

Écoscience 2: 129-140 (1995)

Répartition spatiale des Chaetodontidae dans différents secteurs récifaux de l'île de Moorea, Polynésie française

Laurence Cadoret¹, Pierre Legendre², Mehdi Adjeroud¹ et René Galzin¹

¹ École Pratique des Hautes Études, URA 1453 CNRS, Université de Perpignan, F-66860 Perpignan Cedex, France
et Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement, Moorea, Polynésie française

² Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succursale Centre-ville, Montréal, Québec, Canada H3C 3J7

Répartition spatiale des Chaetodontidae dans différents secteurs récifaux de l'île de Moorea, Polynésie française¹

Laurence CADORET, École Pratique des Hautes Études, URA 1453 CNRS, Université de Perpignan, F-66860 Perpignan Cedex, France et Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement, Moorea, Polynésie française.

Pierre LEGENDRE, Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-Ville, Montréal, Québec H3C 3J7, Canada.

Mehdi ADJEROUD & René GALZIN, École Pratique des Hautes Études, URA 1453 CNRS, Université de Perpignan, F-66860 Perpignan Cedex, France et Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement, Moorea, Polynésie française.

Résumé: La composition spécifique, qualitative et quantitative, des peuplements de Chaetodontidae a été établie en quatre secteurs de l'île de Moorea (Polynésie française), en vue d'étudier leur répartition spatiale et d'établir leurs relations avec quelques groupes du benthos. Quatre peuplements ont été mis en évidence, chacun étant typique d'une entité géomorphologique particulière du récif corallien: (1) le peuplement des récifs frangeants du lagon et des platiers des récifs frangeants des baies, (2) celui des récifs barrières du lagon et des crêtes des récifs frangeants des baies, (3) celui des tombants des récifs frangeants des baies et (4) celui des pentes externes (peuplement océanique côtier). Les peuplements des baies sont intermédiaires entre les peuplements lagonaires et le peuplement océanique. Parmi les cinq groupes macrobenthiques pris en considération (coraux, algues, mollusques, échinodermes et éponges), les coraux semblent avoir une influence prépondérante sur la répartition spatiale des Chaetodontidae. Cependant, les autres groupes interviennent aussi de façon non négligeable; ce résultat est mis en relation avec les régimes alimentaires variés des Chaetodontidae. La richesse spécifique des Chaetodontidae du lagon et de la pente externe de Moorea apparaît stable au cours des 15 dernières années, quoique certaines espèces corallivores semblent régresser en raison de l'altération des peuplements coralliens, alors qu'au moins une espèce semble être plutôt en expansion.

Mots-clés: analyse canonique, benthos, biodiversité, Chaetodontidae, répartition spatiale, récif corallien.

Abstract: Species composition (presence-absence and abundance) of chaetodontid fish assemblages has been investigated at four sites on Moorea Island (French Polynesia), in order to understand the spatial distribution of the butterflyfishes and to establish their relations with some benthic groups. Four fish assemblages were identified, each one typical of a particular geomorphological entity of the reef: (1) the fringing reef of the lagoon and the reef flat of the fringing reef of bays, (2) the barrier reef and the reef crest of the fringing reef of bays, (3) the reef wall of the fringing reef of bays, and (4) the outer slope (coastal oceanic assemblage). Chaetodontid fish assemblages of bays are intermediate between the assemblages of the lagoon and of the ocean. Among the five macrobenthic groups considered (corals, algae, molluscs, echinoderms, sponges), corals seem to be the most important factor affecting the spatial distribution of butterflyfishes. The other groups are also of some importance; this result is related to the diet of the butterflyfishes. During the past 15 years, chaetodontid species richness has been stable in the lagoon and on the external slope of Moorea, although a few coral-eating species seem to be regressing, following changes in the coral community, while at least one species seems to be expanding its distribution.

Keywords: benthos, biodiversity, canonical analysis, Chaetodontidae, coral reef, spatial distribution.

Introduction

La notion de biodiversité est en voie de devenir le fondement des processus d'aménagement et de gestion des ressources. Ce sont les espèces qui occupent une position centrale dans le concept de biodiversité. La présente étude a pour but d'établir la répartition spatiale de la diversité biologique des Chaetodontidae, ainsi que les relations que ces poissons entretiennent avec le benthos, au sein de l'écosystème corallien de l'île de Moorea, en Polynésie française. La famille des Chaetodontidae a été choisie car elle forme, parmi l'abondante faune ichtyologique du récif corallien de cette île (280 espèces au total: Galzin, 1987a; Galzin & Legendre, 1987), une famille caractéristique de cet écosystème (21 espèces dans la présente étude). Les

relations existant entre peuplements de Chaetodontidae et peuplements coralliens ont déjà fait l'objet de nombreux travaux (Reese, 1977; Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro, 1983; Bell & Galzin, 1984; Bouchon-Navaro, 1985; 1986; Bouchon-Navaro, Bouchon & Harmelin-Vivien, 1985; Roberts, Ormond & Sheperd, 1988; Bouchon-Navaro & Bouchon, 1989; Harmelin-Vivien, 1989).

L'objectif de la présente étude est de rechercher les relations existant entre les peuplements de Chaetodontidae et les principaux groupes macrobenthiques de l'écosystème récifal, y compris les coraux, mais aussi les algues, les mollusques, les éponges et les échinodermes, afin d'expliquer la répartition spatiale de la diversité des Chaetodontidae dans quatre secteurs de l'île de Moorea. Il s'agit en outre d'une contribution à la connaissance de la faune de la Polynésie,

¹Rec. 1994-11-02; acc. 1995-03-09.

puisque les peuplements ichthyologiques des baies de Cook et d'Opunohu n'ont fait jusqu'ici l'objet d'aucun recensement.

Dans un premier temps, nous analyserons la répartition spatiale de la diversité biologique des Chaetodontidae autour de l'île de Moorea. Nous tenterons ensuite d'expliquer cette répartition spatiale à l'aide de variables environnementales (modèle de contrôle environnemental: Whittaker, 1956; Bray & Curtis, 1957), puis à l'aide de variables biotiques du milieu où vivent ces poissons (modèle de contrôle biotique: Lindeman, 1942; Southwood, 1987).

Matériel et méthodes

SITES D'ÉTUDE ET PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

Moorea fait partie des Îles du Vent de l'archipel de la Société, Polynésie française. Située à 25 km au nord-ouest de Tahiti, par 17°30' s et 149°50' o, cette île haute, volcanique, bénéficie d'un climat tropical océanique à deux saisons: une saison chaude et humide de novembre à avril, une saison fraîche et sèche de mai à octobre. La température de l'air varie en moyenne de 25 °C à 31 °C, celle de l'eau de 25 °C à 29 °C. Un récif corallien, dont la largeur moyenne est de 800 m, entoure l'île. L'étroitesse de ce récif est une particularité intéressante pour étudier la répartition spatiale de la diversité des organismes, dans la mesure où l'écosystème présente une grande variabilité sur une surface relativement faible. Le récif de Moorea est interrompu par douze passes.

Quatre secteurs ont été sélectionnés autour de l'île (Figure 1): la baie d'Opunohu (secteur 'a'), la baie de Cook (secteur 'b'), Tiahura (secteur 'c') et Afareaitu (secteur 'd'). Les deux baies (secteurs 'a' et 'b'), orientées toutes deux vers le nord, sont morphologiquement similaires, mais subissent une influence anthropique différente: la vallée d'Opunohu est peu habitée et cultivée, alors que celle de Cook est en partie vouée à la culture de l'ananas et ses rivages sont plus peuplés (hôtels, habitations, petits ports,

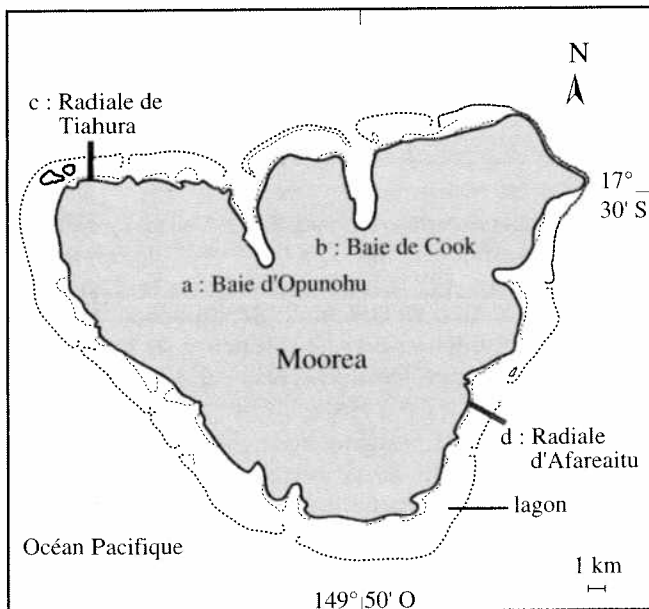


FIGURE 1. Secteurs prospectés autour de l'île de Moorea, Polynésie française.

etc.). Une comparaison des deux baies permettra d'appréhender l'influence anthropique sur la diversité biologique. Les secteurs de Tiahura et d'Afareaitu (secteurs 'c' et 'd') se différencient par leur exposition différente aux vagues. La côte nord est en effet moins battue que la côte sud-est. Par ailleurs, ces deux secteurs regroupent toutes les unités morphologiques de l'écosystème corallien, du récif frangeant à la pente externe, le long d'un double gradient "basse énergie - haute énergie" et "influence néritique - influence océanique". Pour cette raison, ces quatre secteurs semblent représenter de façon satisfaisante la diversité des milieux existant autour de l'île.

