

Récif corallien
Cyclone
Blanchissement
Surveillance
Stabilité

Coral reef
Cyclone
Bleaching
Monitoring
Stability

Variation interannuelle des peuplements récifaux du récif-barrière de Tiahura (île de Moorea, Polynésie française)

David AUGUSTIN ^a, René GALZIN ^a, Pierre LEGENDRE ^b et Bernard SALVAT ^a

^a École Pratique des Hautes Études, URA 1453 CNRS, Université de Perpignan, 66860 Perpignan Cedex, France
Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement, BP 1013, Moorea, Polynésie Française.

^b Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, Québec H3C 3J7, Canada.

Received 27/08/96, in revised form 19/02/97, accepted 25/02/97.

RÉSUMÉ

La variabilité interannuelle des cinq peuplements récifaux dominants du paysage sous-marin de la Polynésie française (algues, coraux, échinodermes, mollusques et poissons) a été étudiée sur le récif-barrière du secteur de Tiahura de l'île de Moorea de 1990 à 1994. Les peuplements benthiques (algues, coraux, mollusques et échinodermes) sont stables qualitativement (richesse spécifique) et quantitativement (taux de recouvrement ou densité selon le peuplement considéré), à l'exception du groupe des macroalgues et de l'espèce de bivalve *Tridacna maxima*. *A contrario*, le peuplement des poissons présente une variabilité interannuelle significative caractérisée par un pic de recrutement en 1991 et des variations graduelles ou stochastiques concernant la densité de certaines espèces. Les perturbations naturelles catastrophiques survenues lors de ce suivi à long terme (blanchissement des coraux en 1991 et en 1994, passage du cyclone Wasa en décembre 1991) n'ont pas eu de conséquences néfastes notables sur ces cinq peuplements, excepté pour l'espèce *Tridacna maxima*. Nos résultats, comparés à ceux obtenus entre 1971 et 1990 sur le récif-barrière de Tiahura pour les mêmes peuplements, suggèrent que cet écosystème corallien, dans son organisation actuelle, est particulièrement robuste face aux stress d'origine naturelle.

ABSTRACT

Interannual variability of the Tiahura barrier reef communities (Moorea Island, French Polynesia).

The interannual variability of the five dominant coral reef communities of the French Polynesia seascape (algae, corals, echinoderms, molluscs and fishes) was studied from 1990 to 1994 in the Tiahura sector of Moorea Island. Qualitative (species richness) and quantitative (cover percentage or density, depending on the type of community) stability is shown for benthic communities (algae, corals, echinoderms and molluscs), except for the macroalgae group and for bivalve species *Tridacna maxima*. In contrast, the fish community shows in its abundance a significant interannual variability characterized by a recruitment peak in 1991 and gradual and stochastic changes of densities for a few species. The bleaching events (in 1991 and 1994) and the cyclone Wasa (December 1991) had no notable negative impact on the five communities, except for species *Tridacna*

maxima. Comparisons with surveys conducted in the Tiahura sector from 1971 to 1990 suggest that this coral reef ecosystem, as organized at present, is especially robust in the face of natural disturbances.

Oceanologica Acta, 1997, 20, 5, 743-756.

INTRODUCTION

Les récifs coralliens ont été particulièrement étudiés depuis plus de deux décennies. Certaines observations ont permis d'approfondir le concept écologique de « stabilité d'un écosystème » (Galzin, 1985 ; Dahl et Salvat, 1988 ; Grigg et Dollar, 1990). Deux théories contrastées ont tout d'abord émergé. La première considérait les récifs coralliens comme de jeunes assemblages « délicatement ajustés » (Goreau, 1969) vivant dans un environnement aux fluctuations physiques et chimiques de faible amplitude (Johannes, 1975), environnement encore qualifié de « bénin » (Endean, 1976). En conséquence, les récifs coralliens seraient sensibles à des stress d'origine anthropique. La seconde théorie considérait les récifs coralliens comme une « mosaïque temporelle » dans l'espace (Grassle, 1973), se caractérisant par un patchwork de communautés récifales à différents états de recouvrement à la suite de l'action de plusieurs sources de perturbation. La théorie de Grassle a été soutenue par Grigg et Maragos (1974) ainsi que par Connell (1978), tous trois ayant trouvé que les processus de successions écologiques étaient fréquemment perturbés par des stress et des événements d'origine naturelle (cyclones, phénomènes ENSO). La structure en « mosaïque temporelle » de l'écosystème corallien doit accroître son élasticité face à des perturbations d'origine anthropique et lui permettre de trouver un « équilibre dynamique » (Connell et Souza, 1983). Ainsi, selon cette théorie et contrairement à la précédente, les récifs coralliens seraient instables et imprédictibles.

Depuis, des observations *in situ* ont confirmé que les récifs coralliens ont évolué dans un environnement hydrologique et climatique instable à l'échelle de la durée de vie des organismes et qu'ils se sont rétablis, plus ou moins rapidement, après la destruction engendrée par des stress d'origine naturelle (Pearson, 1981). D'autres études, plus récentes, basées sur des résultats de simulations (Knowlton, 1992) ou d'observations en milieu naturel (Done, 1992a, b) tendent à montrer que les récifs coralliens présenteraient de multiples états de stabilité, comme par exemple un état stable caractérisé par la présence majoritaire des macroalgues (Lighty, 1982 ; Hatcher, 1984). L'exemple développé par Hughes (1994) montre qu'à la suite de perturbations variées (surpêche, cyclone, mortalité massive des échinides), un écosystème corallien peut être dominé à l'échelle d'une île entière par le peuplement des macroalgues.

Afin d'étudier la dynamique des écosystèmes récifaux (actions des stress d'origine naturelle et anthropique sur les peuplements et interactions entre les peuplements principalement), des suivis temporels à long terme sont nécessaires, requérant une vision plus globale que l'étude,

trop souvent entreprise, du seul peuplement des coraux. C'est ainsi que le programme scientifique de suivi temporel intitulé « Agencement Temporel des Populations et des Peuplements » (ATPP) a été mis en place depuis 1990 sur l'île de Moorea (secteur de Tiahura) en Polynésie française (Galzin *et al.*, 1993). Ce suivi interannuel (un échantillonnage par an) prend en compte simultanément les cinq peuplements dominants du paysage sous-marin de la Polynésie française : les algues, les coraux, les échinodermes, les mollusques et les poissons. L'échantillonnage interannuel a été retenu pour tenir compte de la variabilité saisonnière des peuplements de macroalgues (Payri, 1987) et de poissons (Galzin, 1987a). Cet échantillonnage a été mis en place pour une étude à long terme ; mais comme le recommande Hughes (1994) nous avons souhaité traiter les données au bout de cinq années (présente étude) afin de modifier éventuellement ou d'ajuster le protocole d'échantillonnage.

Le secteur de Tiahura est un site atelier où la première étude quantitative concernant les cinq peuplements récifaux prépondérants a été menée en août 1971 (Salvat *et al.*, 1972). Ces peuplements ont été échantillonnés sur le récif frangeant et sur le récif-barrière. Après 1971, ils ont été quantifiés avec un effort d'échantillonnage variable selon les années et les peuplements. Une synthèse bibliographique des travaux réalisés de 1971 à 1989, avant le démarrage du programme de surveillance interannuelle qui fait l'objet de ce travail, met en évidence deux tendances successives dans la dynamique du récif-barrière de Tiahura. Une première période, de 1971 à 1980, est caractérisée par une augmentation massive de la biomasse algale sur le récif-barrière, phénomène principalement causé par la macroalgue *Turbinaria ornata*. Ainsi, sur 1000 m², on passe successivement de 8 kg à 157 kg puis 250 kg pour les années 1971, 1978 et 1980 pour le peuplement algal (Payri et Naim, 1982). Des données relatives aux coraux et aux poissons ont été récoltées entre 1971 et 1980 mais sont très difficilement comparables entre elles et avec nos données puisqu'obtenues par des méthodes d'échantillonnage différentes (Salvat *et al.*, 1972 ; Bouchon, 1985 ; Bouchon-Navaro, 1985). Une deuxième période, de 1981 à 1983, est caractérisée par une chute du recouvrement en corail vivant qui passe, pour deux stations du récif-barrière, de 39 et 48 % en 1979 à 26 et 22 % en 1982 (Bouchon, 1985). Dix espèces de coraux du genre *Acropora*, présentes en 1979, sont absentes en 1982 (Bouchon, 1985). Chez les poissons de la famille des *Chaetodontidae*, on observe une diminution significative de la richesse spécifique et de la densité entre 1979 et 1983 (Bouchon-Navaro *et al.*, 1985). L'origine de cette dégradation rapide du milieu est en partie expliquée par plusieurs stress d'origine naturelle : la vague cyclonique exceptionnelle de 1982-1983 cumulée

aux marées anormalement basses provoquant de fortes mortalités chez les coraux émergés (Rougerie et Wauthy, 1983; Salvat, 1992) et l'intense prédation de l'étoile de mer *Acanthaster planci* sur les coraux vivants lors de l'explosion démographique survenue de 1979 à 1984 sur l'ensemble de l'île de Moorea (Faure, 1989). Divers stress d'origine anthropique (pollution organique, eutrophisation, extractions coralliennes sur le récif frangeant sources d'une forte turbidité, activités touristiques) expliquent également cette dégradation sans que leurs effets respectifs et directs aient réellement été mis en évidence pour le récif-barrière (Salvat *et al.*, 1979; Chevalier et Kuhlmann, 1983; Fagerstrom, 1992). Cette zone est en effet séparée du récif frangeant par un chenal d'évacuation des eaux lagonaires qui isole le récif-barrière de toutes les eaux autres qu'océaniques (Wolanski *et al.*, 1993). Pour la dernière période, de 1984 à 1989, il n'existe dans la bibliographie des données quantitatives que pour le peuplement des poissons (Planes *et al.*, 1993), mais l'échantillonnage qui a conduit à leur obtention ne permet pas une comparaison temporelle avec celles acquises dans le cadre du programme ATPP.

