

IMPACTS POTENTIELS DE LA PÊCHE DES POISSONS HERBIVORES SUR LE MAINTIEN DE LA STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS CORALLIENNES ET ALGALES EN NOUVELLE-CALÉDONIE

Synthèse des connaissances bibliographiques disponibles

Analyse du contexte néo-calédonien

Laure Carassou¹, Marc Léopold¹, Nicolas Guillemot¹, Laurent Wantiez²

Décembre 2009

¹ : IRD Nouméa, UR 128, BP A5, 98 848 Nouméa cedex

² : Université de la Nouvelle-Calédonie, BP R4, 98 852 Nouméa cedex



SOMMAIRE

INTRODUCTION : CONTEXTE ET OBJECTIFS	p. 5
I. Synthèse des données de la littérature	p. 6
I.1. Définition des concepts-clés	p. 6
I.1.1 Définition d'un récif en bon état écologique	p. 6
I.1.2 La résilience des récifs : une définition complexe et controversée	p. 6
I.1.3 Restauration ou régénération d'un récif : définition et quantification	p. 7
I.2. Effets directs des changements climatiques et autres facteurs de stress sur les récifs coralliens	p. 8
I.2.1 Facteurs globaux de perturbation (origine climatique)	p. 8
I.2.2 Facteurs locaux de perturbation	p. 9
I.2.3 Les changements d'état (« phase-shifts ») des récifs coralliens	p.10
I.3. Dynamique de la compétition spatiale entre le corail et les algues	p.11
I.3.1 Les successions algales	p.11
I.3.2 Contrôles « bottom-up » et « top-down »	p.13
I.4. La régulation du développement des macroalgues et des coraux par les organismes herbivores	p.15
I.4.1 Diversité des herbivores des récifs coralliens	p.15
I.4.2 Le rôle respectif des différents herbivores sur la régulation des macroalgues et le développement des coraux	p.16
I.4.3 Rôle des poissons herbivores en particulier	p.17
I.5. L'influence supposée de la pêche sur la régénération et la résilience des récifs coralliens.....	p.20
Conclusion partie I	p.21
II. Synthèse de cas d'études : relation entre régulation de la pêche et régénération des récifs après des perturbations d'origine climatique	p.22
II. 1. Méthodes	p.22
II. 2. Résultats	p.24
Conclusion partie II	p.31

SOMMAIRE (suite)

III. La Nouvelle-Calédonie : poissons herbivores, pêche et récifs coralliens	p.32
III.1 Contexte géographique et géomorphologique	p.32
III.2 Contexte écologique marin	p.34
III.3 Contexte halieutique et autres facteurs de stress des récifs coralliens	p.35
III.3.1 Un faible niveau des captures des poissons herbivores.....	p.35
III.3.2 La réglementation des pêches lagonaires	p.37
III.3.3 D'autres facteurs de stress en provenance des bassins versants	p.40
CONCLUSIONS	p.41
De l'opportunité d'une interdiction de la pêche des poissons herbivores en Nouvelle-Calédonie	p.41
Pistes de recherche à développer en Nouvelle-Calédonie	p.42
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	p.44

INTRODUCTION : CONTEXTE ET OBJECTIFS

Dans le cadre de l'inscription par le Comité du Patrimoine Mondial de l'UNESCO de certains lagons et récifs de Nouvelle-Calédonie sur la liste des biens naturels de valeur universelle exceptionnelle en juillet 2008, le Comité a demandé à l'État partie de « garantir que le processus de planification de la gestion comprenne l'application efficace des mesures de maintien de la résilience des récifs, y compris de gestion proactive de la qualité de l'eau et des règlements de la pêche : « une protection intégrale devrait être accordée, en particulier, à toutes les espèces de poissons herbivores car ces espèces ont un rôle critique à jouer dans le contexte des changements climatiques pour le maintien de la santé des récifs et pour garantir la restauration la plus rapide possible après des épisodes de blanchissement » (point 5b).

Dans ce contexte, le présent rapport vise à discuter l'opportunité de l'interdiction de la pêche des poissons herbivores dans les sites inscrits pour y promouvoir la résilience des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. Il s'appuie tout d'abord sur une synthèse des données bibliographiques disponibles concernant 1) la définition de la résilience des récifs coralliens, et les problèmes associés à son évaluation quantitative, 2) les facteurs de perturbation des récifs coralliens, et en particulier les facteurs d'origine climatiques tels que les cyclones et les épisodes de blanchissement, 3) le rôle des espèces de poissons herbivores sur la régénération des récifs après ces perturbations, 4) la relation supposée entre la pêche et la régénération des récifs d'après une synthèse de cas d'études réalisées dans différentes zones géographiques et différents contextes de gestion de la pêche. En s'appuyant sur les informations fournies par la synthèse bibliographique, le contexte géomorphologique, écologique et halieutique propre à la Nouvelle-Calédonie est ensuite analysé à travers 1) le recensement des espèces de poissons herbivores, 2) l'évaluation de la pression de pêche exercée sur ces espèces, et 3) l'évaluation de la biomasse représentée par les espèces d'herbivores pêchées, ainsi que de l'état général des communautés benthiques (coraux, macroalgues) dans les sites inscrits du lagon. Des pistes de recherche sont finalement proposées pour approfondir notre connaissance des processus écologiques impliqués dans la résilience des écosystèmes coralliens.