Dans chaque secteur, des radiales et des stations sont placées sur les différentes unités géomorphologiques de l'écosystème corallien, selon un échantillonnage stratifié systématique. Dans les secteurs 'a' et 'b' (Figure 2a), les radiales sont réparties le long du récif frangeant est des deux baies, du fond vers la sortie de baie (Figure 2b). Leur nombre a été limité à quatre, ce qui semble suffisant pour mettre éventuellement en évidence un gradient de la biodiversité dans la baie, tout en limitant l'échantillonnage

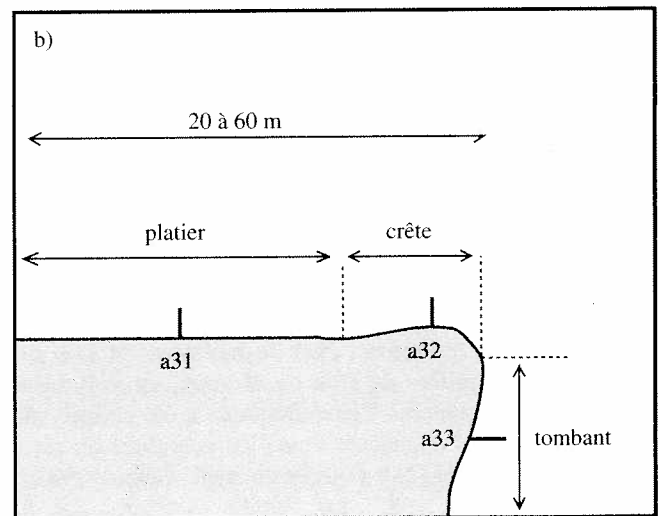
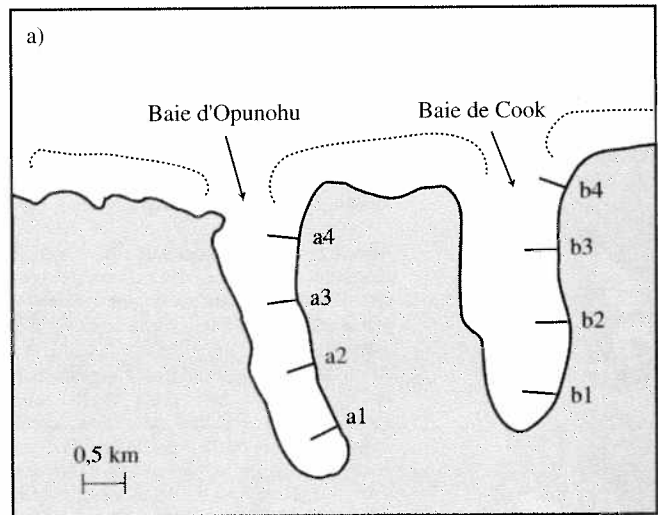


FIGURE 2. a) Localisation des radiales de la baie d'Opunohu (secteur 'a') et de la baie de Cook (secteur 'b'). b) Localisation des stations sur les radiales de la baie d'Opunohu et de la baie de Cook; exemple de la radiale a3.

à un effort compatible avec le calendrier imposé. Une étude précédente (Adjeroud & Salvat, 1994) a montré que les récifs frangeants ouest et est de la baie d'Opunohu présentaient les mêmes caractéristiques. Par ailleurs, en baie de Cook, le récif frangeant ouest s'étend moins loin vers le fond de la baie que le récif est; c'est pourquoi les radiales ont été placées du côté est des deux baies. Chaque radiale comprend trois stations correspondant aux trois unités géomorphologiques du récif frangeant: le platier, la crête et le tombant. Les stations correspondant aux sous-strates des récifs frangeants des baies sont codées par trois caractères. Le premier correspond au secteur ('a' ou 'b'), le deuxième à la radiale (1, 2, 3 ou 4), le troisième à la station (platier = 1, crête = 2, tombant = 3). L'exemple de la radiale a3 est présenté à la Figure 2b.

Huit stations (Figure 3c) sont disposées le long d'une seule radiale dans le secteur de Tiahura (secteur 'c'). Ces stations ne sont codées que par deux caractères puisqu'il n'y a qu'une seule radiale dans ce secteur. Les stations c1 et c2 sont placées sur le récif frangeant, c3 et c4 sur le récif barrière. Les stations c5 à c8 sont situées sur la pente externe aux profondeurs de 5, 15, 25 et 35 m.

Le secteur d'Afareaitu (secteur 'd') regroupe dix stations placées le long d'une seule radiale (Figure 3d). Les stations sont également codées par deux caractères. Les stations d1 et d2 sont situées sur le récif frangeant, d3 et d4 sur le haut fond au milieu du chenal lagonaire qui est une particularité de ce secteur, d5 et d6 sur le récif barrière. Les stations d7 à d10 sont localisées sur la pente externe à des profondeurs de 5, 15, 25 et 35 m.

RELEVÉS SUR LE TERRAIN

Les données relatives aux peuplements de Chaetodontidae ont été collectées (par L.C.) du 25 février au 21 avril 1994, en scaphandre autonome quand la profondeur de la station excédait 2 m, sinon en apnée, entre 9h30 et 15h30. Galzin (1987b) a montré que la variabilité temporelle (saisonnière et nyctémérale) du peuplement ichthyologique sur une telle période est peu importante. La méthode d'étude des peuplements de poissons par observation visuelle *in situ* présente un certain nombre de problèmes et de limites qui ont été analysés dans un travail de synthèse par Harmelin-Vivien *et al.* (1985).

La composition spécifique (relevés qualitatifs: présence/absence) des peuplements de Chaetodontidae a été établie selon la méthode du "parcours aléatoire" (Harmelin-Vivien *et al.*, 1985). L'observateur établit la liste des poissons observés dans la station au cours d'un déplacement pendant un temps donné qui, dans cette étude, était de 30 minutes. Les dénombrements de Chaetodontidae ont été réalisés par la méthode des comptages visuels *in situ* (Galzin, 1979; 1985; Bouchon-Navaro, 1981; 1985; Harmelin-Vivien *et al.*, 1985; Fowler, 1987). L'observateur déroule un ruban de 50 m parallèlement au rivage, ou suivant une même isobathe. Les espèces et leur abondance respective sont répertoriées, au fur et à mesure du déroulement du ruban, sur une bande de 5 m de largeur, soit une surface échantillonnée de 250 m². À chaque station, quatre séries d'observations ont été réalisées afin d'apprécier la variabilité intra-station. Le nombre de quatre séries

d'observations, ainsi que la durée d'observation (30 minutes), ont été imposés par les contraintes de la plongée en scaphandre autonome aux stations c8 et d10 situées à -35 m.

Afin d'appréhender quelles sont les principales variables environnementales susceptibles d'expliquer la répartition spatiale des peuplements de Chaetodontidae, chaque station est caractérisée par l'unité géomorphologique de l'écosystème corallien sur laquelle elle est placée, sa profondeur, ainsi que son exposition à la houle dominante du secteur dont elle fait partie. Par ailleurs, des comptages d'individus et de colonies benthiques ont été réalisés (par M.A.) à chaque station sur trois places-échantillons de 10 m² (1 m × 10 m); les pourcentages de recouvrement par les différents groupes macrobenthiques ont été estimés à partir de trois radiales linéaires de 10 m de longueur. À chaque station, les données de base pour le benthos sont constituées par le pourcentage de recouvrement en algues et en coraux, ainsi que par l'abondance sur 10 m² des mollusques, des échinodermes et des éponges. À partir des dénombrements d'espèces benthiques, les mesures de diversité suivantes ont été calculées pour chaque groupe: richesse spécifique (N), indice de diversité de Shannon (H' , calculé en logarithmes naturels), régularité ($R = H'/\ln(N)$).

TRAITEMENT DES DONNÉES

Les données ont été analysées en deux temps. En premier lieu, la répartition spatiale de la diversité biologique des Chaetodontidae autour de l'île de Moorea a été établie. Ensuite ont été mises en évidence les relations entre peuplements de Chaetodontidae et peuplements benthiques.

L'existence d'une variabilité inter-station significative dans l'abondance des populations et des peuplements de Chaetodontidae a été vérifiée par le test de Kruskal-Wallis. Contrairement à l'analyse paramétrique de variance à un critère de classification (ANOVA), ce test non-paramétrique reste applicable que la normalité des populations de référence et l'homogénéité des variances soient respectées ou non (Scherrer, 1984). Au vu du nombre de "zéros" contenus dans le tableau de contingence des données quantitatives, la normalité n'est pas respectée. Le test de Kruskal-Wallis a donc été retenu pour tester l'hypothèse nulle H_0 : "les échantillons proviennent tous de la même population statistique". Ce test a été effectué entre les 42 stations, sur les valeurs d'abondance (nombre moyen d'individus sur 250 m²), pour chacune des espèces ainsi que pour l'ensemble des espèces. Les résultats du test de Kruskal-Wallis ont été interprétés après correction de Bonferroni (Cooper, 1968; Miller, 1977). Cette correction a pour but de contrebalancer les tests multiples qui augmentent la probabilité de commettre une erreur de type I, c'est-à-dire de rejeter l'hypothèse nulle alors que celle-ci aurait dû être acceptée. Le niveau de signification initial choisi est divisé par le nombre de tests simultanés, afin de concentrer l'attention seulement sur les résultats très significatifs et donc de diminuer le risque d'erreur de type I lors de l'interprétation des résultats.