Le présent travail analyse les résultats obtenus après cinq années d'échantillonnage, de 1990 à 1994, dans le cadre de l'ATPP. L'accent est mis sur les impacts éventuels des perturbations d'origine naturelle sur les peuplements récifaux. Il s'agit du phénomène de blanchissement des coraux en 1991 (Salvat, 1992; Gleason, 1993) et en 1994 (Adjeroud *et al.*, 1994) et du passage du cyclone Wasa en décembre 1991 (Delesalle *et al.*, 1993).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude, stratégie d'échantillonnage

L'île de Moorea fait partie de l'archipel de la Société en Polynésie française (Fig. 1). Située par 149° 30 W et 17° 30 S, cette île volcanique est entourée d'un récif corallien long de 61 km; le lagon y est large en moyenne de 800 m (Galzin et Pointier, 1985). Au nord-ouest de l'île se trouve le site atelier de Tiahura défini et étudié pour ses communautés récifales depuis 1971 par de nombreux chercheurs (Salvat *et al.*, 1972; Salvat *et al.*, 1979; Payri et Naim, 1982; Harmelin-Vivien et Bouchon-Navaro, 1983; Bouchon, 1985; Flachet *et al.*, 1986; Arias-González, 1993; Galzin et Legendre, 1987; Salvat, 1992; Cadoret *et al.*, 1995, Legendre *et al.*, sous presse). Le complexe récifal comprend cinq unités géomorphologiques réparties successivement sur un transect plage-haute mer : le récif frangeant, le chenal, le récif-barrière et la crête récifale qui délimitent le lagon, puis la pente externe, interface entre le lagon et la haute mer.

Dans le cadre du programme ATPP, une zone de 200 m de long, parallèle au front récifal, et de 100 m de large a été délimitée sur une photographie aérienne selon un critère d'homogénéité structurale apparente (Fig. 2). Cette zone a été découpée en 200 unités d'échantillonnage de 100 m² chacune (2 m × 50 m). Un échantillonnage aléatoire simple a permis la sélection de dix unités d'échantillonnage parmi les 200. Elles ont été matérialisées sur le terrain, à chacune

de leurs extrémités, par des piquets permanents. Ce récif-barrière est caractérisé par une faible hauteur d'eau, de un à deux mètres, et par de nombreux pâtés coralliens dispersés et séparés par des étendues de sable et de débris grossiers.

Les comptages ont été réalisés une fois par an de 1990 à 1994 par les mêmes chercheurs, chacun ayant une connaissance approfondie des espèces présentes sur ce site atelier, ce qui a permis jusqu'alors d'éviter tout biais dû au changement d'observateur. La structure du peuplement des poissons est particulièrement sensible aux variations temporelles à petites et moyennes échelles (Galzin, 1987a). Aussi, les poissons ont-ils été dénombrés une fois par an pour chacune des dix unités d'échantillonnage vers 10 h du matin aux environs du dernier quartier de lune et selon les années en février, mars, avril ou mai. Les autres peuplements ont été échantillonnés simultanément au peuplement des poissons.

Méthodes d'échantillonnage, choix des variables

La méthode du transect linéaire à points équidistants (Loya, 1978) a été employée pour estimer le pourcentage de recouvrement des algues, du corail vivant et du substrat abiotique (sable, débris grossiers et dalle) tous les 50 cm, sur 50 m de long, pour chacune des dix unités d'échantillonnage. Les algues rencontrées ont été réparties en trois groupes (Payri et Naim, 1982) : les macroalgues (*Turbinaria ornata*, *Sargassum spp.*, *Dictyota spp.*), les gazons algaux « turf » en anglais et les algues calcaires encroûtantes (*Porolithon spp.*).

Les richesses spécifiques et les densités des échinodermes, des mollusques et des poissons ont été étudiées. Les densités des échinodermes, des mollusques et des poissons ont été estimées sur des surfaces de 100 m² (2 m × 50 m) à chacune des dix unités d'échantillonnage. Pour les échinodermes et les mollusques, toutes les espèces épigées de taille supérieure à deux centimètres (à l'exception de l'espèce *Echinometra mathaei*, oursin cryptique difficile à compter rigoureusement) ont été dénombrées. Ce critère de sélection a permis un échantillonnage rigoureux de celles-ci. Pour les poissons toutes les espèces rencontrées ont été comptées à l'intérieur de trois classes de taille (Galzin *et al.*, 1993) : les petits représentent le recrutement de l'année (juvéniles I), les moyens correspondent aux juvéniles provenant du recrutement des années antérieures (juvéniles II) et les grands représentent les adultes sexuellement matures (adultes). Afin d'étudier la variabilité temporelle de la structure trophique des poissons, les 97 espèces recensées pendant les cinq années d'échantillonnage ont été regroupées dans sept catégories précédemment employées par Arias-González (1993) : les herbivores, les carnivores diurnes (mollusques, annélides), les omnivores, les brouteurs d'invertébrés sessiles, les zooplanctonophages, les carnivores nocturnes (mollusques, annélides) et les piscivores.

Traitement des données

Deux types de traitement numérique complémentaires ont été conduits dans le cadre de ce travail : des tests non

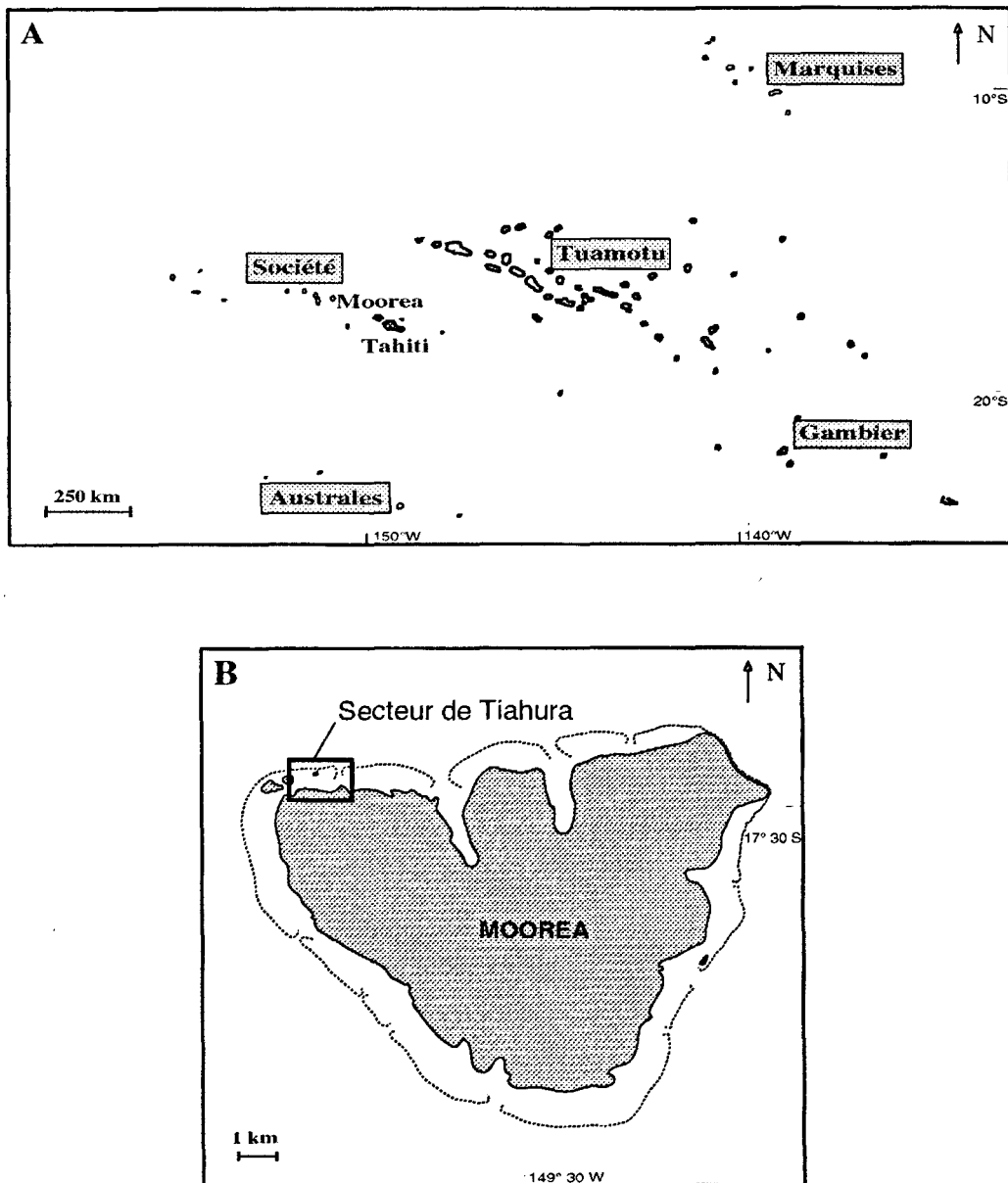


Figure 1

A. Carte de la Polynésie française montrant les cinq archipels et les îles de Tahiti et de Moorea. B. Ile de Moorea avec au nord-ouest le secteur de Tiahura, lieu d'échantillonnage des peuplements récifaux étudiés.

A. French Polynesia and its five archipelagos; Tahiti and Moorea islands are also shown. B. The Tiahura study sector is located in the northwestern part of Moorea.

paramétriques de comparaison d'échantillons portant sur des indices synthétiques et des ordinations sous contraintes portant sur des matrices « stations \times espèces ».

