calédonie) en collaboration avec le Service Territorial de l'Environnement de Wallis et Futuna a souhaité « identifier les mécanismes qui structurent les communautés et comprendre le fonctionnement de cet écosystème » (LERVEM, 2001)

Les travaux de Doherty (1980) et de Sale (1980) ont montré que l'approvisionnement larvaire est une étape essentielle pour comprendre la dynamique des populations adultes des poissons coralliens (Leis et Carson-Ewart, 2000a). C'est dans ce contexte scientifique qu'il m'a été proposé de réaliser une thèse de doctorat sur l'approvisionnement du lagon de Wallis en larves de poissons.

L'objectif principal a été d'identifier les sources de variation de l'arrivée des larves grâce à deux approches :

1. Approche temporelle.

- i. Existe-t-il des variations temporelles de l'approvisionnement larvaire à Wallis, île caractérisée par de très faibles variations de son environnement physique ?
- ii. A partir des différents schémas de colonisation observés est-il possible de proposer des typologies de la colonisation en fonction des espèces ?
- iii. L'environnement physique influence-t-il l'approvisionnement larvaire ?

2. Approche spatiale.

- i. L'approvisionnement larvaire est-il homogène à l'échelle de 10 et de 20 km ?
- ii. Existe-t-il une structure spatiale des assemblages ?
- iii. L'effet de l'environnement sur l'approvisionnement larvaire est-il le même selon les sites ?

Un ensemble d'objectifs secondaires a permis de préciser certains aspects de la biologie des larves au moment où elles colonisent le récif à partir d'une approche phénotypique (3) et de tester par comparaison les liens entre les assemblages de larves d'une part et les assemblages de juvéniles et d'adultes en place d'autre part (4) :

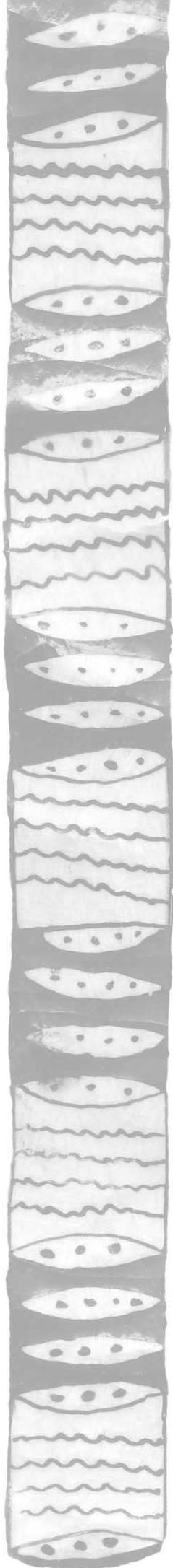
3. Approche phénotypique.

- i. Quelle est la flexibilité et quelles sont les variations spatiales et temporelles de la taille et de l'âge à la colonisation de quatre espèces de poissons coralliens ?
- ii. Ces variations sont-elles liées aux stratégies de ponte des adultes ?

4. Approche comparative. L'objectif a été de répondre à la question :

- i. Existe-t-il une concordance géographique entre les assemblages de larves d'une part et les assemblages de juvéniles et d'adultes d'autre part ?

Le présent travail aborde dans le chapitre 1 l'état des connaissances sur les poissons coralliens et sur l'environnement de Wallis. Le chapitre 2 traite des variations temporelles de l'approvisionnement larvaire et le chapitre 3, des variations spatiales. Le chapitre 4 est consacré aux variations de la taille et de l'âge à la colonisation de quatre espèces de poissons coralliens. Enfin, les relations entre les populations de larves et celles de juvéniles et d'adultes sont testées dans le chapitre 5.



Chapitre 1

Présentation générale



1. GENERALITES

Les récifs coralliens constituent, à l'échelle de la planète, le plus vaste édifice érigé par des organismes animaux (coraux scléactinaires hermatypiques) ou végétaux (algues calcaires). Ils recouvrent environ 617 000 km² (Smith, 1978) dont 20 % sont situés dans le Pacifique (Sorokin, 1995). Les exigences physico-chimiques des coraux conditionnent leur répartition mondiale dans la bande intertropicale. En effet, leur développement n'est possible que dans des eaux relativement claires dont la salinité est comprise entre 28 et 40 psu et la température comprise entre 18 à 30°C. L'ensemble de ces conditions se rencontre généralement dans une zone délimitée par l'isotherme 20°C (Figure 1-1).

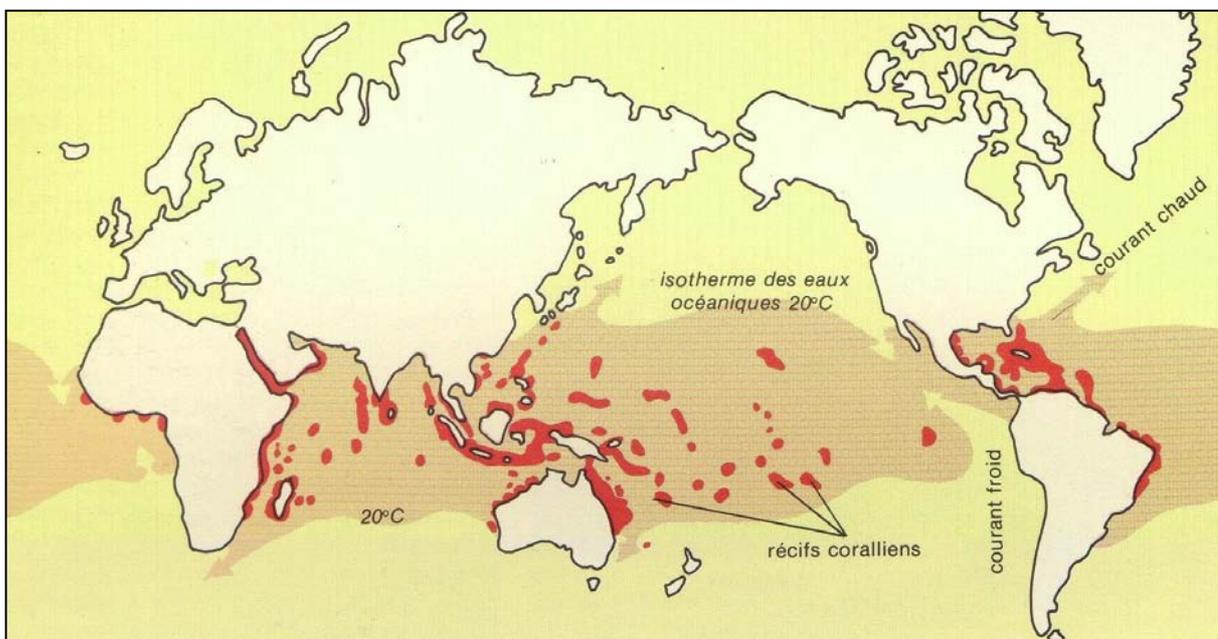


Figure 1-1. Répartition des récifs coralliens dans le monde d'après Gleizal (1986). Les zones en rouge indiquent la présence de récifs coralliens. L'isotherme des 20°C correspond aux limites de la zone orange.

Les coraux sont formés de colonies de polypes animaux et d'algues unicellulaires symbiotiques, les zooxanthelles. Ces dernières trouvent dans les polypes un abri pour se développer et se multiplier ; les polypes bénéficient en échange d'éléments synthétisés par les algues qui leur permettent d'accélérer leur croissance et de construire un squelette calcaire. Les coraux hermatypiques sont donc des organismes bio-constructeurs qui structurent l'espace et fournissent un nombre considérable d'habitats pour d'autres organismes. Ils

abritent, entre autres, une ichtyofaune composée de près de 4 000 espèces (Springer, 1982). Les poissons coralliens ont la particularité d'être inféodés au substrat qui leur sert de nourriture ou de refuge (Sale, 1978). Cette dépendance envers le substrat s'établit dès les premières heures de leur installation (Sale *et al.*, 1984a ; Eckert, 1985) et se prolonge tout au long de leur croissance, jusqu'à l'âge adulte. Ainsi, l'essentiel du cycle biologique de ces poissons se déroule au niveau des récifs.

1.1. Cycle biologique des poissons coralliens

La majorité des poissons coralliens possède un cycle de vie complexe avec une phase larvaire pélagique de quelques semaines à quelques mois, suivie d'une phase benthique pour les juvéniles et les adultes (Victor, 1991) (Figure 1-2). Au moment de la reproduction, les oeufs ou les larves sont expulsés dans l'océan où ils se développent en larves pélagiques. Celles-ci s'éloignent plus ou moins de leur aire natale grâce aux processus hydrodynamiques (Milicich, 1994) ou grâce à une dispersion active (Stobutzki et Bellwood, 1994, 1997 ; Thorrold *et al.*, 1994a). Au terme de leur développement ontogénique, les larves deviennent compétentes, c'est à dire capables de coloniser un récif (Victor, 1986a, b ; 1991 ; Cowen *et al.*, 2000). Elles peuvent alors quitter le milieu pélagique, s'installer et commencer une vie benthique. La phase d'installation est suivie, après quelques mois, par le recrutement qui correspond à l'apport de nouveaux individus dans la population adulte (Radtke *et al.*, 1988 ; McCormick et Kerrigan, 1996). Ces différentes étapes du cycle biologique des poissons coralliens conditionnent le maintien et le renouvellement des populations résidentes.

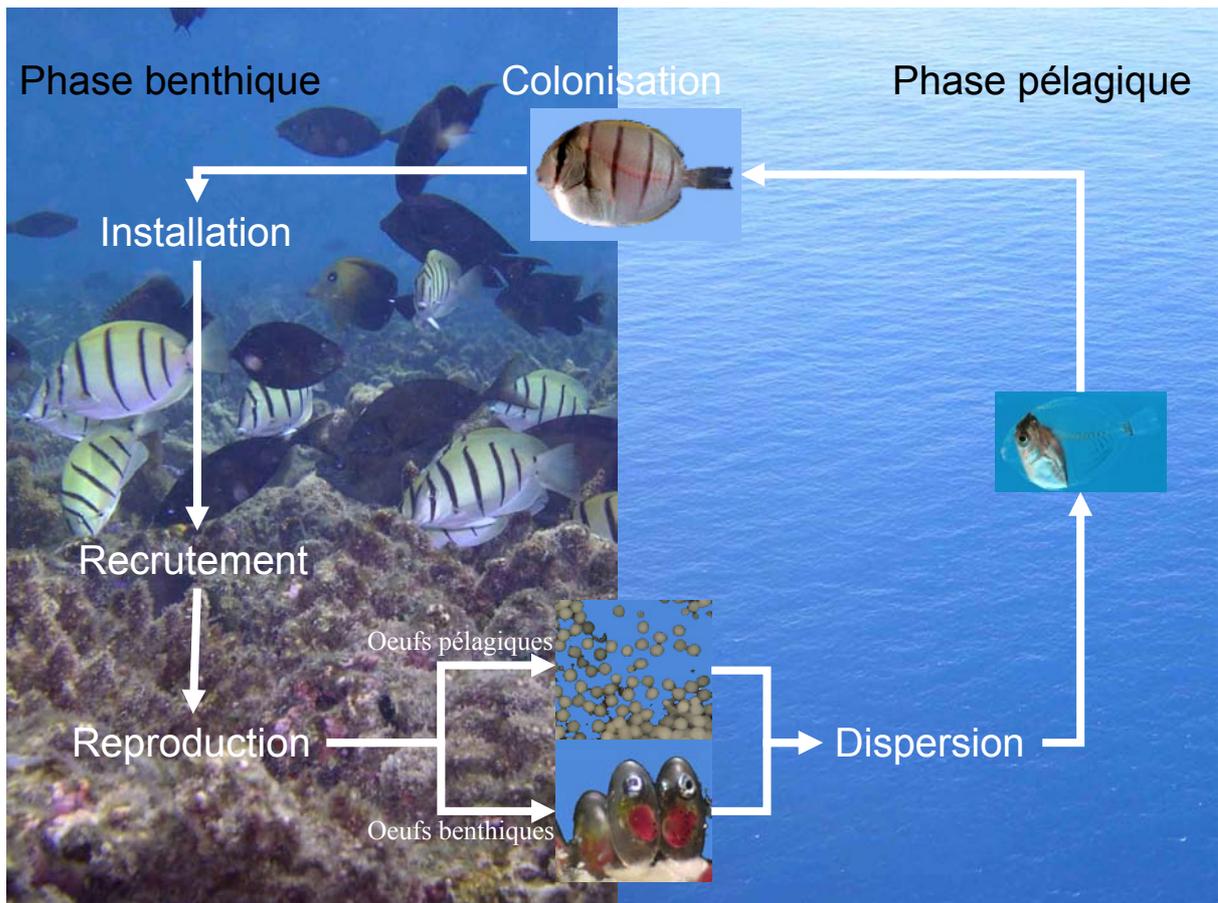


Figure 1-2. Cycle biologique des poissons coralliens.

1.1.1. Reproduction

Chez les poissons coralliens les modalités de la reproduction sont à ce point diversifiées qu'il semblerait qu'à chaque espèce corresponde une stratégie de reproduction propre (Sadovy, 1996). Ces stratégies ne sont pas toutes indépendantes les unes des autres. Il est possible de distinguer une hiérarchie entre certaines d'entre elles. La sélection de la stratégie « pondeur pélagique » ou « pondeur démersal » (œufs benthiques ou incubés) entraîne des conséquences en cascade sur un ensemble de stratégies subordonnées (Tableau 1-1). Cette dernière orientation stratégique peut influencer la survie et la dispersion de la progéniture et *in fine*, les schémas de colonisation (Johannes, 1978 ; Thresher, 1984 ; Doherty *et al.* 1994, 1995).

Tableau 1-1. Conséquences de la stratégie pondeur pélagique vs. pondeur démersal sur d'autres stratégies subordonnées chez les poissons coralliens (d'après Johannes, 1978 ; Lobel, 1978 ; Barlow, 1981 et Thresher, 1984).

		Stratégies principales	
		Pondeur pélagique	Pondeur démersal
Stratégies subordonnées	Période de ponte	qq. jours à qq. semaines	qq. semaines à toute l'année (continue)
	Fécondité (nombre oeufs.ponte ⁻¹)	~10 ³ -10 ⁷	~10 ² -10 ³
	Investissement parental	Nul	Présent
	Durée d'incubation (jour)	~1-2	~3-7
	Degré de développement de la larve à l'éclosion	Capacité natatoire nulle et système sensoriel primaire	Capacité natatoire et système sensoriel développés.
	Durée de vie pélagique (jours)	~ >35	~ <35

1.1.1.1. Pondeurs pélagiques

Chez les pondeurs pélagiques, deux comportements se distinguent lors de la reproduction. Certaines espèces, généralement de petite taille, pondent en couples ou en petits groupes de quelques individus dans leur habitat lagonaire (e.g. Chaetodontidae, Labridae, Mullidae, Pomacanthidae, Scaridae). L'expulsion des gamètes au moment du crépuscule, dans des conditions de faible luminosité, diminue le risque de prédation (Hobson, 1973). D'autre part, la flottabilité positive propre à ce type d'œufs les place hors de portée des prédateurs benthiques (Popper et Fishelson, 1973 ; Lobel, 1975 ; Barlow, 1981). Cependant, malgré ces stratégies visant à favoriser la survie de la progéniture, la dérive passive de ces œufs aux abords des récifs les expose à de nombreux prédateurs planctonophages (Johannes, 1978).

Les pondeurs pélagiques migrants, au contraire, se regroupent en bancs, dans des zones qui favoriseraient la sortie des gamètes et des zygotes vers le milieu océanique (Randall, 1961 ; Johannes, 1978) (e.g. Acanthuridae, Carangidae, Mugilidae, Lutjanidae, Serranidae). Ces regroupements leur permettraient de diminuer la prédation sur les adultes reproducteurs (effet de banc) (Johannes, 1978), de saturer les prédateurs en expulsant massivement leurs oeufs sur une courte période (Keenleyside, 1972 ; Johannes, 1978 ; Robertson, 1983 ; Colin et Clavijo, 1988) et d'augmenter les chances de fertilisation des ovules (Denny et Shibata, 1989). Ces individus reproducteurs synchroniseraient les événements de ponte avec les courants sortants

pour faciliter l'éloignement des oeufs et des larves (Randall, 1961 ; Randall et Randall, 1963 ; Barlow 1975 ; Choat et Robertson, 1975 ; Lobel, 1978).

Les traits de vie des pondeurs pélagiques (œufs à flottabilité positive ; système sensoriel et capacité natatoires nulles ou faibles aux cours des premiers stades de vie des larves ; durée de vie pélagique souvent supérieure à 30 jours ; Hourigan et Reese, 1987), et leur comportement semblent favoriser la dispersion de leur progéniture.

1.1.1.2. Pondeurs démersaux

Les pondeurs démersaux maintiennent leurs œufs au niveau du récif jusqu'à l'éclosion. En fonction du degré de l'investissement parental pour la protection des œufs, il est possible de discerner deux sous-ensembles au sein des pondeurs démersaux. D'une part, les pondeurs à œufs benthiques qui déposent leurs œufs à même le substrat, le long de parois ou sur les branches des coraux (à l'aide de filaments adhésifs chez certains Pomacentridae), sur le sable ou dans des interstices coralliens (chez certains Balistidae). D'autre part, les pondeurs dont les œufs sont incubés dans une poche formée par les nageoires pelviennes (mâles Syngnathidae) ou encore dans la bouche (mâles Apogonidae). Les jeunes larves issues de ces œufs démersaux (benthiques ou incubés) ont déjà consommé leurs réserves vitellines au moment de l'éclosion et possèdent un système sensoriel développé (e.g. pigmentation des yeux). Elles sont déjà capables de se déplacer et de s'orienter dans la colonne d'eau à l'aide de leurs nageoires (Thresher, 1984). Ces larves ont été observées à plusieurs reprises en bancs peu de temps après l'éclosion des œufs chez les Blenniidae (Watson, 1974 ; Fishelson, 1977), les Pomacentridae (Verwey, 1930 *in* Johannes, 1978 ; Cummings, 1968 *in* Johannes, 1978) et les Siganidae (Bryan et Madraisau, 1977). La durée de la phase pélagique des larves issues des pondeurs démersaux varie généralement de 15 à 30 jours.

Il semblerait que les capacités dispersives des espèces à oeufs démersaux soient plus réduites que celles à œufs pélagiques. En effet (i) le stade oeuf ne participe pas à la phase dispersive (Thresher, 1984) ; (ii) les larves ont un comportement grégaire et une capacité natatoire qui leur permet de se maintenir à proximité d'un récif (Leis, 1991a) et (iii) une durée de vie

pélagique réduite par rapport à celle des larves d'espèces à oeufs pélagiques (Hourigan et Reese, 1987). Les liens entre ces stratégies de reproduction et les schémas de colonisation seront analysés dans le quatrième chapitre.

1.1.2. Phase pélagique

1.1.2.1. Pourquoi une phase pélagique ?

La phase pélagique, commune à de nombreux organismes marins benthiques (invertébrés et poissons) (Giese et Pearse, 1974), apparaît à première vue comme un goulot d'étranglement dans le cycle biologique de ces organismes. En effet, le taux de mortalité au cours de la phase pélagique est supposé proche de 99 % pour les poissons coralliens (Doherty, 1983a ; Leis, 1991a). Plusieurs hypothèses ont été avancées pour tenter d'expliquer le maintien de cette phase critique dans le cycle biologique des poissons coralliens.

L'exportation de la progéniture dans le milieu océanique permettrait d'éviter la prédation élevée résultant de l'abondance de zooplanctonophages au niveau des récifs coralliens (Johannes, 1978). Face à l'hydrodynamisme fort et turbulent des systèmes récifaux, le développement larvaire dans l'océan pourrait également permettre de dépenser moins d'énergie (Bourret *et al.*, 1979). En effet, une larve se laissant dériver vers le large dépenserait peu d'énergie en comparaison de ce qu'elle pourrait dépenser pour se maintenir dans un endroit spécifique d'un récif. De même, elle éviterait les eaux près du récif et une potentielle pulvérisation sur la crête récifale (Bakun, 1986). Par ailleurs, en exploitant les ressources du milieu pélagique, les larves ne rentrent pas en compétition trophique avec les adultes (Doherty *et al.*, 1985 ; Economou, 1991). Enfin, cette phase pourrait être considérée comme une stratégie d'étalement dans un environnement fragmenté (Doherty *et al.*, 1985). En effet, les populations locales sont soumises à des perturbations engendrant des extinctions à l'échelle de quelques centaines voire quelques milliers d'années (variation du niveau marin) mais également à l'échelle de quelques années (pullulation d'un prédateur, phénomène de blanchissement, tsunami, cyclones). L'acquisition d'une phase dispersive permettrait de pallier les fluctuations des facteurs environnementaux. La dispersion larvaire, au-delà d'une nécessité individuelle, pourrait ainsi résulter d'une adaptation des espèces à l'instabilité de

l'écosystème corallien (Barlow, 1981). Les diverses hypothèses suggèrent que les taux de survie de ces organismes seraient fortement réduits en l'absence de cette phase. L'adoption d'une phase pélagique dans un cycle biologique essentiellement benthique serait donc un impératif pour la survie des espèces.

1.1.2.2. Origine allochtone et autochtone des larves

L'origine des larves est un sujet fréquemment abordé depuis une quinzaine d'années dans les programmes de conservation et de gestion des pêches (Doherty *et al.*, 1995). Ce sujet soulève des discussions et des controverses quant à la proportion d'auto-recrutement (retour des larves après la phase pélagique dans leur population d'origine) par rapport à celle de l'allo-recrutement (apport de larves originaires d'un autre récif, d'une autre île).

Plusieurs auteurs ont proposé un schéma d'allo-recrutement pour expliquer leurs résultats. Ainsi, Kokita et Omori (1999) ayant réussi à mettre en évidence des migrations de larves et de juvéniles de *Sebastes thompsoni* sur une distance longitudinale de près de 400 km concluaient que le retour des larves dans leur population d'origine paraissait très improbable. Une telle dispersion n'est possible que grâce au comportement (association des larves de *S. thompsoni* avec des algues dérivantes) et à la biologie exceptionnels des larves de cette espèce (durée de vie pélagique comprise entre 3 et 4 mois). D'une manière générale, le modèle d'allo-recrutement est préféré pour les populations ayant des larves susceptibles d'être dispersées par les courants. Certains taxons présentent des adaptations morphologiques au stade larvaire qui facilitent leur dérive et donc leur dispersion par les courants océaniques (Richards et Lindeman, 1987 ; Leis, 1991a). Danilowicz (1997), a montré que même chez des pondeurs démersaux vivant dans une baie abritée de l'archipel des îles Hawaii et présentant pourtant des stratégies propres à limiter la dispersion de leur progéniture (courte durée de vie pélagique et capacité natatoire relativement importante), l'allo-recrutement était en partie responsable de l'approvisionnement des larves sur le récif. De même, Brogan (1994) n'a pas observé de rétention de larves de Pomacentridae à proximité des récifs dans le golfe de Californie (Mexique). Enfin, plusieurs études ont souligné le degré de similarité génétique entre populations éloignées de plusieurs centaines de kilomètres. Elles révèlent ainsi une dispersion

récente ou bien l'existence de flux de gènes entre populations interconnectées (Waples et Rosenblatt, 1987 ; Mitton et Lewis, 1989 ; Lacson, 1992 ; Planes, 1993).

Pourtant, selon Johannes (1978), l'auto-recrutement est le moyen le plus efficace d'assurer, dans l'immensité de l'océan, le succès de la phase pélagique des larves. Le comportement reproducteur des adultes permettrait de favoriser le retour des larves. Les adultes attendraient pour se reproduire les conditions environnementales telles que la formation de gyres (Sinclair, 1988). Ces phénomènes courantologiques, en plus de ramener les larves dans leur population d'origine, favoriseraient leur accès à la nourriture concentrée à l'intérieur du tourbillon (par un effet vortex) (Uda et Ishino, 1958 ; Cushing, 1971 ; Alldredge et King, 1977). Une adaptation des stratégies de ponte pour favoriser le retour des larves a été proposée par Lobel (1978, 1989) et Lobel et Robinson (1986) aux îles Hawaïi. L'activité reproductrice d'un grand nombre de poissons de l'archipel atteint son maximum entre les mois de décembre et de juin, période durant laquelle se produit une renverse des courants océaniques qui s'orientent au Nord-Ouest favorisant la formation de tourbillons et de zones de rétention autour des îles. Par ailleurs, les capacités natatoires et sensorielles des larves de poissons au cours de la phase pélagique leur permettraient de réduire leur dispersion et donc de favoriser un schéma d'auto-recrutement (Cowen, 2002).

De nombreux travaux suggèrent que le modèle d'auto-recrutement est le modèle prépondérant voire le seul possible pour expliquer le maintien de populations ou d'espèces au niveau de certaines localités. Brock *et al.* (1979) proposaient un schéma de recrutement local pour expliquer l'existence d'espèces de poissons endémiques aux îles Hawaïi. L'outil génétique a permis de proposer un schéma de recrutement : Planes *et al.* (1996) ont constaté une corrélation significative entre des divergences génétiques et les distances géographiques inter-îles au sein des populations d'*Acanthurus triostegus* en Polynésie Française. Les différenciations génétiques plus marquées entre populations éloignées signifieraient qu'à l'échelle de plusieurs milliers d'années, les échanges sont faibles entre ces îles isolées. Par conséquent, le schéma d'auto-recrutement prévaudrait sur celui de l'allo-recrutement dans ce cas. D'autres approches comme la modélisation mathématique permettent d'apporter des hypothèses sur le mode de recrutement des populations. Schultz et Cowen (1994) ont élaboré un modèle à partir de l'estimation des distances de migration, des vitesses de courants et du calcul de la durée de vie pélagique de six Labridae et d'un Scaridae aux Bermudes. Ce modèle indiquait que seul un schéma d'auto-recrutement pouvait expliquer le maintien de ces

populations. L'étude du couplage entre les périodes de pontes et de colonisation peut, elle aussi, apporter des éléments de réponse sur le schéma de recrutement. Meekan *et al.* (1993) ont mis en évidence un couplage très fort entre les dates de pontes et d'arrivées des larves de *Pomacentrus amboinensis* à Lizard Island (Grande Barrière de Corail). Ce résultat encourageait les auteurs à proposer un modèle d'auto-recrutement de ce Pomacentridae en posant comme hypothèse que les périodes de ponte sont différentes sur les récifs avoisinants. Deux études de terrain ont récemment validé l'existence d'un schéma d'auto-recrutement. Jones *et al.* (1999) à Lizard Island et Swearer *et al.* (1999) à Sainte-Croix (îles Vierges américaines) ont démontré, par la recapture de larves marquées au niveau des otolithes (de manière naturelle ou à l'aide de tétracycline), le retour d'une partie de la progéniture dans leur île d'origine. Cependant leur résultats sont trop imprécis pour conclure sur le principal mode de recrutement des larves (Jones et ses collaborateurs estiment par exemple entre 15 et 60 % le taux d'auto-recrutement).

Finalement, malgré l'existence d'imprécisions, ces multiples recherches menées selon différentes approches, à l'aide de divers outils, ont permis d'apporter des éléments de réponse sur la question de l'importance du modèle d'auto-recrutement par rapport à celui d'allo-recrutement selon les milieux étudiés et l'échelle d'étude. Ces recherches permettront de formuler une hypothèse quant au schéma d'approvisionnement du lagon de Wallis en larves de poisson (cf. § 2.2.).

1.1.3. Colonisation

La colonisation intervient au terme de la phase pélagique et avant le commencement de la phase d'installation (Dufour et Galzin, 1993). Cette étape de très courte durée marque une transition majeure pour la larve entre le milieu océanique aux paramètres physico-chimiques relativement stables et le milieu récifal aux variations de température importantes et à la salinité parfois différente de celle du milieu océanique (McCormick et Molony, 1992). La colonisation coïncide également chez un grand nombre de poissons avec une métamorphose qui entraîne des modifications morphologiques et physiologiques importantes (Fukuhara, 1986 ; Youson, 1988 ; Searcy et Sponaugle, 2001). Ces modifications permettent à la larve de s'adapter rapidement à l'environnement récifal pour survivre. Cependant, il apparaît nécessaire de nuancer la synchronisation entre le stade de métamorphose et la phase de

colonisation. Par exemple, les larves d'Holocentridae, Fistularidae, Mullidae ou Holocentridae colonisent le récif en arborant une morphologie et des couleurs proches de celles des juvéniles déjà installés. Ce constat laisserait penser que pour ces familles, la métamorphose a déjà eu lieu ou qu'elle se termine (Figure 1-3). Au contraire, les larves de Scaridae, Labridae, Acanthuridae et également les larves colonisant au stade leptocéphale (Albulidae, Muraenidae, Congridae, Moringuidae) ont une morphologie très différente des juvéniles (Figure 1-3). Les écailles sont absentes, les nageoires incomplètement formées chez certaines espèces et un corps presque totalement transparent qui laisserait penser que, pour ces familles, la métamorphose n'a pas eu lieu ou qu'elle est en cours. Ces exemples antagonistes suggèrent que les larves compétentes ne présentent pas les mêmes stades de développement au moment où elles colonisent le récif (voir par exemple les travaux de Dufour, 1992a ; Lo-Yat, 2002 ; McCormick *et al.*, 2002 ; Lecchini, 2003). Au cours de ce travail, nous utiliserons le terme "larve" colonisante dans sa définition écologique (i.e. transition de jeune poisson d'un habitat pélagique à un habitat benthique) (Lo-Yat, 2002) plutôt qu'ontogénique. Le terme de juvénile est défini comme le jeune poisson installé.

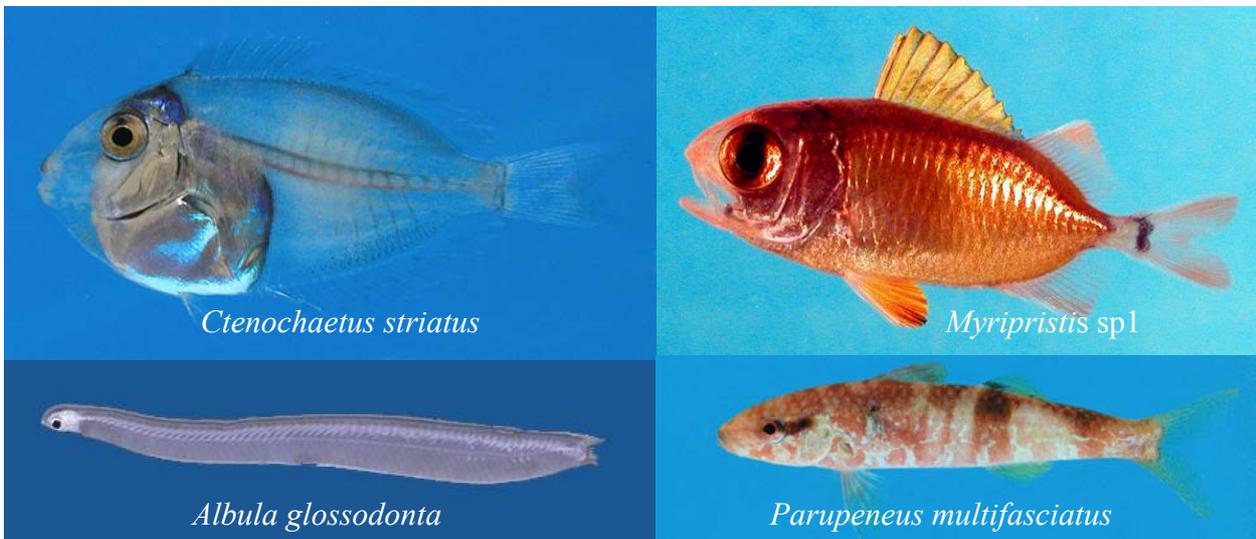


Figure 1-3. Larves de poisson coralliens *C. striatus* (Acanthuridae), longueur totale : LT = 44 mm ; *A. glossodonta* (Albulidae), LT = 61 mm ; *Myripristis* sp1 (Holocentridae), LT = 37 mm et *P. multifasciatus* (Mullidae), LT = 64 mm quelques heures après la colonisation du récif de Wallis.

1.1.4. Installation et recrutement

Dans les heures ou les jours qui suivent la colonisation, les juvéniles, exposés à un environnement complexe, doivent trouver un habitat selon plusieurs contraintes : (i) les caractéristiques du refuge (dimension, complexité, qualité, nature) (Levin, 1991 ; Caselle et Warner, 1996 ; Juncker *et al.*, 2005), (ii) les interactions avec les populations déjà installées (facilitation, compétition, prédation) (Doherty ; 1983a ; Sweatman, 1985 ; Forrester, 1990) et (iii) la disponibilité des ressources alimentaires (McCormick et Molony, 1992 ; Keough et Jenkins, 1995). Cette installation peut-être modifiée par des processus dits de post-installation tels que la migration ou la prédation encore très importante au stade juvénile. Doherty *et al.* (2004) ont mis en évidence un taux de mortalité variant entre 9 et 20 % les jours suivant l'installation chez *Naso unicornis* à Moorea (Polynésie Française). Sur une échelle de temps plus longue, Wantiez et Thollot (2000) ont évalué entre 80 et 90 % le taux de mortalité de *Chromis fumea* sur un récif artificiel dans le lagon de Nouvelle-Calédonie au terme de 13 mois de suivi.

Quelques mois à quelques années après l'installation, les juvéniles acquièrent le comportement et l'habitat des populations adultes en même temps que la maturité sexuelle pour certaines espèces. Nous définirons cette phase d'intégration des juvéniles dans la population adulte sous le terme de recrutement. Les variations du recrutement et *in fine* des stocks de populations adultes auraient deux origines : l'intensité de la colonisation et l'importance des phénomènes de post-recrutement. Le modèle de recrutement-limitant (Williams, 1980 ; Doherty, 1981, 1983a) considère que les ressources (habitat et nourriture) ne sont jamais utilisées complètement. Ainsi, les abondances des recrues et des adultes seraient limitées uniquement par l'approvisionnement du récif en larves. A l'opposé, le modèle de compétition appuyé par les travaux de Sale (Sale, 1978 ; Sale, 1982 ; Sale et Douglas, 1984), de Gladfelter *et al.* (1980) et de Hixon (1998) suppose une présence en excès de larves dans un contexte de limitation des ressources. Ce modèle engendre une compétition intra- ou interspécifique et une mortalité dépendante de l'approvisionnement en larves. En fait, ces modèles opéreraient en fonction de la quantité de larves colonisant le récif (Vigliola, 1998 ; Caselle, 1999 ; Shima, 1999). Si celle-ci est importante, alors le modèle de compétition prédomine, sinon le modèle du recrutement limitant s'applique majoritairement. Ainsi, au-delà du simple apport de larves, la colonisation est pour partie responsable de la dynamique

des juvéniles dans le récif et conditionne en conséquence celle des populations adultes (Cowen, 1985 ; Roughgarden *et al.*, 1988 ; Sinclair, 1988).

1.2. Présentation des larves de poissons coralliens

Après avoir précisé le cycle biologique des poissons coralliens et souligné l'importance de la colonisation nous allons maintenant nous intéresser à la biologie et à l'écologie des larves au cours de la phase pélagique. Les informations présentées dans cette partie permettront de proposer des schémas de colonisation observés à Wallis (cf. chapitre 2 et 3) et de comprendre les variations phénotypiques des larves au moment où elles colonisent le récif (cf. chapitre 4).

1.2.1. Biologie et développement ontogénique

1.2.1.1. Stades de développement

Plusieurs stades de développement sont regroupés sous le terme de larve dans la littérature (Leis et McCormick, 2002). Leis et Carson-Ewart (2000a) précise quatre stades de développement.

1. Larve en préflexion : stade de développement compris entre l'éclosion et le début du fléchissement de l'extrémité de la notochorde (urostyle) (Figure 1-4).
2. Larve en flexion : fléchissement vers le haut de la notochorde. La flexion fait partie du processus de formation de la nageoire caudale (Figure 1-4).
3. Larve en postflexion : stade de développement compris entre la formation de la nageoire caudale (apparition du premier os) et la formation de tous les caractères méristiques externes (rayons des nageoires et écailles). Ce stade coïncide aussi avec la perte des structures pélagiques (Figure 1-4).
4. Larve en transition : période de compétence au cours de laquelle la larve se transforme en juvénile. Le poisson perd ses caractéristiques physiologiques et anatomiques qui lui permettaient de survivre dans le plancton pour acquérir des traits propres à la vie benthique.

Cette thèse s'intéresse à l'écologie des larves à ce dernier stade de développement, c'est à dire au moment où elles colonisent le récif.

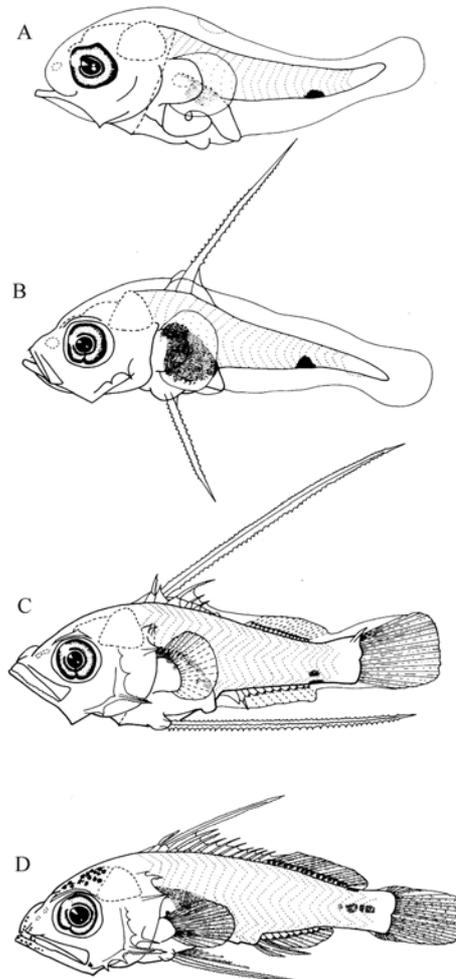


Figure 1-4. Larves d'*Epinephelus* (Serranidae) à divers stades de développement (A-B : stade de préflexion ; C-D : stades de postflexion). D'après Leis et Carson-Ewart (2000a).

1.2.1.2. Formation et croissance des otolithes

Au cours de l'embryogenèse ou au tout début du stade de préflexion (au moment de l'éclosion, de la résorption du sac vitellin ou bien de la première prise de nourriture) selon les espèces) apparaissent des structures de nature protéo-calcique au niveau de l'oreille interne des poissons téléostéens. Ces structures sont nommées otolithes. Chacune de ces pièces, la *sagitta*, le *lapillus* et l'*asteriscus* présentes par paire, est enfermée dans un sac membraneux. Les otolithes jouent un rôle dans le maintien de l'équilibre et l'orientation des poissons. La croissance des otolithes s'opère par dépôt d'une matrice protéique étroite composée de fibres

épaisses d'otoline suivi d'une couche inorganique de carbonate de calcium cristallisé en aragonite (Campana et Neilson, 1985). Cette alternance de deux couches est appelée microstructure. L'apparition de microstructures journalières quelles que soient les conditions (état de jeûne, absence de lumière, arrêt de croissance), ajoutée au fait que le matériel déposé sur l'otolithe est métaboliquement inerte (non réutilisé par l'organisme), font des otolithes une source d'information précieuse sur les premiers stades de vie des poissons (Thorrold et Hare, 2002). Au cours de la période de compétence la croissance somatique et la croissance des otolithes diminuent fortement et une discontinuité apparaît au moment où les larves colonisent le récif. Ces anomalies détectables lors de la lecture des microstructures permettent de rétrocalculer le jour de ponte, d'estimer l'âge des larves à la colonisation, la durée de vie pélagique, ou encore le taux de croissance journalier.

1.2.1.3. Durée de vie pélagique

La durée de vie pélagique (DVP) correspond au temps compris entre l'éclosion et l'arrivée sur un récif de la larve compétente (Leis et Carson-Ewart, 2000b ; Leis et McCormick, 2002). Cette durée ne dépasse généralement pas trois mois chez les poissons coralliens et apparaît très courte en comparaison de l'espérance de vie de ces poissons de l'ordre de quelques années à quelques dizaines d'années. Cependant ces DVP ont permis à de nombreuses espèces d'étendre leur aire de répartition sur plusieurs milliers de kilomètres (à l'échelle de l'IndoPacifique par exemple). Quelques espèces comme *Thalassoma bifasciatum* sont capables de prolonger durablement leur DVP : des DVP très variables ont été observées entre des individus collectés sur un même site (Victor, 1986a, c ; Philibotte, 2002) mais également entre individus provenant de diverses localités (Victor, 1986a ; Wellington et Victor, 1992 ; Philibotte, 2002). Cette flexibilité de la DVP peut donc influencer significativement le temps passé dans l'océan et modifier les schémas spatiotemporels de la colonisation. Il a été démontré expérimentalement que la flexibilité est caractéristique de chaque espèce et qu'elle dépend des conditions environnementales vécues au cours de la période de pré-compétence (Chambers et Leggett, 1987). Ces conditions seraient essentiellement la disponibilité en nourriture (McCormick et Molony, 1992) et la température de l'eau (Keefe et Able, 1993 ; McCormick et Molony, 1995).

Cependant les cas de flexibilité demeurent exceptionnels (Cowen et Sponaugle, 1997 ; Leis et McCormick, 2002). La plupart des espèces de poissons coralliens étudiées présentent des DVP peu variables et les rares variations observées concernent généralement un petit nombre d'individus : 1 % seulement des individus de *T. bifasciatum* étudiés par Victor (1986c) présentaient une extension de DVP. En revanche, les DVP sont très variables entre les espèces de poissons coralliens (de 9 et 100 jours) (Leis, 1991a). Elles sont généralement courtes pour les espèces à œufs benthiques et relativement plus longues pour les espèces à œufs pélagiques (Thresher, 1984).

1.2.1.4. Croissance et capacités natatoires

La croissance des larves en milieu pélagique dépend de leur environnement. Les principaux facteurs qui influencent la croissance sont la température (Shima et Findlay, 2002 ; Hutchinson et Hawkins, 2004 ; Sponaugle et Pinkard, 2004a) et la nourriture (McCormick et Molony, 1992 ; Wellington et Victor, 1992). Plusieurs études menées en milieu tempéré au cours de la dernière décennie attestent de la relation entre la croissance et la survie des larves de poissons (Meekan et Fortier, 1996 ; Meekan *et al.*, 1998). Une croissance rapide permet à la larve de se développer plus rapidement (Chambers et Leggett, 1987; Fuiman et Webb, 1988) et d'améliorer ainsi ses capacités natatoires (Fisher *et al.*, 2000). Celles-ci lui servent à se nourrir, à éviter certains prédateurs et à rejoindre un récif.

Les larves ont longtemps été considérées comme de simples particules passives dérivant au gré des courants. Au cours des premiers stades de développement, les larves ont de faibles capacités natatoires (parfois encore inexistantes) et sont donc incapables de contrôler leur trajectoires (Leis et McCormick, 2002). Elles font partie du plancton. Cependant, au cours des derniers stades de développement, il a été démontré que les larves sont capables de nager activement ; elles font dès lors partie du necton (Leis *et al.*, 1996 ; Leis et Carson-Ewart, 1997, 1998, 1999, 2000b ; Sancho *et al.*, 1997 ; Stobutzki et Bellwood, 1997, 1998 ; Armsworth, 2000 ; Fisher *et al.*, 2000 ; Bellwood et Fisher, 2001). Ces capacités natatoires s'accompagnent d'un développement sensoriel qui permet à la larve de contrôler la profondeur et la direction de nage. Elles expliquent, au moins en partie, les distributions verticales et horizontales observées.

1.2.2. Ecologie et comportement des larves

1.2.2.1. Distributions verticale et horizontale

La plupart des larves de poissons coralliens semblent évoluer la journée dans des profondeurs comprises entre 50 et 100 m (Boehlert *et al.*, 1992) bien que certaines aient été capturées à des profondeurs supérieures à 100 m (Lo-Yat, 2002). Les larves récifales effectueraient des migrations verticales nyctémérales depuis les couches superficielles où elles se maintiendraient la nuit avant de plonger avec le plancton, au lever du jour, dans des couches plus profondes comme le suggèrent les études de Boehlert *et al.*, (1992), Leis (1991b ; 1993) et Lo-Yat (2002). Cependant les larves ne sont pas distribuées de manière aléatoire dans la colonne d'eau. Elles se répartissent à différentes profondeurs selon les familles. Les Carangidae, Labridae et Bothidae sont généralement observées au dessus de 25 m alors que les larves de Scorpaenidae et de Serranidae sont observées jusqu'à 50 m et les Synodontidae au-delà de 50 m (Cha *et al.*, 1994 ; Cowen et Castro, 1994). Enfin, selon Cowen (2002) les larves au stade de préflexion se maintiendraient plus profondément que celles au stade de postflexion. Ainsi, il apparaît que les larves sur le point de coloniser un récif (au dernier stade de développement larvaire) se trouvent la nuit dans les couches superficielles de l'océan. Ce comportement pourrait favoriser leur transport dans les vagues déferlantes jusque sur le récif (migration horizontale) (Dufour, 1992a).

Il existe également une distribution horizontale des larves selon un gradient côte-large. Bien que la majorité des larves de poissons coralliens évoluent près des côtes (dans un rayon < 100 km) (Lo-Yat, 2002), les larves plus âgées sont généralement retrouvées plus au large (Bourret *et al.*, 1979). Par ailleurs, Leis et Miller (1976), Kingsford et Choat (1989) et Lo-Yat (2002) ont mis en évidence près des côtes une abondance proportionnellement plus élevée de larves issues d'œufs demersaux que celles issus d'œufs pélagiques et inversement (Figure 1-5). Ce dernier schéma de répartition confirme que les capacités dispersives des espèces à œufs demersaux sont plus réduites que celles à œufs pélagiques.

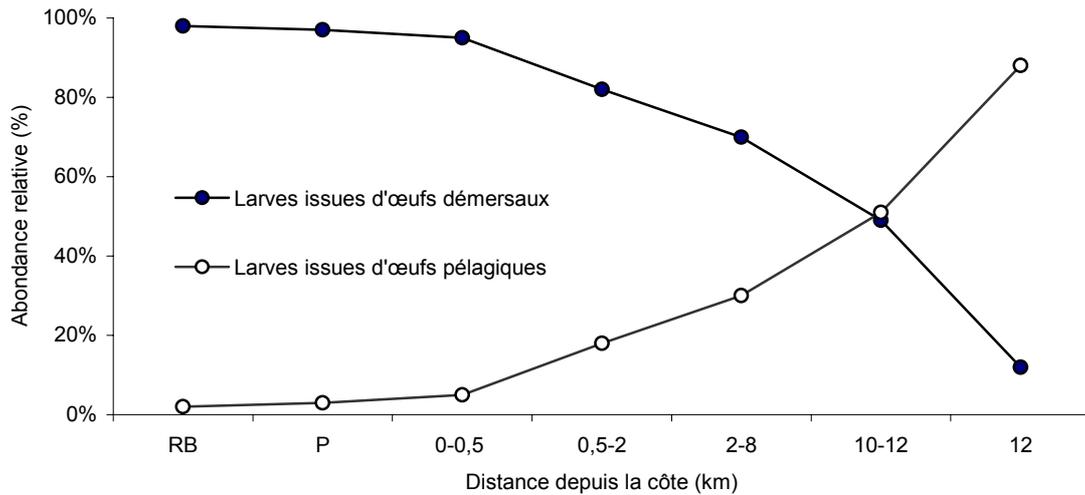


Figure 1-5. Changement d'abondance relative des larves issues d'œufs démersaux et pélagiques en fonction de l'éloignement de l'île d'Oahu (Hawaii). RB = récif barrière, P = passe. D'après Leis et Miller (1976).

D'autres approches ont permis d'aborder la distribution spatiale des larves à la fin de leur vie pélagique. La plupart des travaux, menés sur les larves au moment de la colonisation ou juste après, révélaient une homogénéité du flux larvaire à petite échelle spatiale (du mètre à quelques kilomètres) (Williams et English, 1992 ; Doherty et McIlwain, 1996 ; McIlwain, 2003 ; Lecchini *et al.*, 2004). Il apparaîtrait donc que les larves arrivent sur le récif en banc. Cependant deux études font part également d'événements de colonisation observés simultanément entre sites distants de plusieurs dizaines de kilomètres (e.g. Victor, 1986a ; Thorrold, 1992). Selon ces derniers auteurs, ces résultats suggèrent l'existence d'un unique « nuage » de larves de plusieurs dizaines de kilomètres qui viendrait approvisionner ces récifs. Cowen (2002) propose d'autres hypothèses pour expliquer la synchronisation de l'arrivée des larves à cette échelle spatiale. Leur comportement grégaire, l'existence de structures hydrographiques qui les concentrent dans l'océan et la synchronisation de la reproduction entre diverses localités pourraient expliquer ces événements de colonisation en nuage. Finalement ces diverses approches indirectes ont permis de proposer l'existence de bancs de larves dont la taille exacte est, aujourd'hui encore, ignorée.

1.2.2.2. Comportement

Les larves et les jeunes poissons pélagiques tel que les Clupeidae et les Carangidae sont connus pour avoir un comportement grégaire. En revanche, la formation de bancs chez les larves de poissons coralliens est moins évidente. Quelques familles ont été observées en banc avant de coloniser le récif (Acanthuridae, Mullidae, Pomacentridae, Microdesmidae, Lutjanidae) (Sancho *et al.*, 1997 ; McCormick et Milicich, 1993 ; Leis et Carson-Ewart, 1998). Ce comportement n'est pas une spécificité du stade larvaire puisqu'il est également retrouvé dans les populations adultes de ces mêmes familles. Cependant la dilution des larves est tellement immense dans l'océan et leur abondance si faible (Leis, 1991a) que la formation des bancs, aux différents stades larvaires, demeure énigmatique. Actuellement une hypothèse essaye d'expliquer leur formation. Les bancs pourraient s'amorcer au niveau d'interfaces physiques comme la surface de l'eau, la thermocline, le trait de côte ou encore le long de structures hydrographiques telles que les fronts ou les zones de convergences où les larves sont généralement en densité plus importante (Leis et McCormick, 2002). Ensuite, le maintien d'une cohésion dans le banc dépendrait du développement du système sensoriel des larves (œil, ligne latérale), de leur morphologie (nageoire, musculature) et de leur comportement plus ou moins grégaire (Cowen, 2002). Le banc permettrait de coloniser massivement le récif en saturant le « mur de bouches » que représentent les prédateurs (Hamner *et al.*, 1988).

1.2.2.3. Orientation

Pour trouver un récif autrement que par chance, les larves doivent être capables de s'orienter dans le milieu pélagique. Quelques expériences ont permis d'apporter un éclairage sur les modifications du comportement de la larve dans l'océan et à l'approche du récif. Il a été prouvé qu'au large des récifs, les trajectoires horizontales des larves sont à peu près linéaires (Leis *et al.*, 1996 ; Leis et Carson-Ewart, 1999, 2001). Au contraire, ces trajectoires sont plus complexes lorsque les larves sont étudiées à proximité du récif. Selon Leis et McCormick (2002) ce changement de comportement serait induit par la structure du récif et la distribution des poissons résidents. Cependant de nombreuses questions demeurent encore sans réponse : quel signal permet à la larve de détecter la présence d'un récif ? A quelle distance ? Lorsque le signal est perçu, comment arrive-t-elle à trouver d'où provient ce signal ? Les scientifiques pensent que divers organes sensoriels sont impliqués simultanément ou successivement dans

l'orientation des larves (Lecchini, 2003). L'ouïe pourrait permettre de détecter un récif à l'échelle de quelques centaines de mètres. La vision et la ligne latérale permettraient d'éviter les prédateurs à l'approche du récif, l'odorat de localiser un habitat pour s'installer et enfin la vision pour préciser le site d'installation. Pour une échelle spatiale plus large (quelques kilomètres à quelques dizaines de kilomètres) d'autres signaux pourraient permettre à la larve de s'orienter : la présence d'un gradient de particules terrigènes provenant d'une île ou d'un continent, le panache d'eau chaude émanant d'un récif (Doherty *et al.*, 1996), les turbulences induites par les vents et les vagues à proximité d'un récif et même des anomalies magnétiques liées à la présence d'îles volcaniques basaltiques (voir la synthèse de Kingsford *et al.*, 2002).

Les facultés des larves à s'orienter dans le milieu pélagique pour trouver un récif sont encore largement méconnues et des recherches sont nécessaires pour approfondir les connaissances tant sur la biologie de la larve aux différents stades de développement (déterminer les seuils de détectabilité des différents signaux) que sur leur comportement *in situ* en réponse à ces signaux.

1.2.2.4. Stratégies de colonisation

Une larve est-elle amenée telle une particule passive sur le récif ? Son arrivée dépend-elle d'une décision (i.e. d'une réaction de la larve face à son environnement) ? Les comportements complexes décrits précédemment ajoutés aux capacités natatoires des larves, particulièrement développées aux stades de postfléxion et de transition, laissent supposer que la colonisation est un processus actif. Dufour et Galzin (1993) ont remarqué que les Blenniidae sont toujours les premiers à coloniser le récif à la tombée de la nuit à Moorea. Ils ont également noté que l'intensité du flux s'ajustait aux variations d'éclairement (apparition de la lune dans le ciel, lune masquée par un passage nuageux). Ainsi, selon ces auteurs, sur une petite échelle de temps (de quelques minutes à 24 h) les larves contrôlèrent le moment exact de colonisation. Ces auteurs ont également observé que la colonisation se déroule essentiellement la nuit, au moment où l'activité des prédateurs piscivores est réduite (Galzin, 1987). La colonisation nocturne serait donc une stratégie pour optimiser la survie des larves en limitant la prédation (Hobson, 1973, 1975).

Ces stratégies de colonisation ont été retrouvées sur une échelle de temps plus longue. En effet, la plupart des études ayant porté sur la colonisation à l'échelle du mois lunaire constatent que le flux larvaire est supérieur autour de la nouvelle lune (entre le dernier et le premier quartier de lune) qu'au cours de la pleine lune (Victor, 1983 ; Milicich, 1988 ; Milicich *et al.*, 1992 ; Robertson, 1992 ; Dufour et Galzin, 1993 ; Thorrold *et al.*, 1994b ; Caselle et Warner, 1996 ; Kingsford et Finn, 1997 ; Sponaugle et Cowen, 1997 ; McIlwain, 2003 ; Lozano et Zapata, 2003). L'arrivée des larves au moment des nuits les plus sombres serait également une stratégie pour diminuer le risque de prédation. Certaines espèces colonisent le récif de manière cyclique (périodicité semi-lunaire ou lunaire dans la majorité des cas) alors que d'autres colonisent de manière aléatoire (Lo-Yat, 2002 ; McIlwain, 2003 ; Lozano et Zapata, 2003). La périodicité de la colonisation peut avoir plusieurs sources. Elle pourrait provenir (i) d'une cyclicité au niveau de la reproduction (couplage entre l'émission cyclique de gamètes et l'arrivée des larves), (ii) de structures hydrographiques périodiques telles que des gyres, renverses de courants ou (iii) d'un comportement qui ne favoriserait la migration des larves sur le récif qu'à certaines périodes (hauteur d'eau et courant de marée liés au cycle lunaire) (Sponaugle et Cowen, 1996, 1997 ; Booth *et al.*, 2000). Cependant aucune hypothèse n'a été avancée pour expliquer l'intérêt d'une telle stratégie qui, dans une certaine mesure, rend l'arrivée des larves prédictible et donc potentiellement exploitable par la guilde des prédateurs.

Enfin, à l'échelle de l'année, différents schémas de colonisation ont été observés dans les études précitées depuis l'arrivée massive et très ponctuelle, comme pour *Epinephelus merra*, jusqu'à l'arrivée régulière et en petits nombre d'individus comme pour *Acanthurus triostegus* (e.g. Dufour *et al.*, 1996). Ces schémas extrêmes reposent en fait sur deux stratégies distinctes. La première permet une arrivée massive de larves qui sature les prédateurs. Le risque de cette stratégie est la perte de la totalité de la progéniture au cours de la phase pélagique. La deuxième stratégie assure la survie de quelques individus. En effet, la production de gamètes étant étalée tout au long de l'année, la probabilité de perdre toute la progéniture est plus faible. Cependant cette stratégie requiert une reproduction toute l'année (et donc un coût énergétique continu). Par ailleurs, les chances de survie des larves au moment où elles colonisent sont plus faibles puisque celles-ci arrivent de manière plus isolée et sont donc plus vulnérables.

Ces observations à diverses échelles de temps mettent en évidence des stratégies communes aux larves de poissons coralliens (colonisation préférentielle la nuit, en absence de lune) et des stratégies propres à chaque espèce (colonisation cyclique vs aléatoire, annuelle vs ponctuelle, massive vs clairsemée). Ces stratégies permettront de commenter une partie des variations observées au moment de la colonisation (cf. chapitres 2 et 3).

2. SITE D'ETUDE

Les poissons coralliens, particulièrement au cours des stades larvaires, sont sensibles à leur environnement physique. Celui-ci, comme nous l'avons vu, influence leur croissance et leur développement ontogénique mais également leur distribution spatio-temporelle et finalement leur survie. Après avoir brièvement passé en revue l'état des connaissances sur les poissons coralliens, nous allons maintenant présenter l'environnement dans lequel a été réalisé l'étude de la colonisation.

La dispersion des organismes marins et, en particulier, celle des poissons récifaux dépend de plusieurs facteurs environnementaux et notamment de l'hydrodynamisme régional et local. A l'échelle du bassin Pacifique, il existe une circulation atmosphérique zonale le long de l'équateur entre le Pacifique Ouest et le Pacifique Est, appelée "cellule de Walker" (Ramage, 1970 ; Figure 1-6). Dans la zone de basses pressions située dans la partie équatoriale de la région Australie-Indonésie, l'air chaud et humide s'élève vers la haute troposphère, se refroidit puis condense donnant de fortes précipitations. Dans la branche supérieure de la cellule de Walker, l'air asséché circule ensuite vers l'Est, à haute vitesse (jet stream $\approx 300 \text{ km.h}^{-1}$), avant d'atteindre la zone d'air subsident de l'anticyclone de l'île de Pâques. Dans la branche inférieure de la cellule, le retour vers l'Ouest des masses d'air se traduit par des vents modérés (40 km.h^{-1} en moyenne) et réguliers tout au long de l'année : les alizés. Les alizés de l'hémisphère Nord et ceux de l'hémisphère Sud convergent dans la zone de convergence intertropicale, zone de conflit des masses d'air.

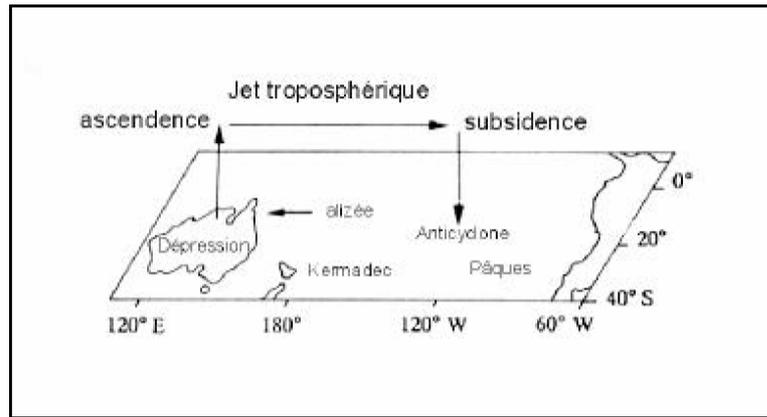


Figure 1-6. Caractéristiques hydroclimatiques du Pacifique équatorial Sud. Circulation de Walker en situation normale entre la zone dépressionnaire du Pacifique Ouest et les zones de haute pression de Kermadec et de l'île de Pâques. D'après Lo-Yat (2002).

Par friction directe, les vents entraînent les couches de surface de l'océan ; ce mouvement se transmet, par viscosité, de couches en couches et s'amortit avec la profondeur. Les vents sont l'un des moteurs de la circulation océanique et ce d'autant plus qu'ils sont constants (Rougerie et Wauthy, 1993). Dans la bande intertropicale, les alizés imposent à l'océan une circulation générale d'Est en Ouest : c'est le système des courants équatoriaux représentés par le Courant Equatorial Nord, le Courant Equatorial et le Courant Equatorial Sud (Rancher *et al.*, 1993) (Figure 1-7). L'eau ainsi accumulée vers l'Ouest a tendance à refluer vers l'Est dans des couloirs où les vents sont faibles et variables (Contre-Courants Equatoriaux Nord et Sud).

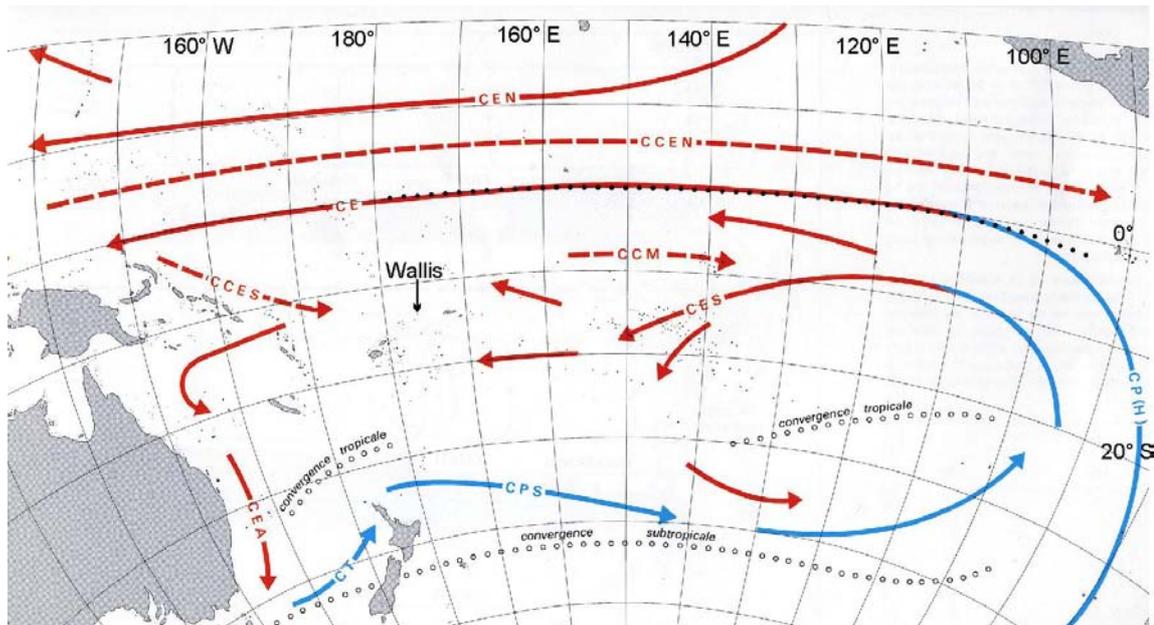


Figure 1-7. Schéma de circulation des courants de surface dans l'océan Pacifique tropical. Les flèches rouges indiquent des courants chauds (CEN, Courant Equatorial Nord ; CCEN, Contre-courant Equatorial Nord ; CE, Courant Equatorial ; CES, Courant Equatorial Sud ; CCES, Contre-courant Equatorial Sud ; CCM, Contre-courant des Marquises et CEA, Courant Equatorial Australien). Les flèches bleues indiquent des courant froids (CT, Courant de Tasmanie ; CPS, Courant du Pacifique Sud ; CP (H) Courant du Pérou (ou de Humboldt)). D'après Rougerie et Wauthy (1993).

2.1. Wallis, une île haute dans la région du Pacifique central Sud

Les îles Wallis sont situées dans le Pacifique central entre $13^{\circ} 11'$ et $13^{\circ} 24'$ de latitude Sud et entre $176^{\circ} 08'$ et $176^{\circ} 16'$ de longitude Ouest (Figure 1-8). Les îles les plus proches sont Savaii (Samoa Occidentales) située à 350 km à l'Est ; Niua Fo'ou (atoll de l'archipel des Tonga) par 130 km au Sud et Futuna et Alofi situées à 240 km au Sud-Ouest de Wallis. Ces deux dernières îles forment avec Wallis un Territoire d'Outre-Mer français depuis 1961.

Dans le secteur de Wallis, Futuna et des îles Samoa, les courants océaniques de surface (somme des courants géostrophiques liés aux gradients de pression dans l'océan et des courants d'Eckman liés aux vents de surface) se dirigent vers l'Ouest et le Sud-Ouest (Reverdin *et al.*, 1994) (Figure 1-7 et Figure 1-8), même en situation El Niño (Delcroix et Henin, 1989).



Figure 1-8 Situation géographique de Wallis. Les surfaces en vert correspondent aux terres émergées, les points orangés aux récifs coralliens.

2.2. Isolement de Wallis et hypothèse d'autorecrutement

Les courants étant invariablement orientés à l'Ouest dans cette région, les larves originaires de Futuna, Alofi et Niua Fo'ou, devraient migrer à contre-courant pour coloniser Wallis. Même en tenant compte de leurs capacités natatoires, une telle migration apparaît fortement improbable. En revanche, Wallis est située «sous le courant» des Samoa. Wallis pourrait donc recevoir des larves des Samoa. Cependant, l'éloignement géographique entre ces îles est tel qu'il est raisonnable de poser l'hypothèse d'un recrutement majoritairement autochtone des larves de poissons à Wallis pour expliquer le maintien des populations de poissons en milieu

insulaire isolé (comme le proposent Boehlert *et al.*, 1992 ; Cowen et Castro, 1994 aux Bermudes).

2.3. Géomorphologie du lagon de Wallis

Les îles Wallis sont composées d'une île principale, Uvea, et de 19 îlots coralliens et basaltiques (Figure 1-9a). Uvea est une île haute volcanique de faible altitude (151 m) qui s'est formée en plusieurs étapes dont la dernière remonte au pléistocène moyen (~ 1 million d'années). Son trait de côté mesure 125 km et les zones récifo-lagonaires qui l'entourent recouvrent une surface de 220 km². Autour de l'île s'est développé un complexe récifal presque continu, composé d'un récif barrière d'une longueur de 63 km encerclant un lagon qui s'étire de 24 km dans la direction Nord-Sud à 15 km dans une direction Est-Ouest. Le lagon communique avec l'océan par quatre passes, une au Sud et trois dans la partie Ouest de l'île.

Le complexe récifal comprend typiquement du rivage vers l'océan :

- Un récif frangeant peu profond et vaso-sableux recouvert de phanérogames marines (*Syringodium* spp., *Halodule* spp.), d'algueraies et d'alcyonaires (Payri *et al.*, 2002). Il s'étend sur environ 1 km de large. Le taux de recouvrement du substrat en coraux scléactinaires égale 6,5 % (LERVEM, 2001) malgré la présence de colonies de grande taille appartenant aux genres *Acropora* et *Porites*. En bordure de l'île, principalement sur la façade occidentale, subsistent quelques pieds de palétuviers (rares survivants, suite à l'enrochement du littoral, d'un épais rideau de mangrove) (Richard *et al.*, 1982).
- Un chenal d'une largeur d'environ 2 km et d'une profondeur moyenne de 20 m (pouvant atteindre 50 m dans le Sud du lagon) dominé par des étendues sédimentaires, tout comme le bas de la pente récifale interne. De nombreux pinacles ou hauts-fonds ainsi que des arêtes et des îlots basaltiques viennent entraver ce chenal.
- Un récif barrière d'environ 1 km de large, légèrement surélevé dans la partie orientale de l'île et surbaissé dans sa partie occidentale. Cette configuration particulière pourrait s'expliquer par un basculement de l'île (Pichon, comm. pers.)(Figure 1-9b). L'arrière récif et

le haut de la pente interne sont peuplés de colonies coralliennes alors que le haut du platier est formé essentiellement de débris coralliens recouverts d'algues corallinacées et de coraux plus ou moins digités selon l'exposition des sites aux vagues.

- Des îlots coralliens sur la façade orientale de l'île formés par l'accumulation de débris coralliens et de sables organogènes. La superficie et la forme de ces îles basses peuvent être modifiée par le passage de cyclones. Typiquement, la côte exposée au déferlement des vagues de ces îlots est caractérisée par des fonds durs (dalle corallienne) formé principalement de corallinacées alors que le substrat meuble de la côte abritée est peuplé d'herbiers, de cyanobactéries et d'holothuries.

- Un bourrelet détritique (plutôt qu'une crête récifale) marquant la frontière entre le lagon et l'océan. Ce bourrelet est constitué presque uniquement de fragments de coraux arrachés à la pente externe par la houle. Sur ces coraux morts se développent également des algues corallinacées.

- Une pente externe qui consiste, dans sa partie supérieure (0 - 6 m), en une plateforme inclinée vers le large et sur laquelle déferlent les trains de houle. La partie moyenne (6 - 24 m) est caractérisée par une structure en éperons et sillons. Les sillons sont généralement tapissés de débris coralliens grossiers alors que les éperons, aux parois très découpées, sont recouverts de coraux. Ces derniers constituent des falaises abruptes, particulièrement à l'Ouest de l'île. Une terrasse corallienne leur succède sur plusieurs dizaines, voire centaines de mètres vers le large.

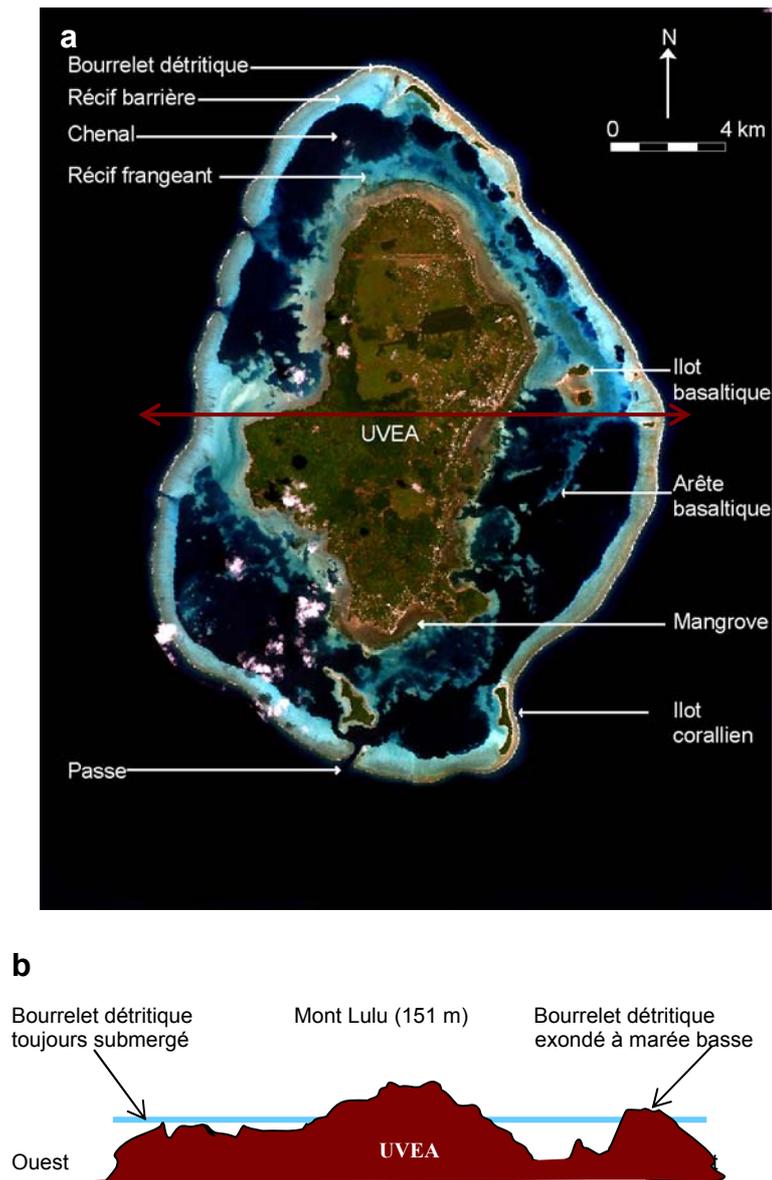


Figure 1-9 (a) : Image satellite des îles Wallis (Uvea et ses 19 îlots) acquise par LandSat en 2002. Source : Institute for Marine Remote Sensing ; Université de Floride du Sud. (b) : Schéma d'une coupe de Wallis selon l'axe Est-Ouest dessiné en (a). A marée basse, le bourrelet détritique Est est exondé alors qu'à l'Ouest, il demeure immergé.

2.4. Facteurs de l'environnement

2.4.1. Facteurs climatiques

Une station Météo-France recueille quotidiennement des données de température, de précipitation, de nébulosité et de vent. Cependant, malgré l'existence d'une base de données

climatiques depuis 1971, le climat de Wallis et Futuna n'a jamais été véritablement étudié (Maîtreperrière, responsable de la division Climatologie de Météo-France Nouvelle-Calédonie comm. pers.). A partir des données de température et de précipitation recueillies et présentées ci-dessous, nous proposerons un découpage du climat.

2.4.1.1. Température et précipitations

Les graphiques des normales de températures et de précipitations indiquent un même cycle annuel (Figure 1-10). La période de juin à septembre est caractérisée par des températures et des précipitations plus faibles qu'au cours du reste de l'année. L'amplitude thermique est très faible au cours de l'année (1°C seulement en moyenne) alors que l'amplitude des précipitations est plus prononcée : les mois de juin à septembre affichent une pluviométrie moyenne plus faible de 150 mm en comparaison avec le reste de l'année. Ces variations saisonnières sont pour l'essentiel liées à la migration Nord-Sud de la zone de convergence du Pacifique Sud qui passe deux fois par an sur la région de Wallis et Futuna (Alory et Delcroix, 1999). Nous retiendrons ainsi le découpage suivant pour décrire les saisons à Wallis : la période d'octobre à mai, chaude et humide, correspond à l'été austral ; la période de juin à septembre, légèrement plus sèche et moins humide correspond à l'hiver austral (Figure 1-10).

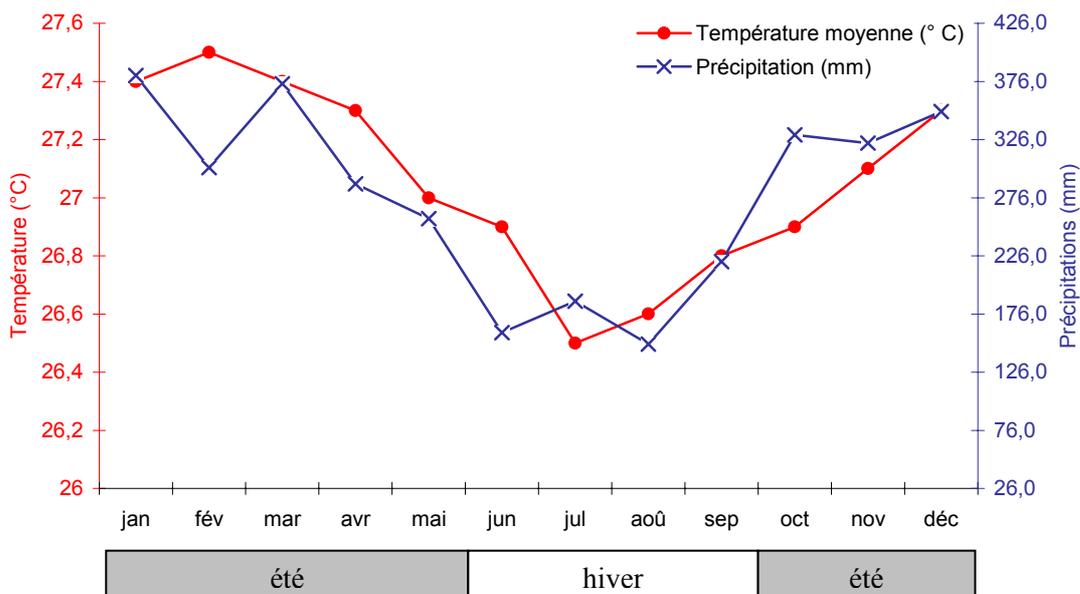


Figure 1-10. Normales des températures et précipitations mensuelles à Hihifo (Wallis) calculées sur la période 1971-2000. Source : Météo-France Nouvelle-Calédonie.

2.4.1.2. Vent

Il existe à Wallis deux principaux régimes de vent : les alizés qui soufflent environ 70 % de l'année entre 80 et 140° (Est et Sud-Est) (données Météo-France Wallis, non publiées) et des vents dépressionnaires qui proviennent du secteur 300 à 340° (Nord et Nord-Ouest). Les vents provenant des autres directions sont généralement des vents de transition entre ces deux principaux régimes. La période d'avril à octobre (englobant l'hiver austral) est généralement caractérisée par les alizés tandis que des vents dépressionnaires sont plus fréquents de novembre à mars (l'essentiel de l'été austral) (Figure 1-11).

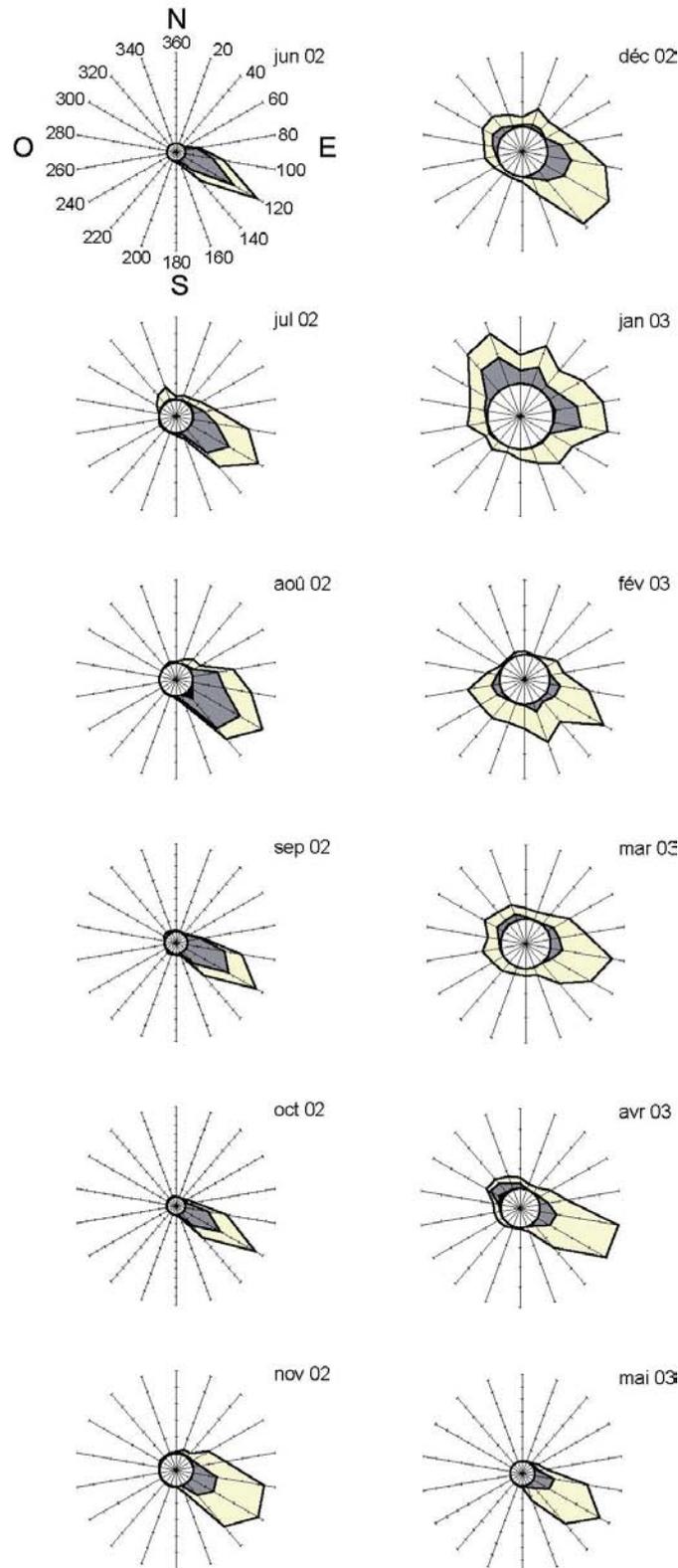


Figure 1-11. Fréquences des vitesses de vents par direction de vent. Ces fréquences, obtenues à partir de données des vents moyens horaires, ont été calculées sur une base mensuelle pour la période de juin 2002 à mai 2003. L'écart entre deux marques de graduation égale une fréquence de 5 %. La couleur des secteurs est relative à la vitesse du vent (VV) arrondie à l'entier supérieur ; vert : VV [2-4 m.s⁻¹] ; jaune : VV [5-8 m.s⁻¹] ; noir : VV > 8 m.s⁻¹. Source : Météo-France Wallis.

2.4.2. Facteurs océanographiques

2.4.2.1. Marée

A Wallis la marée est de type semi-diurne (2 cycles de marée par jour) avec une amplitude minimale de l'ordre de 0,2 m (mortes-eaux) et une amplitude maximale de l'ordre de 2,0 m (vives-eaux) (SHOM, 2002). Le récif barrière demeure immergé quelle que soit la marée, sauf lors de conditions météorologiques exceptionnelles (par exemple lors de phénomènes de minvas i.e. d'une persistance de hautes pressions atmosphériques qui abaissent le niveau de la mer). En période de pleine lune et de nouvelle lune, l'étale de marée haute coïncide avec le coucher du soleil (~18 h) (Figure 1-12). La mer descend jusqu'aux environs de minuit puis remonte jusqu'au lever du soleil (~6 h). Le bourrelet détritique qui marque la frontière entre le lagon et l'océan émerge alors une partie de la nuit (marée basse de vives-eaux). Le flux d'eau provenant du déferlement des vagues de l'océan dans le lagon est alors nul. Au cours des périodes de quartier de lune, le cycle des marées est en phase opposée : la mer est basse au lever et au coucher du soleil. Le bourrelet détritique demeure immergé tout au long de la nuit (mortes-eaux).

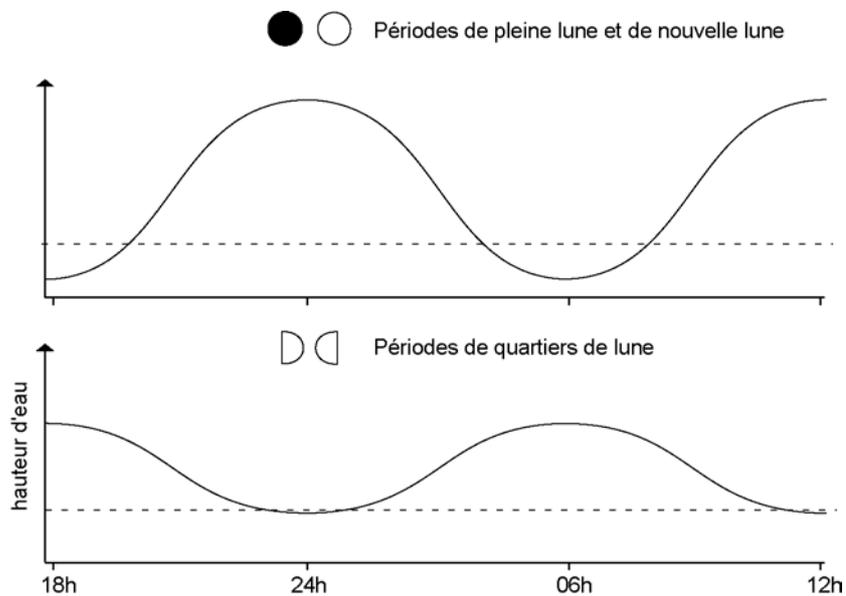


Figure 1-12. Variations théoriques de la hauteur d'eau au cours d'un cycle de marée pour les quatre phases de la lune. La ligne en pointillés indique le niveau du bourrelet détritique.

2.4.2.2. Houle et vagues

Les vagues sont générées par le vent sur l'ensemble des mers du globe. Lorsque les vagues progressent en dehors de la zone ventée, les ondes continuent de se propager librement et forment la houle. Aux abords des côtes, la houle est modifiée par la présence du fond. Dès que la profondeur est inférieure à la moitié de la longueur d'onde de la houle, celle-ci se creuse et forment les vagues déferlantes. L'énergie contenue dans les masses d'eaux de ces vagues est transformée en courants.

Plusieurs satellites tels que ENVISAT (Agence Spatiale Européenne) et JASON (NASA - CNES) sont actuellement utilisés pour mesurer la hauteur des vagues. Ils mesurent le temps d'aller et retour d'une onde radar envoyée par le satellite. Cette mesure donne le niveau moyen de l'océan. Le satellite mesure ensuite un retour progressif des échos correspondant d'abord aux crêtes des grandes vagues, pour recevoir enfin les échos réfléchis par les creux des grandes vagues. Cet étalement dans le temps des échos permet de calculer précisément la hauteur significative des vagues.

A notre connaissance, aucune donnée n'a été publiée sur la houle et les vagues dans la région de Wallis. Les seules informations proviennent des pêcheurs locaux et de mes observations entre 2002 et 2004. Les plus fortes houles, de l'ordre de 4-5 m, sont observées quelques jours après le passage d'un cyclone généralement sur la façade Nord-Ouest de Wallis. Au contraire, les houles les plus fréquentes générées par les alizés (amplitude moyenne de 1 à 3 m), atteignent la partie Sud-Est de l'île. A partir de 2-3 mètres d'amplitude, les houles produisent un courant puissant ($> 0,8 \text{ m.s}^{-1}$) au niveau du bourrelet détritique et du platier du récif barrière.

2.4.2.3. Courantologie du lagon

La géomorphologie complexe des formations coralliennes et récifales lagonaires divise le lagon de Wallis en trois bassins (Richard *et al.*, 1982) (Figure 1-13). Ces bassins fonctionnent de façon largement indépendante d'un point de vue hydrodynamique. Le bassin Nord-Ouest communique avec l'océan principalement au travers de la passe de Fatu'Manini, le bassin Sud-Ouest, peu profond et de surface réduite, communique avec deux passes situées à l'Ouest

(Fuga'Uvea et Avatolu), enfin, les eaux du bassin Est sont drainées jusqu'à l'océan au travers de la passe la plus large et la plus profonde (40 m), Honikulu, située au Sud de l'île.