La richesse spécifique, calculée à partir des relevés qualitatifs, correspond au nombre d'espèces rencontrées à une station. L'abondance d'une espèce par mètre carré, à

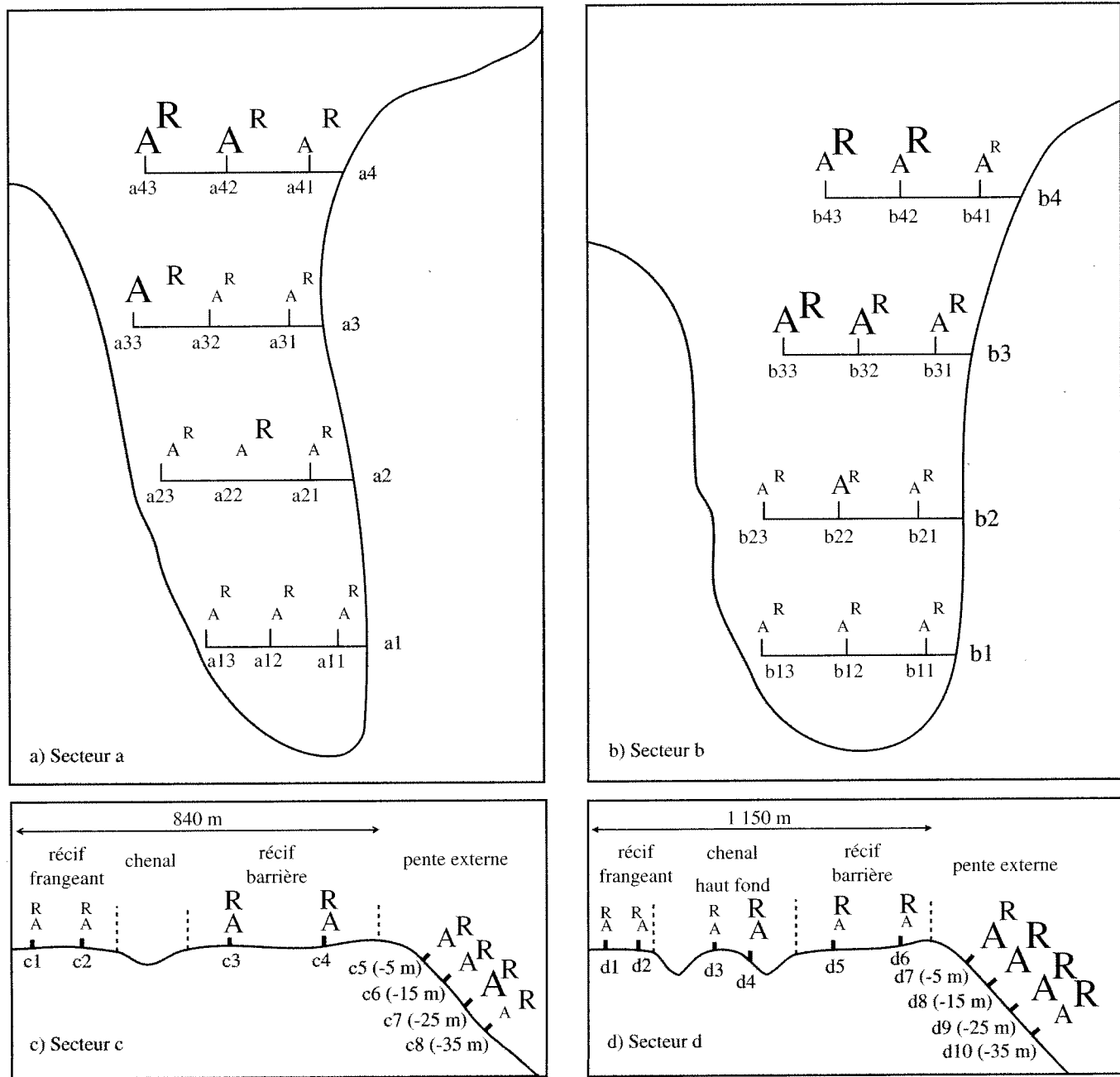


FIGURE 3. Répartition de la richesse spécifique (R) et de l'abondance en poissons (A) pour les secteurs de (a) la baie d'Opunohu, (b) la baie de Cook, (c) Tiahura et (d) Afareaitu. La longueur des radiales est exagérée dans (a) et (b). Richesse spécifique: les tailles croissantes de la lettre R correspondent respectivement à 3 à 6, 7 à 10 et 11 à 14 espèces. Abondance: les tailles croissantes de la lettre A correspondent respectivement à 0,25 à 6,75, 7 à 13,5 et 13,75 à 20,5 individus par 250 m².

une station, est le nombre moyen (estimé sur 250 m²) d'individus de cette espèce rencontrés à cette station. La description des stations par leur richesse spécifique et leur abondance totale a permis d'avoir une idée globale de la répartition des Chaetodontidae au sein de chaque secteur.

Les associations de stations ont été établies par Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) à partir des relevés qualitatifs (présence-absence). Pour étudier les relations entre la composition spécifique des peuplements de Chaetodontidae et les variables environnementales, nous avons employé l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC), une méthode d'ordination sous contrainte permettant

de découvrir directement les relations entre les espèces, contenues dans un premier tableau, et les variables environnementales consignées dans un second (ter Braak, 1986; 1987a; 1987b; 1994). Le terme «contrainte» signifie que les axes d'ordination du premier tableau sont contraints, par l'analyse, à exprimer la variation explicable par les variables du second tableau.

Pour établir les relations entre les peuplements de Chaetodontidae et les peuplements benthiques, une étude de corrélation a été effectuée; il a ainsi été possible d'établir à quels descripteurs quantitatifs du benthos (pourcentage de recouvrement des algues et coraux, abondance des mollusques,

éponges et échinodermes) étaient corrélées de façon significative la richesse spécifique et l'abondance des Chaetodontidae. L'analyse des relations entre les peuplements de Chaetodontidae et la diversité biologique du benthos a été effectuée par ACC. Parmi les variables de diversité du benthos, celles qui sont significativement liées aux données du tableau des données quantitatives ou qualitatives de Chaetodontidae ont été recherchées et sélectionnées. Seules ces variables ont ensuite été utilisées lors de l'ACC. La sélection s'est opérée par une procédure pas à pas progressive, comme en régression multiple: le logiciel a sélectionné, à tour de rôle, les variables qui contribuaient de façon significative à l'explication du tableau des Chaetodontidae. Un test par permutations a été effectué à chaque étape.

Enfin, les résultats des échantillonnages de Chaetodontidae effectués en 1979 par Bouchon-Navaro (1981) et en 1982 et 1983 par Galzin (1987a), également par observation subaquatique, ont été comparés aux présents résultats afin d'estimer si le peuplement s'est modifié ou non au cours des 15 dernières années. Le tableau des présences-absences d'espèces (23 espèces de Chaetodontidae) a été comparé, par ACC, à un second tableau indiquant la localisation des relevés (lagon, pente externe = "océan") ainsi que l'année de l'échantillonnage (1979, 1982-1983, 1994). Le test de Kruskal-Wallis et l'étude de corrélation ont été effectués à l'aide du logiciel STATVIEW™; les AFC et les ACC à l'aide du logiciel CANOCO™.

Résultats

RÉPARTITION SPATIALE DES CHAETODONTIDAE

Les résultats des analyses visant à établir s'il existe des variations significatives d'abondance des espèces, entre les 42 stations, sont présentés au Tableau I. Ce tableau présente aussi la liste des espèces de Chaetodontidae observées au cours de l'étude. Comme aucun *Chaetodon trifascialis* ni *Hemitaurichthys polylepis* n'ont été notés lors des relevés quantitatifs, ces espèces n'ont pu être soumises au test de Kruskal-Wallis. Le seuil de signification choisi, $\alpha = 0,05$, devient $\alpha' = \alpha/20$ après correction de Bonferroni (un test pour chacune des 19 espèces, plus un test pour le total des espèces). Donc, le niveau de signification corrigé est $\alpha' = 0,0025$. Si $p < \alpha'$, l'hypothèse nulle est rejetée. Au seuil α' ,

il apparaît qu'il existe des variations inter-stations significatives dans l'abondance des peuplements de Chaetodontidae et des populations de chacune des espèces sauf quatre: *Chaetodon auriga*, *C. ephippium*, *C. trichrous* et *Heniochus monoceros*. Les analyses qui suivent visent à déterminer les causes de cette variabilité.

La répartition de la richesse spécifique et de l'abondance aux différentes stations est présentée à la Figure 3 (a à d). Pour les besoins de cette cartographie, trois classes de richesse spécifique, d'étendue égale, ont été établies pour les Chaetodontidae, de la richesse minimale (3 espèces par station) à la richesse maximale (14 espèces par station). Trois classes d'abondance ont aussi été définies entre la minimale (nombre moyen d'individus/250 m² = 0,25) et la maximale (nombre moyen d'individus/250 m² = 20,5). Le secteur d' Afareaitu ('d') semble être le plus riche; 18 espèces y ont été rencontrées. Viennent ensuite le secteur de la baie de Cook ('b') avec 17 espèces, puis les secteurs d'Opunohu ('a') et de Tiahura ('c') avec 15 espèces. Le secteur 'd' est également celui qui présente l'abondance totale de Chaetodontidae la plus forte (9,5 individus en moyenne sur 250 m²), suivi du secteur 'c' (9,1 individus/250 m²), du secteur 'b' (7,5 individus/250 m²) et enfin du secteur 'a' (6,9 individus/250 m²).