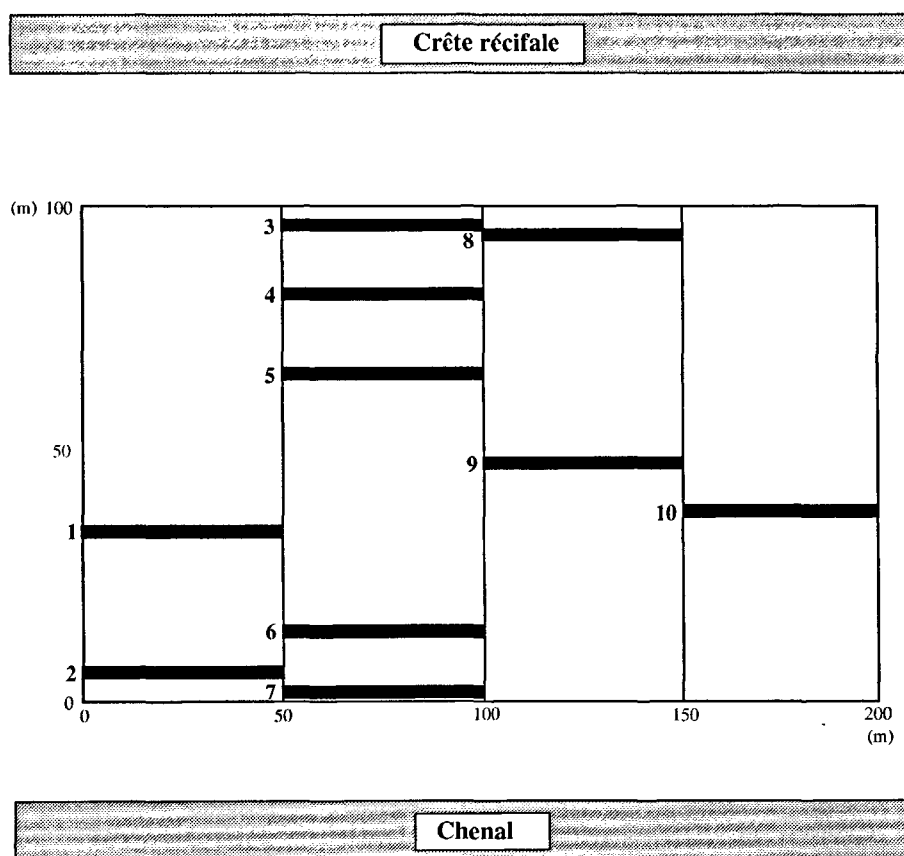
La variabilité interannuelle du pourcentage de recouvrement des substrats de type biotique et abiotique a été testée à l'aide du test de Friedman (Sokal et Rohlf, 1981). En effet, compte tenu du nombre de « zéros » présents dans la table de contingence des données quantitatives, il apparaît clairement que la normalité n'est pas respectée (Scherrer, 1984). De plus, les unités d'échantillonnage appariées d'une année sur l'autre engendrent un second critère de classification. L'analyse de variance paramétrique à deux critères de classification ne peut donc être employée dans ce cas par non-respect des conditions d'application. La méthode de Friedman (analyse de variance non-

paramétrique à deux critères de classification) a également été utilisée pour tester la variabilité interannuelle d'autres variables (richesses spécifiques, densités d'individus et catégories trophiques des poissons). Pour les densités de poissons, ce même test non paramétrique a été employé pour les dénombrements, toutes espèces confondues, ainsi que pour chacune des familles prépondérantes (familles les mieux représentées et qui rassemblent plus de 80% de tous les individus comptés). Les résultats du test ont été interprétés après correction de Holm pour tenir compte des tests multiples réalisés simultanément; cette correction permet de ne conserver que les probabilités les plus significatives (Holm, 1979; Wright, 1992). Cette même méthode a été appliquée chez les échinodermes et les mollusques, cette fois au rang spécifique. Lorsqu'une

Figure 2

Localisation des 10 unités d'échantillonnage sélectionnées parmi 200 selon un échantillonnage aléatoire simple sur le récif-barrière du secteur de Tiahura. La distance chenal-crête récifale est de 450 m.

Location of the ten sampling sites chosen at random among 200, on the barrier reef of the Tiahura sector. The distance between the channel and the reef crest is 450 m.



variabilité interannuelle significative a été détectée, le test de Wilcoxon pour échantillons appariés (Sokal et Rohlf, 1981) a été employé pour déterminer *a posteriori* les années qui en sont à l'origine. Les représentations graphiques concernant la variation interannuelle des indices synthétiques précités sont accompagnées d'intervalles de confiance calculés à 95 % sous l'hypothèse (raisonnable) d'indépendance des variables.

Afin d'étudier la variabilité interannuelle du peuplement des échinodermes, des mollusques et des poissons, non plus sur des indices synthétiques mais directement sur des matrices « stations × espèces », l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC) a été employée pour réaliser une analyse de variance multivariée (ter Braak, 1986). Cette méthode n'a pu être appliquée sur les peuplements de coraux et d'algues pour lesquels des matrices « stations × espèces » ne sont pas disponibles. L'ACC, développée à l'origine pour relier la composition d'un peuplement à la variation de variables environnementales, nécessite deux matrices : une matrice « stations × espèces » et une matrice « stations × variables environnementales ». L'ACC produit des axes d'ordination ayant comme contrainte d'être des combinaisons linéaires des variables environnementales. Cette propriété nous a permis de réaliser une analyse de variance multivariée en testant le facteur « variabilité interannuelle » d'une matrice « stations × espèces » contenant les données des cinq années d'échantillonnage : 50 lignes (10 stations × 5 années) et un nombre de colonnes égal au nombre d'espèces considérées. La matrice « stations × variables environnementales » a été remplacée dans la présente étude par une série de variables binaires

représentant chacune une année d'échantillonnage (Legendre, 1993). Lors de cette ordination sous contrainte, les espèces peu abondantes ont été pondérées grâce à l'option « downweighting of rare species » du logiciel CANOCO (ter Braak, 1987-1992). Des tests par permutations (999 dans cette étude) ont été réalisés afin de tester la signification statistique de la trace (l'inertie totale de l'ordination) et des axes canoniques (axes contraints lors de l'ordination) au seuil $\alpha=0,05$. Dans les graphiques d'ordination, des ellipses de probabilité à 95 % ont été construites pour les unités d'échantillonnage d'une même année à l'aide du programme IDPlot écrit par M. Dufrêne (Université catholique de Louvain-La-Neuve, Belgique) et P. Casgrain (Université de Montréal, Canada).

RÉSULTATS

Variabilité temporelle des caractéristiques du peuplement des algues et du peuplement des coraux

Les pourcentages de recouvrement des différents types de substrat obtenus au cours des cinq années d'échantillonnage ont été représentés sur la figure 3. Le test de Friedman réalisé pour chacun des types de substrat ne montre aucune variabilité temporelle significative au seuil ($\alpha=0,05$, à l'exception du peuplement des macroalgues ($p=0,0011$). Dans ce cas précis, le test de Wilcoxon met en évidence un pourcentage de recouvrement en macroalgues significativement supérieur en 1994 (6,1 %) par rapport à 1990, 1992 et 1993 (2,63 % en moyenne). Les espèces *Dictyota spp.* représentent plus de 85 % des macroalgues

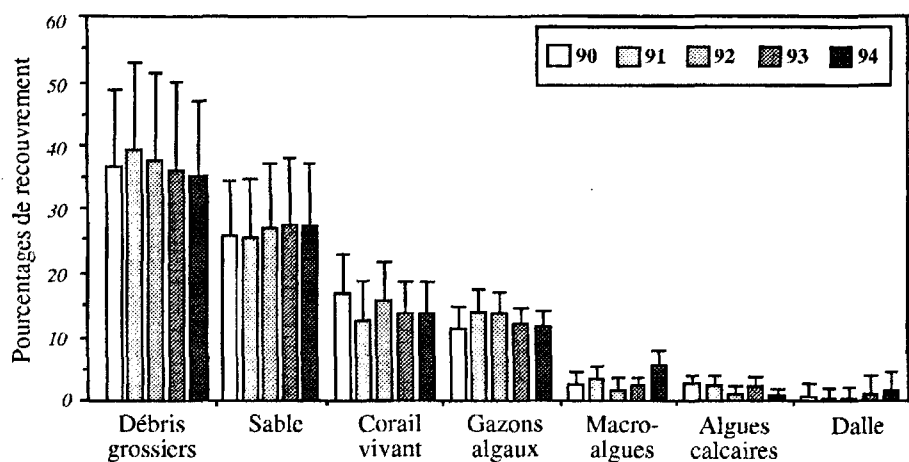


Figure 3

Taux de recouvrement moyen et intervalles de confiance pour les algues, le corail vivant et le substrat abiotique sur l'ensemble de la zone d'échantillonnage, de 1990 à 1994.

Algae, coral and abiotic substrate mean cover and confidence intervals from 1990 to 1994.

rencontrées de 1991 à 1994 (aucune distinction entre les différentes espèces d'algues n'a été faite en 1990). L'ensemble du peuplement algal, y compris les algues calcaires encroûtantes, contribue à 19% du recouvrement total. Le recouvrement moyen en corail vivant entre 1990 et 1994 est de 14,9%. Il est uniquement constitué, dans le cadre de notre échantillonnage, des genres *Porites* et *Pocillopora*, le premier représentant à lui seul plus de 98% de ce recouvrement. Les gazons algaux représentent 13% du recouvrement total, résultat similaire à celui des coraux vivants.

Variabilité temporelle des caractéristiques du peuplement des échinodermes et du peuplement des mollusques

De 1990 à 1994, un total de 18 espèces ont été recensées. La variabilité interannuelle de la richesse spécifique ne montre pas de différence significative entre les années ($p=0,52$). L'étude de la variabilité temporelle des densités à l'aide du test de Friedman montre que chez les échinodermes, il n'y a pas de différence significative entre les années (Tableau 1). Appliqué aux trois espèces d'oursins échantillonnées (*Echinothrix calamaris*, *Echinothrix diadema* et *Diadema savignyi*), le test donne des résultats similaires. *A contrario*, le groupe des mollusques montre une variabilité temporelle fortement significative (Tableau 1, Fig. 4). Celle-ci est causée par les fortes variations de densités du bivalve *Tridacna maxima* (Tableau 1, Fig. 4) sur les cinq années d'échantillonnage. Le test de Wilcoxon montre que chez cette espèce la densité des individus est significativement plus élevée en 1991 comparativement aux années ultérieures ($p<0,05$) et entre 1992 et 1993 ($p=0,013$).