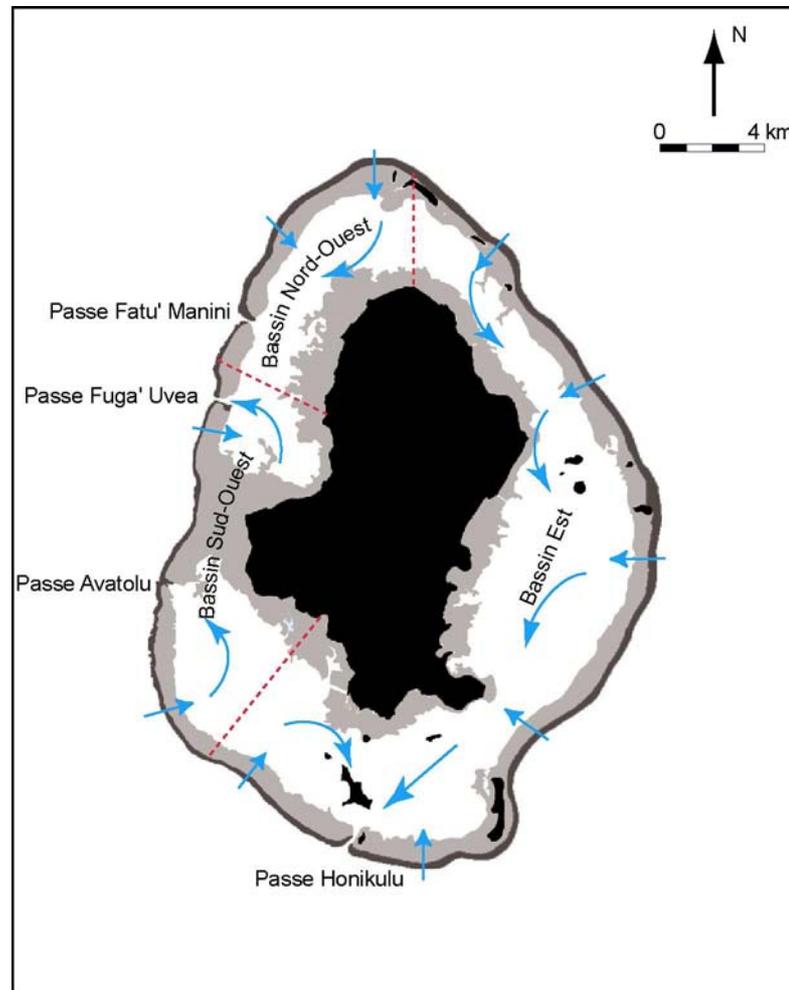


Figure 1-13. Courantométrie à l'intérieur des trois bassins qui compartimentent le lagon de Wallis. Figure élaborée à partir des informations disponibles dans le rapport de Richard *et al.* (1982).

Le lagon est alimenté en eau grâce au déferlement des vagues de l'océan à marée haute par-dessus le bourrelet détritique. Richard *et al.*, (1982) estiment que l'eau du lagon serait complètement renouvelée tous les 3 cycles de marée. En situation normale (i.e. houle ≈ 2 m ; pression barométrique moyenne) ces eaux lagunaires sont évacuées, à marée descendante, au travers des passes et par-dessus le récif barrière surbaissé, à l'Ouest de l'île. Le fonctionnement des passes est calé sur le cycle des marées de sorte que le courant est sortant à marée descendante, rentrant à marée montante et nul au moment de l'étalement de marée (avec un délai, au niveau des passes de + 30 à 60 min). Lorsque le niveau de l'océan est

anormalement élevé, lors du passage d'une dépression par exemple (houle ≥ 3 m ; faible pression barométrique), les courants au niveau des passes ne suivent plus le cycle des marées. L'eau du lagon ressort alors au niveau des passes, même à marée montante.

2.4.3. Facteurs physico-chimiques des eaux

La température des eaux lagunaires et océaniques varie peu au cours de l'année (4°C d'amplitude thermique). Au cours de l'été austral la température moyenne est de $29,3 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ (maximum de $31,0^{\circ}\text{C}$ au niveau de la pente externe en mars) qui chutent à partir du mois d'avril pour atteindre, au cours de l'hiver austral, une moyenne de $28,2 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$ (minimum de $27,3^{\circ}\text{C}$ au niveau de la pente externe en août) (Figure 1-14).

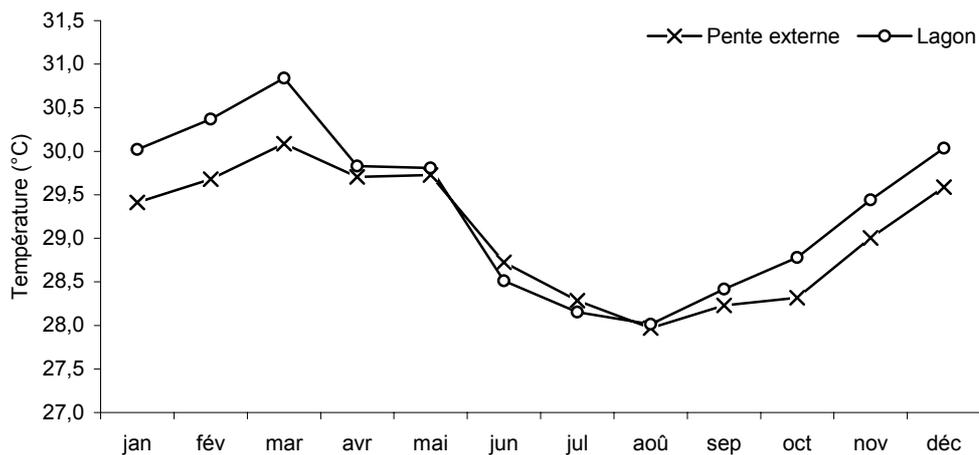


Figure 1-14. Moyennes mensuelles des températures de l'eau au niveau de la pente externe de Wallis (enregistrée à 10 m de profondeur) calculées sur la période 2002-2004. Sources : IRD Nouvelle-Calédonie et Service de l'Environnement de Wallis et Futuna.

La salinité est comprise entre 32 et 35 ‰ respectivement pour les zones côtières et pour les eaux océaniques (Richard *et al.*, 1982 ; Service de l'Environnement de Wallis et Futuna, données non publiées). Les eaux du lagon sont toujours saturées en oxygène dissous dans la journée aussi bien en surface que près du fond (6,2 à 9,8 ml/l). A proximité des biotopes extrêmement riches en flore sous-marine (herbiers à *Syringodium* par exemple) les eaux deviennent sursaturées en oxygène ($\geq 150\%$) (Richard *et al.*, 1982).

2.5. Connaissance de la faune et de la flore sous-marines de Wallis

La première description de la faune et la flore sous-marines de Wallis et de Futuna a été effectuée, à notre connaissance, par Richard *et al.* en 1982. Cette étude a permis de recenser de manière non - exhaustive les peuplements de :

- phanérogames et d'algues,
- plancton,
- coraux,
- crustacés,
- mollusques,
- poissons.

Elle a également permis de décrire les divers biotopes de ces îles et la distribution spatiale de ces peuplements. Ces descriptions ont été complétées grâce à diverses missions organisées par le service territorial de l'environnement de Wallis et Futuna depuis 1999. Ces missions ont eu des objectifs :

- d'inventaire (coraux scléactinaires, algues, poissons),
- d'étude de stock (troca nacrier, holothuries),
- de recherche pharmaceutique (invertébrés sessiles et vagiles),
- de suivis temporels et spatiaux (coraux scléactinaires et poissons) (Vanai et Juncker, 2002).

A partir de ces données d'origines variées, la présente partie tente de synthétiser les connaissances de la faune et la flore sous-marines de Wallis.

2.5.1. Flore intertidale, phanérogames et algues

Les mangroves, situées généralement dans le Sud et l'Ouest de Wallis, occupent une surface non négligeable et constituent une composante essentielle de l'écosystème corallien (Richard *et al.*, 1982). On observe la zonation suivante en partant de la terre : *Inocarpus edulis* puis *Barringtonia speciosa*, *Bruguiera eriopeta* et *Rhizophora mucronatata*.

Les zones frangeantes de faible profondeur (0,2 à 1 m) sont caractérisées par la succession de trois herbiers sur des fonds sablo-vaseux assez hétérogènes. De la côte vers le large se succèdent généralement un herbier à *Halodule*, un herbier à *Halophila* sur des sables plus grossiers, fréquemment associé à des *Halimeda* et enfin un herbier à *Syringodium*, accompagné le plus souvent de *Turbinaria*. La faune benthique riche et diversifiée associée à ces herbiers indique le rôle important de ce biotope dans l'écosystème récifo-lagonaire de Wallis (Richard *et al.*, 1982). De grandes étendues de lagon, généralement en bordure des herbiers et principalement sur la bordure occidentale de l'île, sont recouvertes par des tapis de cyanophycées. On y trouve en association quelques algues (*Enteromorpha*, *Hydroclathrus*, *Halimeda* et *Padina*).

Les macroalgues ont fait l'objet d'une mission d'inventaire en 2002 (Payri *et al.*, 2002). Au total, 216 espèces de macrophytes (algues benthiques et herbiers) ont pu être recensées. Plusieurs espèces ne sont pas encore identifiées (notamment des algues rouges calcaires) et pourraient représenter des nouveaux taxons pour la science.

2.5.2. Plancton

La distribution spatiale du plancton apparaît hétérogène malgré une composition physico-chimique des eaux lagunaires relativement homogène (Richard *et al.*, 1982). Selon ces auteurs, quatre zones peuvent être distinguées :

- La zone du récif barrière relativement pauvre en phytoplancton,
- Les fonds sédimentaires relativement riches,
- Les fonds sableux peu productifs quand ils sont nus et profonds et riches quand ils sont recouverts d'herbiers,
- La mangrove de superficie restreinte mais caractérisée par une forte production planctonique.

Les secteurs lagunaires comme la baie de Gahi, présentent une biomasse planctonique statistiquement supérieure à celle de la passe Sud (LERVEM, 1999a). Les traits de filet à

plancton semblent indiquer que les eaux lagunaires les plus confinées sont plus riches que les fonds blancs d'arrière récif et les passes (Richard *et al.*, 1982 ; LERVEM, 1999a).

2.5.3. Coraux scléactinaires

2.5.3.1. Caractéristiques générales

Les fonds coralliens apparaissent peu nombreux dans le lagon. Ils sont présents sur les platiers à pâtés dispersés ainsi qu'au niveau des pinacles. Les constructions madréporiques apparaissent, en revanche, actives au niveau de la pente externe. Un inventaire réalisé par Payri *et al.* (2002) a permis de recenser 135 espèces de coraux appartenant à 50 genres répartis en 12 familles. Une mission prévue en 2006 devrait permettre de compléter cet inventaire sur des parties encore inexplorées (principalement la pente externe orientale).

2.5.3.2. Structuration temporelle

La mise en place d'un réseau de surveillance des récifs coralliens depuis 1999 utilisant la méthode photographique, permet un suivi rigoureux des taux de recouvrement des coraux scléactinaires et de l'état de santé des récifs du territoire (Chancerelle, 2002). Les premiers résultats indiquent une importante augmentation du taux de recouvrement en corail vivant entre 1999 et 2002 à Wallis (+ 17 % ; Chancerelle, 2002). Cette étude ainsi que celle du LERVEM (1999b) montrent que malgré les faibles taux de recouvrement par les coraux vivants observés à Wallis, le substrat des formations coralliennes est caractéristique des milieux ne subissant pas de pressions anthropiques significatives.

2.5.3.3. Structuration spatiale

Le substrat corallien a été étudié lors de deux expertises (LERVEM, 1999b ; Payri *et al.*, 2002). Au total, quatre typologies de substrat ont été mises en évidence :

- Les formations coralliennes côtières. Le substrat est principalement sableux avec un taux de recouvrement moyen de 56 %. Ces sables sont souvent colonisés par des phanérogames ou des macroalgues. Aucun phénomène de bioconstruction n'est observé dans ces zones : les colonies demeurent isolées les unes des autres et les processus de cimentation intercoloniale et de formation d'une trame récifale y sont absents. Les espèces les plus caractéristiques de ces zones sont les Pocilloporidae, les Acroporidae, en particulier le groupe des espèces branchues (*Acropora aspera*, *A. muricata*, *A. intermedia*, *A. grandis*, *A. echinata*) et les Poritidae. Outre les Porites de forme typiquement massive dont la taille des colonies varie de 10 à 100 cm de diamètre, on observe d'autres espèces appartenant à quelques-uns des nombreux genres de la famille des Faviidae.

- Les formations du récif barrière interne. La diversité spécifique de cette partie est, dans l'ensemble élevée, mais les peuplements y sont souvent de type « monospécifique ». Vers 5 m de profondeur, on observe généralement un replat sub-horizontale portant une mosaïque de peuplements coralliens et de sédiments fins coralliens. Le peuplement corallien est composé d'*Acropora* branchus ou tabulaires, de Poritidae, de *Pavona cactus* et de Fungiidae. Un petit tombant de 1,5 à 3 m sépare ce replat d'une autre plate forme sub-horizontale plus profonde. Au-delà de ce replat, la diversité spécifique et le taux de couverture diminuent avec la profondeur, alors que les surfaces recouvertes de sédiments deviennent de plus en plus importantes. Les peuplements des petits tombants sont caractérisés par des Pectiniidae, des Faviidae et des espèces plus « cryptiques » telles que *Scolymia vitiensis* et *Stylocoeniella guentheri*. Les espèces formant des colonies typiquement massives telles que certains Poritidae ou Faviidae deviennent dominantes dans les parties les plus profondes (15 – 25 m) et les plus ensédimentées où elles sont accompagnées de divers Fungiidae et *Acropora clathrata*.

- Les formations des pentes externes occidentales (du Nord-Ouest au Sud-Ouest de Wallis). Celles-ci présentent une remarquable homogénéité tant dans leurs morphologies que dans leurs peuplements de scléactinaires. La partie supérieure de la pente consiste en une plate-forme, faiblement inclinée vers le large, sur laquelle se développe un peuplement corallien peu diversifié. Il est surtout représenté par des Acroporidae et des Pocilloporidae dont les colonies, adaptées à un fort niveau

d'énergie hydrodynamique, sont encroûtantes, ou avec un faible degré de développement horizontal (colonies à digitations courtes et épaisses). La structure en éperons et sillons qui caractérise la partie moyenne des pentes externes récifales occidentales (6 - 24 m) est particulièrement bien développée à Wallis. Le peuplement de cette zone, très diversifiée, est dominé par des Acroporidae, Pocilloporidae, Faviidae et Mussidae. Des replats ou rainures formés dans la paroi des sillons sont préférentiellement colonisés par diverses espèces de *Fungia*, avec un grand nombre d'individus. Les éperons se terminent en falaise abrupte et retombent rapidement sur une plate-forme, inclinée vers le large, qui s'étend horizontalement sur plusieurs dizaines de mètres. Cette terrasse corallienne est caractérisée par un très fort taux de recouvrement du substrat (relativement à la profondeur) variant de 50 à 80 %. Outre *Lobophyllia hemprichii*, déjà bien représenté dans la zone éperons sillons, les espèces dominantes sont : *Halomitra pileus*, *Acropora sp*, *Favites abdita*, *Echinopora lamellosa*, *Mycedium elephantotus*, *Turbinaria sp*, *Porites lobata*, *Synaraea rus*.

- Les formations des pentes externes Nord. Celles-ci, étudiées qu'en une station, sont notablement différentes de celles qui caractérisent les pentes externes de la barrière occidentale. La pente externe forme ici une plate-forme d'inclinaison très modérée. Aux profondeurs les plus faibles, le substrat est largement recouvert par des corallinacées encroûtantes et secondairement par du gazon algal. D'un point de vue spécifique, la présence du rarissime *Acropora crateriformis*, trouvé en abondance sur cette zone, constitue la grande originalité de la faune corallienne de Wallis.

Ces expertises montrent que le substrat corallien de Wallis présente des typologies habituelles par rapport à ce qui est trouvé dans cette zone du Pacifique. La faune associée à ces biotopes est relativement importante en raison notamment de la présence d'herbiers dans le lagon et de coraux vivants sur la pente externe (LERVEM, 1999b).

2.5.4. Benthos

2.5.4.1. Composition

Mollusques

Seule la mission de Richard *et al.* (1982) s'est intéressée à l'inventaire des mollusques sur le territoire. Au total, 310 espèces regroupées en 53 familles ont été recensées sur Wallis, Futuna et Alofi.

L'étude menée par le LERVEM (1999a) sur l'abondance relative des quelques taxons et leur fréquence d'observation a permis d'obtenir des informations sur les caractéristiques générales de ces communautés. Il apparaît que les communautés mégabenthiques (organismes dont la taille est supérieure à 2 cm) sont dominées par les mollusques gastéropodes du genre *Conus*, *Cypraea* et *Rhinoclavis* et bivalves *Anadara scapha*, *Gafrarium tumidum* et *Mimachlamys gloriosa*.

Une mission récente a permis de décrire la distribution spatiale du troca nacrier (*Trochus niloticus*) et d'apporter des données d'abondances et de stocks (Chauvet *et al.*, 2005). Les trocas adultes ont été retrouvés essentiellement sur la pente externe Ouest de l'île. Leurs habitats privilégiés sont les sillons du tablier récifal et les zones récifales dégradées jusqu'à une profondeur de 15 m environ. Les immatures se développent au contraire sur le platier récifal. La densité moyenne du peuplement est légèrement inférieure à deux trocas pour 100 m² de substrat.

Echinodermes

L'étude des communautés mégabenthiques a révélé une dominance de quelques échinodermes appartenant à la famille des Holoturidae (*Bohadschia argus*, *Holothuria* spp.) (LERVEM, 1999a). La densité moyenne relevée pour *Holothuria nobilis* sur l'ensemble des stations échantillonnées était de 120,8 individus/ha. Ces résultats ont encouragé le territoire à évaluer les stocks exploitables de cette famille. Les résultats de cette expertise menée par le LERVEM en 2005 ne sont pas encore connus.

Autres

La faune d'invertébrés sessiles (octocoralliaires, spongiaires, ascidies principalement) et vagiles (mollusques et échinodermes principalement) a été échantillonnée par l'Université de Nice et PHARMAMAR en 2003. Ces prélèvements, pour la recherche pharmaceutique, devraient permettre également d'obtenir une liste faunistique et d'étendre les connaissances sur la biologie et l'écologie de ces organismes. Les résultats de cette étude ne sont pas encore connus. Par ailleurs, les crustacés qui occupent une place importante dans les ressources marines exploitables (Juncker, 2004) n'ont pas encore été étudiés.

2.5.4.2. Structuration spatiale

Des variations de la structure des peuplements ont été mises en évidence au niveau de la composition taxonomique du mégabenthos et de la répartition de la biomasse du macrobenthos (organismes dont la taille est comprise entre 0,5 à 2 cm) (LERVEM, 1999a). Les influences terrigènes, océaniques et le confinement expliquent la structuration de ces communautés. Le complexe lagunaire Sud compris entre le platier Ouest et le seuil Nord abrite des communautés mégabenthiques différentes de celles de l'ensemble Nord-Ouest, plus riche (LERVEM, 1999a). Ces deux communautés correspondent à deux ensembles hydrologiques différents, séparés par deux seuils de faible profondeur (Richard *et al.*, 1982). L'analyse de la répartition de la biomasse macrobenthique isole également l'ensemble lagunaire Nord-Ouest et identifie une communauté intertidale et une communauté des fonds meubles proches du récif barrière interne.

2.5.5. Poissons

2.5.5.1. Inventaire

Les premières études menées sur l'ichtyofaune de Wallis en 1980 (Richard *et al.*, 1982) et en 1999 (LERVEM, 1999a) ont recensé respectivement 330 et 194 espèces de poissons benthiques réparties respectivement dans 55 et 33 familles. Un inventaire exhaustif des poissons réalisé en 2000 a permis de recenser 590 espèces réparties dans 69 familles sur la

seule île de Wallis (LERVEM, 2001). Cumulé avec les études précédentes, le nombre total d'espèces à Wallis est porté à 648 (Williams *et al.*, 2006).

2.5.5.2. Caractéristiques générales

Les familles les plus diversifiées sont les Gobiidae (73 espèces), les Labridae (62 espèces), les Pomacentridae (58 espèces), les Apogonidae (49 espèces) et les Chaetodontidae (30 espèces). Certaines familles sont peu représentées dans le lagon de Wallis et des espèces abondantes dans le Pacifique Ouest n'ont pas été recensées. Il s'agit notamment d'espèces d'intérêt commercial :

- les Serranidae du genre *Epinephelus* et la saumonée (*Plectropomus leopardus*),
- les Lethrinidae tels que *Lethrinus nebulosus* et certains bossus (*Gymnocranius spp*),
- des Lutjanidae, notamment *Bodianus perditio*,
- des Acanthuridae du genre *Naso* (notamment *Naso unicornis*),
- des Siganidae (*Siganus spp*).

Les principales caractéristiques quantitatives des communautés de poissons, établies à partir des comptages en plongée, indiquent une richesse spécifique moyenne de 80 ± 6 espèces par station, une densité moyenne de 8 ± 2 poissons/m² et une biomasse moyenne de 134 ± 38 g/m². Ce sont des petits planctonophages (Pomacentridae, Clupeidae, Apogonidae, Microdesmidae) qui sont les plus abondants. Les cinq principales espèces en biomasse sont des herbivores (trois Acanthuridae et un Scaridae) et un Lutjanidae carnivore benthique (*Lutjanus fulvus*).

La composition spécifique reflète un mélange des faunes Indo-Pacifique, Pacifique Ouest et Plaque Pacifique et apparaît comme conforme compte tenu de la localisation géographique de l'île. La richesse spécifique de Wallis est en accord avec le concept de diminution de cet indice d'Ouest en Est dans le Pacifique. En revanche, elle est relativement importante au regard de l'isolement et de la taille de l'île.

2.5.5.3. Structuration temporelle

Les abondances de certaines familles appartenant à la guildes des planctonophages ont été significativement supérieures en 2000 (LERVEM, 2001) par rapport à celles observées en 1980 et 1999 (Richard *et al.*, 1982 ; LERVEM, 1999a). Ce résultat peut s'expliquer par une meilleure couverture de l'échantillonnage en 2000 qui aurait permis de prospecter sur des formations plus poissonneuses. Cependant il est également possible que la variabilité temporelle du recrutement explique ces différences d'abondance. Le suivi des variations temporelles à partir des transects permanents installés en 1999 indiquent en effet une augmentation significative de la densité des peuplements (Wantiez, données non publiées). Il semblerait que l'ichtyofaune de Wallis constitue un système très dynamique dans le temps.

2.5.5.4. Structuration spatiale

La répartition de l'ichtyofaune est variable selon les zones géomorphologiques. Le platier présente une richesse spécifique et une densité plus faible que sur le tombant. En revanche, la biomasse est comparable entre le platier et le tombant. Concernant la variabilité inter-formations, l'ichtyofaune de la pente externe de l'île de Wallis présente des caractéristiques différentes de celles des formations coralliennes du lagon (LERVEM, 2001).

L'étude de la structure des communautés a permis l'identification de cinq assemblages, un de pente externe et quatre lagonaire (LERVEM, 2001). L'assemblage de pente externe est caractérisé par la présence de nombreuses espèces à forte affinité récifale, une richesse spécifique moyenne plus importante, une densité significativement inférieure et une biomasse moyenne. Le premier assemblage lagonaire, caractérisé par des petits planctonophages qui présentent une richesse spécifique faible mais une densité et une biomasse maximales. Cet assemblage est observé dans une station sableuse (49 % de recouvrement) où les algues filamenteuses sont abondantes. Le deuxième assemblage lagonaire est caractérisé par la présence de certaines espèces relativement rares dans le lagon, notamment trois Holocentridae nocturnes difficilement observables en plongée durant la journée. Le troisième assemblage est caractérisé par la présence d'espèces habituelles des lagons abrités, des platiers peu profonds et des zones détritiques qui présentent la richesse spécifique par station la plus faible, une

densité et une biomasse relativement faibles. Enfin, le dernier assemblage a une richesse spécifique moyenne, une densité et une biomasse relativement faibles.

2.5.6. Bilan des connaissances

Ces études ont permis dans leur ensemble d'avoir un aperçu, plus ou moins exhaustif de la faune et de la flore sous-marines de Wallis. Les inventaires mettent globalement en évidence une richesse spécifique importante tant sur la faune que sur la flore sous-marine pour l'ensemble du territoire. Cette richesse spécifique pourrait apparaître étonnante du fait de l'isolement du territoire par rapport à d'autres îles ou continents et de la petite taille du récifs (superficie environ égale à 200 km²). Cependant, elle peut s'expliquer par :

- La position géographique de Wallis, au carrefour des plaques Indo-Pacifique, Pacifique Ouest et plaque Pacifique. Ce carrefour représente, d'un point de vue écologique, un recouvrement des aires de répartition d'espèces appartenant à l'une de ces plaques.
- La diversité des niches écologiques (mangroves, herbiers, récifs frangeants et barrières, pentes externes, fonds meubles et fonds durs...) qui favorisent le maintien d'un grand nombre d'espèces ayant diverses exigences d'habitat et ou de nourriture.

3. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

L'approvisionnement d'un récif en larves de poissons peut être largement modifié par des processus post-installation (prédation, compétition, migration) dans les heures et les jours qui suivent l'arrivée des poissons (Connell, 1985; Dufour et Galzin, 1992 ; Meekan *et al.*, 1993 ; Doherty *et al.*, 2004). Ainsi, mener une étude sur l'installation ou le recrutement pour identifier les sources de variations de l'approvisionnement larvaire semble inapproprié. De manière à décrire précisément les schémas spatio-temporels de l'arrivée des poissons sur le récif, nous nous intéresserons au processus de colonisation, i.e. au moment exact où les larves quittent le milieu pélagique pour s'installer sur le récif (Dufour et Galzin, 1993).

Après avoir décrit l'environnement physique dans lequel s'est déroulé l'étude, nous allons maintenant présenter la démarche scientifique qui a conduit à la sélection des techniques pour permettre de suivre la colonisation du lagon de Wallis par les larves de poissons.

3.1. Technique d'échantillonnage des larves de poissons

3.1.1. Sélection d'une technique d'échantillonnage

Toutes les techniques de collecte de larves de poissons ont leur limites et le choix dépend de la question posée et des conditions physiques du site échantillonné (Choat *et al.*, 1993). Selon McIlwain (2003) trois techniques permettent de capturer un grand nombre de larves au moment où elles s'apprêtent à coloniser le récif. Elles sont basées sur l'attraction des larves à l'aide d'une source lumineuse (piège lumineux) ou bien la filtration active (filet à plancton tracté) ou passive (filet de crête ou de hoa) des larves dans l'eau (Figure 1-15). Les conditions physiques à Wallis permettent potentiellement le déploiement de tous ces engins de capture. C'est donc la question posée dans cette thèse qui a orienté le choix de la technique de capture : quelles sont les variations spatio-temporelles de la colonisation à Wallis ? La technique choisie devait permettre de :

1. Capturer des larves sur le point de coloniser le récif.
2. Echantillonner la plus grande diversité d'espèces possible.
3. Mesurer quantitativement le flux larvaire.
4. Echantillonner simultanément plusieurs sites.

Nous allons donc passer en revue ces trois techniques afin de préciser le choix qui a été fait.

Le principe du piège lumineux est basé sur le phototactisme positif de larves de poissons. Cet engin de capture repris par Doherty (1987) en milieu récifo-lagonaire a été utilisé pour collecter des larves vivantes afin d'étudier leurs capacités natatoires et d'orientation à l'approche du récif (Stobutzki et Bellwood, 1994, 1997 ; Leis et Carson-Ewart, 1997, 1999, 2003) ou encore pour mesurer les variations d'abondance des larves à la colonisation (Milicich *et al.*, 1992 ; Doherty *et al.*, 1994 ; Wilson, 2001 ; Fisher et Bellwood, 2002). Les pièges lumineux permettent de capturer des larves, généralement au stade de transition, sur

une grande distance (~20 m). Cependant cet outil est sélectif car il n'attire que les larves ayant un phototactisme positif. Dès lors, les collectes ne reflètent pas la richesse et composition spécifiques de la zone étudiée (Choat *et al.*, 1993). Par ailleurs, les pièges lumineux ne permettent d'obtenir qu'une estimation assez relative de l'abondance (Doherty, 1987 ; Choat *et al.*, 1993 ; Thorrold, 1993 ; Brogan, 1994 ; Milicich, 1994 ; Sponaugle et Cowen, 1996 ; Meekan *et al.*, 2000). En effet, l'effort d'échantillonnage peut varier entre les collectes en fonction de la turbidité et du courant (Doherty, 1987 ; Milicich *et al.*, 1992 ; Brogan, 1994). Si la turbidité est importante lors d'une collecte, le volume d'eau filtré par le piège lumineux sera réduit en comparaison d'une collecte dans une eau peu turbide. Dans ces conditions, les collectes ne peuvent être comparés quantitativement. Enfin des tests de marquages et recaptures ont montré la faible efficacité du piège lumineux puisque seulement 4,2 % des larves relâchées à moins de 10 m du piège ont été collectées dans le piège et parallèlement 20 à 27 % s'échappaient du piège, une fois qu'elles y avaient pénétré (Meekan *et al.*, 2000).

Les techniques de filtration sont moins biaisées que celle du piège lumineux (Hair *et al.*, 2000). Le filet à plancton tracté derrière une embarcation permet d'analyser les variations temporelles de la composition et de l'abondance de l'ichtyoplancton (Vásquez-Yeomans, 2000 ; Kingsford, 2001 ; Sampey *et al.*, 2004). Cependant, cette technique est tout de même sélective puisque les espèces ayant de bonnes capacités natatoires peuvent éviter le filet. D'autre part, le filet collecte des larves à divers stades de développement ontogénique (e.g. Sponaugle *et al.*, 2003).

Le filet de crête a été conçu à partir d'un filet à plancton modifié par Renon et repris par Dufour (1991, 1992a). Ce filet stationnaire est fixé sur le platier du récif barrière, à proximité de la zone de déferlement. Il filtre passivement les larves au moment où elles colonisent le récif. Cet engin, à la différence du piège lumineux, permet de capturer une grande diversité de poissons (Dufour, 1991 ; Dufour et Galzin, 1993 ; Doherty et McIlwain, 1996) et il mesure précisément le flux de larves sur une longueur déterminée de crête récifale. En outre, les larves collectées sont toutes au stade de transition contrairement au filet à plancton.

En conclusion, le piège lumineux ne répondait pas au critère 2. et 3. ; le filet à plancton ne répondait pas au critère 1. Notre choix s'est donc porté sur le filet de crête qui était l'engin de capture le plus adapté pour l'étude des variations spatio-temporelles de la colonisation à Wallis.

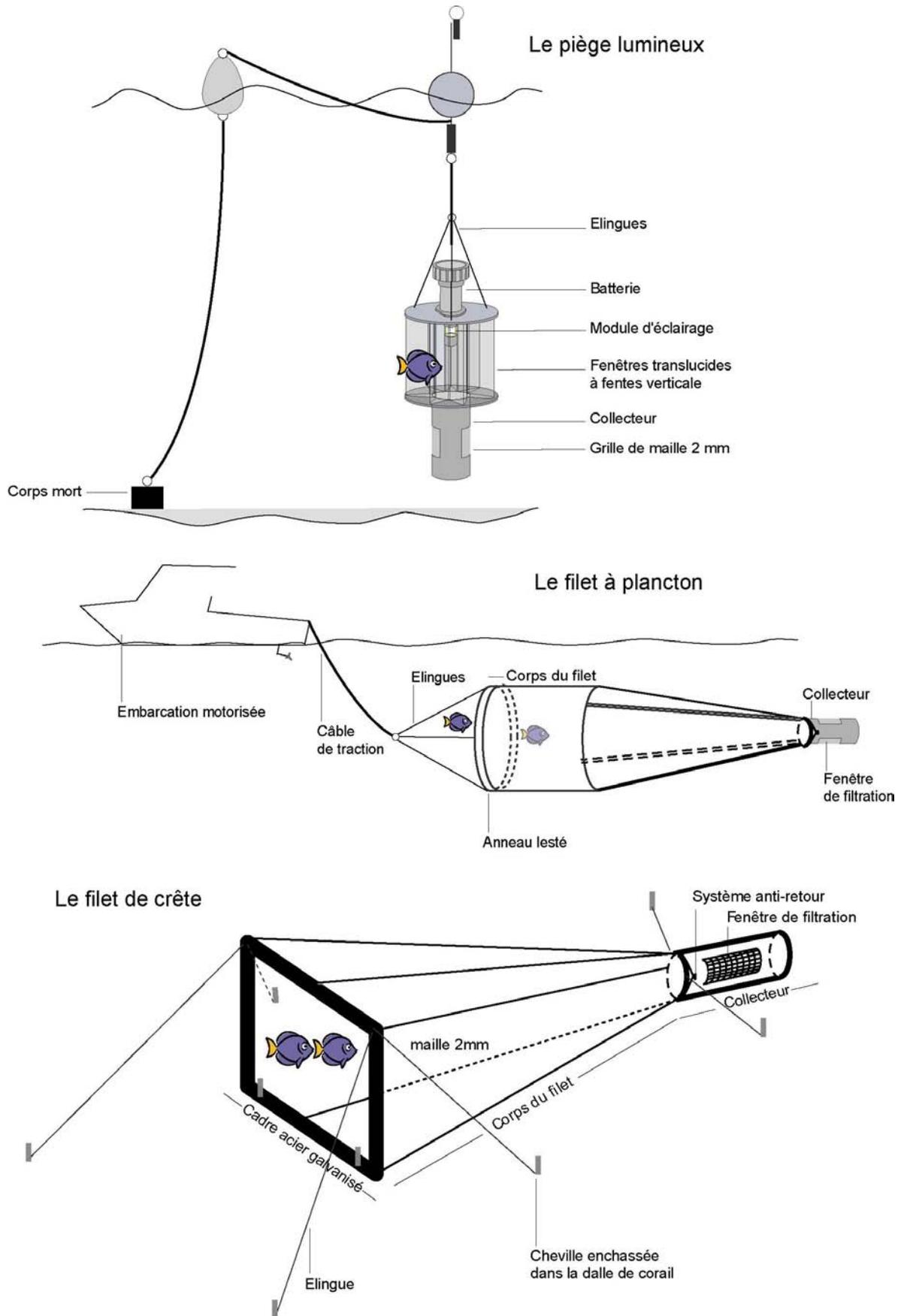


Figure 1-15. Schéma des principaux engins de capture permettant de collecter des larves de poisson.

3.1.2. Description du filet de collecte

Le filet a été conçu de manière à échantillonner toute la colonne d'eau. Le marnage sur le bourrelet détritique au cours des campagnes de pêches étant inférieur à 1,5 m, cette hauteur a été choisie comme hauteur du filet. L'ouverture du filet est ainsi constituée d'un cadre rectangulaire en acier galvanisé de 1,5 m de haut sur 2 m de large sur lequel est fixé un filet de forme trapézoïdale de 4 m de long et de maille carrée de 2 mm (Figure 1-16). L'ensemble (cadre et filet) a été fixé perpendiculairement au courant à l'aide de deux chevilles visées dans la dalle de corail. Le filet se termine par un collecteur amovible de 150 l, muni de fenêtres de filtration et d'un système anti-retour permettant de stocker les poissons. L'ensemble (cadre, filet et collecteur) a été arrimé par des élingues à des fers à béton de 16 mm plantés dans la dalle de corail. Un système de fusible (garcette d'une résistance d'environ 150 kg) placé entre les élingues et le cadre a permis de prévenir des déchirures du filet. En effet, en cas de forte houle, les garcettes se rompaient et le filet se rabattait en arrière. Afin d'éviter l'abrasion de la maille du filet sur la dalle corallienne, une toile en PVC souple est étalée entre le filet et le substrat. De manière à prolonger la durée de vie du matériel, le filet a été démonté à chaque fois qu'il n'était pas utilisé.



Figure 1-16. Filet de collecte de larves placé à environ 50 m de la zone de déferlement des vagues.

3.2. Sites d'échantillonnage

Le choix des sites d'installation des filets pour les suivis temporel et spatial de la colonisation répondait à plusieurs conditions. Ces sites devaient être :

- Parcourus par un courant d'eau unidirectionnel et entrant de l'océan dans le lagon. Le filet étant enchâssé dans la dalle de corail, la filtration passive des larves colonisantes n'est possible que dans un sens (de l'ouverture du filet vers le collecteur).
- Immergés tout au long du cycle de marée. Le flux de larves n'est possible qu'à cette condition et l'identification des larves est bien plus aisée sur des spécimens vivants (cf. § 3.1.3.).
- Recouverts d'une dalle de corail. La fixation des chevilles n'est possible que dans un substrat dur.
- Accessibles avec une embarcation. Diverses manipulations comme l'installation du filet avec une perceuse électrique, le transvasement du collecteur dans une bassine n'est possible qu'à sec, depuis un bateau (où d'un îlot).

La partie occidentale de Wallis n'a pu être échantillonnée avec les filets car la configuration particulière du récif barrière génère, lors du reflux, un courant d'eau opposé au sens de filtration du filet (cf. § 2.3.). Ainsi, l'étude de la colonisation à Wallis a porté uniquement sur la partie orientale de l'île. Les critères de sélection ont permis d'identifier un site au Nord de l'île (Figure 1-17). Ce site facilement accessible avec une embarcation, même par grosse mer, a été choisi pour le suivi temporel. Deux autres sites, l'un placé à l'Est et l'autre au Sud ont été choisis, en plus du site au Nord, pour entreprendre le suivi spatial de la colonisation larvaire (Figure 1-17).

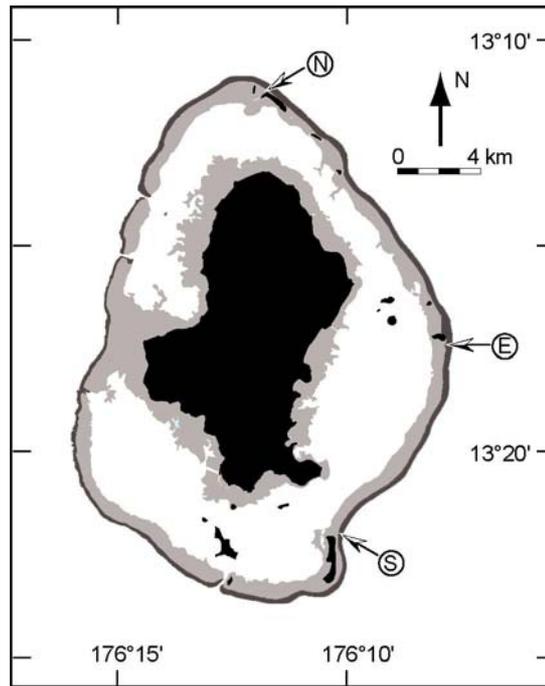


Figure 1-17. Emplacement des trois filets sur le bourrelet détritique au Nord, à l'Est et au Sud de Wallis.

Pour ces trois sites, il a été décidé de placer les filets non pas au niveau des vagues déferlantes mais en arrière du front, à environ à 50 m pour les sites Est et Sud. Cette position en retrait permet d'éviter l'exposition directe du matériel au déferlement violent des vagues sur le bourrelet détritique. La géomorphologie du site Nord et le positionnement du filet, différents des autres sites sont décrits en détail dans le chapitre 3. Néanmoins, pour tous les sites, l'espace compris entre le bourrelet détritique et l'entrée des l'engins de capture est constitué par une dalle corallienne assez plane et recouverte de débris coralliens brassés par le courant et les vagues. Des observations personnelles effectuées le jour et également la nuit à proximité des déferlantes n'ont jamais révélé la présence de larves « tout juste arrivées ». Les turbulences associées à de puissants courants sur cette zone pourraient expliquer que le bourrelet détritique soit plus un lieu de transit pour les larves qu'un lieu d'installation. Nous formulons ainsi l'hypothèse que l'emplacement des filets à environ 50 m en arrière du front n'a pas eu d'incidence sur le flux de larves par rapport à un filet qui aurait été placé au niveau des vagues.

3.3. Protocole d'échantillonnage et traitement des échantillons

3.3.1. Pêche

Chaque jour de pêche, l'état du filet a été vérifié et les éventuelles déchirures recousues. Les larves encore cachées dans les replis du filet étaient poussées vers le collecteur. Celui-ci était ensuite amené jusqu'au bateau puis transvasé dans un large container de 30 l. Afin de conserver les larves vivantes pour faciliter le tri et leur identification, un diffuseur d'air monté sur une bouteille de plongée permettait d'oxygéner l'eau de mer du container pendant le transport. Le transport de la collecte depuis le lagon jusqu'au laboratoire devait se faire rapidement (une heure maximum), la hausse de température de l'eau devenant rapidement mortelle pour les larves de poissons. Au laboratoire, le container était vidé dans un bac de tri. Les objets divers (plumes, plastiques), les macroalgues, les méduses, les larves de mollusques et de crustacés étaient écartés de la collecte pour faciliter le tri des larves de poisson.

3.3.2. Dépouillement des collectes et identification des larves de poisson

L'ensemble des auteurs ayant utilisé la technique du filet de crête ont constaté, dans les collectes, une très nette dominance de la « fraction des petits » i.e. espèces dont les larves à la colonisation ont une hauteur de corps est < 5 mm par rapport à la « fraction des gros » (espèces dont la hauteur de corps ≥ 5 mm) (Dufour, 1992a, 1994 ; Doherty et McIlwain, 1996 ; McIlwain, 1997 ; Durville, 2002 ; Lo-Yat, 2002). Selon Lo-Yat (2002) la fraction des petits est en moyenne 100 fois plus abondante que celle des gros. La fraction des petits est composée de larves et de juvéniles de poissons (principalement des Gobiidae, Blenniidae, Scaridae, Labridae, Callionymidae et Ptereleotridae). L'analyse taxinomique de cette fraction est extrêmement difficile, ces familles étant représentées par un très grand nombre d'espèces morphologiquement similaires. De plus, ces organismes de petite taille sont très fréquemment retrouvés morts dans le collecteur et lorsqu'ils sont toujours en vie, il est souvent nécessaire de les élever en aquarium plusieurs jours, voire plusieurs semaines, pour les identifier avec certitude. Une étude taxinomique poussée jusqu'au niveau spécifique de la « fraction des petits » aurait demandé un temps considérable qui ne m'était pas accordé dans le cadre de cette thèse. Par conséquent, la majorité des larves issues de la « fraction des petits » ont été

écartée du tri ; seules quelques rares espèces facilement identifiables à l'œil nu ont été retenues.

La « fraction des gros », moins abondante et composée de larves de poissons plus facilement identifiables a été étudiée dans son ensemble. L'identification de cette fraction s'est faite à partir de la morphologie, des caractères méristiques, des motifs et des couleurs des poissons à l'aide de clefs de détermination (Leis et Carson-Ewart 2000a ; Lo-Yat 2002). Quand ces critères ne permettaient pas leur identification, les larves étaient placées en aquarium où elles finissaient leur métamorphose. Elles étaient alors reconnues et identifiées. Lorsque des doutes persistaient, la détermination a été limitée au niveau de la famille ou du genre. Toutes les larves anguilliformes (i.e. Muraenidae, Congridae et Moringuidae) ont été regroupées sous le terme de leptocéphale.

Le tri a été effectué tout d'abord à l'aide d'une épuisette, sur les poissons vivants, plus facilement identifiables que les spécimens morts sans couleur et parfois en état de décomposition. La priorité du tri a été donnée aux espèces nouvellement collectées. Ensuite venaient les espèces vivantes déjà collectées au cours des dernières campagnes de pêche. Enfin les larves mortes, au fond du bac, ont été triées à l'aide d'une pince à dissection. Le reste de la collecte était placé sur un tamis de maille 1 mm afin qu'aucune espèce étudiée n'échappe au tri. Les éventuels poissons adultes retrouvés dans le collecteur ont été sacrifiés et disséqués (Holocentridae, Lutjanidae, Muraenidae). Les larves retrouvées dans leurs contenus stomacaux ont été identifiées et comptabilisées dans la mesure du possible.

Les larves de poissons retenues et triées, ont été dénombrées et placées dans l'alcool éthylique à 70°. Lorsque la collecte était composée de plusieurs milliers de larves, il a été décidé de simplifier le dénombrement des larves en faisant des aliquotes si ceux-ci ne biaisent pas trop les dénombrements (voir ci-dessous). Selon la qualité des collectes (pics de colonisation monospécifiques ou plurispécifiques) deux types d'aliquote ont été retenus :

- Si cette forte colonisation n'était due qu'à une ou quelques espèces, après les avoir triées, égouttées, l'expérimentateur prélevait et dénombrait un aliquote de 10 % du poids égoutté total des individus de chaque espèce qu'il extrapolait au reste du tri.

- Si la forte colonisation résultait de l'arrivée de nombreuses espèces, l'expérimentateur réitérait à trois reprises un tri rapide à la recherche d'espèces nouvelles et d'espèces rares. Ensuite il prélevait un aliquote de 10 % sur le poids égoutté de toute la collecte (poissons, mollusques, crustacés, algues etc.) qu'il triait et dénombrait. Cette technique a permis de dénombrer par extrapolation les individus des espèces ayant colonisées par pic sans oublier les espèces à colonisation plus anecdotique (comme par exemple les Tetraodontidae, Balistidae et Malacanthidae).

L'erreur engendrée par l'extrapolation du nombre de larves à partir d'un aliquote a été mesurée à trois reprises (Tableau 1-2). Elle est apparue acceptable compte tenu du gain de temps que ce choix permettait (jusqu'à plusieurs heures pour quelques milliers d'individus) pour un biais relativement faible (< 6 %). Lorsque la collecte était composée de plusieurs milliers de larves, il a donc été décidé de faire des aliquotes.

Tableau 1-2. Erreurs engendrées par le dénombrement d'individus contenus dans un aliquote égale à 10 % du poids humide de l'échantillon.

Espèce	Date de capture	Aliquote		Echantillon		Erreur
		Effectif évalué	Poids évalué (g)	Effectif réel	Poids réel (g)	
<i>Pomacentrus coelestis</i>	29 juin 02	760	4,99	732	49,67	3,80 %
<i>Ptereleotris evides</i>	06 juil 02	1 630	18,10	1 580	180,12	3,20 %
<i>Chrysiptera taupou</i>	12 juill 02	620	4,26	658	42,77	5,80 %

3.3.3. Mesure de longueur et estimation de l'âge

L'étude des variations de la taille et de l'âge à la colonisation a été réalisée sur quelques espèces à partir de l'analyse de leur longueur et de leurs otolithes.

3.3.3.1. Mesure de longueur

Les larves ont été mesurées à l'aide d'un pied à coulisse électronique. Cet outil placé sous une loupe binoculaire permet d'apprécier une mesure au 1/10 de millimètre. Ces mesures ont ensuite été regroupées en classe de taille de 1 mm de manière à pouvoir comparer les

distributions de taille. La mesure retenue est celle habituellement présentée dans les publications sur les larves de poissons : la longueur standard i.e. la distance entre l'extrémité du museau et la base de la nageoire caudale.

3.3.3.2. Estimation de l'âge

Nous avons utilisé l'otolithe pour estimer l'âge des larves grâce au dépôt de microstructures perceptibles au niveau de la structure interne de leurs otolithes (cf. § 1.2.1.2.). Le dépôt journalier de marques de croissance ayant été observé ou supposé pour de nombreuses espèces de poissons coralliens larves (Victor, 1982 ; Brothers *et al.*, 1983 ; Victor, 1986a ; Thresher et Brothers, 1989 ; Wellington et Victor, 1989, 1992 ; McCormick et Molony, 1995 ; Wilson et McCormick, 1997 ; McCormick, 1999a ; Sponaugle et Cowen, 1997 ; Wellington et Robertson, 2001), nous avons admis que les microstructures observées sur les espèces étudiées correspondaient à des marques journalières.

L'estimation de l'âge à partir des otolithes requière une bonne conservation des tissus des poissons de manière à éviter la dégradation bactérienne de la trame protéique de ces pièces calcifiées. Pour ce faire, les poissons tout juste collectés et triés ont été placés dans un flacon d'alcool éthylique à 70°. Seules les otolithes les plus volumineux, les *sagittae*, ont été prélevés car ils sont plus faciles à localiser et à lire. En effet, les *sagittae* contiennent les accroissements les plus larges permettant une meilleure résolution des examens microstructuraux (Stevenson et Campana, 1992). La tête du poisson a été sectionnée au dessus de l'œil selon un plan sagittal pour ouvrir le neurocrâne. Le cerveau a ensuite été enlevé de manière à localiser, au niveau de la partie postérieure du plancher de la boîte crânienne, les capsules otiques contenant les *sagittae*. Ces dernières ont été prélevées délicatement à l'aide de pinces fines puis nettoyées des tissus de l'endolymphe adhérents avec de l'alcool. La *sagitta* droite a été sélectionnée. La *sagitta* gauche n'a été utilisée que si la première était mal conservée, endommagée ou perdue lors des différentes manipulations.

La *sagitta* sélectionnée a été collée sur le bord d'une lame de verre, face vers le haut, la partie centrale ou core étant située vers la partie interne de la lame. Un ponçage régulier de la partie antérieure de l'otolithe a ensuite été réalisé grâce à du papier abrasif de grade 9 μ . L'otolithe replacé sur la lame, partie abrasée contre le verre, était reponcé avec du papier abrasif de

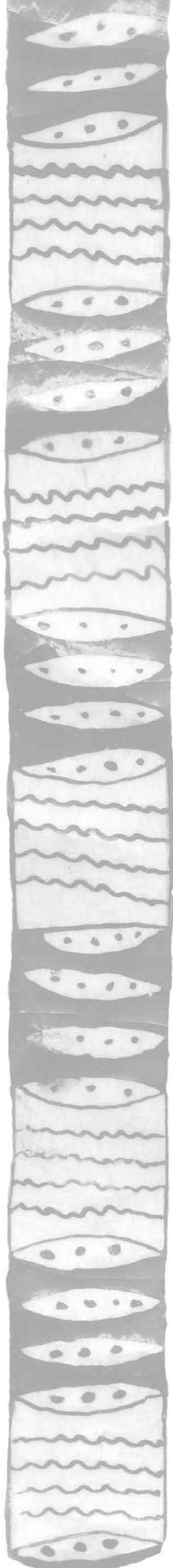
grade 9, 3 puis 1 μ . La progression du ponçage dans le plan transversal a été contrôlée simultanément sous un microscope optique de grossissement 400 jusqu'à l'obtention d'une fine section transversale contenant le core. Au final, le montage obtenu a été observé au microscope optique (grossissement 1 000, à immersion). Les microstructures ont été comptées selon l'axe dorso-ventral depuis le core vers la périphérie (deux comptages) et depuis la périphérie vers le core (deux comptages). Lorsque les microstructures étaient difficiles à compter, i.e. que l'erreur maximale de comptage entre les quatre lectures était supérieure à deux, l'otolithe était rejeté. Dans les autres cas (pour 81 % des otolithes), la moyenne de ces quatre comptages, arrondie au nombre entier le plus proche, était utilisée comme estimation de la durée de vie pélagique (Wellington et Victor, 1989).

3.4. Enregistrement des variables environnementales

Sept variables environnementales ont été enregistrées au cours de la période d'étude : la Couverture Nuageuse, les Précipitations, la Vitesse du Vent, la Direction du Vent, la Hauteur Significative des Vagues, la Direction Moyenne des Vagues et la Vitesse Moyenne du Courant.

- La Couverture Nuageuse a été estimée à partir d'observations du ciel (le ciel était divisé en huit secteurs pour lesquels la présence ou l'absence de nuages était notée) pour chaque heure entre 17h00 et 21h00 et le lendemain entre 05h00 et 06h00. La moyenne des sept observations horaires a été utilisée comme estimation du pourcentage de couverture nuageuse au cours de la nuit.
- Les Précipitations ont été enregistrées avec une précision de 0,1 mm tous les jours à 06h00.
- La Vitesse du Vent correspondant à la plus grande valeur de vent journalier a été enregistrée toute les 10 min avec une précision de $\pm 1 \text{ km.h}^{-1}$.
- La Direction du Vent correspond au secteur dans lequel soufflait la Vitesse du Vent a été relevée avec une précision de $\pm 5^\circ$.
- La Hauteur Significative des Vagues a été calculée avec une précision de $\pm 0,1 \text{ m}$.
- La Direction Moyenne des Vagues a été calculée avec une précision de 1° .
- La Vitesse Moyenne du Courant a été évaluée à l'aide d'un débitmètre (General Oceanic, modèle 2030R). Le nombre de tours de l'hélice rapporté au temps de pêche fournissait une estimation de la Vitesse Moyenne du Courant au cours de la pêche.

Les quatre premières variables météorologiques ont été enregistrées à la station Météo-France Wallis à 10 km au Sud du site d'étude Nord. La Hauteur Significative des Vagues et la Direction Moyenne des Vagues ont été obtenues auprès du Centre Européen de Prévision (<http://www.ecmwf.int>) à partir d'un modèle intégrant des observations terrestres, marines et satellites sur une grille centrée sur Wallis de 0,5° de latitude et de longitude. Enfin, la dernière variable Vitesse Moyenne du Courant a été enregistrée directement sur les sites d'études.



Chapitre 2

Variations temporelles et schémas de colonisation



1. INTRODUCTION

Le suivi de la colonisation et de l'installation des larves permet de comprendre et même de prédire en partie la dynamique des populations adultes (Sale, 1985). Les variations temporelles de la colonisation font l'objet de ce chapitre. Les schémas de colonisation (nommés dans les publications internationales « patterns of larval supply » ou « patterns of replenishment ») sont expliqués, à diverses échelles de temps, par des processus intrinsèques et extrinsèques.

Les processus intrinsèques sont liés au comportement et à la biologie des espèces. A petite échelle (deux à quatre semaines), l'arrivée des larves de poisson généralement la nuit, au cours de la période de nouvelle lune (McFarland et Ogden, 1985 ; Ochi, 1985 ; Robertson *et al.*, 1988 ; Dufour, 1992a, b) ou bien au cours d'autres phases lunaires (Kingsford et Finn, 1997) provient d'un comportement actif des larves (Dufour et Galzin, 1993). Sur une échelle de temps plus longue (période saisonnière), les sources de variations intrinsèques de l'approvisionnement larvaire proviennent des schémas de reproduction. De nombreuses études, menées dans diverses régions du monde, ont souligné le caractère saisonnier de la reproduction chez les poissons coralliens (Thresher, 1984 ; Doherty et Williams, 1988 ; Doherty, 1991). Ce constat est particulièrement évident sur les récifs situés au niveau des hautes latitudes, tels que ceux du Japon ou du Sud de la Grande Barrière de Corail en Australie, dans lesquels la reproduction de nombreuses espèces ne dure que quelques semaines (Thresher, 1984). L'approvisionnement en larves est saisonnier et peut, par conséquent, être prédit d'une saison à l'autre (Luckhurst et Luckhurst, 1977 ; Russell *et al.*, 1977 ; Ochi, 1985).

Des processus extrinsèques peuvent également gouverner l'approvisionnement d'un récif en larves de poisson (Sponaugle et Cowen, 1997 ; Lozano et Zapata, 2003). A l'échelle d'un cycle lunaire, des conditions environnementales et les processus planctoniques peuvent engendrer des variations stochastiques de l'approvisionnement larvaire (Choat *et al.*, 1988 ; Lobel et Robinson, 1988 ; Boehlert *et al.*, 1992 ; Thorrold *et al.*, 1994a). En effet, des variations de l'environnement, même de courte durée, peuvent affecter le moment précis de la colonisation et l'abondance des larves (Robertson *et al.*, 1988 ; Meekan *et al.*, 1993). Ainsi, la formation de courants de surface, induits par des vents du large, serait impliquée dans

l'apparition de pics de colonisation sur des périodes de quelques jours (Sale, 1985 ; Thorrold *et al.*, 1994b). De la même manière, de fortes houles générées lors d'épisodes cycloniques ont été associées à des événements exceptionnels de colonisation (Letourneur *et al.*, 1998 ; Chabanet *et al.*, 2005). Sur une échelle plus longue (période saisonnière), la variabilité de l'approvisionnement larvaire pourrait provenir d'une mortalité stochastique dans le plancton (Thorrold *et al.*, 1994b)

Au regard de ces études, les processus intrinsèques tendraient à créer une cyclicité de la colonisation tandis que les processus extrinsèques modifieraient ces schémas périodiques, rendant l'arrivée des larves sur un récif relativement difficile à prédire (Doherty et Williams, 1988).

L'environnement physique à Wallis présente peu de variations à l'échelle de l'île et de l'année. Les courants marins de surface sont orientés Ouest à Nord-Ouest, même en situation El Niño (Delcroix et Henin, 1989 ; Reverdin *et al.*, 1994). La température de l'océan autour de Wallis est homogène depuis la surface jusqu'à 50 m de fond (Alory et Delcroix, 1999). Elle a variée au cours de l'année échantillonnée de 27,3°C en août 2002 (hiver austral) jusqu'à 30,9°C en mars 2003 (été austral). Les alizés, au cours de cette même période, ont soufflé 70 % du temps. Dans ce contexte, l'objectif de cette étude a été d'identifier s'il existait des variations temporelles de l'approvisionnement larvaire à Wallis, une île caractérisée par de très faibles variations de son environnement océanique.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Plan d'échantillonnage

Les larves de poissons ont été collectées sur la partie Nord du récif barrière de Wallis à l'aide de filets de crête. Le matériel et le protocole de capture sont détaillés dans le chapitre Présentation générale (§ 3.1.2. et § 3.3.).

Une étude pilote a d'abord été entreprise pour fixer le plan d'échantillonnage du suivi temporel. Les objectifs de l'étude pilote ont été de répondre aux trois questions suivantes :

1. Le flux larvaire est-il homogène entre les filets de collecte pour un même site ?
2. Le flux larvaire est-il homogène entre les différentes phases de la lune (nouvelle lune, premier quartier, pleine lune et dernier quartier) ?
3. Le flux larvaire est-il homogène au cours du nyctémère ?

Ainsi deux filets ont été déployés à 5 m l'un de l'autre entre 18h00 et 07h00 tout au long du mois lunaire de juin 2002 pour répondre aux deux premières questions. Pour chacune des phases de la lune (sept jours), les collecteurs ont été relevés puis immédiatement reposés au levé du jour (07h00) et à la tombée de la nuit (18h00) pendant trois cycles nyctéméraux (trois jours au premier quartier + trois jours à la pleine lune + trois jours au dernier quartier + trois jours à la nouvelle lune = 12 jours) pour répondre à la dernière question.

A partir des résultats obtenus lors de cette étude pilote, le suivi temporel de la colonisation a été mené sur une période de 13 mois lunaires entre le 17 juin 2002 et le 25 juin 2003. Les campagnes de pêche se sont déroulées au cours des phases de quartier de lune. Chaque mois lunaire comprenait deux campagnes (premier et dernier quartier de lune) et chaque campagne s'étalait sur cinq jours de pêche consécutifs centrés sur le quartier de lune. Ces cinq jours de pêche constituaient cinq réplicats. Au cours de ces jours de pêche, le collecteur a été posé à 18h00 et relevé à 7h00. Au total 25 campagnes de pêche de cinq jours ont pu être menées avec succès (soit un total de 125 jours échantillonnés). Le premier quartier de lune de juillet 2002 n'a pas pu être échantillonné pour des problèmes de logistique.

2.2. Variables environnementales

Six variables environnementales ont été retenues pour l'étude du suivi temporel de la colonisation : la Couverture Nuageuse, les Précipitations, la Vitesse du Vent, la Direction du Vent, la Hauteur Significative des Vagues et la Direction Moyenne des Vagues. L'enregistrement de ces variables est détaillé dans le chapitre Présentation générale (§ 3.4.). Les deux variables de direction (vent et vagues) ont été discrétisées en quatre secteurs de 90°, correspondant aux principaux régimes de vent : les alizés [50°-130°] ; les vents intermédiaires Sud [140°-220°] ; les vents dépressionnaires provenant de l'Ouest, [230°-310°] enfin, les vents intermédiaires du Nord [320°-360°] et [10°-40°]. Cette méthode de regroupement des directions est apparue justifiée dans le cadre de cette étude temporelle. En effet, l'objectif n'a pas été de tester l'effet de la variation de la direction du vent et des vagues de quelques degrés sur la colonisation mais plutôt l'effet des principaux régimes de vent et de vagues.

2.3. Analyses des données

2.3.1. Analyse de l'étude pilote

Les variations du flux larvaire entre les filets et entre les phases de la lune ont été testées à l'aide d'analyses de variances par permutations (PERMANOVA). Anderson (2001) recommande l'emploi de ce type d'analyse non paramétrique sur des matrices de données de richesse ou d'abondance d'espèces.

1. Une PERMANOVA univariée a été employée sur la richesse spécifique et l'abondance totale. Chacune de ces analyses univariées a été basée sur la distance euclidienne. Cette distance géométrique est adaptée pour représenter la distance entre des valeurs d'une variable contenant peu de zéro (Legendre et Legendre, 1998) ce qui a été le cas des variables richesse spécifique et abondance totale.
2. Une PERMANOVA multivariée sur les abondances des espèces (i.e. sur l'assemblage). La mesure utilisée pour cette PERMANOVA multivariée a été la mesure binomiale de dissimilarité, une variante de la mesure de Bray-Curtis basée sur

la théorie de vraisemblance (« likelihood theory »), adaptée pour les données d'abondance contenant de nombreux zéros (Anderson et Millar, 2004).

Le facteur Filet a été un facteur fixé avec deux modalités correspondant aux deux filets. Le facteur Phase Lunaire a également été un facteur fixé avec quatre modalités correspondant aux quatre phases de la lune. Le nombre d'observations pour chaque modalité de facteur a été égale à sept (sept nuits de collecte pour chaque phase lunaire). Les hypothèses testées ont été qu'aucun de ces facteurs n'influencait le flux larvaire. Pour chacune des PERMANOVA uni- ou multivariées, 4 999 permutations ont été effectuées sur les résidus sous modèle réduit de manière à obtenir des valeurs de P (Manly, 1997). Le modèle réduit (« reduce model ») est approprié dans le cas de plan d'échantillonnage complexe : il est plus puissant et donne une estimation plus précise de l'erreur de Type I que le modèle de permutation de données brutes (« raw data ») ou que le modèle complet de permutation des résidus (« full model ») (Anderson et Legendre, 1999). Pour l'ensemble des analyses, le seuil de significativité choisi a été de 0,050. Lorsque des différences significatives ont été détectées ($P \leq 0,050$) des tests *a posteriori* de comparaisons par paires ont alors été entrepris.

Toujours dans le cadre de l'étude pilote, les variations de la richesse spécifique et de l'abondance totale au cours du nyctémère ont été testées à l'aide de PERMANOVA univariées. Le facteur Nyctémère a été un facteur fixé avec deux modalités correspondant à la journée et à la nuit. Le nombre d'observations par modalité a été égal à 12 (12 journées et 12 nuits de collecte). L'hypothèse testée a été que le facteur Nyctémère n'influencait pas la richesse spécifique ni l'abondance totale. Ces PERMANOVA univariées ont été réalisées sur le filet 1 et sur le filet 2. Comme précédemment, 4 999 permutations ont été effectuées sur les résidus sous modèle réduit de manière à obtenir des valeurs de P .

2.3.2. Analyse de l'effet des quartiers de lune et des mois lunaires sur la colonisation

L'analyse du suivi temporel (étude principale) a eu pour objectifs de déterminer l'effet des quartiers de la lune et des mois lunaires sur le flux larvaire au cours de la période de juin 2002 à juin 2003. Le premier quartier de lune du mois de juillet n'ayant pu être échantillonné,

l'étude est fondée sur un jeu de données de 12 mois lunaires (24 quartiers de lune). Les hypothèses testées ont été que :

- Le flux larvaire n'a pas varié en fonction des quartiers de lune.
- Le flux larvaire n'a pas varié en fonction des mois lunaires.

Pour les mêmes raisons que l'étude pilote, nous avons donc été amené à utiliser :

1. Une PERMANOVA univariée sur la richesse spécifique et l'abondance totale.
2. Une analyse de covariances par permutations multivariée (PERMANCOVA) sur les abondances des espèces (i.e. l'assemblage) en utilisant les six variables environnementales comme covariables. L'intérêt d'avoir utilisé une PERMANCOVA a été d'extraire les variations dues aux variables environnementales afin de n'étudier que les variations dues aux quartiers de lune et aux mois lunaires. Cette analyse a été basée sur la mesure binomiale de dissimilarité adaptée pour les données d'abondance des espèces contenant de nombreux zéros.

Les données d'abondance (abondance totale et abondance des espèces) ont été transformées en utilisant $\text{Log}(X+1)$ de manière à lisser les fortes variations de ces deux variables. Le facteur Quartier Lunaire (QL) a été fixé, avec deux modalités pour chacun des deux quartiers de lune. Le nombre d'observations par modalité de facteur a été égal à cinq (cinq collectes par quartier de lune). Le facteur Mois Lunaire (ML) a été aléatoire avec 12 modalités, pour chacun des mois lunaires étudiés. Le nombre d'observations par modalité de facteur a été égal à 10 (10 collectes par mois lunaire). Le facteur ML a été considéré comme aléatoire car l'échantillonnage était incomplet. Les 10 jours échantillonnés par mois lunaire n'ont pas permis d'estimer l'entière variabilité du mois lunaire et parce qu'une année non choisie (2002-2003) a été échantillonnée (Underwood, 1997).

Pour les deux PERMANOVA univariées réalisées sur la richesse spécifique et l'abondance totale et pour la PERMANCOVA réalisée sur les abondances des espèces, 4 999 permutations ont été effectuées sur les résidus sous modèle réduit de manière à obtenir des valeurs de P . Lorsque des différences significatives ont été détectées, les tests *a posteriori* de comparaisons par paires ont été entrepris.

Une analyse discriminante, basée, elle aussi, sur la mesure binomiale de dissimilarité, a ensuite été réalisée pour classer les campagnes de pêche (i.e. regrouper les campagnes présentant des similitudes et séparer les campagnes dissemblables) et pour préciser les espèces caractéristiques des groupes identifiés permettant de discriminer les campagnes. L'analyse discriminante est une analyse multivariée dont le but est de représenter un phénomène multidimensionnel par un graphique le plus souvent à deux, parfois trois dimensions. Les plans représentés par chaque dimension sont choisis de manière à rendre compte de la plus grande variabilité. Contrairement aux cas d'ordination sans contrainte dans lesquels les objets s'arrangent selon leurs axes de variations principaux (analyse de Composantes Principales, Analyse des Correspondances, etc.), l'analyse discriminante recherche les combinaisons linéaires des descripteurs discriminants qui maximisent la différence entre les groupes, tout en minimisant la variabilité à l'intérieur de chacun des groupes, déterminés au préalable (Legendre et Legendre, 1998). Les conditions d'application de l'analyse discriminante supposent l'indépendance des objets, l'homogénéité des variances, la multi-normalité des descripteurs, la nature quantitative des descripteurs et un nombre d'objets plus grand que le nombre de descripteurs. ter Braak (1986) recommande à ce sujet que le nombre d'objets soit plus grand que le nombre de descripteurs additionnés au nombre de groupes. Bien souvent, l'ensemble de ces conditions ne sont pas remplies dans leur intégralité. C'est le cas par exemple de l'homogénéité des variances souvent posées par défaut tout comme la multinormalité des descripteurs. Jongman *et al.* (1987) indiquent cependant que l'analyse discriminante est robuste aux écarts de ces deux dernières conditions.

Cette analyse discriminante a été réalisée uniquement sur les espèces communes de manière à éviter le bruit de fond engendré par les espèces rarement collectées, qui peuvent masquer les résultats. La sélection des espèces communes et rares a été effectuée selon le protocole décrit par Manté *et al.* (2003) détaillé dans la Figure 2-1. En résumé, pour chaque jour, l'abondance d'une espèce est comparée avec celle des autres espèces. Lorsque l'abondance d'une espèce est négligeable par rapport à celles des autres espèces, elle est transformée en zéro. Les abondances nouvellement calculées sont ensuite additionnées pour chaque espèce. Si la somme est nulle, alors l'espèce est dite « rare ». Elle est exclue et regroupée avec les autres espèces rares sous une variable synthétique appelée bruit de fond (BDF) puis traitée avec les espèces communes. L'objectif est d'obtenir un tableau après sélection (tableau final) simplifié, fidèle au tableau avant sélection (tableau original), mais comportant un nombre d'espèces inférieur. La perte d'information due à l'élimination de certaines espèces du tableau

original par rapport au tableau final est mesurée avec la distance de Krzanowski (Krzanowski, 1987). La complexité mesure au contraire la ressemblance entre les deux tableaux. Elle est égale à un lorsque toutes les espèces sont conservées par rapport au tableau avant sélection. Elle est nulle lorsque toutes les espèces sont éliminées dans le tableau après sélection. Le choix du paramètre de rareté (α) détermine le niveau de sélection. Pour la plus grande valeur de α , toutes les espèces sont sélectionnées, la distance de Krzanowski est donc nulle et la complexité est égale à un puisque les tableaux avant et après sélections sont identiques. Pour la plus faible valeur de α (aucune espèce n'est sélectionnée), la distance de Krzanowski entre les deux tableaux est maximale et la complexité égale zéro. Le paramètre de rareté α a été choisi de sorte que la sélection présente une complexité maximale pour une distance de Krzanowski minimale.

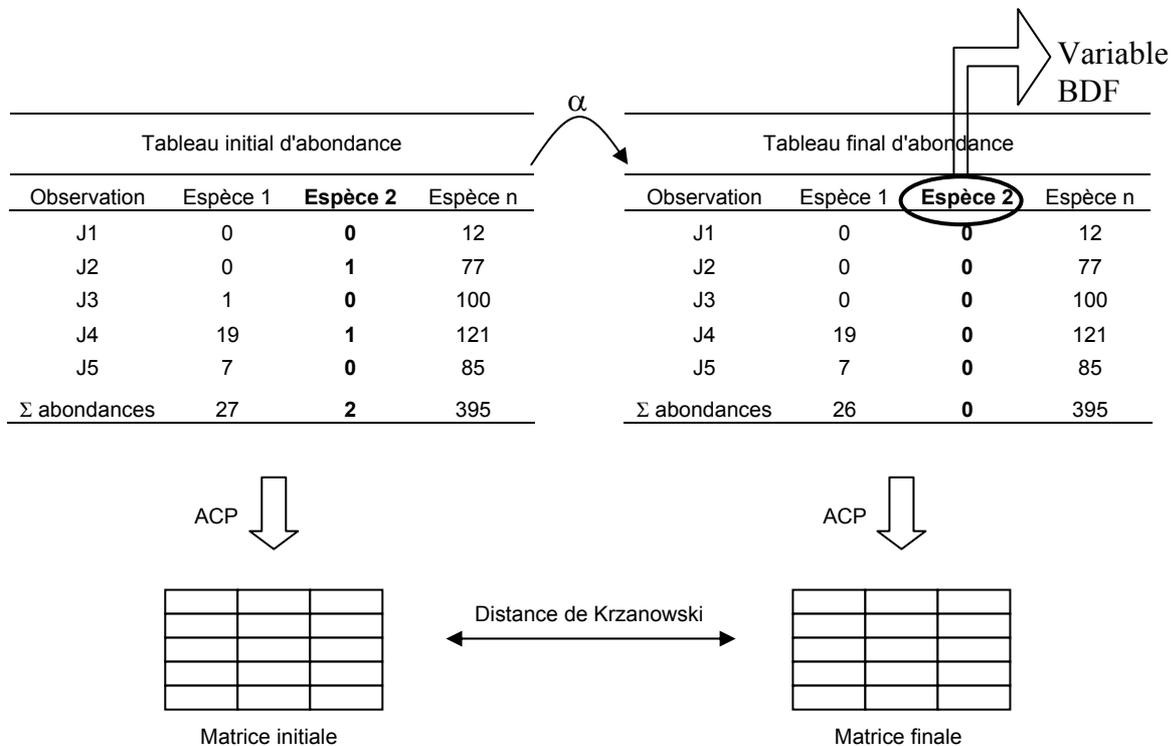


Figure 2-1. Sélection des espèces communes par le programme RACOM (Manté *et al.*, 2003). Dans cet exemple, l'espèce 2 a une abondance nulle dans le tableau final. Cette espèce rare est exclue des espèces communes et placées dans la variable bruit de fond (BDF).

2.3.3. Analyses structurelles de l'assemblage

Cette approche structurelle a eu deux objectifs :

1. Identifier un ou plusieurs gradients écologiques dans les distributions des abondances des espèces.
2. Proposer une typologie de la colonisation.

Une analyse d'ordination a été entreprise pour répondre au premier objectif. Le choix s'est porté sur un type d'analyse en coordonnées principales appelée cadrage multidimensionnel non-métrique (NMDS pour « Nonmetric MultiDimensional Scaling ») dont la mesure des distances est basée, comme pour les analyses de variances précédentes, sur des mesures binomiales de dissimilarité. Cette méthode cherche à représenter dans un nombre réduit d'axes les relations d'ordre entre les objets. Elle peut se baser sur des indices non-métriques, et peut même s'accommoder de valeurs de distances manquantes, pour autant qu'il y ait assez d'information pour positionner un objet par rapport à quelques autres. Le cadrage des objets est réalisé itérativement par minimisation d'une fonction de stress. Pour un nombre donné et petit de dimensions (par exemple deux ou trois), le cadrage non-métrique permet souvent de représenter une matrice de distances avec moins de déformations que l'analyse en coordonnées principales. Pour les mêmes raisons que l'analyse discriminante (cf. § 2.3.2.1.), la NMDS a été réalisée uniquement sur les espèces communes.

Le classement des espèces selon leur schéma de colonisation a ensuite été réalisé à partir de méthodes de classification hiérarchique ascendante (CHA). Ces méthodes qui procèdent à la construction de classe par agglomérations successives des objets deux à deux sont apparues les plus appropriées pour ce type d'analyse (Lebart *et al.*, 2000). La première étape a été de définir les variables employées dans la CHA. Celles-ci devaient apporter suffisamment d'information pour faire apparaître sous forme de plusieurs groupes les espèces dont les schémas de colonisation étaient différents mais ne pas apporter trop d'informations qui entraînerait une ségrégation exagérée des espèces (dans le cas extrême, chaque espèce correspondant à un groupe). Ainsi il a été décidé de travailler non pas sur les abondances des espèces au cours du temps mais sur quatre variables synthétiques présentées dans le Tableau 2-1. Ces variables ont été choisies de manière à décrire la saisonnalité et la fréquence de la colonisation (V1 et V2) ainsi que l'amplitude des événements de colonisations (V3 et V4).

Tableau 2-1. Variables synthétiques utilisées pour identifier les schémas de colonisation.

Information synthétique	Description de la variable	Variable
Saisonnalité	Nombre d'occurrences au cours de l'été (oct-mai)	V1
	Nombre d'occurrences au cours de l'hiver (jun-sep)	V2
Mode (colonisation en pic vs. clairsemée)	Nombre d'occurrences dont les effectifs > moyenne	V3
	Nombre d'occurrences dont les effectifs > 10 % abondance totale	V4

Le critère d'agrégation retenu a été celui de Ward fondé sur la perte d'inertie minimale. Le critère de Ward est très fréquemment utilisé en écologie car il tient compte non pas de la ressemblance de l'objet à agréger avec un seul des objets d'une classe (lien simple) ni avec tous les objets de cette classe (lien complet), mais avec la masse globale (encore appelée l'inertie de la classe) (Legendre et Legendre, 1998). La CHA a été réalisée uniquement sur les espèces communes pour les mêmes raisons que pour l'analyse discriminante et pour la NMDS. La coupure de l'arbre a été effectuée au niveau d'un saut important de l'indice de distance de sorte que les espèces regroupées auparavant sont proches et que celles regroupées après la coupure sont éloignées (Lebart *et al.*, 2000). Enfin, pour vérifier la consistance de chacun des groupes formés par la CHA, des analyses de variances ont été entreprises pour chacune des variables synthétiques sur les k groupes. Comme les distributions des variables ne suivaient pas une loi normale malgré diverses transformations des données (tests de Shapiro-Wilks, $P < 0,050$), des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis ont été entrepris. Les hypothèses testées ont été que les groupes formés ont été significativement différents pour chaque variable synthétique.

2.3.4. Analyse des liens entre les variables environnementales et le flux larvaire

Les objectifs de cette étude ont été de répondre aux trois questions suivantes :

1. Existe-il un lien entre le flux larvaire et l'environnement ?
2. A quelles variables environnementales le flux larvaire est-il le plus lié ?
3. De quelle manière le flux larvaire est-il lié à ces variables ?

Le lien entre le flux larvaire et l'environnement (premier objectif) a été testé par la PERMANCOVA (cf. § 2.3.2.1). Les variables environnementales, présentées comme des covariables, ont en effet été analysées en même temps que les abondances des espèces. Si la PERMANCOVA a montré qu'il existait un effet significatif des covariables sur le flux larvaire, alors les variables environnementales étaient analysées par une régression multiple multivariée pour déterminer plus précisément lesquelles étaient liées au flux larvaire (deuxième objectif). Les variables environnementales ont été préalablement regroupées en trois jeux de deux variables de manière à décrire l'état du ciel, du vent et de la mer. La Couverture Nuageuse et les Précipitations ont été regroupées dans la variable Nébulosité (N), la Vitesse et la Direction du Vent dans la variable Vent (V) et la Hauteur Significative des Vagues ainsi que la Direction Moyenne des Vagues dans la variable Vague (Va). Une sélection progressive pas à pas (« forward selection ») a permis de tester sélectivement l'effet de ces jeux de variables environnementales sur la colonisation (Anderson, 2003). Cette méthode sélectionne d'abord la variable explicative la plus corrélée à la variable dépendante. Ensuite, parmi les variables restantes, la méthode sélectionne à nouveau la variable explicative dont la corrélation partielle est la plus élevée (en gardant constantes la ou les variables déjà retenues) et ainsi de suite tant qu'il reste des variables candidates dont le coefficient de corrélation partiel est significatif. La mesure de distance et le nombre de permutations utilisés pour la régression multivariée ont été les mêmes que pour la PERMANCOVA.

Enfin, pour répondre à la dernière question, i.e. déterminer si l'abondance totale et l'abondance des 10 espèces les mieux représentées numériquement ont été positivement ou négativement liées aux variables environnementales, des tests non paramétrique de corrélation de Kendall ont été entrepris sur les données dont les distributions n'ont pas été normales (tests de Shapiro-Wilks, $P < 0,050$).

3. RESULTATS

3.1. Etude pilote

Au cours de l'étude pilote, 60 taxons représentés par 21 349 larves ont été collectés. A l'exception des leptocéphales, toutes les larves, ont pu être identifiées jusqu'au niveau spécifique. Par conséquent, le terme d'« espèce » a été utilisé dans les analyses suivantes.

Le flux larvaire n'a pas été hétérogène entre les filets : la richesse spécifique, l'abondance totale et les abondances des espèces n'ont pas été significativement différentes entre les deux filets (PERMANOVA uni- et multivariées, $P > 0,050$) et ce quelles que soient les phases de la lune (PERMANOVA uni- et multivariées, $P > 0,050$) (Tableau 2-2). En revanche, les PERMANOVA ont indiqué que le flux larvaire a varié entre les phases de la lune ($P < 0,050$) (Tableau 2-2). La richesse spécifique a été significativement plus faible au cours de la nouvelle lune (richesse moyenne = 11,0 espèces.échantillon⁻¹) qu'au cours du reste du cycle lunaire (richesse moyenne \geq 13,6 espèces.échantillon⁻¹). L'abondance totale a été significativement plus importante au cours du dernier quartier de lune (abondance moyenne = 699,0 larves.échantillon⁻¹) qu'au cours du reste du cycle lunaire (abondances moyennes \leq 339,0 larves.échantillon⁻¹).

La richesse spécifique et l'abondance totale ont variées significativement au cours du cycle nyctéméral (PERMANOVA univariées sur le filet 1 et sur le filet 2, $P < 0,001$). La colonisation s'est très majoritairement déroulée la nuit (Tableau 2-3). En effet, sur les 12 jours échantillonnés, la richesse spécifique a été en moyenne 20 fois supérieure la nuit par rapport à la journée. Les rares espèces capturées la journée appartenaient aux familles des Ptereleotridae et des Pomacentridae. Les abondances ont suivies la même tendance : le nombre de larves capturées la journée représentait moins de 2 % des effectifs pêchés la nuit.

Tableau 2-2. PERMANOVA univariées sur la richesse spécifique et l'abondance totale et PERMANOVA multivariée sur les abondances des 60 espèces.

Analyse	Variable	Source de variation	P	
PERMANOVA (univariée)	Richesse spécifique	Filet (F)	0,987	n.s.
		Phase Lunaire (PL)	0,015	*
		F x PL	0,136	n.s.
PERMANOVA (univariée)	Abondance totale	Filet (F)	0,900	n.s.
		Phase Lunaire (PL)	0,017	*
		F x PL	0,145	n.s.
PERMANOVA (multivariée)	Abondances des espèces	Filet (F)	0,920	n.s.
		Phase Lunaire (PL)	< 0,001	***
		F x PL	0,984	n.s.

*** ≤ 0,001 ; ** ≤ 0,010 ; * ≤ 0,050 ; n.s. > 0,050.

Tableau 2-3. Richesse spécifique (nombre d'espèces.échantillon⁻¹) et abondance des collectes (nombre de larves.échantillon⁻¹) la nuit [18h00 à 7h00[et le jour [07h00 à 18h00[pour chacun des deux filets (F1 et F2). PQ = premier quartier de lune, PL = pleine lune, DQ = dernier quartier de lune et NL = nouvelle lune.

Phase de la lune	Date	Richesse spécifique				Abondance			
		Nuit		Jour		Nuit		Jour	
		F1	F2	F1	F2	F1	F2	F1	F2
PQ	17-juin	7	9	1	1	284	198	4	1
	18-juin	10	10	0	1	137	110	1	1
	19-juin	5	7	0	1	69	58	0	1
PL	24-juin	8	10	0	0	23	43	0	0
	25-juin	8	5	1	0	99	85	1	1
	26-juin	10	9	0	0	43	92	0	0
DQ	02-juil	9	10	0	0	330	301	0	0
	03-juil	11	10	0	1	280	412	1	0
	04-juil	9	7	1	0	302	315	1	3
NL	09-juil	6	9	0	0	189	126	0	0
	10-juil	6	5	1	1	457	394	3	3
	11-juil	8	3	0	0	99	35	0	0
	Moyenne	8,1	7,8	0,3	0,4	192,7	180,8	0,9	0,8

A partir des résultats obtenus lors de cette étude pilote et des moyens disponibles, il a été décidé, pour le suivi temporel, de pêcher :

1. Avec un seul filet puisque les collectes n'ont pas été différentes entre les deux filets.

2. En période de quartier de lune puisque la richesse spécifique a été supérieure par rapport à la période de nouvelle lune et de pleine lune et parce que l'abondance totale a été significativement supérieure lors du dernier quartier de lune.
3. La nuit de 18h00 à 07h00 puisque la richesse spécifique et les abondances ont été nettement supérieures la nuit par rapport au jour.

3.2. Suivi temporel

3.2.1. Bilan des captures

Au total, 109 espèces appartenant à 40 familles et au groupe des leptocéphales ont été triées et identifiées dans le filet (Tableau 2-4). Cinq nouvelles espèces qui n'avaient pas encore été répertoriées à Wallis ont été récoltées : *Albula glossodonta*, *Neoniphon opercularis*, *Pterois radiata*, *Uranoscopus sulphureus* et *Pseudobalistes fuscus* (Williams *et al.*, sous presse). Deux familles ont regroupé le plus grand nombre d'espèces : les Pomacentridae avec 19 espèces et les Acanthuridae avec 12 espèces. Les 62 610 larves capturées ont été essentiellement composées de leptocéphales (38,9 % du total), de Pomacentridae (32,0 %) dominées par *Chrysiptera biocellata*, de Ptereleotridae (13,4 %) et de Pleuroneciformes (respectivement 4,6 et 4,1 % pour les Soleidae et les Bothidae) (Figure 2-2). Six autres familles ont représenté 5,5 % des captures (Syngnathidae, Albulidae, Blenniidae, Synodontidae, Acanthuridae et Holocentridae). L'abondance moyenne dans les collectes (\pm 95 % intervalle de confiance) a été de 501 ± 114 larves.échantillon⁻¹ (i.e. par nuit et par filet). Les schémas d'abondance relative ont diminué fortement : 55 % des familles ont constitué moins de 0,1 % du total des captures. Les 12 familles les plus abondantes ont également été les familles les plus fréquentes (Tableau 2-4).

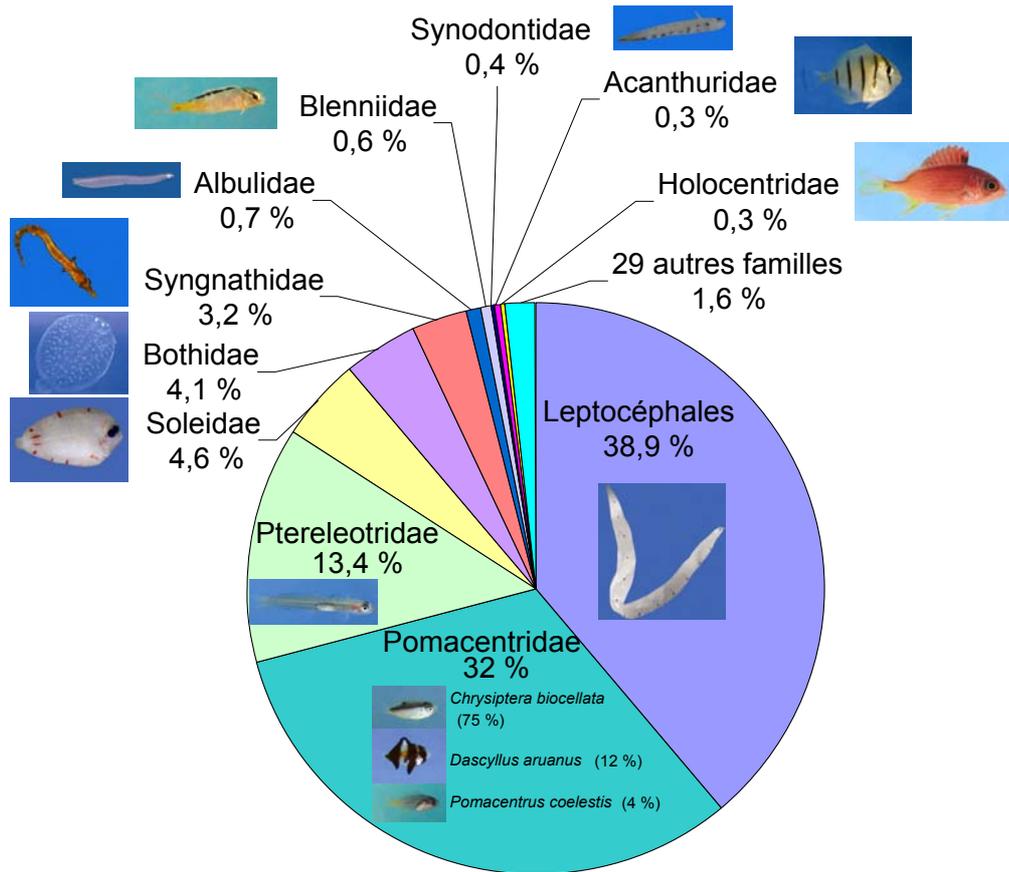


Figure 2-2. Abondance relative des leptocéphales et des 10 familles les mieux représentés parmi les 40 observés dans les captures.