Les abondances totales en Chaetodontidae dans les baies sont plus faibles que celles des secteurs récifaux de Tiahura et d' Afareaitu, mais les richesses spécifiques sont comparables. Richesses spécifiques et abondances sont comparables dans les deux baies et s'avèrent même légèrement supérieures dans la baie de Cook. Il existe dans les baies un double gradient de richesse spécifique et d'abondance, qui augmentent, d'une part, du platier vers le tombant et, d'autre part, du fond vers la sortie de la baie. De même, il existe un gradient le long des radiales des secteurs 'c' et 'd', marquant une augmentation de la richesse spécifique et de l'abondance du récif frangeant vers la pente externe. La pente externe d' Afareaitu (secteur 'd') est plus riche en nombre d'espèces et d'individus de Chaetodontidae que celle de Tiahura (secteur 'c'). Cette tendance s'inverse si l'on considère le récif barrière, alors que les récifs frangeants présentent des richesses spécifiques et des abondances comparables.

Pour mettre en évidence les similarités entre les stations,

TABLEAU I. Tests de Kruskal-Wallis entre les 42 stations, portant sur les données quantitatives (abondances), espèce par espèce, ainsi que toutes espèces réunies ("TOTAL"); p est la probabilité que les données s'accordent avec l'hypothèse nulle "les échantillons proviennent tous de la même population statistique". *: p significatif au niveau 0,0025 (correction de Bonferroni). Les noms de code des espèces, présentés ici, sont utilisés aux Figures 4 à 6

| Espèces | Code | p | Espèces | Code | p |
|--|------|---------|-------------------------------|------|---------|
| <i>Chaetodon auriga</i> | AUR | 0,0106 | <i>C. trifasciatus</i> | TUS | 0,0001* |
| <i>C. citrinellus</i> | CIT | 0,0010* | <i>C. ulietensis</i> | ULI | 0,0001* |
| <i>C. ephippium</i> | EPH | 0,0083 | <i>C. unimaculatus</i> | UNI | 0,0001* |
| <i>C. lunula</i> | LUN | 0,0008* | <i>C. vagabundus</i> | VAG | 0,0024* |
| <i>C. mertensii</i> | MER | 0,0001* | <i>Forcipiger flavissimus</i> | FLA | 0,0001* |
| <i>C. ornatissimus</i> | ORN | 0,0001* | <i>F. longirostris</i> | LON | 0,0001* |
| <i>C. pelewensis</i> | PEL | 0,0001* | <i>Heniochus acuminatus</i> | ACU | 0,0020* |
| <i>C. quadrimaculatus</i> | QUA | 0,0001* | <i>H. chrysostomus</i> | CHR | 0,0001* |
| <i>C. reticulatus</i> | RET | 0,0001* | <i>H. monoceros</i> | MON | 0,4706 |
| <i>C. trichrous</i> | TCH | 0,0088 | TOTAL | | 0,0010* |
| Espèces observées lors des relevés qualitatifs, mais non durant l'échantillonnage quantitatif: | | | | | |
| <i>Chaetodon trifascialis</i> | TIS | | | | |
| <i>Hemitaurichthys polylepis</i> | HEM | | | | |

des AFC ont été calculées à partir des relevés qualitatifs, d'une part, et des relevés quantitatifs d'autre part. Les résultats sont globalement les mêmes; nous ne présentons donc que ceux des relevés qualitatifs (Figure 4). Dans la partie gauche du graphique se regroupent les stations du lagon et des baies, dans la partie droite (à droite de la valeur d'abscisse 0,5) les stations de la pente externe. L'axe AFC-1 matérialise donc, pour les secteurs 'c' et 'd', un gradient côte-océan. De gauche à droite se succèdent les stations du récif frangeant, du haut fond (pour le secteur 'd'), du récif barrière, puis de la pente externe. Quant au second axe, il sépare les stations du fond de la baie d'Opunohu (stations a11, a12 et a13, au haut de la figure, à gauche) de toutes les autres.

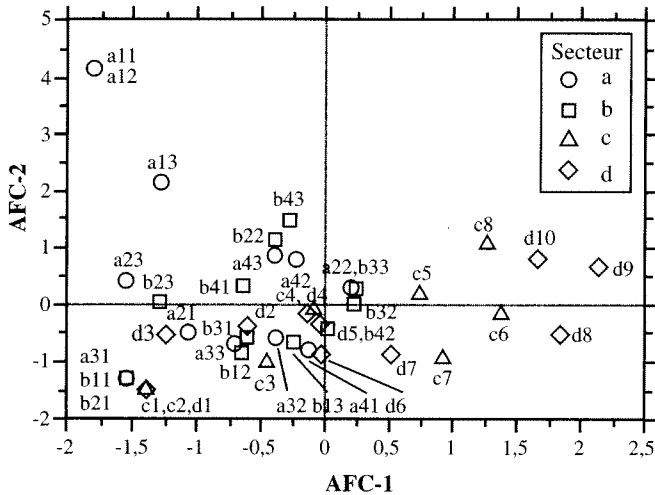


FIGURE 4. Position des stations dans le plan des axes 1 et 2 de l'AFC des relevés qualitatifs des Chaetodontidae. Inertie expliquée par ces axes: 29 %. Le code des espèces se trouve au Tableau I.

RELATIONS ENTRE CHAETODONTIDAE ET VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

L'ACC visant à rechercher les relations entre les espèces et les variables du milieu a été menée à partir des relevés qualitatifs de Chaetodontidae. Le plan d'ordination (Figure 5) ordonne les stations essentiellement comme dans l'AFC. Cela nous indique que les premiers axes de l'AFC sont bien en relation étroite avec les gradients environnementaux représentés par les variables environnementales utilisées dans l'ACC, et nous autorise à ne pas représenter la position des stations dans le graphique de l'ACC, ce qui évite de le surcharger.

Les variables décrivant la position des stations établissent clairement ce qui suit. À gauche de l'ordonnée se trouvent les stations du lagon, à droite celles de l'océan. L'axe ACC-1 ordonne les stations dans le même ordre où elles se présentent le long des radiales des secteurs 'c' et 'd', du rivage vers l'océan: récif frangeant, haut fond (pour le secteur 'd'), récif barrière, pente externe. Le haut fond présente des similitudes avec le récif frangeant et le récif barrière quant à la composition spécifique de son peuplement de Chaetodontidae. L'axe ACC-2 matérialise la succession des stations le long des radiales des secteurs 'a' et 'b' allant du rivage vers le centre de la baie: platier, crête, tombant.

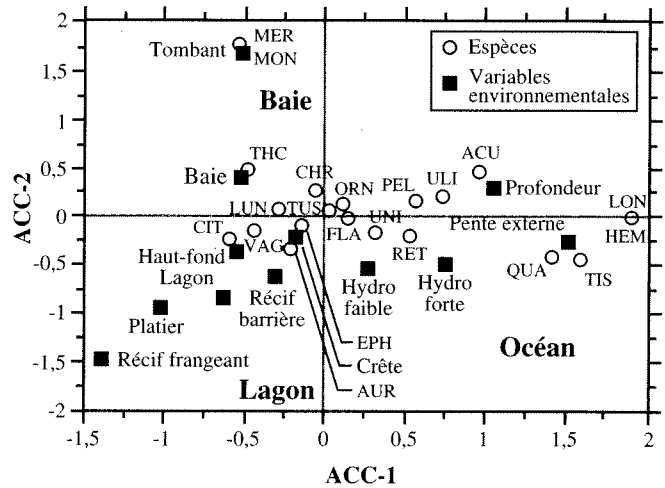


FIGURE 5. Résultats de l'ACC (axes 1 et 2) pour les relevés qualitatifs des Chaetodontidae (variables dépendantes) et les variables environnementales caractérisant les stations (descripteurs explicatifs). Pourcentage d'inertie expliquée par les axes 1 et 2: 35 %. Le code des espèces se trouve au Tableau I.

Les peuplements des platiers des baies et des récifs frangeants du lagon présentent des similitudes, de même que ceux des crêtes des baies et des récifs barrières du lagon, alors que les peuplements des tombants des baies et le peuplement des pentes externes forment chacun une entité particulière. L'hydrodynamisme, caractérisé ici par l'exposition aux vagues dominantes des différents secteurs, ne semble pas influencer la répartition des espèces de Chaetodontidae.

Tel que noté à la section précédente, *Forcipiger longirostris*, *Hemitaurichthys polylepis*, *Chaetodon trifascialis* et *C. quadrimaculatus* sont des espèces inféodées à la pente externe; elles n'ont jamais été observées dans le lagon. *Heniochus monoceros*, *Chaetodon mertensii* et *C. trichrous* sont des espèces typiques des baies qui n'ont pas été observées ailleurs. *Heniochus monoceros* et *Chaetodon mertensii* se trouvent exclusivement sur les tombants des baies. La plupart des autres espèces se trouvent de préférence sur l'une ou l'autre des unités géomorphologiques du récif corallien. Parmi ces espèces, certaines ont une tendance plutôt lagonaire; cette tendance est marquée chez *Chaetodon citrinellus*, *C. vagabundus*, *C. lunula* et *C. ephippium*. D'autres espèces sont à tendance plutôt océanique, comme *Heniochus acuminatus*, *Chaetodon ulietensis*, *C. pelewensis*, *C. reticulatus* et *C. unimaculatus*. À l'intersection des axes se trouvent les espèces ubiquistes dont la tendance océanique ou lagonaire est peu marquée et qui colonisent la plupart des unités géomorphologiques de l'écosystème corallien: *Heniochus chrysostomus*, *Forcipiger flavissimus*, *Chaetodon trifasciatus*, *C. ornatissimus* et *C. auriga*. Les baies se caractérisent par un peuplement particulier composé d'espèces à tendance lagonaire (*Chaetodon citrinellus*, *C. vagabundus*, ...) et d'espèces à tendance océanique (*Chaetodon pelewensis*, *C. unimaculatus*).