L'analyse de variance multivariée, menée sur les peuplements d'échinodermes et de mollusques, met en évidence une variabilité interannuelle faiblement significative ($p_{\text{trace}}=0,046$). Les unités d'échantillonnage étudiées sur cinq années ont été représentées sur les axes canoniques 1 et 2 (Fig. 5, axe 1 significatif, $p_{\text{axe 1}}=0,047$ et axe 2 non significatif, $p_{\text{axe 2}}=0,91$). Les ellipses de probabilité associées aux cinq années d'échantillonnage se chevauchent très fortement. Seules quelques rares unités d'échantillonnage en 1993 et 1994 s'écartent de façon

Tableau 1

Résultats des tests de Friedman réalisés sur l'embranchement des échinodermes et sur celui des mollusques et leurs principales espèces. Les probabilités sont corrigées par la méthode de Holm. Les probabilités significatives au seuil $\alpha=0,05$ (notées *) mettent en évidence une différence significative des densités observées entre les années.

*Results of Friedman tests applied to echinoderms and molluscs as well as their most important species. Probabilities were corrected using Holm's method. Significant probabilities (noted *) correspond to differences in densities between years.*

Embranchements	p	Espèces	p
Échinodermes	0,34	<i>Echinothrix diadema</i>	0,067
		<i>Echinothrix calamaris</i>	0,67
		<i>Diadema savignyi</i>	0,23
Mollusques	0,003 *	<i>Tridacna maxima</i>	0,002 *

conséquence du nuage de points central, le long de l'axe 1. Ce phénomène est expliqué par une augmentation de la densité de l'oursin *Diadema savignyi* pour ces deux années d'échantillonnage comparativement aux précédentes.

Variabilité temporelle des caractéristiques du peuplement des poissons

De 1990 à 1994, un total de 97 espèces appartenant à 24 familles ont été recensées. Le test de Friedman appliqué à la richesse spécifique moyenne observée chaque année ne met pas en évidence une variation temporelle significative ($p=0,2$). Sur les 97 espèces recensées, 42 (43%) sont présentes toutes les années. Très bien représentées en nombre d'individus, elles totalisent sur les cinq années d'échantillonnage 10221 individus, soit 94% du nombre total de poissons comptés. Les espèces occasionnelles (présentes une seule année) sont au nombre de 18 (19% du nombre total d'espèces recensées). Le nombre d'individus de ces espèces occasionnelles ne dépasse jamais 4 ind.1000 m⁻² échantillonnés, à l'exception de *Halichoeres melasmapomus* qui a été comptée au stade juvénile I avec 31 ind.1000 m⁻² en 1992. En revanche, la densité des poissons est significativement différente entre

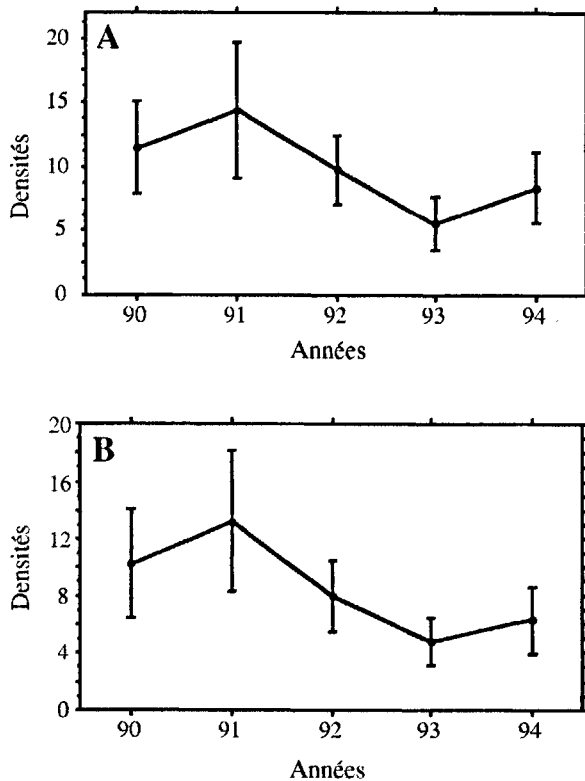


Figure 4

Variation interannuelle et intervalles de confiance des densités de mollusques (A) et des densités de *Tridacna maxima* (B) pour 100 m².

Inter-annual density variation and confidence intervals for (A) all molluscs and (B) species *Tridacna maxima* over 100 m².

les années ($p=0,0007$) avec un pic pour l'année 1991 (Fig. 6). On observe sur les cinq années d'échantillonnage une densité moyenne de 213,6 poissons rapportée à 100 m² de surface. Parmi les trois classes de poissons, toutes espèces confondues, seule la classe des juvéniles I montre une différence significative des densités entre les années (Tableau 2). Les tests de Friedman réalisés simultanément sur les principales familles de poissons montrent que toutes sont responsables de la variabilité temporelle observée chez les juvéniles I (Tableau 2). Le pic de recrutement des *Acanthuridae*, des *Scaridae*, des *Chaetodontidae* et des *Mullidae* se produit en 1991 contrairement aux *Pomacentridae* et aux *Labridae* qui recrutent surtout et respectivement en 1992 et 1994. Le pic de recrutement de 1991 concerne plus de 62% des juvéniles I échantillonnés de 1990 à 1994. Les espèces *Ctenochaetus striatus* de la famille des *Acanthuridae* et *Scarus sordidus* de la famille des *Scaridae* représentent plus de 82% des juvéniles I de l'année 1991 (73% pour *Ctenochaetus striatus* et 9% pour *Scarus sordidus*). Chez les juvéniles II, seule la famille des *Acanthuridae* présente une variabilité temporelle significative de sa densité (Tableau 2, Fig. 6). Cette variabilité est principalement causée par l'espèce *Ctenochaetus striatus* dont la densité est statistiquement plus forte en 1992 comparativement à toutes les autres années (Fig. 6). Les adultes de la famille des *Acanthuridae* et des *Chaetodontidae* présentent une

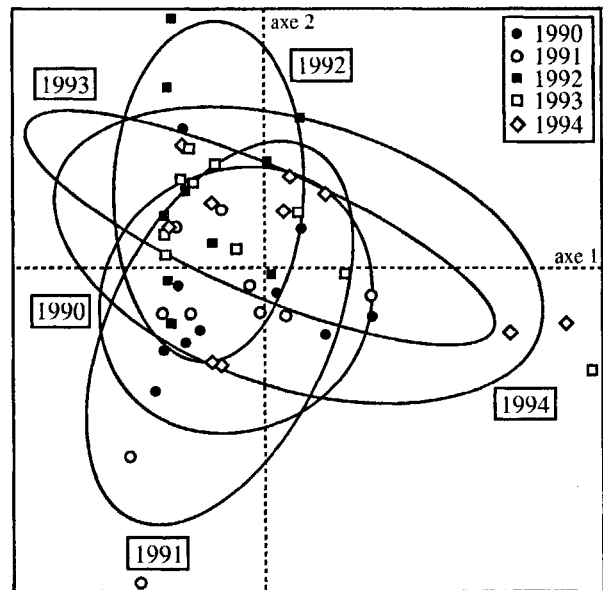


Figure 5

Résultats de l'Analyse Canonique des Correspondance (ACC) utilisée comme une analyse de variance multivariée pour tester la variabilité entre les années pour les échinodermes et les mollusques. L'ordination est présentée dans l'espace des axes canoniques 1 et 2. Chaque ellipse de probabilité à 95% entoure les dix unités échantillonnées chaque année.

Results of the Canonical Correspondence Analysis (CCA) used as a form of multivariate analysis of variance to test the significance of inter-annual variability for echinoderms and molluscs. The ordination is presented in the space of canonical axes 1 and 2. Each 95% probability ellipse encompasses the ten sites sampled each year.

variabilité temporelle significative (Tableau 2 et Fig. 6). Les *Acanthuridae* sont significativement plus abondants en 1991, 1992 et 1994 qu'en 1990 (Tableau 2 et Fig. 6). L'espèce *Ctenochaetus striatus*, fortement dominante chez cette famille, est responsable de ces variations (Fig. 6). Les *Chaetodontidae* présentent une variabilité temporelle significative caractérisée par une augmentation de leur densité en 1994 par rapport aux années 1991, 1992 et 1993 (Tableau 2 et Fig. 6). Une seule espèce en est responsable : *Chaetodon citrinellus*.

L'analyse de variance multivariée réalisée sur le peuplement de poissons (Fig. 7) pour tester le facteur « variabilité interannuelle » est très hautement significative ($p_{\text{trace}}=0,001$). L'inertie totale de la matrice « stations × espèces » est expliquée à 25% par la variabilité temporelle. Selon l'axe 1 (axes significatifs avec $p_{\text{axe 1}}=0,001$ et $p_{\text{axe 2}}=0,003$), on observe une séparation des unités d'échantillonnage de l'année 1991 avec celles des autres années. Selon l'axe 2, on observe une séparation des différentes années d'échantillonnage (exception faite des années 1993 et 1994 où les ellipses de probabilité se chevauchent fortement). À cette séparation des années d'échantillonnage se superpose un gradient temporel marqué, toujours selon l'axe 2. La position des espèces dans ce plan canonique permet de déterminer celles qui engendrent une répartition semblable des ellipses de probabilités. Ainsi, la séparation de l'année 1991 avec