Tableau 2-4. Abondance totale, abondance relative (%) et fréquence des larves dans le filet au cours des 13 mois de capture. L'abondance relative n'est précisée que pour les espèces présentant plus de 0,1 % de l'abondance totale. * indique les espèces communes sélectionnées selon la procédure RACOM (Manté *et al.*, 2003).

Famille	Espèce	Abondance		Freq. (%)	Famille	Espèce	Abondance		Freq. (%)
		Total	(%)				Total	(%)	
Albulidae	<i>Albula glossodonta</i> *	432	0,7	39,2	Apogonidae sp3*	15		9,6	
Leptocéphales*		24 349	38,9	96,0	Apogonidae sp4	3		2,4	
Ophichthidae	Ophichthidae sp1*	110	0,2	26,4	Apogonidae sp5*	18		4,8	
Synodontidae		267	0,4	36,0	<i>Pristiapogon exostigma</i>	3		2,4	
	Synodontidae sp1*	42		20,8	<i>Pristiapogon fraenatus</i>	4		2,4	
	<i>Synodus dermatogenys</i> *	225	0,4	22,4	Carangidae	<i>Scomberoides lysan</i> *	1		0,8
Carapidae	Carapidae sp1 <i>cf.</i>	65	0,1	28,0	Lutjanidae	<i>Lutjanus kasmira</i>	4		2,4
	<i>Encheliophis gracilis</i> *				Lethrinidae		132	0,2	8,8
Antennariidae		4		3,2	<i>Lethrinus</i> sp1	3		0,8	
	<i>Antennarius</i> sp1	2		1,6	<i>Lethrinus harak</i> *	129	0,2	8,0	
	<i>Antennarius commersonii</i>	2		1,6	Mullidae		56		17,6
Mugilidae	Mugilidae sp1*	94	0,2	23,2	<i>Parupeneus barberinus</i> *	38		12,0	
Exocoetidae		4		2,4	<i>Parupeneus</i>	18		8,8	
	Exocoetidae sp1	2		1,6	<i>multifasciatus</i> *				
	Exocoetidae sp2	2		0,8	Chaetodontidae		28		12,0
Hemiramphidae	<i>Hyporhamphus</i>	2		1,6	<i>Chaetodon ulientensis</i>	1		0,8	
	<i>dussumieri</i>				<i>Chaetodon auriga</i>	2		0,8	
Holocentridae		176	0,3	30,4	<i>Chaetodon lunulatus</i> *	11		4,8	
	<i>Myripristis</i> sp1	3		2,4	<i>Chaetodon trifascialis</i> *	14		5,6	
	<i>Myripristis</i> sp2	1		0,8	Pomacanthidae	<i>Centropyge flavissimus</i> *	9		3,2
	<i>Neoniphon</i> sp1	2		1,6	Cirrhitidae	<i>Paracirrhites arcatus</i>	2		0,8
	<i>Neoniphon argenteus</i> *	79	0,1	14,4	Pomacentridae		20 007	32,0	94,4
	<i>Neoniphon opercularis</i>	3		1,6	Pomacentridae sp1*	5		1,6	
	<i>Neoniphon sammara</i> *	77	0,1	13,6	Pomacentridae sp2	3		1,6	
	<i>Sargocentron</i> sp1	11		6,4	Pomacentridae sp3	1		0,8	
Syngnathidae		1 990	3,2	70,4	<i>Abudedefduf sexfasciatus</i> *	35		11,2	
	<i>Choeroichthys</i> sp1	3		2,4	<i>Chromis iomelas</i> *	7		1,6	
	<i>Choeroichthys sculpus</i> *	20		10,4	<i>Chromis viridis</i> *	407	0,7	46,4	
	<i>Corythoichthys flavofasciatus</i> *	1 967	3,1	70,4	<i>Chromis xanthura</i> *	5		0,8	
Aulostomidae	<i>Aulostomus chinensis</i>	3		2,4	<i>Chrysiptera biocellata</i> *	14 979	23,9	89,6	
Fistularidae	<i>Fistularia commersonii</i> *	22		8,8	<i>Chrysiptera glauca</i> *	64	0,1	5,6	
Scorpaenidae		32		12,8	<i>Chrysiptera brownriggii</i>	3		1,6	
	<i>Scorpaenopsis</i> sp1	3		2,4	<i>Chrysiptera taupou</i> *	457	0,7	33,6	
	<i>Scorpaenopsis</i> sp2	2		1,6	<i>Dascyllus aruanus</i> *	2 563	4,1	36,0	
	<i>Scorpaenopsis diabolus</i> *	23		8,0	<i>Dascyllus reticulatus</i> *	12		2,4	
	<i>Pterois antennata</i>	3		1,6	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	2		1,6	
	<i>Pterois radiata</i>	1		0,8	<i>Pomacentrus coelestis</i> *	773	1,2	26,4	
					<i>Pomacentrus pavo</i>	4		2,4	
Caracanthidae	<i>Caracanthus unipinna</i>	1		0,8	<i>Pomacentrus vaiuli</i> *	9		3,2	
Platycephalidae	<i>Thysanophrys</i> sp1	5		4,0	<i>Stegastes albifasciatus</i> *	152	0,2	27,2	
Serranidae	<i>Grammistes sexlineatus</i>	11		6,4	<i>Stegastes nigricans</i> *	526	0,8	47,2	
Pseudochromidae	<i>Pseudochromis</i> sp1*	120	0,2	6,4	Labridae		19	5,6	
Apogonidae		164	0,3	31,2	<i>Novaculichthys taeniourus</i>	1		0,8	
	Apogonidae sp1*	24		9,6	<i>Halichoeres</i> sp1*	17		4,8	
	Apogonidae sp2*	97	0,2	6,4	<i>Thalassoma</i> sp1	1		0,8	

Suite page suivante

Tableau 2-4 (suite)

Famille	Espèce	Abondance		Freq. (%)	Famille	Espèce	Abondance		Freq. (%)
		Total	(%)				Total	(%)	
Uranoscopidae	<i>Uranoscopidus sulphureus</i>	1		0,8		<i>Zebrasoma veliferum</i>	2		1,6
Blenniidae		387	0,6	48,0	Sphyraenidae	Sphyraenidae sp1*	14		4,8
	Blenniidae sp1	1		0,8	Bothidae	<i>Bothus</i> sp1*	2 584	4,1	88,0
	<i>Petroscirtes</i> sp1*	307	0,5	38,4		<i>Bothus</i> sp2*	11		5,6
	<i>Meiacanthus atrodorsalis</i> *	79	0,1	16,0		<i>Bothus pantherhines</i> *	1623	2,6	76,0
Gobiidae	<i>Amblygobius phalaena</i> *	68	0,1	16,8	Soleidae		2 871	4,6	71,2
Ptereleotridae	<i>Ptereleotris evides</i> *	8 361	13,4	62,4		Soleidae sp1*	25		6,4
						Soleidae sp2*	14		2,4
Siganidae	<i>Siganus spinus</i> *	2		1,6		Soleidae sp3*	2 832	4,5	65,6
Acanthuridae		182	0,3	32,8	Balistidae		3		2,4
	Acanthuridae sp1	1		0,8		<i>Pseudobalistes flavimarginatus</i>	1		0,8
	Acanthuridae sp2	4		1,6		<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	1		0,8
	Acanthuridae sp3*	16		5,6		<i>Pseudobalistes fuscus</i>	1		0,8
	Acanthuridae sp4	2		0,8	Ostraciidae		2		1,6
	<i>Acanthurus lineatus</i>	1		0,8		<i>Ostracion meleagris</i>	1		0,8
	<i>Acanthurus olivaceus</i> *	11		2,4	Tetraodontidae		26		10,4
	<i>Acanthurus triostegus</i> *	113	0,2	24,8		<i>Canthigaster</i> sp1	2		0,8
	<i>Ctenochaetus striatus</i> *	21		4,8		<i>Canthigaster solandri</i> *	10		4,0
	<i>Naso annulatus</i> *	7		2,4		<i>Arothron</i> sp1*	8		4,8
	<i>Naso brevirostris</i>	2		0,8		<i>Arothron</i> sp2*	6		0,8
	<i>Zebrasoma scopia</i>	2		1,6					

3.2.2. Influence des quartiers de lune sur la colonisation

La richesse spécifique n'a pas variée significativement entre le premier et le dernier quartier de lune sur la période échantillonnée ($P = 0,888$; Tableau 2-5). Elle a été égale en moyenne ($\pm 95\%$ intervalle de confiance) à $13,0 \pm 1,7$ espèces.échantillon⁻¹ au premier quartier de lune et à $12,9 \pm 1,2$ espèces.échantillon⁻¹ au dernier quartier. L'absence d'interaction entre les facteurs Quartier Lunaire et Mois Lunaire a montré que la richesse spécifique n'a pas été différente entre quartiers de lune selon les mois lunaires (Tableau 2-5).

L'abondance totale n'a pas variée significativement entre les quartiers de lune ($P = 0,110$; Tableau 2-5). Elle a été égale en moyenne à $448,9 \pm 187,5$ larves.échantillon⁻¹ au premier quartier de lune et $539,8 \pm 145,5$ larves.échantillon⁻¹ au dernier quartier. La PERMANOVA univariée a montré une interaction significative entre les facteurs Mois Lunaire et Quartier Lunaire ($P = 0,015$). Les tests *a posteriori* de comparaisons par paires ont révélés des différences de l'abondance totale entre les quartiers de lune pour trois mois lunaires (Tableau

2-6 et Figure 2-3). Le nombre de larves capturées au premier quartier d'août et de septembre a été supérieur par rapport au dernier quartier de lune. Au contraire, le nombre de larves capturées au premier quartier de lune en janvier a été inférieur par rapport au dernier quartier de lune.

La PERMANCOVA a montré que les abondances des 109 espèces ont été variables entre les quartiers de lune (Tableau 2-5). De plus l'analyse a révélé une interaction entre les facteurs Mois Lunaire et Quartier Lunaire. Pour certaines espèces les variations d'abondances ont été significatives entre les quartiers de lune selon les mois lunaires. Les tests *a posteriori* ont détecté de nombreuses différences (neuf différences significatives parmi les 12 comparaisons possibles entre quartiers de lune) (Tableau 2-6) mais, il n'a pas été possible de proposer un schéma d'interprétation pour ces résultats.

Tableau 2-5. PERMANOVA univariées sur la richesse spécifique et l'abondance totale et PERMANCOVA sur les abondances des 109 espèces. Les covariables correspondent aux variables environnementales.

Analyse	Variable	Source de variation	P	
PERMANOVA (univariée)	Richesse spécifique	Quartier Lunaire (QL)	0,888	n.s.
		Mois Lunaire (ML)	< 0,001	***
		ML x QL	0,218	n.s.
PERMANOVA (univariée)	Abondance totale	Quartier Lunaire (QL)	0,110	n.s.
		Mois Lunaire (ML)	0,053	n.s.
		ML x QL	0,015	*
PERMANCOVA (multivariée)	Abondances des espèces	Covariables	< 0,001	***
		Quartier Lunaire (QL)	0,003	**
		Mois Lunaire (ML)	< 0,001	***
		ML x QL	< 0,001	***

*** ≤ 0,001 ; ** ≤ 0,010 ; * ≤ 0,050 ; n.s. > 0,050.

Tableau 2-6. Résultats des tests *a posteriori* de comparaisons par paires de l'abondance totale et des abondances des 109 espèces entre quartiers de lune selon les mois lunaires. PQ et DQ correspondent respectivement au premier et dernier quartier de lune.

Mois lunaire	Abondance totale			Abondances des espèces	
	Moyenne PQ	Moyenne DQ	<i>P</i>	<i>P</i>	
juin 02	201,4 ± 82,9	589,4 ± 623,0	0,463	0,008	**
août	1 604,2 ± 1 166,1	354,4 ± 346,7	0,007 **	0,020	*
septembre	595 ± 246,7	206,4 ± 119,6	0,016 *	0,009	*
octobre	203,6 ± 169,3	1 328,8 ± 654,3	0,226	0,010	**
novembre	576,8 ± 855,7	913,4 ± 788,1	0,156	0,008	**
décembre	236,4 ± 231,1	772,2 ± 575,8	0,051	0,024	*
janvier	202,2 ± 113,7	803,8 ± 512,2	0,016 *	0,008	**
février	331,4 ± 167,4	258 ± 175,3	0,483	0,065	
mars	276,4 ± 235,4	357,6 ± 314,6	0,456	0,170	
avril	129 ± 100,3	292,8 ± 233,4	0,892	0,011	*
mai	257,6 ± 188,3	485 ± 182,9	0,115	0,006	**
juin 03	781 ± 1 430,4	116,4 ± 77,3	0,758	0,543	

En résumé, les quartiers de lune n'ont pas eu d'effet sur la richesse spécifique mais uniquement sur l'abondance totale et la composition spécifique (interactions significatives de QL et ML).

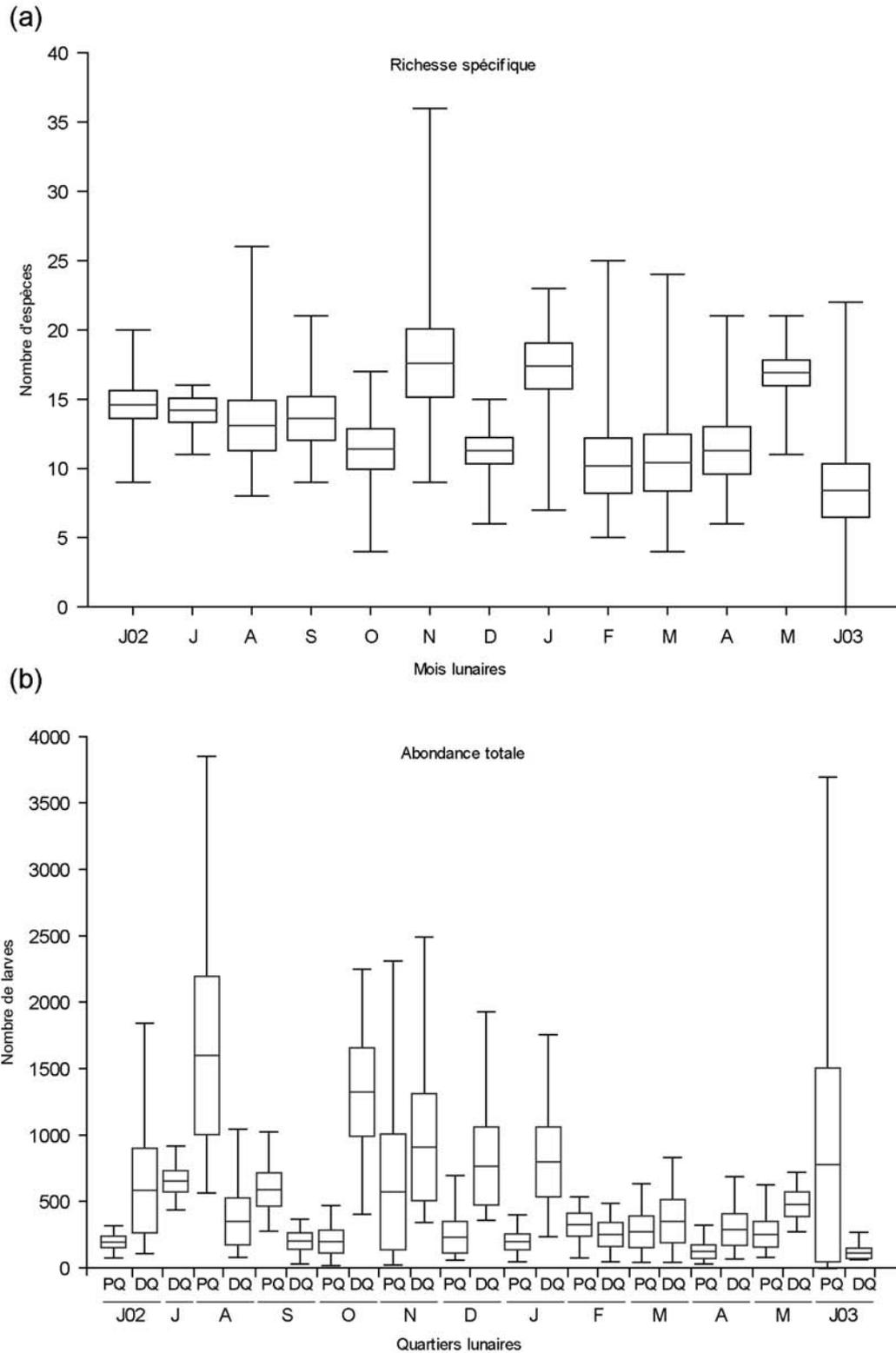


Figure 2-3. Boîtes à moustaches de la richesse spécifique (a) et de l'abondance totale (b) au cours des 13 mois d'échantillonnage. Le nombre d'espèce est indiqué par mois lunaire parce qu'il n'y a pas eu d'effet des QL sur la richesse et parce que l'interaction QL x ML a été nulle. L'abondance totale est représentée pour chacun des quartiers de lune à cause de l'interaction QL x ML. PQ et DQ correspondent aux premier et dernier quartiers de lune. Les limites supérieures et inférieures des boîtes correspondent à \pm l'erreur standard, les barres horizontales indiquent la moyenne, les moustaches les valeurs extrêmes.

Les analyses structurelles ont été réalisées sur les espèces communes. Celles-ci ont été sélectionnées à partir de paramètres de rareté (α) choisis de manière à ce que la complexité soit maximale pour une distance de Krzanowski minimale. La courbure a été maximale pour la valeur de α correspondant à l'index 85 (Figure 2-4). Avec $\alpha_{85} = 4,34 \cdot 10^{-4}$, 59 espèces ont été sélectionnées soit environ 54 % des 109 espèces capturées.

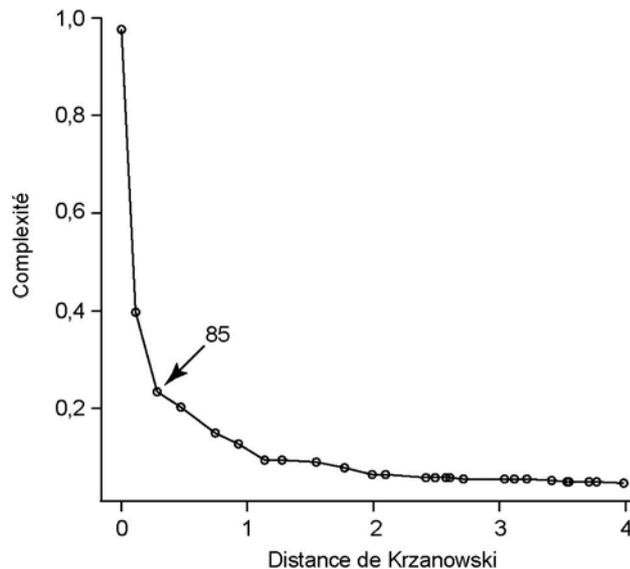


Figure 2-4. Complexité en fonction de la distance de Krzanowski. L'index 85 correspond au point de courbure maximale. Avec $\alpha_{85}=4,34 \cdot 10^{-4}$, 59 espèces sont sélectionnées.

L'analyse discriminante réalisée sur les 59 espèces communes a confirmé les résultats de la PERMANCOVA : le flux larvaire a été significativement différent entre les quartiers de lune ($\delta^2 = 0,710$; $P < 0,001$) (Figure 2-5). Les validations croisées ont montré pour la majorité des mois lunaires (88 %) une faible structuration temporelle de l'assemblage (Tableau 2-7). Seuls les premiers quartiers de lune des mois de juin 2002, septembre et octobre ont formé des groupes distincts (Figure 2-5) bien identifiés (80 % des observations des groupes d'origines ont été classées dans un groupe unique ; Tableau 2-7). Ces campagnes ont été caractérisées par :

- la présence d'une espèce peu fréquente (*Pseudochromis* sp1 en septembre),
- la présence d'une espèce particulièrement abondante (*Acanthurus triostegus* en juin 2002)
- l'absence d'espèce commune (*Corythoichthys flavofasciatus*, *Ptereoleotris evides* et *Bothus* sp1 en octobre).

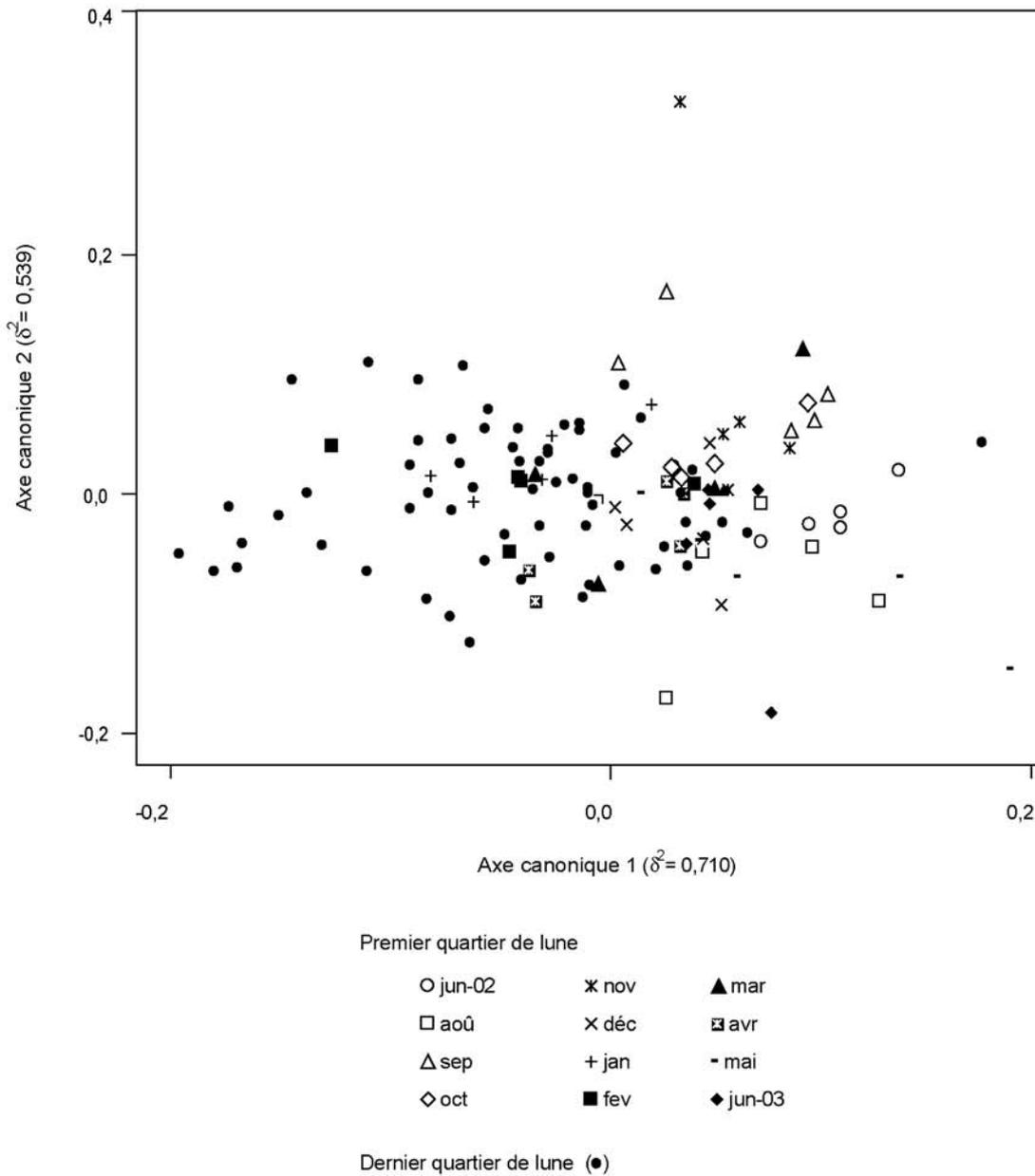


Figure 2-5. Analyse discriminante comparant les abondances des 59 espèces communes pour chacun des 25 quartiers de lune. De manière à améliorer la lisibilité du graphique, seuls les premiers quartiers de lune ($n = 12$) ont été précisés avec, pour chacun, des étiquettes différentes par opposition aux derniers quartiers de lune ($n = 13$) représentés sous la forme de points noirs, majoritairement sur la graduation négative de l'axe 1.

Tableau 2-7. Validations croisées issues de l'analyse discriminante. La majorité des jours qui forment les quartiers de lune ont été mal classés (les jours ont été regroupés dans un groupe qui n'est pas le leur). Seuls les groupes 1, 6 et 8 (en gras) correspondant aux premiers quartiers de juin 2002, septembre et octobre ont été consistants (i.e. 80 % des jours de ces quartiers de lune ont été classés dans leur groupe d'origine).

Mois lunaire	Quartier lunaire	Groupe d'origine	Classifié à l'intérieur des groupes																									Total	% correction
			G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7	G8	G9	G10	G11	G12	G13	G14	G15	G16	G17	G18	G19	G20	G21	G22	G23	G24	G25		
juin-02	PQ	G1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	80	
	DQ	G2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	5	20
juillet	DQ	G3	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	40
août	PQ	G4	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	5	40	
	DQ	G5	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	5	00	
septembre	PQ	G6	0	0	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	80	
	DQ	G7	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	5	40	
octobre	PQ	G8	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	5	80		
	DQ	G9	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	40	
novembre	PQ	G10	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	5	00		
	DQ	G11	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	20	
décembre	PQ	G12	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	5	00		
	DQ	G13	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	5	00	
janvier	PQ	G14	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	5	20		
	DQ	G15	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	60		
février	PQ	G16	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	5	40		
	DQ	G17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	5	40	
mars	PQ	G18	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	5	20		
	DQ	G19	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	5	00	
avril	PQ	G20	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	5	20		
	DQ	G21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	5	20		
mai	PQ	G22	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	5	00		
	DQ	G23	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	5	00		
juin-03	PQ	G24	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	5	00		
	DQ	G25	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	5	00		

Parmi les 59 espèces communes, seules neuf ont colonisé périodiquement le site Nord, au moment des quartiers de lune. Ainsi, *Bothus* sp1, *Chromis viridis*, *Chrysiptera biocellata*, *Meicanthus atrodorsalis* et *Amblygobius phalaena* ont colonisé au premier et au dernier quartier de lune. Enfin, quatre espèces ont colonisé le récif avec une période plus longue, égale à un mois : *Neoniphon sammara*, *Lethrinus harak* et *Pseudochromis* sp1 ont colonisé le lagon uniquement au premier quartier de lune tandis que Synodontidae sp1 a colonisé principalement au cours du dernier quartier de lune.

3.2.3. Influence des mois lunaires la colonisation : étude des variations saisonnières

La richesse spécifique a été assez variable au cours de l'année échantillonnée (CV = 44 %), depuis aucune espèce collectée lors d'une pêche de juin 2003 jusqu'à 36 espèces collectées lors d'une pêche de novembre 2002 (Figure 2-6a). Les variations de la richesse spécifique ont été significatives entre certains mois (PERMANOVA univariée, $P < 0,001$; Tableau 2-8). L'absence d'interaction entre les facteurs Quartier Lunaire et Mois Lunaire a montré que la richesse spécifique n'a pas été différente entre les mois lunaires selon les quartiers de lunes (Tableau 2-5). Parmi les 66 comparaisons deux à deux possibles entre les mois échantillonnés, 16 ont été significatives (Tableau 2-8). Par exemple le nombre d'espèces collectées en janvier ($17,4 \pm 3,1$ espèces.échantillon⁻¹) ou en mai ($16,9 \pm 1,8$) a été plus élevé qu'au cours du reste de l'année ($12,3 \pm 1,1$) (tests *a posteriori* de comparaisons par paires, $P < 0,050$) (Tableau 2-8 ; Figure 2-3). Néanmoins, pour 54 % des mois lunaires, aucune différence ou une seule différence de la richesse spécifique a pu être détectée. Par ailleurs, les mois présentant la même richesse spécifique tels que novembre, mars et mai (15 espèces) ont eu également une composition spécifique assez similaire : 68 % des espèces étaient communes entre ces mois et parmi celles qui ne l'étaient pas, une large majorité (72 %) étaient des espèces rares, représentées uniquement par un individu au cours des 13 mois échantillonnés.

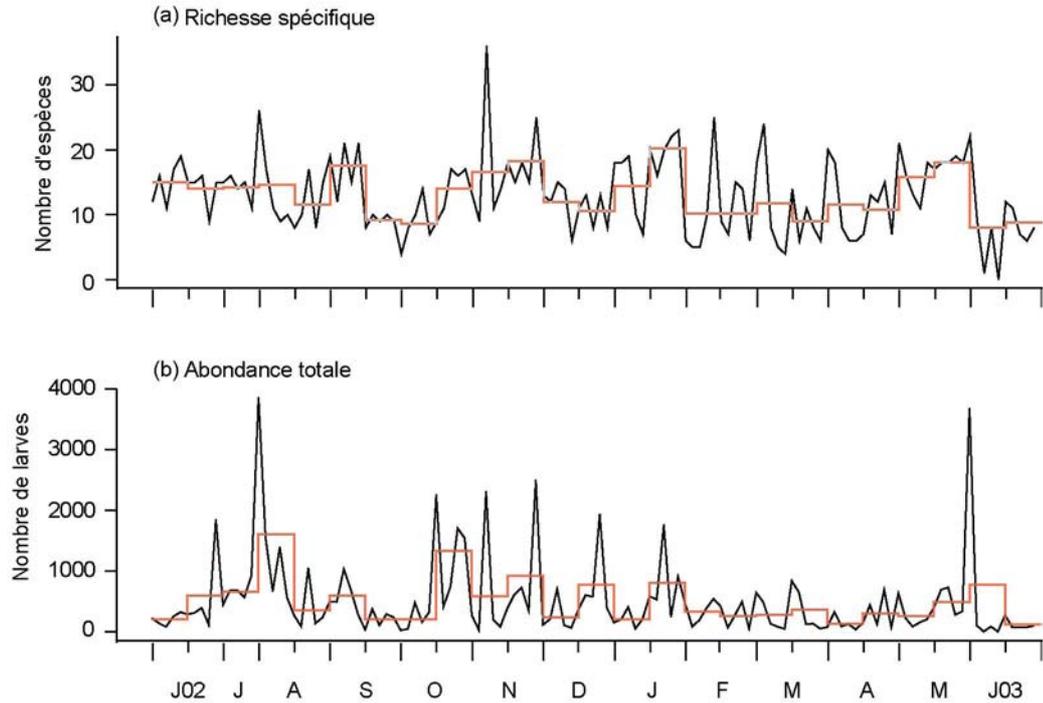


Figure 2-6. Variations de la richesse spécifique (a) et de l'abondance totale (b) au cours des 13 mois d'échantillonnage (juin 2002 à juin 2003). Les lignes noires indiquent les valeurs journalières, les lignes rouges les moyennes par quartier de lune (campagne de cinq jours).

Tableau 2-8. Résultats des tests *a posteriori* de comparaisons par paires de la richesse spécifique entre Mois Lunaires. S indique une différence significative entre deux Mois Lunaires.

	jun02	aoû	sep	oct	nov	déc	jan	fév	mar	avr	mai	jun03
jun02												
aoû												
sep												
oct												
nov				S								
déc	S				S							
jan				S		S						
fév					S		S					
mar					S			S				
avr							S		S			
mai				S		S		S	S	S		
jun03	S						S					

L'abondance totale n'a pas suivi de tendance marquée bien que le nombre de larves collecté ait été plus faible entre février et avril 2003 ($274,2 \pm 84,2$ larves.échantillon⁻¹) qu'au cours du reste de l'année ($501,0 \pm 113,8$ larves.échantillon⁻¹). L'abondance totale a été très variable (CV = 130 %) (Figure 2-6b), le minimum d'abondance ayant été enregistré en juin 2003

(aucune larve collectée au cours d'une pêche) et le maximum en août (3 857 larves collectées lors d'une pêche). Aucune différence significative d'abondance totale n'est apparue entre mois lunaire (PERMANOVA univariée, $P = 0,053$; Tableau 2-5). La PERMANOVA univariée a montré une interaction significative entre les facteurs Mois Lunaire et Quartier Lunaire ($P = 0,015$). Les tests *a posteriori* de comparaisons par paires ont révélés de nombreuses différences de l'abondance totale entre mois lunaires selon les quartiers de lune (25 différences significatives parmi les 122 comparaisons possibles) (Tableau 2-9).

Tableau 2-9. Résultats des tests *a posteriori* de comparaisons par paires de l'abondance totale entre mois lunaire selon les quartiers de lune. 1 indique une différence significative entre les deux premiers quartiers de lune ; 2 indique une différence significative entre deux derniers quartiers de lune.

	jun02	aoû	sep	oct	nov	déc	jan	fév	mar	avr	mai	jun03
jun02		1	1									
aoû				1		1	1	1	1	1	1	1
sep					1		1			1	1	
oct												
nov		2	2									
déc		2	2									
jan		2	2									
fév					2	2						
mar												
avr												
mai												
jun03					2	2	2					

Au niveau de l'assemblage, la PERMANCOVA a révélé qu'il existait une différence significative des abondances des 109 espèces entre les mois étudiés ($P < 0,001$; Tableau 2-5). Certaines espèces ont donc colonisé Wallis uniquement au cours d'une période de temps limitée. En outre, l'interaction significative entre les facteurs Mois Lunaire et Quartier Lunaire a indiqué que les variations d'abondances des espèces ont varié entre mois lunaires selon les quartiers de lune (Tableau 2-5). Les tests *a posteriori* ont détecté de nombreuses différences (102 différences significatives parmi les 122 comparaisons possibles) (Tableau 2-10) mais là encore, il n'a pas été possible de proposer un schéma d'interprétation pour ces résultats.

Tableau 2-10. Résultats des tests *a posteriori* de comparaisons par paires des abondances des 109 espèces entre mois lunaires selon les quartiers de lune. 1 indique une différence significative entre les deux premiers quartiers de lune ; 2 indique une différence significative entre deux derniers quartiers de lune.

	jun02	aoû	sep	oct	nov	déc	jan	fév	mar	avr	mai	jun03
jun02		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
aoû	2		1	1	1	1	1	1	1	1	1	
sep	2	2		1		1	1	1	1	1	1	1
oct	2	2	2		1	1	1	1	1	1	1	
nov	2	2	2	2		1	1			1	1	
déc	2			2	2		1				1	
jan	2	2	2	2	2	2		1	1	1	1	1
fév	2	2		2	2		2				1	
mar	2	2		2	2		2					
avr	2	2	2	2	2		2	2	2			
mai	2	2	2	2	2		2	2	2	2		
jun03	2			2	2		2	2	2	2	2	

En résumé, les analyses des variations de la richesse spécifique (différences significatives uniquement pour une minorité de mois lunaire) et de l'abondance totale (pas de différence significative entre mois lunaires) ont montré l'absence d'une forte saisonnalité à Wallis. En revanche la PERMANCOVA a révélé qu'il existait, au moins pour certaines espèces, une période de colonisation restreinte dans le temps. Les analyses structurales de l'assemblage, dans le paragraphe suivant, ont été entreprises pour identifier ces espèces et proposer un schéma de colonisation.

3.4. Structure de l'assemblage

L'analyse du NMDS sur les abondances des 59 espèces communes a permis de différencier deux gradients : l'un d'abondance et le deuxième de saisonnalité (période de colonisation) (Figure 2-7a). Un premier gradient a été observé sur l'axe 1 sur lequel les espèces ont formé trois groupes distincts : les espèces peu abondantes comme *Lethrinus harak*, *Chrysiptera glauca* et *Ctenochaetus striatus* avec moins de 200 individus (sur la gauche), les espèces abondantes comme *Chromis viridis*, *Stegastes nigricans* et *Corythoichthys flavofasciatus* totalisant de 200 à moins de 3 000 individus (au centre) et les espèces très abondantes comme *Chrysiptera biocellata* et les leptocephales avec au moins 3 000 individus (sur la droite). Sur le deuxième axe, les espèces ont été distribuées selon la période de colonisation. Les espèces

situées en bas de la Figure 2-7 (*Corythoichthys flavofasciatus*, Soleidae sp3 et *Bothus pantherhinus*) ont colonisé préférentiellement de la fin de l'hiver jusqu'au début de l'été (particulièrement de novembre à février). Les tests de Kruskal-Wallis ont confirmé que les abondances des ces espèces ont été significativement plus élevées entre novembre et février qu'au cours du reste de l'année (*Corythoichthys flavofasciatus*, $P = 0,047$; Soleidae sp3, $P = 0,007$ et *Bothus pantherhines*, $P = 0,049$). Au contraire, les espèces situées dans le haut de la Figure 2-7 ont colonisé de préférence en hiver (particulièrement de juin à octobre) (*Stegastes albifasciatus*, *Stegastes nigricans*, *Chromis viridis* et *Chrysiptera biocellata*). Ces différences dans la période de colonisation ont été significatives uniquement pour *Stegastes albifasciatus* et *Stegastes nigricans* (tests de Kruskal-Wallis, pour ces deux espèces, $P < 0,001$). La majorité des espèces situées au milieu de l'axe 2 (53 des 59 espèces sélectionnées) comme *Chrysiptera glauca*, *Ptereleotris evides*, *Ctenochaetus striatus* ou *Bothus* sp1 ont colonisé le récif tout au long de l'année (Figure 2-7).

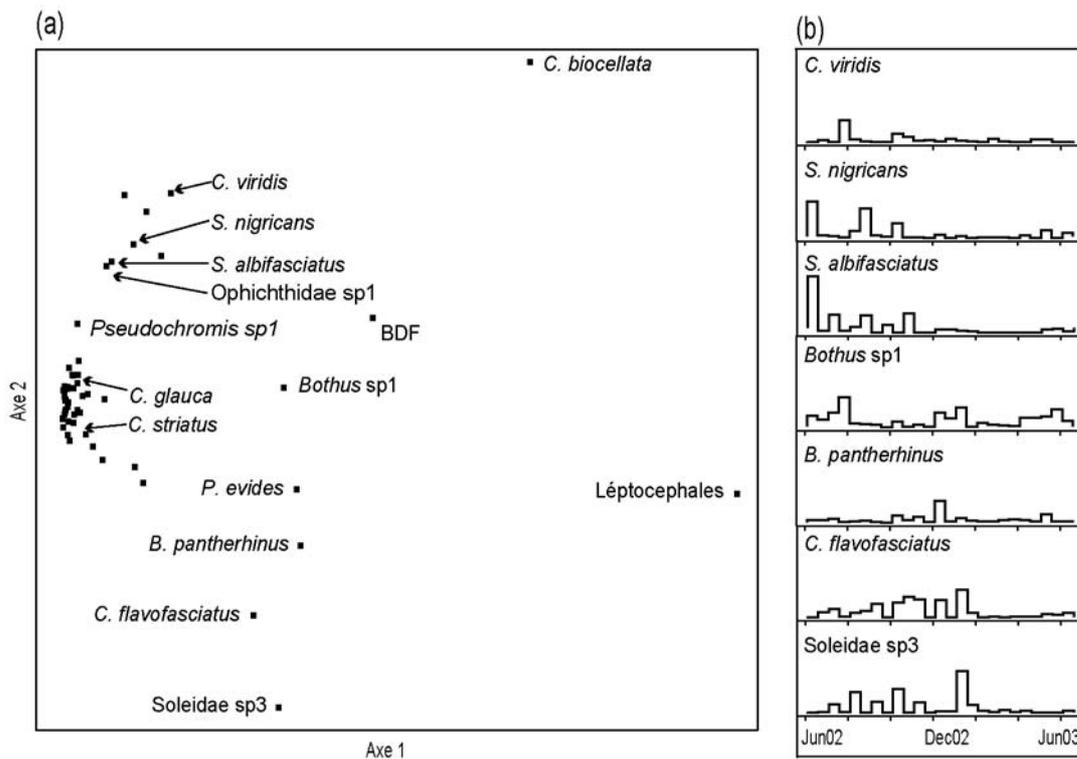


Figure 2-7. Analyse NMDS (a) de l'assemblage des 59 espèces communes (stress = 0,12). Abondances moyennes par quartier de lune de quelques espèces (b). Pour ces deux figures, les espèces positionnées en bas ont colonisé préférentiellement au cours de l'été alors que celles situées en haut ont colonisé de préférence en hiver. Les espèces rares ont été regroupées dans la variable Bruit De Fond (BDF).

La classification hiérarchique ascendante (CHA) réalisée à partir des variables synthétiques a permis d'identifier quatre schémas de colonisation pour les espèces communes (Figure 2-8). Les tests de Kruskal-Wallis, entrepris sur chacune des variables synthétiques, ont montré que celles-ci étaient significativement différentes en fonction des groupes (Figure 2-9 ; $P < 0,001$). Ces tests ont donc confirmé la consistance des groupements formés par la CHA.

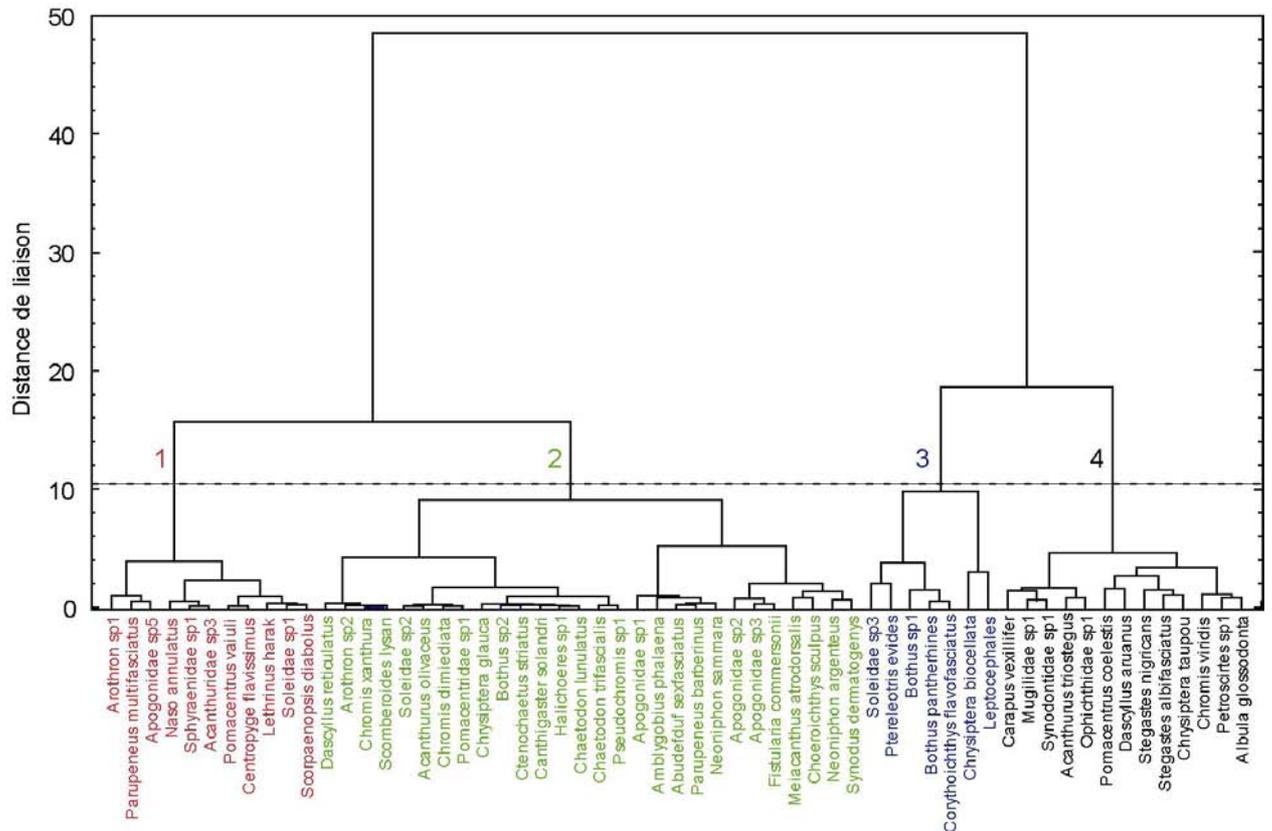


Figure 2-8. Dendrogramme réalisé à partir des variables synthétiques (Tableau 2-1). Le groupement des espèces communes a été effectué selon la méthode de Ward (distance euclidienne). La coupure de l'arbre (pointillés) a permis d'identifier quatre groupes ayant chacun leur schéma de colonisation (Figure 2-10).

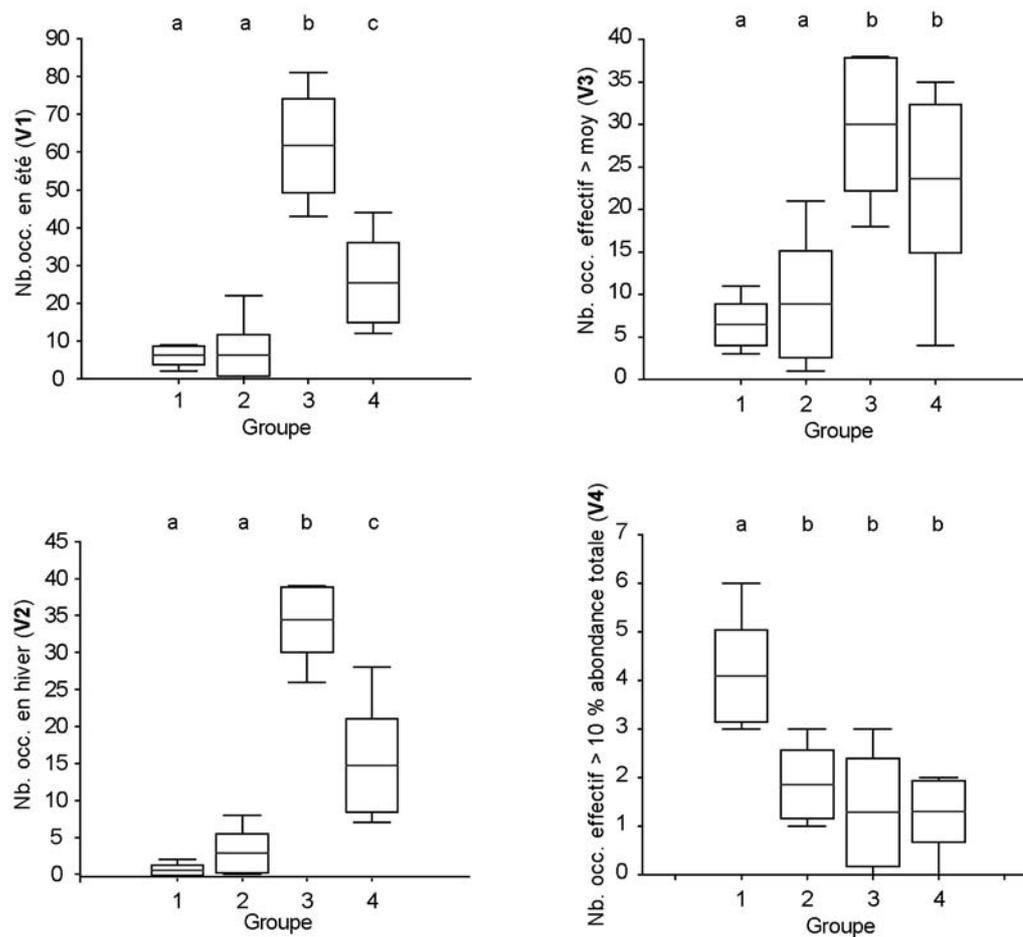


Figure 2-9. Boîtes à moustaches des variables synthétiques V1, V2, V3 et V4 présentées dans le Tableau 2-1 pour les quatre groupes identifiés par la CHA. Les limites supérieures et inférieures des boîtes correspondent à \pm l'erreur standard, les barres horizontales indiquent la moyenne, les moustaches les valeurs extrêmes. Différentes lettres indiquent des différences significatives entre les groupes (tests *a posteriori* de Tukey).

Les particularités de chacun des groupes formés par la CHA ont été les suivantes :

- Le groupe 1 (19 % des espèces communes) a réuni les espèces
 - de faible abondance (moyenne de $0,2 \pm 0,1$ individu.échantillon⁻¹),
 - dont la colonisation s'est déroulée
 - principalement au moment de l'été (l'occurrence de ces espèces en été a été en moyenne 12 fois supérieure à la période hivernale, Figure 2-9 V1-V2),
 - par pics importants (quatre pics de colonisation ont apporté en moyenne plus de 40 % des effectifs de ces espèces sur toute la période d'échantillonnage) (Figure 2-9 V4).

- Le groupe 2 (47 % des espèces communes) a réuni les espèces
 - o de faible abondance ($0,3 \pm 0,1$ individu.échantillon⁻¹),
 - o dont la colonisation s'est déroulée
 - tout au long de l'année (Figure 2-9 V1-V2),
 - avec deux à trois pics assez marqués (Figure 2-9 V4).

- Le groupe 3 (12 % des espèces communes) a réuni les espèces
 - o très abondantes ($62,9 \pm 52,4$ individus.échantillon⁻¹)
 - o dont la colonisation s'est déroulée
 - tout au long de l'année et principalement en été (l'occurrence moyen a été égale à $61,7 \pm 14,8$ en été et à $34,4 \pm 8,7$ en hiver ; Figure 2-9 V1-V2),
 - avec de nombreux pics d'amplitude modérée (Figure 2-9 V3).

- Le groupe 4 (22 % des espèces communes) a réuni les espèces
 - o ayant des abondances moyennes ($3,7 \pm 2,9$ individus.échantillon⁻¹),
 - o dont la colonisation s'est déroulée
 - principalement en hiver à l'exception de quelques espèces (*Albula glossodonta*, Mugilidae sp1, *Petroscirtes* sp1)
 - avec de nombreux pics d'amplitude modérée (Figure 2-9 V3).

Les résultats de la classification ont conforté ceux de la NMDS : les trois espèces pour lesquelles la NMDS a révélé une colonisation principale en été (*Corythoichthys flavofasciatus*, Soleidae sp3 et *Bothus pantherhinus*, Figure 2-7) ont été classées dans le même groupe (groupe 3) dans la CHA (Figure 2-10). De la même manière, la majorité des espèces (75 %) pour lesquelles la NMDS a révélé une colonisation principale en hiver (*Stegastes albifasciatus*, *Stegastes nigricans* et *Chromis viridis*, Figure 2-7) ont été classées dans le même groupe (groupe 4) dans la CHA (Figure 2-10). Ces espèces, identifiées comme saisonnières par les deux analyses ont été celles qui ont rendu la PERMANCOVA significative. En effet, une PERMANCOVA réalisée *a posteriori* sur les abondances des espèces communes sans ces espèces à colonisation saisonnière n'a pas montré de différence significative entre Mois Lunaires ($P = 0,072$) ni d'interaction significatives entre Mois

Lunaires et Quartier Lunaire ($P = 0,060$), bien que les valeurs de P aient été proches du seuil de significativité. Enfin il est apparu que la NMDS a moins discriminé les schémas de colonisation que la CHA. En effet, les espèces peu abondantes (≤ 23 individus capturés sur l'ensemble de l'échantillonnage) ont été regroupées avec les espèces sans saisonnalité sur la NMDS alors qu'elles ont formé sur la CHA le groupe 1, caractérisé par une colonisation estivale.

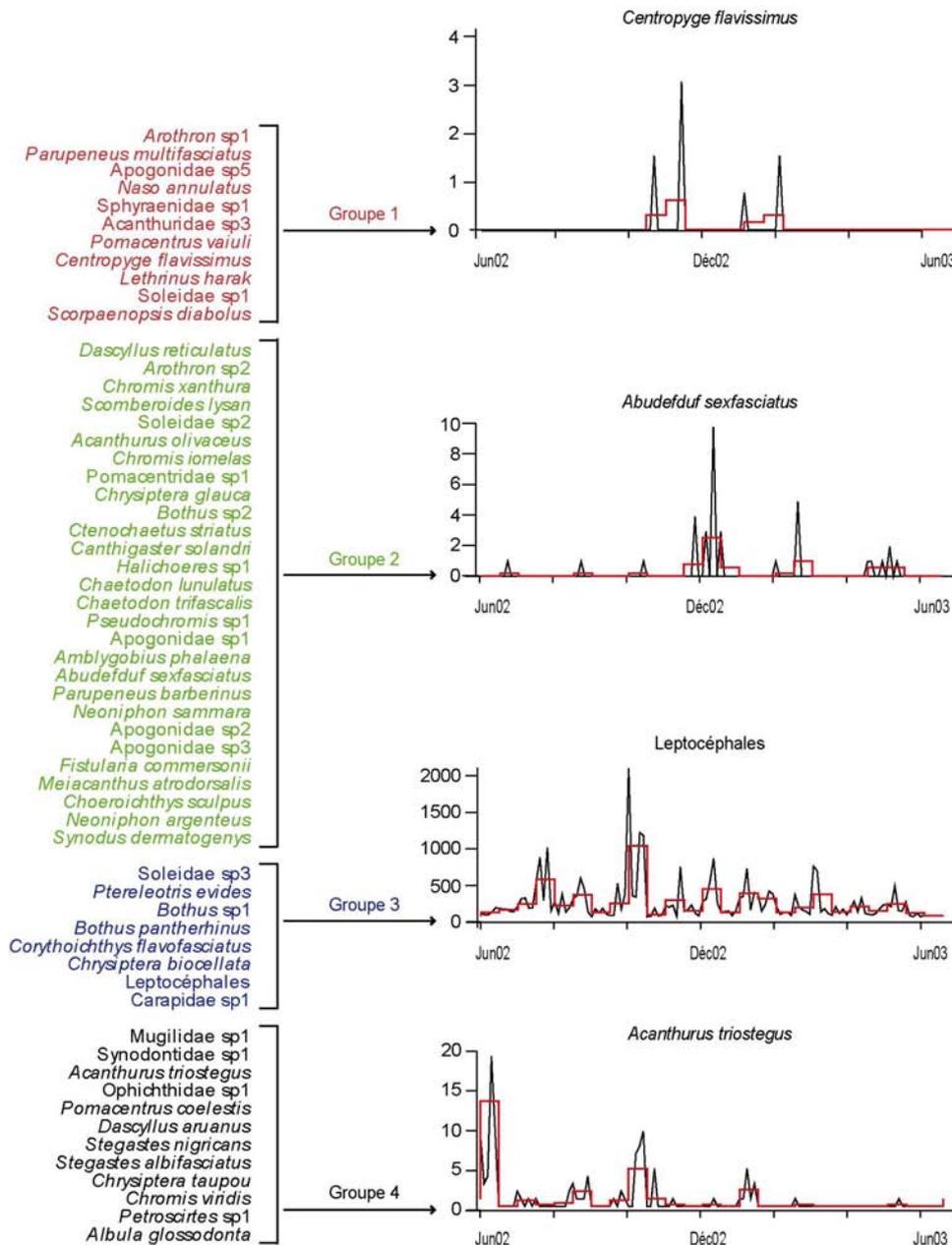


Figure 2-10. Typologie de la colonisation repris d'après la Figure 2-8. Les quatre principaux schémas de colonisation sont illustrés par une espèce représentative de chacun de ces groupes. Les lignes noires indiquent les valeurs journalières, les lignes rouges les moyennes par quartier de lune (campagne de cinq jours).

3.5. Liens entre les variables environnementales et la colonisation

La PERMANCOVA (Tableau 2-5) a montré qu'il existait un effet significatif des covariables (i.e. des variables environnementales) sur le flux larvaire ($P < 0,001$). La régression multiple multivariée a permis de déterminer plus précisément lesquelles des variables environnementales ont été liées au flux larvaire. Chacun des trois groupes de variables environnementales a expliqué une part significative (12,9 %) des variations de l'assemblage (Tableau 2-11) : le Vent (5,6 %), la Nébulosité (4,2 %) et les Vagues (3 %).

Tableau 2-11. Régression multiple multivariée entre les abondances des espèces (assemblage) et les variables environnementales après une sélection progressive pas à pas de ces dernières variables.

Variables	P		Proportion expliquée	Cumule des proportions expliquées
Vent	< 0,001	***	5,6 %	5,6 %
Nébulosité	0,001	***	4,2 %	9,9 %
Vague	0,041	*	3,0 %	12,9 %

*** $\leq 0,001$; ** $\leq 0,010$; * $\leq 0,050$; n.s. $> 0,050$.

Les corrélations de l'abondance totale et l'abondance des espèces les plus abondantes et fréquentes avec chacune des six variables environnementales ont été globalement faibles (τ - Kendall $< 0,500$; Tableau 2-12). Cependant, les abondances de quelques espèces ont été significativement liées à certaines variables environnementales. Les pics d'abondance de cinq espèces (*Albula glossodonta*, *Corythoichthys flavofasciatus*, *Ptereleotris evides*, *Chrysiptera biocellata*, *Bothus pantherhinus*) ont coïncidé avec de fortes précipitations ou une importante couverture nuageuse (Tableau 2-12). Par ailleurs, les maximums d'abondance d'*Albula glossodonta* et de *Corythoichthys flavofasciatus* ont été enregistrés lorsque le vent provenait du Nord et de l'Est. Pour ces mêmes espèces, les abondances les plus faibles étaient observées lorsque le vent provenait de l'Ouest. Le même lien a été révélé entre l'abondance totale et la direction du vent : l'abondance totale a été supérieure les jours où le vent provenait du Nord et de l'Est (test de Kruskal-Wallis, $P = 0,026$). Aucun lien significatif n'a pu être établi entre l'abondance des larves et la direction ou la hauteur significative des vagues, excepté pour les leptocephales dont l'abondance a été négativement corrélée à la hauteur des vagues.

Tableau 2-12. Corrélations (τ -Kendall) de l'abondance totale et de l'abondance des 10 espèces les plus abondantes et fréquentes avec chacune des variables environnementales. P = Précipitations ; CN = Couverture Nuageuse ; DV = Direction du Vent ; VV = Vitesse du Vent ; DMV = Direction Moyenne des Vagues et HSV = Hauteur Significative des Vagues.

	Nébulosité				Vent				Vague			
	P		CN		DV		VV		DMV		HSV	
	τ	P	τ	P	τ	P	τ	P	τ	P	τ	P
Abondance totale	0,203	0,023 **	-0,010	0,909 n.s.	-0,046	0,607 n.s.	0,019	0,837 n.s.	-0,111	0,219 n.s.	-0,063	0,484 n.s.
<i>Albula glossodonta</i>	0,112	0,445 n.s.	0,305	0,033 *	0,440	0,002 **	0,180	0,216 n.s.	0,010	0,943 n.s.	0,237	0,101 n.s.
Leptocéphales	0,059	0,525 n.s.	-0,002	0,985 n.s.	0,053	0,567 n.s.	-0,068	0,462 n.s.	-0,092	0,318 n.s.	-0,191	0,037 *
<i>Corythoichthys flavofasciatus</i>	0,104	0,336 n.s.	0,244	0,022 *	0,243	0,022 *	0,023	0,832 n.s.	0,087	0,423 n.s.	0,097	0,368 n.s.
<i>Chromis viridis</i>	-0,077	0,568 n.s.	-0,116	0,388 n.s.	-0,097	0,467 n.s.	0,132	0,323 n.s.	-0,121	0,367 n.s.	-0,056	0,678 n.s.
<i>Chrysiptera biocellata</i>	0,263	0,005 **	0,007	0,938 n.s.	-0,127	0,181 n.s.	-0,039	0,686 n.s.	-0,101	0,287 n.s.	-0,053	0,578 n.s.
<i>Stegastes nigricans</i>	-0,094	0,480 n.s.	-0,101	0,447 n.s.	-0,196	0,137 n.s.	0,170	0,198 n.s.	-0,12	0,365 n.s.	-0,016	0,905 n.s.
<i>Ptereleotris evides</i>	0,324	0,004 **	0,013	0,909 n.s.	-0,048	0,676 n.s.	0,067	0,558 n.s.	-0,089	0,440 n.s.	0,025	0,827 n.s.
<i>Bothus</i> sp1	0,116	0,255 n.s.	-0,095	0,354 n.s.	-0,046	0,652 n.s.	0,114	0,264 n.s.	0,004	0,967 n.s.	0,071	0,484 n.s.
<i>Bothus pantherhinus</i>	0,310	0,002 **	0,112	0,280 n.s.	-0,046	0,656 n.s.	0,052	0,613 n.s.	-0,121	0,242 n.s.	-0,086	0,407 n.s.
Soleidae sp3	-0,068	0,545 n.s.	0,100	0,369 n.s.	0,199	0,074 n.s.	-0,012	0,912 n.s.	0,165	0,138 n.s.	-0,031	0,779 n.s.

*** \leq 0,001 ; ** \leq 0,010 ; * \leq 0,050 ; n.s. > 0,050.

4. DISCUSSION

4.1. Efficacité du filet de crête à Wallis

Cette étude est la première de cette ampleur à avoir été menée sur la colonisation à Wallis (13 mois lunaires, 125 jours échantillonnés). Le marnage observé au cours des quartiers de lune (< 1,5 m) n'a pas empêché la réussite des captures par ces filets fixés. Le suivi temporel a permis de dénombrer 69 % des espèces de larves identifiées à Wallis (109 parmi les 158, cf. chapitre 3, § 4.1.). La richesse des captures a été similaire aux 36 familles recensées au cours de 50 mois consécutifs sur l'atoll de Rangiroa par Lo-Yat (2002) à l'aide d'un filet stationnaire placé dans un hoa mais nettement inférieur aux 65 familles/groupes identifiés par

McIlwain (2003) sur une durée plus courte (4-5 mois au cours de deux étés consécutifs) à Ningaloo Reef, au Nord-Ouest de l'Australie à l'aide de filets de crête. Cette différence de richesse provient de l'importante diversité de l'ichtyofaune qui caractérise le Pacifique Ouest en comparaison des régions du Pacifique centre et Est (Bellwood et Hughes, 2001). La deuxième raison pourrait venir du fait que nous avons identifié principalement la « fraction des gros » (i.e. les larves de poisson dont la hauteur de corps > 5 mm), alors que McIlwain a étudiée tout le contenu des collectes, ce qui accroît considérablement la richesse. Dans notre étude, le filet de collecte a présenté trois limites importantes déjà observées par Dufour et Galzin (1993), Doherty et McIlwain (1996) et Lo-Yat (2002). Seule une petite fraction des collectes a pu être identifiée. Les petites larves, très abondantes dans les captures, sont généralement abîmées à l'intérieur du collecteur par des courants puissants créés lors du déferlement des vagues. Dans ces conditions, leur identification est délicate, voire impossible. Deuxièmement, cet engin de capture ne permet pas de collecter des larves qui transitent ailleurs que sur le bourrelet détritique. Enfin la dernière limite qu'impose ce type de filet stationnaire est celle d'un échantillonnage assez retreint dans l'espace : seul un linéaire de bourrelet détritique, égal à la largeur du filet, est échantillonné. Cependant cette dernière limite a pu être réduite dans cette étude. En effet, le site Nord est caractérisé par la présence de deux îlots qui forment un goulot naturel. L'eau provenant du déferlement des vagues et les larves ont été acheminées sur plusieurs dizaines de mètres de linéaire de récif jusqu'au filet (cf. chapitre 3).

L'étude pilote n'a pas montré de différence significative des abondances des espèces entre les filets éloignés de cinq mètres. Des études comparables réalisées à Moorea (Polynésie Française) n'ont révélées aucune différence de flux larvaire, ni entre deux filets de crête séparés de 10 m (Dufour, 1992a), ni entre six filets déployés tous les 200 m (Lecchini *et al.*, 2004). Les variations de l'abondance totale n'ont pas été significativement différentes entre 2 filets de collecte espacés d'environ 300 m à Wallis (Hebert, 2001). De la même manière, à Ningaloo Reef, deux filets espacés de 200 à 500 m ont enregistré des captures journalières similaires (Doherty et McIlwain, 1996 ; McIlwain, 2003). Il semble donc que l'arrivée des poissons s'opère simultanément entre sites séparés de quelques mètres à quelques kilomètres (voir la revue de Masterson *et al.*, 1997). Nous confirmons ainsi l'hypothèse que les collectes issues d'un seul filet de crête ont été représentatives de la colonisation de la partie Nord de Wallis.

4.2. Variations lunaires de la colonisation

L'arrivée massive de larves au moment de la nouvelle lune est une tendance généralement observée chez la plupart des poissons coralliens (McFarland et Ogden, 1985 ; Ochi, 1985 ; Robertson *et al.*, 1988 ; Dufour, 1991). La colonisation nocturne durant les phases les plus sombres du cycle lunaire seraient un processus adaptatif contre la prédation (Dufour, 1991 ; Victor, 1991). Néanmoins de nombreuses espèces colonisent le récif au cours d'autres phases de la lune, voire de façon aléatoire. Ainsi, Sponaugle et Cowen (1997), Lozano et Zapata (2003) ont trouvé, pour quelques espèces de Labridae et d'Antennariidae, un schéma de colonisation synchronisé sur les quartiers de lune. Notre étude pilote confirme les premiers résultats de Hebert (2001) et de Wantiez *et al.* (2004) : la colonisation à Wallis est liée à la lumière et à la hauteur d'eau. Elle se déroule principalement au moment des quartiers de lune. Ces périodes caractérisées par l'absence de lune pendant la moitié de la nuit, un marnage et donc un courant de marée faibles et une hauteur d'eau suffisante (bourrelet détritique immergé), réuniraient les conditions optimales pour que les larves puissent coloniser le lagon de Wallis.

La richesse spécifique a peu varié entre les quartiers de lune, la plupart des espèces communes étant présentes d'une campagne sur l'autre. En revanche, les abondances ont varié entre quartiers de lune selon les mois lunaires et entre mois lunaires selon les quartiers de lune. La colonisation s'est généralement déroulée par succession rapide d'événements de forte colonisation (pics de plusieurs centaines voire milliers d'individus) et de colonisation très modérée (quelques individus). Cette forte variabilité des abondances sur une courte échelle de temps a déjà été décrite dans la plupart des études portant sur la colonisation. Certains auteurs font état d'une colonisation en bancs plus ou moins compacts de larves (McCormick et Milicich, 1993 ; Sancho *et al.*, 1997 ; Leis et Carson Ewart, 1998). Ces bancs de larves, selon l'endroit précis où ils franchissent le bourrelet détritique, sont plus ou moins collectés par le filet. Ainsi, les abondances enregistrées au niveau des collectes peuvent varier fortement. Une autre explication fait intervenir l'interaction entre le comportement et la biologie des larves avec leur environnement. En effet, certaines conditions environnementales (marées, vagues, courants, nébulosité etc.) peuvent empêcher ou au contraire favoriser l'arrivée d'un nuage de larves (Kingsford et Finn, 1997).

Des schémas périodiques de colonisation ont été décelés à Wallis. Des espèces pour lesquelles des schémas de colonisation ont été décrits au moment des quartiers de lune dans diverses localités ont également montré un schéma périodique basé sur les quartiers de lune à Wallis. *Synodontidae* sp1 a colonisé le lagon de Wallis principalement au moment du dernier quartier de lune, comme d'autres espèces de cette famille à Moorea (*Saurida gracilis* et *Synodus* spp) ou à la Barbade (*Synodus intermedius*) (Dufour *et al.*, 1996 ; Sponaugle et Cowen, 1996). A l'opposé, les espèces et les groupes dont la colonisation se déroule principalement au cours des périodes de nouvelle lune comme *Stegastes nigricans* à Moorea (Dufour *et al.*, 1996), ou les leptocéphales à Ningaloo Reef (McIlwain, 2003) n'ont pas montré de schéma périodique dans nos pêches. Ces concordances de schémas entre localités (Australie, Polynésie Française et Wallis) suggèrent que la cyclicité de la colonisation est un trait de vie qui ne dépendrait pas de la localité. Une étude régionale sur la comparaison des schémas périodiques de colonisation permettrait de valider cette hypothèse.

4.3. Variations saisonnières de la colonisation

La durée de notre échantillonnage peut sembler trop courte pour tirer des remarques d'ordre général sur le processus de colonisation saisonnier. Plusieurs cycles annuels seraient nécessaires pour valider un schéma saisonnier de colonisation car les abondances peuvent être très variables au cours des années (Lefèvre, 1991 ; Lo-Yat 2002). Cependant, les études ayant portées sur de longues séries temporelles révèlent que les traits saisonniers et la richesse spécifique se retrouvent d'une année sur l'autre (Williams, 1983 ; McFarland et Ogden, 1985 ; Victor, 1986a, Milicich, et Doherty, 1994 ; Sponaugle et Cowen, 1996) et que des tendances peuvent être identifiées à partir d'un jeu de données d'un an (Luckhurst et Luckhurst, 1977).

La NMDS a souligné que la plupart des espèces communes ont colonisé la partie Nord du récif de Wallis tout au long de l'année. Quelques espèces ont colonisé préférentiellement au début de l'été (*Soleidae* sp3, *Corythoichthys flavofasciatus* et *Bothus pantherhinus*) alors que d'autres ont colonisé au cours de l'hiver (*Stegastes albifasciatus*, *Stegastes nigricans*, *Chromis viridis* et *Chrysiptera biocellata*). Néanmoins ces espèces n'ont représenté qu'une petite partie des espèces communes (10 %). La classification hiérarchique ascendante a permis de nuancer ces résultats. Elle a révélé que d'autres espèces avaient une colonisation

saisonnaire mais que celles-ci étaient peu abondantes dans les captures (≤ 23 individus). Finalement, nous avons montré que les campagnes de pêches avaient une composition spécifique et une abondance relativement similaires. Quelques campagnes, caractérisées par la présence ou l'absence de quelques espèces, ont formé des groupes distincts sur l'analyse discriminante (premiers quartiers de lune de juin 2002, septembre et octobre) mais la majorité des quartiers de lune (88 % des campagnes) n'ont pas été discriminés. Ainsi, (i) les schémas de colonisations observés toute l'année pour la plupart des espèces communes et abondantes et (iii) les similitudes de composition et d'abondance de la majorité des échantillons des quartiers de lune nous permettent de suggérer l'absence d'une forte saisonnalité de la colonisation du lagon Nord de Wallis tout en gardant bien à l'esprit les limites de cette étude.

Trois modèles principaux de colonisation d'un récif par des larves de poissons ont été décrits (Tableau 2-13). La colonisation peut être unimodale, allant d'une colonisation très saisonnière avec des pics restreints dans le temps (Grande Barrière d'Australie, Japon) à une colonisation prolongée sur sept mois, avec des pics d'amplitude moins prononcée comme en Polynésie Française ou à l'île de la Réunion. Au contraire, en d'autres lieux comme Gizo ou les îles San Blas, la colonisation peut se dérouler toute l'année avec à peu près la même intensité. Enfin, une colonisation bimodale est observée dans certaines régions de l'IndoPacique et dans la région Caraïbes.

Nos résultats suggèrent que le mode d'approvisionnement du lagon de Wallis en larves de poissons est annuel, sans pic saisonnier. D'autres études sur la variabilité inter-annuelle de la colonisation seraient nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

Tableau 2-13. Synthèse des travaux sur l’approvisionnement en larves de poissons coralliens (i.e. sur la colonisation ou sur l’installation selon les études). Les études sont classées d’abord selon le mode d’approvisionnement puis selon leur localisation (depuis les hautes vers les basses latitudes).

Mode d'approvisionnement	Pic saisonnier en mois (périodes)	Latitude	Site	Nb. taxons	(familles)	Auteur
Unimodal	1 (été)	33°0'N	Japon (Shikoku)	1		Ochi (1985)
Unimodal	2 (été)	23°3'S	Australie (One Tree Lagoon)	54	(22)	Russell <i>et al.</i> (1977)
Unimodal	7 (été)	21°0'S	Ile de la Réunion (la Saline)	98	(39)	Durville <i>et al.</i> (2002)
Unimodal	7 (été)	17°3'S	Polynésie Française (Moorea)	119	(50)	Dufour et Galzin (1992)
Unimodal	7 (été)	15°0'S	Polynésie Française (Rangiroa)	91	(36)	Lo-Yat (2002)
Bimodal	3 + 5 (été et hiver)	~19°N	Archipel des Hawaii	22	(9)	Revue in Walsh (1987)
Bimodal	3 + 1 (inter mousson)	~18°4'N	Philippines (Manille)	17		Pauly et Navaluna (1983)
Bimodal	?		Jamaïque	?		Munro et Williams (1985)
Bimodal	3 + 3 (printemps et automne)	12°2'N	Antilles néerlandaises (Curaçao)	16	(7)	Luckhurst et Luckhurst (1977)
Annuel présumé	Aucun pic	13°1'S	Wallis	109	(40)	Présente étude
Annuel	Aucun pic	9°2'N	Panama (San Blas)	6	(1)	Robertson <i>et al.</i> (1993)
Annuel	Aucun pic	8°1'S	Salomon (Gizo)	390	(81)	Hair et Doherty (2003)

4.4. Influence de l’environnement sur la colonisation

La relation entre chacune des variables environnementales et le flux larvaire a été généralement faible. Des liens significatifs ont tout de même été trouvés entre le vent et la nébulosité principalement et le flux larvaire. En effet, 5,6 % des variations de l’abondance de l’assemblage ont été expliqués par la direction et la vitesse du vent. La direction du vent a été liée aux abondances de deux espèces : lorsque le vent soufflait à l’Est ou Nord l’abondance d’*Albula glossodonta* et de *Corythoichthys flavofasciatus* était plus importante que lorsque le vent provenait d’autres directions. Durville (2002) a trouvé des résultats analogues à l’île de la Réunion : la colonisation du récif de la Saline par les larves de poisson s’est déroulée, principalement, lorsque le vent provenait du Nord et de l’Est. Par friction avec la surface de l’océan, le vent, selon son intensité et la régularité à laquelle il souffle, induit un courant ressenti jusqu’aux environs de 100 m de profondeur, i.e. la zone dans laquelle évoluent la majorité des larves de poisson (Leis, 1991b ; Boehlert *et al.*, 1992). Certaines espèces

pourraient profiter des courants induits par ces vents pour faciliter leur déplacement et coloniser le lagon de Wallis. Nous avons vu, par ailleurs, que les abondances de quelques espèces communes ont été positivement corrélées avec la nébulosité. Des résultats similaires ressortent d'une étude réalisée sur l'île de Moorea en utilisant la même technique (Dufour, 1992a, b). Sur une très courte échelle de temps (observations horaires), le passage de nuages s'accompagne d'une augmentation du flux larvaire par-dessus la crête récifale. Ainsi, l'augmentation de la nébulosité favoriserait la colonisation des larves de poissons, probablement parce que le risque de prédation est réduit. Une autre étude récente a démontré l'effet d'autres variables environnementales sur la colonisation larvaire : parmi 11 espèces de poissons coralliens étudiés au large de la côte pacifique de Colombie, deux espèces ont eu leur abondance corrélées avec le courant de marée (corrélation positive pour *Pomacanthus zonipectus* et négative pour *Scorpaenodes xyris*) et une espèce non identifiée d'Antennariidae a été positivement corrélée avec l'amplitude de marée (Lozano et Zapata, 2003).

Quelques travaux ont mis en évidence des événements de colonisation couplés avec des processus physiques exceptionnels tels que des cyclones ou des conditions hydrographiques anormales (Shenker *et al.*, 1993 ; Thorrold *et al.*, 1994b ; Lozano et Zapata, 2003). Ainsi, l'installation du mérrou *Epinephelus merra* sur l'île de la Réunion succéderait à des conditions cycloniques (Letourneur *et al.*, 1998 ; Chabanet *et al.*, 2005). Dans notre étude, aucun schéma de colonisation particulier (colonisation massive, pics multispécifiques etc.) n'a été observé lors d'événements exceptionnels dans la partie Nord de Wallis. Les richesses spécifiques et les abondances des collectes sont restées à des valeurs moyennes, même au cours d'événements venteux ou de grosse mer comme lors du passage du cyclone AMI au large de Wallis (13 janvier 2002).

En résumé, cette étude n'a pas mis en évidence de liens très marqués entre chacune des variables environnementales et le flux larvaire sur une longue durée (13 mois échantillonnés) ni sur un laps de temps plus court (lors de conditions environnementales exceptionnelles). Lorsque les variables environnementales étaient regroupées, celles-ci expliquaient presque 13 % des variations du flux larvaire. Cette proportion pourrait être considérée comme faible. Cependant, si l'on considère que :

- Les résolutions de ces variables environnementales ont été faibles en comparaison de la précision des abondances (une seule valeur moyenne journalière pour la couverture nuage, la vitesse et de la direction du vent, la vitesse et de la hauteur des vagues),
- Les processus stochastiques peuvent jouer un rôle prépondérant dans les variations du flux larvaire (Cowen, 1985 ; Choat *et al.*, 1988 ; Roughgarden *et al.*, 1988 ; Robertson *et al.*, 1993 ; Thorrold *et al.*, 1994b),
- L'échelle d'étude est celle d'un assemblage composé de 109 espèces, chacune pouvant réagir différemment (spécifiquement) aux variations de l'environnement,

alors, il apparaît que les variables environnementales ont un effet non négligeable sur l'approvisionnement larvaire même dans une localité caractérisée par les faibles fluctuations de son environnement physique comme l'île de Wallis.

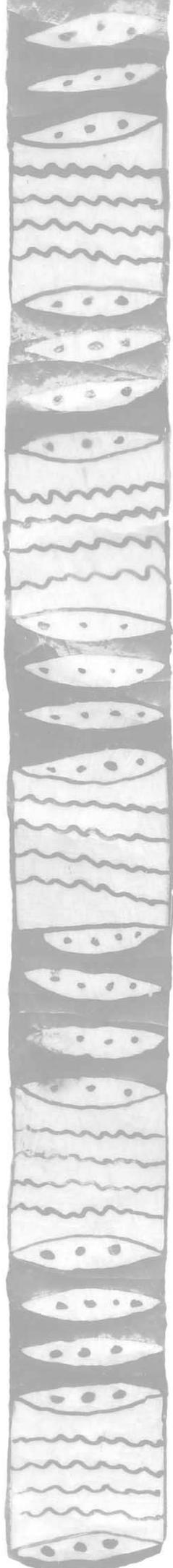
4.5. Hypothèse pour expliquer l'absence présumée de saisonnalité marquée de la colonisation à Wallis

Les nombreuses études s'étant intéressées au couplage entre la reproduction et le retour des larves concluent que la reproduction influence le moment d'arrivée des larves sur le récif (Robertson *et al.*, 1988 ; Doherty, 1991 ; Meekan *et al.*, 1993). Robertson *et al.* (1993) ont montré que la périodicité de la reproduction pouvait expliquer au moins 70 % des variations temporelles du flux larvaire.

Le cycle de reproduction des organismes marins (Russell *et al.*, 1977 ; Walsh, 1987) est largement tributaire des variables environnementales (température, longueur du jour, cycle lunaire, mousson). Au niveau des latitudes tropicales intermédiaires et hautes, l'écart de ces variables autour de leur valeur moyenne seraient responsables de la saisonnalité de la reproduction des invertébrés et des poissons coralliens (e.g. Giese et Pearse, 1974 ; Robertson *et al.*, 1993). Au niveau des régions plus équatoriales, caractérisées par de faibles variations de leur environnement physique comme Wallis, les poissons se reproduisent généralement sur une période qui s'étend sur plusieurs mois voire sur une période annuelle.

Le schéma de colonisation, présumé annuel sur Wallis, pourrait ainsi résulter d'une reproduction très étalée dans le temps pour de nombreuses espèces. Cette hypothèse est appuyée par le fait que :

- trois familles (Acanthuridae, Mullidae et Holocentridae) décrites comme ayant une colonisation saisonnière sur des récifs de moyenne latitude (île de la Réunion : Durville, 2002 ; Rangiroa : Lo-Yat, 2002) ont présenté, au contraire, un schéma annuel de colonisation et donc de reproduction à Wallis,
- la composition du flux larvaire ait été peu variable au cours de l'année (la plupart des espèces étant présentes toute l'année).



Chapitre 3

Variations spatiales et synchronisation de la colonisation



1. INTRODUCTION

Aux premiers stades ontogéniques, la distribution des larves dépend essentiellement du type d'œuf duquel les larves sont issues et de facteurs extrinsèques tels que les courants ou encore l'hydroclimat (température, salinité) (Leis et Goldman, 1984 ; Gray, 1993 ; Bradbury *et al.*, 2003). Puis, au cours de leur développement, les larves acquièrent des capacités natatoires, un développement sensoriel et un comportement qui leur permettent de contribuer activement à leur déplacement, et de contrôler, dans une certaine mesure, leur distribution spatiale (Bradbury *et al.*, 2003 ; Sampey *et al.*, 2004).

Les variations spatiales de l'arrivée des larves sur un récif peuvent avoir un effet déterminant sur la structure des assemblages de poissons coralliens (Roughgarden *et al.*, 1988 ; Sinclair, 1988). Ainsi, depuis une vingtaine d'années, de nombreuses études se sont intéressées aux variations spatiales de la colonisation (Tableau 3-1). La majorité indiquent que l'arrivée des larves est homogène à « méso-échelle » (quelques mètres à quelques kilomètres) mais qu'à grande échelle (100 km et au delà) elle devient hétérogène. Les résultats de ces études divergent en revanche pour une échelle spatiale d'environ 10 km. Sponaugle et Cowen (1996) ont remarqué que l'arrivée de larves pouvait être synchrone entre des sites séparés de quatre à 10 km mais que les abondances demeuraient très variables. Dufour *et al.* (1996) constatent eux aussi une synchronisation des captures entre des sites espacés de 8 à 12 km, mais uniquement pour les espèces très abondantes. Finalement, à notre connaissance, aucune étude n'a déterminé si, globalement, le flux larvaire est homogène à une échelle intermédiaire de l'ordre de 10 km.

Les études spatiales présentées dans le Tableau 3-1 ont été réalisées dans un intervalle de temps de quelques jours (Williams et English, 1992) à quelques années (Masterson *et al.*, 1997) mais toujours pour une seule échelle de temps. Les conclusions de ces auteurs apparaissent relativement limitées dans la mesure où les résultats d'une étude spatiale ne sont pas indépendants de la durée de l'échantillonnage. Ainsi, les travaux de Franco-Gordo *et al.* (2002) menés sur la distribution d'ichtyoplancton sur la côte Pacifique du Mexique ont révélé un assemblage homogène en période hivernale. La poursuite de cette étude au cours de la saison tropicale, caractérisée par la présence de masses d'eaux chaudes et stratifiées provenant du Costa-Rica, a dévoilé l'existence d'un gradient côte-large des assemblages de larves. Une

approche spatiale à diverses échelles de temps s'avère donc nécessaire pour comprendre dans sa globalité la dynamique de colonisation.

Les objectifs de cette étude menée à Wallis ont été de :

1. Déterminer si le flux larvaire est homogène entre des sites espacés d'environ 10 km et 20 km à l'échelle du quartier de lune, du mois lunaire et de l'année.
2. Tester s'il existe une structure spatiale des assemblages.
3. Tester si les variations spatiales des abondances sont liées aux variables environnementales.

Tableau 3-1. Synthèse des études sur les variations spatiales des abondances de larves de poissons coralliens. Les études sont classées selon leur échelle spatiale. Synchronique signifie que les captures sont corrélées ou que la tendance est la même entre les sites. Non synchronique signifie que les captures ne sont pas les mêmes entre les sites (i.e. non corrélées, tendance ou composition différentes).