RELATIONS ENTRE LES CHAETODONTIDAE ET LE BENTHOS

Les valeurs des coefficients de corrélation entre la richesse spécifique et l'abondance des peuplements de Chaetodontidae, d'une part, et les descripteurs quantitatifs

TABLEAU II. Corrélations entre Chaetodontidae et benthos. %: pourcentage de recouvrement. A: abondance. ***: $p \leq 0,001$; ns: corrélation non significative ($p > 0,05$)

| | % coraux | A échinodermes | A mollusques | % algues | A éponges |
|--|----------|----------------|--------------|----------|-----------|
| Richesse spécifique des Chaetodontidae | 0,68*** | 0,08 ns | 0,15 ns | 0,15 ns | 0,05 ns |
| Abondance des Chaetodontidae | 0,84*** | 0,06 ns | 0,02 ns | 0,26 ns | 0,15 ns |

des peuplements benthiques, d'autre part, ainsi que leur degré de signification statistique, sont présentés au Tableau II. Il ressort de cette analyse que richesse spécifique et abondance des Chaetodontidae sont très fortement corrélées au pourcentage de recouvrement des coraux ($p < 0,001$). En revanche, il n'y a pas de corrélation entre richesse spécifique et abondance des Chaetodontidae, d'une part, et le pourcentage de recouvrement en algues ou l'abondance des mollusques, des éponges et des échinodermes, d'autre part.

L'ACC effectuée entre les peuplements de Chaetodontidae (relevés qualitatifs ou quantitatifs) et la diversité du benthos fournit une information différente, puisque ce sont les variables de diversité du benthos, et non plus leur recouvrement ou leur abondance comme au Tableau II, qui sont mises en relation avec le peuplement de poissons. Les données de diversité du benthos significativement liées aux peuplements de Chaetodontidae (seuil d'inclusion dans l'analyse: $\alpha = 0,1$) diffèrent selon que l'analyse est effectuée sur les relevés qualitatifs (Figure 6a) ou quantitatifs (Figure 6b). Dans le premier cas (relevés qualitatifs), chacun des groupes benthiques apparaît au moins une fois dans l'analyse sous forme de régularité (échinodermes, coraux, mollusques), d'indice de diversité (algues, éponges, coraux) ou de richesse spécifique (coraux). Au total, 7 variables de diversité benthique ont été retenues pour cette analyse; notons en particulier que les trois variables de diversité des coraux (N , H' , R) sont significativement liées à la composition spécifique des peuplements de Chaetodontidae. Dans le deuxième cas (données quantitatives), aucune des mesures de diversité des éponges (N , H' , R) n'apparaît comme significativement liée aux Chaetodontidae, qui ne sont pas spongivores. Les neuf variables de diversité sélectionnées se répartissent en deux groupes. Dans la partie gauche du graphique se trouvent les algues, les mollusques et les échinodermes. Les algues sont significativement liées aux peuplements de Chaetodontidae par leur richesse spécifique (N), les échinodermes et les mollusques par l'ensemble de leur trois variables de diversité (N , H' , R). À droite se trouvent les coraux, liés aux peuplements de Chaetodontidae par leur indice de diversité et leur régularité (N , H'). Les deux graphiques indiquent qu'une plus grande diversité d'algues, de mollusques et d'échinodermes favoriserait davantage les espèces de Chaetodontidae caractéristiques des peuplements lagunaires, alors qu'une plus grande diversité de coraux favoriserait plutôt les espèces océaniques, celles-là même qui se trouvent dans la partie de droite de la Figure 5.

ÉVOLUTION TEMPORELLE DU PEUPEMENT

Les résultats de l'ACC visant à estimer si le peuplement s'est modifié ou non au cours des 15 dernières années sont présentés à la Figure 7. Le tableau des variables binaires décrivant la situation géographique des relevés (lagon, pente externe = "océan") ainsi que l'année de l'échantillonnage

(1979, 1982-1983, 1994) explique 67 % de la variation du tableau des présences-absences d'espèces (Tableau III).

La figure indique que 13 des 23 espèces (13 codes d'espèces encadrés, reportés au haut de la figure, à gauche) ont été constamment retrouvées au cours des divers échantillonnages; ces 13 points-espèces, sans dispersion dans le tableau de données (Tableau III), se trouvent donc superposés en un point unique au centre du graphique. Quatre autres espèces n'apparaissent qu'une fois dans le tableau. Mentionnons toutefois que deux de ces espèces, *Chaetodon mertensii* (MER) et *Heniochus monoceros* (MON), ne sont présentes que dans les stations des deux baies, qui n'ont été échantillonnées qu'en 1994. Leur apparition dans le tableau

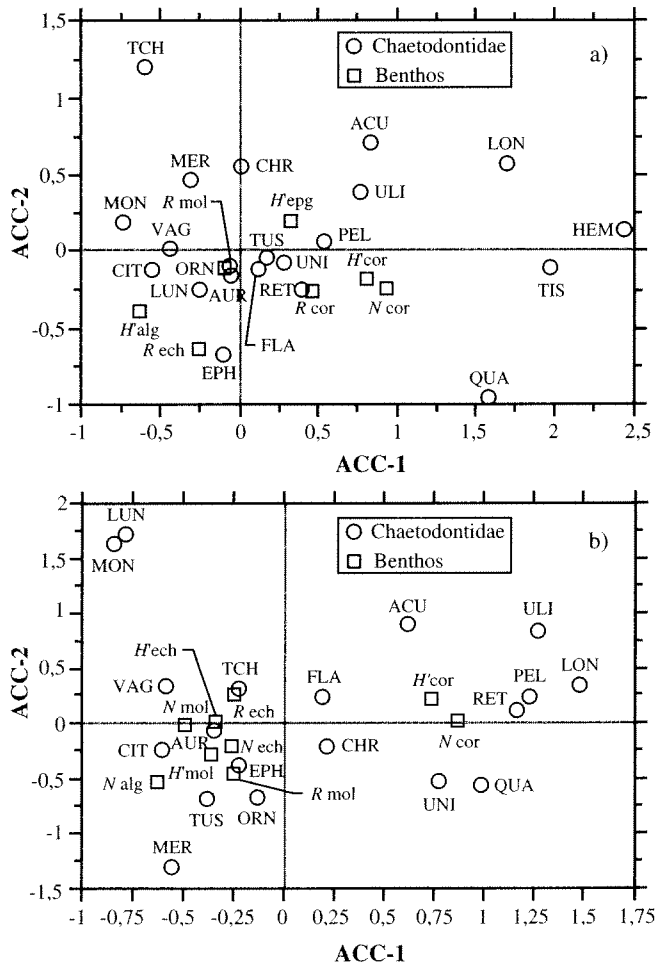


FIGURE 6. Résultats de l'ACC (axes 1 et 2) comparant les Chaetodontidae à la diversité du benthos. (a) relevés qualitatifs des Chaetodontidae. Pourcentage d'inertie expliquée par les axes 1 et 2: 72 %. (b) relevés quantitatifs. Pourcentage d'inertie expliquée par les axes 1 et 2: 69 %. Le code des espèces se trouve au Tableau I. Code pour le benthos: N = nombre d'espèces, H' = indice de diversité de Shannon, R = régularité; alg = algues, cor = coraux, ech = échinodermes, epg = éponges, mol = mollusques.

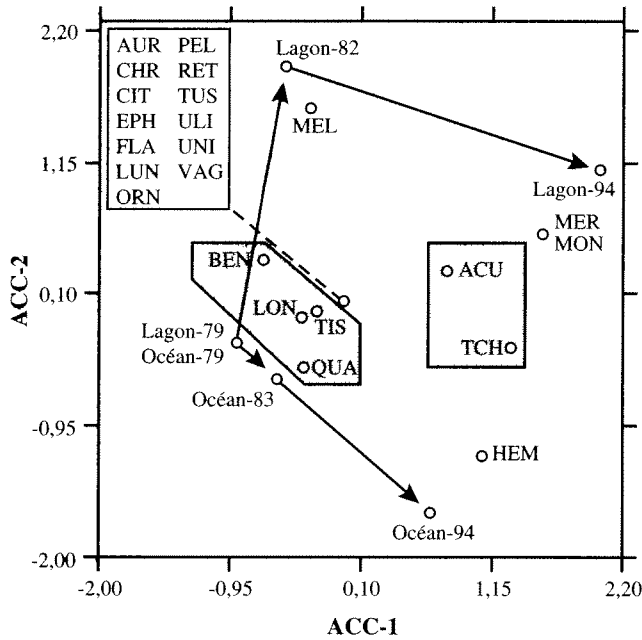


FIGURE 7. Résultats de l'ACC (axes 1 et 2 expliquant 60 % de l'inertie du Tableau III) comparant les différents échantillonnages de Chaetodontidae réalisés à Moorea. Le code des espèces se trouve au Tableau III. Les différents échantillonnages correspondent aux colonnes de ce même tableau. Les flèches matérialisent la séquence d'échantillonnage. Voir le texte ci-dessous pour information additionnelle.

s'explique donc par l'échantillonnage plus complet des différents biotopes. Pour les deux autres espèces, *Chaetodon melannotus* (MEL) et *Hemitaurichthys polylepis* (HEM), nous considérerons leur mention comme anecdotique.