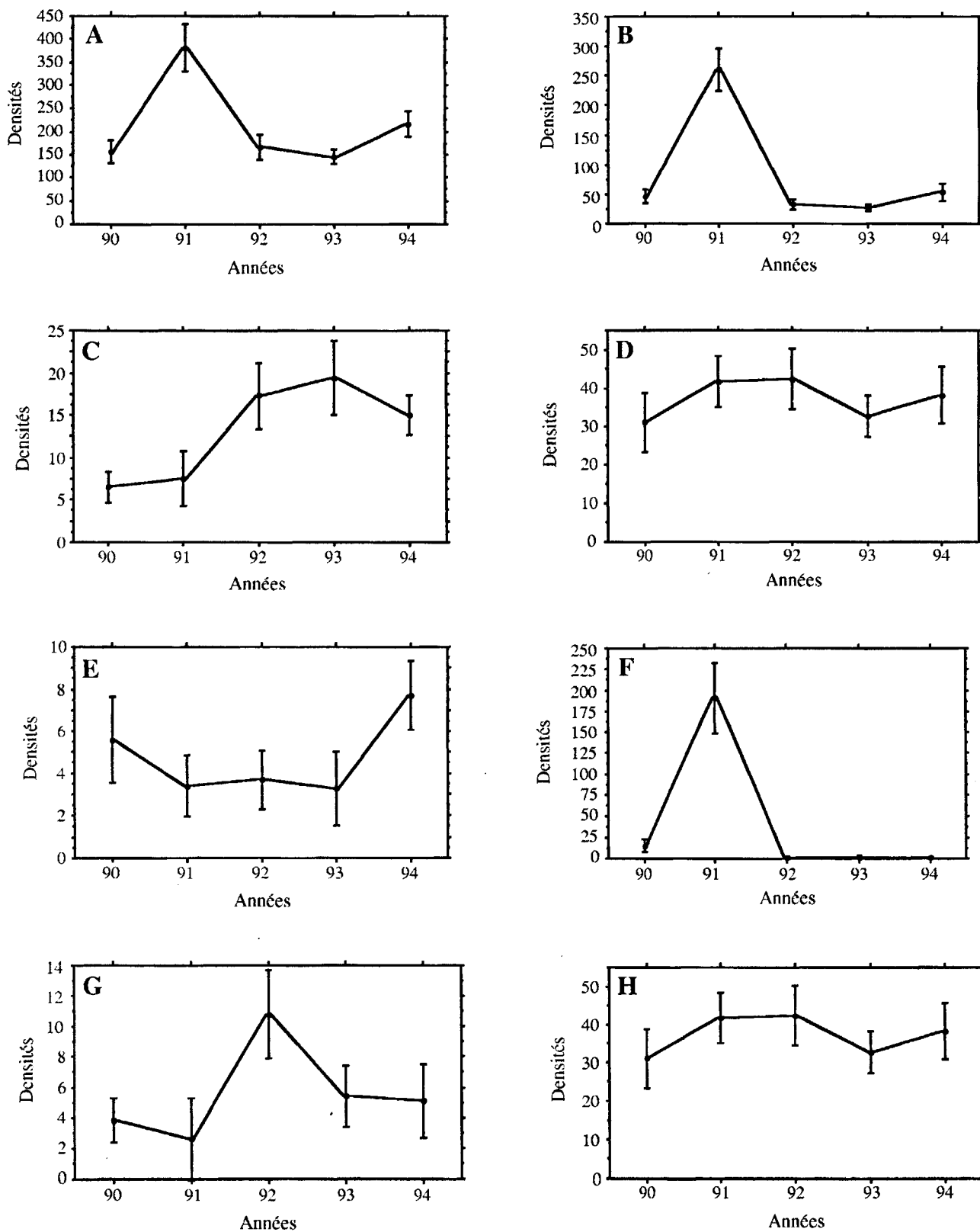


Figure 6

Variation interannuelle et intervalles de confiance des densités de poissons rapportées à 100 m². A : l'ensemble du peuplement. B, C et D : les juvéniles I, II et les adultes de la famille des *Acanthuridae*. E : les adultes de la famille des *Chaetodontidae*. F, G et H : les juvéniles I, II et les adultes de l'espèce *Ctenochaetus striatus*.

Inter-annual density variation and confidence intervals of fishes, over 100 m². A : the whole fish community. B, C and D : juveniles I and II, and adults of the Acanthuridae family. E : adults of the Chaetodontidae family. F, G and H : juveniles I and II, and adults of species Ctenochaetus striatus.

Tableau 2

Résultats des tests de Friedman réalisés sur la totalité des espèces de poissons et sur les familles quantitativement prépondérantes (ces familles rassemblent plus de 80 % de tous les individus comptés). Les probabilités significatives au seuil $\alpha=0,05$ (notées *) mettent en évidence une différence significative des densités observées entre les années.

Results of Friedman tests applied to all fish species and to the dominant families, representing more than 80 % of the total abundances). Significant probabilities (noted *) correspond to differences in densities between years.

Familles	Juveniles I	Juveniles II	Adultes
<i>Acanthuridae</i>	0,0007 *	0,0007 *	0,0126 *
<i>Labridae</i>	0,0204 *	0,7775	0,1962
<i>Pomacentridae</i>	0,0285 *	0,7775	0,5785
<i>Scaridae</i>	0,0285 *	0,7775	0,1962
<i>Chaetodonitae</i>	0,0415 *	0,7775	0,0192 *
<i>Mullidae</i>	0,01 *	0,7775	0,116
TOTAUX	0,0007 *	0,636	0,0945

les autres années d'échantillonnage est causée par la très forte densité de certaines espèces qui y sont observées (*Ctenochaetus striatus*, *Scarus sordidus*), fortes densités provenant d'ailleurs d'un fort recrutement ayant eu lieu cette année là. Quant au gradient temporel observé sur l'axe canonique 2, il est provoqué par des espèces qui sont fortement majoritaires une année parmi les cinq observées. Une étude des matrices « stations x espèces » montre que les espèces en question ont des densités qui augmentent et/ou qui diminuent progressivement sur les cinq années d'observation. C'est ce phénomène qui ordonne les années selon un gradient par rapport à l'axe canonique 2. Dans un second temps, les unités d'échantillonnage ont été reportées sur les axes canoniques 2 et 3 (axe 3 significatif avec $p_{\text{axe 3}}=0,013$). Les ellipses de probabilité associées aux années 1990 et 1992 sont dissociées toutes les deux et vis-à-vis des autres qui sont superposées entre elles. Cette séparation des ellipses s'explique par la présence en 1990 et en 1992 d'espèces fortement abondantes l'une ou l'autre des années mais très peu représentées voire absentes les autres années. On citera pour exemple l'espèce *Halichoeres melasmapomus* : cette espèce n'est observée qu'en 1992, à neuf unités d'échantillonnage sur dix, avec une densité totale de 31 individus (93 % des individus sont des juvéniles I).

La figure 8 montre la variabilité interannuelle de l'importance relative des catégories trophiques chez les poissons (à l'exception des piscivores non représentés car n'intervenant quantitativement que très faiblement). Le test de Friedman met en évidence une différence significative de l'année 1991 par rapport aux autres années pour les herbivores ($p=0,0002$). Cette augmentation du nombre d'herbivores en 1991 (de 46 % en 1990 à 73 %) est provoquée par le recrutement massif de l'espèce *Ctenochaetus striatus* cette année là. Par répercussion, on observe une diminution des carnivores diurnes, des omnivores et des brouteurs d'invertébrés la même année (les données sont exprimées en pourcentages).

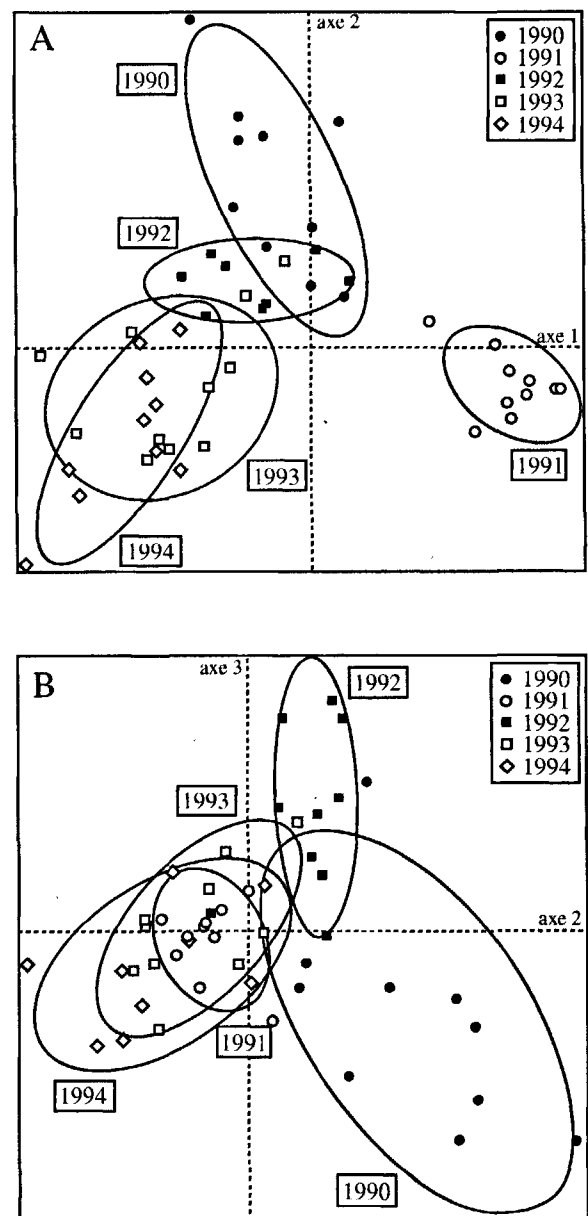


Figure 7

Résultats de l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC) utilisée comme une analyse de variance multivariable pour tester la variabilité entre les années pour les poissons. A : ordination présentée dans l'espace des axes canoniques 1 et 2. B : espace des axes canoniques 2 et 3. Chaque ellipse de probabilité à 95 % entoure les dix unités échantillonnées chaque année.

Results of the Canonical Correspondence Analysis (CCA) used as a form of multivariate analysis of variance to test the significance of inter-annual variability for fishes. A : ordination presented in the space of canonical axes 1 and 2. B : space of canonical axes 2 and 3. Each 95 % probability ellipse encompasses the ten sites sampled each year.

DISCUSSION

Évolution actuelle des peuplements du récif-barrière de Tiahura : stabilité ou instabilité ?