Auteur	Récif	Espèce (nb.)	Echelle (km)	Colonisation
Juncker (Etude pilote, chapitre 2, § 3.1.)	Wallis	Assemblage (60)	0,005	Synchronique
Dufour (1992a)	Polynésie Fr. (Moorea)	Abondance totale	0,01	Synchronique
McFarland et Ogden (1985)	St Croix	<i>Haemulon flavolineatum</i>	0,2	Synchronique
Fowler <i>et al.</i> (1992)	Australie (Grande Barrière de Corail)	<i>Chaetodon rainfordi</i>	> 0,2	Synchronique
Lecchini <i>et al.</i> (2004)	Polynésie Fr. (Moorea)	Assemblage (97)	0,2-1,2	Variable selon les espèces
Hebert (2001)	Wallis	Abondance totale (58)	0,3	Synchronique
Valles <i>et al.</i> (2001)	St Lucie	Assemblage (76)	0,5	Synchronique
Pitcher (1988)	Australie (GBR)	<i>Pomacentrus nagasakiensis</i>	> 0,5	Synchronique
Thorrold <i>et al.</i> (1994b)	Bahamas	Quelques espèces (?)	0,5-1,5	Synchronique
Victor (1984)	Panama	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	0,5-50	Synchronique
Sponaugle et Cowen (1996)	Barbade	Assemblage (82)	4-10	Variable selon les espèces
Doherty et McIlwain (1996) et McIlwain (2003)	Australie (Nord-Ouest)	Assemblage (23)	5	Synchronique
Williams et English (1992)	Australie (Grande Barrière de Corail)	Abondance totale et quelques espèces (?)	< 6	Synchronique
Dufour <i>et al.</i> (1996)	Polynésie Fr. (Moorea)	Abondance totale et quelques espèces	> 8-12	Variable selon les espèces
Sampey <i>et al.</i> (2004)	Australie (Nord-Ouest)	Assemblage d'ichtyoplancton	15-50	Synchronique
Masterson <i>et al.</i> (1997)	Iles Vierges (St Croix)	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	0,5-50	Synchronique et non synchronique
Pitcher (1988)	Australie (Grande Barrière de Corail)	<i>Pomacentrus nagasakiensis</i>	100	Non synchronique
Fowler <i>et al.</i> (1992)	Australie (Grande Barrière de Corail)	<i>Chaetodon rainfordi</i>	> 100	Non synchronique

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Site d'étude et stratégie d'échantillonnage

Les larves de poissons ont été collectées sur les parties Nord, Est et Sud du bourrelet détritique de Wallis à l'aide de filets fixés. Les distances entre les sites sont précisées sur la Figure 3-1. Les pêches du suivi spatial se sont déroulées, comme pour le suivi temporel, au moment où la colonisation est la plus forte en terme de richesse spécifique et d'abondance : les nuits de quartiers de lune. Ainsi, les trois sites ont été échantillonnés simultanément au cours de campagnes de cinq jours centrées sur le premier quartier de lune et de cinq jours centrés sur le dernier quartier de lune, ceci chaque trimestre pendant un an (septembre 2002, décembre 2002, mars 2003 et juin 2003) (Figure 3-2). L'échantillonnage s'est déroulé pendant 40 jours sur les sites Nord et Sud et pendant 38 jours sur le site Est. Sur ce dernier site, une forte houle au cours des deux derniers jours de pêche du dernier quartier de lune de septembre 2002 a rabattu le filet et a ainsi empêché l'échantillonnage du flux de larves pendant cette période.

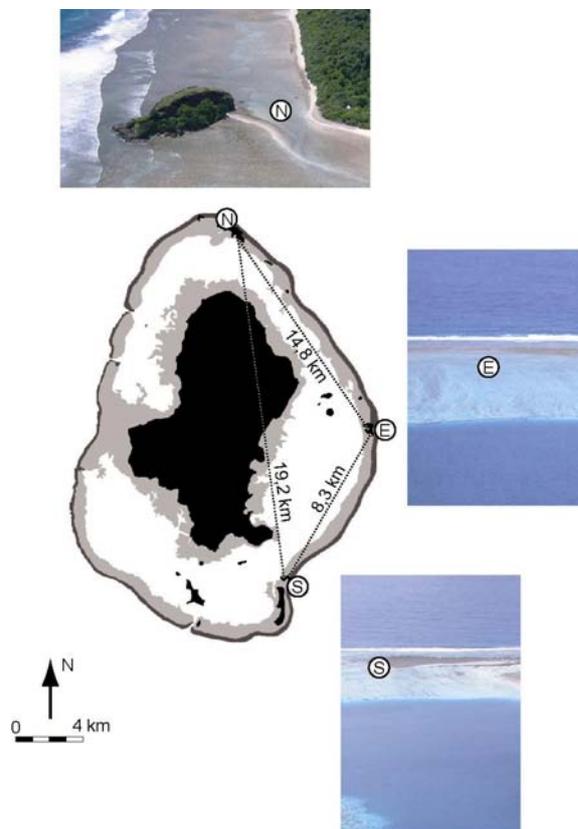


Figure 3-1. Distances inter-filets et photographies aériennes des sites de pêche N = Nord, E = Est, S = Sud.

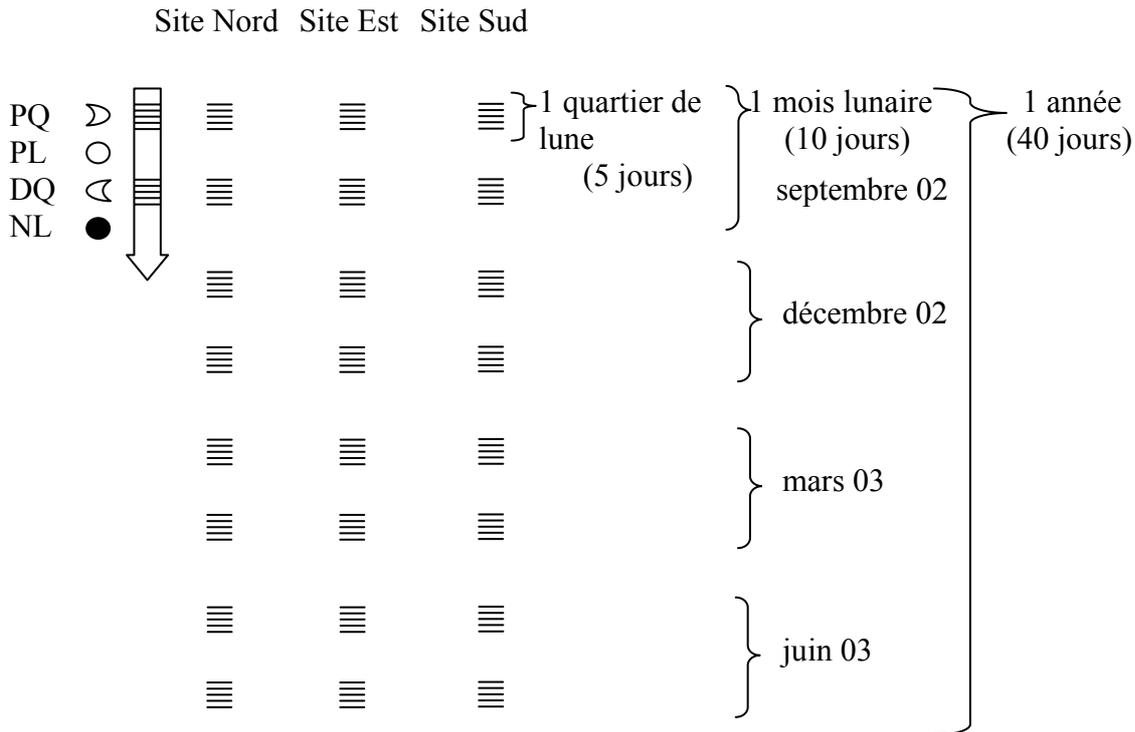


Figure 3-2. Protocole d'échantillonnage. La flèche représente le cycle lunaire, les zones hachurées, les périodes au cours desquelles l'échantillonnage a été mené. Un quartier de lune correspond à cinq jours de pêche, un mois lunaire à $2 \times 5 = 10$ jours et l'année à $8 \times 5 = 40$ jours. PQ = premier quartier, PL = pleine lune, DQ = dernier quartier, NL = nouvelle lune.

Deux approches ont été retenues pour analyser les variations spatiales de la colonisation larvaire : une comparaison des captures entre les sites, indépendamment du linéaire de bourrelet détritique collecté, et une comparaison du flux larvaire entre les sites pondérée par le linéaire collecté. La première approche a permis de déterminer quel site a été plus intéressant pour la collecte de larve en terme quantitatif. La deuxième approche a permis de déterminer à quel endroit le flux larvaire a été le plus élevé.

Les filets n'ont pas été positionnés de la même manière sur les trois sites car ceux-ci présentent des caractéristiques géomorphologiques différentes (Figure 3-1). Les filets à l'Est et au Sud ont été placés directement sur le bourrelet détritique. Il est supposé que ces deux filets ont enregistré un flux de larves pour un linéaire égal à 2 m (largeur de l'ouverture des filets). Le filet Nord a été placé dans un goulot entre les îlots Nukulaelae et Nukuloa (Figure 3-3). Le linéaire de bourrelet détritique collecté pour ce filet a été déterminé par une expérience préliminaire. Pour ce faire, 100 g de fluorescéine ont été largués tout les 200 m sur

une longueur de 1,4 km, à mi-distance entre les vagues déferlantes (milieu très turbulent favorisant la dispersion du colorant) et les îlots (courant ralenti sur la ligne de rivage) (Figure 3-3). Un échantillonnage plus fin (largage de fluorescéine tous les 20 m) a permis de préciser les limites du linéaire pour lequel l'eau est amenée jusqu'au goulot. Les points échantillonnés ont été repérés au GPS et balisés préalablement au largage du colorant. Un observateur placé au sommet de Nukulaelae a surveillé en continu la dérive des nuages de colorants. L'expérience a été conduite lorsque les conditions environnementales étaient celles généralement rencontrées les jours de pêche : au cours d'un quartier de lune (29 avril 2004), à marée montante entre 07h30 et 13h30 (marée basse : 0,80 m à 07h21, marée haute : 1,55 m à 13h26) alors que l'alizé soufflait entre 80 et 110° avec une vitesse moyenne de 4,5 m.s⁻¹ (vitesse maximale = 7 m.s⁻¹).

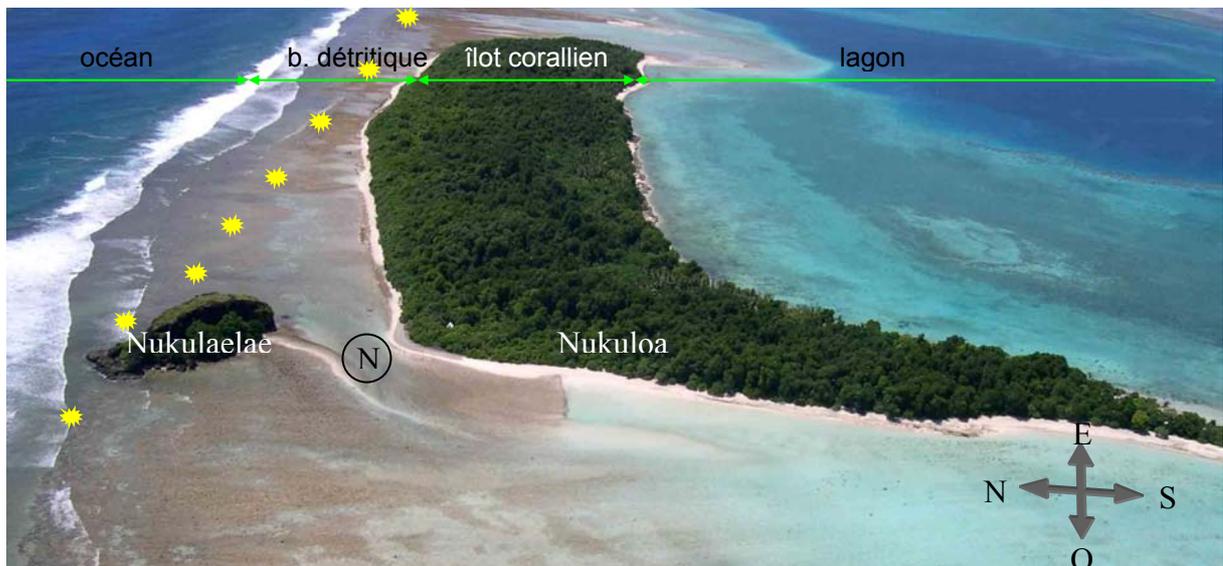


Figure 3-3. Largage de fluorescéine (étoile jaune) pour l'évaluation du linéaire du bourrelet détritique collecté sur le site Nord (N).

2.2. Variables environnementales

Les liens entre les variables environnementales et le flux larvaire ont été abordés dans le chapitre précédent. Au niveau du suivi spatial, l'étude des variables environnementales a pour but de comparer les liens entre ces variables et les abondances des larves sur les différents sites. La Couverture Nuageuse et les Précipitations ont été écartées de cette étude car il est supposé que leur effet est similaire entre les sites échantillonnés distants de moins de 20 km.

Seules les variables environnementales pouvant engendrer des effets différents selon l'orientation des sites ont été considérées : la Vitesse Moyenne du Courant au niveau des filets (Figure 3-4), la Vitesse du Vent, la Direction du Vent, la Hauteur Significative des Vagues et la Direction Moyenne des Vagues. N'ayant disposé de débitmètres qu'à la fin de l'échantillonnage, les données de courant recouvrent la période du premier et du dernier quartier de lune de juin 2003 (respectivement cinq et quatre jours). L'enregistrement des autres variables est précisé dans le chapitre Présentation générale (§ 3.4.). A la différence de la Vitesse Moyenne du Courant, nous ne disposons, pour les autres variables que d'une seule mesure pour les trois sites.



Figure 3-4. Relevé du courant moyen enregistré par un débitmètre, attaché directement au cadre du filet. Le débitmètre est positionné à équidistance des côtés (à 1 m des bordures gauche et droite du cadre) et à 20 cm de la dalle corallienne, de manière à enregistrer le courant même lorsque la hauteur d'eau est faible tout en évitant une partie des turbulences formées par le courant sur le substrat.

Plutôt que de regrouper les directions par secteur (Nord, Est, Sud, Ouest, comme pour le suivi temporel, cf. chapitre 2, § 2.2.), chaque donnée de direction du vent ou des vagues (donnée angulaire) a été séparée en deux composantes orthogonales à l'aide d'une transformation sinus et cosinus en suivant les indications de Zar (1984). La transformation sinus informe sur la direction Est-Ouest et la transformation cosinus sur la direction Nord-Sud (Figure 3-5). La variable Direction du Vent a ainsi été scindée en deux variables de direction (Nord-Sud et Est-Ouest) qui varient entre -1 et +1. Le même protocole a été appliqué pour la Direction Moyenne des Vagues. Cette méthode qui permet de décrire de manière très précise la direction du vent et des vagues est apparue justifiée dans le cadre de cette étude spatiale.

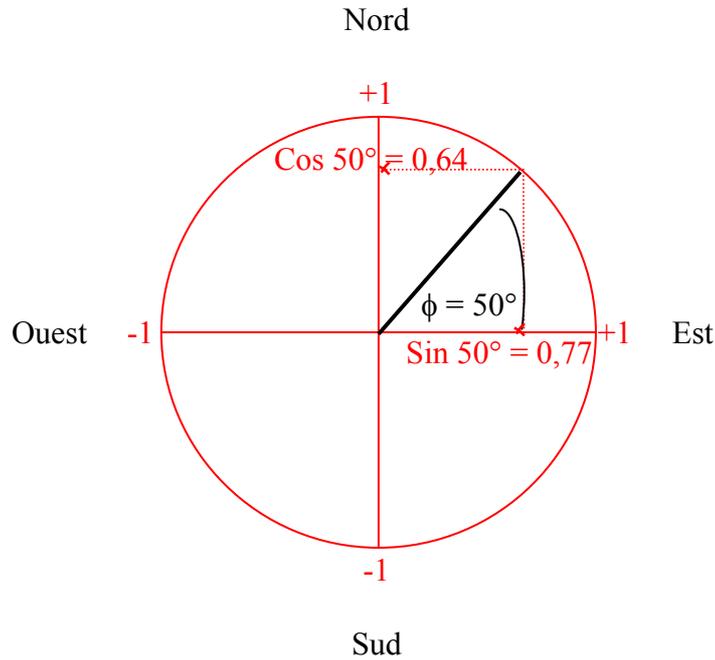


Figure 3-5. Projection d'un angle ϕ sur un repère orthogonal. La direction du vent ($\phi = 50^\circ$) est transformée en deux coordonnées (0,77 ; 0,64 sur les axes sinus et cosinus respectivement). La projection sur l'axe Nord-Sud correspond au cosinus ; celle sur l'axe Est-Ouest, au sinus.

La direction du vent n'est pas une variable indépendante de la vitesse du vent. En effet, si le vent a une vitesse nulle ou très faible, la direction du vent n'a pas de sens. Ce raisonnement est aussi valable pour la direction des vagues et leur hauteur. Comme dans l'étude de Bergenius *et al.* (2005), il a été décidé de coupler les variables Direction du Vent et Vitesse du Vent et de coupler les variables Direction Moyenne des Vagues et Hauteur Significative des Vagues :

Vent N-S : Vitesse du Vent (m.s^{-1}) x Direction du Vent N-S ($\cos \phi$)

Vent E-O : Vitesse du Vent (m.s^{-1}) x Direction du Vent E-O ($\sin \phi$)

Vague N-S : Hauteur Significative des Vagues (m) x Direction Moyenne des Vagues N-S
($\cos \phi$)

Vague E-O : Hauteur Significative des Vagues (m) x Direction Moyenne des Vagues E-O
($\sin \phi$)

2.3. Analyses des données

2.3.1. Comparaisons du classement des espèces entre les sites

Les comparaisons du classement en rang des espèces entre les sites ont été réalisées grâce à un χ^2 de proportion. Seules les espèces communes aux trois sites ont été étudiées (53 espèces). Pour chacun des sites, les espèces ont été classées en fonction de leur rang d'abondance. Le test du χ^2 a comparé, pour chaque espèce, le classement observé entre les trois sites par rapport à un classement théorique (i.e. même rang sur les trois sites). En cas de différences significatives, deux types de test *a posteriori* étaient entrepris en partitionnant la matrice de données (Siegel et Castellan, 1989). Les premiers tests ont eu pour objectif de déterminer de quels sites provenaient ces différences. Pour ce faire, les sites ont été comparés deux à deux (sites Nord et Est ; sites Nord et Sud et sites Est et Sud). Les deuxièmes types de tests *a posteriori* ont eu comme objectif de déterminer à partir de quel rang (quelle espèce) les différences de classement entre les sites devenaient significatives. Ils ont été répétés sur un nombre croissant d'espèces, depuis les espèces les plus abondantes jusqu'aux moins abondantes, ceci jusqu'à ce que des différences significatives soient trouvées.

2.3.2. Analyse des variations spatiales du flux larvaire

L'étude des variations spatiales du flux larvaire a porté sur l'analyse de la richesse spécifique, de l'abondance totale et des abondances des espèces sur les trois sites. L'objectif a été de tester si le flux larvaire était différent entre les sites pour trois échelles de temps : le quartier lunaire, le mois lunaire et l'année.

Les variations de la richesse spécifique et de l'abondance totale entre les sites ont été analysées avec des analyses de variances univariées. Une transformation $\log(X+1)$ a permis de normaliser les données de la richesse spécifique et de l'abondance totale sur toutes les échelles temporelles (quartier de lune, mois lunaire et année) et spatiales (un filet, trois filets) (tests de Shapiro-Wilks, $P > 0,050$). Ainsi, il a été décidé d'analyser la richesse spécifique et l'abondance totale avec des analyses de variances classiques (sans permutation). En effet, dans la présente étude, les conditions de normalité étant remplies sur les données

transformées, les analyses de variances classiques en test paramétrique (ANOVA) ou non paramétrique (Kruskal-Wallis) sont apparues plus adaptées aux traitements des données. L'homoscédasticité a été testée à l'aide du test de Cochran. Dans le cas où les variances n'étaient pas significativement différentes entre les sites ($P > 0,050$), les comparaisons entre les sites ont été effectuées à l'aide d'une ANOVA à un facteur. Si les variances étaient significativement différentes, un test de Kruskal-Wallis a été utilisé. Les hypothèses testées étaient l'absence de différence de la richesse spécifique et de l'abondance totale entre les sites à l'échelle du quartier de lune, du mois lunaire et de l'année. En cas de significativité, des tests *a posteriori* ont été entrepris pour identifier de quel site provenait ces différences (test de Tukey *a posteriori* de l'ANOVA ou test de Steel-Dwass *a posteriori* du test de Kruskal-Wallis).

Les conditions de normalité n'étant pas remplies au niveau spécifique (test de multinormalité de Dagnelie, $P < 0,050$), les variations des abondances des espèces ont été analysées grâce à des analyses de variances par permutations (PERMANOVA) multivariées, décrites dans le chapitre précédent (§ 2.3.2.1.). Cette approche qui tient compte des abondances de chacune des espèces capturées est particulièrement intéressante pour appréhender les variations de l'assemblage. Le facteur Filet a été un facteur fixé à trois modalités correspondant aux trois sites d'étude (Nord, Est et Sud). L'hypothèse testée a été l'absence de différence d'assemblage entre les sites. Cette analyse a également été réalisée sur chacune des échelles de temps : quartier de lune, mois lunaire et année. La matrice de données de l'assemblage étant comparable à celle de l'assemblage étudiée lors du suivi temporel (cf. chapitre 2), la même mesure de distance a été employée : la mesure binomiale de dissimilarité. Les valeurs de P ont été obtenues à partir de 4 999 permutations sur les résidus.

Une analyse discriminante a été réalisée sur les sites en les projetant sur des axes discriminants (ou canoniques) issus des combinaisons linéaires des descripteurs des espèces. Concernant les différentes conditions d'application, le jeu de données de cette étude a respecté la nature quantitative des descripteurs (les abondances) et un nombre d'objets (118 pêches) plus grand que le nombre de descripteurs (76 espèces). L'analyse discriminante a été réalisée uniquement sur les espèces communes de manière à éviter le bruit de fond engendré par les espèces rares qui pourraient masquer les résultats. La sélection des espèces communes a été effectuée selon le protocole décrit par Manté *et al.* (2003) détaillé dans le chapitre 2 (§

2.3.2.1.). Si plusieurs valeurs du paramètre de rareté (α) étaient proposées par l'analyse de la courbe de la complexité en fonction de la distance de Krzanowski, les effectifs des espèces étaient transformés, avant la sélection, en coordonnées d'Hellinger. Le minimum des interdistances d'Hellinger entre les jours issus du tableau de départ et ceux issus du tableau final ont permis de choisir α (Manté *et al.*, 1995 ; Manté *et al.*, 2003).

2.3.3. Analyse de la synchronisation des captures entre les sites

Les analyses de synchronisation ont eu pour objectif de tester si l'arrivée des larves s'est déroulée simultanément ou avec un délai entre les sites.

Les liens entre les abondances des sites Nord et Est, Nord et Sud et Est et Sud ont été analysés sur toute la durée de l'échantillonnage (38 à 40 jours) à l'aide de tests de corrélations. Les abondances étudiées ont été l'abondance totale et les abondances des 20 espèces les mieux représentées numériquement. Pour mettre en évidence une relation monotone (croissante ou décroissante), Legendre et Legendre (1998) préconisent l'utilisation d'un test de corrélation non-paramétrique basé sur le calcul de rang comme le τ de Kendall.

Des analyses d'autocorrélations croisées ont permis de déterminer si les événements de colonisation se sont déroulés avec un délai entre les sites et de tester si le lien entre les abondances des espèces sur chacun des sites devenait significatif en tenant compte du délai (Priestly, 1981). Le niveau de significativité a été fixé à deux fois l'erreur standard des résidus, niveau admis de manière conventionnelle et habituellement trouvé dans les publications (e.g. McIlwain, 2003). Les analyses d'autocorrélations croisées ont été entreprises uniquement à l'échelle d'une campagne (cinq jours de pêche consécutifs).

2.3.4. Analyse des liens entre les variables environnementales et le flux larvaire

Les liens entre les variables environnementales et l'abondance des larves ont été analysés à l'aide de régressions univariées et multivariées. Ces techniques permettent d'étudier sélectivement ou simultanément l'effet de ces variables.

1. Les liens entre l'abondance totale et l'abondance de chacune des 20 espèces les mieux représentées numériquement d'une part, et les variables environnementales d'autre part, ont été examinés à l'aide de régressions multiples univariées pour chacun des sites (Bergenius *et al.*, 2005).
2. Les liens entre les abondances des espèces (l'assemblage) et les variables environnementales ont été examinés à l'aide de régressions multiples multivariées pour chacun des sites.

Les hypothèses testées étaient l'absence de lien entre les abondances et les variables environnementales. Les facteurs dépendants ont été l'abondance totale, les abondances des 20 espèces les mieux représentées numériquement et enfin les abondances des espèces qui ont formé l'assemblage sur le site au Nord (69 espèces), à l'Est (95 espèces) et au Sud (120 espèces) ; les facteurs indépendants ont été les cinq variables environnementales (Vitesse Moyenne du Courant, Vent N-S, Vent E-O, Vague N-S, Vague E-O,). Pour permettre la comparaison des variables environnementales mesurées dans des unités différentes et qui présentent des intervalles de variation différents, celles-ci ont été centrées et réduites (Legendre et Legendre, 1998). L'homoscédasticité étant acquise par le centrage et la réduction des variables environnementales, l'absence de normalité dans la distribution de ces données n'a pas empêché de procéder aux régressions multiples. En effet, ce type d'analyse est robuste à la violation de cette condition d'application (Zar, 1984). Lorsque plusieurs variables explicatives sont fortement corrélées entre elles ($r > 0,500$), les estimations des coefficients de régression deviennent instables et leur interprétation dangereuse (Wilson et Meekan, 2001). Dans ce cas, la ou les variable(s) montrant les plus fortes corrélations avec les autres variables environnementales ont été exclues des régressions multiples.

L'analyse de régression multiple univariée a été réalisée en deux étapes : la sélection d'un modèle de régression et la validation de ce modèle.

- Pour la sélection d'un modèle de régression, la combinaison des variables environnementales a permis de proposer plusieurs modèles prédictifs. Parmi l'ensemble de ces modèles, le meilleur modèle a été choisi pour le R^2 maximal (coefficient de détermination multiple) puis pour le plus petit C_p de Mallows (Bergenius *et al.*, 2005). Comme R^2 prend en

compte le nombre de degré de liberté (ddl), il a été décidé d'utiliser $R^2_{\text{ajusté}}$ car les modèles prédictifs comparés ont souvent un nombre différent de variables indépendantes et donc un ddl différent (Quinn et Keough, 2002). Le Cp de Mallow, basé sur la comparaison de l'erreur totale des carrés moyens avec l'erreur vraie de la variance, a permis de mesurer le biais du modèle (Draper et Smith, 1981).

- Pour la validation de ce modèle nous avons utilisé une méthode progressive (« forward selection »). Le modèle final de régression multiple a été testé par une analyse de variances et rejeté si $P > 0,050$.

L'analyse de régression multiple multivariée est décrite dans le chapitre précédent (§ 2.3.4.). La mesure de distance, utilisée pour la régression multivariée, a été la même (mesure binomiale de dissimilarité). Les valeurs de P ont été obtenues à partir de 4 999 permutations sur les résidus.

3. RESULTATS

3.1. Evaluation du linéaire de bourrelet détritique correspondant à la collecte

L'évaluation du linéaire collecté a permis de déterminer à quel endroit le flux larvaire était le plus élevé. Sur le site Nord, le largage de fluorescéine a montré que sur un linéaire de bourrelet détritique de 1 000 m, l'eau des vagues déferlantes était acheminée dans le goulot naturel, c'est-à-dire jusqu'au filet, avec une vitesse moyenne égale à $0,3 \text{ m.s}^{-1}$. Au-delà de 1 200 m, les courants d'eau n'étaient plus orientés vers le goulot. Un échantillonnage plus fin a permis de préciser que le linéaire collecté par le goulot, dans ces conditions environnementales, était égal à $1\,090 \pm 10 \text{ m}$ (Figure 3-6). A mi-marée, le filet échantillonnant environ 2 m sur 50 m (1/25) du linéaire du goulot, le linéaire de bourrelet détritique échantillonné par le filet de crête a été de :

$$(1\,090 \pm 10 \text{ m}) / 25 = 43,6 \pm 0,25 \approx 44 \text{ m}$$

Nous garderons cette approximation pour l'évaluation du flux larvaire au niveau du site Nord. Rappelons que les filets Est et Sud ont enregistré un flux de larves pour un linéaire égal à 2 m (§ 2.1.)



Figure 3-6. Evaluation du linéaire du bourrelet détritique correspondant à la collecte sur le site Nord (N). Les flèches bleues en gras indiquent les courants orientés vers le goulot naturel entre les îles, les flèches noires fines, les courants orientés en dehors du goulot.

3.2. Variations spatiales du flux larvaire

3.2.1. Bilan global

Au total, 137 espèces appartenant à 40 familles et au groupe des leptocéphales ont été triées et identifiées dans le filet les trois filets (Tableau 3-2). Deux nouvelles espèces qui n'avaient pas encore été répertoriées à Wallis dans les comptages de poissons juvéniles et adultes (Williams *et al.*, sous presse) ni au cours du suivi temporel de la colonisation larvaire (cf. chapitre 2) ont été récoltées : *Dactyloptena orientalis* et *Canthigaster valentini*. L'ensemble des 46 782 larves capturées était essentiellement composé de Pomacentridae (33,0 % du total), Ptereleotridae (32,6 %) et leptocéphales (21,1 %). Les maximums de richesse spécifique et d'abondance totale ont été enregistrés au niveau du site Sud. Le flux moyen par site (± 95 % intervalle de confiance) a été de $396,5 \pm 131,7$ larves. Rapporté au mètre linéaire collecté, le flux moyen a été égal à $121,9 \pm 58,2$ larves.m⁻¹.

Tableau 3-2. Richesse spécifique, abondance totale et flux moyen au cours de l'année échantillonnée. Le flux larvaire moyen est indiqué sans tenir compte du linéaire collecté (i.e. par site) et en tenant compte du linéaire collecté.

Site	Nb. jours échantillonnés	Richesse spécifique			Abondance			Flux moyen	
		totale	min.	max.	totale	min.	max.	moyenne.site ⁻¹	moyenne.m ⁻¹ linéaire collecté
Nord	40	69	1	24	18 307	1	3 677	457,7	5,2
Est	38	95	4	28	6 916	7	839	182,0	91,0
Sud	40	120	4	49	21 559	6	5 727	539,0	269,5
Nord+Est+Sud	118	137	1	49	46 782	1	5 727	396,5	121,9

La composition spécifique a été différente sur les trois sites avec seulement 53 espèces (38,7 %) en commun (Figure 3-7). Les sites les plus proches (Est et Sud) ont partagé un grand nombre d'espèces (27) en comparaison des sites plus éloignés Nord et Est (4) et Nord et Sud (11). Les espèces capturées uniquement sur un site, ont constitué une part importante du nombre total d'espèces au Sud (21,2 %) tandis qu'elles ont représenté une proportion plus faible sur les sites Nord et Est (1,5 et 8,1 % respectivement).

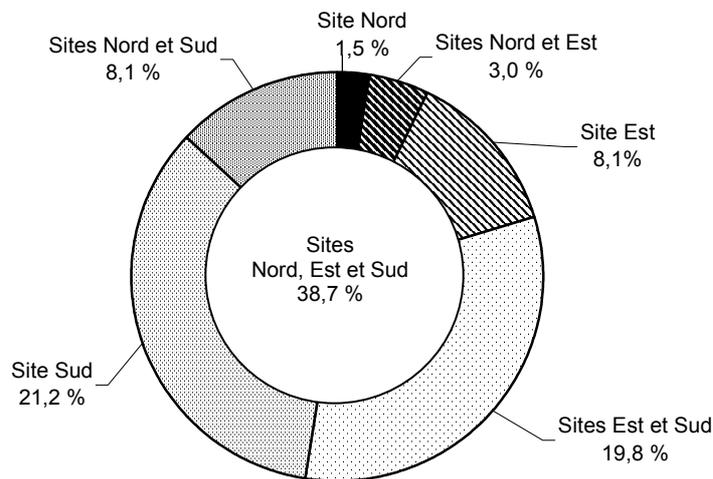


Figure 3-7. Répartition des espèces dans les trois sites échantillonnés. Les surfaces sont proportionnelles au nombre d'espèces présentes sur les sites.

Le site Nord a été caractérisé par la présence de leptocéphales, Ophichthidae sp1 et *Pseudochromis* sp1. Respectivement 68, 70 et 91 % du total des individus de ces espèces ont été capturés sur ce site. Le site Sud a été caractérisé par une ichthyofaune abondante et diversifiée qui s'est distinguée des autres sites par l'abondance élevée de Mugilidae sp1, Blenniidae (principalement *Petroscirtes* sp1 et *Meiacanthus atrodorsalis*), Acanthuridae (principalement *Acanthurus* sp3, *Acanthurus triostegus* et *Ctenochaetus striatus*), Mullidae (principalement *Parupeneus barberinus* et *Parupeneus multifasciatus*). Les trois premières familles représentaient 65 % du total des individus de ces espèces et la dernière 78 %. Enfin, le site Est a été caractérisé par deux espèces (*Meiacanthus atrodorsalis* et *Siganus punctatus*). Respectivement 42 et 53 % du total des individus de ces espèces ont été capturés sur ce site. Ce site partageait des similitudes avec le site Nord dans les abondances de quelques familles (Mullidae, Mugilidae et Lethrinidae) et avec le site Sud (Siganidae, Tetraodontidae et Fistularidae).

L'analyse du classement des 53 espèces communes aux trois sites a révélé qu'il existait des différences significatives entre les sites (Tableau 3-3 ; Tableau 3-4 : test χ^2 , $P < 0,001$). Les premiers tests *a posteriori* entrepris pour comparer deux à deux les sites ont indiqué que les classements étaient significativement différents entre tous les sites (Tableau 3-4). Les seconds tests *a posteriori* réalisés sur un nombre croissant d'espèces ont indiqué que les 12 espèces les plus abondantes ($n \geq 446$) étaient classées dans un ordre qui n'est pas significativement différent entre les sites. En effet, les espèces les plus abondantes (*Ptereleotris evides*, leptocéphales, *Chrysiptera biocellata*, *Pomacentrus coelestis* ; $n \geq 3\ 720$) ont été classées de manière assez similaire entre les sites (différences de rangs comprises entre 0 et 7,5). En revanche, les différences de classements sont devenues significatives pour les espèces d'abondance moyenne, c'est-à-dire à partir de *Siganus punctatus* ($n < 446$; Tableau 3-3 et Tableau 3-4). Ces différences de classements ont été particulièrement marquées pour *Albula glossodonta* et *Pseudochromis* sp1, espèces caractéristiques du Nord ; *Siganus punctatus* caractéristique de l'Est et pour *Parupeneus multifasciatus* et Exocoetidae sp1, caractéristiques du Sud. Pour ces espèces, les différences de rangs ont été comprises entre 16 et 40 entre les sites Nord et Est ou Nord et Sud. Ces différences ont été moins marquées entre les sites Est et Sud (différences de rang comprises entre 2,5 et 9,5) excepté pour *Parupeneus multifasciatus* (la différence de rang a été égale à 12,5 entre ces deux sites).

Tableau 3-3. Classement en rangs des 53 espèces communes aux trois sites pour chacun de ces sites. Les espèces sont ordonnées selon leur abondance totale (abondance cumulée sur les trois sites).

Espèces	Abondance totale	Abondance			Rang		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
<i>Ptereleotris evides</i>	15 031	3 852	1 925	9 254	51	53	53
Leptocéphales	9 724	6 639	1 227	1 858	53	52	51
<i>Chrysiptera biocellata</i>	7 248	5 013	446	1 789	52	50	50
<i>Pomacentrus coelestis</i>	3 720	63	306	3 351	44,5	49	52
<i>Chromis viridis</i>	1 638	60	637	941	42,5	51	49
<i>Corythoichthys flavofasciatus</i>	1 012	574	140	298	49	43	44
<i>Bothus pantherhinus</i>	958	629	112	217	50	41	43
Soleidae sp3	952	383	116	453	48	42	47
<i>Pomacentrus pavo</i>	832	2	279	551	13	48	48
Bothus sp1	704	249	267	188	47	47	40
<i>Chrysiptera taupou</i>	594	58	185	351	41	45	45
<i>Amblygobius phalaena</i>	446	20	73	353	33	40	46
<i>Siganus punctatus</i>	418	1	223	194	5,5	46	42
<i>Dascyllus aruanus</i>	356	54	178	124	40	44	38
<i>Synodus dermatogenys</i>	289	39	57	193	38	38	41
<i>Petroscirtes</i> sp1	255	42	44	169	39	35	39
<i>Stegastes nigricans</i>	238	185	23	30	46	31	28
Synodontidae sp1	163	17	65	81	31	39	36
<i>Albula glossodonta</i>	143	63	54	26	44,5	36,5	26
<i>Meiacanthus atrodorsalis</i>	127	1	54	72	5,5	36,5	35
<i>Abudefduf sexfasciatus</i>	119	23	38	58	36	33	32
Mugilidae sp1	106	19	18	69	32	27	34
<i>Neoniphon sammara</i>	103	21	20	62	34,5	29	33
<i>Parupeneus multifasciatus</i>	96	4	10	82	18	24,5	37
<i>Lethrinus harak</i>	75	31	34	10	37	32	14,5
<i>Parupeneus barberinus</i>	67	14	7	46	29,5	15,5	31
<i>Pseudochromis</i> sp1	63	60	2	1	42,5	5	2,5
<i>Chrysiptera glauca</i>	59	14	39	6	29,5	34	12
Carapidae sp1	55	13	21	21	28	30	23
Exocoetidae sp1	54	2	9	43	13	22,5	29
<i>Fistularia commersonii</i>	52	5	19	28	20	28	27
<i>Ctenochaetus striatus</i>	49	3	1	45	16	2	30
Acanthuridae sp3	38	8	6	24	23,5	14	25
<i>Acanthurus triostegus</i>	37	12	5	20	26,5	12	21
<i>Canthigaster</i> sp1	31	2	8	21	13	19	23
Ophichthidae sp1	30	21	7	2	34,5	15,5	5
<i>Choeroichthys sculpus</i>	29	1	10	18	5,5	24,5	20
<i>Grammistes sexlineatus</i>	29	4	8	17	18	19	19
<i>Pomacentrus vaiuli</i>	24	2	1	21	13	2	23
<i>Acanthurus olivaceus</i>	24	8	9	7	23,5	22,5	13
<i>Neoniphon argenteus</i>	22	6	5	11	21,5	12	16,5
<i>Dascyllus reticulatus</i>	22	11	8	3	25	19	6
<i>Chaetodon trifascialis</i>	21	4	12	5	18	26	11
Apogonidae sp3	20	1	8	11	5,5	19	16,5
Bothus sp2	19	1	3	15	5,5	8	18
Soleidae sp1	19	12	3	4	26,5	8	8,5
<i>Scorpaenopsis diabolus</i>	18	6	8	4	21,5	19	8,5
<i>Canthigaster solandri</i>	14	1	3	10	10	8	14,5
<i>Pristiapogon exostigma</i>	10	1	5	4	5,5	12	8,5
<i>Zebrasoma scopas</i>	7	1	2	4	5,5	5	8,5
<i>Arothron</i> sp1	7	2	4	1	13	10	2,5
<i>Hyporhamphus dussumieri</i>	4	1	2	1	5,5	5	2,5
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	3	1	1	1	5,5	2	2,5

Tableau 3-4. Comparaisons du classement des 53 espèces présentées dans le Tableau 3-3 entre les trois sites (test χ^2 de proportion). Deux types de tests *a posteriori* ont été menés pour identifier l'origine des variations. Les premiers ont comparé les sites deux à deux (Nord-Est, Nord-Sud et Est-Sud) afin de déterminer quel site était différent des autres. Les seconds tests ont comparé les différences de classement sur un nombre croissant d'espèces de manière à déterminer à partir de quel rang (quelle espèce) les différences de classements entre les sites devenaient significatives.

Test	Sites comparés	nb. espèces	P	
χ^2 de proportion	Nord-Est-Sud	53	< 0,001	***
Premiers tests <i>a posteriori</i>	Nord-Est	53	< 0,001	***
	Nord-Sud	53	< 0,001	***
	Est-Sud	53	< 0,001	***
Seconds tests <i>a posteriori</i>	Nord-Est-Sud	1-12	> 0,050	n.s.
		> 12	< 0,001	***

*** \leq 0,001 ; ** \leq 0,010 ; * \leq 0,050 ; n.s. > 0,050.

3.2.2. Variations spatiales à l'échelle du quartier de lune et du mois lunaire

La richesse spécifique, l'abondance totale et les abondances des espèces ont varié entre les sites pour certains quartiers de lune et mois lunaires.

Aux derniers quartiers de lune, la richesse spécifique au niveau du site Sud a été plus importante qu'au niveau du site Nord (Figure 3-8). En effet, au cours des derniers quartiers de lune, le site Sud a collecté deux fois plus d'espèces que le site Nord (respectivement $20,0 \pm 4,1$ et $10,5 \pm 2,3$ espèces.échantillon⁻¹) (ANOVA suivies de tests de Tukey, $P < 0,050$; Tableau 3-5). En revanche, à l'Est, le nombre d'espèces capturées ($16,1 \pm 2,8$ espèces.échantillon⁻¹) est resté intermédiaire entre les sites Nord et Sud. Les richesses spécifiques n'ont pas été significativement différentes entre les sites aux premiers quartiers de lune (Tableau 3-5).

Par ailleurs, des différences de richesses spécifiques entre les sites ont été significatives pour les mois de septembre (ANOVA, $P = 0,033$), décembre (ANOVA, $P < 0,033$) et juin (ANOVA, $P < 0,015$) (Tableau 3-5), le site Sud ayant été colonisé par deux fois plus d'espèces que le site Nord ces mois-là (tests de Tukey, $P < 0,050$; Tableau 3-5). Pour le site Est, la richesse spécifique est restée intermédiaire : elle n'a pas été différente du site Sud en

décembre et juin et elle n'a pas été pas différente des sites Nord et Sud en septembre (tests de Tukey, $P > 0,050$; Tableau 3-5 et Figure 3-8).

L'abondance totale a varié entre les sites selon les quartiers de lune et les mois lunaires sans qu'il soit possible de proposer de schéma d'interprétation (Tableau 3-5 et Figure 3-8). L'abondance totale sur le site Nord a été significativement supérieure à celles des sites Est et Sud au premier quartier de lune de septembre (respectivement $595,2 \pm 246,5$ larves.échantillon⁻¹, $102,8 \pm 31,8$ et $91,4 \pm 19,8$) (ANOVA suivies de tests de Tukey, $P < 0,050$; Tableau 3-5). En revanche, aux derniers quartiers de lune de septembre, décembre et juin, elle a été significativement inférieure au Nord (respectivement $206,4 \pm 120,0$ larves.échantillon⁻¹, $772,2 \pm 576,0$ et $116,4 \pm 77,4$) par rapport au Sud (respectivement $1\ 547,8 \pm 2\ 053,0$ larves.échantillon⁻¹, $1\ 078,0 \pm 800,0$ et $584,0 \pm 318,2$) (ANOVA suivies de tests de Tukey, $P < 0,050$; Tableau 3-5). Pour le site Est, l'abondance totale est restée intermédiaire, d'une part, elle n'a pas été différente du site Sud au premier quartier de lune de septembre et au dernier quartier de lune de décembre et de juin, et d'autre part, elle n'a pas été différente du site Nord au dernier quartier de lune de septembre et de décembre (tests de Tukey, $P > 0,050$; Tableau 3-5 et Figure 3-8).

A l'échelle du mois lunaire, les différences d'abondances totales entre les sites n'ont pas été les mêmes que celles observées au niveau des quartiers de lune correspondant (Tableau 3-5). En effet, les différences d'abondance totale ont été significativement différentes entre les sites en mars (ANOVA, $P = 0,036$) alors qu'elles n'ont pas été significatives au cours des deux quartiers de lune de mars (ANOVA, $P > 0,050$). A l'inverse, l'abondance totale en décembre et en juin n'a pas varié significativement entre les sites (ANOVA, $P > 0,050$) alors qu'elle a été significativement différente entre les derniers quartiers de lune correspondants (ANOVA, $P < 0,050$). Ainsi, contrairement à la richesse spécifique, l'abondance totale n'a pas montré de gradient croissant du Nord vers le Sud sur ces échelles de temps.

Cependant, lorsque l'abondance totale a été analysée en tenant compte du linéaire du bourrelet détritique collecté (l'abondance des captures au niveau du site Nord a été divisée par 44), les mêmes différences que pour la richesse spécifique ont pu être observées entre les sites : l'abondance totale a été significativement plus faible au Nord qu'au Sud sur tous les quartiers de lune et sur tous les mois lunaires (ANOVA et tests de Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

L'abondance totale au Nord a également été inférieure par rapport au site Est sur ces échelles de temps (ANOVA et Kruskal-Wallis, $P < 0,001$) à l'exception du dernier quartier de lune de septembre pour lequel l'abondance totale au Nord n'a pas été différente de celle à Est (test de Tukey, $P > 0,050$). Toutes deux ont été significativement plus faibles que l'abondance totale sur le site Sud (test de Tukey, $P < 0,050$).

La composition de l'assemblage a varié entre les sites pour les quartiers de lune et les mois de septembre et de décembre ainsi que pour les derniers quartiers de lune de décembre et de juin (PERMANOVA multivariées, $P < 0,050$, Tableau 3-5). Ces différences ont été significatives entre tous les sites (tests de comparaisons par paires, $P < 0,050$).

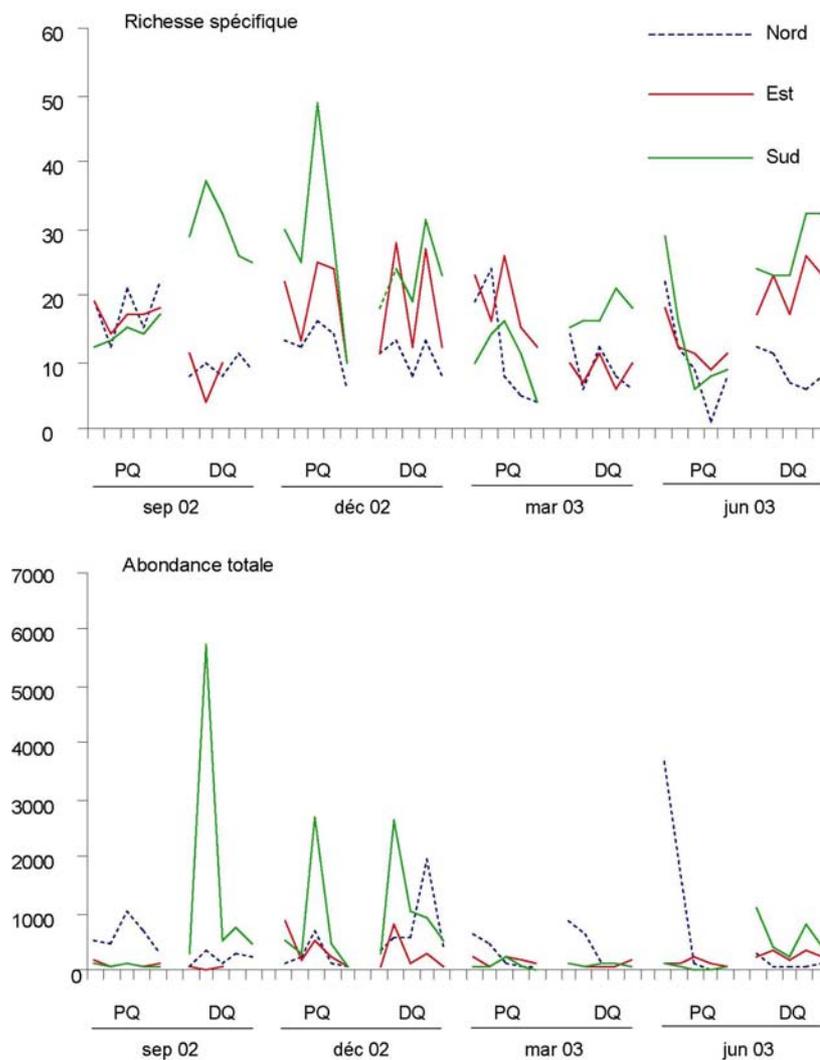


Figure 3-8. Variations de la richesse spécifique et de l'abondance totale au cours des huit campagnes de pêche. PQ = premier quartier de lune, DQ = dernier quartier de lune.

Tableau 3-5. Variations de la richesse spécifique, de l'abondance totale (ANOVA à un facteur) et des abondances des espèces (PERMANOVA multivariées) entre les sites Nord, Est et Sud à l'échelle du Quartier Lunaire et du Mois Lunaire. ⁽¹⁾ correspond au test de Kruskal-Wallis employé lorsque les conditions d'application de l'analyse de variances n'étaient pas remplies. Le test *a posteriori* des ANOVA est un test de Tukey ; celui de Kruskal-Wallis est un test de Steel-Dwass enfin, celui de la PERMANOVA multivariée est un test de comparaisons par paires. Ces tests identifient les sites pour lesquels les variables sont différentes. PQ = premier quartier de lune, DQ = dernier quartier de lune.

Echelle temporelle	Variable	Source de variation	Moyenne Nord	Moyenne Est	Moyenne Sud	P	Test <i>a posteriori</i>	
Quartier Lunaire (cinq jours)	Richesse spécifique	sep PQ	17,8	17,0	14,2	0,175	n.s.	
		sep DQ	9,2	8,3	29,8	< 0,001 ⁽¹⁾	*** Nord, Est < Sud	
		déc PQ	12,2	18,8	28,4	0,064	n.s.	
		déc DQ	10,6	18,0	23,0	0,010	* Nord < Sud	
		mar PQ	12,0	18,4	11,0	0,211	n.s.	
		mar DQ	9,2	8,8	17,2	0,003	** Nord, Est < Sud	
		jun PQ	10,4	12,2	13,6	0,539	n.s.	
		jun DQ	8,8	21,2	26,8	< 0,001	*** Nord < Est, Sud	
	Abondance totale	sep PQ	595,2	102,8	91,4	< 0,001	*** Nord > Est, Sud	
		sep DQ	206,4	30,0	1 547,8	0,020 ⁽¹⁾	* Nord, Est < Sud	
		déc PQ	236,6	356,6	799,6	0,515	n.s.	
		déc DQ	772,2	270,2	1 078,0	0,032	* Nord < Sud	
		mar PQ	276,6	160,6	74,8	0,104	n.s.	
		mar DQ	357,8	85,8	90,8	0,125	n.s.	
		jun PQ	1 100,2	124,2	45,4	0,428 ⁽¹⁾	n.s.	
		jun DQ	116,4	265,0	584,0	0,002	** Nord < Est, Sud	
	Abondances des espèces	sep PQ				< 0,001	*** Nord ≠ Est ≠ Sud	
		sep DQ				0,006	** Nord ≠ Est ≠ Sud	
		déc PQ				0,007	*** Nord ≠ Sud	
		déc DQ				< 0,001	*** Nord ≠ Est ≠ Sud	
		mar PQ				0,155	n.s.	
		mar DQ				0,040	* Nord ≠ Sud	
		jun PQ				0,170	n.s.	
		jun DQ				< 0,001	*** Nord ≠ Est, Sud	
	Mois Lunaire (10 jours)	Richesse spécifique	sep	13,5	13,8	22,0	0,033	* Nord < Sud
			déc	11,4	18,4	25,7	< 0,001	*** Nord < Est, Sud
			mar	10,6	13,6	14,1	0,241	n.s.
			jun	9,6	16,7	20,2	0,015	* Nord < Est, Sud
Abondance totale		sep	400,8	75,5	819,6	0,011	* Nord, Est < Sud	
		déc	504,4	313,4	938,8	0,117	n.s.	
		mar	317,2	123,2	82,8	0,036	* Nord > Sud	
		jun	608,3	194,6	314,7	0,912	n.s.	
Abondances des espèces		sep				< 0,001	*** Nord ≠ Est ≠ Sud	
		déc				< 0,001	*** Nord ≠ Est ≠ Sud	
		mar				0,140	n.s.	
		jun				0,146	n.s.	

*** ≤ 0,001 ; ** ≤ 0,010 ; * ≤ 0,050 ; n.s. > 0,050

3.2.3. Variations spatiales à l'échelle de l'année

Les différences de richesse spécifique observées à l'échelle des quartiers de lune et des mois lunaires ont été retrouvées à l'échelle de l'année : les sites Sud et Est ont été colonisés par un nombre d'espèces significativement supérieur (respectivement $20,5 \pm 2,9$ espèces.échantillon⁻¹ et $15,7 \pm 2,0$) par rapport au site Nord ($11,3 \pm 1,6$ espèces.échantillon⁻¹) (ANOVA $P = 0,132$; Tableau 3-6).

L'abondance totale n'a pas varié significativement entre les sites à l'échelle de l'année (Tableau 3-6 et Figure 3-8). Cependant, lorsque l'abondance totale a été analysée en tenant compte du linéaire du bourrelet détritique collecté, les mêmes différences que pour la richesse spécifique ont pu être observées entre les sites : le site Nord a reçu un nombre de larves significativement plus faible que les sites Est et Sud (respectivement 16 et 50 fois plus faibles ; ANOVA, suivie de tests de Tukey $P < 0,001$).

La composition de l'assemblage a varié significativement à l'échelle de l'année. En effet, les abondances des espèces ont varié significativement au cours de l'année entre chacun des trois sites (PERMANOVA multivariée, $P < 0,001$; Tableau 3-6). L'analyse discriminante ci-après (§ 3.2.3.) a permis de déterminer les espèces impliquées dans les variations de l'assemblage.

Tableau 3-6. Variations de la richesse spécifique, de l'abondance totale (ANOVA à un facteur) et des abondances des espèces (PERMANOVA multivariée) entre les sites Nord, Est et Sud à l'échelle de l'année. Le test *a posteriori* des ANOVA est un test de Tukey ; celui de la PERMANOVA multivariée est un test de comparaisons par paires. Ces tests identifient les sites pour lesquels les variables sont différentes.

Variable	Moyenne Nord	Moyenne Est	Moyenne Sud	<i>P</i>		Test <i>a posteriori</i>
Richesse spécifique	11,3	15,7	20,5	< 0,001	***	Nord < Est, Sud
Abondance totale	457,7	182,0	539,0	0,132	n.s.	
Abondances des espèces				< 0,001	***	Nord ≠ Est ≠ Sud

*** ≤ 0,001 ; ** ≤ 0,010 ; * ≤ 0,050 ; n.s. > 0,050.

3.2.4. Structure spatiale des assemblages

L'analyse discriminante employée pour classer les campagnes et pour préciser les espèces caractéristiques des groupes identifiés a été effectuée uniquement sur les espèces communes. Ces espèces ont été sélectionnées à partir du paramètre de rareté (α) choisit de manière à ce que la complexité soit maximale pour une distance de Krzanowski minimale. L'analyse de la courbe donnant la complexité en fonction de la distance de Krzanowski a identifié trois valeurs de α pour lesquelles la courbure a été maximale (Figure 3-9). L'analyse des interdistances d'Hellinger entre les jours issus du tableau de départ et ceux issus du tableau final (après sélection) a permis de choisir entre ces valeurs de α (Figure 3-10).

Pour les index 30 et 69 respectivement 31 et 49 des 137 espèces ont été sélectionnées. La forme éparpillée du nuage de points a indiqué que pour ces valeurs de α la sélection d'espèces communes changeait la structure des interdistances d'Hellinger entre les jours. En revanche, pour l'index 85, la méthode de sélection n'altérait que très peu les interdistances entre les jours, le nuage de points étant resserré autour de la droite $y = x$. C'est donc pour cet index 85 qu'a été effectuée la sélection définitive. Au total, 76 espèces ont été sélectionnées soit environ 56 % du nombre total d'espèces capturées.

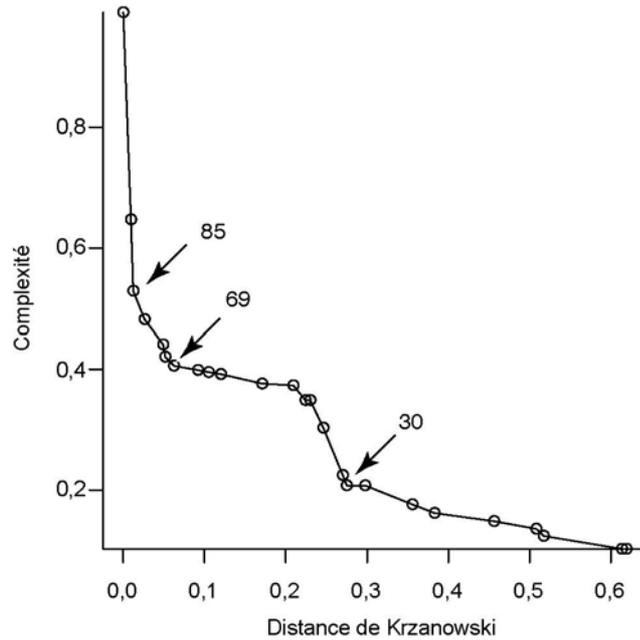


Figure 3-9. Complexité en fonction de la distance de Krzanowski entre le tableau initial (toutes les espèces) et le tableau final (espèces sélectionnées). Les index sur la courbe (85, 69 et 30) correspondent aux valeurs de α pour lesquels les variations de courbure ont été importantes.

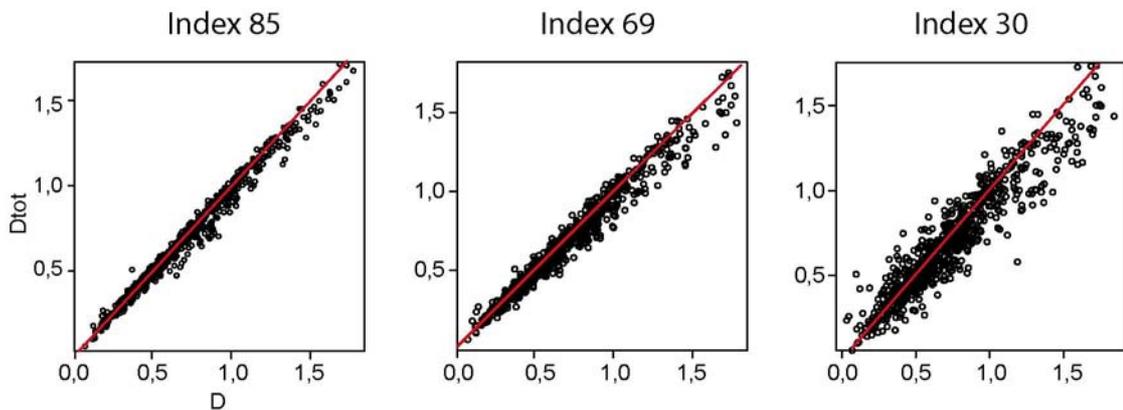


Figure 3-10. Interdistances d'Hellinger du tableau initial (D_{tot}) en fonction des interdistances d'Hellinger du tableau final sélectionné (D) pour des valeurs de α correspondant aux index 85, 69 et 30. La droite $y = x$ est représentée en rouge.

L'analyse discriminante a confirmé les variations spatiales observées lors des analyses du flux larvaire (§ 3.2.2.). En effet, la forte structuration spatiale des assemblages, a été très hautement significative (Λ de Wilks = 0,025 ; $P < 0,001$) (Figure 3-11 et Tableau 3-7).

Globalement, 97 % des jours ont été bien classés. Dans le détail, la majorité des jours dans un groupe donné de la matrice de classification ont été classés dans leur groupe d'origine. Ainsi, pour le site Est, 36 cas (95 % des jours échantillonnés) ont été correctement classés et deux ont été mal classés (classés comme des jours provenant du site Nord). La proportion des jours bien classés a été identique pour le groupe Sud (95 %). La meilleure proportion a été obtenue au niveau du Site Nord avec 100 % de jours bien classés. Les classifications obtenues avec la procédure de Cohen-Kappa ont confirmé les résultats de l'analyse discriminante d'une forte proportion de bons classements (Tableau 3-7). Le test de distance de Mahalanobis (D^2) a montré que les centroïdes des groupes site Nord et site Est étaient les plus proches ($D^2 = 1,715$), que les centroïdes des groupes site Nord et site Sud étaient les plus éloignés ($D^2 = 4,507$) et que la distance qui séparait les centroïdes des groupes sites Est et Sud avait une valeur intermédiaire ($D^2 = 3,174$) ($P < 0,001$; Figure 3-11).

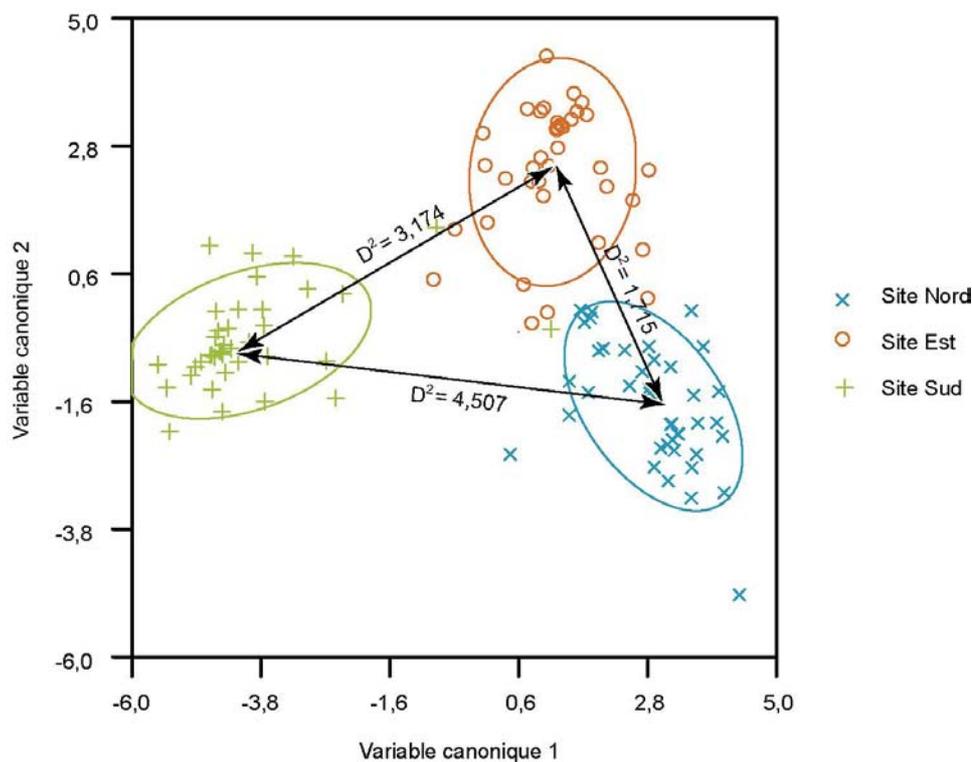


Figure 3-11. Projection sur les axes canoniques 1 et 2 des jours de pêche sur les sites Nord (40 jours), Est (38 jours) et Sud (40 jours). Seules les 76 espèces sélectionnées ont été intégrées dans l'analyse discriminante. Les ellipses représentent les centroïdes calculés autour des nuages de points avec un intervalle de confiance égal à 95 %. D^2 = distance entre les centroïdes (test de distances de Mahalanobis significatif au seuil 0,001).

Tableau 3-7. Matrice de classification issue de l'analyse discriminante (cf. Figure 3-11). Le pourcentage de correction est présenté pour l'analyse discriminante et selon la procédure de Cohen-Kappa.

Site	Nord	Est	Sud	% correction	% correction Cohen-Kappa
Nord	40	0	0	100	100
Est	2	36	0	95	95
Sud	1	1	38	95	95
Total	43	37	38	97	95

Les principales espèces qui ont discriminé les sites (Tableau 3-8) ont été celles pour lesquelles l'abondance a été faible sur un site, intermédiaire sur un autre site et enfin élevée sur le troisième site. Les espèces dont les abondances ont été nulles ou presque nulles sur deux des trois sites ont participé à la ségrégation des sites dans une moindre mesure. Enfin les espèces dont les abondances ont été nulles dans la plupart des captures au niveau des trois sites (i.e. les espèces colonisant par pic) ont contribué faiblement à la discrimination des sites.

Tableau 3-8. Espèces ordonnées selon leur probabilité de participation à la discrimination des sites (tableau issu de l'analyse discriminante, cf. Figure 3-11).

Espèce	P		Site préféré de colonisation
<i>Soleidae</i> sp3	< 0,010	**	Sud
<i>Neoniphon argenteus</i>	< 0,010	**	Sud
<i>Acanthurus</i> sp3	< 0,050	*	Sud
Ophichthidae sp1	< 0,050	*	Nord
<i>Naso annulatus</i>	< 0,050	*	Sud
<i>Acanthurus triostegus</i>	< 0,050	*	Sud
<i>Acanthurus</i> sp6	< 0,050	*	Sud
<i>Canthigaster</i> sp1	< 0,050	*	Sud
<i>Ptereleotris evides</i>	< 0,050	*	Sud
<i>Scorpaenopsis diabolus</i>	< 0,050	*	Est
<i>Amblygobius phalaena</i>	< 0,050	*	Sud
Sphyraenidae sp1	< 0,10	n.s.	Sud
<i>Chrysiptera leucopoma</i>	< 0,10	n.s.	Sud
<i>Corythoichthys flavofasciatus</i>	< 0,10	n.s.	Nord
Pomacentridae sp4	< 0,10	n.s.	Sud
<i>Halichoeres</i> sp1	< 0,10	n.s.	Est
<i>Canthigaster solandri</i>	< 0,10	n.s.	Sud
<i>Arothron</i> sp1	< 0,10	n.s.	Est
Blenniidae sp3	< 0,10	n.s.	Est
<i>Synodus dermatogenys</i>	< 0,10	n.s.	Sud
<i>Grammistes sexlineatus</i>	< 0,10	n.s.	Sud

*** ≤ 0,001 ; ** ≤ 0,010 ; * ≤ 0,050 ; n.s. > 0,050.

Parmi les 11 espèces ayant une contribution significative dans la discrimination des sites, neuf ont été plus abondantes au Sud contre seulement une pour le site Nord et une pour le site Est (Tableau 3-8). La famille des Acanthuridae a joué un rôle important dans la structuration des sites : parmi les 11 espèces citées dans le Tableau 3-8, quatre (*Acanthurus* sp3, *Acanthurus* sp6, *Acanthurus triostegus* et *Naso annulatus*) ont significativement participé à la discrimination des sites. Le site Nord a été différencié des autres sites par la présence d'Ophichthidae sp1, espèce par ailleurs fréquemment capturée dans le filet Nord lors du suivi temporel (présente dans 26,4 % des pêches ; cf. chapitre 2, Tableau 2-4). Bien qu'elles n'aient pas eu un rôle significatif dans la discrimination des sites, deux autres espèces ont été particulièrement abondantes au Nord en comparaison des autres sites : les leptocephales (abondance totale : 6 639 individus au Nord, 1 222 à l'Est et 1 858 au Sud) et *Corythoichthys flavofasciatus* (abondance totale : 574 individus au Nord, 140 à l'Est et 298 au Sud). Ces espèces ont été par ailleurs très abondantes lors du suivi temporel (respectivement 24 349 et 1 967 individus). Enfin, le site Est s'est distingué des autres sites par la présence d'espèces rares, encore moins abondantes ou absentes sur les autres sites : *Scorpaenopsis diabolus* (abondance totale : quatre au Nord, six à l'Est et nul au Sud), *Halichoeres* sp1 (abondance totale : nulle au Nord, 14 à l'Est et quatre au Sud), *Arothron* sp1 (abondance totale : deux au Nord, quatre à l'Est et un au Sud) enfin, Blenniidae sp3 (abondance totale : nulle au Nord, cinq à l'Est et nulle au Sud), la participation à la discrimination des sites étant significative uniquement pour *Scorpaenopsis diabolus*.

3.3. Synchronisation des captures entre les sites

Les abondances des larves entre les trois sites ont été globalement peu corrélées. À l'exception de *Siganus punctatus* et *Pomacentrus pavo*, ces corrélations ont été très faibles ($\tau < 0,500$; Tableau 3-9). Lorsque des corrélations significatives ont été observées, elles étaient toujours positives : les abondances ont donc évolué dans le même sens entre les sites étudiés. Les sites les plus éloignés ont été ceux pour lesquels le nombre de corrélations significatives a été le plus petit : seul 19 % des corrélations ont été observées entre les sites Nord et Sud (distants de 19,2 km) contre 33 % entre les sites Nord et Est (distants de 14,8 km) et 48 % entre les sites Est et Sud (distants de 8,3 km).

Dans le détail, seulement deux des 20 espèces étudiées (*Siganus punctatus* et *Pomacentrus pavo*) ont eu leurs abondances corrélées entre les sites Nord et Est, Nord et Sud et, Est et Sud (Tableau 3-9 et Figure 3-12).

Lorsque deux corrélations étaient significatives pour une espèce, le schéma le plus fréquent (71 % des cas) a été une corrélation entre les sites Nord et Est et une corrélation entre les sites Est et Sud (Tableau 3-9). Ce schéma, observé pour *Chrysiptera biocellata*, *Chrysiptera taupou*, *Pomacentrus coelestis*, *Amblygobius phalaena* et *Ptereleotris evides* (Figure 3-12), semble indiquer que le site Est est un site intermédiaire entre le Nord et le Sud puisque les abondances de ces espèces sur ce site sont liées d'une part au site Nord et d'autre part au site Sud, mais pas corrélées entre ces deux derniers sites.

Enfin, lorsqu'une seule corrélation était observée pour une espèce, les deux sites concernés ont été majoritairement l'Est et le Sud (67 % des cas) (Tableau 3-9). Ce schéma observé pour les leptocéphales, *Synodus dermatogenys*, *Pomacentrus coelestis* et *Meiacantus atrodorsalis* (Figure 3-12), indiquerait que, pour ces espèces, les sites Est et Sud subissent simultanément des événements de colonisation. Ces événements observés pour une seule espèce entre le Nord et l'Est (*Corythoichthys flavofasciatus*) et entre le Nord et le Sud (*Bothus pantherhinus*) pourraient indiquer que les événements de colonisation ne sont généralement pas les mêmes entre ces sites ou qu'ils sont décalés dans le temps (cf. prochain paragraphe).

Tableau 3-9. Corrélations entre les abondances des sites Nord (N), Est (E) et Sud (S). L'abondance totale et les abondances des 20 espèces les plus abondantes sont présentées. τ -Kendall est indiqué uniquement lorsque les corrélations sont significatives.

Abondance	Site	τ - Kendall	<i>P</i>		Abondance	Site	τ - Kendall	<i>P</i>	
Abondance totale	N-E		n.s.		<i>Pomacentrus pavo</i>	N-E	0,557	< 0,001	***
	N-S		n.s.			N-S	0,633	< 0,001	***
	E-S	0,229	0,043	*		E-S	0,723	< 0,001	***
<i>Albula glossodonta</i>	N-E		n.s.		<i>Stegastes nigricans</i>	N-E		n.s.	
	N-S		n.s.			N-S		n.s.	
	E-S		n.s.			E-S		n.s.	
Leptocéphales	N-E				<i>Petroscirtes sp1</i>	N-E		n.s.	
	N-S					N-S		n.s.	
	E-S	0,298	0,009	**		E-S		n.s.	
Synodontidae sp1	N-E		n.s.		<i>Meiacanthus atrodorsalis</i>	N-E			
	N-S		n.s.			N-S			
	E-S		n.s.			E-S	0,362	0,012	*
<i>Synodus dermatogenys</i>	N-E				<i>Amblygobius phalaena</i>	N-E	0,401	0,008	**
	N-S					N-S			
	E-S	0,464	0,001	**		E-S	0,499	< 0,001	***
<i>Corythoichthys flavofasciatus</i>	N-E	0,305	0,018	*	<i>Ptereleotris evides</i>	N-E	0,254	0,041	*
	N-S					N-S			
	E-S					E-S	0,352	0,003	**
<i>Chromis viridis</i>	N-E				<i>Siganus punctatus</i>	N-E	0,673	< 0,001	***
	N-S	0,268	0,040	*		N-S	0,455	0,005	**
	E-S	0,324	0,006	**		E-S	0,697	< 0,001	***
<i>Chrysiptera biocellata</i>	N-E	0,245	0,042	*	<i>Bothus sp1</i>	N-E		n.s.	
	N-S					N-S		n.s.	
	E-S	0,354	0,004	**		E-S		n.s.	
<i>Chrysiptera taupou</i>	N-E	0,337	0,016	*	<i>Bothus pantherhinus</i>	N-E			
	N-S					N-S	0,387	0,002	**
	E-S	0,339	0,011	*		E-S			
<i>Dascyllus aruanus</i>	N-E				Soleidae sp3	N-E	0,394	0,004	**
	N-S					N-S	0,492	< 0,001	***
	E-S	0,269	0,043	*		E-S			
<i>Pomacentrus coelestis</i>	N-E	0,288	0,045	*					
	N-S								
	E-S	0,260	0,049	*					

*** \leq 0,001 ; ** \leq 0,010 ; * \leq 0,050 ; n.s. > 0,050

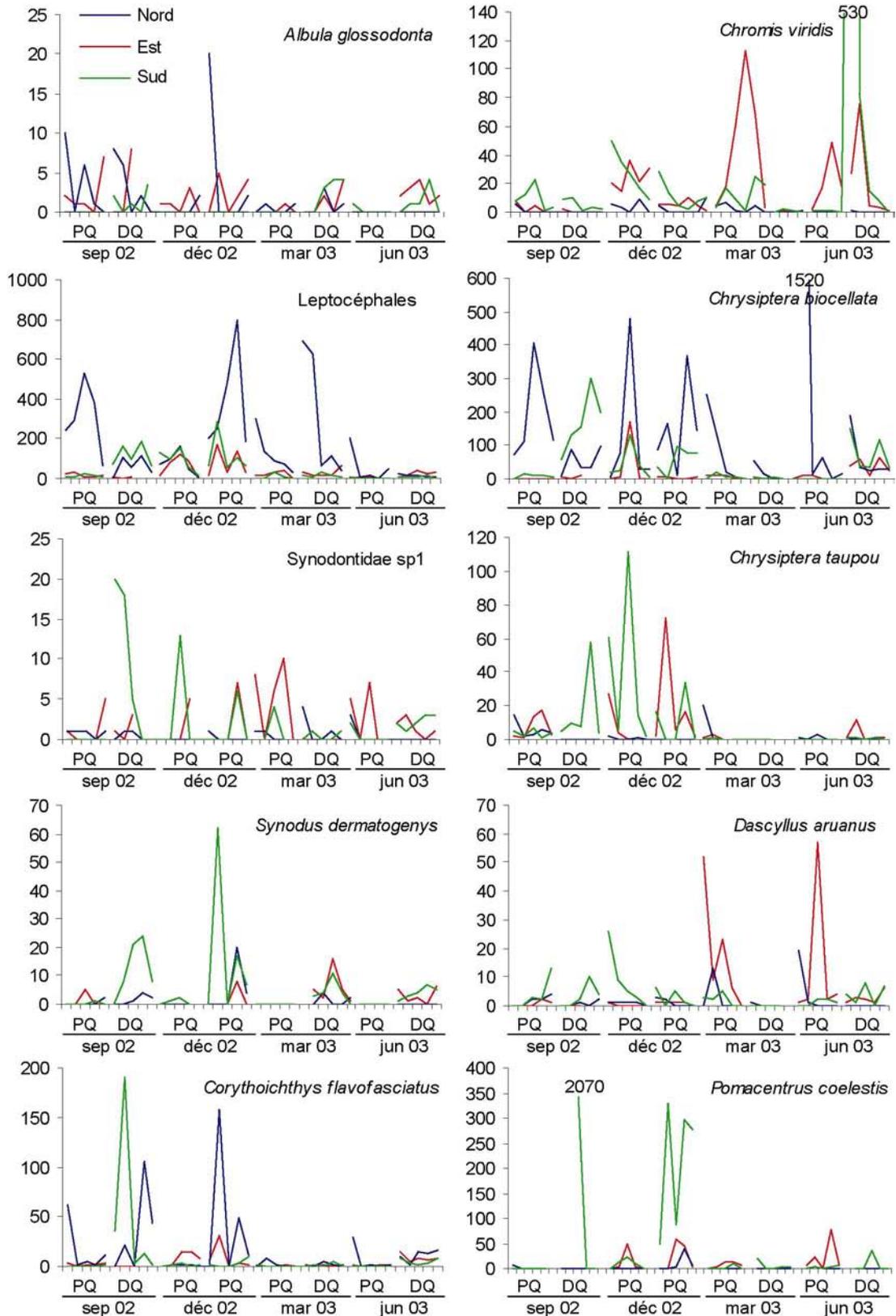


Figure 3-12. Schéma de colonisation des 20 espèces les plus abondantes sur les trois sites au cours des premiers (PQ) et derniers (DQ) quartiers de lune de septembre 2002, décembre 2002, mars 2003 et juin 2003.

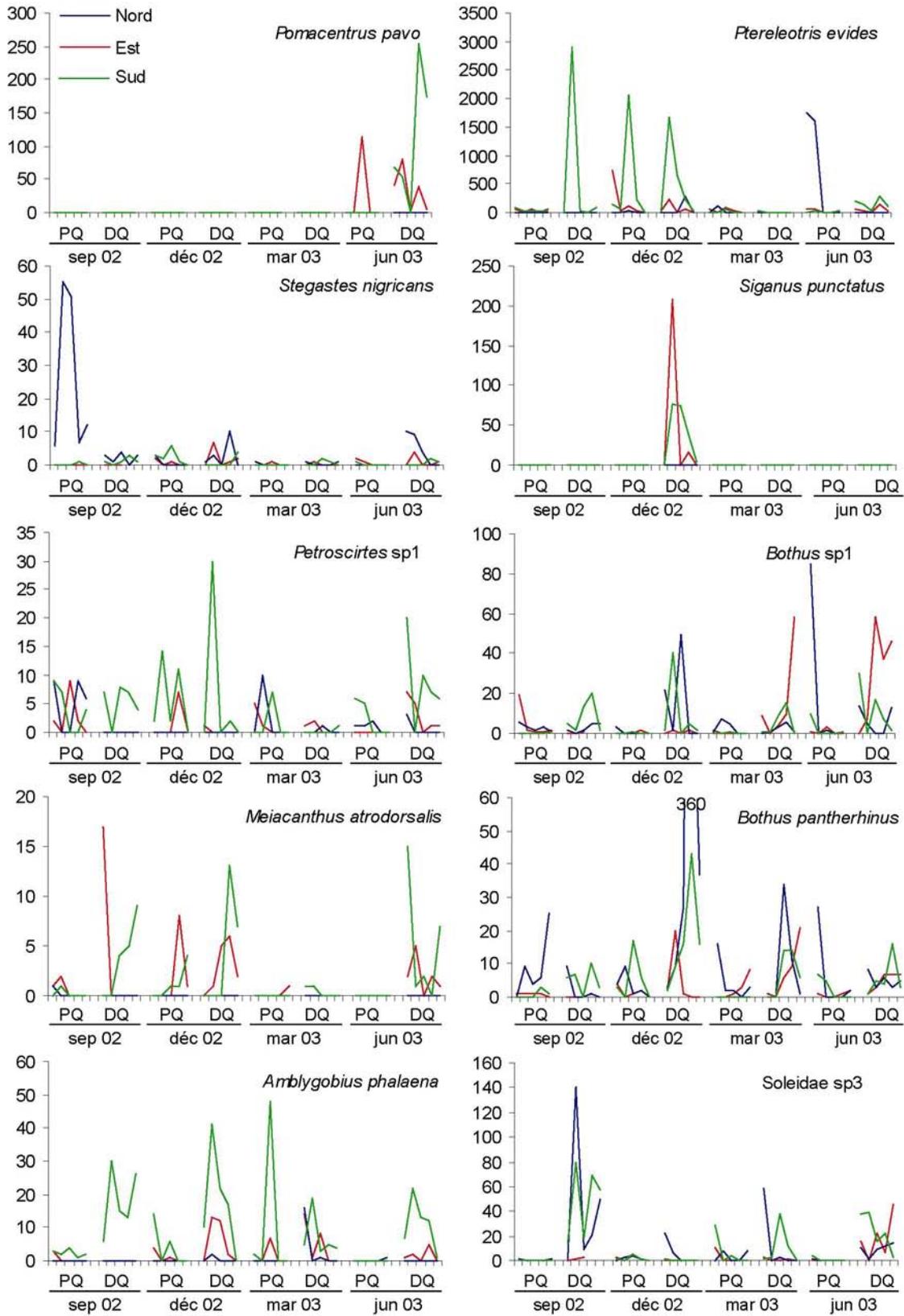


Figure 3-12. (suite).

L'étude du décalage des abondances des captures entre les sites a montré que, parmi les 20 espèces les plus abondantes, trois espèces ont colonisé successivement les différents sites. La colonisation s'est déroulée d'abord au Sud puis à l'Est et au Nord au cours du dernier quartier de lune de décembre pour *Pomacentrus coelestis* et au cours du premier quartier de septembre pour *Petroscirtes* sp1 (Figure 3-13). Les larves de *Dascyllus aruanus* ont été présentes tout d'abord sur les sites Sud et Est puis sur le site Nord au premier quartier de lune de mars. La colonisation s'est déroulée avec un délais de + 1 jour pour *Pomacentrus coelestis* (entre les sites Nord et Est) et pour *Dascyllus aruanus* (entre les sites Nord et Est d'une part et entre les sites Nord et Sud d'autre part) et avec un délai de - 1 jour pour *Petroscirtes* sp1 (entre les sites Nord et Sud). Pour ces trois espèces, les délais n'ont pas été significatifs bien que les autocorrélations aient été proches du seuil de significativité (Figure 3-13).

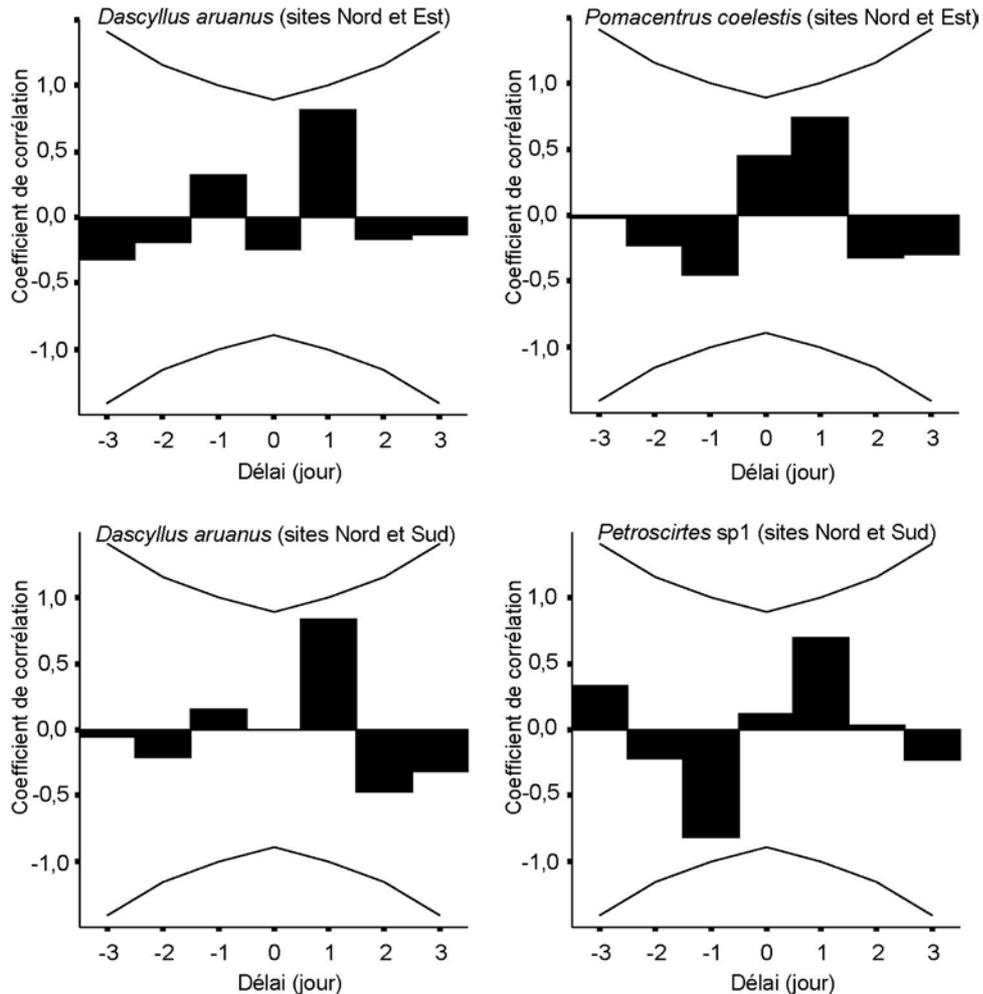


Figure 3-13. Auto-corrélogrammes des abondances de *Dascyllus aruanus* entre les sites Nord et Est et entre les sites Nord et Sud, *Pomacentrus coelestis* entre les sites Nord et Est et *Petroscirtes* sp1 entre les sites Nord et Sud. Les courbes sont les niveaux de significativité égaux à deux fois l'erreur standard.

3.4. Liens entre les variables environnementales et les abondances

Une première approche graphique des liens entre les variables environnementales et les abondances est proposée dans la Figure 3-14. Il apparaît que les abondances moyennes les plus fortes n'ont jamais été enregistrées lorsque le vent ou les vagues étaient face aux sites mais au contraire lorsqu'ils étaient parallèles ou obliques. Sur le site Nord, les abondances moyennes les plus fortes correspondent aux nuits au cours desquelles le vent soufflait de l'Est et les vagues provenaient de la même direction. Le site Est a reçu en moyenne un plus grand nombre de larves lorsque le vent et les vagues provenaient du Nord ou du Sud. Enfin, sur le site Sud, le flux larvaire a été plus élevé lorsque le vent provenait du Nord et les vagues de l'Est.