La répartition spatiale de quatre espèces semble être en voie de régression autour de l'île de Moorea: *Chaetodon bennetti* (BEN), *C. quadrimaculatus* (QUA), *C. trifascialis* (TIS) et *Forcipiger longirostris* (LON); ces quatre espèces, que nous avons entourées d'un polygone ombré, se trouvent dans la partie gauche de la figure, près des résultats de l'échantillonnage de 1979 (Lagon-79, Océan-79) qu'elles caractérisent davantage.

Deux autres espèces semblent par contre en phase d'expansion autour de l'île. Il s'agit de *Chaetodon trichrous* (TCH) et *Heniochus acuminatus* (ACU). Nous avons réuni ces deux espèces dans un rectangle ombré, situé dans la partie de droite de la figure, là où se trouvent aussi les points représentant l'échantillonnage de 1994 (Lagon-94, Océan-94). En dehors des baies, *C. trichrous* n'est apparu qu'une seule fois, sur la pente externe, dans les relevés quantitatifs de Tiahura. Sa présence effective (non anecdotique) sur les pentes externes de Moorea reste donc à confirmer. En revanche, *Heniochus acuminatus* pourrait être en expansion autour de Moorea. Cette espèce a été observée dans le lagon en 1982, et en 1994 dans la baie de Cook, sur la pente externe de Tiahura, ainsi que dans le lagon et sur la pente externe de Afareaitu.

Discussion

RÉPARTITION DES PEUPEMENTS DE CHAETODONTIDAE AUTOUR DE MOOREA

Le test de Kruskal-Wallis a mis en évidence une

TABLEAU III. Comparaison des échantillonnages de Chaetodontidae réalisés en 1979 par Bouchon-Navaro, en 1982 et 1983 par Galzin, et en 1994 par Cadoret (présente étude). √ indique la présence de l'espèce

| Espèces | Code | 1979 | 1979 | 1982 | 1983 | 1994 | 1994 |
|----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|
| | | L | O | L | O | L | O |
| <i>Chaetodon auriga</i> | AUR | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>C. bennetti</i> | BEN | √ | √ | √ | | | |
| <i>C. citrinellus</i> | CIT | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>C. ephippium</i> | EPH | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>C. lunula</i> | LUN | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>C. melannotus</i> | MEL | | | √ | | | |
| <i>C. mertensii</i> | MER | | | | | √ | |
| <i>C. ornatissimus</i> | ORN | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>C. pelewensis</i> | PEL | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>C. quadrimaculatus</i> | QUA | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>C. reticulatus</i> | RET | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>C. trichrous</i> | TCH | | | | | √ | √ |
| <i>C. trifascialis</i> | TIS | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>C. trifasciatus</i> | TUS | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>C. ulietensis</i> | ULI | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>C. unimaculatus</i> | UNI | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>C. vagabundus</i> | VAG | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>Forcipiger flavissimus</i> | FLA | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>F. longirostris</i> | LON | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>Hemitaurichthys polylepis</i> | HEM | | | | | | √ |
| <i>Heniochus acuminatus</i> | ACU | | | √ | | √ | √ |
| <i>H. chrysostomus</i> | CHR | √ | √ | √ | √ | √ | √ |
| <i>H. monoceros</i> | MON | | | | | √ | |

L = Lagon; O = Océan.

variabilité inter-station significative (au seuil $\alpha = 0,0025$) des populations des différentes espèces de Chaetodontidae, en termes d'abondance, pour l'ensemble des espèces sauf pour quatre.

Deux grands types de peuplements peuvent être mis en évidence: les peuplements du lagon et celui de la pente externe. Les peuplements des baies sont intermédiaires entre ces deux grands peuplements, bien qu'ils présentent davantage de caractéristiques lagonaires (Figure 4). Au sein de ces deux grands types, chaque peuplement de Chaetodontidae est typique d'une ou deux unités géomorphologiques, ou biotopes. Pour les radiales des secteurs 'a' et 'b', les unités géomorphologiques sont le platier, la crête et le tombant. Pour les radiales des secteurs 'c' et 'd', les unités géomorphologiques sont le récif frangeant, le haut-fond (pour le secteur 'd'), le récif barrière et la pente externe. Les baies présentent à la fois des éléments du lagon (récif frangeant, faible profondeur, proximité du rivage) et de la pente externe (profondeur); de plus, les deux baies étudiées ici communiquent directement avec l'océan par une passe. Tout cela explique le fait que leurs peuplements en Chaetodontidae soient un mélange des peuplements lagonaires et océaniques. Les analyses effectuées permettent de retenir les quatre peuplements suivants: (1) le peuplement des récifs frangeants du lagon et des platiers des récifs frangeants des baies, (2) le peuplement des récifs barrières du lagon et des crêtes des récifs frangeants des baies, (3) le peuplement des tombants des récifs frangeants des baies et (4) le peuplement des pentes externes.

Parmi les 21 espèces observées, certaines sont très caractéristiques d'un milieu particulier (Figure 5). C'est le cas par exemple de *Chaetodon trichrous*, *C. mertensii* et *Heniochus monoceros* qui n'ont été observées que dans les

baies, alors que *Forcipiger longirostris*, *Hemitaurchthys polylepis*, *Chaetodon quadrimaculatus* et *C. trifascialis* sont typiquement océaniques dans cette étude. Les autres espèces sont moins typées. Certaines, comme *Chaetodon citrinellus* et *C. vagabundus*, sont plutôt lagonaires, présentes surtout sur les récifs frangeants du lagon et les platiers des récifs frangeants des baies. *Chaetodon auriga*, *C. ephippium* et *C. lunula*, bien que présents dans l'océan, se trouvent préférentiellement sur les récifs barrières et les crêtes des récifs frangeants des baies. Les espèces à tendance océanique sont *Chaetodon unimaculatus*, *C. reticulatus*, *C. pelewensis*, *C. ulietensis* et *Heniochus acuminatus*. Ces trois dernières sont associées aux zones profondes. Les espèces qui ont une répartition beaucoup plus large sont *Chaetodon trifasciatus*, *C. ornatisissimus*, *Heniochus chrysostomus* et *Forcipiger flavissimus*. Galzin (1985) a observé une répartition similaire des Chaetodontidae sur la radiale de Tiahura. D'après son étude, *Chaetodon auriga*, *C. ephippium*, *C. lunula*, *C. ornatisissimus*, *C. reticulatus*, *C. trifasciatus*, *C. ulietensis*, *C. unimaculatus*, *C. vagabundus*, *Forcipiger flavissimus* et *Heniochus chrysostomus* seraient des espèces aussi bien lagonaires qu'océaniques. La richesse spécifique dans le secteur de Tiahura est plus faible en 1994 que celle mise en évidence en 1982-1983 par Galzin, qui y avait observé *Chaetodon trifascialis*, *C. bennetti* et *C. melannotus*, espèces qui n'apparaissent pas dans le peuplement de Chaetodontidae de Tiahura inventorié dans le cadre de la présente étude. Il est vrai que l'effort d'échantillonnage de Galzin en 1982-1983 était supérieur à celui de 1994. Par ailleurs, *Chaetodon pelewensis*, *C. quadrimaculatus*, *Forcipiger longirostris* et *Heniochus acuminatus* étaient observées dans le lagon alors qu'elles sont présentées ici comme des espèces caractéristiques de la pente externe ou du tombant des récifs frangeants des baies, c'est-à-dire des zones profondes. *Chaetodon vagabundus* se révèle être une espèce ubiquiste rencontrée sur l'ensemble des groupes de stations établis, mais davantage sur les zones frangeantes, de même que *Chaetodon citrinellus* et *C. lunula*. Par ailleurs, Bouchon-Navaro (1985) a établi de façon plus précise l'éthologie de chaque espèce de Chaetodontidae sur la radiale de Tiahura et a montré que le peuplement de Chaetodontidae s'organise en fonction des préférences écologiques des différentes espèces. Les observations recueillies lors de la présente étude sont en accord avec les conclusions de Bouchon-Navaro (1985).

RELATIONS ENTRE PEUPELEMENTS DE CHAETODONTIDAE ET BENTHOS

L'étude menée sur le benthos de la baie d'Opunohu (Adjeroud & Salvat, 1994 et 1996) a montré que les différentes unités géomorphologiques du récif frangeant de la baie se caractérisent par un peuplement benthique particulier. Or, les peuplements de Chaetodontidae diffèrent aussi (qualitativement et quantitativement) entre platier, crête et tombant. Par ailleurs, les radiales des secteurs de Tiahura et d'Ofareaitu recouvrent des zones au peuplement benthique très variable dans l'espace. Cela suggère qu'il pourrait exister une relation entre la variabilité du benthos et celle des peuplements de Chaetodontidae.

Le Tableau II met en évidence le fait que la richesse spécifique et l'abondance des Chaetodontidae sont liées de

façon hautement significative au recouvrement en corail, une association déjà bien documentée (voir 'Interprétation biologique', ci-après), alors qu'elles ne sont pas corrélées aux autres groupes (recouvrement en algues, abondances des mollusques, éponges et échinodermes).