Dans ce travail, nous avons étudié simultanément certaines caractéristiques des cinq peuplements prépondérants du

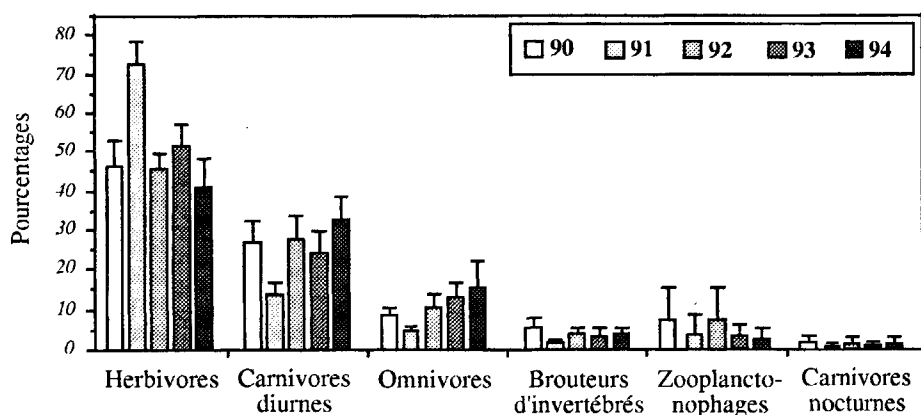


Figure 8

Variation interannuelle et intervalles de confiance de l'importance relative des différents régimes trophiques chez les poissons de 1990 à 1994.

Inter-annual variation and confidence intervals in the relative importance of different fish trophic groups, from 1990 to 1994.

récif-barrière de Tiahura afin de caractériser au mieux la variabilité interannuelle, de 1990 à 1994, de l'ensemble de cet écosystème.

De 1990 à 1994, le peuplement des algues est stable à l'exception des macroalgues dont le pourcentage de recouvrement augmente significativement de 1993 à 1994. Notre échantillonnage ne met donc pas en évidence d'effets du passage du cyclone Wasa en décembre 1991 sur ce peuplement (Delesalle *et al.*, 1993). À cet endroit précis du récif-barrière, c'est le genre *Dictyota* qui est dominant. Ballantine (1984) a montré qu'à la suite des passages de deux cyclones au large de Porto Rico, ce genre colonise le milieu en moins de trois semaines avec un taux de présence maximal compris entre 25 et 150 jours après le passage d'un cyclone. L'échantillonnage de 1992 ayant été réalisé près de 110 jours après le passage de Wasa, il est probable que le recouvrement algal s'est en partie reconstitué. En revanche, l'augmentation de ce pourcentage de recouvrement en macroalgues pour la dernière année d'échantillonnage ne peut pas être attribuée aux variations saisonnières auxquelles elles sont sujettes (Payri, 1987), les relevés ayant eu lieu d'une année sur l'autre à la même période. Ce taux de recouvrement devra être plus particulièrement suivi dans les années à venir.

Pour le peuplement corallien, nous avons observé de 1990 à 1994 une stabilité du pourcentage de recouvrement en corail vivant. Le passage du cyclone Wasa en décembre 1991 n'a donc pas engendré une augmentation significative de la mortalité des scléactiniaires. Deux raisons peuvent être ici avancées. Tout d'abord, les effets du passage d'un cyclone sur les platiers récifaux sont moins prononcés que sur les pentes récifales par dissipation de l'énergie de la houle sur des fronts récifaux (Walsh, 1983). Ensuite, le peuplement corallien du récif-barrière de Tiahura est majoritairement constitué de colonies âgées du genre *Porites* dont la forme, typiquement massive, lui confère une bonne résistance face à un hydrodynamisme turbulent intense (Laboute, 1985). Ces deux raisons permettent d'expliquer pourquoi ce peuplement ne présente pas de trace du passage du cyclone Wasa. Il est à noter que cette remarque n'est valable qu'à l'échelle d'observation de notre échantillonnage. En effet, après le passage de Wasa, quelques colonies de *Porites*, éparses et de grandes tailles, ont été observées retournées sur le récif-barrière de Tiahura (Harmelin-Vivien, comm. pers.). Ces observations

doivent être considérées comme ponctuelles car non mises en évidence lors de notre échantillonnage qui porte sur une zone (population statistique) de 20 000 m².

Parallèlement à ce premier stress d'origine naturelle, deux phénomènes de blanchissement des coraux se sont manifestés à Moorea en 1991 et en 1994 et ont été étudiés par Salvat, 1992, Gleason, 1993 et Adjeroud *et al.*, 1994. Ces études menées à la fois sur la pente externe et sur le récif-barrière de Moorea mettent en évidence une forte susceptibilité des genres *Acropora* et *Pocillopora* au blanchissement, contrairement au genre *Porites*. Gleason (1993) donne un taux de mortalité de 63 % pour les *Acropora* échantillonnés sur le récif-barrière lors du blanchissement de 1991. Le récif-barrière de Tiahura étant constitué de 98 % du genre *Porites* en taux de recouvrement, les blanchissements n'ont eu qu'un impact négligeable à ce niveau du récif. En revanche, ils doivent favoriser la dominance de ce genre aux dépens des autres, limitant ainsi la diversité spécifique du peuplement corallien.

Les densités des espèces d'échinodermes et de mollusques échantillonnées sont stables dans le temps, à l'exception du mollusque *Tridacna maxima* qui subit une importante mortalité de 1991 à 1993. Il est probable que le passage du cyclone Wasa a engendré une mortalité significative des bédouilles expliquant ainsi la diminution de densité observée de 1991 à 1992. Les valves des bédouilles ne se ferment pas hermétiquement contrairement à celles d'autres espèces de bivalves échantillonnés lors de notre étude (*e.g.* *Arca ventricosa*). On peut donc supposer que la protection du manteau des bédouilles n'est pas totalement efficace face à un hydrodynamisme intense et à l'abrasion causée par la remise en suspension du sédiment. En revanche, il est plus difficile d'expliquer la mortalité des bédouilles qui se poursuit de 1992 à 1993. On peut formuler l'hypothèse selon laquelle le cyclone Wasa a causé aux bédouilles des blessures entraînant une mortalité rapide voire immédiate (cas précédent) et une mortalité à plus long terme par affaiblissement des individus.

L'étude interannuelle du peuplement ichtyologique montre une certaine stabilité dans sa composition spécifique et des changements graduels et stochastiques des densités.

Les 43 % d'espèces permanentes représentent 94 % de la densité totale des poissons. Ces valeurs sont similaires à celles rencontrées dans la littérature pour ce genre d'étude (Goldman et Talbot, 1976; Harmelin-Vivien, 1979; Galzin,

1987a, Galzin *et al.*, 1990). La variabilité interannuelle de la composition spécifique du peuplement doit être attribuée aux 19 % d'espèces occasionnelles, fait classique en écologie (Barbault, 1992). Seule l'espèce *Halichoeres melasmapomus*, qui est habituellement strictement inféodée aux pentes externes récifales où elle vit le plus souvent au-delà de 30 m (Randall *et al.*, 1990), pose problème. Dans notre échantillonnage, elle apparaît en 1992 sur le récif-barrière de Tiahura, 93 % des individus étant des juvéniles.

La variabilité interannuelle graduelle de la densité des poissons est caractérisée par l'augmentation et/ou la diminution progressive des densités de quelques espèces. Notre étude porte sur les cinq peuplements majeurs du récif-barrière de Tiahura. Une première hypothèse fait appel à la mobilité des poissons, cette faculté pourrait leur permettre d'agir comme des précurseurs face à une éventuelle évolution du milieu ambiant (Galzin *et al.*, 1990). Une seconde hypothèse est à mettre en relation avec le processus de recrutement, sa variabilité à long terme et son impact sur la structuration du stock d'adultes (Jones, 1991; Doherty, 1991). Une dernière hypothèse est à mettre en rapport avec le faible nombre de comptages réalisés au cours de notre travail : on suppose qu'il existe une probabilité non nulle pour que quelques espèces présentent des augmentations ou des diminutions progressives de leur densités sur cinq ans. La poursuite de ce suivi interannuel des peuplements pour les années à venir devrait, dans une certaine mesure, permettre de préciser quelle est l'origine exacte de la variabilité interannuelle graduelle observée chez les poissons (compétition exclusive interspécifique par exemple).

La variabilité interannuelle stochastique du peuplement de poissons est la résultante de deux événements : un fort pic de recrutement en 1991 et des variations de densités des *Acanthuridae* et des *Chaetodontidae* adultes. Rien ne permet, dans une première approche, de relier ces deux événements au cyclone Wasa de décembre 1991. En effet, l'impact des cyclones et des ouragans sur le peuplement des poissons diffère grandement selon leur intensité et l'étendue des destructions causées aux communautés coralliennes (Harmelin-Vivien, 1994). Ils peuvent se manifester différemment : faible ou forte mortalité directe des poissons (Walsh, 1983; Pfeffer et Tribble, 1985), redistribution temporaire des individus dans des milieux non dégradés (Walsh, 1983; Pfeffer et Tribble, 1985), changement dans la structure trophique du peuplement des poissons (Letourneur, 1991). L'échantillonnage conduit en mars 1992, dans le cadre de notre travail, plus de trois mois après le passage du cyclone Wasa, ne met pas en évidence de changement dans la structure trophique du peuplement des poissons, ni de diminution significative de leur densité par rapport à l'année précédente. Le substrat en 1992 étant identique à celui de 1991, les poissons vivent dans un milieu qui n'a pas changé. Le cyclone Wasa a eu des effets probablement mineurs sur le peuplement des poissons, effets qui ont pu s'atténuer en trois mois, entre le passage du cyclone et l'échantillonnage de mars 1992. L'observation d'un pic de recrutement des poissons en 1991 montre que le recrutement n'est pas de même ampleur chaque année. Des recrutements exceptionnels ont déjà été signalés à plusieurs reprises (Pillai *et al.*,