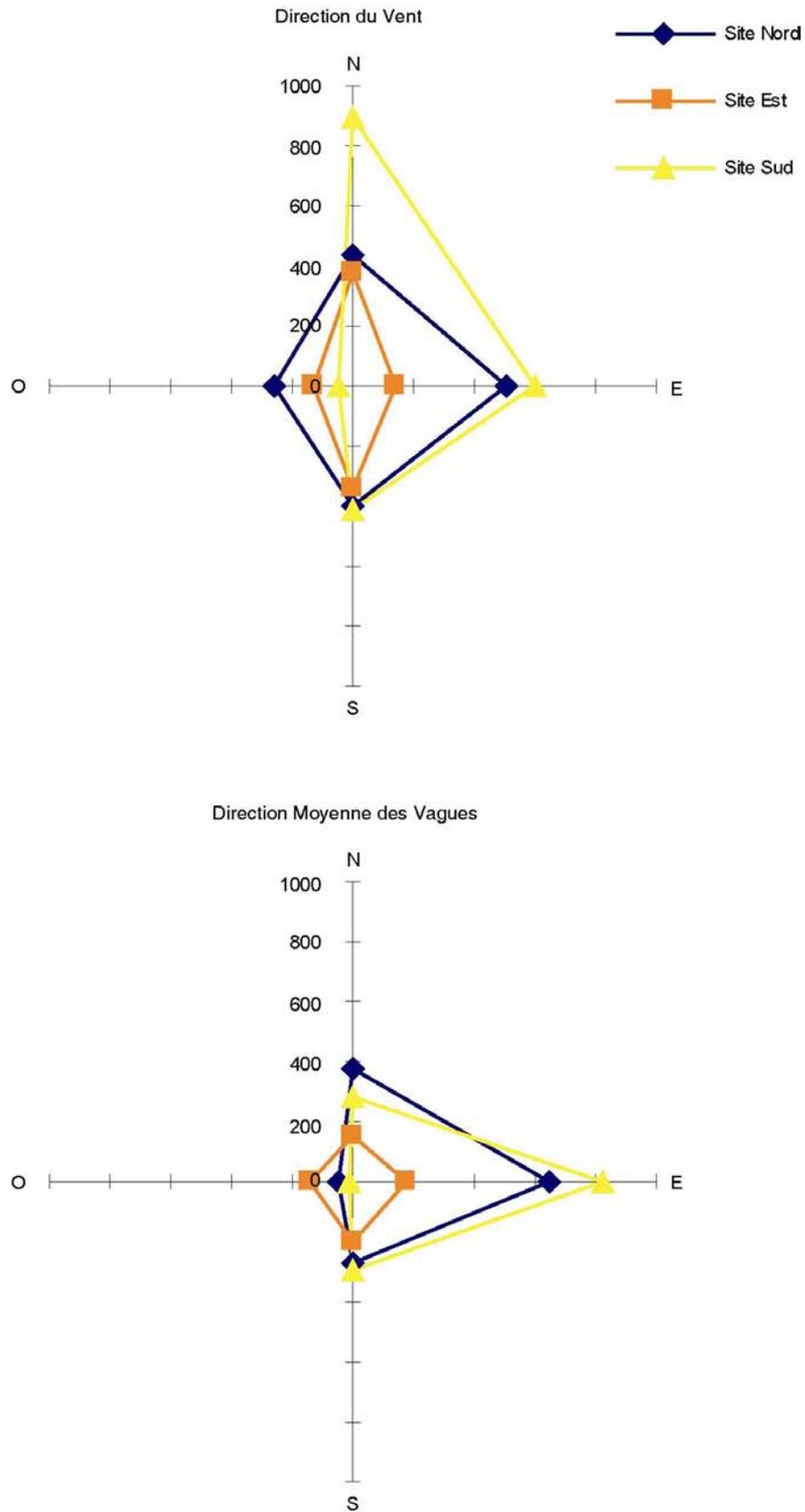


Figure 3-14. Graphiques radars des abondances moyennes (graduation) enregistrées sur les 3 sites pour chaque secteur de vent et de vagues. Nord, N = [320°-360°] et [10°-40°] ; Est, E = [50°-130°] ; Sud, S = [140°-220°] et Ouest, O = [230°-310°].

Une deuxième approche a consisté à comparer l'effet des variables environnementales sur la colonisation selon les sites. Parmi les cinq variables environnementales testées, trois n'ont pas été distribuées normalement (Tests de Shapiro-Wilks : Vague N-S, $P = 0,040$; Vague E-O, $P < 0,001$ et Vent E-O, $P = 0,003$). Par conséquent, l'analyse de colinéarité entre les variables a été effectuée avec un test non paramétrique de corrélation (τ - Kendall). Ce test a révélé que les variables Vague N-S et Vent N-S ont été corrélées ($\tau = 0,405$; $P < 0,001$) ainsi que les variables Vague E-O et Vent E-O ($\tau = 0,334$; $P = 0,003$). Comme ces corrélations ont été faibles ($\tau < 0,500$), il a été décidé de conserver ces variables (Wilson et Meekan, 2001). En revanche la Vitesse Moyenne du Courant a été exclue des analyses de régressions multiples car elle a été fortement corrélée à la fois au Vent N-S ($\tau = -0,556$; $P = 0,037$) et au Vent E-O ($\tau = 0,592$; $P = 0,028$).

Les régressions multiples univariées ont indiqué que l'abondance totale n'a pas été significativement liée aux variables environnementales pour aucun des sites. En revanche, la colonisation du récif par certaines espèces (entre 20 et 30 % des espèces étudiées selon les sites), a été liée au vent et/ou aux vagues (Tableau 3-10). Au Nord, les variables environnementales ont expliqué entre 3 et 16 % des variations d'abondance d'*Albula glossodonta*, *Chrysiptera biocellata*, *Stegastes nigricans*, *Amblygobius phalaena* et *Bothus* sp1 ; à l'Est, entre 8 et 19 % pour *Corythoichthys flavofasciatus*, *Chromis viridis*, *Amblygobius phalaena* et *Siganus punctatus* ; et au Sud, entre 14 et 33 % pour les leptocéphales, Synodontidae sp1, *Synodus dermatogenys*, *Chrysiptera biocellata*, *Amblygobius phalaena* et *Siganus punctatus*.

Une analyse détaillée a montré que les abondances de trois espèces ont été liées à l'orientation du vent et des vagues par rapport au site de pêche. En effet, la colonisation de *Siganus punctatus* s'est déroulée majoritairement lorsque les vagues étaient parallèles ou obliques au bourrelet détritique à l'Est et au Sud ; pour *Amblygobius phalaena* la colonisation s'est déroulée majoritairement lorsque le vent ou les vagues étaient parallèles au bourrelet détritique au Nord, à l'Est et au Sud. A l'opposé, la colonisation de *Chrysiptera biocellata* s'est déroulée essentiellement lorsque le vent était perpendiculaire au bourrelet détritique et qu'il provenait de la côte sur les sites Nord et Sud. Enfin, parmi les espèces dont les abondances ont été liées à au moins une variable environnementale, la majorité (73 %) ont montré un schéma de colonisation lié à certaines variables de l'environnement sur un site

mais indépendant de ces mêmes variables sur les autres sites (*Albula glossodonta*, leptocéphales, Synodontidae sp1, *Synodus dermatogenys*, *Corythoichthys flavofasciatus*, *Chromis viridis*, *Stegastes nigricans* et *Bothus* sp1) (Tableau 3-10).

Tableau 3-10. Régressions multiples entre les abondances totales et les abondances des 20 espèces les mieux représentées numériquement pour les sites Nord (N), Est (E) et Sud (S) d'une part et les variables environnementales Vent N-S, Vent E-O, Vague N-S et Vague E-O d'autre part. n : abondance, le Cp de Mallow est basé sur la comparaison de l'erreur totale des carrés moyens avec l'erreur vraie de la variance ; R² : coefficient de détermination multiple ; R²_{ajusté} : coefficient de détermination ajusté. Le modèle final de régression multiple est testé par une analyse de variances et rejeté si P (test t) > 0,050. Dans ce cas, les valeurs de Cp, R², R²_{ajusté} ne sont pas détaillées. Si P (test t) ≤ 0,050 alors le modèle de régression multiple est testé pour chacune des variables environnementales P (test F). // vs. ⊥ signifie que la variable environnementale est orientée parallèlement ou perpendiculairement par rapport au site de capture ; O-E signifie que le gradient d'abondance est croissant lorsque la variable s'oriente de l'Ouest vers l'Est, et réciproquement pour E-O.

Variable dépendante	Site	n	Cp	R ²	R ² ajusté	P (test F)	Variable indépendante	P (test t)
Abondance totale	N	17 967						n.s.
	E	6 449						n.s.
	S	20 551						n.s.
<i>Albula glossodonta</i>	N	63	3,32	0,11	0,09	0,034	Vent //	O-E 0,024
	E	54						n.s.
	S	26						n.s.
Leptocéphales	N	6 639						n.s.
	E	1 227						n.s.
	S	1 858	3,46	0,36	0,33	< 0,001	Vague // Vague ⊥	S-N 0,007 O-E < 0,001
Synodontidae sp1	N	17						n.s.
	E	65						n.s.
	S	81	2,99	0,17	0,15	0,008	Vent //	N-S 0,008
<i>Synodus dermatogenys</i>	N	39						n.s.
	E	57						n.s.
	S	193	1,24	0,23	0,19	0,009	Vague // Vague ⊥	S-N 0,031 O-E 0,006
<i>Corythoichthys flavofasciatus</i>	N	574						n.s.
	E	140	1,30	0,10	0,08	0,017	Vague ⊥	O-E 0,043
	S	298						n.s.
<i>Chromis viridis</i>	N	60						n.s.
	E	637	0,34	0,21	0,19	0,003	Vent ⊥	E-O 0,003
	S	941						n.s.
<i>Chrysiptera biocellata</i>	N	5 013	5,15	0,17	0,10	0,080	Vent ⊥	S-N 0,050
	E	446						n.s.
	S	1 789	5,43	0,34	0,30	< 0,001	Vent ⊥ Vent //	N-S 0,017 O-E 0,035
<i>Chrysiptera taupou</i>	N	58						n.s.
	E	185						n.s.
	S	351						n.s.
<i>Dascyllus aruanus</i>	N	54						n.s.
	E	178						n.s.
	S	124						n.s.
<i>Pomacentrus coelestis</i>	N	63						n.s.
	E	306						n.s.
	S	3 351						n.s.

Variable dépendante	Site	n	Cp	R ²	R ² ajusté	P (test F)	Variable indépendante	P (test t)
<i>Pomacentrus pavo</i>	N	2						n.s.
	E	279						n.s.
	S	551						n.s.
<i>Stegastes nigricans</i>	N	185	5,52	0,20	0,16	0,002	Vague // Vent //	E-O 0,034 O-E 0,006
	E	23						n.s.
	S	30						n.s.
<i>Petroscirtes</i> sp1	N	42						n.s.
	E	44						n.s.
	S	169						n.s.
<i>Meiacanthus atrodorsalis</i>	N	1						n.s.
	E	54						n.s.
	S	72						n.s.
<i>Amblygobius phalaena</i>	N	20	1,83	0,11	0,09	0,035	Vent //	E-O 0,035
	E	73	3,48	0,10	0,08	0,047	Vague //	S-N 0,047
	S	353	6,00	0,21	0,14	0,037	Vague //	S-N 0,025
<i>Ptereleotris evides</i>	N	3 852						n.s.
	E	1 925						n.s.
	S	9 254						n.s.
<i>Siganus punctatus</i>	N	1						n.s.
	E	223	4,15	0,10	0,08	0,050	Vague //	S-N 0,050
	S	194	1,00	0,24	0,19	0,007	Vague // Vague ⊥	S-N 0,004 O-E 0,043
<i>Bothus</i> sp1	N	249	5,32	0,05	0,03	0,048	Vent ⊥	S-N 0,013
	E	267						n.s.
	S	188						n.s.
<i>Bothus pantherhinus</i>	N	629						n.s.
	E	112						n.s.
	S	217						n.s.
Soleidae sp3	N	383						n.s.
	E	116						n.s.
	S	453						n.s.

*** ≤ 0,001 ; ** ≤ 0,010 ; * ≤ 0,050 ; n.s. > 0,050

Les régressions multiples multivariées ont montré que les variables environnementales ont été peu liées aux abondances des espèces. Aucun lien significatif n'a été mis en évidence entre le vent et les abondances (Tableau 3-11). La relation entre les vagues et les abondances des espèces a été variable selon les sites : les vagues ont été significativement liées aux abondances des espèces sur le site Est ($P = 0,007$) ; ce lien a été proche du seuil de significativité sur le site Sud ($P = 0,070$) et non significatif sur le site Nord ($P = 0,870$).

Tableau 3-11. Régressions multiples multivariées sur tout l'assemblage (i.e. sur les abondances de 69 espèces au Nord, 95 à l'Est et 120 au Sud).

Site	Variable	<i>P</i>		Proportion expliquée
Nord	Vague	0,490	n.s.	0,11
	Vent	0,870	n.s.	
Est	Vague	0,007	**	
	Vent	0,340	n.s.	
Sud	Vague	0,070	n.s.	
	Vent	0,260	n.s.	

*** ≤ 0,001 ; ** ≤ 0,010 ; * ≤ 0,050 ; n.s. > 0,050

La Vitesse moyenne du Courant a été écartée des analyses de régressions multiples, cependant il est apparu intéressant de tester si l'abondance totale des larves a été liée à cette variable. Les tests de corrélation de Kendall réalisés sur chacun des trois sites et pour chacun des quartiers de lune échantillonnés ont révélé qu'il n'existait aucun lien entre la Vitesse Moyenne du Courant et l'abondance des larves ($P > 0,050$). Cependant, lorsque les sites et les quartiers de lune ont été groupés, le flux de larves est apparu faiblement lié à la Vitesse Moyenne du Courant (τ -Kendall = 0,422 ; $P = 0,002$).

4. DISCUSSION

4.1. Efficacité du filet de crête et les limites de l'étude

La façade Est de Wallis a pu être échantillonnée avec succès au cours de quatre trimestres consécutifs. Le suivi spatial de l'approvisionnement larvaire a permis de dénombrer 137 espèces dont deux qui n'avaient pas encore été décrites à Wallis. Ajoutées à celles identifiées lors du suivi temporel, la richesse spécifique totale au stade larve s'élève à 158 espèces. Bien que le suivi spatial ait été mené sur une durée trois fois plus courte que le suivi temporel, il a permis de recenser plus de larves que le suivi temporel (Figure 3-15). Ce résultat démontre qu'avec ce type de filet fixé, un échantillonnage temporel en un seul point est insuffisant pour obtenir un aperçu exhaustif de la richesse spécifique. Un échantillonnage réparti dans l'espace permet d'augmenter sensiblement le nombre d'espèces collectées.

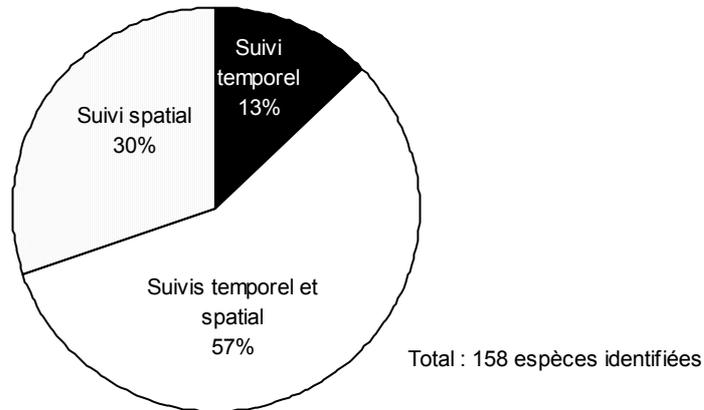


Figure 3-15. Répartition des espèces collectées lors du suivi temporel (125 jours de capture à l'aide d'un filet) et du suivi spatial (38 à 40 jours de capture à l'aide de trois filets).

La technique du filet de crête apparaît donc comme un outil adapté à l'étude de la colonisation à Wallis, ainsi que le suggéraient nos résultats de suivi temporel (cf. chapitre précédent). Cependant, trouver des sites adéquats pour réaliser l'échantillonnage spatial a été une tâche complexe. L'accessibilité au site fut la première condition qui a déterminé le choix. A Wallis, la navigation sur le récif barrière est difficile, voire impossible compte tenu de la très faible profondeur du lagon sur une distance de plusieurs centaines de mètres, de la présence de courants parfois violents, de la géomorphologie complexe du récif et de l'amplitude des marées. De plus, la fixation du filet dans la dalle corallienne requiert un site plan (dépourvu de patates de corail) et un substrat dur. Enfin, la filtration passive nécessite la présence d'eau sur le bourrelet détritique, ceci même à marée basse, ainsi qu'un flux d'eau orienté de l'océan vers le lagon. Par conséquent, la façade Ouest de l'île n'a pu être échantillonnée car, lors du jusant, l'eau du lagon passe par-dessus le bourrelet pour rejoindre l'océan, empêchant ainsi le filet de filtrer. Il existe à l'Ouest un flux larvaire entrant dans le lagon. En effet, lors de sorties nocturnes sur cette façade, il a été observé (principalement à marée montante) une colonisation de larves d'Albulidae, leptocéphales, Chaetodontidae, Pomacentridae, Ptereleotridae et Zanclidae. Pour échantillonner cette façade, il conviendrait d'utiliser d'autres matériels tels que des pièges lumineux, mais se poserait alors le problème de comparaison des valeurs de flux par des techniques d'échantillonnages différentes. Pour cette raison, l'analyse spatiale s'est limitée à la moitié Est du bourrelet détritique de l'île, sur trois sites répondant

aux critères énumérés ci-dessus. Les résultats qui découlent de cette étude ne peuvent être extrapolés à l'ensemble de Wallis, compte tenu du fait que nous ignorons l'ampleur du flux de larves à l'Ouest de l'île.

4.2. Variations spatiales du flux larvaire

4.2.1. A l'échelle du mois lunaire et du quartier de lune

A l'échelle de quelques jours, le flux larvaire a été variable entre les sites : 50 à 75 % des mois lunaires et des quartiers de lune ont présenté des variations significatives de richesse spécifique, d'abondance totale et des abondances des espèces. Ces variations spatiales pourraient avoir plusieurs origines. Elles pourraient être liées à la courantologie aux abords immédiats de Wallis. La formation de structures hydrographiques variables dans le temps est un phénomène connu dans la proximité des îles coralliennes (Wolanski et Hamner, 1988). Pour une espèce donnée, la période de production des œufs et la durée de leur vie pélagique, toutes deux variables dans le temps, pourraient influencer le transport de la progéniture et leur lieu d'arrivée sur le récif. Pour Sponaugle et Cowen (1996) et Valles *et al.* (2001) les différences d'abondances de larves et de composition des assemblages, observées à l'échelle de quelques kilomètres sur quelques jours, seraient essentiellement dues aux déplacements de masses d'eau (courants de marée par exemple). L'arrivée d'une masse d'eau contenant des larves sur une portion de récif engendre des différences de flux avec les récifs avoisinants. D'autres auteurs suggèrent que la taille restreinte du nuage (ou banc) de larves serait la cause des différences spatiales. Les études réalisées sur une grande échelle spatiale (plusieurs dizaines de kilomètres) montrent une hétérogénéité du flux larvaire tandis que celles menées sur de petites échelles spatiales (du mètre à quelques kilomètres) révèlent une homogénéité du flux larvaire (Tableau 3-1). Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer la synchronisation de la colonisation entre plusieurs sites rapprochés (Masterson *et al.*, 1997). Dans la première hypothèse, appelée nuage de larves (« larval patch hypothesis »), les larves se tiennent agrégées en bancs qui dérivent dans une masse d'eau, au grès des courants. Lorsque cette masse d'eau rencontre le récif, il y a un pic de colonisation synchronisé sur l'ensemble du récif. La seconde hypothèse fait intervenir le rôle des gyres qui se forment généralement dans le sillage (sous le courant) des îles (Wolanski et Hamner, 1988). Ces

systèmes pourraient retenir les larves dans la proximité de leur île natale pendant quelques jours. Ils joueraient un rôle déterminant dans le retour des nuages de larves sur le récif. Enfin, la dernière hypothèse («larval front hypothesis») propose l'accumulation de larves le long de fronts (cf. chapitre Présentation générale, § 1.2.2.2.). L'arrivée d'un front suffisamment large pour recouvrir plusieurs sites engendre une colonisation synchrone entre ces sites. Ainsi, la nature, mais aussi la taille des bancs de larves avant la colonisation, demeurent largement méconnues. Elles dépendraient selon Leis (1991a) des courants, de la topographie des récifs et du comportement des larves. A Wallis, il semblerait que pour les espèces abondantes la colonisation s'opère simultanément à l'échelle de 10 km. En effet, parmi les 20 espèces les mieux représentées dans les captures, 75 % ont eu leur abondance corrélée entre au moins deux sites. Les sites les plus proches (Est et Sud) ont été ceux pour lesquels le nombre de corrélations a été le plus important. A l'opposé, les abondances entre les sites Nord et Sud, les plus éloignés (d'environ 20 km), ont rarement été corrélées. Pour prendre part au débat exposé précédemment, dans l'hypothèse d'un unique nuage de larve, la dimension de ce nuage autour de Wallis serait donc plus proche de 8-15 km que de 20 km.

Les résultats de cette étude ne permettent pas de pronostiquer si l'arrivée d'un nuage de larves s'opère de manière progressive autour de Wallis. Les analyses d'autocorrélation croisées ont mis en évidence, pour quelques espèces, un délai de colonisation de ± 1 jour entre les sites mais les tests n'ont pas été significatifs. L'absence de liens significatifs pourrait provenir de la durée limitée des campagnes de pêche, le décalage entre les pics de colonisation ne pouvant s'observer que sur cinq jours. Il est également possible que des migrations rapides de larves entre les sites empêchent un décalage de la colonisation. Les résultats d'une étude sur des larves de Sparidae en Nouvelle-Zélande ont amené Kingsford et Choat (1989) à proposer un phénomène de mouvement très rapide de ces larves sur quelques kilomètres pour expliquer des variations spatio-temporelles journalières.

4.2.2. A l'échelle de l'année

A l'échelle de l'année, les assemblages de larves ont été fortement structurés dans l'espace. La richesse spécifique et les abondances des espèces ont varié très significativement entre les sites. L'analyse discriminante a conforté ces résultats : chacun des sites était caractérisé par un

assemblage particulier. Le site Nord s'est distingué des autres sites par la présence de quelques espèces très abondantes (leptocéphales, Ophichthidae sp1 et *Pseudochromis* sp1). Le site Sud était caractérisé par la présence de quelques espèces ou familles, pas forcément très abondantes au Sud, mais rares sur les autres sites (Mugilidae sp1, Mullidae, Blenniidae et Acanthuridae). Quant au site Est, il a présenté des caractéristiques des assemblages des sites Nord et Sud. Cependant, s'il est apparu une ségrégation nette entre les sites lorsque tout l'assemblage est étudié, le classement des 12 espèces les plus abondantes n'a pas été significativement différent entre les trois sites. Ce résultat est en accord avec ceux de Dufour *et al.* (1996) qui observent, pour les espèces les plus abondantes (*Acanthurus triostegus*, *Epinephelus merra*), un signal de colonisation similaire entre plusieurs sites distants d'environ 10 km sur la crête récifale de Moorea. Une hypothèse peut être formulée pour expliquer que le flux larvaire soit homogène lorsque l'on prend en compte les espèces les plus abondantes et hétérogène lorsque des espèces moins abondantes ou l'ensemble de l'assemblage sont considérés. Les larves les plus abondantes pourraient former de vastes bancs dans l'océan qui coloniseraient un récif sur plusieurs kilomètres (Kingsford et Choat, 1989). Au contraire, les larves peu abondantes, dispersées dans la masse d'eau, coloniseraient le récif de manière clairsemée. Pour tester cette hypothèse, il conviendrait de mener en parallèle deux études : l'une sur les schémas de répartition spatiale des larves à la fin de leur phase pélagique et l'autre au moment où elles colonisent un récif.

4.2.3. Gradient de richesse et d'abondance sur la façade Est de Wallis

La richesse spécifique a été plus faible au Nord de Wallis qu'au Sud, le site Est ayant des valeurs intermédiaires. Lorsque l'abondance totale était analysée en tenant compte du bourrelet détritique collecté, elle est apparue globalement plus faible au Nord qu'à l'Est et qu'au Sud. Ces gradients, décrits à l'échelle de l'année, ont également été observés à l'échelle des mois lunaires et des quartiers de lune. Il existe donc une persistance des variations spatiales de la colonisation pour diverses échelles temporelles à Wallis. Ce résultat indique que les assemblages de larves sont très fortement structurés dans l'espace et que les faibles variations temporelles décrites dans le chapitre précédent affectent peu cette structure. Des résultats similaires ont déjà été observés par Wantiez *et al.* (1996) sur des assemblages de poissons de fond meubles dans le lagon de Nouvelle-Calédonie. L'essentiel des variations

d'assemblage entre deux baies est dû aux caractéristiques physiques des milieux étudiés (facteurs spatiaux), les variations saisonnières ayant un effet « secondaire ».

4.3. Effets des variables environnementales sur la colonisation entre les sites

Les effets du vent et des vagues sur les abondances des espèces ont été différents selon les sites. En effet, pour aucune des 20 espèces étudiées, ces variables n'ont pas eu le même effet au Nord, à l'Est ou au Sud. En revanche, l'orientation du site par rapport aux directions des variables environnementales a pu avoir un effet similaire : les abondances les plus fortes ont été observées, lorsque le vent ou les vagues ont été parallèles ou obliques par rapport aux sites de capture, mais jamais de face. Par ailleurs, certaines espèces ont colonisé le lagon lorsque les variables environnementales étaient orientées parallèlement (*Ambygobius phalaena*) ou perpendiculairement (*Chrysiptera biocellata*) aux sites, quel que soit le site. Ces résultats amènent à penser que les variables environnementales auraient un effet sur l'abondance de quelques espèces, qui ne dépendrait donc pas du site (qu'il soit au Nord, à l'Est ou au Sud) mais de l'orientation de celui-ci (parallèle vs. perpendiculaire au vent ou aux vagues).

La colonisation du récif a été faible lorsque les vagues déferlaient face aux sites. Pourtant, selon Dufour (1992a) et Lo-Yat (2002), les larves franchiraient la crête récifale en "surfant" les vagues déferlantes. Elles seraient parfaitement adaptées aux vagues déferlantes et profiteraient de l'écume générée pour transiter vers le lagon comme sur un coussin d'air. Cet argument reste une hypothèse, aucune étude n'ayant à notre connaissance traité ce sujet. Bien que des larves aient été capturées lorsque le vent ou les vagues étaient orientés face aux sites dans cette étude, les fortes abondances n'ont jamais été observées dans ces conditions. Ainsi nos résultats suggèrent, comme ceux de Kingsford et Choat (1989) que, dans des conditions de mer agitée, les larves de poissons ne demeurent pas à proximité immédiate des récifs. La zone de déferlement des vagues est une zone de forte turbulence. Même lorsque la mer est calme, les courants y sont puissants et irréguliers ; l'énergie libérée lors du déferlement est colossale par rapport à la petite taille et l'apparente fragilité des larves. Dans des conditions de grosse mer, les larves feraient alors le choix de rester dans l'océan en attendant de trouver des conditions plus clémentes pour coloniser, évitant ainsi le risque d'une potentielle

pulvérisation sur la barrière récifale (Bakun, 1986). Elles pourraient encore migrer vers un site plus abrité, pour lequel les vagues seraient parallèles ou obliques par rapport à la barrière.

Les analyses de régressions multiples uni- et multivariées ont indiqué que les variables environnementales ont été peu ou pas liées aux abondances totales ni aux abondances des espèces (assemblage). En revanche, lorsque ces tests ont été entrepris sur les espèces, analysées une à une, de nombreux liens sont devenus significatifs. Compte tenu du nombre de tests réalisés (4 variables environnementales x 3 sites x 20 espèces = 240 tests), la significativité des relations entre les variables environnementales et les abondances de quelques espèces pourraient être le fait du hasard et non un lien de cause à effet. Nous pensons que ces liens ont une réelle signification écologique au moins pour certaines espèces. Les larves réagissent spécifiquement avec leur environnement. Selon leur biologie, leur écologie et leur comportement, les espèces pourraient répondre différemment à l'environnement. Les liens entre les variables environnementales et leur abondance pourraient donc être révélés lorsque l'échelle d'étude est limitée à l'espèce. En revanche, lorsque l'échelle d'étude est étendue aux assemblages, les caractéristiques confondues de ces 137 espèces ne permettraient pas de déceler de relation.

Ainsi, les liens entre les variables environnementales et le flux larvaire ont été faibles globalement. Quels que soient les sites, le vent ou les vagues ont expliqué une proportion généralement faible des variations d'abondances ($\leq 33\%$). La vitesse du courant n'a pas semblé être fortement liée à l'arrivée des larves, bien que le jeu de données sur la Vitesse Moyenne du Courant paraît trop restreint dans le temps (neuf jours d'observations) pour tirer des conclusions définitives. Ces résultats corroborent cependant ceux obtenus lors du suivi temporel avec un lien significatif mais faible entre l'environnement et le processus de colonisation. L'étude de Kingsford et Finn (1997) réalisée au Sud de la Grande Barrière de Corail arrive aux mêmes conclusions : l'arrivée de larves de poissons sur le récif est très faiblement corrélée à la vitesse et à la direction du vent. Les travaux de Wilson et Meekan (2001) à San Blas soulignent également l'absence de lien entre quelques variables environnementales (direction et vitesse du vent, amplitude de marée, rayonnement solaire et température de l'eau) et les abondances de 11 espèces dans des pièges lumineux. Une étude réalisée par Sampey *et al.* (2004) au Nord-Ouest des côtes australiennes montre encore que

l'abondance de poissons aux stades de pré- et post-flexion n'est pas liée aux variables biophysiques (température, salinité et biomasse de zooplancton).

Pourtant, selon certains auteurs, quelques variables de l'environnement suffiraient à expliquer une part significative des variations d'abondance d'organismes marins. Sponaugle et Cowen, (1996) pensent que les courants de marée pourraient expliquer les distributions spatiales des larves de poissons au moment où elles colonisent. Selon Black (1988), les modèles prenant en compte des données environnementales comme le vent, les courants côtiers et les courants de marée permettent de prédire efficacement le déplacement de nuages de larves d'invertébrés. Bergenius *et al.* (2005) recommandent d'intégrer autant de variables environnementales que possible pour parvenir à expliquer une partie des variations de la colonisation. Dans notre étude, les faibles relations observées pourraient avoir trois origines. Elle pourrait provenir :

- D'un nombre de variables environnementales insuffisant. En effet, seules cinq variables environnementales ont été intégrées aux analyses (vitesse du courant, vitesse et direction du vent, vitesse et hauteur des vagues).
- D'une résolution insuffisante. Les résolutions de ces variables ont été faibles en comparaison de la précision des abondances : une seule valeur de vitesse et direction du vent, de vitesse et de hauteur des vagues pour les trois sites qui sûrement ne reçoivent pas exactement le même vent et les mêmes vagues, l'île pouvant induire des modifications dans la direction de ces variables.
- De l'année d'échantillonnage (2002-2003) en situation El Niño. Lo-Yat (2002) a montré que le flux larvaire était considérablement réduit en période El Niño par rapport aux périodes La Niña. L'effet des variables environnementales sur les abondances pourrait être moins visible sur des effectifs faibles en période El Niño. En outre, leurs effets pourraient être différents en période La Niña.

4.4. Hypothèse sur la structuration spatiale des assemblages

Cette étude a permis de mettre en évidence une structuration spatiale des assemblages en même temps qu'un gradient des espèces le long de la façade Est de Wallis. L'étude des

variables environnementales n'a pas permis d'apporter d'explications à la formation de ces assemblages. Nous pensons que les caractéristiques physiques du milieu jouent un rôle essentiel dans la formation des assemblages de larves au moment de la colonisation. A partir de nos connaissances sur les larves de poissons coralliens et sur l'environnement marin autour de Wallis, nous allons maintenant proposer des hypothèses sur la structuration spatiale des assemblages.

Les caractéristiques physiques du milieu aux abords du récif de Wallis peuvent s'exprimer en termes d'habitat d'une part et des caractéristiques de masses d'eau d'autre part. Nous avons vu dans le premier chapitre (§ 1.2.1.4.) que les larves de poissons sont capables de contrôler la profondeur, la direction de nage et ainsi leur distribution spatiale. Elles peuvent donc activement sélectionner un site à coloniser. A une échelle de 500 m à 5 km, Booth *et al.* (2000) à One Tree Island (Grande Barrière de Corail) ont identifié des sites pour lesquels le recrutement de Pomacentridae est plus intense que d'autres. Ces variations spatiales, persistantes au cours des années, seraient liées aux caractéristiques de l'habitat des sites étudiés. Pour de nombreuses espèces, les caractéristiques de l'habitat jouent un rôle important au moment de l'installation (Eckert, 1985 ; Levin, 1991 ; Carr, 1994). Une étude est actuellement en cours sur la caractérisation du récif et des habitats de Wallis (Andréfouët, comm. pers.). Les premiers résultats indiquent que la partie extérieure du bourrelet détritique directement exposée au déferlement des vagues est assez similaire sur les sites Nord, Est et Sud (Figure 3-16). En revanche, à quelques centaines de mètres en arrière de la zone de déferlement, le récif diffère sensiblement entre ces sites. Il est constitué de débris coralliens et de zones sableuses principalement au Nord mais aussi à l'Est. Au Sud, le récif est constitué d'une barrière interne construite et de nombreux récifs intermédiaires formant des hauts-fonds dans le chenal (Figure 3-16). Ces constructions diversifiées qui caractérisent ces récifs de barrière interne et intermédiaire (coraux massifs, submassifs et branchus, zone sableuse) fournissent une variété importante d'habitat (Andréfouët, comm. pers.). Ainsi, l'arrière du récif au Sud pourrait être plus attrayant pour les larves de poisson au moment de coloniser que l'arrière du récif Nord et Est. La présence de conspécifiques ou d'autres espèces peut également influencer l'installation de certaines espèces (Sweatman, 1983 ; Risk, 1998 ; Lecchini *et al.*, 2005).

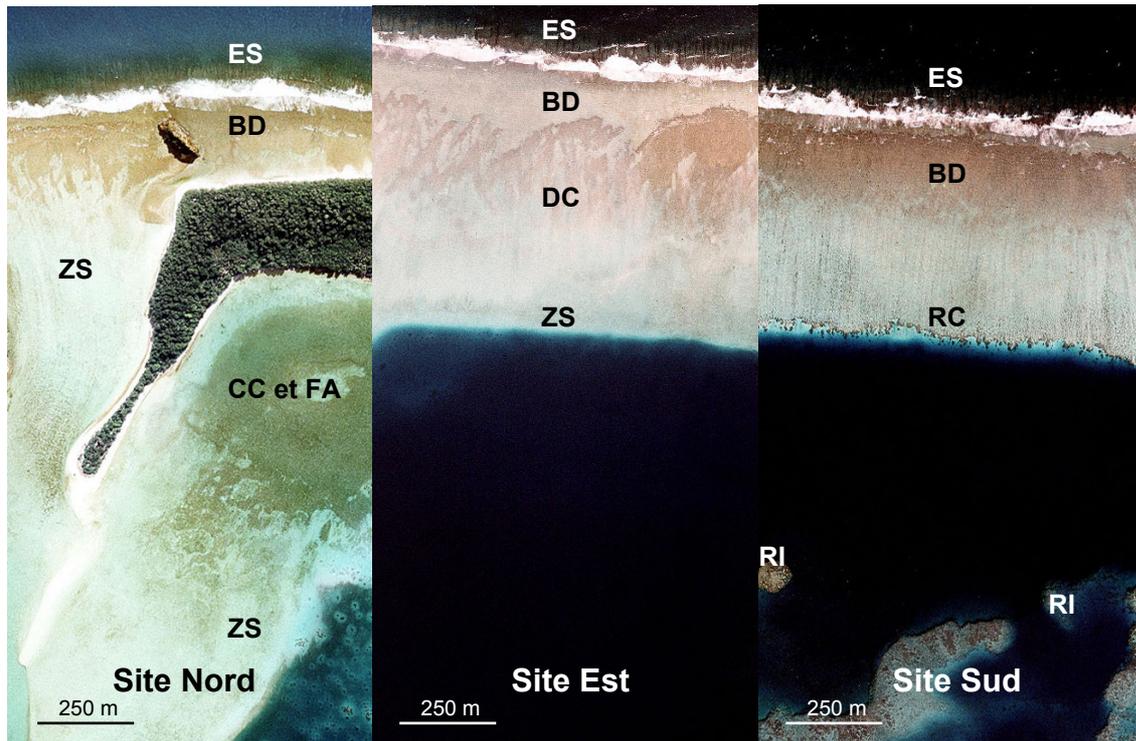


Figure 3-16. Orthophotos IGN des sites de collectes de larves. BD : bourrelet détritique, CC : complexe de cyanobactéries, DC : débris coralliens, ES : éperons et sillons, FA : feutrage algale, RC : récif construit, RI : récif intermédiaire, ZS : zone sableuse. D'après Payri *et al.*, (2002) et Andréfouët (comm. pers.).

Cependant, comment expliquer que des espèces aux caractéristiques écologiques très différentes, et donc aux exigences différentes pour l'habitat ou la nourriture telles que *Parupeneus multifasciatus*, *Exocoetidae* sp1 et *Ctenochaetus striatus*, colonisent préférentiellement un même site (le site Sud dans le cas présent) ? L'hypothèse de la sélection d'un habitat semble insuffisante pour expliquer une convergence de colonisation en un site particulier. Comme Valles *et al.* (2001) à St Lucie, nous suspectons, à Wallis, l'existence de structures hydrographiques qui favoriserait l'arrivée des larves sur un site par rapport aux autres.

Les larves aux stades de transition sont capables de nager pendant plusieurs jours à des vitesses moyenne de l'ordre de 13 cm.s^{-1} (Stobutzki et Bellwood, 1994, 1997) et même, pour *Acanthurus triostegus*, à des vitesses de pointe supérieures aux courants océaniques ($55,7 \text{ cm.s}^{-1}$) (Leis et Carson-Ewart, 1997). Cependant, il semble peu probable que ces larves,

même à ces stades de développement avancés, puissent s'affranchir complètement de la courantologie locale. De plus, au cours de la première partie de leur vie pélagique, cette mobilité est réduite voire nulle. En conclusion, la courantologie pourrait expliquer, au moins en partie, la distribution spatiale des larves. Les gyres/courants à petite échelle spatiale (quelques dizaines de kilomètres) peuvent jouer un rôle essentiel dans le transport du plancton et des larves de poissons (Wolanski *et al.*, 1996). Les travaux de Cowen et Castro (1994) à la Barbade ont révélé une bonne concordance de la distribution de larves de poissons avec la courantologie autour de l'île. A Wallis, il existe peu d'information publiée sur la courantologie locale en dehors des travaux de Reverdin *et al.* (1994) dans le secteur de Wallis, Futuna et des îles Samoa. Cette étude révèle que les courants de surface (15 m de profondeur) sont orientés au Sud-Ouest. Ces courants seraient générés par les alizés orientés Nord-Ouest qui entraînent par friction les couches d'eaux superficielles et plus profondes (entre 0 et 100 m) vers le Sud-Ouest (spirale d'Ekman dans l'hémisphère Sud). A partir de ces éléments, nous proposons une hypothèse basée uniquement sur les courants marins pour expliquer les gradients observés.

Sous l'action d'un courant régulier, une île engendre la formation d'une zone de courant ralenti (zone morte) en aval. Au point de jonction entre la masse d'eau en mouvement et celle en repos, il se crée un cisaillement auquel sont associées des structures turbulentes. Il en résulte une divergence des courants, avec formation de tourbillons caractérisés au centre par un mouvement ascendant des filets d'eau (upwelling) et un mouvement descendant (cascading) sur les bords. Cette perturbation de l'écoulement sous le vent d'une île est généralement qualifiée d'« effet d'île » (Pingree et Maddock, 1980).

Ainsi, en aval de Savaii, île des Samoa occidentales située à 350 km à l'Est de Wallis, la distribution des courants issus du modèle global de circulation océanique SODA (Carton *et al.*, 2000), met en évidence cet « effet d'île » au cours des mois de septembre 2002 (non présenté ici) et de décembre 2002 (Figure 3-17) entre 10 et 100 m de profondeur au Sud-Ouest de l'île. La zone affectée par l'île est caractérisée en périphérie par des courants orientés Sud-Ouest puis, en allant vers le centre par des contre-courants (i.e. des courants orientés Nord-Est) et des gyres.

La résolution utilisée dans le modèle SODA ($0,5^\circ \times 0,5^\circ$) permet tout juste la représentation des détails hydrodynamiques autour de l'île de Savaii (70 x 45 km) mais elle est insuffisante pour distinguer ces détails dans la proximité immédiate d'une petite île comme Wallis (24 x 16 km). En outre, les structures turbulentes inférieures à la maille du modèle ne sont pas ou sous représentées.

Compte tenu du fait que Wallis est soumise au même courant dominant que Savaii (Reverdin *et al.*, 1994), il est possible qu'une zone de divergence, caractérisée par des gyres, se forme au moins temporairement à l'Ouest de Wallis. Les eaux lagunaires s'écoulant à marée descendante, principalement par la passe Sud mais aussi par le récif barrière Ouest (Richard *et al.*, 1982), les œufs et les larves produits dans le lagon se trouveraient alors dans cette zone. Si une telle zone de rétention/concentration de larves est mise en évidence au Sud-Ouest de Wallis, elle pourrait expliquer que le site Sud, proche de cette zone, reçoive un grand nombre de larves et d'espèces et qu'à l'opposé de cette zone, le site Nord reçoive moins de larves et moins d'espèces.

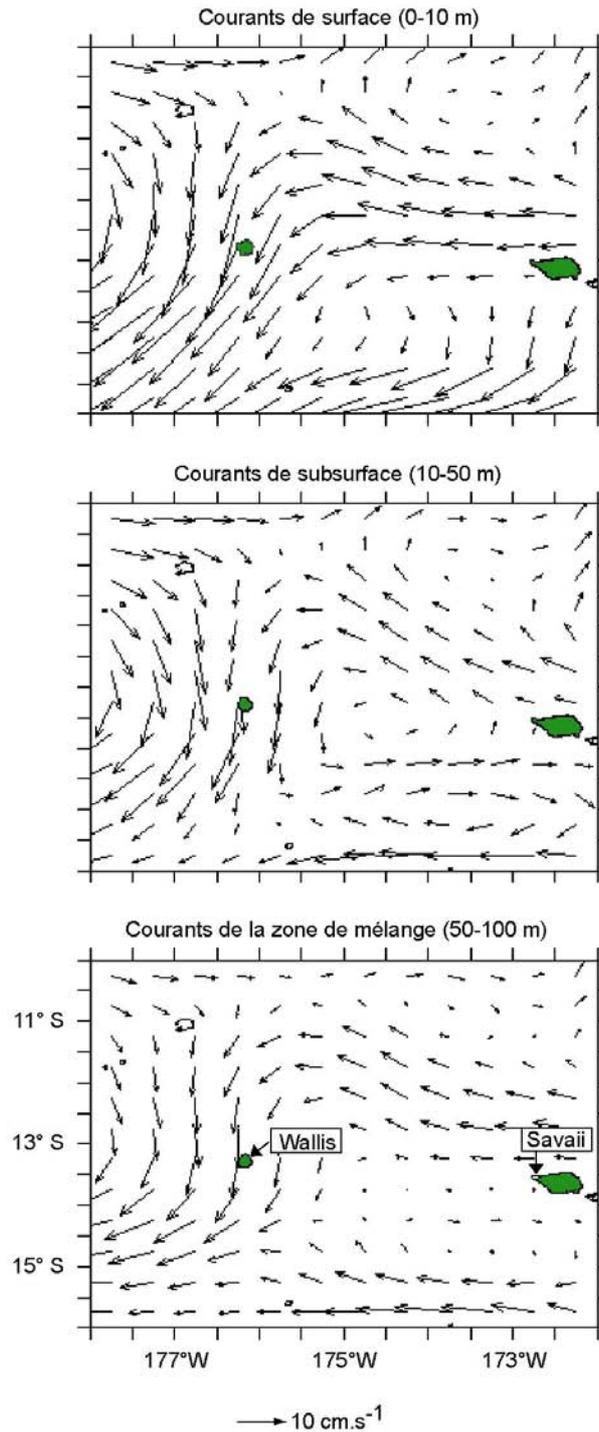
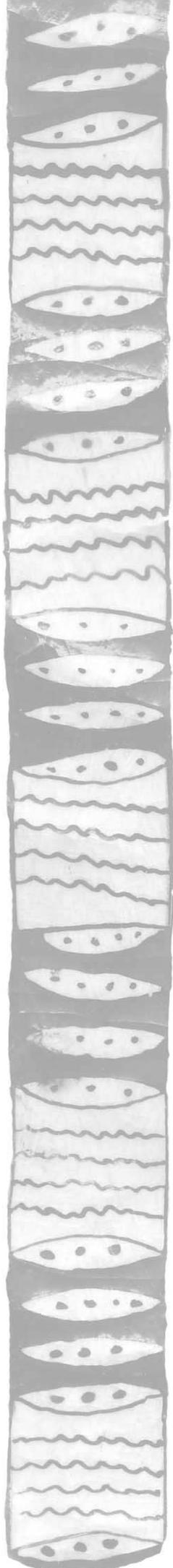


Figure 3-17. Vitesses et directions des courants de 0-10 m, 10-50 m et 50-100 m dans la région de Wallis et de Savaii en décembre 2002 calculées à partir du modèle SODA (Carton *et al.*, 2000). SODA est un modèle opérationnel avec résolution à 0,5°, dont les prévisions sont basées sur des données d'archives (profils hydrographiques, séries temporelles de température et de salinité pour différentes profondeurs depuis 1958), des données satellitaires récentes (niveau de la mer, SST), contraintes par des observations de terrains.

D'autres processus faisant intervenir des aspects sensoriels et comportementaux peuvent jouer un rôle déterminant dans la sélection d'un habitat à coloniser. Il est possible d'imaginer que le site du Sud génère des stimuli plus puissants que les autres sites, qui attirent les larves sur ses récifs. Ce site Sud est le plus battu des trois sites puisqu'il a une orientation Sud-Est, c'est-à-dire qu'il est exposé à une mer généralement bien formée (1-3 m) lorsque soufflent les alizés. Les sons de basses fréquences émis par le déferlement des vagues sont connus pour attirer les larves de poisson à une distance de quelques kilomètres (Tolimieri *et al.*, 2000). D'autre part, ce site est situé à proximité de la plus grande passe de l'île qui déverse dans l'océan un panache d'eau chaude émanant du lagon en même temps que des substances d'origine terrigène. Le gradient de ces facteurs physiques (son, température, acides humiques) pourrait aider les larves à trouver un récif pour coloniser (Kingsford *et al.*, 2002), le récif Sud dans le cas présent. Finalement, si cette étude a réussi à mettre en évidence l'existence d'une structure spatiale des assemblages en même temps qu'un gradient, l'origine de ces variations spatiales demeure inexplicée et peut être complexe.



Chapitre 4

Taille à la colonisation et durée de vie pélagique



1. INTRODUCTION

La colonisation est l'une des phases de transition majeure dans la vie des poissons coralliens (Searcy et Sponaugle, 2001). Elle correspond à une transition écologique entre deux habitats (pélagique et benthique) qui s'accompagne généralement de modifications morphologiques et biologiques (cf. chapitre Présentation générale, § 1.1.3.). Au cours de cette phase, le phénotype de la larve conditionne la survie des individus à l'installation (McCormick, 1998a ; Hoey et McCormick, 2004a). Les individus installés ayant rencontré les meilleures conditions de croissance pendant les stades larvaires sont en effet moins sensibles à la prédation que les plus petits (McCormick et Hoey 2004b). La taille et l'âge à la colonisation sont ainsi des paramètres qui peuvent jouer un rôle important dans la variabilité du recrutement et donc dans la dynamique des populations de poissons coralliens (McCormick, 1994 ; Leis et McCormick, 2002). L'étude des larves aux stades de transition (i.e. à la colonisation) fournit une contribution unique à l'élaboration de plans de gestion adaptés au milieu corallien (Fuiman, 2002).

La taille à la colonisation varie sous l'influence de facteurs environnementaux tels que la température, la disponibilité de la nourriture, les processus océanographiques (Benoit *et al.*, 2000 ; Rissik et Suthers, 2000). Des composantes intrinsèques comme l'héritage maternel (phénotype de la mère), la taille des œufs, l'endocrinologie ou les processus métaboliques et nutritifs peuvent également jouer un rôle significatif sur la taille des larves (McCormick, 1998b, 1999b ; McCormick et Nechaev 2002). L'âge à la colonisation, défini comme la durée de vie pélagique (DVP), est déterminé par la période de compétence de la larve, i.e. le moment où elle est capable de coloniser un récif (Victor, 1986a ; Jenkins et May, 1994 ; Cowen *et al.*, 2000).

L'augmentation de la DVP due à l'extension de cette période de compétence, a été démontrée (cf. chapitre Présentation générale, § 1.2.1.3.). Cependant, ces cas de flexibilité demeurent exceptionnels (Cowen et Sponaugle, 1997 ; Leis et McCormick, 2002). La plupart des espèces de poissons coralliens présentent des DVP peu variables probablement parce que le risque de prédation augmente au fur et à mesure que se prolonge la phase pélagique et que les performances post-installation de ces poissons s'amenuisent (Leis et McCormick, 2002). Ces faibles variations de la DVP ont été largement décrites entre régions distantes de quelques dizaines à quelques centaines de kilomètres (Victor, 1986a ; Thresher *et al.*, 1989, Thorrold et

Milicich, 1990 ; Wellington et Victor, 1992 ; McCormick, 1994 ; Philibotte, 2002), ainsi qu'entre saisons et entre années (Victor 1986a, McCormick 1994, Wilson et Meekan 2002).

La variabilité de la taille et de l'âge à la colonisation peut s'accroître avec l'augmentation de la durée de la phase pélagique, les larves étant exposées à des processus océanographiques variables au cours d'une plus grande période de temps (Cowen, 1991). Les résultats de plusieurs études sur les poissons tempérés et coralliens suggèrent que les larves pélagiques passent plus de temps dans le plancton et sont plus dispersées que les larves issues de poissons benthiques (Leis et Miller, 1976 ; Johannes, 1978 ; Marliave, 1986 ; Kingsford et Choat, 1989 ; Leis, 1991a ; Brogan, 1994 ; Gray, 1998). Par conséquent, les variations de l'âge et de la taille à la colonisation devraient être plus importantes pour les larves pélagiques. Dans ce contexte, les objectifs de cette étude ont été de :

1. Déterminer la variabilité de la taille et de l'âge à la colonisation de larves issues de poissons benthiques et pélagiques.
2. Tester si les variations spatiales de la taille et de l'âge à la colonisation étaient supérieures pour les larves pélagiques par rapport aux larves benthiques.
3. Tester si les variations temporelles de la taille et de l'âge à la colonisation étaient supérieures pour les larves pélagiques par rapport aux larves benthiques.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Espèces étudiées

Pour répondre à la problématique de cette étude, les espèces ont été sélectionnées selon plusieurs critères. Elles devaient être :

- Résidentes dans le lagon. La méthode d'échantillonnage ne permet de capturer que les larves compétentes qui traversent le bourrelet détritique pour s'installer dans le lagon. Les espèces qui ont été sélectionnées ont donc un habitat lagunaire.

- Aisément reconnaissables aux stades où elles colonisent. La confusion entre espèces étant possible sur ces stades (Durville *et al.*, 2002), le choix s'est porté sur des espèces présentant des caractères anatomiques uniques (morphologie, pigmentation).
- Ubiquistes et représentatives des principales familles du lagon de Wallis. L'étude spatiale a requis la présence des espèces étudiées au niveau de l'ensemble des sites échantillonnés. Le choix s'est orienté sur les espèces les plus communes, représentatives des principaux assemblages lagunaires.
- Documentées dans la littérature. L'existence d'informations sur la taille et l'âge de ces espèces à la colonisation a rendu possible une comparaison des résultats.

Ces critères ont permis de retenir deux espèces de pondeurs benthiques et deux espèces de pondeurs pélagiques (Figure 4-1). Les pondeurs benthiques sélectionnés sont *Abudefduf sexfasciatus* (Lacepède, 1801) et *Dascyllus aruanus* (Linné, 1758), tous deux des Pomacentridae. Les pondeurs pélagiques sont *Parupeneus barberinus* (Lacepède, 1801), un Mullidae et *Acanthurus triostegus* (Linné, 1758), un Acanthuridae.

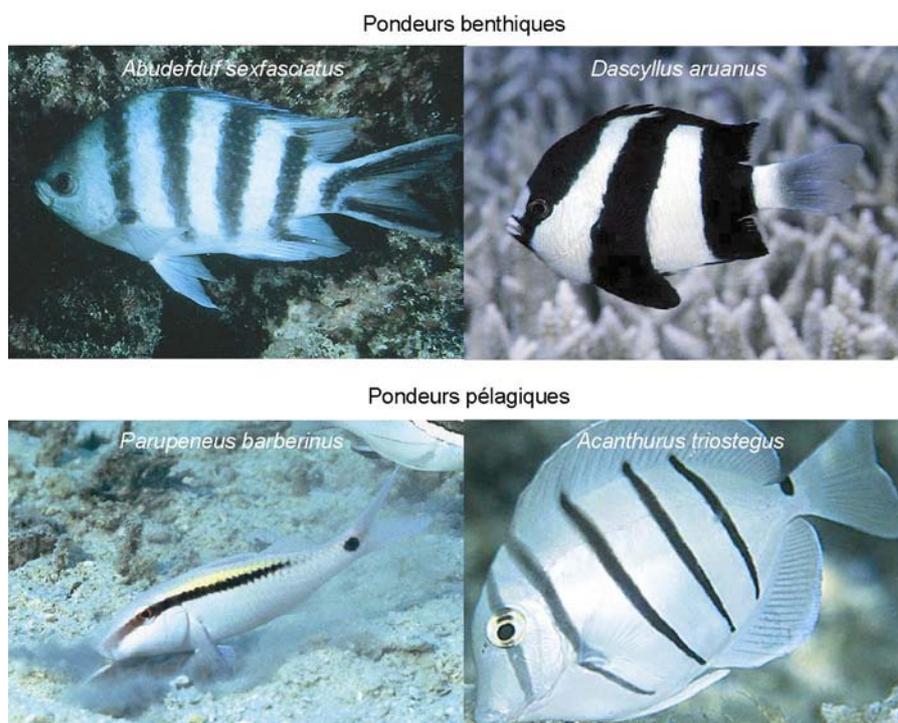


Figure 4-1. Photographies des deux pondeurs benthiques et des deux pondeurs pélagiques étudiés, dans leur milieu naturel.

2.2. Stratégie d'échantillonnage et sites d'étude

Les larves de poissons ont été collectées lors du suivi spatial de la colonisation (cf. chapitre 3) sur les parties Nord, Est et Sud du récif barrière de Wallis, au cours des mois de septembre 2002, décembre 2002, mars 2003 et juin 2003 à l'aide de filets de crête. Le matériel et le protocole de capture sont détaillés dans les chapitres Présentation générale (§ 3.1.2.) et Variation spatiale et synchronisation de la colonisation (§ 2.1.).

2.3. Sous-échantillonnage des poissons, biométrie et estimation de l'âge

Les larves ont été identifiées jusqu'au niveau de l'espèce. Les quatre espèces sélectionnées ont ensuite été mesurées depuis l'extrémité du museau jusqu'à la base de la nageoire caudale (longueur standard, LS). Pour chaque campagne de pêche de cinq jours (un quartier de lune), un maximum de 13 individus par espèce ont été sélectionnés au hasard pour être âgés en respectant la distribution de fréquence de taille totale pour *Dascyllus aruanus*. Le nombre d'individus capturés d'*Abudefduf sexfasciatus*, *Parupeneus barberinus* et *Acanthurus triostegus* ayant été faible, toutes les larves de ces espèces ont été âgées sans sous-échantillonnage.

Le matériel et le protocole de biométrie et d'estimation de l'âge sont précisés dans le chapitre Présentation générale (§ 3.3.3.).

2.4. Analyses des données

Les variations de la taille et de la DVP entre les quatre espèces ont été testées à l'aide d'une analyse de variances à un facteur. Les distributions des variables LS et DVP ont suivi une loi normale (tests de Shapiro-Wilks, $P > 0,050$). L'homogénéité des variances a été vérifiée à l'aide d'un test de Bartlett. En cas de significativité des ANOVA, un test *a posteriori* de Tukey a été entrepris pour identifier l'origine des différences.

Pour comparer les distributions de fréquences de la taille et de la DVP entre les espèces, les queues des distributions ont été regroupées de manière à constituer un même nombre de classes. Les classes de taille ont été LS moyenne, LS moyenne + 1 mm, > LS moyenne + 1 mm, LS moyenne – 1 mm et < LS moyenne – 1 mm. Les classes d'âges ont été DVP moyenne, DVP moyenne + 1 jour, DVP moyenne + 2 jours, > DVP moyenne + 2 jours, DVP moyenne – 1 jour et < DVP moyenne – 1 jour. Les comparaisons ont été effectuées à l'aide d'un χ^2 de proportion. Les liens entre la taille et l'âge à la colonisation ont pu être évalués à partir d'un test de corrélation de Pearson car les distributions de ces variables ne s'écartaient pas significativement d'une loi normale (tests de Shapiro-Wilks, $P > 0,050$).

La colonisation a parfois été faible et discontinue dans l'espace et dans le temps, particulièrement pour les pondérations pélagiques (Tableau 4-1). De plus, 19 % des individus âgés ont été rejetés car l'erreur de comptage des microstructures des otolithes était trop importante (cf. chapitre Présentation générale, § 3.3.3.2.). Ainsi, seul un petit nombre d'individus a figuré dans certains traitements (en un site donné, pour un mois donné) et parfois aucun poisson n'a été analysé dans un traitement. Par conséquent, le jeu de données n'était pas équilibré. Dans ces conditions, deux solutions se sont avérées possibles pour analyser les variations spatio-temporelles de la taille et de la DVP : sélectionner un sous-ensemble de données pour obtenir un jeu de données équilibré ou analyser les deux facteurs (spatial et temporel) indépendamment l'un de l'autre en posant une hypothèse pour chaque facteur. La première alternative a été écartée car cette technique ne permet pas de conserver toute l'information contenue dans les données et limitait trop les possibilités d'analyse. Les variations spatiales et temporelles ont donc été étudiées successivement, à l'aide d'une analyse de variance à un facteur. L'homogénéité des variances a été vérifiée à l'aide d'un test de Bartlett. Un test *a posteriori* de Tukey a été entrepris en cas de significativité des ANOVA pour identifier l'origine des différences. Ces résultats ont été interprétés avec une extrême précaution comme le recommande Underwood (1997) dans le cas de jeux de données non équilibrés.

3. RESULTATS

3.1. Taille à la colonisation et durée de vie pélagique

Au total, 100 individus d'*Abudefduf sexfasciatus*, 335 de *Dascyllus aruanus*, 66 de *Parupeneus barberinus* et 36 d'*Acanthurus triostegus* ont été capturés au cours des quatre mois lunaires échantillonnés (Tableau 4-1). La colonisation a été discontinuée dans le temps et dans l'espace. Elle a été maximale au mois de décembre 2002 pour les quatre espèces et minimale en septembre 2002 et juin 2003, particulièrement pour les pondeurs pélagiques. La taille à la colonisation et la durée de vie pélagique ont été étudiées pour 85 individus d'*Abudefduf sexfasciatus*, 122 de *Dascyllus aruanus*, 45 de *Parupeneus barberinus* et 33 d'*Acanthurus triostegus* (Tableau 4-1). La taille à la colonisation a varié significativement entre les espèces (ANOVA, $P < 0,001$). Les larves d'*Abudefduf sexfasciatus* et de *Dascyllus aruanus* ont colonisé le récif à une taille plus petite que les larves de *Parupeneus barberinus* et d'*Acanthurus triostegus* (tests de Tukey, $P < 0,001$) (Figure 4-2). Les larves de *Dascyllus aruanus* ont été les plus petites à la colonisation (LS moyenne = 7,0 mm) et ont présenté une faible étendue des variations (LS a varié entre 6 et 9 mm). A l'opposé, les larves de *Parupeneus barberinus* ont été les plus longues (LS moyenne = 37,4 mm) et ont colonisé le récif à des tailles variables (LS a varié entre 33 et 43 mm). La durée de vie pélagique a également varié entre les espèces (ANOVA, $P < 0,001$ suivie de tests de Tukey, $P < 0,001$) (Figure 4-3). Les larves d'*Abudefduf sexfasciatus* et de *Dascyllus aruanus* ont été les plus jeunes à la colonisation (DVP moyenne = 18,9 et 17,6 jours respectivement). La durée de vie pélagique a été plus longue et plus variable pour *Parupeneus barberinus* et pour *Acanthurus triostegus* (DVP moyenne = 34,9 et 42,4 jours, étendue des variations = 13 jours pour les deux espèces).

Tableau 4-1. Nombre de larves d'*Abudefduf sexfasciatus*, *Dascyllus aruanus*, *Parupeneus barberinus* et *Acanthurus triostegus* capturées (Nc), mesurées (Nm) et âgées (Na) pour chaque campagne, mois et site. PQ et DQ correspondent respectivement au premier et dernier quartier de lune, N = Nord, E = Est et S = Sud (cf. chapitre Présentation générale, Figure 1-16). A cause d'une mauvaise conservation de quelques échantillons, certains poissons n'ont pu être mesurés ou âgés.

Campagne	Période	Lune	Site	<i>A. sexfasciatus</i>			<i>D. aruanus</i>			<i>P. barberinus</i>			<i>A. triostegus</i>		
				Nc	Nm	Na	Nc	Nm	Na	Nc	Nm	Na	Nc	Nm	Na
1	12-16 sep 2002	PQ	N	1	1	1	7	7	5	5	5	5	9	9	9
			E	6	6	3	2	1	-	-	-	-	1	1	1
			S	2	2	1	17	17	12	-	-	-	-	1	1
	29 sep- 3 oct 2002	DQ	N	-	-	-	3	3	-	-	-	-	-	-	-
			E	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
			S	-	-	-	16	16	-	-	-	-	-	-	-
2	11-16 déc 2002	PQ	N	4	4	4	4	4	2	2	1	1	-	-	-
			E	8	8	3	1	1	1	2	2	2	2	2	2
			S	10	10	10	43	41	3	22	22	19	6	5	5
	26-30 déc 2002	DQ	N	1	1	1	5	4	3	1	1	1	1	1	1
			E	8	8	8	3	3	3	1	-	-	2	2	2
			S	41	41	38	12	12	12	4	4	3	7	6	6
3	10-14 mar 2003	PQ	N	5	5	5	14	14	10	4	4	4	1	1	-
			E	5	5	4	86	81	11	4	4	4	-	-	-
			S	1	1	1	10	10	8	7	6	6	2	2	2
	24-29 mar 2003	DQ	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
			E	-	-	-	2	2	2	-	-	-	-	-	-
			S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3	3
4	7-12 jun 2003	PQ	N	-	-	-	8	8	7	6	6	-	-	-	-
			E	4	4	3	63	60	13	-	-	-	-	-	-
			S	-	-	-	8	8	8	2	2	-	-	-	-
	21-25 jun 2003	DQ	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
			E	2	2	1	12	12	11	-	-	-	-	-	-
			S	2	2	2	19	19	11	6	6	-	1	1	1
Total				100	100	85	335	323	122	66	63	45	36	34	33

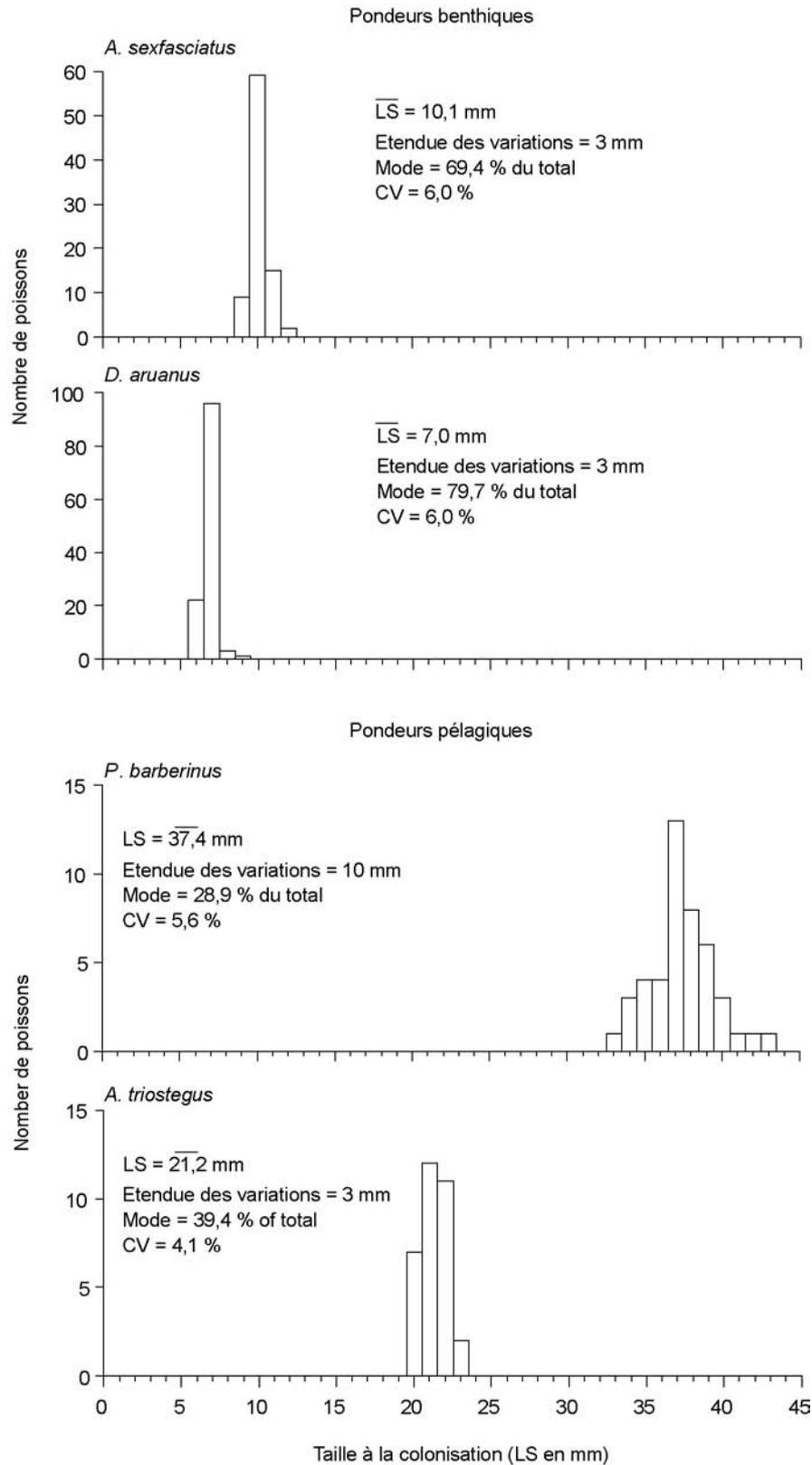


Figure 4-2. Taille à la colonisation (longueur standard, LS, en mm) d'*Abudefduf sexfasciatus*, *Dascyllus aruanus*, *Parupeneus barberinus* et d'*Acanthurus triostegus* avec la taille moyenne, l'étendue des variations, le pourcentage d'individus correspondant au mode et le coefficient de variation (CV).

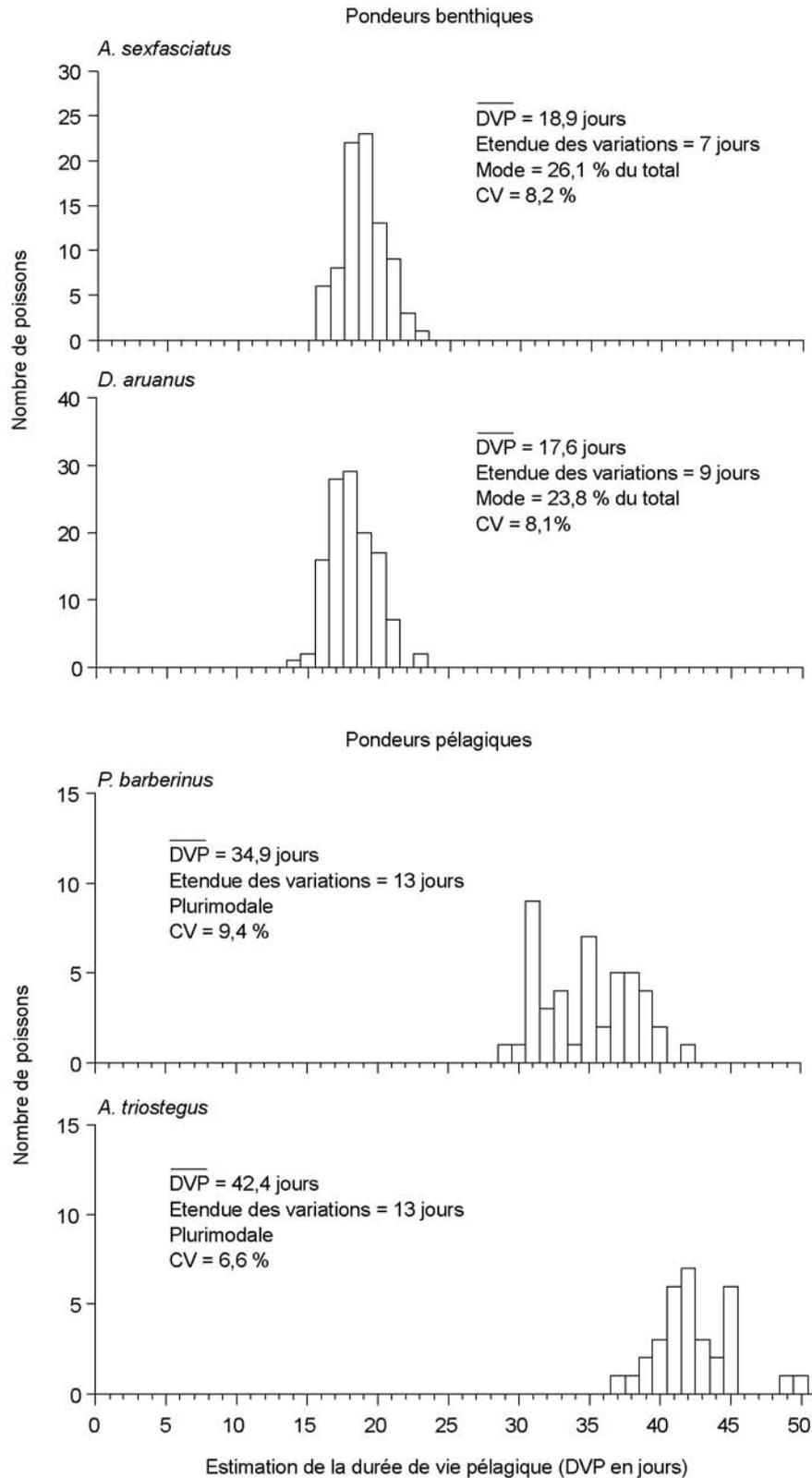


Figure 4-3. Estimation de la durée de vie pélagique (DVP, en jours) d'*Abudefduf sexfasciatus*, *Dascyllus aruanus*, *Parupeneus barberinus* et d'*Acanthurus triostegus* avec la DVP moyenne, l'étendue des variations, le pourcentage d'individus correspondant au mode et le coefficient de variation (CV).

Les distributions de la taille à la colonisation et de la DVP des quatre espèces ont été significativement différentes (tests de χ^2 , $P < 0,001$) (Tableau 4-2a). La distribution de la taille à la colonisation d'*Abudefduf sexfasciatus* et de *Dascyllus aruanus* ont été fortement leptocurtiques alors qu'elles ont été platycurtiques pour *Acanthurus triostegus* et particulièrement pour *Parupeneus barberinus* (Figure 4-2 et Tableau 4-2a). Les variations relatives (définies comme le coefficient de variation, CV) de la taille à la colonisation ont été faibles pour les quatre espèces (CV = 4,1 à 6,0 %) (Figure 4-2). Les distributions de DVP ont été unimodales pour *Abudefduf sexfasciatus* et *Dascyllus aruanus* alors que celles de *Parupeneus barberinus* et d'*Acanthurus triostegus* ont été plurimodales (Figure 4-3 et Tableau 4-2b). Les variations relatives de la DVP ont été supérieures à celles de la taille à la colonisation pour toutes les espèces (CV = 6,6 à 9,4 %), avec peu de différences entre les espèces (Figure 4-3).

Tableau 4-2. Comparaison de la forme des distributions de a) la taille à la colonisation (LS, en mm) et b) l'estimation de la durée de vie pélagique (DVP, en jours). Les observations ont été regroupées par groupe de cinq classes pour la LS et de six classes pour la DVP. Les comparaisons multiples ont été effectuées à l'aide d'un test de χ^2 de proportion. Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil 5 %.

a) Longueur standard à la colonisation

	< moyenne -1 mm	moyenne -1 mm	moyenne	moyenne +1 mm	> moyenne +1 mm	
<i>A. sexfasciatus</i>	0	9	59	15	2	a
<i>D. aruanus</i>	0	22	96	3	1	b
<i>P. barberinus</i>	8	4	13	8	12	c
<i>A. triostegus</i>	0	7	13	11	2	c

b) Durée de vie pélagique estimée

	< moyenne -1 jour	moyenne -1 jour	moyenne	moyenne +1 jour	moyenne +2 jours	> moyenne +2 jours	
<i>A. sexfasciatus</i>	14	22	23	13	9	4	ab
<i>D. aruanus</i>	19	28	29	20	17	9	a
<i>P. barberinus</i>	18	1	7	2	5	12	c
<i>A. triostegus</i>	7	6	7	3	2	8	bc

Pour toutes les espèces exceptées *Acanthurus triostegus*, la taille à la colonisation a augmenté avec la DVP (corrélation de Pearson, $P < 0,050$) (Figure 4-4). Dans certains cas, les liens entre la taille et l'âge à la colonisation ont été plus forts pour un site ou pour un mois que

lorsque les sites et les mois ont été regroupés. Ainsi, les corrélations ont été très hautement significatives pour *Abudefduf sexfasciatus* (corrélation de Pearson, $P < 0,001$) et significative pour *Parupeneus barberinus* ($P < 0,050$) sur le site Sud. Elles ont été également hautement significatives en décembre 2002 pour *Abudefduf sexfasciatus* ($P < 0,001$) et en juin 2003 pour *Dascyllus aruanus* ($P < 0,001$) et significative en septembre 2002 et en décembre 2002 pour *Parupeneus barberinus* ($P < 0,050$). Pour *Acanthurus triostegus*, aucune corrélation significative n'a été détectée entre la taille et l'âge à la colonisation sur un site au cours d'un mois lunaire (pour toutes les corrélations, $P > 0,050$).

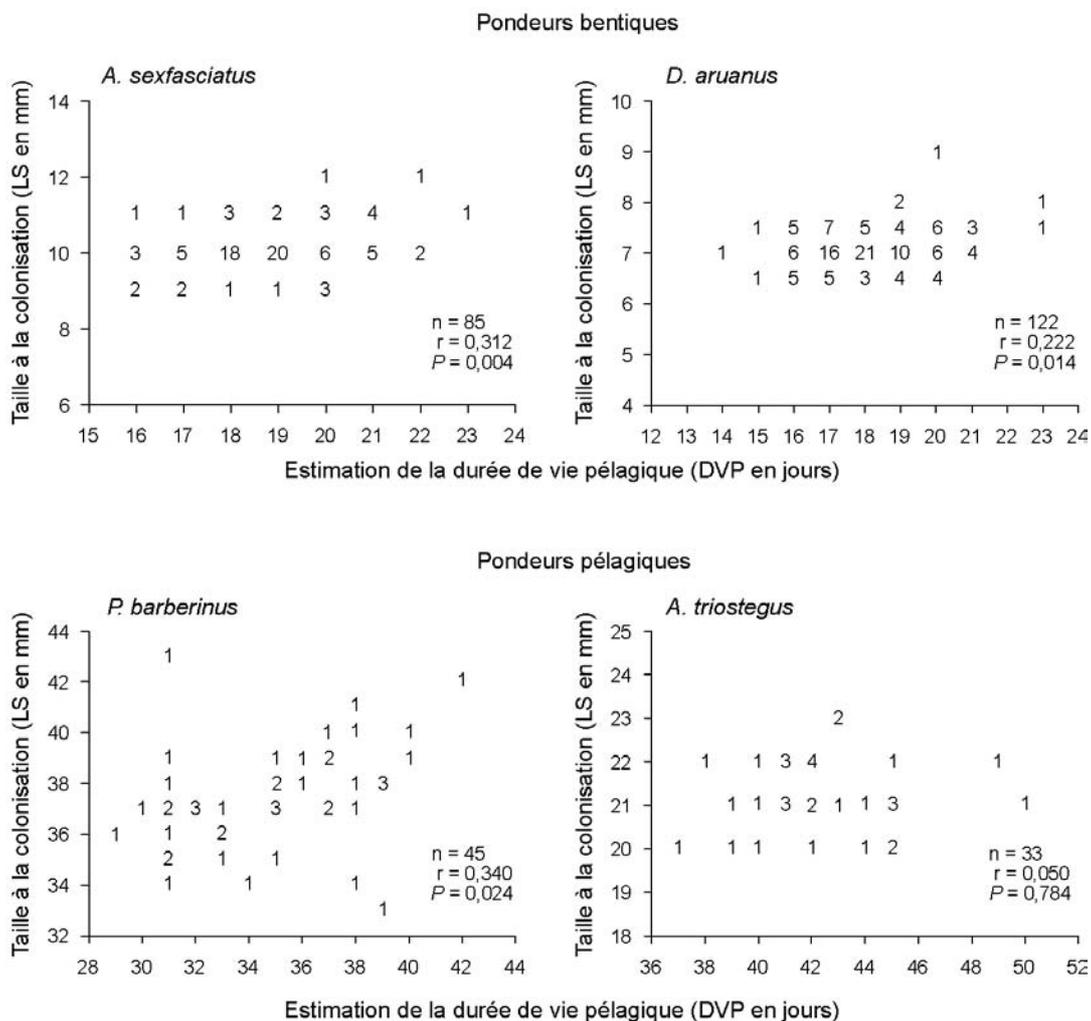


Figure 4-4. Relations entre la taille à la colonisation (longueur standard, LS, en mm) et l'estimation de la durée de vie pélagique (DVP, en jour) pour *Abudefduf sexfasciatus*, *Dascyllus aruanus*, *Parupeneus barberinus* et *Acanthurus triostegus* avec n = nombre d'individus, r = coefficient de corrélation de Pearson. P = probabilité associée. Les nombres correspondent aux nombres d'individus.

3.2. Variations spatiales et temporelles de la taille à la colonisation et de la durée de vie pélagique

La taille à la colonisation a varié significativement entre les sites échantillonnés pour *Dascyllus aruanus* (Figure 4-5, ANOVA, $P < 0,010$). Les larves de cette espèce ont colonisé le site Nord à une taille significativement plus petite que sur les autres sites (test de Tukey, $P < 0,050$). La durée de vie pélagique a varié significativement entre les sites échantillonnés uniquement pour *Abudefduf sexfasciatus* (Figure 4-5, ANOVA, $P < 0,050$). Les individus capturés sur le site Nord ont été significativement plus petits que ceux capturés sur le site Est (test de Tukey, $P < 0,050$).

La taille à la colonisation a varié significativement entre les mois uniquement pour *Abudefduf sexfasciatus* (Figure 4-6, ANOVA, $P < 0,010$). Les individus de cette espèce capturés en septembre 2002 ont été significativement plus petits que ceux capturés au cours du reste de l'année (test de Tukey, $P < 0,001$). Les variations temporelles de la durée de vie pélagique n'ont été pas significatives sauf pour *Dascyllus aruanus* (ANOVA, $P < 0,010$). Les individus de cette espèce collectés en mars 2003 ont été significativement plus jeunes que ceux collectés en juin 2003 (test de Tukey, $P < 0,001$). Aucune différence n'est apparue pour *Parupeneus barberinus* et *Acanthurus triostegus* parce que ces espèces ont présenté d'importantes variations de la taille à la colonisation et de la DVP : les étendues des variations de la taille et de l'âge de ces dernières espèces ont été jusqu'à cinq fois supérieures à celles d'*Abudefduf sexfasciatus* et de *Dascyllus aruanus* entre les sites et jusqu'à 10 fois supérieures entre les mois échantillonnés.

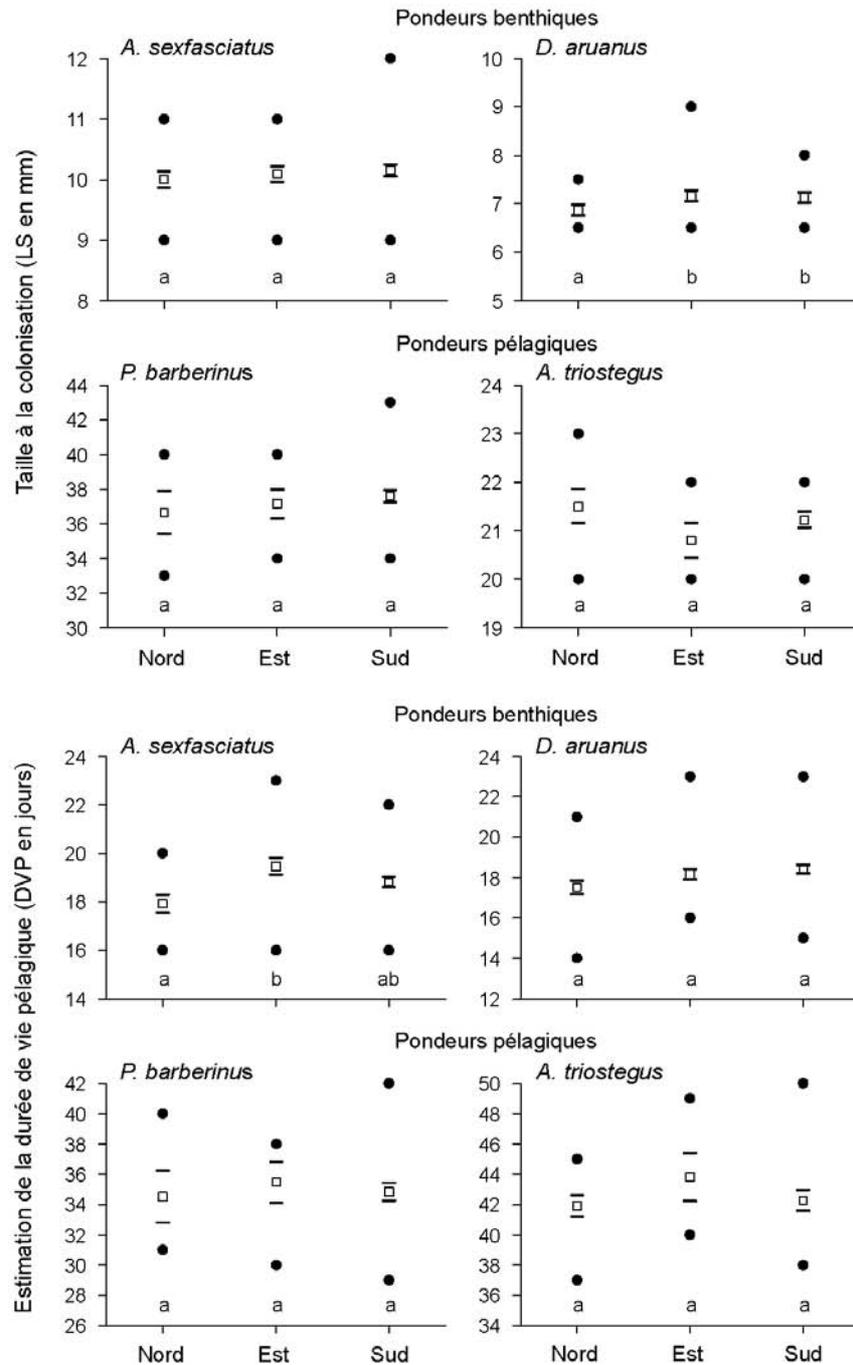


Figure 4-5. Taille à la colonisation (longueur standard, LS, en mm) et estimation de la durée de vie pélagique (DVP, en jour) pour *Abudefduf sexfasciatus*, *Dascyllus aruanus*, *Parupeneus barberinus* et *Acanthurus triostegus* capturés au Nord, à l'Est et au Sud du récif barrière de Wallis. Chaque carré indique la moyenne, les barres horizontales correspondent à l'erreur standard et les points aux valeurs maximales et minimales. Une même lettre indique qu'il n'existe pas de différence significative entre les sites échantillonnés (ANOVA à un facteur suivies de tests de Tukey en cas de résultats significatifs).

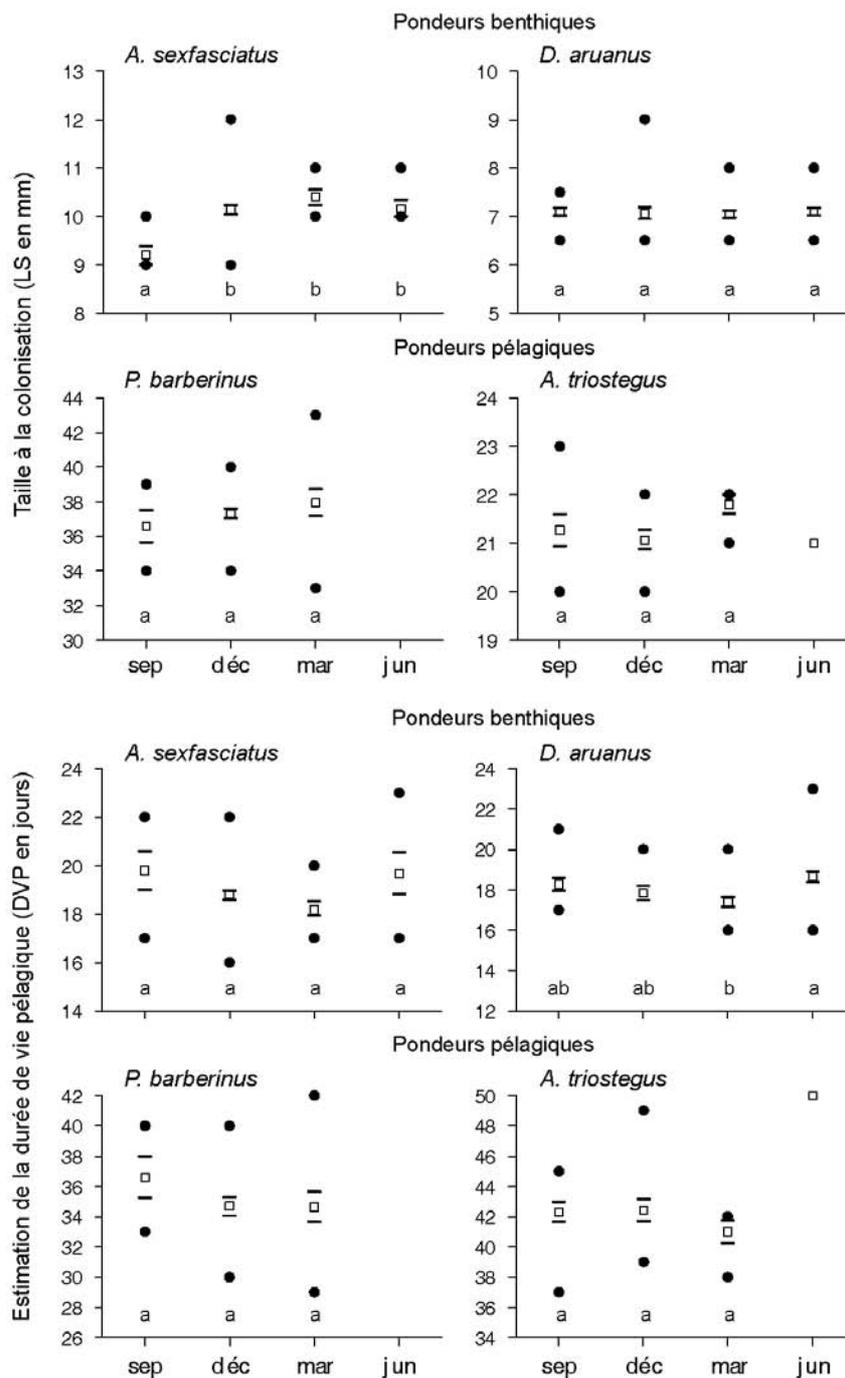


Figure 4-6. Taille à la colonisation (longueur standard, LS, en mm) et estimation de la durée de vie pélagique (DVP, en jour) pour *Abudefduf sexfasciatus*, *Dascyllus aruanus*, *Parupeneus barberinus* et *Acanthurus triostegus* capturés en septembre 2002, décembre 2002, mars 2002 et juin 2003. Chaque carré indique la moyenne, les barres horizontales correspondent à l'erreur standard et les points aux valeurs maximales et minimales. Une même lettre indique qu'il n'existe pas de différence significative entre les sites échantillonnés (ANOVA à un facteur suivies de tests de Tukey en cas de résultats significatifs).