Par ailleurs, l'analyse des relations entre les peuplements de Chaetodontidae et le benthos a mis en évidence que certaines variables de diversité du benthos sont significativement liées à la composition spécifique ou quantitative des peuplements de Chaetodontidae (Figures 6 a, b). Chacun des groupes benthiques étudiés est lié aux peuplements de Chaetodontidae (relevés qualitatifs ou quantitatifs) par au moins l'une de ses variables de diversité. Si on résume ces résultats (Tableau IV), on peut établir une hiérarchie quant à l'influence de la diversité des différents groupes benthiques sur les Chaetodontidae. Les coraux arrivent en tête, suivis des échinodermes et des mollusques (importance égale), puis des algues et enfin des éponges. La Figure 6 montre en outre que les espèces de Chaetodontidae de la pente externe (partie de droite des deux graphiques) répondent à la diversité des coraux alors que les espèces lagonaires (partie de gauche) répondent plutôt à la diversité des autres groupes, y compris les algues. Ces résultats seront discutés ci-dessous sous l'angle de la biologie des espèces de Chaetodontidae.

Les variables de diversité des groupes benthiques doivent néanmoins être interprétées avec précaution, car certains indices de diversité et de régularité ont été calculés à partir d'un nombre faible d'espèces.

TABLEAU IV. Variables de diversité du benthos associées aux Chaetodontidae au niveau $\alpha = 0,1$. \checkmark : relevés qualitatifs de poissons; +: relevés quantitatifs

| | C | Éc | M | A | Ép |
|-------------------------|----------------|----------------|----------------|--------------|--------------|
| Richesse spécifique (N) | \checkmark + | + | + | + | \checkmark |
| Diversité (H') | \checkmark + | + | + | \checkmark | |
| Régularité (R) | \checkmark | \checkmark + | \checkmark + | | |

C = Coraux; Éc = Échinodermes; M = Mollusques; A = Algues; Ép = Éponges.

ÉVOLUTION TEMPORELLE DU PEUPELEMENT

La richesse spécifique du peuplement de Chaetodontidae du lagon et de la pente externe de Moorea apparaît comme largement stable, à la fois dans l'espace et dans le temps. Il semble toutefois que quatre espèces soient en régression par rapport à 1979. Si on examine le régime alimentaire de ces espèces (Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro, 1983), on se rend compte que trois d'entre elles sont corallivores (exclusives pour *Chaetodon bennetti* = BEN et *C. trifascialis* = TIS, facultative pour *C. quadrimaculatus* = QUA). La régression de ces trois espèces à Moorea pourrait correspondre à la diminution du recouvrement en corail vivant, visible autour de cette île depuis 1982 (Bouchon-Navaro, Bouchon & Harmelin-Vivien, 1985). Par contre, une espèce au moins, *Heniochus acuminatus*, pourrait être en expansion autour de l'île. Cette espèce, que l'on observe en général dans la colonne d'eau, pourrait être zooplanctonophage comme *Hemitaurchthys polylepis* qui présente la même répartition verticale dans la colonne d'eau. Les variations temporelles des peuplements de ces

cinq espèces demandent tout de même à être confirmées, car les stations d'étude ne sont pas strictement les mêmes pour 1979, 1982-1983 et 1994.

INTERPRÉTATION BIOLOGIQUE DES RÉSULTATS ET CONCLUSION

En ce qui concerne les biotopes à dominance de coraux, nos résultats sont en accord avec des études antérieures portant sur les relations entre coraux et Chaetodontidae. Ces études ont montré qu'il existe une corrélation entre le taux de recouvrement en corail vivant et la richesse spécifique et l'abondance des Chaetodontidae (Bell & Galzin, 1984). Une variation du taux de recouvrement en corail vivant entraîne une variation de structure du peuplement ichthyologique (Bell & Galzin, 1984; Bouchon-Navaro, Bouchon & Harmelin-Vivien, 1985). En outre, un taux de recouvrement minimal en corail vivant est nécessaire à l'établissement d'un peuplement de Chaetodontidae (Bell & Galzin, 1984). Bouchon-Navaro (1985) a trouvé une corrélation entre la richesse spécifique et l'abondance des Chaetodontidae, d'une part, et la richesse spécifique en coraux, d'autre part. Elle a également mis en évidence que c'est la forme des colonies coralliennes, plutôt que le pourcentage de recouvrement total en corail vivant, qui est un facteur déterminant pour la structure des communautés de Chaetodontidae.

Plusieurs Chaetodontidae sont corallivores (Reese, 1981); cela explique les relations importantes que nous trouvons entre ces poissons et les coraux. Il existe peu de poissons brouteurs de corail, les Chaetodontidae formant la famille la plus importante de cette catégorie. Les régimes alimentaires des Chaetodontidae de Tahiti ont été étudiés par Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro (1983); de leur étude, il ressort que le facteur alimentation a une grande influence sur la répartition des Chaetodontidae sur le récif. Les régimes alimentaires des Chaetodontidae se répartissent en trois groupes: corallivores stricts, corallivores facultatifs et planctonophages. La seule espèce strictement planctonophage présente à Moorea est *Hemitaurichthys polylepis*, espèce exclusivement océanique, localisée, non pas à proximité du fond comme la majorité des Chaetodontidae, mais dans la colonne d'eau, là où se concentre le plancton. *Forcipiger longirostris* constitue une espèce particulière qui se nourrit essentiellement de petits crustacés qu'elle capture grâce à son long museau, dans les interstices du récif ou entre les branches des colonies coralliennes. Cette espèce serait donc indirectement inféodée aux coraux non massifs, ce qui expliquerait qu'elle se trouve essentiellement sur la pente externe où les coraux branchus sont plus nombreux que dans le lagon. Les espèces corallivores strictes sont *Chaetodon ornatissimus*, *C. reticulatus*, *C. trifascialis*, *C. trifasciatus*, parmi lesquelles se trouve une espèce strictement océanique dans la présente étude (*C. trifascialis*), une espèce à forte tendance océanique (*C. reticulatus*) ainsi que deux espèces ayant une répartition plus large (*C. trifasciatus* et *C. ornatissimus*). L'ensemble des autres espèces présentent un régime alimentaire varié plus ou moins dominé par les coraux. *Chaetodon auriga* consomme essentiellement des polypes de coraux (60 %), mais également des polychètes sédentaires (15 %), quelques algues (8 %), etc. L'alimentation de *Chaetodon citrinellus*

comprend des algues (33 %), des alcyonaires (27 %) et enfin des coraux (15 %). *Chaetodon ephippium* se nourrit surtout d'algues, d'éponges et d'ascidies, les coraux représentant une faible proportion de son alimentation. *Chaetodon lunula* est essentiellement corallivore, mais consomme aussi des polychètes sédentaires. *Chaetodon pelewensis* consomme 66 % de polypes de coraux, les alcyonaires complétant son alimentation. Les deux tiers de la nourriture ingérée par *Chaetodon quadrimaculatus* sont constitués d'algues et d'alcyonaires, un quart est constitué de coraux. *Chaetodon ulietensis* est essentiellement brouteur de corail, de même que *C. unimaculatus*. *Chaetodon vagabundus* et *Forcipiger flavissimus* sont les espèces qui présentent les régimes alimentaires les plus variés. *C. vagabundus* consomme, en proportions à peu près égales, algues, polychètes, pontes de mollusques et coraux, tandis que *F. flavissimus* consomme aussi bien des polychètes sédentaires que des gastéropodes, des pontes de mollusques, des coraux, des alcyonaires, des crevettes, des actiniaires, des algues, des ascidies, etc.

Dans ses travaux sur l'éthologie des Chaetodontidae, Bouchon-Navaro (1985) a mis en évidence l'influence du régime alimentaire sur la distribution des espèces. Les espèces présentant des régimes alimentaires voisins ont en effet des zones préférentielles d'habitat différentes sur le récif. Les espèces ayant un régime alimentaire varié pourront donc s'adapter à divers types de milieux. Ainsi peut s'expliquer le fait que *Chaetodon citrinellus*, *C. vagabundus* et *C. ephippium* sont localisées principalement sur les zones frangeantes, pauvres en coraux, où la présence d'algues leur permet de survivre. Les zones les plus riches en corail, telles que la pente externe, verront de préférence la présence des espèces dont le régime alimentaire est composé exclusivement ou majoritairement de coraux; tel est le cas de *Chaetodon pelewensis*, *C. ulietensis*, *C. unimaculatus*, *C. reticulatus* et *C. trifascialis*. *Chaetodon quadrimaculatus*, bien que se nourrissant essentiellement d'algues, se trouve exclusivement sur la pente externe. Leur répartition est probablement liée soit à l'absence dans les lagons des algues leur servant de nourriture, soit à un autre facteur que l'alimentation. Cette espèce est sans doute aussi particulièrement adaptée aux conditions hydrodynamiques fortes, ce qui lui permet d'habiter le haut de la pente externe. La large répartition des corallivores stricts que sont *Chaetodon ornatissimus* et *C. trifasciatus* peut être due au fait qu'ils ne se nourrissent pas des mêmes coraux que les autres espèces. Reese (1977) a montré, par exemple, que *C. ornatissimus* se nourrit uniquement du mucus des coraux que d'autres "croquent", alors que, par ailleurs, *C. trifascialis* est connu pour être inféodé aux coraux de forme tabulaire (Bouchon-Navaro, Bouchon & Harmelin-Vivien, 1985).