1983; Cowen, 1985; Robertson, 1988; Letourneur *et al.*, sous presse). Tous ces recrutements exceptionnels ont été expliqués par des anomalies courantologiques, généralement annonciatrices de grosses tempêtes ou de cyclones et donc antérieures au recrutement massif. Pour notre étude il semble difficile d'associer ce fort recrutement du début de l'année 1991 au cyclone Wasa de la fin de l'année. En revanche, on peut constater que le recrutement massif des poissons en 1991 s'est déroulé lors d'une longue période d'anomalie positive ENSO pour le Pacifique central (Salvat, 1992). Les variations de densités des *Acanthuridae* sont en fait celles de l'espèce *Ctenochaetus striatus*. Le recrutement exceptionnel de cette espèce en 1991 est suivi l'année d'après d'une augmentation de la densité des juvéniles âgés de plus d'un an. Il semble donc que l'entrée massive de nouveaux individus dans la population des *Ctenochaetus striatus* a eu des répercussions sur sa structure d'âge. Cette observation est en accord avec la théorie du recrutement limitant initialement proposée par Victor (1983) et Doherty (1983) qui considèrent que les changements de la structure d'âge d'une population sont révélateurs des variations à long terme de l'intensité du recrutement. Selon cette théorie et compte tenu des données de croissance de cette espèce (Galzin, 1987b; Arias-González *et al.*, 1993), on aurait dû observer, dès 1993, une augmentation du nombre des adultes. Tel n'a pas été le cas. Aussi, afin de déterminer précisément et rigoureusement quel a été l'impact du fort recrutement de 1991 de l'espèce *Ctenochaetus striatus* sur la structure démographique de sa propre population, il est nécessaire de poursuivre des recherches en utilisant une méthode rétrospective adaptée telle que l'otolithométrie. Les poissons adultes de la famille des *Chaetodontidae* présentent un accroissement de densité en 1994. *Chaetodon citrinellus* est responsable de ce phénomène. Des fluctuations similaires de cette espèce ont été observées en 1986 sur le secteur de Tiahura (Harmelin-Vivien, 1995) ainsi que pour *Chaetodon trifasciatus*. La famille des *Chaetodontidae* regroupe des espèces dont la grande majorité est composée de brouteurs de corail facultatifs ou obligatoires (Harmelin-Vivien et Bouchon-Navaro, 1983; Bouchon-Navaro, 1985). Reese (1981) a formulé l'hypothèse selon laquelle les espèces de *Chaetodontidae* strictement corallivores sont des indicateurs sensibles du milieu récifal. Cette hypothèse, parfois controversée (Bell *et al.*, 1985), est le plus souvent soutenue et validée par l'observation de corrélations positives entre le recouvrement en corail vivant et la densité des brouteurs de coraux (Birkeland and Neudecker, 1981; Bouchon-Navaro *et al.* 1985). *Chaetodon citrinellus* est une espèce corallivore facultative au régime alimentaire varié et qui ne se nourrit que pour 15 % de scléactiniaires (Bouchon-Navaro, 1985). Par conséquent, une augmentation de sa densité, indépendamment de celle des autres *Chaetodontidae*, ne peut pas être interprétée, par exemple, comme un témoin d'une amélioration sensible du taux de recouvrement en corail vivant qui n'aurait pas été détectée lors de notre échantillonnage des coraux.

Le présent travail associé à cette synthèse bibliographique suggère quelques remarques finales concernant plus particulièrement les peuplements de macroalgues et de coraux

pour lesquels des données quantitatives collectées avant 1990 sont disponibles. La stabilité du taux de recouvrement en corail vivant, au moins à partir de 1990, fait suite à une diminution qui s'est produite au début des années 1980 sous l'impact des stress précédemment évoqués. Certains d'entre eux se sont à nouveau manifestés en 1991 (cyclone et blanchissement) et en 1994 (blanchissement) sans que l'on note cette fois des variations du taux de recouvrement en corail vivant. On peut donc considérer que dans sa structure actuelle (forte dominance du genre *Porites*), le peuplement corallien du récif-barrière de Tiahura résiste bien à ces deux sources de stress. En revanche, l'échantillonnage ne met pas en évidence une quelconque restauration du peuplement corallien (augmentation de la diversité et du taux de recouvrement). Ces perturbations d'origine naturelle associées aux éventuelles perturbations d'origines anthropiques ont donc probablement limité la restauration du peuplement corallien de 1990 à 1994. En 1971, le récif-barrière de Tiahura était pratiquement dépourvu de macroalgues. Les raisons de l'augmentation importante de leur biomasse de 1971 à 1980 n'ont pas été élucidées (Payri et Naim, 1982), mais l'échantillonnage réalisé depuis 1990 révèle que ce peuplement ne représente en moyenne pas plus de 4% du substrat total. Parmi les pressions anthropiques et naturelles qui peuvent modifier un écosystème corallien en un écosystème dominé par les macroalgues, deux cas sont plus particulièrement cités

dans la littérature : la diminution du stock des herbivores (Hughes, 1989 et 1994) et l'eutrophisation du milieu (Pastorok et Bilyard, 1985). Nos résultats tendraient à montrer que ces pressions sont actuellement négligeables ou absentes sur le récif-barrière de Tiahura.

CONCLUSION

Le programme ATPP, dont les résultats acquis de 1990 à 1994 sur le récif-barrière de Tiahura sont présentés ici, se poursuit régulièrement. Depuis 1991, la seconde phase est en cours. Il s'agit de l'étude de la variabilité interannuelle des mêmes peuplements, sur la pente externe du secteur de Tiahura par 12 m de profondeur, où ils sont différemment représentés (*e.g.* quasi absence des macroalgues, taux de recouvrement en corail vivant plus important, absence des échinodermes et des mollusques étudiés sur le récif-barrière, peuplements de poissons plus importants en diversité et en abondance...). Les données qualitatives et quantitatives sont en cours d'exploitation. A l'avenir et sur d'autres sites réservés aux observations à long terme, il serait intéressant de compléter ces suivis interannuels par des expérimentations *in situ* par exemple en simulant des perturbations qui nous informeraient plus encore et de façon complémentaire sur le fonctionnement et le rôle de certaines guildes dans la structuration de l'écosystème.

RÉFÉRENCES

- Adjeroud M., Y. Chancerelle, B. Salvat (1994). A new bleaching event in French Polynesia during early 1994. Publ. Serv. Geol. Lux., XXIX, Proc. 2nd Europ. Regional Meeting ISRS, Luxembourg, 219.
- Arias-González J.E. (1993). Fonctionnement trophique d'un écosystème récifal : secteur de Tiahura, île de Moorea, Polynésie française. Thèse de Doctorat de l'École Pratique des Hautes Études, Perpignan, 358 p.
- Arias-González J.E., R. Galzin, F. Torres (1993). Growth and mortality of *Ctenochaetus striatus*, *Stegastes nigricans* and *Sargocentron microstoma* in Tiahura reef, Moorea Island, French Polynesia. *Naga Iclarm Quarterly* 16, 32-32.
- Ballantine D.L. (1984). Hurricane-induced mass mortalities to a tropical subtidal community and subsequent recoveries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 20, 75-83.
- Barbault R. (1992). Hétérogénéité spatiale, variabilité temporelle et peuplements. In : *Écologie des peuplements : structure, dynamique et évolution*, éd. Masson, 8, 141-163.
- Bell J.D., M. Harmelin-Vivien, R. Galzin (1985). Large scale spatial variation in abundance of butterflyfishes (Chaetodontidae) on Polynesian reefs. *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong.*, Tahiti, 5, 421-426.
- Birkeland C., S. Neudecker (1981). Foraging behaviour of the two Caribbean chaetodontids : *Chaetodon capistratus* and *C. aculeatus*. *Copeia* 1, 169-178.
- Bouchon C. (1985). Quantitative study of scleractinian coral communities of Tiahura Reef (Moorea Island, French Polynesia). *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong.*, Tahiti, 6, 279-284.
- Bouchon-Navaro Y. (1985). *Écologie des Chaetodontidae des récifs coralliens d'Aqaba (Mer Rouge) et de Moorea (Polynésie française)*. Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études, Paris, 214 p.
- Bouchon-Navaro Y., C. Bouchon, M.L. Harmelin-Vivien (1985). Impact of coral degradation on a Chaetodontid fish assemblage (Moorea, French Polynesia). *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong.*, Tahiti, 5, 427-432.
- Cadoret L., P. Legendre, M. Adjeroud (1995). Répartition spatiale des Chaetodontidae dans différents secteurs récifaux de l'île de Moorea, Polynésie française. *Ecoscience* 2, 129-140.
- Chevalier J.P., D.H.H. Köhlmann (1983). Les Scléactiniaires de Moorea, îles de la Société (Polynésie française). *J. Soc. Océanistes* 73, 55-75.
- Connell J. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302-1310.
- Connell J., W.P. Souza (1983). On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *American Naturalist* 121, 789-824.
- Cowen R.K. (1985). Large scale pattern of recruitment by the labrid, *Semicossyphus pulcher* : causes and implications. *J. Mar. Res.* 43, 719-742.
- Dahl A.L., B. Salvat (1988). Are human impacts, either through traditional or contemporary uses, stabilizing or destabilizing to reef community structure? *Proc. Sixth Int. Coral Reef Symp.*, Townsville, 1, 63-70.
- Delesalle B., M. Pichon, M. Frankignoulle, J.P. Gattuso (1993). Effects of a cyclone on coral reef phytoplankton biomass, primary production and composition (Moorea Island, French Polynesia). *J. Plankton Res.* 15, 1413-1423.
- Doherty P.J. (1983). Tropical territorial damselfishes : Is density limited by aggression or recruitment? *Ecology* 64, 176-190.
- Doherty P.J. (1991). Spatial and temporal patterns in recruitment, in : *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*, ed. Sale P.F., Academic Press, San Diego, 261-293.