4. DISCUSSION

4.1. Variations globales de la taille et de la durée de vie pélagique

4.1.1. Variations de la taille

La taille à la colonisation a peu varié pour trois espèces : la plus grande différence entre la plus petite et la plus grosse larve d'*Abudefduf sexfasciatus*, *Dascyllus aruanus* et *Acanthurus triostegus* a été de 3 mm. Une faible étendue des variations a déjà été observée pour les Labridae *Thalassoma bifasciatum* (Victor, 1986b) et *Semicossyphus pulcher* (Cowen, 1991) et pour l'Acanthuridae *Acanthurus triostegus* (McCormick, 1999a). En revanche, la flexibilité de la taille à la colonisation a été significativement supérieure pour *Parupeneus barberinus* (10 mm). Cette importante variabilité pourrait provenir de la forme du corps plus allongée de cette espèce en comparaison des autres espèces. Quoiqu'il en soit, lorsque ces variations sont rapportées à la taille moyenne de chacune des espèces (CV), elles sont apparues du même ordre (4,1 % à 9,4 %). Les transitions importantes au cours du développement ontogénique s'opèrent généralement à une taille relativement fixe (Zweifel et Lasker, 1976 ; Chambers et Leggett, 1987 ; Fuiman et Webb, 1988). La période de compétence peut être considérée comme une étape importante dans le développement ontogénique. Le ralentissement du taux de croissance qui caractérise cette période pourrait expliquer les faibles variations de taille à la colonisation (Radtke *et al.*, 2001).

4.1.2. Variations de la durée de vie pélagique

L'âge à la colonisation a varié entre les espèces. La moyenne des DVP a été de 17,6 et 18,9 jours pour les pondeurs benthiques et a atteint 34,9 et 42,4 jours pour les pondeurs pélagiques. Les Pomacentridae sont connus pour avoir les DVP les plus courtes parmi les familles de poissons coralliens (Wellington et Victor, 1989 ; Lo-Yat, 2002). Pour la plupart des Pomacentridae, la DVP varie de 10 à 35 jours (Brothers *et al.*, 1983 ; Thresher *et al.*, 1989 ; Wellington et Victor, 1989, Thorrold et Milicich, 1990 ; Kerrigan, 1996 ; Wellington et

Robertson, 2001) alors que pour les pondeurs pélagiques comme les Mullidae ou les Acanthuridae, la DVP s'étant de 30 à 60 jours (Doherty *et al.*, 1995 ; McCormick, 1994,1999a ; Lo-Yat, 2002).

En comparaison d'autres régions du Pacifique, les durées de vie pélagique de *Dascyllus aruanus*, *Parupeneus barberinus* et *Acanthurus triostegus* à Wallis ont été en moyenne plus courtes (Tableau 4-3). Le degré d'isolement de Wallis pourrait expliquer ces DVP plus courtes. En effet, la probabilité pour une larve compétente de trouver un récif à coloniser est plus faible dans le cas d'une île isolée comme Wallis que dans un archipel d'îles ou bien dans un récif barrière multiple (comme la Grande Barrière de Corail). Une DVP plus courte réduit la dispersion et augmente ainsi les chances pour la larve de retourner sur le récif dont elle est originaire (Leis, 1991a).

Tableau 4-3. Moyenne de la durée de vie pélagique (DVP en jours) de *Dascyllus aruanus*, *Parupeneus barberinus*, et *Acanthurus triostegus* pour différentes localités et systèmes de récifs.

Espèce	DVP moyenne	nb. individus	Localité	Système de récif	Auteur
<i>D. aruanus</i>	23,8	4	Polynésie Française	Archipel	Lo-Yat (2002)
	22,4	5	Grande Barrière de Corail	Récif barrière multiple	Thresher <i>et al.</i> (1989)
	20,0	12	Palau	Ile isolée	Wellington et Victor (1989)
	17,6	122	Wallis	Ile isolée	Etude présente
<i>P. barberinus</i>	50,0	1	Grande Barrière de Corail	Récif barrière multiple	Wilson et McCormick (1999)
	39,4	45	Wallis	Ile isolée	Etude présente
<i>A. triostegus</i>	53,0	90	Polynésie Française	Archipel	McCormick (1999a)
	44,0	5	Polynésie Française	Archipel	Lo-Yat (2002)
	42,4	33	Wallis	Ile isolée	Etude présente

Les différences de variabilité de la durée de vie larvaire entre cette étude et la littérature pourraient provenir du fait que la plupart des études sont basées sur des échantillons prélevés dans une seule localité (Thresher *et al.*, 1989), au cours d'une brève période de temps (inférieure à un mois dans Wellington et Victor, 1989) ou sur un petit nombre d'individus (plus de 82 % des étendues des variations sont estimées à partir d'un échantillon de moins de

10 individus pour les études de Thresher *et al.* (1989) et Wellington et Victor (1989)). Par conséquent, les plus grandes variabilités observées dans notre étude résulteraient d'un effort d'échantillonnage plus important (trois localités et quatre périodes de temps échantillonnées).

4.1.3. Lien entre la taille à la colonisation et la durée de vie pélagique

Les variations relatives (CV) de la taille à la colonisation ont été inférieures à celles de l'âge à la colonisation pour les quatre espèces. De nombreuses études ayant abordé ce sujet ont dressé le même constat (Victor, 1986b ; Wellington et Victor, 1989 ; McCormick, 1994 ; McCormick, 1999a ; Wilson et Meekan 2002). Ces résultats laissent supposer que les larves de poissons ont la capacité de repousser le moment d'installation mais qu'elles ne peuvent s'installer à une plus grande taille (Tupper et Boutilier, 1995 ; Shima et Findlay, 2002 ; Hutchinson et Hawkins, 2004). Certaines espèces de poissons marins ont la capacité de ralentir leur croissance au cours des stades antérieurs ou au début de la période de compétence (Victor, 1986b ; Thorrold et Milicich 1990 ; Cowen, 1991 ; McCormick, 1999a ; Zapata et Herrón, 2002). Un tel ralentissement de croissance pourrait expliquer l'absence de corrélation entre la taille à la colonisation et la DVP observée pour *A. triostegus* dans cette étude. L'absence de corrélation observée pour huit des dix Pomacentridae étudiés par Wellington et Victor (1989) a conduit ces auteurs à conclure que la taille des larves à la colonisation ne dépend pas directement du temps passé dans le plancton.

4.2. Sources de variations spatiales et temporelles de la taille à la colonisation et de la durée de vie pélagique

La taille et l'âge à la colonisation ont varié significativement entre les sites ou entre les mois pour seulement deux des quatre espèces. L'absence de différence pour *Parupeneus barberinus* et *Acanthurus triostegus* était due aux importantes variabilités de la taille et de l'âge à la colonisation (les étendues des variations de ces espèces ont été jusqu'à 10 fois supérieures à celles des Pomacentridae).

4.2.1. Sources de variations spatiales

Les larves capturées au Nord de l'île ont été en moyenne plus jeunes (de 0,87 à 1,90 jours) que celles récoltées sur les autres sites, ces différences étant significatives uniquement pour *Abudefduf sexfasciatus*. Ce résultat amènerait à penser que la colonisation à Wallis se déroule d'abord sur le site Nord, avant les sites Est et Sud. Une observation appuie cette hypothèse : 70 % des individus de *Dascyllus aruanus* ont été collectés sur le site Nord le premier jour de la campagne de pêche de juin 2003. Les jours suivants, plus aucun *Dascyllus aruanus* n'a été collecté sur ce site alors que la majorité des individus de cette espèce ont été collectés les deux jours suivants à l'Est (85 % des individus) et au Sud les deux derniers jours de pêche (80 %). Cependant, ce schéma de colonisation de la façade Est de Wallis, progressivement depuis le Nord vers le Sud de l'île, n'a été observé qu'une seule fois sur les 40 jours d'échantillonnage. D'autres schémas de colonisation se sont déroulés au cours de cette même période. Par exemple, 100 % d'*Abudefduf sexfasciatus* et de *Dascyllus aruanus* ont été collectés sur les sites Est et Sud au cours du premier jour de pêche de mars 2003 alors que 83 % des individus de ces espèces ont été capturés au Nord le jour suivant (cf. chapitre 3, § 3.3). Finalement, cette approche ne permet pas de dégager un schéma de colonisation autour de Wallis ni de confirmer les décalages des abondances des larves entre les sites car trop peu de larves ont été capturées et âgées sur chacun des sites pour permettre la réalisation d'une telle étude.

Sur une échelle spatiale analogue (approximativement 20 km), des différences de tailles à la colonisation ont déjà été observées pour le Mullidae *Upeneus tragula* (McCormick, 1994). Pour une échelle spatiale plus large (> 100 km), les différences de tailles à la colonisation ont été de 4 mm pour le Pomacentridae *Pomacentrus coelestis* mais elles n'ont pas été significatives pour un autre Pomacentridae *Chromis atripectoralis* (Thorrold et Milicich, 1990). Ces divergences de résultats dénotent la complexité de ces schémas et la nécessité d'études à diverses échelles spatiales et temporelles pour identifier les sources de ces variations.

La variabilité spatiale de la DVP, de sept jours pour les pondeurs benthiques à 13 jours pour les pondeurs pélagiques, peut être expliquée par des variations du taux de croissance au cours de la vie pélagique et/ou par un retard de la métamorphose. La croissance des larves qui dépend de facteurs environnementaux comme la température et la disponibilité de la

nourriture, influence la DVP (Wellington et Victor, 1992). Les différences de DVP de *Pomacentrus coelestis* observées par Thresher *et al.* (1989) et Thorrold et Milicich (1990) sur des sites éloignés de plusieurs centaines de kilomètres pourraient provenir des conditions environnementales dans lesquelles se sont développées les larves. A l'opposé, dans un même environnement océanique, un retard de métamorphose peut prolonger la DVP de plusieurs jours (Victor, 1986b, c ; McCormick, 1999a). Nous avons vu dans les deux premiers chapitres que l'environnement physique de Wallis est relativement stable à l'échelle de l'année. Dans l'hypothèse où l'environnement marin varie peu au cours d'un mois, sur une échelle de 20 km, les différences spatiales de DVP observées à Wallis proviendraient plus probablement d'un retard de métamorphose que de variations du taux de croissance.

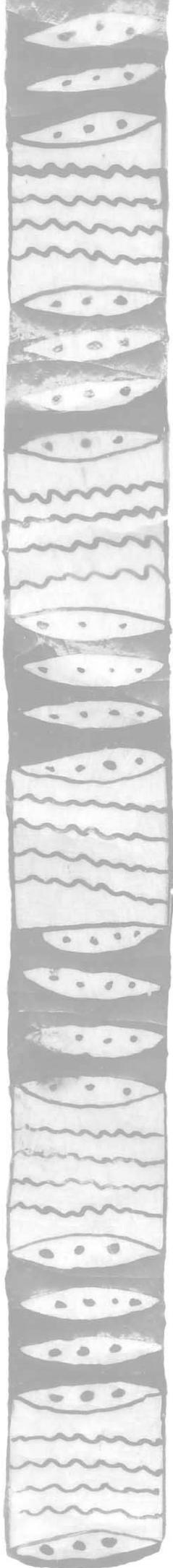
4.2.2. Sources de variations temporelles

Les larves de *Dascyllus aruanus* ont été significativement plus jeunes lorsqu'elles ont été capturées en décembre 2002 et mars 2003 qu'en septembre 2002 et juin 2003. Les trois autres espèces ont suivi la même tendance bien que les variations de leur DVP n'aient pas été significatives. Des résultats similaires ont été observés sur le Pomacentridae *Stegastes partitus* et sur le Gobiidae *Lentipes concolor* : la DVP était significativement plus courte les mois où la température de l'eau était la plus élevée (Radtke *et al.*, 2001). De nombreuses études font référence ou attestent de l'influence de la température de l'eau sur la croissance des larves et le développement de poissons tempérés et coralliens (Chambers et Leggett, 1987 ; Blaxter, 1992 ; Osse et Boogaart, 1995 ; Benoît *et al.*, 2000 ; Shima et Findlay, 2002 ; Hutchinson et Hawkins, 2004 ; Sponaugle et Pinkard, 2004a). L'augmentation de la température accélère le développement et conduit à une DVP plus courte (Leis et McCormick, 2002). Des sondes de température placées sur la pente externe de Wallis indiquent que la moyenne de la température de l'eau de mer a varié pendant l'été de 29,4°C (décembre 2002) à 30,6°C (mars 2003) et en hiver de 28,1°C en septembre 2002 à 29,2°C en juin 2003. De faibles différences de température de l'eau, de l'ordre de 2 à 3°C, peuvent influencer sensiblement la taille et l'âge à la colonisation des poissons coralliens (McCormick et Molony, 1995 ; Green et Fisher, 2004). Ainsi, les faibles variations saisonnières de la température de l'eau autour de Wallis pourraient expliquer les variations saisonnières de la DVP de *Dascyllus aruanus*. Cependant, si la température de l'eau est un des facteurs qui peut expliquer les variations de la taille et de

l'âge à la colonisation, ce n'est pas le seul. D'autres facteurs tels que la productivité planctonique, la salinité ou le vent, peuvent également influencer les traits de vie des larves jusqu'à la colonisation (McCormick, 1994 ; McCormick et Molony, 1995 ; Sponaugle et Pinkard, 2004b).

4.3. Taille à la colonisation et durée de vie pélagique vs. stratégie de reproduction des adultes

Les différences de la taille à la colonisation et de la DVP entre les espèces pourraient être liées aux stratégies de reproduction des adultes et donc à la dispersion de la progéniture (Doherty et Fowler, 1994 ; Doherty *et al.*, 1995). Les pondeurs pélagiques favorisent le transport de leur progéniture dans l'océan (Johannes, 1978) : leurs œufs, souvent pondus à proximité des passes, participent à la vie pélagique en tant que particules passives (Tresher, 1984). Le système sensoriel et les capacités natatoires des larves au cours des premiers stades sont peu développés et leur DVP est généralement longue. A l'opposé, chez les pondeurs benthiques, les œufs ne participent pas à la phase dispersive (Thresher, 1984) ; les larves à l'éclosion ont des capacités natatoires et un système sensoriel développés (Leis, 1991a), leur DVP est courte (Hourigan et Reese, 1987). Ces traits de vie pourraient amener les pondeurs pélagiques à une plus large dispersion en comparaison des pondeurs benthiques. Une longue dispersion engendre d'importantes variations de la taille et de l'âge à la colonisation du fait d'une plus longue exposition au processus océanique (Cowen, 1991). Dans ce contexte, la flexibilité de la taille et de l'âge à la colonisation serait un avantage pour les larves des pondeurs pélagiques qui doivent voyager sur de longues distances avant de s'installer.



Chapitre 5

Relations entre les
larves colonisantes et
les populations
installées dans lagon



1. INTRODUCTION

L'exploitation et la gestion de populations requièrent une connaissance approfondie de la dynamique de ces populations. De nombreuses études menées depuis 25 ans sur les poissons coralliens indiquent que la variabilité de l'approvisionnement en jeunes poissons et les processus post-installation déterminent l'essentiel de la dynamique des populations adultes (e.g. Doherty, 1980 ; Sale, 1980). Cependant, comme le souligne Doherty (2002), la plupart de ces études ont porté sur des poissons installés depuis plusieurs jours voire depuis plusieurs semaines. Or, c'est au cours des premiers jours d'installation que s'opèrent de nombreux processus (compétition, migration, facilitation, prédation ; cf. chapitre Présentation générale, § 1.1.4.) qui structurent les assemblages de juvéniles. Ainsi, il est possible que les schémas de distribution spatiale des juvéniles, attribués à l'approvisionnement larvaire, proviennent en partie de processus de post-installation.

Deux études récentes se sont intéressées à l'utilisation de l'habitat et/ou à la répartition spatiale des poissons en fonction de leur développement ontogénique (stades larve, juvénile et adulte) (Durville, 2002 ; Lecchini, 2003). Les résultats de Durville suggèrent que les schémas de la répartition des larves à la colonisation seraient similaires à ceux des juvéniles installés. En effet, l'abondance totale des juvéniles a été significativement corrélée, avec un décalage de trois mois, avec l'abondance totale des larves colonisantes sur le même site (la Saline, île de la Réunion). Ce lien a également été significatif pour la richesse spécifique (même site, même délai). A l'issue de ces travaux, Durville a proposé un schéma d'installation des juvéniles sur la zone même de colonisation. Les travaux de Lecchini ont révélé qu'il existait plusieurs stratégies d'intégration des juvéniles dans les populations adultes : certaines espèces vivent dans le même espace aux stades juvéniles et adultes et conservent l'aire de répartition, d'autres augmentent ou au contraire diminuent leur aire de répartition au moment du recrutement et enfin quelques unes migrent vers différents lieux d'installation selon leur stade de développement ontogénique. Finalement, ces travaux ont permis de mettre en relation les distributions spatiales des larves et des juvéniles (Durville, 2002) ou des juvéniles et des adultes (Lecchini, 2003) mais aucun ne comparent les structures spatiales des larves et celles des adultes.

Dans cette étude nous souhaitons tester s'il existe un lien entre la répartition spatiale des assemblages de larves colonisantes et celle des juvéniles et des adultes installés dans le lagon de Wallis. L'étude des variations spatiales de la colonisation larvaire à Wallis a révélé, à diverses échelles temporelles, l'existence d'une forte structuration dans l'espace des assemblages de larves (cf. chapitre Variations spatiales et synchronisation de la colonisation). Parmi les trois assemblages décrits, celui du Nord s'est distingué très nettement de celui du Sud tant par sa composition spécifique que par les abondances des espèces. L'assemblage Est a présenté des caractéristiques intermédiaires et des affinités avec les assemblages observés au Nord et au Sud. D'autre part, des comptages de poissons juvéniles et adultes réalisés antérieurement (Richard *et al.*, 1982 ; LERVEM, 2001 ; Wantiez et Chauvet, 2003) ont également révélé l'existence d'une structure spatiale. L'objectif de cette étude a été de tester s'il existait un lien, i.e. une concordance géographique, entre les assemblages de larves d'une part et les assemblages de juvéniles et d'adultes d'autre part.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Sélection des assemblages des poissons juvéniles et adultes et des espèces étudiées

Les communautés de poissons juvéniles et adultes de Wallis ont été évaluées à trois reprises aux cours de ces 25 dernières années (Richard *et al.*, 1982 ; LERVEM, 2001 ; Wantiez et Chauvet, 2003). L'effort d'échantillonnage considérable déployé au cours de la dernière mission (LERVEM, 2001) a permis d'obtenir une « photographie » relativement exhaustive de ces communautés (Williams *et al.*, sous presse). En effet, les 73 comptages en plongée et les 23 stations de roténone ont recensé 648 espèces (79 familles) et, pour la moitié de ces espèces (326), des données de densité ont été recueillies. C'est donc sur la base des résultats de ce dernier échantillonnage (LERVEM, 2001 ; Williams *et al.*, sous presse) qu'ont été comparés les assemblages de larves de poissons (L) avec ceux des poissons juvéniles et adultes (JA).

Les méthodes d'échantillonnage employées pour évaluer les abondances des larves de poissons (chapitre 3) et les abondances des juvéniles et des adultes (LERVEM, 2001) ont été différentes. Elles n'ont pas permis d'évaluer la même faune. En effet, les poissons au comportement nocturne ou cryptique ont été dénombrés au stade larve (s'ils appartenaient à la « fraction des gros ») mais mal échantillonnés aux stades juvénile et adulte. A l'opposé, la plupart des poissons de petite taille au stade larve (hauteur de corps < 5 mm) n'ont pas été comptabilisés dans les collectes alors que leur abondance a pu être évaluée aux stades juvénile et adulte (s'ils avaient un comportement diurne et non cryptique). Pour comparer les assemblages L (137 espèces) et JA (326 espèces) il a donc fallu sélectionner les espèces lagunaires susceptibles d'être collectées par le filet et comptées la journée en plongée. Au total 63 espèces ont répondu à ces critères (Tableau 5-1). L'étude des relations entre les larves colonisantes et les populations adultes du lagon de Wallis a concerné uniquement ces espèces.

Tableau 5-1. Liste des familles et des espèces retenues pour la comparaison des assemblages de larves et des assemblages de juvéniles et d'adultes.

Famille	Espèces	Famille	Espèces
Clupeidae	<i>Atherinomorus</i> sp1 <i>Hyporhamphus dussumieri</i>	Pomacentridae (suite)	<i>Chrysiptera brownriggii</i> <i>Dascyllus aruanus</i> <i>Dascyllus reticulatus</i> <i>Dascyllus trimaculatus</i> <i>Plectroglyphidodon leucozomus</i> <i>Pomacentrus coelestis</i> <i>Pomacentrus pavo</i> <i>Pomacentrus vaiuli</i> <i>Stegastes albifasciatus</i> <i>Stegastes nigricans</i>
Holocentridae	<i>Neoniphon argenteus</i> <i>Neoniphon sammara</i>		
Pseudochromidae	<i>Pseudochromis</i> sp1 <i>Pseudochromis</i> sp2		
Apogonidae	<i>Pristiapogon fraenatus</i>		
Carangidae	<i>Scomberoides lysan</i>	Cirrhitidae	<i>Paracirrhites arcatus</i>
Lutjanidae	<i>Lutjanus kasmira</i> <i>Macolor niger</i>	Blenniidae	<i>Meiacanthus atrodorsalis</i>
Lethrinidae	<i>Lethrinus harak</i>	Gobiidae	<i>Amblygobius phalaena</i>
Mullidae	<i>Mulloidichthys flavolineatus</i> <i>Mulloidichthys vanicolensis</i> <i>Parupeneus barberinus</i> <i>Parupeneus cyclostomus</i> <i>Parupeneus multifasciatus</i>	Ptereleotridae	<i>Ptereleotris</i> sp cf. <i>microlepis</i>
Chaetodontidae	<i>Chaetodon auriga</i> <i>Chaetodon citrinellus</i> <i>Chaetodon ephippium</i> <i>Chaetodon pelewensis</i> <i>Chaetodon trifascialis</i> <i>Chaetodon lunulatus</i> <i>Chaetodon ulientensis</i> <i>Chaetodon vagabundus</i>	Acanthuridae	<i>Acanthurus olivaceus</i> <i>Acanthurus triostegus</i> <i>Ctenochaetus striatus</i> <i>Naso annulatus</i> <i>Naso brevirostris</i> <i>Naso unicornis</i> <i>Zebrasoma scopas</i> <i>Zebrasoma velliferum</i>
Pomacanthidae	<i>Centropyge flavissimus</i> <i>Pomacanthus imperator</i> <i>Pygoplites diacanthus</i>	Siganidae	<i>Siganus punctatus</i> <i>Siganus spinus</i>
Pomacentridae	<i>Abudefduf sexfasciatus</i> <i>Chromis viridis</i> <i>Chromis xanthura</i> <i>Chrysiptera biocellata</i> <i>Chrysiptera taupou</i>	Balistidae	<i>Balistapus undulatus</i> <i>Balistooides viridescens</i> <i>Pseudobalistes flavimarginatus</i> <i>Rhinecanthus aculeatus</i>
		Monacanthidae	<i>Oxymonacanthus longirostris</i>
		Tetraodontidae	<i>Canthigaster benetti</i> <i>Canthigaster solandri</i>

2.2. Analyse des assemblages en tenant compte de leur distribution spatiale

L'objectif de cette approche a été de comparer les assemblages L et JA en tenant compte de leur proximité. Ces comparaisons ont été effectuées sur la présence/absence des espèces entre les assemblages (§ 2.2.2.) et sur le classement en rang des espèces selon les assemblages (§ 2.2.3.). Chacun des trois assemblages de larves décrits lors du suivi spatial (cf. chapitre 3) au Nord (L_N), à l'Est (L_E) et au Sud (L_S) ont été comparés aux assemblages JA décrits par LERVEM (2001). Ces derniers assemblages sont présentés dans le paragraphe suivant.

2.2.1. Zonation des assemblages de poissons juvéniles et adultes

L'étude menée par le LERVEM (2001) a permis de distinguer sept assemblages de poissons juvéniles et adultes sur les récifs de Wallis (Figure 5-1) :

- Un assemblage caractéristique de la pente externe (PE),
- Un assemblage correspondant à une seule station au Sud-Ouest du lagon (LT1),
- Un assemblage s'étendant du Nord au Sud de Wallis entre les récifs frangeant et barrière (LT2),
- Un assemblage sans caractéristique particulière (LT4c),
- Un assemblage caractéristique du Sud (LT3),
- Un assemblage caractéristique des zones Est et Sud (LT4a),
- Un assemblage caractéristique de la zone Nord-Ouest du lagon (LT4b).

Parmi ces assemblages, seuls nous ont intéressé ceux dont :

1. La zone de répartition était lagonaire,
2. La zone de répartition recouvrait plusieurs stations,
3. Les limites de répartition étaient bien définies (i.e. pas ou peu de chevauchement spatial des zones de répartition entre assemblages),
4. La composition spécifique se distinguait nettement des autres assemblages.

Ainsi, seuls trois assemblages ont été retenus dans cette étude (LT3, LT4a et LT4b) (Figure 5-1). LT3 regroupait 10 stations réparties essentiellement au Sud de l'île. LT4a regroupait six stations principalement observées dans les parties Est et Sud du lagon et enfin LT4b, caractéristique de la partie Nord-Ouest du lagon regroupait neuf stations. Les autres assemblages ont été écartés de cette approche car l'assemblage de la pente externe ne remplissait pas le critère 1 ; l'assemblage LT1, correspondant à une seule station, ne validait pas le critère 2 ; l'assemblage LT2, s'étendant du Nord au Sud de Wallis entre les récifs frangeant et barrière, ne validait pas le critère 3. Enfin, l'assemblage LT4c a été exclu de notre étude car il ne présentait pas de différences majeures avec les assemblages LT3 et LT4a-b (critère 4).

Pour homogénéiser la codification des assemblages,

- LT4b a été renommé JA_N (pour assemblage de juvéniles et d'adultes au Nord et à l'Ouest),
- LT4a a été renommé JA_E (pour assemblage de juvéniles et d'adultes à l'Est et au Sud),
- LT3 a été renommé JA_S (pour assemblage de juvéniles et d'adultes au Sud)

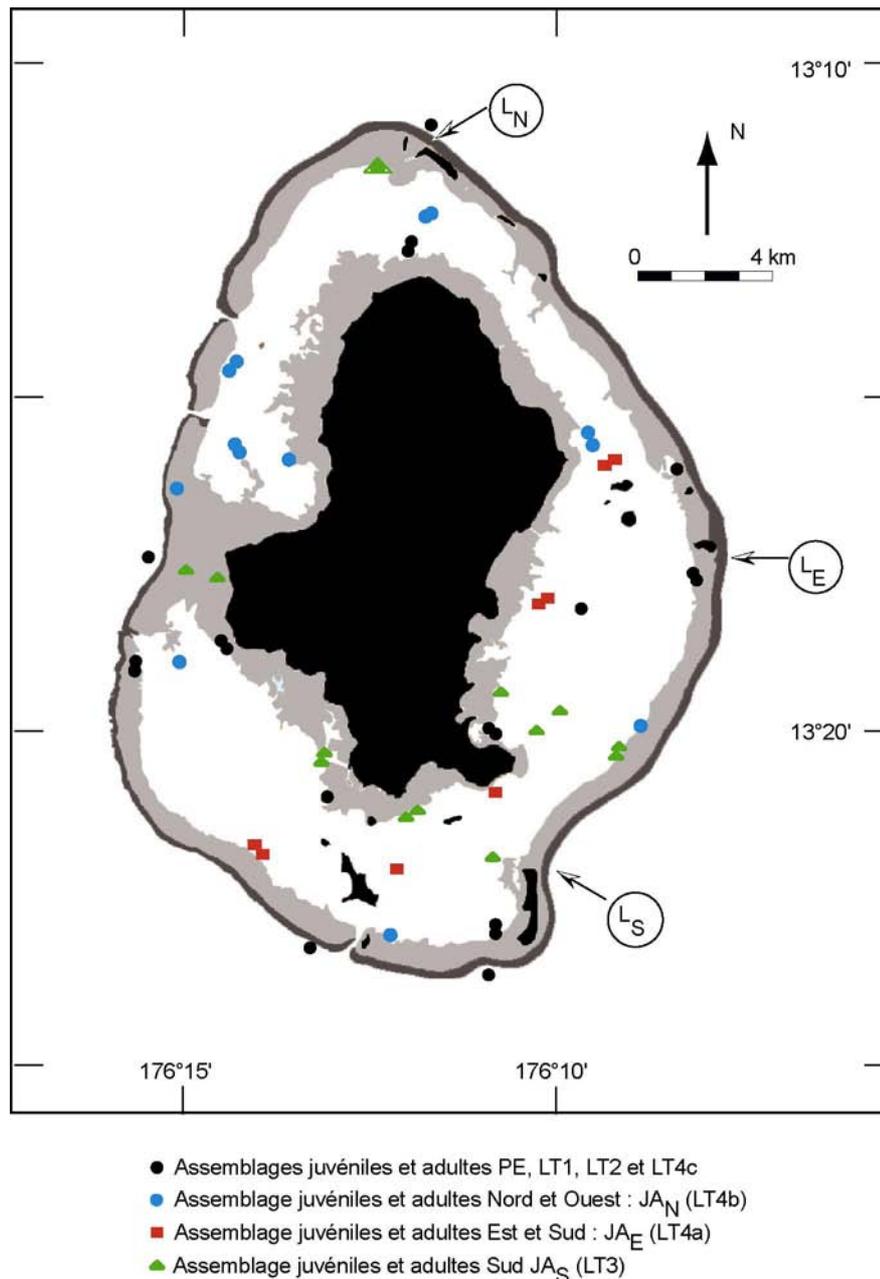


Figure 5-1. Présentation des sept assemblages de poissons juveniles et adultes décrits par LERVEM (2001). Seuls trois de ces assemblages ont été retenus dans cette étude (JA_N, JA_E et JA_S) et comparés aux assemblages de larves désignés par des flèches L_N, L_E et L_S.

Cette zonation a permis d'analyser si les assemblages de larves et de poissons juveniles et adultes ont été similaires. Nos hypothèses de travail, illustré dans la Figure 5-2, ont été :

-L'assemblage de larve au Nord (L_N) a été plus ressemblant à JA_N qu'à JA_E ou JA_S.

-L'assemblage de larve à l'Est (L_E) a été plus ressemblant à JA_E qu'à JA_N ou JA_S.

-L'assemblage de larve au Sud (L_S) a été plus ressemblant à JAS qu'à JAN ou JA_E .

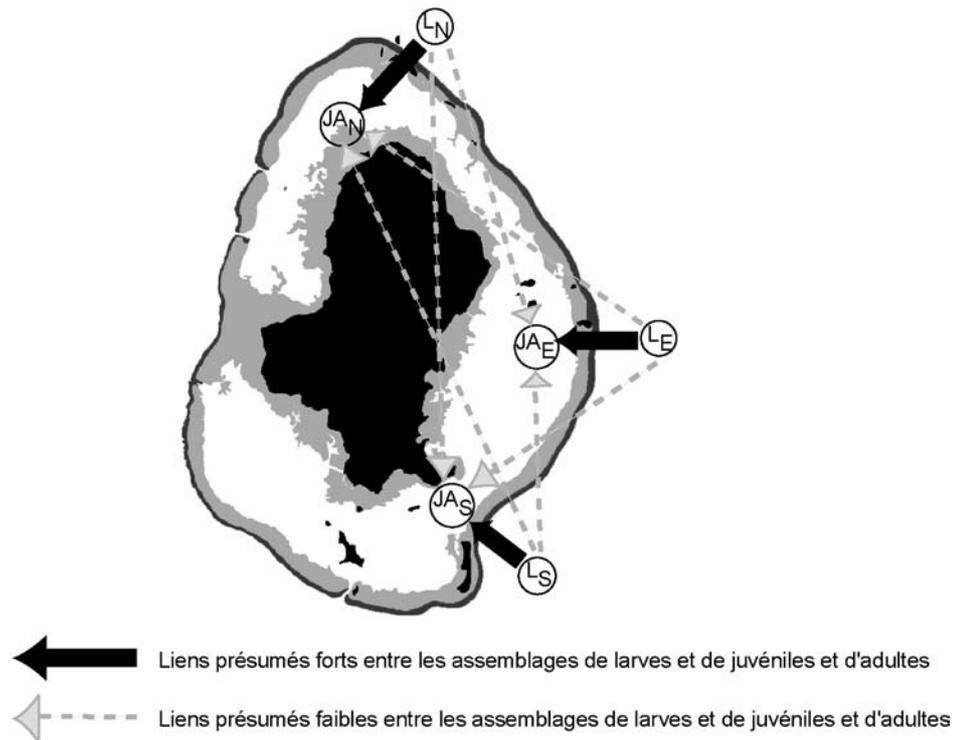


Figure 5-2. Hypothèses de travail pour étudier les relations entre les assemblages de larves et de juvéniles et d'adultes.

2.2.2. Analyse qualitative : étude de similarité de la richesse spécifique

Pour les descripteurs de la présence/absence d'espèces, Legendre et Legendre (1984) recommandent l'emploi d'un coefficient de similarité asymétrique. Ce coefficient ne tient pas compte de la double absence d'une espèce comme indicatrice de ressemblance. Selon ces auteurs, l'absence d'une espèce dans deux objets peut provenir de la dispersion de l'espèce, de variations stochastiques ; elle n'a donc pas obligatoirement une signification écologique. En revanche, la présence d'une espèce dans un seul des deux objets importe ; elle est traitée, dans le calcul du coefficient asymétrique, comme une différence entre les assemblages.

La comparaison de la présence ou de l'absence d'espèces entre objets peut se faire à l'aide de coefficients binaires, le plus connu étant celui de Jaccard (C_J) :

$$C_J = A / (A + B + C)$$

où A est le nombre d'espèces présentes dans les deux objets (codé 1-1), B et C le nombre d'espèces présentes uniquement dans l'un des deux objets (codés respectivement 0-1 et 1-0). Ce coefficient accorde un poids égal aux différents termes utilisés (A, B et C) alors que l'absence d'une espèce entre deux assemblages (termes B ou C) ne reflète pas nécessairement des différences entre ces assemblages (Legendre et Legendre, 1984). Ainsi nous avons choisi le coefficient de Sørensen, ($C_{Sø}$), une variante de C_J , qui donne un poids deux fois plus élevé à la double présence d'une espèce entre les deux objets :

$$C_{Sø} = 2A / (2A + B + C)$$

Le coefficient de Sørensen varie également depuis 0 (les assemblages ne partagent aucune espèce) jusqu'à 1 (la totalité des espèces sont présentes dans les deux assemblages, i.e. les assemblages sont identiques).

2.2.3. Analyse semi-quantitative : comparaison du classement des espèces

Le test du χ^2 de proportion, utilisé précédemment pour comparer le classement en rangs des espèces selon les sites (chapitre 3, § 2.3.1.), a été employé dans cette étude pour comparer les trois assemblages de juvéniles et d'adultes (JA_N , JA_E et JA_S) avec chacun des assemblages de larves (L_N , L_E et L_S). L'hypothèse testée étant que les assemblages de larves alimentent les assemblages de juvéniles et d'adultes, seules les espèces présentes dans chacun des assemblages de larves ont été comparées avec ces mêmes espèces dans les assemblages de juvéniles et d'adultes. Par exemple, seules les 32 espèces présentes sur L_N ont été comparées sur JA_N , JA_E et JA_S alors que ces derniers assemblages comprenaient respectivement 54, 51 et 52 espèces.

Le test du χ^2 a comparé, pour chaque espèce, le classement observé entre les quatre assemblages (L_N - J_{A_N} - J_{A_E} - J_{A_S} , L_E - J_{A_N} - J_{A_E} - J_{A_S} et L_S - J_{A_N} - J_{A_E} - J_{A_S}) par rapport à un classement théorique (i.e. même rang entre les quatre assemblages). Si ce test était significatif alors, deux types de tests *a posteriori* ont été entrepris en partitionnant la matrice de données (Siegel et Castellan, 1989). Les premiers tests ont eu pour objectif de déterminer de quels assemblages provenaient ces différences. Pour ce faire, les sites ont été comparés deux à deux en utilisant un χ^2 de proportion. Les comparaisons ont été, pour l'assemblage L_N : L_N - J_{A_N} , L_N - J_{A_E} et L_N - J_{A_S} ; pour l'assemblage L_E : L_E - J_{A_N} , L_E - J_{A_E} et L_E - J_{A_S} enfin pour l'assemblage L_S : L_S - J_{A_N} , L_S - J_{A_E} et L_S - J_{A_S} . Le deuxième ensemble de tests *a posteriori* a eu pour objectif de déterminer à partir de quel rang (quelle espèce) les différences de classements entre les assemblages devenaient significatives. Ils ont été répétés sur un nombre croissant d'espèces, depuis les espèces les plus abondantes jusqu'aux moins abondantes, ceci jusqu'à ce que des différences significatives soient trouvées.

2.3. Comparaison des assemblages sans *a priori* sur leur distribution spatiale

Une approche multivariée a été retenue pour déterminer s'il existait un lien entre les abondances de larves et celles des assemblages de juvéniles et des adultes sans *a priori* sur la localisation des stations (i.e. sans tenir compte des assemblages J_{A_N} , J_{A_E} et J_{A_S} décrit dans § 2.2.1).

L'analyse canonique des correspondances (ACC) a été sélectionnée pour ce type d'analyse car elle met en relation deux matrices : une matrice de variables à expliquer et une matrice de variables explicatives. Cette méthode est classiquement utilisée pour mettre en relation une matrice « espèces-stations » et une matrice « variables environnementales » (ter Braak, 1986). Dans notre cas, la première matrice a été celle des stations de comptage des poissons adultes et juvéniles, la seconde celle des assemblages de larves (Figure 5-1).

Tableau 5-2. Présentation des matrices des « stations de poissons juvéniles et adultes » et « assemblages de larves » employées dans l’ACC.

	Variable dépendante					Variable explicative		
	Station 1	Station 2	...	Station 34		L_N	L_E	L_S
Espèce 1	Densité des poissons juvéniles et adultes				Espèce 1	Abondance des larves de poissons		
Espèce 2								
·								
·								
·								
Espèce 63								

L’ACC cherche la combinaison de variables explicatives qui explique le mieux la variation de la matrice des variables à expliquer ou dépendantes (ici les stations de poissons juvéniles et adultes). En d’autres termes, l’ACC cherche à minimiser la somme des carrés des résidus de la régression des variables dépendantes sur les variables explicatives. Une fois cette combinaison trouvée, la recherche se poursuit pour trouver un deuxième axe linéairement indépendant du premier, et expliquant de manière optimale la variation restante de la matrice des variables dépendantes. Les variables explicatives significatives entrant dans l’analyse finale sont sélectionnées par un test de permutation de Monte-Carlo (ter Braak, 1986). Graphiquement, le résultat d’une ACC s’exprime sous la forme d’un diagramme de double projections des variables de la matrice à expliquer et des variables explicatives. Les variables explicatives quantitatives sont représentées par des vecteurs (ici trois vecteurs correspondant aux assemblages de larves L_N , L_E et L_S). L’affinité des stations (ou des espèces) pour les assemblages de larves est estimée par projection orthogonale des stations (ou des espèces) sur les vecteurs.

3. RESULTATS

En préambule, il convient de rappeler que les résultats présentés ne concernent que les espèces sélectionnées et non pas les assemblages dans leur ensemble.

3.1. Comparaison des assemblages en tenant compte de leur distribution spatiale

3.1.1. Similarité de la richesse spécifique

Les analyses qualitatives (présence/absence des espèces) n'ont pas révélé de plus grande ressemblances des assemblages de poissons adultes et juvéniles géographiquement proches des assemblages de larves que des assemblages plus éloignés (Tableau 5-3). En effet, le nombre d'espèces communes entre les trois assemblages JA et L_N a été du même ordre (28 à 29 espèces) bien que JA_N soit géographiquement plus proche de L_N que ne le sont JA_E ou JA_S. De la même manière, le nombre d'espèces partagées par les assemblages JA et L_E a été du même ordre (37 à 39 espèces) alors que JA_E est géographiquement plus proche de L_E en comparaison de JA_N ou JA_S. Enfin, l'assemblage de juvéniles et d'adultes situé au Sud a partagé moins d'espèces avec l'assemblage de larves le plus proche, L_S (48 espèces communes) en comparaison de l'assemblage de larves L_E plus éloignés (53 espèces communes).

Au niveau des familles, les résultats ont été assez analogues : le nombre de familles communes aux assemblages JA et à chacun des assemblages de larves a été du même ordre (13 à 15 familles communes avec L_N, 14 à 15 avec L_E et 15 à 18 avec L_S). Le coefficient de similarité des familles de L et JA les plus proches a été identique sinon inférieur à au moins un des autres assemblages plus éloignés (Tableau 5-3b).

D'autre part, il est apparu que tous les assemblages de juvéniles et d'adultes ont été plus ressemblants à l'assemblage de larves au Sud. En effet, les assemblages de juvéniles et d'adultes JA_N, JA_E et JA_S ont été plus similaires à L_S ($0,88 \leq C_{S0} \leq 0,91$) qu'à l'assemblage de larves au Nord ($0,62 \leq C_{S0} \leq 0,63$) (Tableau 5-3a). La similarité des assemblages de juvéniles et d'adultes avec l'assemblage de larves à l'Est a été intermédiaire ($0,74 \leq C_{S0} \leq 0,76$). Ainsi, environ 80 % des espèces ont été communes entre les trois assemblages de juvéniles et d'adultes et L_S contre 60 % pour L_E et 45 % pour L_N. Les résultats ont été plus nuancés au niveau des familles : le nombre de familles partagées par L_S et JA_N, JA_E, JA_S (C_{S0}

$\geq 0,81$) a été égal ou légèrement supérieur à ceux de L_E et JA_N , JA_E , JA_S ($0,78 \leq C_{S\theta} \leq 0,81$) et L_N et JA_N , JA_E , JA_S ($0,74 \leq C_{S\theta} \leq 0,81$) (Tableau 5-3b).

Tableau 5-3. Espèces (a) et familles (b) communes entre les assemblages de larves (L_N , L_E et L_S) et les assemblages juvéniles et adultes (JA_N , JA_E et JA_S). % correspond à la proportion d'espèces/familles communes par rapport aux 63 espèces et 20 familles sélectionnées (§ 2.1.). $C_{S\theta}$ correspond au coefficient de Sørensen.

(a)

	L_N			L_E			L_S		
	Nb. espèces communes	%	$C_{S\theta}$	Nb. espèces communes	%	$C_{S\theta}$	Nb. espèces communes	%	$C_{S\theta}$
JA_N	29	46,0 %	0,63	39	61,9 %	0,76	53	84,1 %	0,91
JA_E	29	46,0 %	0,63	37	58,7 %	0,74	48	76,2 %	0,86
JA_S	28	44,4 %	0,62	38	60,3 %	0,75	50	79,4 %	0,88

(b)

	L_N			L_E			L_S		
	Nb. familles communes	%	$C_{S\theta}$	Nb. familles communes	%	$C_{S\theta}$	Nb. familles communes	%	$C_{S\theta}$
JA_N	15	75,0 %	0,81	15	75,0 %	0,81	18	90,0 %	0,90
JA_E	15	75,0 %	0,81	14	70,0 %	0,78	16	80,0 %	0,84
JA_S	13	65,0 %	0,74	14	70,0 %	0,78	15	75,0 %	0,81

Enfin, la comparaison des trois assemblages de juvéniles et d'adultes a montré que ces assemblages se ressemblaient plus entre eux qu'ils ne ressemblaient aux assemblages de larves au Nord et à l'Est. En effet, les coefficients de similarité ont été supérieurs entre les assemblages JA_N , JA_E et JA_S ($0,73 \leq C_{S\theta} \leq 0,76$) qu'entre L_N et JA_N , JA_E ou JA_S ($0,62 \leq C_{S\theta} \leq 0,63$), ou qu'entre L_E et JA_N ($C_{S\theta} = 0,63$) (Tableau 5-3a et Tableau 5-4). En revanche, les assemblages JA ont été légèrement plus ressemblants à L_S ($0,88 \leq C_{S\theta} \leq 0,91$) qu'ils n'ont été ressemblants entre eux ($0,82 \leq C_{S\theta} \leq 0,84$).

Tableau 5-4. Espèces communes entre les assemblages de juvéniles et adultes JA_N, JA_E et JA_S. % correspond à la proportion d'espèces communes par rapport aux 63 espèces (§ 2.1.). C_{Sø} correspond au coefficient de Sørensen.

	JA _N			JA _E		
	Nb. espèces communes	%	C _{Sø}	Nb. espèces communes	%	C _{Sø}
JA _N						
JA _E	46	73,0 %	0,84			
JA _S	46	73,0 %	0,84	44	60,3 %	0,82

3.1.2. Comparaison du classement des espèces

L'analyse du classement des espèces a révélé qu'il existait des différences significatives entre les assemblages de juvéniles et d'adultes et chacun des assemblages de larves (tests χ^2 , $P < 0,001$; Tableau 5-5).

Dans le détail, les 32 espèces présentes dans l'assemblage de larves au Nord n'ont pas été rangées dans le même ordre que les assemblages juvéniles et adultes (test χ^2 , $P < 0,001$; Tableau 5-5). Les tests *a posteriori* entrepris sur les assemblages comparés deux à deux ont révélé que ces classements ont été significativement différents entre tous les assemblages L_N-JA_N, L_N-JA_E et L_N-JA_S (Tableau 5-5). Les seconds tests *a posteriori* réalisés sur un nombre croissant d'espèces ont indiqué que les classements ont été assez similaires entre tous les assemblages de poissons juvéniles et adultes et les assemblages de larves. En effet, les cinq espèces les plus abondantes ($n \geq 60$) ont été classées dans un ordre qui n'a pas été significativement différent entre les assemblages L_N-JA_N, L_N-JA_E et L_N-JA_S ($P > 0,050$; Tableau 5-5). A partir du sixième rang (i.e. à partir de *Pseudochromis* sp1, $n < 60$), ces différences de classement ont été significatives entre tous les assemblages. En éliminant *Pseudochromis* sp1, le test *a posteriori* n'a plus révélé de différences significatives d'assemblages jusqu'au rang 17 (*Acanthurus olivaceus*) pour JA_N et JA_E et 19 (*Parupeneus multifasciatus*) pour JA_S. Au-delà de ces rangs, les différences de classement entre L_N-JA_N, L_N-JA_E et L_N-JA_S ont été à nouveau significatives.

Les 44 espèces présentes dans l'assemblage de larves à l'Est n'ont pas été rangées dans le même ordre que les assemblages juvéniles et adultes (test χ^2 , $P < 0,001$; Tableau 5-5). Les tests *a posteriori* entrepris sur les assemblages comparés deux à deux ont révélé que ces classements étaient significativement différents entre tous les assemblages L_E et JA_N , L_E et JA_E , et L_E et JA_S (Tableau 5-5). Les seconds tests *a posteriori*, réalisés sur un nombre croissant d'espèces, ont indiqué que les assemblages les plus proches (L_E et JA_E) ont eu un classement plus ressemblant que les assemblages plus éloignés : les 10 premières espèces n'ont pas été classées dans un ordre significativement différent (Tableau 5-5). En revanche, pour les assemblages plus éloignés (L_E et JA_N et L_E et JA_S), les différences de classement sont apparues dès le sixième rang ($n < 223$), i.e. à partir de *Siganus punctatus*. En éliminant cette espèce, du test *a posteriori*, les 10 espèces les plus abondantes ont été classées dans un ordre qui n'a pas été significativement différent. A partir du rang 11 correspondant à *Atherinomorus* sp1 ($n = 45$) les différences de classement entre L_E et JA_N et L_E et JA_S ont été à nouveau significatives.

Les 62 espèces présentes dans l'assemblage de larves au Sud n'ont pas été rangées dans le même ordre que les assemblages de juvéniles et d'adultes (test χ^2 , $P < 0,001$; Tableau 5-5). Les tests *a posteriori* entrepris sur les assemblages comparés deux à deux ont révélé que ces classements étaient significativement différents entre tous les assemblages L_S - JA_N , L_S - JA_E et L_S - JA_S (Tableau 5-5). Les seconds tests *a posteriori*, réalisés sur un nombre croissant d'espèces, ont indiqué que les différences de classement n'ont pas eu lieu aux mêmes rangs entre les assemblages : les différences de classement ont été significatives à partir du huitième rang pour la comparaison des assemblages les plus éloignés (L_S et JA_N), alors que les 15 espèces les plus abondantes ont été rangées dans un ordre qui n'a pas été significativement différent entre les assemblages L_S et JA_E , plus rapprochés (Tableau 5-5). Les espèces appartenant aux assemblages les plus proches (L_S et JA_S) ont eu un classement qui a varié dès le huitième rang à cause de *Siganus punctatus* (42 rangs d'écart entre ces assemblages). Néanmoins, en éliminant cette espèce du test *a posteriori*, les 19 espèces les plus abondantes ont été classées dans un ordre qui n'a pas été significativement différent. Au-delà de ce rang (*Naso annulatus*, $n = 13$) les différences de classement entre L_S et JA_S ont été à nouveau significatives.

Ainsi, il apparaît globalement que les différences de classements ont globalement été moins prononcées lorsque les assemblages ont été proches géographiquement à l'Est ou au Sud. Cependant, pour l'assemblage de larves au Nord, ces différences de classement avec les assemblages de juvéniles et d'adultes ont été similaires.

Tableau 5-5. Comparaison du classement des espèces présentées dans le Tableau 5-1 entre les assemblages (test χ^2 d'homogénéité). Deux types de tests *a posteriori* ont été menés pour identifier l'origine des variations. Les premiers ont comparé les assemblages deux à deux sur toutes les espèces afin de déterminer quel assemblage a été différent des autres. Les seconds tests ont comparé les différences de classements sur un nombre croissant d'espèces de manière à déterminer à partir de quel rang (quelle espèce) les différences de classements entre les assemblages devenaient significatives.

Test	Assemblages comparés	Nb. espèces	<i>P</i>
χ^2 de proportion	L _N - JA _N - JA _E - JA _S	32	< 0,001 ***
1 ^{er} test <i>a posteriori</i>	L _N - JA _N	32	< 0,001 ***
2 ^{ème} tests <i>a posteriori</i>	L _N - JA _N	> 5	< 0,050 *
	L _N - JA _N	≤ 5	> 0,050 n.s.
1 ^{er} test <i>a posteriori</i>	L _N - JA _E	32	< 0,001 ***
2 ^{ème} tests <i>a posteriori</i>	L _N - JA _E	> 5	< 0,001 ***
	L _N - JA _E	≤ 5	> 0,050 n.s.
1 ^{er} test <i>a posteriori</i>	L _N - JA _S	32	< 0,001 ***
2 ^{ème} tests <i>a posteriori</i>	L _N - JA _S	> 5	< 0,001 ***
	L _N - JA _S	≤ 5	> 0,050 n.s.
χ^2 de proportion	L _E - JA _N - JA _E - JA _S	44	< 0,001 ***
1 ^{er} test <i>a posteriori</i>	L _E - JA _N	44	< 0,001 ***
2 ^{ème} tests <i>a posteriori</i>	L _E - JA _N	> 5	< 0,010 *
	L _E - JA _N	≤ 5	> 0,050 n.s.
1 ^{er} test <i>a posteriori</i>	L _E - JA _E	44	< 0,001 ***
2 ^{ème} tests <i>a posteriori</i>	L _E - JA _E	> 10	< 0,010 ***
	L _E - JA _E	≤ 10	> 0,050 n.s.
1 ^{er} test <i>a posteriori</i>	L _E - JA _S	44	< 0,001 ***
2 ^{ème} tests <i>a posteriori</i>	L _E - JA _S	> 5	< 0,001 ***
	L _E - JA _S	≤ 5	> 0,050 n.s.
χ^2 de proportion	L _S - JA _N - JA _E - JA _S	62	< 0,001 ***
1 ^{er} test <i>a posteriori</i>	L _S - JA _N	62	< 0,001 ***
2 ^{ème} tests <i>a posteriori</i>	L _S - JA _N	> 7	< 0,050 *
	L _S - JA _N	≤ 7	> 0,050 n.s.
1 ^{er} test <i>a posteriori</i>	L _S - JA _N	62	< 0,001 ***
2 ^{ème} tests <i>a posteriori</i>	L _S - JA _N	> 16	< 0,001 ***
	L _S - JA _N	≤ 15	> 0,050 n.s.
1 ^{er} test <i>a posteriori</i>	L _S - JA _N	62	< 0,001 ***
2 ^{ème} tests <i>a posteriori</i>	L _S - JA _N	> 7	< 0,001 ***
	L _S - JA _N	≤ 7	> 0,050 n.s.

*** ≤ 0,001 ; ** ≤ 0,010 ; * ≤ 0,050 ; n.s. > 0,050.

3.2. Comparaison des assemblages sans *a priori* sur leur distribution spatiale

Les résultats de l'analyse canonique des correspondances ont montré que les assemblages de larves L_N , L_E et L_S ont expliqué significativement la variabilité des assemblages adultes (tests de permutation de Monte-Carlo, $P < 0,050$) (Tableau 5-6).

Tableau 5-6. Résultats de l'ACC réalisée sur les matrices « stations de poissons juvéniles et adultes » et « assemblages de larves ». r : corrélation de l'ensemble des variables explicatives (L_N , L_E et L_S) avec les axes de l'ACC.

Variable explicative	Corrélation entre les variables explicatives et les axes		
	Axe 1	Axe 2	Axe 3
L_N	0,006	0,177	0,836
L_E	-0,246	0,587	0,311
L_S	0,466	0,528	0,299
r	0,975	0,653	0,868
% d'inertie cumulé expliquée par l'ACC	14,3	22,2	26,4

La projection a été réalisée sur le deuxième plan factoriel (axe 1 et axe 3 ; 18,5 % de l'inertie totale) car L_N , fortement corrélée à l'axe 3, était mieux représenté que sur le plan 1-2 alors que les projections de L_E et L_S sur les deux plans factoriels étaient similaires (Tableau 5-6). Bien que significatifs, les liens entre les assemblages de poissons juvéniles et adultes et les assemblages de larves ont été peu nombreux. En effet, la majorité des stations JA (68 %) projetées sur le deuxième plan factoriel ont été distantes des vecteurs L_N , L_E et L_S et donc peu ou pas corrélées avec les assemblages de larves (Figure 5-3a). Cependant, les autres stations (11 parmi 34), dont les contributions ont été supérieures à 10 % sur le premier axe, ont été proches des vecteurs des assemblages L_N , L_E ou L_S .

La station D54, située dans le Nord du lagon (Figure 5-4) a été corrélée avec l'assemblage de larves au Nord (Figure 5-3a). Une autre station, plus éloignée de L_N (D61 située à l'Ouest du lagon, Figure 5-4) a également été corrélée avec l'assemblage de larves au Nord. Ces stations, caractéristiques des assemblages LT2 et JA_S respectivement, se sont distinguées par la présence de *Ptereleotris* sp cf. *microlepis*, *Plectroglyphidodon leucozomus*, *Chaetodon*

citrinellus, *Chrysiptera biocellata* et *Lethrinus harak* (Figure 5-3b). Ces deux dernières espèces ont été classées à un rang plus élevé sur l'assemblage de larves au Nord (rangs 52 et 37 respectivement) qu'à l'Est (50 et 32) ou au Sud (50 et 14,5) (chapitre 3, Tableau 3-3).

La station D43 située à l'Est du lagon (Figure 5-4) a été corrélée avec l'assemblage de larves à l'Est (Figure 5-3a). Quatre stations situées au Sud-Ouest et au Sud (D11, D13, D16 et D22 ; Figure 5-4) ont également été corrélées avec l'assemblage de larves à l'Est (Figure 5-3a). Ces stations sont caractéristiques des assemblages LT1 (D16, D22), JA_E (D43) ou d'aucun assemblage particulier (D11 et D43) (LERVEM, 2001). Elles se sont distinguées par la présence d'*Acanthurus olivaceus*, *Scomberoides lysan* et *Chrysiptera leucopoma* ainsi que de *Pomacentrus pavo* et *Chromis viridis*, espèces globalement mieux classées dans l'assemblage de larves à l'Est (rangs 48 et 51 respectivement) qu'au Sud (48 et 49) ou au Nord (13 et 42,5) (chapitre 3, Tableau 3-3 ; Figure 5-3b).

Les stations D25, D35 situées au Sud-Est du lagon (Figure 5-4) ont été corrélées avec l'assemblage de larves au Sud (Figure 5-3a). Une autre station située à l'Ouest du lagon (D62, Figure 5-4) a aussi été liée à L_S. La station D25 a été caractéristique de l'assemblage JA_E tandis que les stations D35 et D62 ont été caractéristiques de JA_S. Ces stations se sont distinguées par la présence de Balistidae (*Pseudobalistes flavimarginatus* et *Rhinecanthus aculeatus*) (Figure 5-3b), et de deux espèces caractéristiques du site Sud d'*Amblygobius phalaena* (espèce discriminante du site Sud, cf. chapitre 3, Tableau 3-8) et *Pomacentrus coelestis* plus abondantes et globalement mieux classées au Sud (rangs 46 et 52 respectivement) qu'au Nord (33 et 44,5).

Enfin, la station D34 située au Sud-Est du lagon (Figure 5-4) a été corrélée aux assemblages de larves de l'Est et du Nord. Cette station rattachée à l'assemblage JA_S a été caractérisée par la présence de *Chrysiptera taupou*.

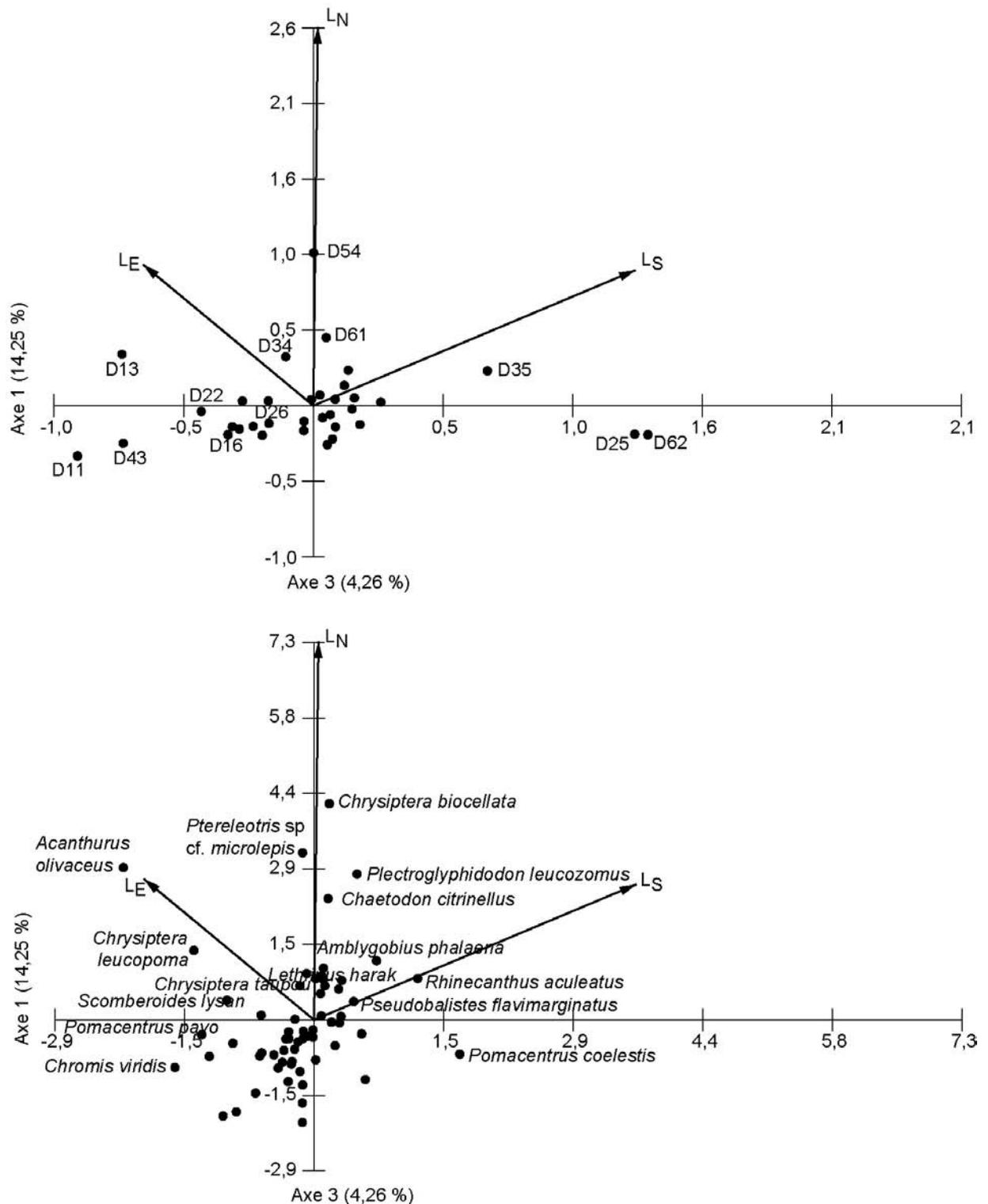


Figure 5-3. Diagramme de double projection (« biplot ») des variables explicatives de l'ACC (L_N , L_E et L_S) avec les 34 stations de comptage de poissons juvéniles et adultes (a) et les 63 espèces présentes sur ces stations (b). Seules les stations corrélées aux assemblages de larves et les espèces caractéristiques ont été précisées. Le pourcentage explicatif de chaque axe est donné entre parenthèses.

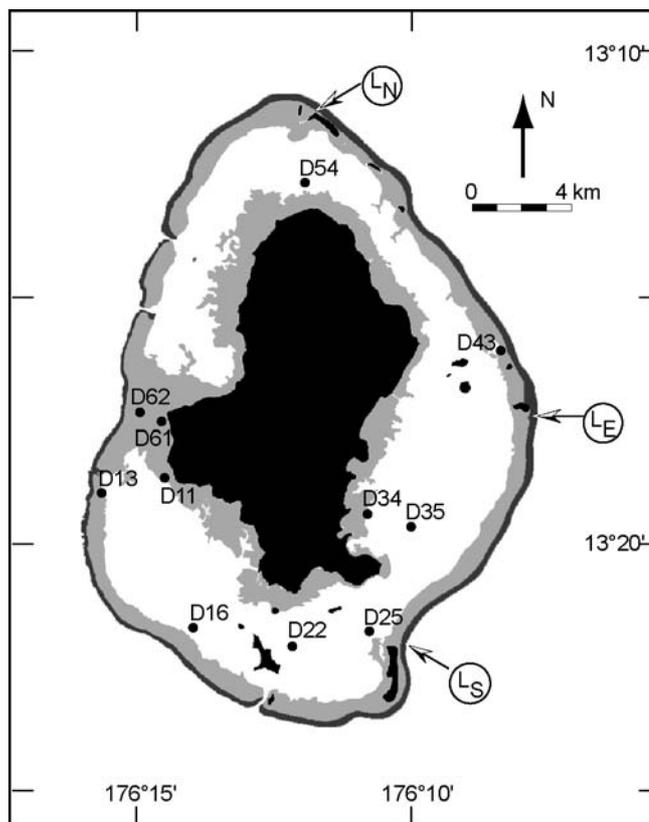


Figure 5-4. Localisation des 11 stations de comptages de poissons juvéniles et adultes proches des vecteurs des assemblages L_N , L_E ou L_S sur l'ACC (Figure 5-3) et dont les contributions absolues ont été supérieures à 10 % sur l'axe 1.

4. DISCUSSION

4.1. Biais et limites de l'étude

Cette étude, pionnière dans ce domaine, est certes critiquable sur plusieurs points. Les larves qui sont censées approvisionner le stock de poissons juvéniles et adultes ont été collectées deux ans après les comptages des poissons juvéniles et adultes. Ce décalage temporel empêche d'établir un lien de cause à effet entre l'arrivée des larves et la structuration des assemblages de juvéniles et d'adultes.

D'autre part, le nombre d'espèces étudiées a été très limité. En effet, les liens entre les assemblages de larves et de juvéniles et d'adultes n'ont été testés que sur 10 % de l'ichtyofaune de Wallis. La plupart des espèces qui ont servi à caractériser les assemblages de juvéniles et d'adultes par le LERVEM (2001) n'ont pas été dénombrées au stade larve : parmi les 59 espèces caractéristiques de JA_N, JA_E et JA_S, seulement 18 (31 %) ont été collectées et identifiées au moment de la colonisation. Cette limite est due aux diverses techniques et stratégies d'échantillonnage qui n'ont pas permis de dénombrer la même faune.

Enfin, l'échantillonnage des larves a été sensible aux variations de l'abondance. Sur une courte période de temps (40 jours en cumulé pour le suivi spatial) l'arrivée en pic de quelques espèces notamment, *Siganus punctatus*, a influencé les abondances relatives de l'assemblage. En effet, cette espèce a été relativement abondante sur cette échelle de temps (3 % de l'abondance totale) alors qu'à l'échelle de l'année a représenté moins de 0,2 % des effectifs (cf. chapitre 2, Tableau 2-4). La durée échantillonnée est donc apparue insuffisante pour refléter les abondances relatives des certaines espèces à l'échelle de l'année.

Cependant, malgré ces différents biais, il nous est apparu intéressant de tester s'il existait une correspondance des schémas de répartition des poissons à divers stades de développement (larve d'une part, juvénile et adulte d'autre part) dans le lagon de Wallis. En effet,

- Le décalage temporel entre les échantillonnages de L et de JA n'empêche pas de tester si des liens existent entre ces assemblages. Lo-Yat (2002) a indiqué que malgré de fortes variations interannuelles de l'intensité du flux larvaire, la composition de celui-ci est restée homogène au cours du temps. A partir de ces données, nous confirmons que les 19 familles/groupe les mieux représentés en terme d'espèces (Holocentridae, Syngnathidae, Scorpaenidae, Serranidae, Kuhliidae, Apogonidae, Carangidae, Lutjanidae, Lethrinidae, Mullidae, Chaetodontidae, Pomacanthidae, Pomacentridae, Blenniidae, Acanthuridae, Pleuronectiformes, Balistidae, Ostraciidae, Tetraodontidae) ont eu un classement qui n'a pas été significativement différent entre 1996, 1997, 1998 et 1999 à Rangiroa, en Polynésie Française (χ^2 de proportion, $P > 0,050$). Les abondances relatives de ces familles n'ont pas été non plus significativement différentes entre ces quatre années (χ^2 de proportion, $P > 0,050$). Ainsi, si le flux larvaire est homogène en terme de composition de l'assemblage sur une large

échelle temporelle, (i.e. sur des périodes recouvrant des événements La Niña et El Niño) il est permis de penser que l'année échantillonnée importerait peu. Si cette hypothèse était vérifiée, alors l'étude des assemblages de larves (2002-2003) *a posteriori* de celles des juvéniles et des adultes (2000) n'est qu'une limite relative à l'étude des liens entre ces assemblages.

- D'autre part, si la richesse spécifique peut varier entre années (Kulbicki, 1997), la composition des assemblages de juvéniles et d'adultes demeure relativement stable au cours du temps (Galzin *et al.*, 2004 ; Wantiez *et al.*, sous presse). Ainsi, il est possible que les assemblages JA décrits par le LERVEM en 2000 aient été ressemblants à ceux de 2002 et 2003.

- Les espèces étudiées ont été peu nombreuses au regard de la richesse totale de Wallis mais elles ont représenté une part importante (46 %) des larves identifiées.

- Enfin, bien que la durée de l'échantillonnage des larves ait été limitée à 40 jours sur l'année 2002-2003, son découpage en huit campagnes de pêches de cinq jours réparties sur quatre trimestres a permis d'avoir des abondances relatives proches de celles observées pour l'année pour les espèces dont la colonisation ne se déroulait pas sous forme de pics massifs (i.e. pour 71 % des espèces communes d'après la Figure 2-11). Par exemple, l'abondance relative des Leptocéphales a été de 38,9 % pour le suivi temporel et 37,0 % lors du suivi spatial sur le site Nord ; pour *Corythoichthys flavofasciatus* les abondances relatives ont été respectivement de 3,1 et 3,2 % quant à celles de *Bothus pantherhinus* les abondances relatives ont été respectivement de 2,6 et 3,5 %.

4.2. Liens entre les assemblages de larves et de poissons juvéniles et adultes

Les diverses approches (qualitative, semi-quantitative et multivariée) ont montré que les liens entre les assemblages L et JA, avec ou sans *a priori* sur leur répartition spatiale ont été faibles. Les assemblages géographiquement les plus proches n'ont pas partagé plus d'espèces ou de familles que les assemblages plus éloignés. Par ailleurs, certaines stations pourtant éloignées

des assemblages de larves ont été corrélées à ces derniers sur l'ACC. Ainsi les stations D61 et D62, toutes deux situées à l'Ouest du lagon de Wallis, ont été corrélées avec les assemblages de larves Nord et Sud respectivement. Ainsi, aucune des trois hypothèses posées dans la Figure 5-2 n'a pu être validée.

Ce résultat provient du fait que les assemblages JA se distinguent nettement des assemblages de larves pour les espèces sélectionnées. En effet, la comparaison de la présence des espèces entre les trois assemblages de juvéniles et d'adultes a montré que ces assemblages se ressemblaient plus entre eux au Nord et à l'Est qu'ils ne ressemblaient aux assemblages de larves. Par ailleurs, la majorité (68 %) des stations de comptage des poissons juvéniles et adultes regroupées ensemble sur l'analyse canonique des correspondances n'ont pas été corrélées avec les assemblages de larves. Les différences de composition entre les assemblages de poissons à ces différents stades de vie (larve vs. juvénile et adulte) pourraient provenir de processus complexes, capables de modifier sensiblement la composition initiale des assemblages de larves comme le choix sélectif de l'habitat (Williams et Sale, 1981 ; Booth, 1992), l'interaction avec les populations installées (Eckert, 1985 ; Sweatman, 1985, 1988 ; Forrester, 1990), la disponibilité des ressources alimentaires (Keough et Jenkins, 1995) ou une mortalité sélective (Hixon, 1991 ; Connell 1996). Cependant, ne disposant d'aucune donnée sur ce sujet à Wallis, toute hypothèse énoncée demanderait à être vérifiée.

Des biais d'échantillonnage pourraient aussi expliquer l'absence de liens forts entre ces assemblages. En effet, il est possible que les similitudes entre les assemblages aient été difficiles à mettre en évidence du fait que les descripteurs, i.e. les espèces qui structurent ces assemblages, n'ont pas été les mêmes. Une nouvelle description des assemblages JA, basée uniquement sur les 63 espèces communes à L a été dressée (résultats non présentés). Les résultats confirment l'absence de liens géographiques marqués entre JA et L. En conclusion, les différences géographiques entre ces assemblages pourraient s'expliquer par le fait que la majorité des espèces de JA qui ont structuré le Nord, l'Est et le Sud du lagon de Wallis n'ont pas été comptabilisées au stade larve.

Néanmoins, si les trois assemblages de juvéniles et d'adultes se sont distingués des assemblages de larves, ils ont tout de même présenté des similitudes avec ces derniers ($< 0,63 \leq C_{S_0} \text{ espèces} \leq 0,91$) et tout particulièrement avec l'assemblage de larves au Sud. Environ

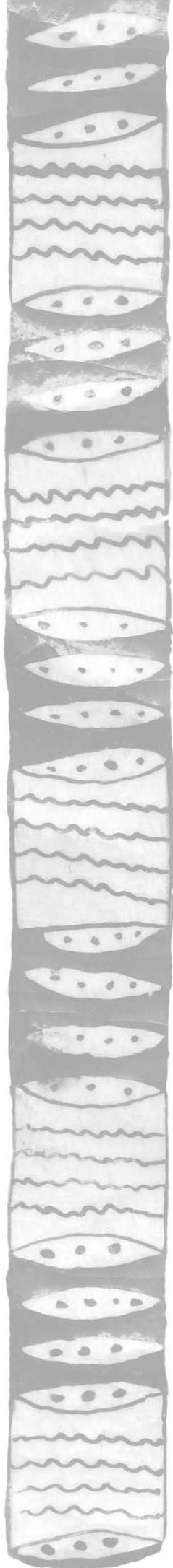
80 % des espèces des trois assemblages de juvéniles et d'adultes ont été communes avec L_S contre 70 % pour L_E et 45 % pour L_N . Deux hypothèses pourraient expliquer cette plus grande ressemblance entre JA et L_S . Dans la première, le site Sud pourrait être une source importante d'approvisionnement du lagon en larves en comparaison des autres sites. Cette hypothèse est appuyée par les résultats du suivi spatial (chapitre 3) qui attestent d'un flux de larves plus riche en termes d'espèces et de familles et plus intense sur le site Sud que sur les autres sites échantillonnés. Les assemblages de juvéniles et d'adultes du lagon de Wallis pourraient être en partie approvisionnés et structurés à partir de ce site. La seconde hypothèse souligne le fait que le site Sud est plus riche que les sites Nord et Est : 98 % des espèces sélectionnées dans cette étude ont été présentes au Sud contre 70 % à l'Est et 51 % au Nord. Ainsi, la probabilité pour qu'une espèce présente dans l'un des assemblages de juvéniles et d'adultes soit retrouvée dans un assemblage de larves est plus élevée pour L_S que pour L_E ou L_N .

Finalement, malgré tous les biais précités et les limites de cette étude, plusieurs liens ont pu être mis en évidence. Les différences de classement ont globalement été moins prononcées à l'Est ou au Sud lorsque les assemblages L et JA observés étaient proches géographiquement. D'autre part, quatre stations de comptages de JA parmi les plus proches des assemblages de larves ont été fortement liées avec celles-ci : la station D54, située dans le Nord du lagon a été corrélée avec l'assemblage de larves au Nord ; la station D43 située à l'Est du lagon a été corrélée avec l'assemblage de larves à l'Est et enfin les stations D25 et D35 situées au Sud-Est du lagon ont été corrélées avec l'assemblage de larves au Sud. Ces résultats suggèrent qu'une échelle d'étude fine (< 5 km) pourrait être plus appropriée pour mettre en évidence un lien entre les assemblages. Toutefois, comme nous l'avons souligné précédemment, ces liens ne peuvent indiquer une relation de cause à effet entre l'arrivée des larves sur un site et la présence de ces espèces aux stades juvénile et adulte. Néanmoins ces liens amènent à poser les questions suivantes :

- Ce résultat est-il dû au hasard ?
- Les liens existent-t-il à petite échelle uniquement ?
- Certains sites peuvent-ils être sélectionnés préférentiellement par une espèce à divers stades de développement ?

- Si oui, quelques caractéristiques du site le rendent attrayant pour ces conspécifiques : l'habitat, la présence d'autres espèces (qualitativement ou quantitativement), la présence de nourriture, les conditions environnementales (exposition, hydrodynamisme) ?

Cette étude échafaudée à partir des quelques connaissances sur la colonisation larvaire acquises dans cette thèse et des données obtenues lors d'un inventaire de l'ichthyofaune en 2000 (LERVEM, 2001) ne permet pas de répondre précisément à ces questions ni d'apporter plus d'éléments sur la relation entre les larves de poissons colonisantes et les populations installées. Nous proposons en conclusion de cette thèse des axes de recherches qui permettraient d'apporter des réponses plus complètes.



Synthèse et perspectives



1. SYNTHÈSE

1.1. Variations temporelles de l'approvisionnement larvaire

L'étude pilote réalisée à l'échelle d'un cycle lunaire a confirmé les résultats préliminaires de Wantiez *et al.* (2004) : la colonisation se déroule principalement au moment des quartiers de lune à Wallis. Ce schéma de colonisation se distingue de ceux trouvés sur la Grande Barrière de Corail (Milicich, 1988 ; Milicich *et al.*, 1992 ; Kingsford et Finn, 1997), en Polynésie Française (à Moorea : Dufour et Galzin, 1993 ; Dufour *et al.*, 1996 ; à Rangiroa : Lo-Yat, 2002) ou dans les Caraïbes (à San Blas : Victor, 1983 ; Robertson, 1992 ; aux Bahamas Thorrold *et al.* 1994b) pour lesquels la colonisation s'opère principalement autour de la nouvelle lune. La périodicité de la colonisation n'est donc pas basée uniquement sur la quantité de lumière présente dans le ciel mais dépend également d'un ensemble de conditions environnementales liées aux phases de la lune (courant de marée, hauteur d'eau). Ces résultats suggèrent que la phase lunaire considérée comme la plus favorable à la colonisation larvaire doit, pour chaque étude nouvelle, faire l'objet d'une vérification préalable.

Le suivi temporel a montré qu'il n'y avait pas de saisonnalité marquée de l'approvisionnement larvaire. Ce résultat est à prendre avec précaution dans la mesure où l'échantillonnage n'a été réalisé que sur un site, au cours d'une seule année et uniquement au moment des quartiers de lune. Il est très probable que nos prélèvements soient représentatifs pour les espèces les plus abondantes mais peut-être pas pour celles dont la colonisation est rare. Cependant, les nombreuses études qui ont porté sur des problématiques similaires indiquent que les traits saisonniers de l'approvisionnement larvaire se retrouvent d'une année sur l'autre et que des tendances saisonnières peuvent être identifiées à partir d'un jeu de données d'un an.

L'absence apparente de saisonnalité à Wallis se démarque de la plupart des études menées sur l'approvisionnement larvaire ou sur le recrutement, pour lesquelles une saisonnalité de la colonisation a été décrite. Ce résultat pourrait être dévié par des biais d'échantillonnage : l'arrivée des espèces saisonnières a pu se dérouler sur une portion de récif autre que celle échantillonnée ou à des périodes en dehors du calendrier d'échantillonnage. Par exemple,

aucune larve d'*Epinephelus merra*, espèce réputée saisonnière, n'a été collectée au stade larve au cours des 125 jours échantillonnés bien que cette espèce soit abondante sur les récifs de Wallis (LERVEM, 2001). La colonisation de ce mérrou a été décrite dans l'IndoPacifique comme étant massive (plusieurs milliers d'individus par mètre linéaire de récif) et très ponctuelle dans le temps (quelques jours) (Dufour *et al.*, 1996 ; Letourneur *et al.*, 1998 ; Chabanet *et al.* ; 2005 ; Brié, comm. pers.). Il est possible que nous ayons manqué la colonisation de cette espèce. Cependant, si les espèces à colonisation strictement saisonnière étaient nombreuses, nous en aurions probablement collecté une partie. Sans écarter la possibilité de biais d'échantillonnage, nous pensons que l'absence présumée de saisonnalité à Wallis provient du fait que la plupart des espèces n'ont pas montré de schéma de colonisation strictement saisonnier. Les schémas de colonisation d'Acanthuridae, de Mullidae et d'Holocentridae ont été décrits comme étant saisonniers par Durville *et al.* (2002) à l'île de la Réunion et par Lo-Yat (2002) à Rangiroa. A Wallis, plusieurs espèces appartenant à ces familles ont présenté, au contraire, un schéma annuel de colonisation.

Deux processus biologiques peuvent expliquer l'absence de saisonnalité de l'approvisionnement larvaire : une période de reproduction étendue sur l'année ou bien des processus planctoniques qui influencent sensiblement la durée de vie pélagique (Meekan *et al.*, 1993 ; Robertson *et al.*, 1993). La plupart des espèces de poissons coralliens présentent des DVP peu variables (Cowen et Sponaugle, 1997 ; Leis et McCormick, 2002) et les rares cas de flexibilité ne concernent généralement qu'un petit nombre d'individus (Victor, 1986c). L'étude des variations de l'âge à la colonisation (chapitre 4) a montré que la flexibilité de la DVP ne dépassait pas neuf jours pour *Abudefduf sexfasciatus* et *Dascyllus aruanus* et, 13 jours pour *Parupeneus barberinus* et *Acanthurus triostegus*. Ainsi, le schéma annuel d'approvisionnement de *Parupeneus barberinus* ne peut être expliqué par la flexibilité de l'âge puisque celle-ci ne pourrait prolonger la durée de vie pélagique et donc l'étendue de la période de colonisation que de 13 jours au maximum. Si l'absence de saisonnalité présumée était confirmée sur Wallis, nous pensons qu'elle serait plus liée à l'absence de saisonnalité de la reproduction qu'aux processus planctoniques.

1.2. Variations spatiales de l'approvisionnement larvaire

Dans un milieu dispersif comme l'océan, nous supposons que l'approvisionnement larvaire serait homogène en terme de composition spécifique à l'échelle de Wallis. Les résultats du suivi spatial ont montré, au contraire, que des sites distants d'environ 10 et 20 km ont été colonisés par des assemblages de larves distincts. Les liens révélés entre les abondances sur les sites les plus rapprochés (Nord et Est ou Est et Sud) pour 75 % des espèces étudiées suggèrent que les événements de colonisation s'opèrent à l'échelle de 8-15 km. Malheureusement, l'étude de l'âge à la colonisation (chapitre 4) n'a pas permis de dégager un schéma de colonisation autour de Wallis car trop peu de larves ont été capturées et âgées sur chacun des sites.

La persistance des variations spatiales de la colonisation pour diverses échelles temporelles indique que les assemblages de larves ont été très fortement structurés dans l'espace et que les variations temporelles ont peu affecté cette structure. Les différences entre sites provenaient à la fois de variations qualitatives, près d'1/3 des espèces n'ayant été collectées que sur l'un des trois sites, et de variations quantitatives, les abondances des espèces ayant été variables entre les sites.

Pour expliquer le gradient et la structure spatiale des assemblages, deux hypothèses ont été avancées :

1. La sélection active par les larves de poissons d'un habitat.

Le récif au niveau du site Sud est constitué d'une barrière interne construite et de nombreux récifs intermédiaires formant des hauts-fonds dans le chenal. Il pourrait être plus attrayant pour les larves de poisson que l'arrière du récif des sites Nord et Est constitués de débris coralliens et de zones sableuses. Certains habitats sont préférés pour leur exposition au courant, leur qualité de refuge, leur disponibilité en ressources alimentaires ou les interactions possibles avec les résidents (Sweatman, 1983 ; Kramer *et al.*, 1997 ; Risk, 1998 ; Lecchini *et al.*, 2005).

2. Influence des facteurs hydrodynamiques sur la distribution des larves de poissons.

Nous suspectons à Wallis l'existence de structures hydrographiques qui favoriseraient l'arrivée des larves sur un site par rapport aux autres. Compte tenu du fait que Wallis est soumise à un courant marin de direction moyenne NE-SO, il est possible qu'une zone de divergence, caractérisée par des gyres, retienne les larves sous le courant de Wallis (au Sud-Ouest). Si cette zone était mise en évidence, elle pourrait expliquer que le site Sud, proche de cette zone, reçoive un nombre de larves et d'espèces plus important que le site Nord plus éloigné de cette zone et balayé par le courant NE-SO. Malheureusement, la résolution utilisée dans le modèle SODA est insuffisante pour distinguer ces détails hydrodynamiques dans la proximité immédiate d'une petite île comme Wallis. Un modèle basé sur une plus haute résolution pourrait permettre de déceler de telles structures hydrographiques (Lefèvre, comm. pers.).

1.3. Variations de la taille et de l'âge à la colonisation

L'étude de la taille (LS) et de l'âge (DVP) à la colonisation sur quatre espèces de poissons coralliens a montré que la taille variait seulement de 3 mm pour *Abudefduf sexfasciatus*, *Dascyllus aruanus* et *Acanthurus triostegus* alors que pour *Parupeneus barberinus* l'étendue des variations a été égale à 10 mm. La colonisation des pondeurs benthiques (*Abudefduf sexfasciatus*, *Dascyllus aruanus*) s'est déroulée à l'intérieur d'une étroite fenêtre d'âges (étendue des variations comprise entre 7 et 9 jours) et principalement au milieu de cette fenêtre alors que pour les pondeurs pélagiques (*Acanthurus triostegus* et *Parupeneus barberinus*), la colonisation s'est déroulée dans une fenêtre d'âges plus large (étendue des variations égale à 13 jours) et à des âges variables. Les flexibilités d'âge observées sur ces quatre espèces à Wallis ont été plus fortes que celles présentées dans la littérature. Ce résultat souligne l'intérêt de mener un large échantillonnage spatial et temporel (trois localités, quatre périodes échantillonnées) pour estimer le maximum de flexibilité.