Les résultats de la présente étude permettent d'émettre des hypothèses quant à l'écologie de *Heniochus chrysostomus*, *H. acuminatus* et *Chaetodon trichrous*. *Heniochus acuminatus* est une espèce caractéristique des zones profondes, que l'on observe en général dans la colonne d'eau, ce qui laisse présager un régime alimentaire constitué essentiellement de plancton, comme celui de *Hemitaurichthys polylepis*. *Heniochus chrysostomus* est une espèce à répartition relativement large, mais observée préférentiellement sur les

zones coralliennes. Le corail représente donc probablement une part de son régime alimentaire. En outre, cette espèce est le plus souvent observée à l'abri dans les anfractuosités que lui fournissent les colonies coralliennes. Le fait que *Chaetodon trichrous* ait été observé au fond de la baie d'Opunohu, où le recouvrement en corail est nul (stations de la radiale a1), laisse supposer que le corail ne doit pas constituer la part la plus importante de son régime alimentaire. Ce poisson pourrait se nourrir d'algues, dont le recouvrement varie de 0,5 à 5 % aux stations de la radiale a1, ou d'éponges dont les abondances atteignent 34 individus/10 m² à ces mêmes stations.

Les espèces les plus fréquemment observées à nos stations sont les espèces opportunistes dont les exigences écologiques, en particulier alimentaires, sont les moins importantes: *Chaetodon citrinellus*, *C. vagabundus*, *C. trifasciatus*, *C. auriga*, *C. ornatissimus* et *Forcipiger flavissimus*. Les espèces les plus rares sont les spécialistes manifestant des exigences alimentaires qualitatives strictes (*Chaetodon trifascialis*, *Hemitaurichthys polylepis*, *Forcipiger longirostris*); certaines ne se trouvent que dans les milieux défavorables à la majorité des autres espèces, tel *Chaetodon quadrimaculatus* qui semble adapté aux conditions de forte agitation. Ces espèces spécialistes pourraient être exclues de certaines zones occupées par les espèces opportunistes et contraintes ainsi à coloniser des niches écologiques vides (Barbault, 1992). Ce résultat ne concerne pas les données d'abondance. Certaines espèces, relativement fréquentes, sont peu abondantes (*Chaetodon auriga*, *C. ulietensis*, *C. ehippium*, *C. trichrous*); en revanche, d'autres, plus rares, sont relativement abondantes aux stations où elles sont présentes (*Chaetodon pelewensis* et *C. reticulatus*).

Parmi les Chaetodontidae présents à nos stations, certaines espèces consomment des coraux (*Chaetodon trifascialis*, *C. ornatissimus*, *C. trifasciatus*), d'autres des algues (*Chaetodon citrinellus*, *C. vagabundus*, *C. quadrimaculatus*), des éponges (*Chaetodon ehippium*) ou des mollusques (*Chaetodon vagabundus*, *Forcipiger flavissimus*). Les relations mises en évidence au Tableau IV entre Chaetodontidae, mollusques et échinodermes (faune vagile sédentaire), d'une part, et les algues, éponges et coraux (faune sessile), d'autre part, pourraient s'envisager comme une compétition entre Chaetodontidae pour certaines ressources alimentaires ainsi que pour l'espace. À notre connaissance, rien n'a été publié dans la littérature concernant cette hypothèse, qu'il faudrait étayer.

Au vu des interprétations précédentes, il est possible d'expliquer en partie la répartition spatiale de la richesse spécifique et de l'abondance des Chaetodontidae autour de l'île de Moorea. Les abondances totales de Chaetodontidae dans les baies sont moins importantes que celles des secteurs de Tiahura et d' Afareaitu, mais les richesses spécifiques sont comparables. Richesses spécifiques et abondances sont sensiblement les mêmes dans les deux baies et sont même légèrement supérieures dans la baie de Cook, ce qui indique que l'influence anthropique de la baie de Cook ne serait pas néfaste pour la biodiversité de ces poissons.

Les différences observées entre stations sont essentiellement liées aux coraux, conformément aux résultats

d'études antérieures (Bell & Galzin, 1984; Bouchon-Navaro, Bouchon & Harmelin-Vivien, 1985). Les fonds de baies sont moins riches en coraux que les sorties de baies. De même, les récifs frangeants sont sableux, peu profonds et colonisés par des algues. Par ailleurs, le récif barrière de Afareaitu, relativement pauvre en Chaetodontidae, comprend de nombreuses colonies coralliennes mortes, contrairement à celui de Tiahura, alors que la pente externe d' Afareaitu, plus riche en poissons, est également plus riche et diversifiée en coraux que celle de Tiahura.

Références

- Adjeroud, M. & B. Salvat, 1994. Spatial organization of coral communities along a bay in Moorea, French Polynesia. Galaxea, sous presse.
- Adjeroud, M. & B. Salvat, 1996. Spatial patterns in biodiversity of a fringing reef community along Opunohu Bay, Moorea, French Polynesia, Bulletin of Marine Science, in press.
- Barbault, R., 1992. Écologie des peuplements: structure, dynamique et évolution. Masson, Paris.
- Bell, J. D. & R. Galzin, 1984. Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. Marine Ecology Progress Series, 15: 265-274.
- Bouchon-Navaro, Y., 1981. Quantitative distribution of the Chaetodontidae on a reef of Moorea Island (French Polynesia). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 55: 145-157.
- Bouchon-Navaro, Y., 1985. Écologie des Chaetodontidae des récifs coralliens d'Aqaba (Mer Rouge) et de Moorea (Polynésie Française). Doctorat de l'École Pratique des Hautes Études, Paris.
- Bouchon-Navaro, Y., 1986. Partitioning of food and space resources by chaetodontid fishes on coral reefs. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 103: 21-40.
- Bouchon-Navaro, Y. & C. Bouchon, 1989. Correlations between chaetodontid fishes and coral communities of the Gulf of Aqaba (Red Sea). Environmental Biology of Fishes, 25: 47-60.
- Bouchon-Navaro, Y., C. Bouchon & M. L. Harmelin-Vivien, 1985. Impact of coral degradation on a chaetodontid fish assemblage (Moorea, French Polynesia). Pages 427-432 in Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress, Tahiti.
- Bray, R. J. & J. T. Curtis, 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecological Monographs, 27: 325-349.
- Cooper, D. W., 1968. The significance level in multiple tests made simultaneously. Heredity, 23: 614-617.
- Fowler, A. J., 1987. The development of sampling strategies for populations studies of coral reef fishes: A case study. Coral Reefs, 6: 49-58.
- Galzin, R., 1979. La faune ichthyologique d'un récif corallien de Moorea, Polynésie Française: Échantillonnage et premiers résultats. Terre et Vie, Revue d'Écologie, 33: 623-643.
- Galzin, R., 1985. Écologie des poissons récifaux de Polynésie française. Thèse de Doctorat d'État, Université de Montpellier, Montpellier.
- Galzin, R., 1987a. Structure of fish communities of French Polynesian coral reefs. I. Spatial scales. Marine Ecology Progress Series, 41: 129-136.
- Galzin, R., 1987b. Structure of fish communities of French Polynesian coral reefs. II. Temporal scales. Marine Ecology

- Progress Series, 41: 137-145.
- Galzin, R. & P. Legendre, 1987. The fish communities of a coral reef transect. *Pacific Science*, 41: 158-165.
- Harmelin-Vivien, M. L., 1989. Implication of feeding specialization on the recruitment processes and community structure of butterflyfishes. *Environmental Biology of Fishes*, 25: 101-110.
- Harmelin-Vivien, M. L. & Y. Bouchon-Navaro, 1983. Feeding diets and significance of coral feeding among chaetodontid fishes in Moorea (French Polynesia). *Coral Reefs*, 2: 119-127.
- Harmelin-Vivien, M. L., J. G. Harmelin, C. Chauvet, C. Duval, R. Galzin, P. Lejeune, G. Barnabé, F. Blanc, R. Chevalier, J. Duclerc & G. Lasserre, 1985. Évaluation visuelle des peuplements et populations de poissons: Méthodes et problèmes. *Terre et Vie, Revue d'Écologie*, 40: 467-539.
- Lindeman, R. L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-418.
- Miller, R. G. Jr., 1977. Developments in multiples comparisons. *Journal of the American Statistical Association*, 72: 779-788.
- Reese, E. S., 1977. Coevolution of corals and coral feeding fishes of the family Chaetodontidae. Pages 267-274 *in* Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium, Miami, Florida.
- Reese, E. S., 1981. Predation on corals by fishes of the family Chaetodontidae: Implications for conservation and management of coral reef ecosystems. *Bulletin of Marine Science*, 37: 37-61.
- Roberts, C. M., R. F. G. Ormond & A. R. D. Sheperd, 1988. The usefulness of butterflyfishes as environmental indicators on coral reef. Pages 331-336 *in* Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville.
- Scherrer, B., 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin Éditeur, Chicoutimi, Québec.
- Southwood, T. R. E., 1987. The concept and nature of the community. Pages 3-27 *in* J. H. R. Gee & P. S. Giller (ed.). *Organization of Communities: Past and Present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- ter Braak, C. J. F., 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.
- ter Braak, C. J. F., 1987a. Regression. Pages 29-77 *in* R. H. G. Jongman, C. J. F. ter Braak & O. F. R. van Tongeren (ed.). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. PUDOC, Wageningen.
- ter Braak, C. J. F., 1987b. Ordination. Pages 91-173 *in* R. H. G. Jongman, C. J. F. ter Braak & O. F. R. van Tongeren (ed.). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. PUDOC, Wageningen.
- ter Braak, C. J. F., 1994. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Écoscience*, 1: 127-140.
- Whittaker, R. H., 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, 26: 1-80.