- Done T.J.** (1992a). Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia* **247**, 121-132.
- Done T.J.** (1992b). Constancy and change in some Great Barrier Reef coral communities : 1980-1990. *Amer. Zool.* **32**, 655-662.
- Endean R.** (1976). Destruction and recovery of coral communities. In : *Biology and Geology of Coral Reefs*, eds. Jones O.A., R. Endean Academic press, New York, **III**, 215-254.
- Fagerstrom J.A.** (1992). Reef flat community dynamics, Tiahura, Moorea Island, French Polynesia : I. Degradation 1971-1987. *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp.*, Guam, **2**, 762-768.
- Faure G.** (1989). Degradation of coral reefs at Moorea Island (French Polynesia) by *Acanthaster planci*. *J. Coastal Res.* **5**, 295-305.
- Flachat Z., C. Gabrie, G. Richard** (1986). Évolution de la faune malacologique dans un secteur en voie de dégradation : le complexe récifo-lagonaire de Tiahura (Moorea, Société-Polynésie française). *Haliois* **15**, 253-263.
- Galzin R.** (1985). Écologie des poissons récifaux de Polynésie française. Thèse de Doctorat de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 195 p.
- Galzin R.** (1987a). Structure of fish communities of French Polynesian coral reefs. II. Temporal scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **41**, 137-145.
- Galzin R.** (1987b). Potential fisheries yield of a Moorea fringing reef (French Polynesia) by the analysis of three dominant fishes. *Atoll Res. Bull.* **305**, 1-21.
- Galzin R., J. Bell, A. Lefèvre** (1990). Étude interannuelle du peuplement ichthyologique du lagon de l'atoll de Mataiva en Polynésie française. *Cybiurn* **14**, 313-322.
- Galzin R., P. Legendre** (1987). The fish communities of a coral reef transect. *Pacific Science* **41**, 158-165.
- Galzin R., J.P. Marfin, B. Salvat** (1993). Long term coral reef monitoring program : heterogeneity of the Tiahura barrier reef (Moorea, French Polynesia). *Galaxea* **11**, 73-91.
- Galzin R., J.P. Pointier** (1985). Moorea island, Society archipelago. *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong.*, Tahiti, **1**, 73-102.
- Gleason M.G.** (1993). Effects of disturbance on coral communities : bleaching in Moorea, French Polynesia. *Coral Reefs* **12**, 193-201.
- Goldman B., F.H. Talbot** (1976). Aspects of the ecology of coral reef fishes. In : *Biology and Geology of Coral Reefs*, eds. Jones O.A., R. Endean Academic Press, New York, **II**, 125-154.
- Goreau T.** (1969). Post Pleistocene urban renewal in coral reef. *Micronesica* **5**, 323-326.
- Grassle J.F.** (1973). Variety in coral reef communities, in : *Biology and Geology of Coral Reefs*, eds. Jones O.A., R. Endean Academic Press, New York, **II**, 247-270.
- Grigg R.W., S.J. Dollar** (1990). Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs. In : *Coral reefs. Ecosystems of the world* 25, ed. Dubinsky Z., Elsevier, Amsterdam, **25**, 439-452.
- Grigg R.W., J.E. Maragos** (1974). Recolonization of hermatypic corals on submerged larva flows in Hawaii. *Ecology* **55**, 387-395.
- Harmelin-Vivien M.L.** (1979). Ichtyofaune des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar) : écologie et relations trophiques. Thèse de Doctorat de l'Université Aix-Marseille II, Marseille, 281 p.
- Harmelin-Vivien M.L.** (1994). The effects of storms and cyclones on coral reefs : a review. *J. Coastal Res.* **12**, 211-231.
- Harmelin-Vivien M.L.** (1995). Long-term change or stability in butterflyfish assemblages on Moorea coral reefs (French Polynesia) ? *Eur. Meet. I.S.R.S.*, Newcastle.
- Harmelin-Vivien M.L., Y. Bouchon-Navaro** (1983). Feeding diets and significance of coral feeding among Chaetodontidae fishes in Moorea (French Polynesia). *Coral Reefs* **2**, 119-127.
- Hatcher B.G.** (1984). A maritime accident provides evidence for alternate stable states in benthic communities on coral reefs. *Coral Reefs* **3**, 199-204.
- Holm S.** (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* **6**, 65-70.
- Hughes T.P.** (1989). Community structure and diversity of coral reefs : the role of history. *Ecology* **70**, 275-279.
- Hughes T.P.** (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a caribbean coral reef. *Science* **265**, 1547-1551.
- Johannes R.E.** (1975). Pollution and degradation of coral reef communities. In : *Tropical Marine Pollution*, eds. Wood E.J., R.E. Johannes Elsevier, Amsterdam, 13-50.
- Jones G.P.** (1991). Postrecruitment processes in the ecology of coral reef fish populations : A multifactorial perspective. In : *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*, ed. P.F. Sale, Academic Press, San Diego, 294-328.
- Knowlton N.** (1992). Thresholds and multiple stable states in coral reef community dynamics. *Amer. Zool.* **32**, 674-682.
- Laboute P.** (1985). Évaluation des dégâts causés par les passages des cyclones de 1982-1983 en Polynésie française sur les pentes externes des atolls de Tikehau et de Takapoto (Archipel des Tuamotu). *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong.* **3**, 323-329.
- Legendre P.** (1993). Spatial autocorrelation : trouble or new paradigm ? *Ecology* **74**, 1659-1673.
- Legendre P., R. Galzin, M. Harmelin-Vivien** (1997). Relating behavior to habitat : Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* **78**(2), 547-562.
- Letourneur Y.** (1991). Modifications du peuplement de poissons du platier récifal de Saint-Pierre (île de La Réunion, Océan Indien) consécutives au passage du cyclone Firinga. *Cybiurn* **15**, 159-170.
- Letourneur Y., P. Chabanet, L. Vigliola, M. Harmelin-Vivien** (sous presse). Mass recruitment and post-settlement mortality of *Epinephelus merra* (Pisces, Serranidae) on Reunion coral reefs. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*
- Lighty R.G.** (1982). Fleshy-algal domination of a modern Bahamian Barrier reef : example of an alternate climax reef community. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.* **1**, 722.
- Loya Y.** (1978). Plotless and transect methods. In : *Coral Reefs : Research Methods. UNESCO Monographs on Oceanographic Methodology*, eds. Stoddart D.R., R.E. Johannes, Paris, **5**, 197-217.
- Pastorok R.A., G.R. Bilyard** (1985). Effects of sewage pollution on coral reef communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **21**, 175-189.
- Payri C.** (1987). Zonation and seasonal variation of the commonest algae on Tiahura reef (Moorea Island, French Polynesia). *Botanica marina* **30**, 141-149.
- Payri C.E., O. Naim** (1982). Variations entre 1971 et 1980 de la biomasse et de la composition des populations de macroalgues sur le récif corallien de Tiahura (île de Moorea, Polynésie française). *Cryptogamie, Algologie* **3**, 229-240.
- Pearson R.G.** (1981). Recovery and recolonisation of coral reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **4**, 105-122.
- Pfeffer R.A., G.W. Tribble** (1985). Hurricane effect on an aquarium fish fishery in the Hawaiian Islands. *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong.*, Tahiti, **3**, 331-336.
- Pillai C.S.G., M. Mohan, K.K. Kunhikoya** (1983). On an unusual massive recruitment of the reef fish *Ctenochaetus strigosus* (Bennet) (Perciformes : Acanthuridae) to the Minicoy atoll and its significance. *Indian J. Fish.* **30**, 261-268.
- Planes S., A. Lefèvre, P. Legendre, R. Galzin** (1993). Spatio-temporal variability in fish recruitment on a coral reef (Moorea, French Polynesia). *Coral Reefs* **12**, 105-113.
- Randall J.E., G.R. Allen, R. Steene** (1990). Fishes of the Great Barrier Reef and coral sea, ed. Craford House Press, Bathurst, 506 p.
- Reese E.S.** (1981). Predation on corals by fishes of the family Chaetodontidae : Implications for conservation and management of coral reef ecosystems. *Bull. Mar. Sci.* **31**, 594-604.
- Robertson D.R.** (1988). Extreme variation in settlement of the Caribbean triggerfish *Balistes vetula* in Panama. *Copeia* **3**, 698-703.

- Rougerie F., B. Wauthy** (1983). Anomalies de l'hydroclimat et cyclogénèse en Polynésie en 1982 et 1983. *Met. Mar.* **121**, 27-40.
- Salvat B.** (1992). Blanchissement et mortalité des scléactiniaires sur les récifs de Moorea (archipel de la Société) en 1991. *C.R. Acad. Sci. Paris* **314**, 105-111.
- Salvat B., G. Richard, F. Salvat, R. Berigaud, L. Antoine, M.C. Berigaud, Y. Plessis** (1972). *Moorea-Tiahura : Étude des peuplements du lagon et du récif*. Rapport A, 104 p.
- Salvat B., G. Vergonzanne, R. Galzin, G. Richard, J.P. Chevalier, M. Ricard, J. Renaud-Mornant** (1979). Conséquences écologiques des activités d'une zone d'extraction de sable corallien dans le lagon de Moorea (île de la Société, Polynésie française). *Cah. Indo-Pacif.* **1**, 83-126.
- Scherrer B.** (1984). *Biostatistique*, Gaëtan Morin éd., Québec, 850 p.
- Sokal R.R., F.J. Rohlf** (1981). *Biometry - The principles and practice of statistics in biological research*. 2nd ed. Eds. Freeman W.H. and Co., San Francisco, 859 p.
- ter Braak C.J.F.** (1986). Canonical correspondance analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**, 1167-1179.
- ter Braak C.J.F.** (1987-1992). *CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis*. Microcomputer Power, Ithaca, New York, 95 p.
- Victor B.C.** (1983). Recruitment and population dynamics of a coral reef fish. *Science* **219**, 419-420.
- Walsh W.J.** (1983). Stability of a coral reef fish community following a catastrophic storm. *Coral Reefs* **2**, 49-63.
- Wolanski E., B. Delesalle, V. Dufour, A. Aubanel** (1993). Modelling the fate of pollutants in the Tiahura lagoon, Moorea, French Polynesia. *Proc. Elev. Austr. Conf. Coast. Ocean Eng.*, Townsville, **2**, 583-587.
- Wright S.P.** (1992). Adjusted P-values for simultaneous inference. *Biometrics* **48**, 1005-1013.