Les variations spatiales et temporelles ont été significatives uniquement pour les pondeurs benthiques. L'absence de différence significative pour les pondeurs pélagiques provenait des fortes variations de LS et de DVP entre sites et entre mois, jusqu'à 10 fois supérieures à celles des pondeurs benthiques. Il est apparu que la flexibilité de la taille et de l'âge à la colonisation

serait un avantage pour les larves issues des pondeurs pélagiques qui se déplacent potentiellement sur de plus grandes distances. Ce résultat demanderait à être confirmé par l'étude d'autres espèces de pondeurs benthiques et pélagiques.

La colonisation s'est déroulée à un âge plus jeune en été par rapport à l'hiver, ces différences étant significatives uniquement pour *Dascyllus aruanus*. Ce lien suggère que les variables environnementales ont eu une influence sur la croissance et le développement des larves au cours de leur phase pélagique qui pourrait se répercuter sur la période de colonisation.

1.4. Influence de l'environnement sur la colonisation

Globalement, les liens entre l'approvisionnement larvaire et les variables environnementales (Couverture Nuageuse, Précipitations, Vitesse et Direction du Vent, Hauteur Significative et Direction Moyenne des Vagues) ont été significatifs mais faibles. Ces liens sont devenus plus consistants lorsque seules les variations d'abondances d'une espèce ont été étudiées et non les variations de l'abondance totale ou des abondances des assemblages. Il est probable que les larves réagissent spécifiquement à leur environnement. Au cours de cette étude, la taille des larves a varié d'un facteur 40 (la longueur totale d'*Amblygobius phalaena* a été de 4 mm, celle d'*Aulostomus chinensis* a été de 170 mm). Les stades de développement ont été, eux aussi, très variables selon les espèces. Certaines familles colonisent le récif avant la métamorphose (Albulidae, Muraenidae, Congridae, Moringuidae ou Carapidae par exemple) alors que d'autres arborent une morphologie et des couleurs proches de celles des juvéniles ou des adultes installés (Holocentridae, Fistularidae, Mullidae ou Siganidae par exemple). Ces différences phénotypiques et ontogéniques pourraient engendrer des réponses différentes de ces espèces soumises à un même environnement. Si cette hypothèse était vérifiée, elle expliquerait pourquoi les liens entre les abondances des larves et les variables environnementales ne sont révélés que lorsque l'échelle d'étude est celle de l'espèce.

La nébulosité (i.e. les Précipitations et la Couverture Nuageuse) enregistrée au cours du suivi temporel a expliqué une part significative des variations d'abondances. Les migrations des larves depuis l'océan dans le lagon dans des conditions de faible luminosité pourraient s'expliquer par la diminution du risque de prédation (Hobson, 1973, 1975). Un effet plus

inattendu, observé au cours du suivi spatial, est celui de la direction et de la vitesse du vent sur les abondances. L'abondance totale et les abondances de deux espèces ont varié selon la direction du vent. Des courants de surface induits par des vents pourraient être impliqués dans des événements de colonisation sur des périodes de quelques jours (Sale, 1985 ; Thorrold *et al.*, 1994b). Le suivi spatial a précisé que le flux larvaire semblait être plus intense lorsque le vent et les vagues étaient parallèles ou obliques par rapport au site de capture.

L'ensemble de ces résultats tend donc à montrer que la colonisation larvaire est un processus dépendant des conditions environnementales.

1.5. Relations entre les larves colonisantes et les populations de juvéniles et d'adultes installées

Les liens entre les assemblages de larves (L) et de juvéniles et d'adultes (JA) ont été très faibles ou nuls : les assemblages géographiquement proches n'ont pas partagé plus d'espèces ou de familles que les assemblages plus éloignés. Ce résultat pourrait provenir de processus post-installations ou des biais d'échantillonnage. Les collectes de larves se sont déroulées deux ans après les comptages de JA, le nombre d'espèces étudiées a été très limité et enfin les calculs des abondances relatives des larves ont été fortement influencés par l'arrivée de quelques pics massifs de colonisation (ces pics auraient été lissés sur une période d'échantillonnage plus longue). Cependant, malgré tous les biais précités et les limites de cette étude, plusieurs liens ont pu être mis en évidence. Les différences de rangs d'abondances des espèces ont globalement été moins prononcées à l'Est ou au Sud lorsque les assemblages L et JA observés étaient proches géographiquement. D'autre part, plusieurs stations de comptages de JA parmi les plus proches de L ont été fortement corrélées avec ces derniers assemblages. Toutefois, cette étude ne permet pas d'apporter de réponse plus précise sur les correspondances géographiques de ces assemblages.

2. PERSPECTIVES DE RECHERCHE

2.1. Continuité de l'étude sur l'approvisionnement larvaire

Les résultats de cette étude nous amènent à proposer de nouvelles approches et à poser de nouvelles questions :

- 1- Au sujet des variations spatio-temporelles des assemblages et des gradients observés :
 - L'absence de saisonnalité présumée sur Wallis est-elle confirmée au cours d'autres années (notamment en période La Niña) ?
 - La structure spatiale des assemblages de larves de poissons est-elle le fait d'une sélection active pour un habitat ?
 - Est-ce que des larves situées dans l'océan, à quelques centaines de mètres de leur lieu d'installation peuvent détecter des différences d'habitat ou la présence de conspécifiques ?
 - La structure spatiale des assemblages de larves de poissons est-elle le fait d'un transport des larves de poissons par des courants ?
 - A partir de quel moment (début, milieu, fin de la phase pélagique), de quel stade (éclosion, préflexion, postflexion, précompétence, compétence) et de quelle distance de l'île, les assemblages de larves se structurent-ils dans l'espace ?

- 2- Au sujet de l'effet des variables environnementales et des variations de la taille et de l'âge à la colonisation :
 - Quel a été l'«historique environnemental» des larves au cours de leur phase pélagique.

Cet axe de recherche devrait permettre de tester l'effet des variables environnementales sur les abondances des larves non pas juste au moment de la colonisation mais tout au long de la phase pélagique. Avec le recul de cette étude, le choix et le nombre des variables environnementales ainsi que leurs résolutions, ne sont pas apparus optimaux pour révéler des liens très consistants. Bergenius *et al.* (2005) recommandent d'intégrer autant de variables

environnementales que possible pour parvenir à expliquer une partie des variations de la colonisation. Nous pensons qu'il serait intéressant d'intégrer dans une étude future, en plus des variables déjà étudiées, la direction et la vitesse des courants océaniques de surface. Par ailleurs, il conviendrait d'avoir une meilleure résolution de ces variables, i.e. que les données environnementales soient enregistrées en temps réel sur chacun des sites et non en utilisant une seule mesure pour les différents sites comme nous l'avons fait (à l'exception du courant au niveau des filets).

- 3- Au sujet des liens entre les larves colonisantes et les populations de juvéniles et d'adultes installées, il nous paraît intéressant de mener une approche à de multiples échelles spatiales, temporelles et systémiques. Les échelles spatio-temporelles à considérer sont conditionnées par les stades de vie étudiés (Figure 6-1). Au stade larve, la forte variabilité de la colonisation (cf. chapitres 2 et 3) impose une échelle fine pour le suivi temporel et spatial. Au stade juvénile, i.e. de quelques jours à quelques mois après la colonisation, les variations d'abondances sont lissées par les processus post-installation : la fréquence d'échantillonnage peut être moins importante. Enfin, au stade adulte, i.e. quelques mois à quelques années après la colonisation, les variations d'abondances peuvent n'être étudiées qu'à une échelle saisonnière et paysagère sans perdre de l'information sur les fluctuations des populations adultes (Mellin, 2005).

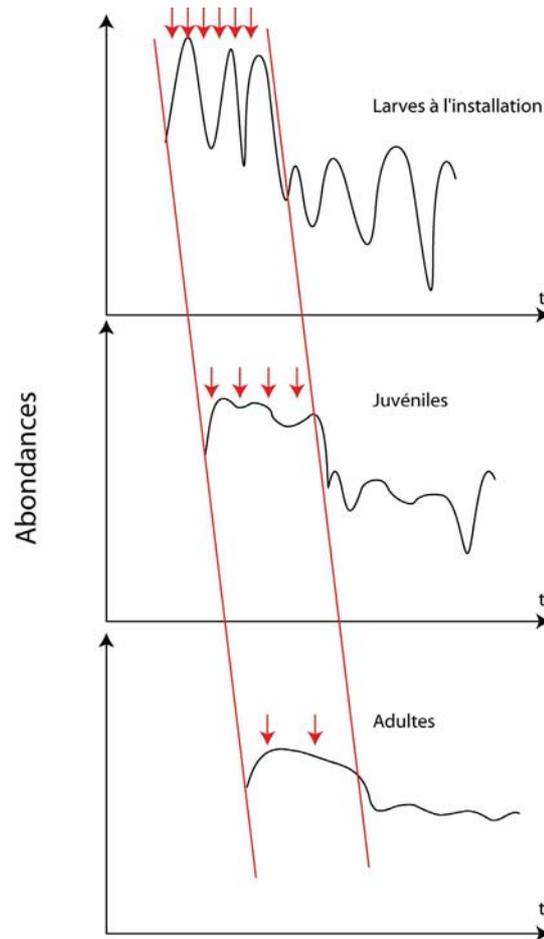


Figure 6-1. Schéma des fluctuations temporelles d'abondances aux différents stades ontogéniques et des fréquences d'observation correspondantes. D'après Mellin (2005).

L'intérêt de mener une étude sur de multiples échelles spatio-temporelles permettrait de déterminer :

- A partir de quelle échelle spatiale les liens entre les assemblages L et JA ne sont plus consistants ?
- A partir de quel stade et au bout de combien de temps les liens entre les assemblages L et JA ne sont plus consistants ?

Les dynamiques de la post-installation varient selon les espèces. Elles dépendent des caractéristiques biologiques des espèces, des interactions avec les composantes de leur environnement (prédateurs, conspécifiques, facteurs extrinsèques) (Victor, 1991 ; Appeldoorn *et al.*, 1997) et de leur comportement. Une approche à multiples échelles systémiques permettrait de répondre aux questions suivantes :

- Quelles espèces conservent un lien consistant entre les schémas de distributions spatio-temporelles des larves, des juvéniles et des adultes ?
- Quelles caractéristiques de ces espèces (biologiques, écologiques et/ou comportementales) expliquent le maintien de ce lien ?
- Les liens peuvent-ils être affectés différemment selon les diverses échelles spatio-temporelles abordées précédemment ?
- Existe-t-il un lien global entre les assemblages L et JA ?
- Les liens entre les assemblages L et JA peuvent-ils être affectés différemment selon les diverses échelles spatio-temporelles abordées précédemment ?

2.2. Etude d'autres compartiments ichthyologiques

Les filets fixés au niveau du bourrelet détritique n'ont pas permis de capturer toutes les espèces de poissons coralliens présent à Wallis. En effet, les larves des espèces inféodées à la pente externe comme *Chromis margaritifer*, *Acanthurus achilles*, *Acanthurus guttatus*, *Odonus niger* n'ont jamais été collectées alors que des comptages sur la pente externe de Wallis ont confirmé la présence en abondance de juvéniles et d'adultes de ces espèces (LERVEM, 2001). Ce dernier point amène à développer des recherches pour comprendre les mécanismes impliqués dans la reconnaissance d'un habitat potentiel/exclusif au moment de la colonisation (lagon vs. pente externe). Ces recherches permettraient de répondre aux questions suivantes :

- Comment les espèces ubiquistes (retrouvées au niveau de la pente externe et du lagon) choisissent-elles de s'installer sur la pente externe ou dans le lagon ? Est-ce un processus stochastique ou un phénomène d'attraction/répulsion de certains sites (habitats/compétition etc.) qui expliquent la colonisation des sites ?
- Quel est le cycle de vie des espèces de pente externe ?
- Certaines espèces arrivent-elles à boucler leur cycle de vie dans le lagon ?
- Certaines espèces passent-elles dans le lagon avant de s'installer sur la pente externe aux stades juvénile ou adulte ?
- Certaines espèces s'installent-elles sur la pente externe avant de coloniser le lagon ?

2.3. Etude d'autres compartiments biologiques

Bien que nous ayons dénombré uniquement les larves de poissons, les larves de mollusques et de crustacés ont été nombreuses dans les captures (notamment des langoustes : *Panulirus versicolor*, *Panulirus cf. albiflagellum*, des cigales : *Parribacus caledonicus*, des squilles : *Lysiosquilla maculata* et des crabes : Porcellanidae sp.; Figure 6-2). La surface entière du filet ayant été parfois recouverte par ces organismes de quelques millimètres de long, nous estimons que des événements de colonisation de très grande ampleur ont eu lieu. Il serait très intéressant de mener une étude sur la dynamique de colonisation de ces invertébrés et de voir si les modalités de la colonisation et les facteurs environnementaux influents sont les mêmes et agissent dans le même sens que pour la colonisation ichthyologique.

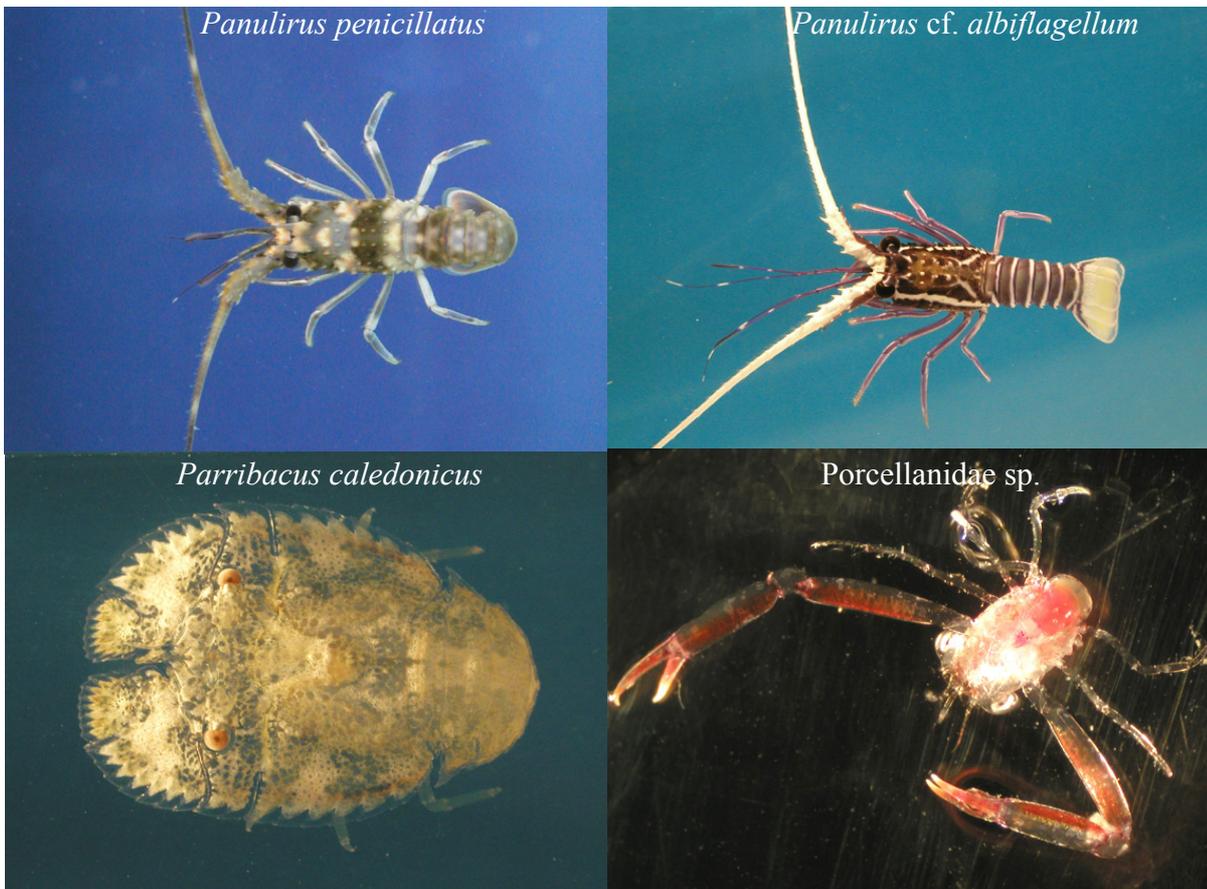


Figure 6-2. Photographies prises en aquarium de langoustes *Panulirus penicillatus* et *P. cf. albiflagellum* trois mois après la colonisation, de la cigale *Parribacus caledonicus* un mois après la colonisation et d'un crabe Porcellanidae 24 h après la colonisation.

3. PERSPECTIVES APPLIQUEES

Les poissons coralliens traversent deux phases de forte mortalité au cours de leur existence. La première est la phase de développement larvaire pélagique au cours de laquelle le taux de mortalité serait proche de 99 % (Doherty, 1983b ; Leis, 1991a). La seconde est l'installation des juvéniles sur les récifs coralliens. Au cours de cette période, le taux de mortalité est environ égal à 90 % (Victor, 1986a ; Wantiez et Thollot, 2000 ; Doherty *et al.*, 2004). Lorsque le juvénile devient adapté à son nouvel environnement (quelques jours à quelques semaines après son installation), le taux de mortalité par prédation diminue très significativement et atteint celui des poissons plus âgés sur le récif (Shulman et Ogden, 1987).

Ces résultats permettent de penser que le prélèvement de larves au moment où elles colonisent le récif aurait un impact mineur sur la ressource par rapport à un prélèvement de juvéniles ayant déjà subi une forte mortalité (Bell *et al.*, 2000). En outre, la collecte d'individus de petite taille, représentant une biomasse minime, doit nécessairement avoir un impact moins important sur la chaîne trophique que la capture du même nombre de poissons installés parvenus à une taille exploitable pour la consommation ou le commerce (Hair et Doherty, 2003). A partir des connaissances acquises depuis une quinzaine d'années sur les larves de poissons coralliens au moment où elles colonisent le récif, il devient possible de proposer une exploitation raisonnée de ces larves en vue :

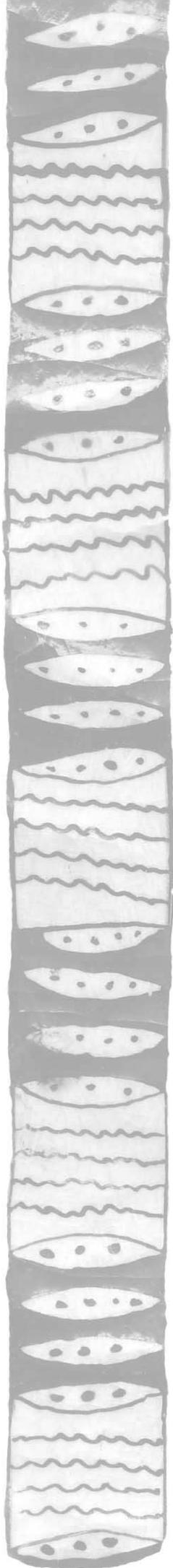
- D'un développement de commerce des poissons d'aquarium.

Les méthodes de capture des poissons vivants destinées au commerce de l'aquariophilie, à l'aide de produits chimiques (cyanure, chlore, insecticides organophosphorés, quinaldine, gas-oil) ou à l'aide de barres à mine ou de filets, endommagent l'habitat corallien (Randall, 1987). Malgré les conséquences néfastes de ces prélèvements tant sur le stock de poissons (prélevés au stade adulte généralement), que sur l'habitat, ce commerce n'en demeure pas moins un domaine en pleine expansion (Ziemann, 2001). Selon Wood (2001) environ 30 millions de poissons coralliens appartenant à près de 1 000 espèces sont collectés chaque année pour des aquariums publics ou privés dans une quarantaine de pays dans le monde. Ce marché représenterait entre 24 et 40 millions de dollars américains. Les méthodes de captures des larves de poissons n'ayant que très peu d'impact sur les stocks et pas d'impact sur l'habitat, elles s'imposent comme une alternative intéressante pour ce type de prélèvements. En outre,

la collecte de larves juste avant leur installation permet de s'affranchir des problèmes logistiques liés à la maîtrise de la reproduction et du maintien des œufs et des jeunes larves en éclosion (Hair et Doherty, 2003).

- De la préservation et de la restauration de récifs à partir du réensemencement.

Dans un contexte de raréfaction des stocks de poissons coralliens, le relâché de juvéniles de poissons coralliens pourrait être une solution envisageable (Ziemann, 2001). En effet, la phase d'installation au cours de laquelle les larves sont particulièrement vulnérables peut être contournée par la capture de ces larves et leur élevage dans des conditions optimales de croissance, à l'abri de prédateurs. Cette perspective est en ce moment à l'étude à l'École Pratique des Hautes Études. Les techniques de maintien, d'élevage et de réintroduction des juvéniles doivent être précisées et optimisées de sorte que les taux de mortalité survenant au cours de ces différentes étapes soient significativement plus faibles que ceux observés dans le milieu naturel.



Références bibliographiques



Le format des 320 références bibliographiques suit les instructions aux auteurs de la revue « Marine Biology » (Springer).

- Allredge AL, King JM (1977) Distribution, abundance, and substrate preferences of demersal reef zooplankton at Lizard Island Lagoon, Great Barrier Reef. *Mar Biol* 41: 317-333
- Alory G, Delcroix T (1999) Climatic variability in the vicinity of Wallis, Futuna, and Samoa Islands (13°-15° S, 180°-170° W). *Oceanol Acta* 22: 249-263
- Anderson MJ (2001) Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Can J Fish Aquat Sci* 58: 626-639
- Anderson MJ (2003) DISTLM forward: a FORTRAN computer program to calculate a distance-based multivariate analysis for a linear model using forward selection. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand
- Anderson MJ, Legendre P (1999) An empirical comparison of permutation methods for tests of partial regression coefficients in a linear model. *J Stat Comput Sim* 62: 271-303
- Anderson MJ, Millar RB (2004) Spatial variation and effects of habitat on temperate reef fish assemblages in northeastern New Zealand. *J Exp Mar Biol Ecol* 305: 191-221
- Appeldoorn RS, Recksiek CW, Hill RL, Pagan FE, Dennis GD (1997) Marine protected areas and reef fish movements: the role of habitat in controlling ontogenetic migration. *Proceedings of the Eighth International Coral Reef Symposium, Panama*, pp 1917-1922
- Armsworth PR (2000) Modelling the swimming response of late stage larval reef fish to different stimuli. *Mar Ecol Prog Ser* 195: 231-247
- Bakun A (1986) Local retention of planktonic early life stages in tropical reef/bank demersal systems: The role of vertically-structured hydrodynamic processes. *Workshop on Recruitment in Tropical Coastal Demersal Communities, UNESCO, Paris*, pp 15-32
- Barlow GW (1975) On the sociobiology of some hermaphroditic serranid fishes. *Mar Biol* 33: 295-300
- Barlow GW (1981) Patterns of parental investment, dispersal and size among the coral reef fishes. *Environ Biol Fishes* 6: 65-85
- Bell JD, Doherty PJ, Hair CA (2000) Capture et élevage du poisson de récif corallien au stade post-larvaire: des débouchés pour les nouvelles entreprises artisanales. *Bull CPS* 6

- Bellwood DR, Fisher R (2001) Relative swimming speeds in reef fish larvae. *Mar Ecol Progr Ser* 211: 299-303
- Bellwood DR, Hughes TP (2001) Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science* 292: 1532-1534
- Benoit HP, Pepin P, Brown JA (2000) Patterns of metamorphic age and length in marine fishes, from individuals to taxa. *Can J Fish Aquat Sci* 57: 856-869
- Bergenius MAJ, McCormick MI, Meekan MG, Robertson DR (2005) Environmental influences on larval duration, growth and magnitude of settlement of a coral reef fish. *Mar Biol* 147: 291-300
- Birkeland C (1996) Implications for resource management. In: Birkeland C (ed) *Life and death of coral reefs*. Chapman and Hall, London, pp 411-437
- Black KP (1988) The relationship of reef hydrodynamics to variations in numbers of planktonic larvae on and around coral reefs. *Proceeding of the Sixth International Coral Reef Symposium, Townsville*, pp 125-130
- Blaxter JHS (1992) The effect of temperature on larval fishes. *Neth J Zool* 42: 336-357
- Boehlert GW, Watson W, Sun LC (1992) Horizontal and vertical distribution of larval fishes around an isolated oceanic island in the tropical Pacific. *Deep-Sea Res* 39: 439-466
- Booth DJ, Kingsford MJ, Doherty PJ, Beretta GA (2000) Recruitment of damselfishes in One Tree island lagoon: persistent interannual spatial patterns. *Mar Ecol Progr Ser* 202: 219-230
- Booth JD (1992) Larval settlement patterns and preferences by domino damselfish *Dascyllus albisella*. *J Exp Mar Biol Ecol* 155: 85-104
- Bourret P, Binet D, Hoffschir C, Rivaton J, Velayoundon H (1979) Evaluation de "l'effet d'île" d'un atoll : plancton et micronecton au large de Mururoa (Tuamotus). ORSTOM, Nouméa
- Bradbury IR, Snelgrove PVR, Pepin P (2003) Passive and active behavioural contributions to patchiness and spatial pattern during the early life history of marine fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 257: 233-245
- Brock RE, Lewis C, Wass RC (1979) Stability and structure of a fish community on a coral patch reef in Hawaii. *Mar Biol* 54: 281-292
- Brogan MW (1994) Distribution and retention of larval fishes near reefs in the Gulf of California. *Mar Ecol Progr Ser* 115: 1-13

- Brothers EB, Williams DM, Sale PF (1983) Length of larval life in twelve families of fishes at "One Tree Lagoon", Great Barrier Reef, Australia. *Mar Biol* 76: 319-324
- Bryan PG, Madraisau BB (1977) Larval rearing and development of *Siganus lineatus* (Pisces : Siganidae) from hatching through metamorphosis. *Aquaculture* 10: 243-252
- Campana SE, Neilson JD (1985) Microstructure of fish otoliths. *Can J Fish Aquat Sci* 42: 1014-1032
- Carr MH (1994) Effects of macroalgal dynamics on recruitment of a temperate reef fish. *Ecology* 75: 1320-1333
- Carton JA, Chepurin G, Cao A, Giese B (2000) A simple ocean data assimilation analysis of the global upper ocean 1950-95, Part I: Methodology. *J Phys Oceanogr* 30: 294-309
- Caselle JE (1999) Early post-settlement mortality in a coral reef fish and its effect on local population size. *Ecol Monogr* 69: 177-194
- Caselle JE, Warner RR (1996) Variability in recruitment of coral reef fishes: the importance of habitat at two spatial scales. *Ecology* 77: 2488-2504
- Cha SS, McGowan MF, Richards WJ (1994) Vertical distribution of fish larvae off the Florida Keys, 26 May-5 June 1989. *Bull Mar Sci* 54: 828-842
- Chabanet P, Moyne-Picard M, Pothin K (2005) Cyclones as mass-settlement vehicles for groupers. *Coral Reefs* 24: 138
- Chambers RC, Leggett WC (1987) Size and age at metamorphosis in marine fishes: an analysis of laboratory-reared winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. *Can J Fish Aquat Sci* 44: 1936-1947
- Chancerelle Y (2002) Réseau de surveillance des peuplements de coraux Scléactiniaires à Wallis, Futuna et Alofi : Campagne de prospection 2002. Rapport de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes et du Centre de Recherche Insulaires et Observatoire de l'Environnement, Moorea
- Chauvet C, Lemouellic S, Juncker M (2005) Première étude du peuplement de Trocas (*Trochus niloticus*, Linnae, 1767) des zones coralliennes de l'île de Wallis. Rapport de Mission juil. 2004. Service de l'Environnement de Wallis et Futuna, LERVEM Université de la Nouvelle-Calédonie
- Choat JH, Ayling AM, Schiel DR (1988) Temporal and spatial variation in an island fish fauna. *J Exp Mar Biol Ecol* 121: 31-42

- Choat JH, Doherty PJ, Kerrigan BA, Leis JM (1993) A comparison of towed nets, purse seine, and light-aggregation devices for sampling larvae and pelagic juveniles of coral reef fishes. *Fish Bull* 91: 195-209
- Choat JH, Robertson DR (1975) Protogynous hermaphroditism in fishes of the family Scaridae. In: Choat JH, Robertson DR, Reinboth R (eds) *Intersexuality in the Animal Kingdom*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp 263-283
- Colin PL, Clavijo IE (1988) Spawning activities of fishes producing pelagic eggs on a shelf edge coral reef, Southeastern Puerto Rico. *Bull Mar Sci* 43: 249-279
- Connell JH (1985) The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J Exp Mar Biol Ecol* 93: 11-45
- Connell SD (1996) Variations in mortality of a coral-reef fish: links with predator abundance. *Mar Biol* 126: 347-352
- Cowen RK (1985) Large scale pattern of recruitment by the labrid, *Semicossyphus pulcher*: Causes and implications. *J Mar Res* 43: 719-742
- Cowen RK (1991) Variation in the planktonic larval duration of the temperate wrasse *Semicossyphus pulcher*. *Mar Ecol Prog Ser* 69: 9-15
- Cowen RK (2002) Larval dispersion and retention and consequences for population connectivity. In: Sale PF (ed) *Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, Paris, pp 149-170
- Cowen RK, Castro LR (1994) Relation of coral reef fish larval distributions to island scale circulation around Barbados, West Indies. *Bull Mar Sci* 54: 228-244
- Cowen RK, Lwiza KMM, Sponaugle S, Limouzy-Paris CB, Olson DB (2000) Connectivity of marine populations: open or closed? *Science* 287: 857-859
- Cowen RK, Sponaugle S (1997) Relationships between early life history traits and recruitment among coral reef fishes. In: Chambers RC, Trippel E (eds) *Early life history and recruitment in fish populations*. Chapman & Hall, New York, pp 261-293
- Coyne T, Badcock J, Taylor R (1984) The effect of urbanisation and western diet on the health of Pacific island populations. Secrétariat du Pacifique Sud (SPC), Nouméa
- Cummings WC (1968) Reproduction habits of the sergeant major, *Abudefduf saxatilis*, (Pisces, Pomacentridae) with comparative notes on four damselfishes in the Bahamas Islands. PhD thesis, Miami
- Cushing DH (1971) The dependence of recruitment on parent stock in different groups of fishes. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 33: 340-362

- Dalzell P, Adams TJH, Polunin NVC (1996) Coastal Fisheries in the Pacific Islands. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 34: 395-531
- Danilowicz BS (1997) A potential mechanism for episodic recruitment of a coral reef fish. *Ecology* 78: 1415-1423
- Delcroix T, Henin C (1989) Mechanisms of subsurface thermal structure and sea surface thermohaline variabilities in the southwestern tropical Pacific during 1975-1985. *J Mar Res* 47: 777-812
- Denny MW, Shibata MF (1989) Consequences of surf-zone turbulence for settlement and external fertilization. *Am Nat* 134: 859-889
- Doherty PJ (1980) Biological and physical constraints on the population of two sympatric territorial damselfishes on the southern Great Barrier Reef. Ph.D., Sydney
- Doherty PJ (1981) Coral reef fishes: Recruitment-limited assemblages? Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, Manila, pp 465- 470
- Doherty PJ (1983a) Tropical territorial damselfishes: is density limited by aggression or recruitment? *Ecology* 64: 176-190
- Doherty PJ (1983b) Recruitment surveys of coral reef fishes as tools for science and management. Proceedings: Inaugural Great Barrier Reef Conference, Townsville, pp 191-196
- Doherty PJ (1987) The replenishment of populations of coral reef fishes, recruitment surveys, and the problems of variability manifest on multiple scales. *Bull Mar Sci* 41: 411-422
- Doherty PJ (1991) Spatial and temporal patterns in recruitment. In: Sale PF (ed) *The Ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, Sydney, pp 261-293
- Doherty PJ (2002) Variable replenishment and the dynamics of reef fish populations. In: Sale PF (ed) *Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, Paris, pp 327-355
- Doherty PJ, Dufour V, Galzin R, Hixon MA, Meekan MG, Planes S (2004) High mortality during settlement is a population bottleneck for a tropical surgeonfish. *Ecology* 85: 2422-2428
- Doherty PJ, Fowler T (1994) An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. *Science* 263: 935-939
- Doherty PJ, Kingsford MJ, Booth DJ, Carleton JH (1996) Habitat selection before settlement by *Pomacentrus coelestus*. *Mar Freshwater Res* 47: 391-399

- Doherty PJ, Mather P, Planes S (1994) *Acanthochromis polyacanthus*, a fish lacking larval dispersal, has genetically differentiated populations at local and regional scales on the Great Barrier Reef. *Mar Biol* 121: 11-21
- Doherty PJ, McIlwain JL (1996) Monitoring larval fluxes through the surf zones of Australian coral reefs. *Mar Freshwater Res* 47: 383-390
- Doherty PJ, Planes S, Mather P (1995) Gene flow and larval duration in seven species of fish from the Great Barrier Reef. *Ecology* 76: 2373-2391
- Doherty PJ, Williams DM (1988) The replenishment of coral reef fish populations. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 26: 487-551
- Doherty PJ, Williams DM, Sale PF (1985) The adaptive significance of dispersal in coral reef fishes. *Env Bio Fish* 12: 81-91
- Draper NR, Smith H (1981) *Applied regression analysis*, 2nd edn. Wiley & Sons, New York
- Dufour V (1991) Variation d'abondance des larves de poissons en milieu récifal : effet de la lumière sur la colonisation larvaire. *C R Acad Sci* 313: 187-194
- Dufour V (1992a) Colonisation des récifs coralliens par les larves de poissons. Thèse de doctorat, Paris VI
- Dufour V (1992b) Variations taxonomiques et nyctémérales du recrutement des larves de poissons en milieu corallien. *Journal de Recherche Oceanographique* 17: 90-96
- Dufour V (1994) Colonization of fish larvae in lagoons of Rangiroa (Tuamotu archipelago) and Moorea (Society archipelago). *Atoll Res Bull* 416: 16-12
- Dufour V, Galzin R (1992) Le recrutement des poissons récifaux sur l'île de Moorea, Polynésie française. Impact sur la dynamique des populations et conséquences sur la gestion des stocks. *Proceeding of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam*, pp 637
- Dufour V, Galzin R (1993) Colonization patterns of reef fish larvae to the lagoon at Moorea Island, French Polynesia. *Mar Ecol Prog Ser* 102: 143-152
- Dufour V, Riclet E, Lo-Yat A (1996) Colonization of reef fishes at Moorea Island, French Polynesia: temporal and spatial variation of the larval flux. *Mar Freshwater Res* 47: 413-422
- Durville P (2002) Colonisation ichtyologique des platiers de La Réunion et biologie des post-larves de poissons coralliens. Thèse de doctorat, Saint-Denis, Ile de la Réunion
- Durville P, Bosc P, Galzin R, Conand C (2002) Colonization of a fringing reef of Reunion Island by coral fish larvae. *Oceanol Acta* 25: 23-30

- Eckert GJ (1985) Settlement of coral reef fishes to different natural substrata and at different depths. Proceeding of the Fifth International Coral Reef Symposium, Tahiti, pp 385-390
- Economou AN (1991) Is dispersal of fish eggs, embryos and larvae an insurance against density dependence? *Environ Biol Fishes* 31: 313-321
- Fishelson L (1977) Spawning and larval development of the blennioid fish, *Meiacanthus nigrolineatus*, from the Red Sea. *Copeia* 76: 798-800
- Fisher R, Bellwood DR (2002) The influence of swimming speed on sustained swimming performance of late-stage reef fish larvae. *Mar Biol* 140: 801-807
- Fisher R, Bellwood DR, Job SR (2000) Development of swimming abilities in reef fish larvae. *Mar Ecol Prog Ser* 202: 163-173
- Forrester GE (1990) Factors influencing the juvenile demography of a coral reef fish. *Ecology* 71: 1666-1681
- Fowler AJ, Doherty PJ, Williams DM (1992) Multi-scale analysis of recruitment of a coral reef fish on the Great Barrier Reef. *Mar Ecol Progr Ser* 82: 131-141
- Franco-Gordo C, Godínez-Domínguez E, Suárez-Morales E (2002) Larval fish assemblages in waters off the central Pacific coast of Mexico. *J Plankton Res* 24: 775-784
- Fuiman LA (2002) Special considerations of fish eggs and larvae. In: Hart PJB (ed) *Fishery Science: The unique contribution of early life stages*. Blackwell Publishing, Cornwall, pp 1-32
- Fuiman LA, Webb PW (1988) Ontogeny of routine swimming activity and performance in zebra danios (Teleostei: Cyprinidae). *Anim Behav* 36: 250-261
- Fukuhara O (1986) Morphological and functional development of Japanese flounder in early life stages. *Jpn Soc Sci Fish* 52: 81-91
- Galzin R (1987) Structure of fish communities of French Polynesia coral reefs. II. Temporal scales. *Mar Ecol Prog Ser* 41: 137-145
- Galzin R, Brenier A, Ferraris J (2004) Temporal variability in the Functional structure of three reef fish assemblages from Moorea, French Polynesia. *Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium (Abstracts)*, Okinawa, pp 83
- Giese AC, Pearse JS (1974) Introduction: general principles. In: Giese AC, Pearse JS (eds) *Reproduction in marine invertebrates*. Academic Press, New York, pp 1-49

- Gladfelter WB, Ogden JC, Gladfelter EH (1980) Similarity and diversity among coral reef fish communities: a comparison between tropical western Atlantic (Virgin Islands) and tropical central Pacific (Marshall Islands) patch reefs. *Ecology* 61: 1156-1168
- Gleizal C (1986) *Encyclopédie de la Polynésie, Tome 3, Le monde sous marin*. Tahiti
- Gray CA (1993) Horizontal and vertical trends in the distributions of larval fishes in coastal waters off central New South Wales, Australia. *Mar Biol* 116: 649-666
- Gray CA (1998) Diel changes in the vertical distributions of larval fishes in unstratified coastal waters of southeastern Australia. *J Plankton Res* 20: 1539-1552
- Green BS, Fisher R (2004) Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae. *J Exp Mar Biol Ecol* 299: 115-132
- Hair CA, Doherty PJ (2003) Progress report on the capture and culture of presettlement fish from Solomon Islands. *SPC Live Reef Fish Inf Bull* 11: 13-18
- Hair CA, Doherty PJ, Bell JD, Lam M (2000) Capture and culture of presettlement coral reef fishes in Solomon Islands. *Proceedings of the Ninth International Coral Reef Symposium, Bali*, pp 819-827
- Hamner WM, Jones MS, Carleton JH, Hauri IR, Williams DM (1988) Zooplankton, planktivorous fish, and water currents on a windward reef face: Great Barrier Reef, Australia. *Bull Mar Sci* 42: 459-479
- Hebert P (2001) Variabilité temporelle de la colonisation des espèces de poissons récifolagones par-dessus le récif barrière d'Uvéea (Wallis et Futuna) au cours d'un cycle lunaire. *Diplôme d'Etude Approfondies, Paris*
- Hixon MA (1991) Predation as a process structuring coral reef communities. In: Sale PF (ed) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, Sydney, pp 475-500
- Hixon MA (1998) Population dynamics of coral-reef fishes: Controversial concepts and hypotheses. *Aust J Ecol* 23: 192-201
- Hobson ES (1973) Diel feeding migrations in tropical reef fishes. *Helgol Wiss Meeresunters* 24: 361-370
- Hobson ES (1975) Feeding patterns among tropical reef fishes. *Am Sci* 63: 382-392
- Hoey AS, McCormick MI (2004a) Selective predation for low body condition at the larval-juvenile transition of a coral reef fish. *Oecologia* 139: 23-29
- Hoey AS, McCormick MI (2004b) Larval growth history determines juvenile growth and survival in a tropical marine fish. *Oikos* 106: 225-242

- Hourigan TF, Reese ES (1987) Mid-ocean isolation and the evolution of Hawaiiin reef fishes. *Trends Ecol Evol* 2: 187-191
- Hutchinson S, Hawkins LE (2004) The relationship between temperature and the size and age of larvae and peri-metamorphic stages of *Pleuronectes flesus*. *J Fish Biol* 65: 448-459
- Jenkins GP, May HMA (1994) Variation in settlement and larval duration of King George whiting, *Sillaginodes punctata* (Silliganidae), in Swan bay, Victoria, Australia. *Bull Mar Sci* 54: 281-296
- Johannes RE (1978) Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Environ Biol Fishes* 3: 65-84
- Jones GP, Milicich MJ, Emslie MJ, Lunow C (1999) Self-recruitment in a coral reef population. *Nature* 402: 802-804
- Jongman RHG, ter Braak CJF, van Tongeren OFR (1987) Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen
- Juncker M (2004). *Peuples de la mer, Wallis et Futuna. Culture et tradition*, Wallis
- Juncker M, Wantiez L, Lecchini D, Galzin R (2005) Effets de l'habitat sur le comportement et la mortalité des juvéniles de *Chromis viridis* (Pomacentridae). *Cybium* 29: 3-12
- Keefe M, Able KW (1993) Patterns of metamorphosis in summer flounder, *Paralichthys dentatus*. *J Fish Biol* 42: 713-728
- Keenleyside MHA (1972) The behavior of *Abudefduf zonatus* (Pisces: Pomacentridae) at Heron Island, Great Barrier Reef. *Anim Behav* 20: 763-775
- Keough MJ, Jenkins GP (1995) Seagrass meadows and their inhabitants. In: Underwood AJ, Chapman MG (eds) *Coastal marine ecology of temperate Australia*. University of NSW Press, Sydney, pp 221-239
- Kerrigan BA (1996) Temporal patterns in size and condition at settlement in two tropical reef fishes (Pomacentridae: *Pomacentrus amboinensis* and *P. nagasakiensis*). *Mar Ecol Progr Ser* 135: 27-41
- Kingsford MJ (2001) Diel patterns of abundance of presettlement reef fishes and pelagic larvae on a coral reef. *Mar Biol* 138: 853-867
- Kingsford MJ, Choat JH (1989) Horizontal distribution patterns of presettlement fish: are they influenced by the proximity of reefs? *Mar Biol* 101: 285-297
- Kingsford MJ, Finn M (1997) The influence of phase of the moon and physical processes on the input of presettlement fishes to coral reefs. *J Fish Biol* 51A: 176-205

- Kingsford MJ, Leis JM, Shanks AL, Lindeman KC, Morgan SG, Pineda J (2002) Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bull Mar Sci* 70: 309-340
- Kokita T, Omori M (1999) Long distance dispersal of larvae and juvenile rockfish, *Stebastes thompsoni*, with drifting seaweed in the Tohoku area, NorthWest Pacific, estimated by analysis of otolith microstructure. *Bull Mar Sci* 65: 105-118
- Kramer DL, Rangeley RW, Chapman LJ (1997) Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decisions. In: Godin J-GJ (ed) *Behavioural Ecology of Teleost Fishes*. Oxford University Press, Oxford, pp 33-80
- Krzanowski W (1987) Cross validation choice in principal components analysis. *Biometrics* 43: 575-584
- Kulbicki M (1997) Bilan de 10 ans de recherche (1985-1995) par l'ORSTOM sur la diversité, la densité, la biomasse et la structure trophique des communautés des poissons lagunaires et récifaux en Nouvelle-Calédonie. *Cybiurn* 21: 47-79
- Lacson JM (1992) Minimal genetic variation among samples of six species of coral reef fishes collected at La Parguera, Puerto Rico and Discovery Bay, Jamaica. *Mar Biol* 112: 327-331
- Lebart L, Piron M, Morineau A (2000) *Statistique exploratoire multidimensionnelle* (Troisième ed.). Dunod, Paris
- Lecchini D (2003) Identification des stratégies d'utilisation de l'habitat entre les phases de colonisation et de recrutement chez les poissons coralliens dans le lagon de Moorea (Polynésie Française) : Approche par l'écologie comportementale. Thèse de doctorat, Paris VI
- Lecchini D, Dufour V, Carleton JH, Strand S, Galzin R (2004) Estimating the patch size of larval fishes during colonization on coral reefs. *J Fish Biol*: 1142-1146
- Lecchini D, Shima JS, Banaigs B, Galzin R (2005) Larval sensory abilities and mechanisms of habitat selection of a coral reef fish during settlement. *Oecologia* 143: 326-334
- Lefèvre A (1991) Dynamique de l'installation des juvéniles de poissons sur les récifs coralliens (Moorea, Polynésie française). Thèse de doctorat, Paris VI
- Legendre L, Legendre P (1984) *Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques*, 2nd French edn. Masson et les Presses de l'Université du Québec, Paris
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical ecology, Developpments in environmental modelling*, 2nd English edn. Elsevier Science, Amsterdam

- Leis JM (1991a) The pelagic stage of reef fishes: the larval biology of coral reef fishes. In: Sale PF (ed) The Ecology of fishes on coral reefs. Academic Press, Sydney, pp 183-230
- Leis JM (1991b) Vertical distribution of fish larvae in the Great Barrier Reef lagoon, Australia. *Mar Biol*: 157-166
- Leis JM (1993) Larval fish assemblages near Indo-Pacific coral reefs. *Bull Mar Sci* 53: 362-392
- Leis JM, Carson-Ewart BM (1997) In situ swimming speeds of the late pelagic larvae of some Indo-Pacific coral-reef fishes. *Mar Ecol Progr Ser* 159: 165-174
- Leis JM, Carson-Ewart BM (1998) Complex behavior by coral-reef fish larvae in open-water and near-reef pelagic environments. *Env Bio Fish* 53: 259-266
- Leis JM, Carson-Ewart BM (1999) In situ swimming and settlement behaviour of larvae of an Indo-Pacific coral-reef fish, the coral trout *Plectropomus leopardus* (Pisces: Serranidae). *Mar Biol* 134: 51-64
- Leis JM, Carson-Ewart BM (2000a) The larvae of Indo-Pacific coastal fishes: an identification guide to marine fish larvae. *Fauna Malesiana handbooks* 2, Brill, Leiden
- Leis JM, Carson-Ewart BM (2000b) Behaviour of pelagic larvae of four coral-reef fish species in the ocean and an atoll lagoon. *Coral Reefs* 19: 247-257
- Leis JM, Carson-Ewart BM (2001) Behavioural differences in pelagic larvae of four species of coral-reef fishes between two environments: ocean and atoll lagoon. *Coral Reefs* 19: 247-257
- Leis JM, Carson-Ewart BM (2003) Orientation of pelagic larvae of coral-reef fishes in the ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 252: 239-253
- Leis JM, Goldman B (1984) A preliminary distributional study of fish larvae near a ribbon coral reef in the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 2: 197-203
- Leis JM, McCormick MI (2002) The biology, behavior, and ecology of the pelagic, larval stage of coral reef fishes. In: Sale PF (ed) *Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, Paris, pp 171-199
- Leis JM, Miller JM (1976) Offshore distributional patterns of Hawaiian fish larvae. *Mar Biol* 36: 359-367
- Leis JM, Sweatman HPA, Reader SE (1996) What the pelagic stages of coral reef fishes are doing out in the blue water: daytime field observations of larval behavioral capabilities. *Mar Freshwater Res* 47: 401-411

- LERVEM (2000a) Expertise biologique du lagon d'Uvea (Wallis et Futuna). Rapport final 2
Le benthos des fonds meubles lagunaires et le plancton. Service de l'Environnement
de Wallis et Futuna, LERVEM Université de la Nouvelle-Calédonie
- LERVEM (2000b) Expertise biologique du lagon d'Uvea (Wallis et Futuna). Rapport final 1 :
Les récifs coralliens. Service de l'Environnement de Wallis et Futuna, LERVEM
Université de la Nouvelle-Calédonie
- LERVEM (2001) Etude de la structure et du fonctionnement du lagon d'Uvea (Wallis et
Futuna). Les poissons du complexe récifo-lagonaire. Service de l'Environnement de
Wallis et Futuna, LERVEM-Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouméa
- Letourneur Y, Chabanet P, Vigliola L, Harmelin-Vivien M (1998) Mass settlement and post-
settlement mortality of *Epinephelus merra* (Pisces: Serranidae) on Réunion coral
reefs. J Mar Biol Ass U K 78: 307-319
- Levin PS (1991) Effects of microhabitat on recruitment variation in a Gulf of Maine reef fish.
Mar Ecol Prog Ser 75: 183-189
- Lobel PS (1975) Comparative ecology and reproductive biology of the Hawaiian pygmy
angelfishes (Centropyge: Pomacantidae). Undergraduate Honors Thesis. Department
of Zoology, Honolulu
- Lobel PS (1978) Diel, lunar, and seasonal periodicity in the reproductive behavior of the
Pomacanthidae fish, *Centropyge potteri*, and some other reef fishes in Hawaii. Pac Sci
32: 193-207
- Lobel PS (1989) Ocean current variability and the spawning season of Hawaiian reef fishes.
Env Bio Fish 2: 161-171
- Lobel PS, Robinson AR (1986) Transport and entrapment of fish larvae by ocean mesoscale
eddies and currents in Hawaiian waters. Deep-Sea Res 33: 483-500
- Lobel PS, Robinson AR (1988) Larval fishes and zooplankton in a cyclonic eddy in Hawaiian
waters. J Plankt Res 10: 1209-1223
- Lo-Yat A (2002) Variabilité temporelle de la colonisation par les larves de poissons de l'atoll
de Rangiroa (Tuamotu, Polynésie Française) et utilisation de l'outil "otolithe" de ces
larves. Thèse de doctorat, Papeete
- Lozano S, Zapata FA (2003) Short-term temporal patterns of early recruitment of coral reef
fishes in the tropical eastern Pacific 142: 399 - 409
- Luckhurst BE, Luckhurst K (1977) Recruitment patterns of coral reef fishes on the fringing
reef of Curaçao, Netherlands Antilles. Can J Zool: 681-689

- Manly BFH (1997) Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Chapman & Hall, London
- Manté C, Claudet J, Rezbani-Zahaf C (2003) Fairly processing rare and common species in multivariate analysis of ecological series. *Acta Biotheor* 51: 277-294
- Manté C, Durbec JP, Dauvin JC (1995) Statistical method for selecting representative species in multivariate analysis of long-term changes in marine communities. Applications to a macrobenthic community from the Bay of Morlaix. *Mar Ecol Prog Ser* 120: 243-250
- Marliave JB (1986) Lack of planktonic dispersal of rocky intertidal fish larvae. *Trans Am Fish Soc* 115: 149-154
- Masterson CF, Danilowicz BS, Sale PF (1997) Yearly and inter-island variation in the recruitment dynamics of the bluehead wrasse (*Thalassoma bifasciatum*, Bloch). *J Exp Mar Biol Ecol* 214: 149-166
- McCormick MI (1994) Variability in age and size at settlement of the tropical goatfish *Upeneus tragula* (Mullidae) in the northern Great Barrier Reef lagoon. *Mar Ecol Prog Ser* 103: 1-15
- McCormick MI (1998a) Condition and growth of reef fish at settlement: Is it important? *Aust J Ecol* 23: 258-264
- McCormick MI (1998b) Behaviorally induced maternal stress in a fish influences progeny quality by a hormonal mechanism. *Ecology* 79: 1873-1883
- McCormick MI (1999a) Experimental test of the effect of maternal hormones on larval quality of a coral reef fish. *Oecologia* 118: 412-422
- McCormick MI (1999b) Delayed metamorphosis of a tropical reef fish (*Acanthurus triostegus*): a field experiment. *Mar Ecol Progr Ser* 176: 25-38
- McCormick MI, Hoey AS (2004) Selective predation for low body condition at the larval-juvenile transition of a coral reef fish. *Oecologia* 139: 23-29
- McCormick MI, Kerrigan BA (1996) Predation and its influence on the condition of a newly settled tropical demersal fish. *Mar Freshwater Res* 47: 551-562
- McCormick MI, Makey L, Dufour V (2002) Comparative study of metamorphosis in tropical reef fishes. *Mar Biol* 141: 841-853
- McCormick MI, Milicich MJ (1993) Late pelagic-stage goatfishes: distribution patterns and inferences on schooling behaviour. *J Exp Mar Biol Ecol* 174: 15-42
- McCormick MI, Molony BW (1992) Effects of feeding history on the growth characteristics of a reef fish at settlement. *Mar Biol* 114: 165-173

- McCormick MI, Molony BW (1995) Influence of water temperature during the larval stage on size, age and body condition of a tropical reef fishes at settlement. *Mar Ecol Progr Ser* 118: 59-68
- McCormick MI, Nechaev IV (2002) Influence of cortisol on developmental rhythms during embryogenesis in a tropical damselfish. *J Exp Zool* 293: 456-466
- McFarland WN, Ogden JC (1985) Recruitment of young coral reef fishes from the plankton. NOAA Symposium Series on Undersea Research, Rockville, pp 37-51
- McIlwain JL (1997) Hydrodynamic flows and the flux of larval fishes across the crest of Ningaloo reef, Western Australia. *Proceeding of the Eighth International Coral Reef Symposium, Panama*, pp 1133-1138
- McIlwain JL (2003) Fine-scale temporal and spatial patterns of larval supply to a fringing reef in Western Australia. *Mar Ecol Progr Ser* 252: 207-222
- Meekan MG, Dodson JJ, Good SP, Ryan DAJ (1998) Otolith- and fish-size relationships, measurement error and size-selective mortality during the early life of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Can J Fish Aquat Sci* 55: 1663-1673
- Meekan MG, Doherty PJ, White L (2000) Recapture experiments show the low sampling efficiency of light traps. *Bull Mar Sci* 67: 875-885
- Meekan MG, Fortier L (1996) Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* of the Scotian Shelf. *Mar Ecol Progr Ser* 137: 25-37
- Meekan MG, Milicich MJ, Doherty PJ (1993) Larval production drives temporal patterns of larval supply and recruitment of a coral reef damselfish. *Mar Ecol Progr Ser* 93: 217-225
- Mellin C (2005) Sélection des habitats essentiels à l'installation et dynamiques post-installation : Cas des communautés de poissons du lagon de Nouvelle-Calédonie. *Projet de thèse, Nouméa*
- Milicich MJ (1988) The distribution and abundance of presettlement fish in the nearshore waters of Lizard Island. *Proceeding of the Sixth International Coral Reef Symposium, Townsville*, pp 785-790
- Milicich MJ (1994) Dynamic coupling of reef fish replenishment and oceanographic processes. *Mar Ecol Progr Ser* 110: 135-144
- Milicich MJ, Doherty PJ (1994) Larval supply of coral reef fish populations: magnitude and synchrony of replenishment to Lizard Island, Great Barrier Reef. *Mar Ecol Progr Ser* 110: 121-134

- Milicich MJ, Meekan MG, Doherty PJ (1992) Larval supply: a good predictor of recruitment of three species of reef fish (Pomacentridae). *Mar Ecol Progr Ser* 86: 153-166
- Mitton JB, Lewis WM (1989) Relationships between genetic variability and life-history features of bony fishes. *Evolution* 43: 1712-1723
- Munro JL, Williams DM (1985) Assessment and management of coral reef fisheries: biological, environmental and socio-economic aspects: Seminar topic. Proceedings of the Fifth International Coral Reef Symposium, Tahiti, pp 554-578
- Nelson JS (1994) *Fishes of the World*, 3rd edn. Wiley & Sons, New York
- Ochi H (1985) Temporal patterns of breeding and larval settlement in a temperate population of the tropical anemone fish *Amphiprion clarkii*. *Japan J Ichtyol* 32: 248-257
- Osse JWM, van den Boogaart JGM (1995) Fish larvae, development, allometric growth, and the aquatic environment. *ICES Marine Science Symposia*, pp 21-34
- Pauly D, Navaluna NA (1983) Monsoon-induced seasonality in the recruitment of Philippine fishes. Proceedings of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources, San Jose, pp 823-833
- Payri CE, Pichon M, Benzoni F, N'Yeurt ADR (2002) Contribution à l'étude de la biodiversité dans les récifs coralliens de Wallis. Scléactiniaires et macrophytes. Service de l'Environnement de Wallis et Futuna-UPF-EPHE
- Philibotte J (2002) Pelagic larval duration of the Caribbean Wrasse, *Thalassoma bifasciatum*. *Bio Bull* 203: 245-246
- Pingree RD, Maddock L (1980) The effects of bottom friction and earth's rotation on an island's wake. *J Mar Biol Assoc U K* 60: 499-508
- Pitcher CR (1988) Validation of a technique for reconstructing daily patterns in the recruitment of coral reef damselfish. *Coral Reefs* 7: 105-111
- Planes S (1993) Genetic differentiation in relation to restricted larval dispersal of the convict surgeonfish *Acanthurus triostegus*, in French Polynesia. *Mar Ecol Prog Ser* 98: 237-246
- Planes S, Galzin R, Bonhomme F (1996) A genetic metapopulation model for reef fishes in oceanic islands: the case of the surgeonfish, *Acanthurus triostegus*. *J Evol Biol* 9: 103-117
- Popper D, Fishelson L (1973) Ecology and behavior of *Anthias squamipinnis* (Peters, 1855) (Anthiidae, Teleostei) in the coral habitat of Eilat (Red Sea). *Z Exp Zool* 184: 409-424
- Priestly MB (1981) *Spectral analysis and time series*. Academic Press, London

- Quinn GP, Keough MJ (2002) Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge
- Radtke RL, Kinzie RA, Folsom SD (1988) Age at recruitment of Hawaiian freshwater gobies. *Environ Biol Fishes* 23: 205-213
- Radtke RL, Kinzie RA, Shafer DJ (2001) Temporal and spatial variation in length of larval life and size at settlement of the Hawaiian omphidromous goby *Lentipes concolor*. *J Fish Biol* 59: 928-938
- Ramage CS (1970) Meteorology of the South Pacific Tropical and middle latitudes. *Sci Explor of the South Pacific Hawaii*: 16-29
- Rancher J, Rougerie F, Thouard M, Wauthy B, Kartavtseff A (1993) HYDROPOL : Situations océaniques du Pacifique central sud : Campagnes HYDROPOL 2 à HYDROPOL 8 du B.O.C.B. "Marara" (d'Avril 1986 à Octobre 1989). SMSR/CEA, Montlhéry
- Randall JE (1961) Observation of the spawning of surgeonfishes (Acanthuridae) in the Society Islands. *Copeia*: 237-238
- Randall JE (1987) Collecting reef fishes for aquaria. In: Salvat B (ed) Human impacts on coral reefs: facts and recommendations. Antenne Muséum-E.P.H.E., French Polynesia, pp 29-39
- Randall JE, Randall H (1963) The spawning and early development of the Atlantic parrotfish, *Sparisoma rubripinne*, with notes on other scarid and labrid fishes. *Zoologica* 48: 49-61
- Reverdin G, Frankignoul C, Kestenare E, McPhaden MJ (1994) Seasonal variability in the surface currents of the equatorial Pacific. *J Geophys Res* 99: 20323-20344
- Richard G, Bagnis P, Bennett J, Denizot M, Galzin R, Ricard M, Salvat B (1982) Etude de l'environnement lagunaire et récifal des Iles Wallis et Futuna (Polynésie occidentale). Territoire de Wallis et Futuna - Antenne Muséum-E.P.H.E.
- Richards WJ, Lindeman KC (1987) Recruitment dynamics of reef fishes: Planktonic processes, settlement and demersal ecologies, and fishery analysis. *Bull Mar Sci* 42: 392-410
- Risk A (1998) The effect of interaction with reef residents on the settlement and subsequent persistence of ocean surgeonfish, *Acanthurus bahianus*. *Environ Biol Fishes* 51: 377-389

- Rissik D, Suthers IM (2000) Enhanced feeding by pelagic juvenile myctophid fishes within a region of island induced flow disturbance in the Coral Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 203: 263-273
- Roberston DR (1983) On the spawning behavior and spawning cycles of eight surgeonfishes (Acanthuridae) from the Indo-Pacific. *Environ Biol Fishes* 9: 192-223
- Robertson DR (1992) Patterns of lunar settlement and early recruitment in Caribbean reef fishes at Panama. *Mar Biol* 114: 527-537
- Robertson DR, Green DG, Victor BC (1988) Temporal coupling of reproduction and recruitment of larvae of a Caribbean reef fish. *Ecology* 69: 370-381
- Robertson DR, Schober UM, Brawn JD (1993) Comparative variation in spawning output and juvenile recruitment of some Caribbean reef fishes. *Mar Ecol Progr Ser* 94: 105-113
- Rougerie F, Wauthy B (1993) *L'océanographie du Pacifique Central Sud Atlas de la Polynésie française*, Paris, pp 20-21
- Roughgarden J, Gaines S, Possingham HP (1988) Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241: 1460-1466
- Russell BC, Anderson GRV, Talbot FH (1977) Seasonality and recruitment of coral reef fishes. *Aust J Freshwater Res* 28: 521-528
- Sadovy Y (1996) Patterns of reproduction in marine fishes of Hong Kong and adjacent water. *The Proceeding of the Third International Conference of the Marine Biology of the South China Sea, Hong Kong*, pp 17
- Sale PF (1978) Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. *Env Bio Fish* 3: 85-102
- Sale PF (1980) The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanogr Mar Biol* 18: 367-421
- Sale PF (1982) Stock-recruit relationships and regional coexistence in a lottery competitive system: A simulation study. *Am Nat* 120: 139-159
- Sale PF (1985) Patterns of recruitment in coral reef fishes. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Symposium, Tahiti*, pp 391-396
- Sale PF, Douglas WA (1984) Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology* 65: 409-422
- Sale PF, Douglas WA, Doherty PJ (1984a) Choice of microhabitats by coral reef fishes at settlement. *Coral Reefs* 3: 91-99

- Salvat B (1992) Coral reefs - a challenging ecosystem for human societies. *Global Environ Change* 2: 12-18
- Sampey A, Meekan MG, Carleton JH, McKinnon AD, McCormick MI (2004) Temporal patterns in distributions of tropical fish larvae on the North West Shelf of Australia. *Mar Freshwater Res* 55: 473-487
- Sancho G, Ma D, Lobel PS (1997) Behavioral observations of an upcurrent reef colonization event by larval surgeonfish *Ctenochaetus strigosus* (Acanthuridae). *Mar Ecol Prog Ser* 153: 311-315
- Schultz ET, Cowen RK (1994) Recruitment of coral-reef fishes to Bermuda: Local retention or long-distance transport? *Mar Ecol Prog Ser* 109: 15-28
- Searcy SP, Sponaugle S (2001) Selective mortality during the larval-juvenile transition in two coral reef fishes. *Ecology* 82: 2452-2470
- Shenker JM, Maddox ED, Wishinski E, Pearl A, Thorrold SR, Smith N (1993) Onshore transport of settlement-stage Nassau grouper *Epinephelus striatus* and other fishes in Exuma Sound, Bahamas. *Mar Ecol Progr Ser* 98: 31-43
- Shima JS (1999) Variability in relative importance of determinants of reef fish recruitment. *Ecol Lett* 2: 304-310
- Shima JS, Findlay AM (2002) Pelagic larval growth rate impacts benthic settlement and survival of a temperate reef fish. *Mar Ecol Prog Ser* 235: 303-309
- SHOM (2002) Annuaire des marées. Ports d'outre-mer. SHOM, Brest
- Shulman MJ, Ogden JC (1987) What controls tropical reef fish populations: recruitment or benthic mortality? An example in the Caribbean reef fish *Haemulon flovolineatus*. *Mar Ecol Progr Ser* 39: 233-242
- Siegel S, Castellan NJ (1989) *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*, 2nd edn. McGraw Hill Publications, New York
- Sinclair M (1988) *Marine populations: an essay on population regulation and speciation*. University of Washington Press, Seattle
- Smith SV (1978) Coral-reef area and the contribution of reef to processes and resources of the world's ocean. *Nature* 273: 225-226
- Sorokin YI (1995) *Coral Reef Ecology*, 2nd edn. Springer-Verlag, London
- Sponaugle S, Cowen RK (1996) Nearshore patterns of larval supply to Barbados, West Indies. *Mar Ecol Prog Ser* 133: 13-28

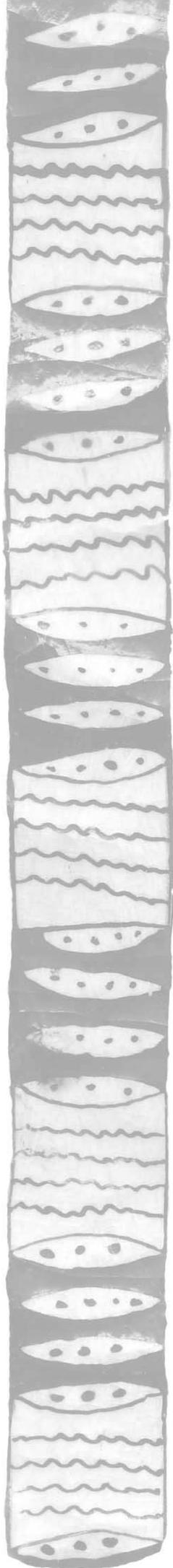
- Sponaugle S, Cowen RK (1997) Early life history traits and recruitment patterns of Caribbean wrasses (Labridae). *Ecol Monogr* 67: 177-202
- Sponaugle S, Fortuna J, Grorud K, Lee T (2003) Dynamics of larval fish assemblages over a shallow coral reef in the Florida Keys. *Mar Biol* 143: 175-189
- Sponaugle S, Pinkard DR (2004a) Impact of variable pelagic environments on natural larval growth and recruitment of the reef fish *Thalassoma bifasciatum*. *J Fish Biol* 64: 34-54
- Sponaugle S, Pinkard DR (2004b) Lunar cyclic population replenishment of a coral reef fish: shifting patterns following oceanic events. *Mar Ecol Prog Ser* 267: 267-280
- Springer VG (1982) Pacific plate biogeography, with special reference to shorefishes. *Smithson Contrib Zool* 367: 1-182
- Stevenson DK, Campana SE (1992) Otolith microstructure examination and analysis. Department of Fisheries and Oceans, Ottawa
- Stobutzki IC, Bellwood DR (1994) An analysis of the sustained swimming abilities of pre- and post-settlement coral reef fishes. *J Exp Mar Biol Ecol* 175: 275-286
- Stobutzki IC, Bellwood DR (1997) Sustained swimming abilities of the late pelagic stages of coral reef fishes. *Mar Ecol Progr Ser* 149: 35-41
- Stobutzki IC, Bellwood DR (1998) Nocturnal orientation to reefs by late pelagic stage coral reef fishes. *Coral Reefs* 17: 103-110
- Swearer SE, Caselle JE, Lea DW, Warner RR (1999) Larval retention and recruitment in an island population of a coral-reef fish. *Nature* 402: 799-802
- Sweatman HPA (1983) Influence of conspecifics on choice of settlement sites by larvae of two pomacentrid fishes (*Dascyllus aruanus* and *D. reticulatus*) on coral reefs. *Mar Biol* 75: 225-229
- Sweatman HPA (1985) The influence of adults of some coral reef fishes on larvae recruitment. *Ecol Monogr* 55: 469-485
- Sweatman HPA (1988) Field evidence that settling coral reef fish larvae detect resident fishes using dissolved chemical cues. *J Exp Mar Biol Ecol* 124: 163-174
- ter Braak CJF (1986) Canonical correspondence: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179
- Thorrold SR (1992) Coupling of hydrography and pre-settlement reef fish distributions in the central Great Barrier Reef lagoon. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam*, pp 629-635

- Thorrold SR (1993) Post-larval and juvenile scombrids captured in light traps: preliminary results from the central Great Barrier Reef lagoon. *Bull Mar Sci* 52: 631-641
- Thorrold SR, Hare JA (2002) Otolith applications in reef fish ecology. In: Sale PF (ed) *Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, Paris, pp 243-264
- Thorrold SR, Milicich MJ (1990) Comparison of larval duration and pre- and post-settlement growth in two species of damselfish, *Chromis atripectoralis* and *Pomacentrus coelestis* (Pisces: Pomacentridae), from the Great Barrier Reef. *Mar Biol* 105: 375-384
- Thorrold SR, Shenker JM, Wishinski E, Mojica R, Maddox ED (1994a) Larval supply of shorefishes to nursery habitats around Lee Stocking Island, Bahamas. 1. Small-scale distribution patterns. *Mar Biol* 118: 567-578
- Thorrold SR, Shenker JM, Mojica R, Maddox ED, Wishinski E (1994b) Temporal patterns in the larval supply of summer recruiting reef fishes to Lee Stocking Island, Bahamas. *Mar Ecol Prog Ser* 112: 75-86
- Thresher RE (1984) *Reproduction in reef fishes*. T.F.H. Publications, Canada
- Thresher RE, Brothers EB (1989) Evidence of intra- and inter- oceanic regional differences in early life history of reef-associated fishes. *Mar Ecol Progr Ser* 57: 187-205
- Thresher RE, Colin PL, Bell LJ (1989) Planktonic duration, distribution and population structure of Western and Central Pacific damselfishes (Pomacentridae). *Copeia* 2: 420-434
- Tolimieri N, Jeffs A, Montgomery JC (2000) Ambient sound as a cue for navigation by the pelagic larvae of reef fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 207: 219-224
- Tupper M, Boutilier RG (1995) Size and priority at settlement determine growth and competitive success of newly settled Atlantic cod. *Mar Ecol Progr Ser* 118: 295-300
- Uda M, Ishino M (1958) Enrichment pattern resulting from eddy systems in relation to fishing grounds. *Journal of Tokyo University of Fisheries* 44: 105-129
- Underwood AJ (1997) *Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge
- Valles H, Sponaugle S, Oxenford HA (2001) Larval supply to a marine reserve and adjacent fished area in the Soufrière marine management area, St Lucia, West Indies. *J Fish Biol* 59: 152-177
- Vanai P, Juncker M (2002) *Etat des récifs coralliens de Wallis et Futuna*. Rapport IFRECOR, Service de l'Environnement de Wallis et Futuna

- Vásquez-Yeomans L (2000) Seasonal Variation of Ichthyoplankton in a Western Caribbean Bay System. *Environ Biol Fishes* 58: 379-392
- Verwey J (1930) Coral reef studies. 1. The symbiosis between damselfishes and sea anemones in Batavia Bay. *Treubia* 12: 305-366
- Victor BC (1982) Daily otolith increments and recruitment in two coral reef wrasses, *Thalassoma bifasciatum* and *Halichoeres bivittatus*. *Mar Biol* 71: 203-208
- Victor BC (1983) Recruitment and population dynamics of a coral reef fish. *Science* 219: 419-420
- Victor BC (1984) Coral reef larvae: patch size estimation and mixing in the plankton. *Limnol Oceanogr* 29: 1116-1119
- Victor BC (1986a) Duration of the planktonic stage of one hundred species of Pacific and Atlantic wrasses (family Labridae). *Mar Biol* 90: 317-326
- Victor BC (1986b) Larval settlement and juvenile mortality in a recruitment-limited coral reef population. *Ecol Monogr* 56: 145-160
- Victor BC (1986c) Delayed metamorphosis with reduced larval growth in a coral reef fish (*Thalassoma bifasciatum*). *Can J Fish Aquat Sci* 43: 1208-1213
- Victor BC (1991) Settlement strategies and biogeography of reef fishes. In: Sale PF (ed) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, Sydney, pp 231-260
- Vigliola L (1998) Contrôle et régulation du recrutement des Sparidae (poissons, téléostéens) en Méditerranée : importance des processus pré et post-installation benthique. Thèse de doctorat, Marseille II
- Walsh WJ (1987) Patterns of recruitment and spawning in Hawaiian reef fishes. *Env Bio Fish* 18: 257-276
- Wantiez L, Chauvet C (2003) First data on community structure and trophic networks of Uvea coral reef fish assemblages (Wallis and Futuna, South Pacific Ocean). *Cybium* 27: 83-100
- Wantiez L, Harmelin-Vivien M, Kulbicki M (1996) Spatial and temporal variation in a soft-bottom fish assemblage in St Vincent Bay, New Caledonia. *Mar Biol* 125: 801-812
- Wantiez L, Hebert P, Chauvet C (2004) Nycthemeral and lunar variations of a coral reef fish colonization over Uvea barrier reef (Wallis and Futuna, South Pacific)(Abstracts). *Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium, Okinawa*, pp 314

- Wantiez L, Thollot P (2000) Settlement, post-settlement mortality and growth of the damselfish *Chromis fumea* (Pisces : Pomacentridae) on two artificial reefs in New Caledonia (South-West Pacific ocean). *J Mar Biol Assoc U K* 80: 1111-1118
- Wantiez L, Le Mouellic S, Chateau O (sous presse) Initial and mid-term impacts of cyclone Erica on coral reef fish communities and habitats in the south lagoon marine park of New Caledonia. *The Raffles Bulletin of Zoology*
- Waples RS, Rosenblatt RH (1987) Patterns of larval drift in Southern California marine shore fishes inferred from allozyme data. *Fish Bull* 85: 1-12
- Watson W (1974) Diel changes in the vertical distribution of some common fish larvae in Koneohe Bay, Oahu, Hawaii. M.S. thesis, Honolulu
- Wellington GM, Robertson DR (2001) Variation in larval life-history traits among reef fishes across the Isthmus of Panama. *Mar Biol* 138: 11-22
- Wellington GM, Victor BC (1989) Planktonic larval duration of one hundred species of Pacific and Atlantic damselfishes (Pomacentridae). *Mar Biol* 101: 557-567
- Wellington GM, Victor BC (1992) Regional differences in duration of the planktonic larval stage of reef fishes in the Eastern Pacific ocean. *Mar Biol* 113: 491-498
- Wilkinson CR (2004) Executive Summary. In: Wilkinson CR (ed) *Status of Coral Reefs of the World: 2004*. Australian Institute of Marine Science, Townsville, pp 7-50
- Williams DM (1980) Dynamics of the pomacentrid community on small patch reefs in One Tree Lagoon (Great Barrier Reef). *Bull Mar Sci* 30: 159-170
- Williams DM (1983) Daily, monthly, and yearly variability in recruitment of a guild of coral reef fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 10: 231-237
- Williams DM, English S (1992) Distribution of fish larvae around a coral reef: direct detection of a meso-scale, multi-specific patch? *Cont Shelf Res* 12: 923-937
- Williams DM, Sale PF (1981) Spatial and temporal patterns of recruitment of juvenile coral reef fishes to coral habitats within "One Tree Lagoon", Great Barrier Reef. *Mar Biol* 65: 245-253
- Williams JT, Wantiez L, Chauvet C, Galzin R, Harmelin-Vivien M, Jobet E, Juncker M, Mou Tham G, Planes S, Sasal P (sous presse) Checklist of the Shorefishes of Wallis Islands (Wallis and Futuna French Territories, South-Central Pacific). *Cybium*
- Wilson DT (2001) Patterns of replenishment of coral-reef fishes in the nearshore waters of San Blas archipelago, Caribbean Panama. *Mar Biol* 139: 735-753

- Wilson DT, McCormick MI (1997) Spatial and temporal validation of settlement-marks in the otoliths of tropical reef fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 153: 259-271
- Wilson DT, McCormick MI (1999) Microstructure of settlement-marks in the otoliths of tropical reef fishes. *Mar Biol* 134: 29-41
- Wilson DT, Meekan MG (2001) Environmental influences on patterns of larval replenishment in coral reef fishes. *Mar Ecol Progr Ser* 222: 197-208
- Wilson DT, Meekan MG (2002) Growth-related advantages for survival to the point of replenishment in the coral reef fish *Stegastes partitus* (Pomacentridae). *Mar Ecol Prog Ser* 231: 247-260
- Wolanski E, Asaeda T, Tanaka A, Deleersnijder E (1996) Three-dimensional island wakes in the field, laboratory experiments and numerical models. *Cont Shelf Res* 16: 1437-1452
- Wolanski E, Hamner WM (1988) Topographically controlled fronts in the ocean and their biological influence. *Science* 241: 177-181
- Wood E (2001) Global Advances in Conservation and Management of Marine Ornamental Resources. *Aquar Sci Conserv* 3: 65-77
- Youson JH (1988) First metamorphosis. In: Hoar WS, Randall JE (eds) *Fish Physiology* Vol. XI. Academic Press, New York, pp 135-196
- Zapata FA, Herrón PA (2002) Pelagic larval duration and geographic distribution of tropical eastern Pacific snappers (Pisces: Lutjanidae). *Mar Ecol Prog Ser* 230: 295-300
- Zar JH (1984) *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall International, London
- Ziemann DA (2001) The potential for the restoration of marine ornamental fish populations through hatchery releases. *Aquar Sci Conserv* 3: 107-117
- Zwiefel JR, Lasker R (1976) Prehatch and posthatch growth of fishes. A general model. *Fish Bull* 74: 609-621



Listes des tableaux et des figures



TABLEAUX

Tableau 1-1. Conséquences de la stratégie pondeur pélagique vs. pondeur démersal sur d'autres stratégies subordonnées chez les poissons coralliens (d'après Johannes, 1978 ; Lobel, 1978 ; Barlow, 1981 et Thresher, 1984).....	26
Tableau 1-2. Erreurs engendrées par le dénombrement d'individus contenus dans un aliquote égale à 10 % du poids humide de l'échantillon.	64

Tableau 2-1. Variables synthétiques utilisées pour identifier les schémas de colonisation.....	81
Tableau 2-2. PERMANOVA univariées sur la richesse spécifique et l'abondance totale et PERMANOVA multivariée sur les abondances des 60 espèces.	84
Tableau 2-3. Richesse spécifique (nombre d'espèces.échantillon ⁻¹) et abondance des collectes (nombre de larves.échantillon ⁻¹) la nuit [18h00 à 7h00[et le jour [07h00 à 18h00[pour chacun des deux filets (F1 et F2). PQ = premier quartier de lune, PL = pleine lune, DQ = dernier quartier de lune et NL = nouvelle lune.....	84
Tableau 2-4. Abondance totale, abondance relative (%) et fréquence des larves dans le filet au cours des 13 mois de capture. L'abondance relative n'est précisée que pour les espèces présentant plus de 0,1 % de l'abondance totale. * indique les espèces communes sélectionnées selon la procédure RACOM (Manté <i>et al.</i> , 2003).	87
Tableau 2-5. PERMANOVA univariées sur la richesse spécifique et l'abondance totale et PERMANCOVA sur les abondances des 109 espèces. Les covariables correspondent aux variables environnementales.....	89
Tableau 2-6. Résultats des tests <i>a posteriori</i> de comparaisons par paires de l'abondance totale et des abondances des 109 espèces entre quartiers de lune selon les mois lunaires. PQ et DQ correspondent respectivement au premier et dernier quartier de lune.	90
Tableau 2-7. Validations croisées issues de l'analyse discriminante. La majorité des jours qui forment les quartiers de lune ont été mal classés (les jours ont été regroupés dans un groupe qui n'est pas le leur). Seuls les groupes 1, 6 et 8 (en gras) correspondant aux premiers quartiers de juin 2002, septembre et octobre ont été consistants (i.e. 80 % des jours de ces quartiers de lune ont été classés dans leur groupe d'origine).	94
Tableau 2-8. Résultats des tests <i>a posteriori</i> de comparaisons par paires de la richesse spécifique entre Mois Lunaires. S indique une différence significative entre deux Mois Lunaires.....	97
Tableau 2-9. Résultats des tests <i>a posteriori</i> de comparaisons par paires de l'abondance totale entre mois lunaire selon les quartiers de lune. 1 indique une différence significative entre les deux premiers quartiers de lune ; 2 indique une différence significative entre deux derniers quartiers de lune.	98
Tableau 2-10. Résultats des tests <i>a posteriori</i> de comparaisons par paires des abondances des 109 espèces entre mois lunaires selon les quartiers de lune. 1 indique une différence significative entre les deux premiers quartiers de lune ; 2 indique une différence significative entre deux derniers quartiers de lune.	99

Tableau 2-11. Régression multiple multivariée entre les abondances des espèces (assemblage) et les variables environnementales après une sélection progressive pas à pas de ces dernières variables.	105
Tableau 2-12. Corrélations (τ Kendall) de l'abondance totale et de l'abondance des 10 espèces les plus abondantes et fréquentes avec chacune des variables environnementales. P = Précipitations ; CN = Couverture Nuageuse ; DV = Direction du Vent ; VV = Vitesse du Vent ; DMV = Direction Moyenne des Vagues et HSV = Hauteur Significative des Vagues.....	106
Tableau 2-13. Synthèse des travaux sur l'approvisionnement en larves de poissons coralliens (i.e. sur la colonisation ou sur l'installation selon les études). Les études sont classées d'abord selon le mode d'approvisionnement puis selon leur localisation (depuis les hautes vers les basses latitudes).	111

Tableau 3-1. Synthèse des études sur les variations spatiales des abondances de larves de poissons coralliens. Les études sont classées selon leur échelle spatiale. Synchrones signifie que les captures sont corrélées ou que la tendance est la même entre les sites. Non synchrones signifie que les captures ne sont pas les mêmes entre les sites (i.e. non corrélées, tendance ou composition différentes).....	118
Tableau 3-2. Richesse spécifique, abondance totale et flux moyen au cours de l'année échantillonnée. Le flux larvaire moyen est indiqué sans tenir compte du linéaire collecté (i.e. par site) et en tenant compte du linéaire collecté.....	130
Tableau 3-3. Classement en rangs des 53 espèces communes aux trois sites pour chacun de ces sites. Les espèces sont ordonnées selon leur abondance totale (abondance cumulée sur les trois sites).....	132
Tableau 3-4. Comparaisons du classement des 53 espèces présentées dans le Tableau 3-3 entre les trois sites (test χ^2 de proportion). Deux types de tests <i>a posteriori</i> ont été menés pour identifier l'origine des variations. Les premiers ont comparé les sites deux à deux (Nord-Est, Nord-Sud et Est-Sud) afin de déterminer quel site était différent des autres. Les seconds tests ont comparé les différences de classement sur un nombre croissant d'espèces de manière à déterminer à partir de quel rang (quelle espèce) les différences de classements entre les sites devenaient significatives.	133
Tableau 3-5. Variations de la richesse spécifique, de l'abondance totale (ANOVA à un facteur) et des abondances des espèces (PERMANOVA multivariées) entre les sites Nord, Est et Sud à l'échelle du Quartier Lunaire et du Mois Lunaire. ⁽¹⁾ correspond au test de Kruskal-Wallis employé lorsque les conditions d'application de l'analyse de variances n'étaient pas remplies. Le test <i>a posteriori</i> des ANOVA est un test de Tukey ; celui de Kruskal-Wallis est un test de Steel-Dwass enfin, celui de la PERMANOVA multivariée est un test de comparaisons par paires. Ces tests identifient les sites pour lesquels les variables sont différentes. PQ = premier quartier de lune, DQ = dernier quartier de lune.	136
Tableau 3-6. Variations de la richesse spécifique, de l'abondance totale (ANOVA à un facteur) et des abondances des espèces (PERMANOVA multivariée) entre les sites Nord, Est et Sud à l'échelle de l'année. Le test <i>a posteriori</i> des ANOVA est un test de Tukey ; celui de la PERMANOVA multivariée est un test de comparaisons par paires. Ces tests identifient les sites pour lesquels les variables sont différentes.....	137

Tableau 3-7. Matrice de classification issue de l'analyse discriminante (cf. Figure 3-11). Le pourcentage de correction est présenté pour l'analyse discriminante et selon la procédure de Cohen-Kappa.....	141
Tableau 3-8. Espèces ordonnées selon leur probabilité de participation à la discrimination des sites (tableau issu de l'analyse discriminante, cf. Figure 3-11).	141
Tableau 3-9. Corrélations entre les abondances des sites Nord (N), Est (E) et Sud (S). L'abondance totale et les abondances des 20 espèces les plus abondantes sont présentées. τ -Kendall est indiqué uniquement lorsque les corrélations sont significatives.	144
Tableau 3-10. Régressions multiples entre les abondances totales et les abondances des 20 espèces les mieux représentées numériquement pour les sites Nord (N), Est (E) et Sud (S) d'une part et les variables environnementales Vent N-S, Vent E-O, Vague N-S et Vague E-O d'autre part. n : abondance, le C_p de Mallow est basé sur la comparaison de l'erreur totale des carrés moyens avec l'erreur vraie de la variance ; R^2 : coefficient de détermination multiple ; $R^2_{\text{ajusté}}$: coefficient de détermination ajusté. Le modèle final de régression multiple est testé par une analyse de variances et rejeté si P (test t) $>$ 0,050. Dans ce cas, les valeurs de C_p , R^2 , $R^2_{\text{ajusté}}$ ne sont pas détaillées. Si P (test t) $>$ 0,050 alors le modèle de régression multiple est testé pour chacune des variables environnementales P (test F). // vs. \perp signifie que la variable environnementale est orientée parallèlement ou perpendiculairement par rapport au site de capture ; O-E signifie que le gradient d'abondance est croissant lorsque la variable s'oriente de l'Ouest vers l'Est, et réciproquement pour E-O.	151
Tableau 3-11. Régressions multiples multivariées sur tout l'assemblage (i.e. sur les abondances de 69 espèces au Nord, 95 à l'Est et 120 au Sud).	153

Tableau 4-1. Nombre de larves d' <i>Abudefduf sexfasciatus</i> , <i>Dascyllus aruanus</i> , <i>Parupeneus barberinus</i> et <i>Acanthurus triostegus</i> capturées (Nc), mesurées (Nm) et âgées (Na) pour chaque campagne, mois et site. PQ et DQ correspondent respectivement au premier et dernier quartier de lune, N = Nord, E = Est et S = Sud (cf. chapitre Présentation générale, Figure 1-16). A cause d'une mauvaise conservation de quelques échantillons, certains poissons n'ont pu être mesurés ou âgés.	175
Tableau 4-2. Comparaison de la forme des distributions de a) la taille à la colonisation (LS, en mm) et b) l'estimation de la durée de vie pélagique (DVP, en jours). Les observations ont été regroupées par groupe de cinq classes pour la LS et de six classes pour la DVP. Les comparaisons multiples ont été effectuées à l'aide d'un test de χ^2 de proportion. Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil 5 %.	178
Tableau 4-3. Moyenne de la durée de vie pélagique (DVP en jours) de <i>Dascyllus aruanus</i> , <i>Parupeneus barberinus</i> , et <i>Acanthurus triostegus</i> pour différentes localités et systèmes de récifs.	184

Tableau 5-1. Liste des familles et des espèces retenues pour la comparaison des assemblages de larves et des assemblages de juvéniles et d'adultes.	195
Tableau 5-2. Présentation des matrices des « stations de poissons juvéniles et adultes » et « assemblages de larves » employées dans l'ACC.	202
Tableau 5-3. Espèces (a) et familles (b) communes entre les assemblages de larves (L_N , L_E et L_S) et les assemblages juvéniles et adultes (JA_N , JA_E et JA_S). % correspond à la proportion d'espèces/familles communes par rapport aux 63 espèces et 20 familles sélectionnées (§ 2.1.). $C_{Sø}$ correspond au coefficient de Sørensen.	204
Tableau 5-4. Espèces communes entre les assemblages de juvéniles et adultes JA_N , JA_E et JA_S . % correspond à la proportion d'espèces communes par rapport aux 63 espèces (§ 2.1.). $C_{Sø}$ correspond au coefficient de Sørensen.	205
Tableau 5-5. Comparaison du classement des espèces présentées dans le Tableau 5-1 entre les assemblages (test χ^2 d'homogénéité). Deux types de tests <i>a posteriori</i> ont été menés pour identifier l'origine des variations. Les premiers ont comparé les assemblages deux à deux sur toutes les espèces afin de déterminer quel assemblage a été différent des autres. Les seconds tests ont comparé les différences de classements sur un nombre croissant d'espèces de manière à déterminer à partir de quel rang (quelle espèce) les différences de classements entre les assemblages devenaient significatives.	208
Tableau 5-6. Résultats de l'ACC réalisée sur les matrices « stations de poissons juvéniles et adultes » et « assemblages de larves ». r : corrélation de l'ensemble des variables explicatives (L_N , L_E et L_S) avec les axes de l'ACC.	209

FIGURES

- Figure 1-1. Répartition des récifs coralliens dans le monde d'après Gleizal (1986). Les zones en rouge indiquent la présence de récifs coralliens. L'isotherme des 20°C correspond aux limites de la zone orange.....23
- Figure 1-2. Cycle biologique des poissons coralliens.....25
- Figure 1-3. Photographies de poisson coralliens *C. striatus* (Acanthuridae), longueur totale : LT = 44 mm ; *A. glossodonta* (Albulidae), LT = 61 mm ; *Myripristis* sp1 (Holocentridae), LT = 37 mm et *P. multifasciatus* (Mullidae), LT = 64 mm quelques heures après la colonisation du récif de Wallis.....32
- Figure 1-4. Larves d'*Epinephelus* (Serranidae) à divers stades de développement (A-B : stade de préflexion ; C-D : stades de postflexion). D'après Leis et Carson-Ewart (2000a).35
- Figure 1-5. Changement d'abondance relative des larves issues d'œufs démersaux et pélagiques en fonction de l'éloignement de l'île d'Oahu (Hawaii). RB = récif barrière, P = passe. D'après Leis et Miller (1976).39
- Figure 1-6. Caractéristiques hydroclimatiques du Pacifique équatorial Sud. Circulation de Walker en situation normale entre la zone dépressionnaire du Pacifique Ouest et les zones de haute pression de Kermadec et de l'île de Pâques. D'après Lo-Yat (2002).44
- Figure 1-7. Schéma de circulation des courants de surface dans l'océan Pacifique tropical. Les flèches rouges indiquent des courants chauds (CEN, Courant Equatorial Nord ; CCEN, Contre-courant Equatorial Nord ; CE, Courant Equatorial ; CES, Courant Equatorial Sud ; CCES, Contre-courant Equatorial Sud ; CCM, Contre-courant des Marquises et CEA, Courant Equatorial Australien). Les flèches bleues indiquent des courant froids (CT, Courant de Tasmanie ; CPS, Courant du Pacifique Sud ; CP (H) Courant du Pérou (ou de Humboldt)). D'après Rougerie et Wauthy (1993).45
- Figure 1-8 Situation géographique de Wallis. Les surfaces en vert correspondent aux terres émergées, les points orangés aux récifs coralliens.....46
- Figure 1-9 (a) : Image satellite des îles Wallis (Uvea et ses 19 îlots) acquise par LandSat en 2002. Source : Institute for Marine Remote Sensing; Université de Floride du Sud. (b) : Schéma d'une coupe de Wallis selon l'axe Est-Ouest dessiné en (a). A marée basse, le bourrelet détritique Est est exondé alors qu'à l'Ouest, il demeure immergé.....49

Figure 1-10. Normales des températures et précipitations mensuelles à Hihifo (Wallis) calculées sur la période 1971-2000. Source : Météo-France Nouvelle-Calédonie.....	50
Figure 1-11. Fréquences des vitesses de vents par direction de vent. Ces fréquences, obtenues à partir de données des vents moyens horaires, ont été calculées sur une base mensuelle pour la période de juin 2002 à mai 2003. L'écart entre deux marques de graduation égale une fréquence de 5 %. La couleur des secteurs est relative à la vitesse du vent (VV) arrondie à l'entier supérieur ; vert : VV [2-4 m.s ⁻¹] ; jaune : VV [5-8 m.s ⁻¹] ; noir : VV > 8 m.s ⁻¹ . Source : Météo-France Wallis.....	52
Figure 1-12. Hauteur d'eau au cours d'un cycle de marée pour les quatre phases de la lune. La ligne en pointillés indique le niveau du bourrelet détritique.....	53
Figure 1-13. Courantologie à l'intérieur des trois bassins qui compartimentent le lagon de Wallis. Figure élaborée à partir des informations disponibles dans le rapport de Richard <i>et al.</i> (1982).....	55
Figure 1-14. Moyennes mensuelles des températures de l'eau au niveau de la pente externe de Wallis (enregistrée à 10 m de profondeur) calculées sur la période 2002-2004. Sources : IRD Nouvelle-Calédonie et Service de l'Environnement de Wallis et Futuna.	56
Figure 1-15. Schéma des principaux engins de capture permettant de collecter des larves de poisson.	60
Figure 1-16. Filet de collecte de larves placé à environ 50 m de la zone de déferlement des vagues.	61
Figure 1-17. Emplacement des trois filets sur le bourrelet détritique au Nord, à l'Est et au Sud de Wallis.	67

- Figure 2-1. Sélection des espèces communes par le programme RACOM (Manté *et al.*, 2003).
 Dans cet exemple, l'espèce 2 a une abondance nulle dans le tableau final. Cette espèce rare est exclue des espèces communes et placées dans la variable bruit de fond (BDF)..78
- Figure 2-2. Abondance relative d'un groupe et des 10 familles les mieux représentés parmi les 40 observés dans les captures.86
- Figure 2-3. Boîtes à moustaches de la richesse spécifique (a) et de l'abondance totale (b) au cours des 13 mois d'échantillonnage. Le nombre d'espèce est indiqué par mois lunaire parce qu'il n'y a pas eu d'effet des QL sur la richesse et parce que l'interaction QL x ML a été nulle. L'abondance totale est représentée pour chacun des quartiers de lune à cause de l'interaction QL x ML. PQ et DQ correspondent aux premier et dernier quartiers de lune. Les limites supérieures et inférieures des boîtes correspondent à \pm l'erreur standard, les barres horizontales indiquent la moyenne, les moustaches les valeurs extrêmes.....91
- Figure 2-4. Complexité en fonction de la distance de Krzanowski. L'index 85 correspond au point de courbure maximale. Avec $\alpha_{85}=4,34.10^{-4}$, 59 espèces sont sélectionnées.92
- Figure 2-5. Analyse discriminante comparant les abondances des 59 espèces communes pour chacun des 25 quartiers de lune. De manière à améliorer la lisibilité du graphique, seuls les premiers quartiers de lune (n = 12) ont été précisés avec, pour chacun, des étiquettes différentes par opposition aux derniers quartiers de lune (n = 13) représentés sous la forme de points noirs, majoritairement sur la graduation négative de l'axe 1.....93
- Figure 2-6. Auto-corrélogrammes. Les lignes en pointillés sont le niveau de significativité égale à deux fois l'erreur standard. Les flèches noires indiquent une périodicité des séries temporelles de 14 jours et de 28-30 jours.95
- Figure 2-7. Variations de la richesse spécifique (a) et de l'abondance totale (b) au cours des 13 mois d'échantillonnage (juin 2002 à juin 2003). Les lignes noires indiquent les valeurs journalières, les lignes rouges les moyennes par quartier de lune (campagne de cinq jours).97
- Figure 2-8. Analyse NMDS (a) de l'assemblage des 59 espèces communes (stress = 0,12). Abondances moyennes par quartier de lune de quelques espèces (b). Pour ces deux figures, les espèces positionnées en bas ont colonisé préférentiellement au cours de l'été alors que celles situées en haut ont colonisé de préférence en hiver. Les espèces rares ont été regroupées dans la variable Bruit De Fond (BDF).....100

- Figure 2-9. Dendrogramme réalisé à partir des variables synthétiques (Tableau 2-1). Le groupement des espèces communes a été effectué selon la méthode de Ward (distance euclidienne). La coupure de l'arbre (pointillés) a permis d'identifier quatre groupes ayant chacun leur schéma de colonisation (Figure 2-11).101
- Figure 2-10. Boîtes à moustaches des variables synthétiques V1, V2, V3 et V4 présentées dans le Tableau 2-1 pour les quatre groupes identifiés par la CHA. Les limites supérieures et inférieures des boîtes correspondent à \pm l'erreur standard, les barres horizontales indiquent la moyenne, les moustaches les valeurs extrêmes. Différentes lettres indiquent des différences significatives entre les groupes (tests *a posteriori* de Tukey).102
- Figure 2-11. Typologie de la colonisation repris d'après la Figure 2-9. Les quatre principaux schémas de colonisation sont illustrés par une espèce représentative de chacun de ces groupes. Les lignes noires indiquent les valeurs journalières, les lignes rouges les moyennes par quartier de lune (campagne de cinq jours).....104

Figure 3-1. Distances inter-filets et photographies aériennes des sites de pêche N = Nord, E = Est, S = Sud.....	119
Figure 3-2. Protocole d'échantillonnage. La flèche représente le cycle lunaire, les zones hachurées, les périodes au cours desquelles l'échantillonnage a été mené. Un quartier de lune correspond à cinq jours de pêche, un mois lunaire à $2 \times 5 = 10$ jours et l'année à $8 \times 5 = 40$ jours. PQ = premier quartier, PL = pleine lune, DQ = dernier quartier, NL = nouvelle lune.....	120
Figure 3-3. Largage de fluorescéine (étoile jaune) pour l'évaluation du linéaire du bourrelet détritique collecté sur le site Nord (N).....	121
Figure 3-4. Relevé du courant moyen enregistré par un débitmètre, attaché directement au cadre du filet. Le débitmètre est positionné à équidistance des côtés (à 1 m des bordures gauche et droite du cadre) et à 20 cm de la dalle corallienne, de manière à enregistrer le courant même lorsque la hauteur d'eau est faible tout en évitant une partie des turbulences formées par le courant sur le substrat.....	122
Figure 3-5. Projection d'un angle θ sur un repère orthogonal. La direction du vent ($\theta = 50^\circ$) est transformée en deux coordonnées (0,77 ; 0,64 sur les axes sinus et cosinus respectivement). La projection sur l'axe Nord-Sud correspond au cosinus ; celle sur l'axe Est-Ouest, au sinus.....	123
Figure 3-6. Evaluation du linéaire du bourrelet détritique correspondant à la collecte sur le site Nord (N). Les flèches bleues en gras indiquent les courants orientés vers le goulot naturel entre les îles, les flèches noires fines, les courants orientés en dehors du goulot.....	129
Figure 3-7. Répartition des espèces dans les trois sites échantillonnés. Les surfaces sont proportionnelles au nombre d'espèces présentes sur les sites.	130
Figure 3-8. Variations de la richesse spécifique et de l'abondance totale au cours des huit campagnes de pêche. PQ = premier quartier de lune, DQ = dernier quartier de lune. ...	135
Figure 3-9. Complexité en fonction de la distance de Krzanowski entre le tableau initial (toutes les espèces) et le tableau final (espèces sélectionnées). Les index sur la courbe (85, 69 et 30) correspondent aux valeurs de α pour lesquels les variations de courbure ont été importantes.....	139

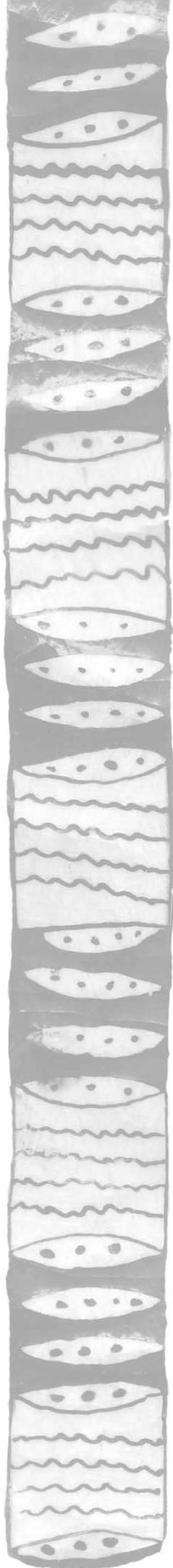
- Figure 3-10. Interdistances d'Hellinger du tableau initial (D_{tot}) en fonction des interdistances d'Hellinger du tableau final sélectionné (D) pour des valeurs de α correspondant aux index 85, 69 et 30. La droite $y = x$ est représentée en rouge.139
- Figure 3-11. Projection sur les axes canoniques 1 et 2 des jours de pêche sur les sites Nord (40 jours), Est (38 jours) et Sud (40 jours). Seules les 76 espèces sélectionnées ont été intégrées dans l'analyse discriminante. Les ellipses représentent les centroïdes calculés autour des nuages de points avec un intervalle de confiance égal à 95 %. D^2 = distance entre les centroïdes (test de distances de Mahalanobis significatif au seuil 0,001).140
- Figure 3-12. Schéma de colonisation des 20 espèces les plus abondantes sur les trois sites au cours des premiers (PQ) et derniers (DQ) quartiers de lune de septembre 2002, décembre 2002, mars 2003 et juin 2003.145
- Figure 3-13. Auto-corrélogrammes des abondances de *Dascyllus aruanus* entre les sites Nord et Est et entre les sites Nord et Sud, *Pomacentrus coelestis* entre les sites Nord et Est et *Petroscirtes* sp1 entre les sites Nord et Sud. Les courbes sont les niveaux de significativité égaux à deux fois l'erreur standard.147
- Figure 3-14. Graphiques radars des abondances moyennes (graduation) enregistrées sur les 3 sites pour chaque secteur de vent et de vagues. Nord, N = [320°-360°] et [10°-40°] ; Est, E = [50°-130°] ; Sud, S = [140°-220°] et Ouest, O = [230°-310°].149
- Figure 3-15. Répartition des espèces collectées lors du suivi temporel (125 jours de capture à l'aide d'un filet) et du suivi spatial (38 à 40 jours de capture à l'aide de trois filets). ...154
- Figure 3-16. Orthophotos IGN des sites de collectes de larves. BD : bourrelet détritique, CC : complexe de cyanobactéries, DC : débris coralliens, ES : éperons et sillons, FA : feutrage algale, RC : récif construit, RI : récif intermédiaire, ZS : zone sableuse. D'après Payri *et al.*, (2002) et Andréfouët (comm. pers.).162
- Figure 3-17. Vitesses et directions des courants de 0-10 m, 10-50 m et 50-100 m dans la région de Wallis et de Savaii en décembre 2002 calculées à partir du modèle SODA (Carton *et al.*, 2000). SODA est un modèle opérationnel avec résolution à 0,5°, dont les prévisions sont basées sur des données d'archives (profils hydrographiques, séries temporelles de température et de salinité pour différentes profondeurs depuis 1958), des données satellitaires récentes (niveau de la mer, SST), contraintes par des observations de terrains.165

Figure 4-1. Photographies des deux pondeurs benthiques et des deux pondeurs pélagiques étudiés, dans leur milieu naturel.	171
Figure 4-2. Taille à la colonisation (longueur standard, LS, en mm) d' <i>Abudefduf sexfasciatus</i> , <i>Dascyllus aruanus</i> , <i>Parupeneus barberinus</i> et d' <i>Acanthurus triostegus</i> avec la taille moyenne, l'étendue des variations, le pourcentage d'individus correspondant au mode et le coefficient de variation (CV).	176
Figure 4-3. Estimation de la durée de vie pélagique (DVP, en jours) d' <i>Abudefduf sexfasciatus</i> , <i>Dascyllus aruanus</i> , <i>Parupeneus barberinus</i> et d' <i>Acanthurus triostegus</i> avec la DVP moyenne, l'étendue des variations, le pourcentage d'individus correspondant au mode et le coefficient de variation (CV).	177
Figure 4-4. Relations entre la taille à la colonisation (longueur standard, LS, en mm) et l'estimation de la durée de vie pélagique (DVP, en jour) pour <i>Abudefduf sexfasciatus</i> , <i>Dascyllus aruanus</i> , <i>Parupeneus barberinus</i> et <i>Acanthurus triostegus</i> avec n = nombre d'individus, r = coefficient de corrélation de Pearson. P = probabilité associée. Les nombres correspondent aux nombres d'individus.	179
Figure 4-5. Taille à la colonisation (longueur standard, LS, en mm) et estimation de la durée de vie pélagique (DVP, en jour) pour <i>Abudefduf sexfasciatus</i> , <i>Dascyllus aruanus</i> , <i>Parupeneus barberinus</i> et <i>Acanthurus triostegus</i> capturés au Nord, à l'Est et au Sud du récif barrière de Wallis. Chaque carré indique la moyenne, les barres horizontales correspondent à l'erreur standard et les points aux valeurs maximales et minimales. Une même lettre indique qu'il n'existe pas de différence significative entre les sites échantillonnés (ANOVA à un facteur suivies de tests de Tukey en cas de résultats significatifs).	181
Figure 4-6. Taille à la colonisation (longueur standard, LS, en mm) et estimation de la durée de vie pélagique (DVP, en jour) pour <i>Abudefduf sexfasciatus</i> , <i>Dascyllus aruanus</i> , <i>Parupeneus barberinus</i> et <i>Acanthurus triostegus</i> capturés en septembre 2002, décembre 2002, mars 2002 et juin 2003. Chaque carré indique la moyenne, les barres horizontales correspondent à l'erreur standard et les points aux valeurs maximales et minimales. Une même lettre indique qu'il n'existe pas de différence significative entre les sites échantillonnés (ANOVA à un facteur suivies de tests de Tukey en cas de résultats significatifs).	182

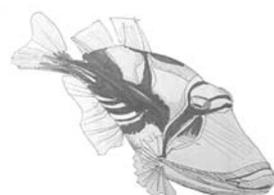
Figure 5-1. Présentation des sept assemblages de poissons juvéniles et adultes décrits par LERVEM (2001). Seuls trois de ces assemblages ont été retenus dans cette étude (JA_N , JA_E et JA_S) et comparés aux assemblages de larves désignés par des flèches L_N , L_E et L_S	198
Figure 5-2. Hypothèses de travail pour étudier les relations entre les assemblages de larves et de juvéniles et d'adultes.....	199
Figure 5-3. Diagramme de double projection (« biplot ») des variables explicatives de l'ACC (L_N , L_E et L_S) avec les 34 stations de comptage de poissons juvéniles et adultes (a) et les 63 espèces présentes sur ces stations (b). Seules les stations corrélées aux assemblages de larves et les espèces caractéristiques ont été précisées. Le pourcentage explicatif de chaque axe est donné entre parenthèses.....	211
Figure 5-4. Localisation des 11 stations de comptages de poissons juvéniles et adultes proches des vecteurs des assemblages L_N , L_E ou L_S sur l'ACC (Figure 5-3) et dont les contributions absolues ont été supérieures à 10 % sur l'axe 1.....	212

Figure 6-1. Schéma des fluctuations temporelles d'abondances aux différents stades ontogéniques et des fréquences d'observation correspondantes. D'après Mellin (2005).
.....228

Figure 6-2. Photographies prises en aquarium de langoustes *Panulirus penicillatus* et *P. cf. albiflagellum* trois mois après la colonisation, de la cigale *Parribacus caledonicus* un mois après la colonisation et d'un crabe Porcellanidae 24 h après la colonisation.230



Annexes



ANNEXE 1

Ces tableaux présentent les données de capture pour chacune des 109 espèces collectées au cours du suivi temporel, entre le 17 juin 2002 et le 25 juin 2003, sur le site Nord (cf. chapitre 1, § 3.3.). Les valeurs correspondent au nombre d'individus collectés par nuit et par filet. Les phases lunaires PQ et DQ (premier et dernier quartier de lune respectivement) sont indiquées en face des dates. Les espèces sont classées selon l'ordre taxonomique établi par Nelson (1994).

Date	Phase lunaire	<i>Albulia glossodonta</i>	<i>Leptocéphales</i>	<i>Ophichthidae</i> sp1	<i>Synodontidae</i> sp1	<i>Synodus dermatogenys</i>	<i>Carapidae</i> sp1	<i>Antennarius sp1</i>	<i>Antennarius commersonii</i>	<i>Mugilidae</i> sp1	<i>Exocoetidae</i> sp1	<i>Exocoetidae</i> sp2	<i>Hyorthamphus dussumieri</i>	<i>Myripristis</i> sp1	<i>Myripristis</i> sp2	<i>Neoniphon sp1</i>	<i>Neoniphon argenteus</i>	<i>Neoniphon opercularis</i>	<i>Neoniphon sambara</i>	<i>Sargocentron</i> sp1	<i>Choerichthys sp1</i>	<i>Choerichthys sculpus</i>	<i>Coryphichthys flavofasciatus</i>	<i>Aulostomus chinensis</i>	<i>Fistularia commersonii</i>	<i>Scorpaenopsis sp1</i>	<i>Scorpaenopsis diabolus</i>	<i>Scorpaenopsis sp2</i>	<i>Pterois antennata</i>				
17-juin			61	2						6							2																
18-juin			25	5	1												2						1										
19-juin	PQ		28																														
20-juin			60	1													1						1										
21-juin			124	1	1		1										1						1										
2-juil.		1	112				1																14										
3-juil.		2	106								1												6										
4-juil.	DQ	1	102																			1	2										
5-juil.			72																				14										
6-juil.			73																			1	32										
31-juil.			149				1																54										
1-août			247	2																			35										
2-août	DQ		257				1																5										
3-août			117	1			1																9	1									
4-août			119	1																			1										
15-août			483	12		5	2			2												2	5			10							
16-août			810	12			1			1													2										
17-août	PQ		226	8																													
18-août			944	1																						1							
19-août			81	5																			3										
30-août			215																														
31-août		2	43							1																							
1-sept.	DQ		310			1	1			1													15				1						
2-sept.			65																				2										
3-sept.		4	123	3																			44										
12-sept.		10	243			1						2											62			1							
13-sept.			290			1				1													1										
14-sept.	PQ	6	526	3		1											5		2			1	5										
15-sept.		1	380	1																			1	1									
16-sept.			67	6	1	2													1				12										

Date	Phase lunaire	<i>Albulia glossodonta</i>	Leptocephales	Ophichthidae sp1	<i>Synodontidae</i> sp1	<i>Synodus dermatogenys</i>	Carapidae sp1	<i>Antennarius</i> sp1	<i>Antennarius commersonii</i>	Mugilidae sp1	Exocoetidae sp1	Exocoetidae sp2	<i>Hyporhamphus dussumieri</i>	<i>Myripristis</i> sp1	<i>Myripristis</i> sp2	<i>Neoniphon</i> sp1	<i>Neoniphon argenteus</i>	<i>Neoniphon opercularis</i>	<i>Neoniphon sammara</i>	Sargocentron sp1	<i>Choerichthys</i> sp1	<i>Choerichthys sculpus</i>	<i>Corythoichthys flavofasciatus</i>	<i>Aulostomus chinensis</i>	<i>Fistularia commersonii</i>	<i>Scorpaenopsis</i> sp1	<i>Scorpaenopsis</i> sp2	<i>Scorpaenopsis diabolus</i>	<i>Pterois antennata</i>		
29-sept.		8		1		0																			1						
30-sept.		6	106		1	0		1															21						4		
1-oct.	DQ		53		1	1																									
2-oct.		2	113			4	2	1															105								
3-oct.			35			2				1													44								
12-oct.			16	1																											
13-oct.		1	20	7													2														
14-oct.	PQ		457	1																											
15-oct.		2	104	3						1							3						1								
16-oct.		3	307																												
28-oct.		3	2030																				6								
29-oct.			285				1																3								
30-oct.	DQ	11	270			2																	31								
31-oct.		11	1150	1	1	127																	125								
1-nov.		22	1110			10	1																18								
11-nov.																							31								
12-nov.		1	5																												
13-nov.	PQ		116	9		1	2			3							3					1	3	219						4	
14-nov.			9																				2								2
15-nov.			21		1																		2								
27-nov.			151				2																1	58							2
28-nov.		8	131				5																14								
29-nov.	DQ	8	158				1			1													21								
30-nov.		1					3			1													52								1
1-déc.		41	680			2	4			32							1					3	81								1
11-déc.			75	2			1			4									1												
13-déc.			94	1																			1								
14-déc.	PQ		160	6						1						1							2								
15-déc.			50							2													1			1					
16-déc.		2	12							1																					
26-déc.		20	202		1																										
27-déc.			248				3			1													157								
28-déc.	DQ		480																												
29-déc.			800			20																	48								
30-déc.		2	184			4				1													11								

Date	Phase lunaire	<i>Albulia glossodonta</i>	Leptocephales	Ophichthidae sp1	Synodontidae sp1	<i>Synodus dermatogenys</i>	Carapidae sp1	<i>Antennarius sp1</i>	<i>Antennarius commersonii</i>	Mugilidae sp1	Exocoetidae sp1	Exocoetidae sp2	<i>Hyporhamphus dussumieri</i>	<i>Myripristis</i> sp1	<i>Myripristis</i> sp2	<i>Neoniphon sp1</i>	<i>Neoniphon argenteus</i>	<i>Neoniphon opercularis</i>	<i>Neoniphon sammara</i>	Sargocentron sp1	<i>Choerichthys sp1</i>	<i>Choerichthys sculpus</i>	<i>Corythoichthys flavofasciatus</i>	<i>Aulostomus chinensis</i>	<i>Fistularia commersonii</i>	<i>Scorpaenopsis sp1</i>	<i>Scorpaenopsis sp2</i>	<i>Scorpaenopsis diabolus</i>	<i>Pterois antennata</i>							
10-janv.		6	62	1	1																				1			2								
11-janv.		8	69	3	2																		4						3							
12-janv.	PQ	7	80	6	2	1							1									1	1													
13-janv.		5	14		1						1																									
14-janv.		109	80		1																															
24-janv.		5	250		3	4				6															1											
25-janv.		3	280		6	1	1																													
26-janv.	DQ	69	660			2				6													1	40												
27-janv.		6	93			2	2										1						1	165	1											
28-janv.		20	330			10	2			2											1	2	7													
8-févr.		1	320				1																													
9-févr.			73																																	
10-févr.	PQ		172											1																						
11-févr.		1	350																			1														
12-févr.		1	310				2																													
23-févr.			134	1																																
24-févr.			32						1																											
25-févr.	DQ	1	58																																	
26-févr.		1	62			4																	2													
27-févr.		1	18																																	
10-mars			300		1		4			3										1																
11-mars		1	139		1					2			1																							
12-mars	PQ		93																																	
13-mars			73																																	
14-mars		1	34																	1																
24-mars			690		4									1		1																				
25-mars			630											1																						
27-mars	DQ	3	66			4															1															
28-mars			110	1	1																															
29-mars		1	43																																	

Date	Phase lunaire	<i>Albulia glossodonta</i>	Leptocephales	Ophichthidae sp1	<i>Synodontidae</i> sp1	<i>Synodus dermatogenys</i>	Carapidae sp1	<i>Artemenarius</i> sp1	<i>Artemenarius commersonii</i>	Mugilidae sp1	Exocoetidae sp1	Exocoetidae sp2	<i>Hyporhamphus dussumieri</i>	<i>Myrristis</i> sp1	<i>Myrristis</i> sp2	<i>Neoniphon</i> sp1	<i>Neoniphon argenteus</i>	<i>Neoniphon opercularis</i>	<i>Neoniphon sammara</i>	<i>Sargocentron</i> sp1	<i>Choerichthys</i> sp1	<i>Choerichthys sculpus</i>	<i>Corythoichthys flavofasciatus</i>	<i>Aulostomus chinensis</i>	<i>Fistularia commersonii</i>	<i>Scorpaenopsis</i> sp1	<i>Scorpaenopsis</i> sp2	<i>Scorpaenopsis diabolus</i>	<i>Pterois antennata</i>		
9-avr.			20	1															3	2			3	1	1			1			
10-avr.		1	137							3								2	27	2			4	1	1						
11-avr.	PQ		46											1																	
12-avr.			101																				1								
13-avr.			28				1										1														
23-avr.			107				2																								
24-avr.		1	212				4																								
25-avr.	DQ		65				2															1	1								
26-avr.			260				2																					1		1	
27-avr.			46																												
8-mai			31		3					3							2		12						2	1					
9-mai			26														1		1										3		
10-mai	PQ		49						1								1						1								
11-mai			116				1																1								
12-mai		1	164	1	1												1						5							2	
22-mai			167		1					1																					
23-mai			138							2													2								
24-mai	DQ		423			2	3			3													20								
25-mai			81			2	1																4						1		
26-mai			80			9																	17	1		1					
7-juin			202		3	2	2			2									10				30		2						
9-juin			18																1				1								
10-juin	PQ																														
11-juin			47																												
12-juin																							2								
21-juin			23																				10								
22-juin			16																				1								
23-juin	DQ		13																				14								
24-juin			10																					13							
25-juin			8				1																	17							

Date	Phase lunaire	<i>Pterois radiata</i>	<i>Caracanthus unipinna</i>	<i>Thysanophrys</i> sp 1	<i>Gramistes sexlineatus</i>	<i>Pseudochromis</i> sp 1	Apogonidae sp 1	Apogonidae sp 2	Apogonidae sp 3	Apogonidae sp 4	Apogonidae sp 5	<i>Pristipogon exostigma</i>	<i>Pristipogon traenatus</i>	<i>Scomberoides lysan</i>	<i>Lutjanus kasmira</i>	<i>Lethrinus</i> sp 1	<i>Lethrinus harak</i>	<i>Parupeneus barberinus</i>	<i>Parupeneus multifasciatus</i>	<i>Chaetodon auriga</i>	<i>Chaetodon trifascialis</i>	<i>Chaetodon lunulatus</i>	<i>Chaetodon ulientensis</i>	<i>Centropyge flavissimus</i>	<i>Paracirrhites arcatus</i>	Pomacentridae sp 1	Pomacentridae sp 2	Pomacentridae sp 3	<i>Abudefduf sexfasciatus</i>						
17-juin												1						1			1														
18-juin							1											3																	
19-juin	PQ						3	3					1																						
20-juin							1	1																											
21-juin							3	1										2																	
2-juil.							6																												
3-juil.							1																												
4-juil.	DQ						1		4																						1				
5-juil.																																			
6-juil.					1		2						1																						
31-juil.										1																									
1-août										1									1																
2-août	DQ							2														3													
3-août								1																											
4-août																																			
15-août						49		84		1												6													
16-août						3		3																											
17-août	PQ					2		2																											
18-août																																			
19-août																																			
30-août									1																										
31-août																						3													
1-sept.	DQ																																		
2-sept.																																			
3-sept.																																			
12-sept.					1	50																													
13-sept.						9																													
14-sept.	PQ					1				1																									1
15-sept.																																			
16-sept.																			1			1													

Date	Phase lunaire	<i>Pterois radiata</i>	<i>Caracanthus unipinna</i>	<i>Thysanophrys</i> sp 1	<i>Gramistes sexlineatus</i>	<i>Pseudochromis</i> sp 1	Apogonidae sp 1	Apogonidae sp 2	Apogonidae sp 3	Apogonidae sp 4	Apogonidae sp 5	<i>Pristiapogon exostigma</i>	<i>Pristiapogon traenatus</i>	<i>Scomberoides lysan</i>	<i>Lutjanus kasmira</i>	<i>Lethrinus sp 1</i>	<i>Lethrinus hakak</i>	<i>Parupeneus barberinus</i>	<i>Parupeneus multifasciatus</i>	<i>Chaetodon auriga</i>	<i>Chaetodon trifascialis</i>	<i>Chaetodon lunulatus</i>	<i>Chaetodon ulientensis</i>	<i>Centropyge flavissimus</i>	<i>Paracirrhites arcatus</i>	Pomacentridae sp 1	Pomacentridae sp 2	Pomacentridae sp 3	<i>Abudefduf sexfasciatus</i>		
29-sept. 30-sept. 1-oct. 2-oct. 3-oct.	DQ																														
12-oct. 13-oct. 14-oct. 15-oct. 16-oct.	PQ				1				1										1	1											
28-oct. 29-oct. 30-oct. 31-oct. 1-nov.	DQ																													1	
11-nov. 12-nov. 13-nov. 14-nov. 15-nov.	PQ				1	5				1						3		1	2			1		2							
27-nov. 28-nov. 29-nov. 30-nov. 1-déc.	DQ		1											2				2				4		4		4		1			
11-déc. 13-déc. 14-déc. 15-déc. 16-déc.	PQ											1						3	1		1				2				1	4	
26-déc. 27-déc. 28-déc. 29-déc. 30-déc.	DQ																	1												3	10

Date	Phase lunaire	<i>Pterois radiata</i>	<i>Caracanthus unipinna</i>	<i>Thysanophrys</i> sp 1	<i>Gramistes sexlineatus</i>	<i>Pseudochromis</i> sp 1	Apogonidae sp 1	Apogonidae sp 2	Apogonidae sp 3	Apogonidae sp 4	Apogonidae sp 5	<i>Pristipogon exostigma</i>	<i>Pristipogon traenatus</i>	<i>Scomberoides lysan</i>	<i>Lutjanus kasmira</i>	<i>Lethrinus sp 1</i>	<i>Lethrinus harak</i>	<i>Parupeneus barberinus</i>	<i>Parupeneus multifasciatus</i>	<i>Chaetodon auriga</i>	<i>Chaetodon trifascialis</i>	<i>Chaetodon lunulatus</i>	<i>Chaetodon ulientensis</i>	<i>Centropyge flavissimus</i>	<i>Paracirrhites arcatus</i>	Pomacentridae sp 1	Pomacentridae sp 2	Pomacentridae sp 3	<i>Abudefduf sexfasciatus</i>	
10-janv. 11-janv. 12-janv. 13-janv. 14-janv.	PQ	1												1																3
24-janv. 25-janv. 26-janv. 27-janv. 28-janv.	DQ				2		2								1				3		2	1		1						
8-févr. 9-févr. 10-févr. 11-févr. 12-févr.	PQ																	10	3					2						
23-févr. 24-févr. 25-févr. 26-févr. 27-févr.	DQ								1						1			1	1			1	1							1
10-mars 11-mars 12-mars 13-mars 14-mars	PQ			1											2		17	4	2											5
24-mars 25-mars 27-mars 28-mars 29-mars	DQ																													2

Date	Phase lunaire	<i>Abudefduf sexfasciatus</i>	<i>Pomacentridae</i> sp3	<i>Pomacentridae</i> sp2	<i>Pomacentridae</i> sp1	<i>Paracirrhites arcatus</i>	<i>Centropyge flavissimus</i>	<i>Chaetodon ulientensis</i>	<i>Chaetodon lunulatus</i>	<i>Chaetodon trifasciatus</i>	<i>Chaetodon auriga</i>	<i>Parupeneus multifasciatus</i>	<i>Parupeneus barberinus</i>	<i>Lethrinus harak</i>	<i>Lethrinus</i> sp1	<i>Lutjanus kasmira</i>	<i>Scomberoides lysan</i>	<i>Pristipogon traenatus</i>	<i>Pristipogon exostigma</i>	Apogonidae sp5	Apogonidae sp4	Apogonidae sp3	Apogonidae sp2	Apogonidae sp1	<i>Pseudochromis</i> sp1	<i>Grammistes sexlineatus</i>	<i>Thysanophrys</i> sp1	<i>Caracanthus unipinna</i>	<i>Pterois radiata</i>		
9-avr. 10-avr. 11-avr. 12-avr. 13-avr.	PQ											2 1	1	2 13 1																	
23-avr. 24-avr. 25-avr. 26-avr. 27-avr.	DQ																	4 1	1							1					
8-mai 9-mai 10-mai 11-mai 12-mai	PQ												1	38 45								1			1						
22-mai 23-mai 24-mai 25-mai 26-mai	DQ																					1 1 1				1					
7-juin 9-juin 10-juin 11-juin 12-juin	PQ													10																	
21-juin 22-juin 23-juin 24-juin 25-juin	DQ																														

Date	Phase lunaire	<i>Chromis iomelas</i>	<i>Chromis viridis</i>	<i>Chromis xanthurus</i>	<i>Chrysiptera biocellata</i>	<i>Chrysiptera glauca</i>	<i>Chrysiptera brownriggii</i>	<i>Chrysiptera taupou</i>	<i>Dascyllus aruanus</i>	<i>Dascyllus reticulatus</i>	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	<i>Pomacentrus coelestis</i>	<i>Pomacentrus pavo</i>	<i>Pomacentrus vaiuli</i>	<i>Stegastes albifasciatus</i>	<i>Stegastes nigricans</i>	<i>Novaculichthys taeniourus</i>	<i>Halichoeres</i> sp1	<i>Thalassoma</i> sp1	<i>Uranoscopus sulphureus</i>	<i>Blenniidae</i> sp1	<i>Petrosites</i> sp1	<i>Melacanthus atrodorsalis</i>	<i>Amblyobius phalaena</i>	<i>Ptereleotris evides</i>	<i>Siganus spinus</i>	Acanthuridae sp1	Acanthuridae sp2	Acanthuridae sp3		
17-juin															19	80									5						
18-juin					8			7							13	41									11						
19-juin	PQ				8										2	16									8						
20-juin			3		11				1						16	14				1					83						
21-juin					31										10	13		1							99						
2-juil.			13		17			40				38			2	2							13								
3-juil.					49			5				3			2	2															
4-juil.	DQ				213			15				4			6							1		1	21						
5-juil.					2							3			1										8						
6-juil.					79			28				6						1						1	1580						
31-juil.					49			2				33			2								5	3	41						
1-août					90							18			1	1							2		188						
2-août	DQ							2				9			2	4							1		363						
3-août					273										12	2							1		74						
4-août					620							5			2	1									146						
15-août			114		312			38	2210			137											14	23	235						
16-août			12		606			2	9			1			1	1									46						
17-août	PQ		1		399				6						1							3			7						
18-août			1		430				1																6						
19-août			14		343			84	2														1		12						
30-août			15		12			6								8															
31-août			1		29											2															
1-sept.	DQ		2		276			12	2			24			4	18															
2-sept.					13			1							1																
3-sept.			1		11			1							1	2							1								
12-sept.			6		71			14				5				6						9	1								
13-sept.					112			2							3	55															
14-sept.	PQ				407			3	2			1			7	51															
15-sept.					258	1		6	2						4	7							9								
16-sept.					115	1		4	4			1			4	12						6									

Date	Phase lunaire	<i>Chromis iomelas</i>	<i>Chromis viridis</i>	<i>Chromis xanthurus</i>	<i>Chrysiptera biocellata</i>	<i>Chrysiptera glauca</i>	<i>Chrysiptera brownriggii</i>	<i>Chrysiptera taupou</i>	<i>Dascyllus aruanus</i>	<i>Dascyllus reticulatus</i>	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	<i>Pomacentrus coelestis</i>	<i>Pomacentrus pavo</i>	<i>Pomacentrus vaiuli</i>	<i>Stegastes albifasciatus</i>	<i>Stegastes nigricans</i>	<i>Novaculichthys taenourus</i>	<i>Halichoeres</i> sp1	<i>Thalassoma</i> sp1	<i>Uranoscopus sulphureus</i>	<i>Blenniidae</i> sp1	<i>Petrosites</i> sp1	<i>Melacanthus atrodorsalis</i>	<i>Amblyobius phalaena</i>	<i>Ptereleotris evides</i>	<i>Siganus spinus</i>	Acanthuridae sp1	Acanthuridae sp2	Acanthuridae sp3		
29-sept.					8											3															
30-sept.					88											1															
1-oct.	DQ				33				1							4															
2-oct.					33																										
3-oct.					96				2							3															
12-oct.			1		3																										
13-oct.					9										2																
14-oct.	PQ				11										1																
15-oct.					23										4	3							2								
16-oct.					7										1								1								
28-oct.			19		29											5							1			1					
29-oct.			10		45											3															
30-oct.	DQ		15		53			5	1	1						4						9				59					
31-oct.			3		108											1						1				26					
1-nov.			8		238			34								52						1				3					
11-nov.			4		194			3	19								2														
12-nov.			3		5			1	4							4															
13-nov.	PQ	1	16		1620	49		41	30					2		14						103		1							
14-nov.			8		156			4														2		1							
15-nov.			4		35			3	2							1						2	1		1						
27-nov.			4					10	1		1	11				1							24			99					
28-nov.			1		338							37											3	4	4	42					
29-nov.	DQ		4		28				1			357										4	3			14					
30-nov.			1		21							6											1			216					
1-déc.					233			32	5													2	4			1230					
11-déc.		6		5			2																								
13-déc.			3		76				1																						
14-déc.	PQ				480				1																						1
15-déc.			9		28			1	1																						
16-déc.					30																										
26-déc.			5		85				3							1															
27-déc.					163				2							3								2							
28-déc.	DQ				11							2				3										1					
29-déc.					370							40				10										270	1				
30-déc.					144							6																			

Date	Phase lunaire	<i>Chromis iomelas</i>	<i>Chromis viridis</i>	<i>Chromis xanthurus</i>	<i>Chrysiptera biocellata</i>	<i>Chrysiptera glauca</i>	<i>Chrysiptera brownriggii</i>	<i>Chrysiptera taupou</i>	<i>Dascyllus aruanus</i>	<i>Dascyllus reticulatus</i>	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	<i>Pomacentrus coelestis</i>	<i>Pomacentrus pavo</i>	<i>Pomacentrus vaiuli</i>	<i>Stegastes albifasciatus</i>	<i>Stegastes nigricans</i>	<i>Novaculichthys taenourus</i>	<i>Halichoeres</i> sp1	<i>Thalassoma</i> sp1	<i>Uranoscopus sulphureus</i>	<i>Blenniidae</i> sp1	<i>Petrosites</i> sp1	<i>Melacanthus atrodorsalis</i>	<i>Amblyobius phalaena</i>	<i>Ptereleotris evides</i>	<i>Siganus spinus</i>	<i>Acanthuridae</i> sp1	<i>Acanthuridae</i> sp2	<i>Acanthuridae</i> sp3	
10-janv.					23				6			4						1				6		8						
11-janv.			17		59				7						3			1												
12-janv.	PQ		5		237				1			9						1				8		2						
13-janv.			2		14																				1					
14-janv.									1													1								
24-janv.			1		3																1	2		7	36				4	
25-janv.			3		22											4						1	1		17					
26-janv.	DQ		1		40										1										418				1	
27-janv.			1		20										2	3								1	10					
28-janv.			4		5											1						1			210				1	
8-févr.																										2				
9-févr.					4																				1					
10-févr.	PQ																													
11-févr.					2																	1								
12-févr.			5		42				7			1			1							2			63		1	2	1	
23-févr.					255		1															10			1					
24-févr.					18																	1								
25-févr.	DQ				169	1									2								1			3	1			
26-févr.					388									4												1				
27-févr.					21																									
10-mars			10		250	10		20		10						1														6
11-mars			5		136			1	13	1	1			1								10			118					2
12-mars	PQ		7		19																									
13-mars			1		5																									
14-mars																														
24-mars			5		54				1			1				1								16	1					
25-mars					15							1																		
27-mars	DQ				2																			1						
28-mars																										1				
29-mars					2											1														

Date	Phase lunaire	<i>Chromis iomelas</i>	<i>Chromis viridis</i>	<i>Chromis xanthurus</i>	<i>Chrysiptera biocellata</i>	<i>Chrysiptera glauca</i>	<i>Chrysiptera brownriggii</i>	<i>Chrysiptera taupou</i>	<i>Dascyllus aruanus</i>	<i>Dascyllus reticulatus</i>	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	<i>Pomacentrus coelestis</i>	<i>Pomacentrus pavo</i>	<i>Pomacentrus vaiuli</i>	<i>Stegastes albifasciatus</i>	<i>Stegastes nigricans</i>	<i>Novaculichthys taenourus</i>	<i>Halichoeres</i> sp1	<i>Thalassoma</i> sp1	<i>Uranoscopus sulphureus</i>	<i>Blenniidae</i> sp1	<i>Petrosites</i> sp1	<i>Melacanthus atrodorsalis</i>	<i>Amblyobius phalaena</i>	<i>Ptereleotris evides</i>	<i>Acanthuridae</i> sp1	<i>Siganus spinus</i>	<i>Acanthuridae</i> sp2	<i>Acanthuridae</i> sp3	
9-avr.					1			2														2							2	
10-avr.			1		5				1													1		2	6					
11-avr.	PQ																								62					
12-avr.					1				2																4					
13-avr.																														
23-avr.					10																									
24-avr.					139							1				5						4		5						
25-avr.	DQ				14																	1	2							
26-avr.					399				2							6	1					2		3						
27-avr.			1		5																	1								
8-mai			10		22			3	81													5		400						
9-mai			4		32			2	82													8		2	5					
10-mai	PQ		1					2														8		2	5					
11-mai			1		1																	1								
12-mai			1		1			1	1													6								
22-mai			3		190	1		2	1			1										4	1		5					
23-mai			12		436			12	12						3	30						22	3	3	5					
24-mai	DQ		1		122				1			1				2						1			31					
25-mai			1		119			1	5							1							1		15					
26-mai			1		130				2			5				1						1			19					
7-juin								1	19			1		1								1			1750					
9-juin					64			3							4							2			8					
10-juin	PQ				1																									
11-juin					16							1												1	14					
12-juin																														
21-juin			1		188			1					1			10						3			3					
22-juin					32	1							1			9									3					
23-juin	DQ				23											4									1					
24-juin					27																				4					
25-juin					31																				8					

Date	Phase lunaire	Acanthuridae sp4	Acanthurus lineatus	Acanthurus olivaceus	Acanthurus triostegus	Ctenochaetus striatus	Naso annulatus	Naso brevirostris	Zebrasoma scopas	Zebrasoma veliferum	Sphyrxenidae sp 1	Bothus sp 1	Bothus sp2	Bothus pantherinus	Soleidae sp 1	Soleidae sp2	Soleidae sp3	Pseudobalistes flavimarginatus	Rhinecanthus aculeatus	Pseudobalistes fuscus	Ostracion cubicus	Ostracion meleagris	Canthigaster sp 1	Canthigaster solandri	Arothron sp 1	Arothron sp2
17-juin					10							26		9												
18-juin					3							4		11												
19-juin	PQ				4							4		3												
20-juin					20							19		12			1									
21-juin					10							4		16			1				1					
2-juil.												7		6												
3-juil.										1		5		6				1								
4-juil.	DQ											14		1			4									
5-juil.												3		10			1									
6-juil.												9		28			6									
31-juil.					2							1		5			95									
1-août					1		1					34		21			38									
2-août	DQ											11		9			15									
3-août					1							16		33			19									
4-août												9		10			8									
15-août					1							84	1	3			18									6
16-août												25		2												
17-août	PQ											11														
18-août												9														
19-août												17		6												
30-août																	10									
31-août														1			2									
1-sept.	DQ											15		6			353									
2-sept.												2		9			44									
3-sept.					2							3		9			10									
12-sept.					3							6					1									
13-sept.					1							3		9												
14-sept.	PQ				1							2		4												
15-sept.					1							3		6												
16-sept.					4							1		25			1									

Date	Phase lunaire	Acanthuridae sp4	Acanthurus lineatus	Acanthurus olivaceus	Acanthurus triostegus	Ctenochaetus striatus	Naso annulatus	Naso brevirostris	Zebrasoma scopas	Zebrasoma veliferum	Spirotraenidae sp1	Bothus sp1	Bothus sp2	Bothus pantherinus	Soleidae sp1	Soleidae sp2	Soleidae sp3	Pseudobalistes flavimarginatus	Rhinecanthus aculeatus	Pseudobalistes fuscus	Ostracion cubicus	Ostracion meleagris	Canthigaster sp1	Canthigaster solandri	Arothron sp1	Arothron sp2	
29-sept.	DQ											2		9			1										
30-sept.														1			140						2				
1-oct.												2					9										
2-oct.												5					21							1			
3-oct.											5						49										
12-oct.	PQ																										
13-oct.					1																						
14-oct.												1		1													
15-oct.						2																					
16-oct.					1												1										
28-oct.	DQ																160										
29-oct.												4		3			40										
30-oct.					7							12		18			245						1				
31-oct.					8			1				9		99			29										
1-nov.				10		2					4		16			8											
11-nov.	PQ											1		2			1										
12-nov.																											
13-nov.					5				1		6	1		41			4					1		5			
14-nov.												1		8													
15-nov.													5											2			
27-nov.	DQ											4		4			7									3	
28-nov.												1	2				23										
29-nov.					1							2	4	16	1		104									1	
30-nov.												1		8	1		32									1	
1-déc.							5				1		4			38											
11-déc.	PQ											3		4													
13-déc.														9			3										
14-déc.														1			4										
15-déc.					8									2			1			1							
16-déc.																11											
26-déc.	DQ											22		3	1		22										
27-déc.												2		9			7									1	
28-déc.												49	1	27													
29-déc.						1								360													1
30-déc.														37													

Date	Phase lunaire	Acanthuridae sp4	Acanthurus lineatus	Acanthurus olivaceus	Acanthurus triostegus	Ctenochaetus striatus	Naso annulatus	Naso brevirostris	Zebrasoma scopas	Zebrasoma veliferum	Sphyracnidae sp 1	Bothus sp 1	Bothus sp 2	Bothus pantherinus	Soleidae sp 1	Soleidae sp 2	Soleidae sp 3	Pseudobalistes flavimarginatus	Rhinecanthus aculeatus	Pseudobalistes fuscus	Ostracion cubicus	Ostracion meleagris	Canthigaster sp 1	Canthigaster solandri	Arothron sp 1	Arothron sp 2	
10-janv.	PQ										2	9		1			11										
11-janv.											3	12	1	5			4										
12-janv.											1	8	1	22			5										
13-janv.													5					3									
14-janv.													9					3									
24-janv.	DQ		1		1							15		13			163										
25-janv.					1							17		4			126										
26-janv.					5	9						36		14			324								1		
27-janv.					1							4		28			47										
28-janv.				1	3	7						25		30	4		176										
8-févr.	PQ																92										
9-févr.																	14										
10-févr.														1			16										
11-févr.												1	3	7			39										
12-févr.				2							1	1	3	25													
23-févr.	DQ											1					10										
24-févr.												5					6										
25-févr.												9		7			12										
26-févr.												6		14			6										
27-févr.												3		2			6										
10-mars	PQ	2			1							1		16													
11-mars												7		2			8										
12-mars												5		2													
13-mars																											
14-mars															3			8									
24-mars	DQ					1											58										
25-mars						1						1															
27-mars						1						3		34			2										
28-mars									1			6		11													
29-mars												1		1													

Date	Phase lunaire	Acanthuridae sp4	Acanthurus lineatus	Acanthurus olivaceus	Acanthurus triostegus	Ctenochaetus striatus	Naso annulatus	Naso brevirostris	Zebrasoma scopas	Zebrasoma veliferum	Sphyraenidae sp1	Bothus sp1	Bothus sp2	Bothus pantherinus	Soleidae sp1	Soleidae sp2	Soleidae sp3	Pseudobalistes flavimarginatus	Rhinecanthus aculeatus	Pseudobalistes fuscus	Ostracion cubicus	Ostracion meleagris	Canthigaster sp1	Canthigaster solandri	Arothron sp1	Arothron sp2
9-avr. 10-avr. 11-avr. 12-avr. 13-avr.	PQ							2				3 3 1 1	1	11 5 29 17 2			8 9 1 2									
23-avr. 24-avr. 25-avr. 26-avr. 27-avr.	DQ											15 23 2 7 1		2 29 20 1			5 7 10 3 15									
8-mai 9-mai 10-mai 11-mai 12-mai	PQ											7 8 3 23 5		4 6 4 7	2 3									1		
22-mai 23-mai 24-mai 25-mai 26-mai	DQ				1							14 3 17 12 8		2 88 25 50	9 4			2 2 5								
7-juin 9-juin 10-juin 11-juin 12-juin	PQ											85 2 1		27 2		1									1	
21-juin 22-juin 23-juin 24-juin 25-juin	DQ											14 5 13		8 3 6 5				11 1 9 12 14								

ANNEXE 2

Ces tableaux présentent les données de capture pour chacune des 137 espèces collectées sur les sites Nord, Est et Sud (cf. chapitre 1, § 3.3.) au cours du suivi spatial en septembre 2002, décembre 2002, mars 2003 et juin 2003. Les valeurs correspondent au nombre d'individus collectés par nuit et par filet. Les phases lunaires PQ et DQ (premier et dernier quartier de lune respectivement) sont indiquées en face des dates. Les espèces sont classées selon l'ordre taxonomique établi par Nelson (1994).

	Phase lunaire	<i>Albula glossodonta</i>			Leptocéphales			Ophichthidae sp1			<i>Atherinomorus</i> sp1			Synodontidae sp1			Synodontidae sp2			<i>Synodus dermatogenys</i>			Carapidae sp1		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
12-sept.		10	2		243	28	11				5		1	1										2	
13-sept.					290	30	7				23		1												
14-sept.	PQ	6	1		526	8	24		3		2		1					5							
15-sept.		1			380	11	15		1		5										1				
16-sept.			7		67	14	6		6		1		1	5				2							
29-sept.		8		2		11	76		1					1	20		1								
30-sept.		6			106		160				1		1	18			2							2	
1-oct.	DQ		8	1	53	12	95				2		1	3	5			1	1		21				
2-oct.		2			113		183											4			24		2	3	
3-oct.				5	35		62										1	2			8				
11-déc.			1		75	19	131		2		5												1		
13-déc.					94	81	100		1		4											1			
14-déc.	PQ				160	124	155		6		15				13						2				4
15-déc.			3		50	89	58				15			5										5	1
16-déc.		2			12		13			1															
26-déc.		20			202	18	61						1												
27-déc.			5		248	172	287														62		3	3	
28-déc.	DQ				480	30	60																	1	1
29-déc.			2		800	137	106		3			1		7	6			20	8		17		1	3	
30-déc.		2	4		184	36	61		1									4			7				
10-mars					300	19	4						1	8									4		
11-mars		1			139	16	1						1												
12-mars	PQ				93	29	34		2					6	4										
13-mars			1		73	44	11			1				1										1	
14-mars		1			34	1																			
24-mars					690	36	14						4												
25-mars					630	18	5								1						5	3			1
27-mars	DQ	3	2	3	66	20	34											4			2	4			
28-mars				4	110	18	13		1	1			1								16	11			
29-mars		1	4	4	43	62	8								1						5	4			
7-juin				1	202	2	10						3	5	2			2	1				2	1	
9-juin					6	9	4																		
10-juin	PQ				18	5								7										1	
11-juin					4	3																			
12-juin					47	1	3																		
21-juin			2		23	7	7							2	2						5	1		1	1
22-juin			3	1	16	19	9							3	1						1	3		4	1
23-juin	DQ		4	1	13	40	6							1	2						2	4		4	
24-juin			1	4	10	28	20								3			1				7		1	
25-juin			2		8	29	1							1	3						6	5		1	1

Date	Phase lunaire	<i>Antennarius</i> sp2			<i>Antennarius commersonii</i>			Mugilidae sp1			Exocoetidae sp1			Exocoetidae sp2			<i>Hyporhamphus dussumieri</i>			Holocentridae sp1			<i>Myripristis</i> sp1		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
12-sept.												2													
13-sept.								1																	
14-sept.	PQ																								
15-sept.												2													
16-sept.												3													
29-sept.													3			3									
30-sept.		1		1			10			5			2			2									
1-oct.	DQ			1						3			3		1	3									
2-oct.		1								4			1												
3-oct.								1		3															
11-déc.								4	1	3															
13-déc.										2				2											
14-déc.	PQ							1	1	13									1						
15-déc.								2	4	4															
16-déc.								1																	
26-déc.										2															
27-déc.								1	2																
28-déc.	DQ																								1
29-déc.									1	3															
30-déc.								1		5															
10-mars								3	2					1					1						
11-mars								2	1	1							1								
12-mars	PQ																								
13-mars										1															
14-mars									1																1
24-mars																									1
25-mars																									1
27-mars	DQ																								
28-mars										1															
29-mars										4															
7-juin								2				2	25												
9-juin																									
10-juin	PQ																								
11-juin																									
12-juin									1	1															
21-juin										3			2												
22-juin									2				3												
23-juin	DQ																								
24-juin								2	8			1	2			4						1			
25-juin									3			1	2			1									

Date	Phase lunaire	<i>Myripristis</i> sp2			<i>Myripristis</i> sp3			<i>Neoniphon</i> sp1			<i>Neoniphon argenteus</i>			<i>Neoniphon sammara</i>			<i>Sargocentron</i> sp1			<i>Sargocentron</i> sp2			<i>Sargocentron</i> sp3		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
12-sept.												1													
13-sept.																									
14-sept.	PQ										5		1		2										1
15-sept.																									4
16-sept.											1				1	3									
29-sept.																									
30-sept.																									
1-oct.	DQ																								
2-oct.																									
3-oct.																									
11-déc.															1	9	30								
13-déc.															1		3								
14-déc.	PQ							1							1		3						1		
15-déc.																2									
16-déc.																									
26-déc.																									
27-déc.																									
28-déc.	DQ																								
29-déc.																									
30-déc.																									2
10-mars															1	1									1
11-mars																	3								2
12-mars	PQ		1																				6	16	
13-mars															1	1									
14-mars												2				1									
24-mars								1																	
25-mars																									1
27-mars	DQ																	1							3
28-mars																									2
29-mars															1	6									2
7-juin															10		5								
9-juin																1		5							
10-juin	PQ														2		5								
11-juin								1							1		2								
12-juin								1																	
21-juin																									
22-juin																									
23-juin	DQ																								
24-juin																									1
25-juin																									2

Date	Phase lunaire	<i>Choeroichthys sculpus</i>			<i>Corythoichthys flavofasciatus</i>			<i>Fistularia commersonii</i>			<i>Dactyloptena orientalis</i>			<i>Scorpaenopsis sp2</i>			<i>Scorpaenopsis diabolus</i>			<i>Pterois antennata</i>			<i>Thysanophrys sp1</i>		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
12-sept.					62	4		1	1																
13-sept.			2		1																				
14-sept.	PQ	1	1		5	1						1						1							
15-sept.					1	2						1						1							
16-sept.			2	3	12	4	1				4	4													
29-sept.								1				1													
30-sept.				1	21							3					4								
1-oct.	DQ			2								1													
2-oct.				1	15																				
3-oct.				2	44																				
11-déc.			1													1		2	1		1	1			
13-déc.					1	1	1				1	2													
14-déc.	PQ			2	2	14	3					3													
15-déc.					1	14		1	2		1											1			
16-déc.						8	1				1														
26-déc.						7	2																		
27-déc.					157	31					2														
28-déc.	DQ																	1							
29-déc.					48	3	3				1														
30-déc.					11	1	9																		
10-mars							1	1																	1
11-mars					8						1							2							
12-mars	PQ		1		1						1														
13-mars							1																		
14-mars											3														
24-mars							1					1													
25-mars																									
27-mars	DQ		1	1	5	2	1					2													
28-mars				3	1		5					1													
29-mars						2																		1	
7-juin				1	30		1	2										2	1	1					
9-juin																									
10-juin	PQ				1																			1	
11-juin						1																			
12-juin					2	1																			
21-juin					10	14	8																		
22-juin					1	5	3																		
23-juin	DQ				14	8	2				1			1											
24-juin			1	1	13	6	4			1	1													1	
25-juin				1	17	8	8																		

Date	Phase lunaire	<i>Grammistes sexlineatus</i>			<i>Pseudochromis</i> sp1			<i>Pseudochromis</i> sp2			Apogonidae sp1			Apogonidae sp3			Apogonidae sp4			Apogonidae sp5			Apogonidae sp6		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
12-sept.		1			50	1	1																		
13-sept.			1		9	1																			
14-sept.	PQ				1								1		1										
15-sept.																									
16-sept.																									
29-sept.				1																					
30-sept.																									
1-oct.	DQ									2															
2-oct.				1											2										
3-oct.																									
11-déc.				4													2				2				
13-déc.																									
14-déc.	PQ		1	4																					
15-déc.			2	2																					
16-déc.																									
26-déc.				2																					
27-déc.			1	3																					
28-déc.	DQ													1											
29-déc.																									
30-déc.																									
10-mars																	1				1			2	
11-mars		1													4										
12-mars	PQ	2	1																						
13-mars															1										
14-mars																									
24-mars																									
25-mars																									
27-mars	DQ																								
28-mars																									
29-mars			1																						
7-juin																									
9-juin													1	5											
10-juin	PQ													2											
11-juin																									
12-juin																									
21-juin																									
22-juin			1																						
23-juin	DQ																								
24-juin																									
25-juin															1	2									
															1										1

ΛXX

Date	Phase lunaire	<i>Pristiapogon exostigma</i>			<i>Pristiapogon fraenatus</i>			<i>Scomberoides lysan</i>			<i>Lutjanidae</i> sp1			<i>Lutjanus kasmira</i>			<i>Macolor niger</i>			<i>Lethrinus</i> sp1			<i>Lethrinus harak</i>		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud			
12-sept. 13-sept. 14-sept. 15-sept. 16-sept.	PQ																								
29-sept. 30-sept. 1-oct. 2-oct. 3-oct.	DQ						1					4													
11-déc. 13-déc. 14-déc. 15-déc. 16-déc.	PQ	1	2	1				4						1											
26-déc. 27-déc. 28-déc. 29-déc. 30-déc.	DQ							1													1				
10-mars 11-mars 12-mars 13-mars 14-mars	PQ		3										2								17	1			
24-mars 25-mars 27-mars 28-mars 29-mars	DQ						1																1		
7-juin 9-juin 10-juin 11-juin 12-juin	PQ							2													1		3		
21-juin 22-juin 23-juin 24-juin 25-juin	DQ									1											2		2		

Date	Phase lunaire	Mullidae sp2			<i>Mulloidichthys flavolineatus</i>			<i>Mulloides vanicolensis</i>			<i>Parupeneus barberinus</i>			<i>Parupeneus cyclostomus</i>			<i>Parupeneus multifasciatus</i>			<i>Chaetodon auriga</i>			<i>Chaetodon citrinellus</i>			
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	
12-sept.																										
13-sept.																										
14-sept.	PQ																									
15-sept.																										
16-sept.																										
29-sept.																										
30-sept.																										
1-oct.	DQ																									
2-oct.																										
3-oct.																										
11-déc.																										
13-déc.																										
14-déc.	PQ																									
15-déc.																										
16-déc.																										
26-déc.																										
27-déc.																										
28-déc.	DQ																									
29-déc.																										
30-déc.																										
10-mars																										
11-mars																										
12-mars	PQ																									
13-mars																										
14-mars																										
24-mars																										
25-mars																										
27-mars	DQ																									
28-mars																										
29-mars																										
7-juin																										
9-juin																										
10-juin	PQ																									
11-juin																										
12-juin																										
21-juin																										
22-juin																										
23-juin	DQ																									
24-juin																										
25-juin																										

Date	Phase lunaire	<i>Chaetodon ephippium</i>			<i>Chaetodon pelewensis</i>			<i>Chaetodon trifascialis</i>			<i>Chaetodon lunulatus</i>			<i>Chaetodon vagabundus</i>			<i>Chaetodon ulientensis</i>			<i>Centropyge flavissimus</i>			<i>Pomacanthus imperator</i>		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
12-sept.																									
13-sept.									1																
14-sept.	PQ							1	1	1															
15-sept.																									
16-sept.								1	9																
29-sept.																									1
30-sept.										1															
1-oct.	DQ																								
2-oct.										1															
3-oct.										1			1												
11-déc.																									1
13-déc.									1		1														
14-déc.	PQ									1			1									1			1
15-déc.							1		1					1											
16-déc.																									
26-déc.																									
27-déc.																					1		1		
28-déc.	DQ																								
29-déc.																									1
30-déc.																									1
10-mars																									
11-mars																									
12-mars	PQ			1																					
13-mars																									
14-mars																									
24-mars																									
25-mars																									
27-mars	DQ																								
28-mars																									1
29-mars																									
7-juin																									
9-juin																									
10-juin	PQ																								
11-juin																									
12-juin																									
21-juin																									
22-juin																									
23-juin	DQ																								
24-juin																									
25-juin																									1

XXVIII

Date	Phase	<i>Pygoplites diacanthus</i>			<i>Paracirrithes arcatus</i>			Pomacentridae sp1			Pomacentridae sp2			Pomacentridae sp4			Pomacentridae sp5			<i>Abudefduf sexfasciatus</i>			<i>Abudefduf sordidus</i>		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
12-sept.																									
13-sept.																									
14-sept.	PQ																			1	2	1			
15-sept.																					4	1			
16-sept.																									
29-sept.								5	5																
30-sept.									4					5											
1-oct.	DQ								1																
2-oct.									1																
3-oct.									1																
11-déc.																					1	4			
13-déc.																					5	5			
14-déc.	PQ						3			2				3							1	3			
15-déc.						2														4	3				1
16-déc.																									
26-déc.																					2	6			
27-déc.																				3	4	2			1
28-déc.	DQ																				1	8			
29-déc.																				10	2	23			
30-déc.																						1			
10-mars																					3	1			
11-mars																				5	1				
12-mars	PQ																								
13-mars																					1				
14-mars																									
24-mars											2		1												
25-mars																									
27-mars	DQ																								
28-mars																									
29-mars																									
7-juin													1												
9-juin													1												
10-juin	PQ																					4			
11-juin																									
12-juin																						1			
21-juin																									
22-juin																						2			
23-juin	DQ																								
24-juin																									
25-juin																									2

XXX

Date	Phase lunaire	<i>Chromis viridis</i>			<i>Chromis xanthurus</i>			<i>Chrysiptera biocellata</i>			<i>Chrysiptera glauca</i>			<i>Chrysiptera brownriggii</i>			<i>Chrysiptera taupou</i>			<i>Dascyllus aruanus</i>			<i>Dascyllus reticulatus</i>				
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud		
12-sept.		6	8	8				71								14	2	5									
13-sept.				12				112		14						2	1	2									
14-sept.	PQ		5	23				407		8						3	13	7		2				3			
15-sept.				1				258		11		1				6	17	1		2	2			2	1		
16-sept.				3				115	1	5		1				4	3	4		4	1		13		2	2	
29-sept.			2	9				8	4	56								5									
30-sept.				10				88	2	130								10									
1-oct.	DQ			1				33	8	154								8		1				2			
2-oct.				3				33		300								58						10			
3-oct.				2				96		196								4		2				4			
11-déc.		6	20	50				5		20						2	27	60		1	1		26			2	
13-déc.		3	15	35				76	3	22							4	6		1			9				
14-déc.	PQ			36	27			480	169	129		2						111		1			5				
15-déc.		9	21	17				28		41						1	1	14		1			3			1	
16-déc.				30	9			30	1	3								2								1	
26-déc.		5	6	28				85	7	35								2	16		3	1		6			
27-déc.			6	13				163	3			1	1					72		2	1						
28-déc.	DQ		5	5				11	2	95								6				1		5			
29-déc.			10	2				370		78			1					16	34			1		1			
30-déc.			4	8				144	5	79								2									
10-mars		10	1	10				250	8			10	9	1				20	1				52	3		10	
11-mars		5	5	3				136	9	17				1				1	3	1		13	9	2		1	
12-mars	PQ	7	18	17				19	9	4			26										23	5		1	
13-mars		1	61	9				5		3													6			1	
14-mars			113	1																							
24-mars		5	69	25				54		6												1		1			
25-mars			3	19				15																			
27-mars	DQ							2		3											1						
28-mars			1	2																							
29-mars				1				2																			
7-juin		1						1520	9	2			1					1			19		1				
9-juin		1	2	1				15	10	2		1	1								1		2				
10-juin	PQ		17	1				64	1									3					57	2			
11-juin			49	1				1															2	2			
12-juin			18					16															4	1			
21-juin		1	27	530				188	39	150								1	1	1		1		4			
22-juin			76	32				32	60	40		1	1					1				12	1	3	1		
23-juin	DQ		5	15				23	8	35													2	8			
24-juin			3	8				27	62	116				1	7			1	1				1				
25-juin			1					31	26	35					1			1					6	7			

Date	Phase lunaire	<i>Dascyllus trimaculatus</i>			<i>Plectroglyphidodon leucozonus</i>			<i>Pomacentrus coelestis</i>			<i>Pomacentrus pavo</i>			<i>Pomacentrus vaiuli</i>			<i>Stegastes albifasciatus</i>			<i>Stegastes nigricans</i>			Labridae sp1		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
12-sept.								5		1												6			
13-sept.																	3					55			
14-sept.	PQ							1	1	1							7					51			
15-sept.																	4					7		1	
16-sept.								1									4					12			
29-sept.													1	4					1			3			1
30-sept.										2070												1			
1-oct.	DQ									104					1							4			1
2-oct.																									3
3-oct.														2								3			1
11-déc.				1															2			3			3
13-déc.				1																					2
14-déc.	PQ						1			2						2								1	6
15-déc.										48															1
16-déc.										4															
26-déc.																3						1			
27-déc.																1						3		7	
28-déc.	DQ							2	59	88						1	3								
29-déc.								40	44	298												10		1	
30-déc.								6	3	279						2								2	4
10-mars																						1			
11-mars		1								4			1						1						
12-mars	PQ									12														1	
13-mars										13															
14-mars										7															
24-mars								1		20												1			
25-mars								1		1														1	
27-mars	DQ									1															2
28-mars										2															1
29-mars										2												1			
7-juin								1	5	1			1	1	1							2		1	
9-juin								4	22	2									1			1			
10-juin	PQ												113						4						
11-juin									76	2															
12-juin								1	6	8															
21-juin													1	41	68				1			10			
22-juin													1	80	53							9		4	8
23-juin	DQ									37				2								4			4
24-juin														38	255				1					2	23
25-juin														5	175				1					1	3

Date	Phase lunaire	<i>Halichoeres</i> sp1			Blenniidae sp2			Blenniidae sp3			Blenniidae sp4			<i>Petroscirtes</i> sp1			<i>Meiacanthus atrodorsalis</i>			Gobiidae sp1			<i>Amblygobius phalaena</i>			
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	
12-sept.													9	2	9	1	1							3	3	
13-sept.															7		2	1						2	2	
14-sept.	PQ													9										4	4	
15-sept.													9	2										1	1	
16-sept.													6		4									2	2	
29-sept.				1		1	4								7		17							6	6	
30-sept.				1		2	30																	30	30	
1-oct.	DQ														8									15	15	
2-oct.															7									13	13	
3-oct.															4									26	26	
11-déc.				1																			4	14	14	
13-déc.				4																						
14-déc.	PQ			1	1		1	8															1	6	6	
15-déc.														7	11			8	1							
16-déc.																		1	4							
26-déc.				1											1										10	
27-déc.				2																			2	13	41	
28-déc.	DQ																	5						12	22	
29-déc.				1														6	13					2	17	
30-déc.																		2	7							
10-mars																									2	
11-mars													10	5												
12-mars	PQ														7							1		7	48	
13-mars																										
14-mars																										
24-mars																								16	14	5
25-mars															1									1	1	19
27-mars	DQ												1										1	8	3	
28-mars																									5	5
29-mars				1											1										4	4
7-juin				2	1										1											
9-juin				1											1											
10-juin	PQ														2											
11-juin																										
12-juin																1								1		
21-juin															3	7	20		2	15				1	7	7
22-juin																5			5	1				2	22	22
23-juin	DQ																10			2					13	13
24-juin								2								1	7		2					5	12	12
25-juin								3								1	6		1	7					1	1

XXXXI:

Date	Phase lunaire	Microdesmidae sp1			<i>Ptereleotris evides</i>			<i>Siganus punctatus</i>			<i>Siganus spinus</i>			Acanthuridae sp2			Acanthuridae sp3			Acanthuridae sp4			Acanthuridae sp5		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
12-sept.					1	69	78																		
13-sept.						4	23																		
14-sept.	PQ		1			50	26																		
15-sept.			1		1	12	28																		
16-sept.			9		14	52	19																		
29-sept.																									
30-sept.							2910				1														
1-oct.	DQ						32																		
2-oct.							4				7														
3-oct.							81																		
11-déc.			2		5	730	138																		
13-déc.					13	27	52																		
14-déc.	PQ		7	8	29	111	2060						1	1						15			1	1	
15-déc.			1			28	233																		
16-déc.					7	1	11														3				
26-déc.						17	36																		
27-déc.						216	1670			207	77		4	1		2				1			3		
28-déc.	DQ			2	1		650				74														
29-déc.					270	44	230		1	16	38														1
30-déc.						2	26				5														
10-mars							67													6				2	
11-mars					118	2	4													2	1				
12-mars	PQ					71	69														3	2			
13-mars						18	2															3			
14-mars						1															1				
24-mars						1		36																	
25-mars																									
27-mars	DQ																								
28-mars				1		1																			
29-mars							4	7																	
7-juin			12	1	1750	50	5																		1
9-juin					1600	65	18																		
10-juin	PQ				8	7	4																		
11-juin							4																		
12-juin					14	2	22																		
21-juin					3	65	200																		
22-juin					3	31	140																		
23-juin	DQ				1	10	31																		
24-juin					4	132	280																		
25-juin					8	37	125																		

IIIXX

Date	Phase lunaire	Acanthuridae sp6			<i>Acanthurus olivaceus</i>			<i>Acanthurus triostegus</i>			<i>Ctenochaetus striatus</i>			<i>Naso annulatus</i>			<i>Naso brevirostris</i>			<i>Naso unicornis</i>			<i>Naso vlamingii</i>		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
12-sept.							3				1														
13-sept.							1																		
14-sept.	PQ						1																		
15-sept.							1																		
16-sept.							4	1	1																
29-sept.																									
30-sept.														1											
1-oct.	DQ													1			1								
2-oct.																									
3-oct.									1																
11-déc.																									
13-déc.																									1
14-déc.	PQ						8	8	4				6				1								
15-déc.										2	1		2												
16-déc.								1																	
26-déc.											2		5												
27-déc.										2	3		14		4										
28-déc.	DQ												5												
29-déc.									1				2				1	1							
30-déc.											2		8												
10-mars										1		1													
11-mars											1		1												
12-mars	PQ																								
13-mars																									
14-mars							3						1												
24-mars											1	1													
25-mars												1													2
27-mars	DQ											1			4							1			
28-mars																									1
29-mars											2		2												
7-juin														2			1								
9-juin														1											
10-juin	PQ																								
11-juin																									
12-juin																									
21-juin																									
22-juin																									
23-juin	DQ																								
24-juin																									
25-juin											1														

XXXX
V

Date	Phase lunaire	<i>Zebrasoma scopas</i>			<i>Zebrasoma velliferum</i>			Sphyraenidae sp1			<i>Bothus</i> sp1			<i>Bothus</i> sp2			<i>Bothus pantherhinus</i>			Soleidae sp1			Soleidae sp3		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
12-sept.										6	19						1					1	1		
13-sept.										3	2						9	1							
14-sept.	PQ									2	1						4	1							
15-sept.		1								3	1						6	1	3						
16-sept.										1	2	1					25		1				1		
29-sept.										2		5					9		6				1		14
30-sept.												2						7				140	1	80	
1-oct.	DQ									2	1	14										9	2	18	
2-oct.										5		20					1		10			21		69	
3-oct.							1			5		2							3			49		57	
11-déc.				1		1				3							4	4	3			2		3	1
13-déc.				1					1								9							3	
14-déc.	PQ											1					1	1	17				4	4	5
15-déc.		1	1								2						2	2	6				1	1	1
16-déc.																					11				
26-déc.										22		2					3	2	2			1		22	1
27-déc.				1					3	2	2	40					9	20	9				7		
28-déc.	DQ									49				1			27	1	16						
29-déc.											2	5					360		43			4			
30-déc.						1						2					37		16						
10-mars										1	2						16							10	28
11-mars										7							2						8		
12-mars	PQ									5		1					2	1							4
13-mars																		3							
14-mars																	3	8					8		
24-mars								1			9	1							1				58	2	1
25-mars										1		1													2
27-mars	DQ					1				3	4	9					34	6	14			1	2		38
28-mars		1								6	10	15					11	9	14					1	12
29-mars										1	58						1	21	6						1
7-juin						1				85	1	10					27	1	7				1		4
9-juin																			5						
10-juin	PQ									2	3														
11-juin																			1						
12-juin										1		1					2	2							
21-juin								1		14		30					8	1	1				11	16	38
22-juin										5	7				12		3	3	5				1		39
23-juin	DQ										58	17					6	7	4				9	22	15
24-juin											37	7			2		3	7	16				12	7	22
25-juin						1				13	46	2		1			5	7	3				14	46	3

XXXX

Date	Phase lunaire	<i>Balistapus undulatus</i>			<i>Pseudobalistes flavimarginatus</i>			<i>Rhinecanthus aculeatus</i>			<i>Balistoides viridescens</i>			<i>Oxymonacanthus longirostris</i>			<i>Arothron</i> sp1			<i>Arothron</i> sp2			<i>Canthigaster</i> sp1			
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	
12-sept. 13-sept. 14-sept. 15-sept. 16-sept.	PQ																									
29-sept. 30-sept. 1-oct. 2-oct. 3-oct.	DQ						1																		1 2 3 2 14 2 1 2 2	
11-déc. 13-déc. 14-déc. 15-déc. 16-déc.	PQ			1								1														
26-déc. 27-déc. 28-déc. 29-déc. 30-déc.	DQ														2 1		1 1	3 1								1 1 2 1 1 1 2 1 1
10-mars 11-mars 12-mars 13-mars 14-mars	PQ								1																	
24-mars 25-mars 27-mars 28-mars 29-mars	DQ																								2 1	
7-juin 9-juin 10-juin 11-juin 12-juin	PQ																								1 2	
21-juin 22-juin 23-juin 24-juin 25-juin	DQ																								1 1 1 1 1 1	

XXXXVI.

Date	Phase lunaire	<i>Canthigaster benetti</i>			<i>Canthigaster solandri</i>			<i>Canthigaster valentini</i>			Inconnue sp1			Inconnue sp2			Inconnue sp3			Inconnue sp4			Inconnue sp5		
		Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud	Nord	Est	Sud
12-sept.				1																					
13-sept.			1																						
14-sept.	PQ																								
15-sept.																									
16-sept.																									
29-sept.								1																	
30-sept.							6																		
1-oct.																									
2-oct.	DQ				1																				1
3-oct.																									
11-déc.																									
13-déc.																									
14-déc.	PQ																								
15-déc.								1		2															
16-déc.								1																	
26-déc.																									
27-déc.																									
28-déc.	DQ																								
29-déc.																									
30-déc.																									
10-mars																									
11-mars																									
12-mars	PQ							1																	
13-mars																									
14-mars																									
24-mars																									
25-mars																									
27-mars	DQ																								
28-mars																									
29-mars																									1
7-juin																									
9-juin																									
10-juin	PQ																								
11-juin																									
12-juin																									
21-juin																									
22-juin																									
23-juin	DQ																								
24-juin																									
25-juin																									

XXXXVIII

Date	Phase lunaire	Inconnue sp6		
		Nord	Est	Sud
12-sept. 13-sept. 14-sept. 15-sept. 16-sept.	PQ			
29-sept. 30-sept. 1-oct. 2-oct. 3-oct.	DQ			
11-déc. 13-déc. 14-déc. 15-déc. 16-déc.	PQ			
26-déc. 27-déc. 28-déc. 29-déc. 30-déc.	DQ			
10-mars 11-mars 12-mars 13-mars 14-mars	PQ			
24-mars 25-mars 27-mars 28-mars 29-mars	DQ			
7-juin 9-juin 10-juin 11-juin 12-juin	PQ			1
21-juin 22-juin 23-juin 24-juin 25-juin	DQ			

APPROVISIONNEMENT EN LARVES DE POISSONS DU LAGON DE WALLIS (PACIFIQUE SUD)

Résumé :

L'étude de l'approvisionnement du lagon de Wallis en larve de poisson a été effectuée entre juin 2002 et juin 2003 à l'aide de filets stationnaires. Au total 158 espèces appartenant à 42 familles/taxons ont été identifiées au cours de 299 pêches. L'ensemble des 110 959 larves était composé principalement de Pomacentridae (34,8 %), de Leptocephales (27,7 %) et de Ptereleotridae (23,7 %).

Le suivi temporel, mené au Nord de Wallis, a permis de montrer qu'à l'échelle des quartiers de lune et des mois lunaires, la richesse et la composition spécifique étaient peu variables. En revanche, d'importantes variations de l'abondance ont été décelées sur ces échelles de temps. A l'échelle de l'année, aucune tendance n'a pu être extraite des séries temporelles. La plupart des espèces abondantes ont suivi un schéma annuel de colonisation. Ces résultats suggèrent l'absence d'une forte saisonnalité de la colonisation du lagon Nord de Wallis probablement liée à l'absence de saisonnalité de la reproduction.

Le suivi spatial, mené au Nord, à l'Est et au Sud de Wallis a montré, pour la majorité des espèces étudiées (75 %), l'existence de corrélations positives entre les abondances des sites les plus rapprochés (Est et Sud distants de 8 km ou Nord et Est distants de 15 km). Ce résultat suggère que les événements de colonisation s'opèrent à une échelle spatiale de l'ordre de 8-15 km plutôt qu'à l'échelle de 20 km. Les variations spatiales de la colonisation ont été persistantes à plusieurs échelles temporelles (quartier de lune, mois lunaire et année). Les trois sites ont été colonisés par des assemblages de larves distincts. La sélection active d'un habitat par les larves de poissons ou l'influence des facteurs hydrodynamiques pourraient expliquer cette structuration.

Une étude détaillée de la taille (LS) et de l'âge (DVP) à la colonisation de quatre espèces de poissons coralliens a montré que les pondérations pélagiques présentaient des différences de LS et DVP entre sites et entre mois, jusqu'à 10 fois supérieures à celles des pondérations benthiques. La flexibilité de la taille et de l'âge à la colonisation serait un avantage pour les larves issues des pondérations pélagiques qui se déplacent potentiellement sur de plus grandes distances. L'arrivée des larves s'est déroulée à un âge plus jeune en été qu'en hiver. Ces différences étant significatives uniquement pour une espèce. Cela suggère que les variables environnementales ont une influence sur le développement des larves au cours de leur phase pélagique qui pourrait se répercuter sur la période de colonisation.

Le processus de colonisation larvaire est un processus qui n'est pas indépendant des conditions environnementales. Globalement, les liens entre l'approvisionnement larvaire et les variables environnementales (la couverture nuageuse, les précipitations, la vitesse du vent, la direction du vent, la hauteur significative des vagues et la direction moyenne des vagues) ont été significatifs mais faibles. Ces liens apparaissent plus forts lorsque les variations d'abondances sont étudiées par espèce. Il est probable qu'au moment de coloniser, les larves régissent spécifiquement avec leur environnement selon leurs caractéristiques phénotypiques et ontogéniques.

Les liens entre les assemblages de larves colonisantes et les populations de juvéniles et d'adultes installées ont été très faibles ou nuls : les assemblages géographiquement les plus proches ne partagent pas plus d'espèces ou de familles que les assemblages plus éloignés. Ce résultat pourrait provenir de processus de post-installation ou de biais d'échantillonnage.

Mots clés : Larves de poissons, récifs coralliens, colonisation, variations temporelles, structures spatiales, taille et âge, Wallis.

REPLENISHMENT OF FISH LARVAE IN THE LAGOON OF WALLIS ISLANDS (SOUTH PACIFIC)

Abstract:

Replenishment of coral reef fish larvae was monitored from June 2002 to June 2003 in the lagoon of Wallis Islands, using crest nets. In total, 158 species belonging to 42 families/taxa were identified during 299 collections. Pomacentridae (34.8%), Leptocephali (27.7%), and Ptereleotridae (23.7%) dominated the catches (110,959 fish larvae).

Temporal variations were analyzed from the catches of one net in the northern part of Wallis Islands. During quarter moons and lunar months species richness and species composition presented low variations. In contrast, abundances were very variable at these time scales. On a longer temporal scale (seasonal), no trend could be extracted from the time series data, neither for the species richness nor for the total abundance of the overall assemblage. In addition, most of the common species colonized all year-round. These results suggest a lack of strong seasonality in the replenishment of fish larvae in the northern part of Wallis Islands that could be reliable to a lack of seasonality in the reproduction of these fishes.

Spatial monitoring was conducted in the northern, eastern and southern parts of Wallis Islands in September and December 2002, and in March and June 2003. Significant correlations of abundances were found between the nearest sites for most of the studied species (East and South sites, 8 km apart; North and East sites, 15 km apart). These results suggest that colonization events occur at a 8-15 km scale rather than 20 km. Spatial variations were consistent at different time scales (quarter moon, lunar month and year). The three sites were colonized by distinct fish assemblages. Active habitat selection by fish larvae or passive transport by ocean currents could explain this spatial structure.

The study of size at colonization (standard length, SL) and pelagic larval duration (PLD) of four coral reef fish species showed that variations of size and PLD within site and campaign of pelagic spawners (*Parupeneus barberinus* and *Acanthurus triostegus*) were up to ten times greater than those of the benthic spawners (*Abudefduf sexfasciatus* and *Dascyllus aruanus*). This flexibility of size and age at colonization would be an advantage for the larvae of pelagic spawners that potentially travel greater distances to settle. All these species were collected at a lower age during the summer period than during the winter period, these differences being significant only for one species. Environmental factors such as water temperature may accelerate development processes and lead to shorter PLD and variability in the time of colonization.

Replenishment of coral reef fish larvae is not independent of environmental conditions. Relationships between species abundances and the environmental factors (cloud cover, rainfall, wind speed, wind direction, significant wave height and mean wave direction) were generally significant but weak. These links became more consistent when abundance variations were observed at the species level rather than for the overall assemblage. It is possible that species located in the same environment respond in various ways according to their development rate and phenotype.

The links between fish larvae assemblages (L) and juvenile and adult resident assemblages (JA) were weak or non-existent: the closest L and JA assemblages did not share more species or families than distant assemblages. This result could come from post-settlement processes or sampling procedure.

Key words: Fish larvae, coral reefs, colonization, temporal variations, spatial structure, size and age, Wallis Islands.