La finalité du rapport est d'apporter des éléments utiles à la mise en place de mesures de gestion appropriées des pêcheries dans les sites de Nouvelle-Calédonie inscrits au patrimoine mondial de l'UNESCO afin d'améliorer la résilience des récifs coralliens face au changement global.

I. Synthèse des données de la littérature

Plus de 200 références bibliographiques ont été consultées sur les thèmes de la résilience des écosystèmes coralliens face aux changements globaux, de l'effet de la pêche sur les communautés benthiques coralliennes, des processus de compétition entre les algues et les coraux, et de la biologie et de l'écologie des organismes herbivores dans les récifs coralliens. 187 d'entre elles ont été retenues et sont citées dans ce rapport. À partir des informations fournies, deux grands types de perturbations ont été considérées comme ayant un lien avec les changements climatiques globaux : les cyclones et les variations de la température moyenne de surface de l'eau, désignées ci-après comme des « anomalies thermiques », et responsables des phénomènes de blanchissement des coraux.

I.1. Définition des concepts-clés

I.1.1 Définition d'un récif en bon état écologique

Un écosystème récifal en bon état de santé, ou non dégradé, est généralement décrit par une couverture en corail vivant élevée associée à une couverture en macroalgues comparativement faible et d'une faible hauteur, et à un taux d'herbivorie élevé (McManus & Polsenberg, 2004). Un récif en bon état écologique est également souvent associé à des conditions de colonne d'eau oligotrophiques (Smith et al., 2001), bien que l'influence de phénomènes d'upwellings, de vagues internes et d'apports terrigènes puissent épisodiquement provoquer l'apparition de conditions naturellement mésotrophiques voire eutrophiques par endroits (Szmant, 1997).

I.1.2 La résilience des récifs : une définition complexe et controversée

Le concept de résilience est très largement utilisé aussi bien dans le domaine des sciences écologiques dites descriptives que dans le domaine des sciences humaines. Il est ainsi associé à une multitude de définitions plus ou moins précises selon le contexte dans lequel il est appliqué, variant d'une définition quantitative rigoureusement descriptive à une notion de durabilité plus floue (voir Brand & Jax, 2007 pour une synthèse).

L'utilisation du concept de résilience suscite des débats récurrents dans la littérature. Au sens écologique propre, tel qu'il a été défini à l'origine par Holling en 1973, le terme de résilience désigne une mesure de persistance, c'est-à-dire la mesure de la capacité d'un système écologique à absorber des variations ou des perturbations tout en maintenant des relations inchangées entre les variables qui le structurent et les populations biologiques qui le composent. Cette définition, bien que largement utilisée dans la littérature en sciences écologiques (e.g. Nyström, 2006 ; Hughes et al., 2003 & 2005) implique une notion de durée indéfinie (persistance de l'état d'un système dans le temps) qui rend complexe sa quantification. Par souci de simplification, certains auteurs utilisent donc le terme de résilience pour désigner la capacité d'un écosystème à retourner à son état initial après une ou plusieurs perturbation(s), sans implication d'une durée particulière (West & Salm, 2003 ; Adjeroud et al., 2009). Comme indiqué par Brand & Jax (2007), la résilience d'un système écologique peut s'appliquer à la fois à un état désirable ou non désirable d'un système. Par exemple, une savane dégradée ou un lac pollué peuvent être à la fois des états très résilients (i.e. durables dans le temps), mais non désirables d'un point de vue environnemental (car liés à une baisse de la biodiversité associée à ces états, une dégradation écologique, etc.).

Cependant, le terme de résilience fait le plus souvent référence à la stabilité d'un état désirable d'un système, sens correspondant à une extension plus ou moins appropriée de la définition initiale de Holling (1973).

Nous nous appuyerons ici sur cette définition, selon laquelle un système est dit résilient si les populations biologiques qui le constituent restent inchangées, ou se maintiennent, dans le temps. Cela implique théoriquement d'évaluer l'ensemble des populations biologiques du système sur des échelles spatio-temporelles similaires, c'est-à-dire, dans le cas des récifs coralliens, de décrire l'état des populations de coraux et des autres macro- et micro-invertébrés, d'algues, mais aussi de crustacés, de poissons, etc. sur un site et une période identiques. En pratique, cette connaissance globale n'est que très rarement disponible dans la littérature. En général, les études publiées rendent compte soit de l'état des communautés benthiques (coraux, algues), soit de celui des communautés ichthyologiques (poissons), mais rarement des deux simultanément, et de manière exceptionnelle à des échelles spatio-temporelles similaires.

Enfin, l'évaluation de la résilience d'un écosystème récifal nécessite de disposer d'une base de données historiques sur l'état de ce système, alors que la plupart des informations quantitatives disponibles dans la littérature sont représentées par des bases de données de quelques mois à quelques décennies dans les cas les mieux documentés (cf. liste bibliographique).

L'évaluation rigoureuse de la résilience de ces systèmes face à des perturbations de leur environnement à partir d'informations publiées reste donc problématique. Pour l'ensemble de ces raisons, nous favoriserons ici les termes de « régénération », ou « restauration » des écosystèmes coralliens, comme définis ci-après.

I.1.3 Restauration ou régénération d'un récif : définition et quantification

La régénération ou restauration d'un système représente sa capacité à retrouver son état d'origine après une perturbation ou modification de cet état. Dans le cas des récifs coralliens, on parlera ici de régénération du corail après un cyclone par exemple. À la différence du terme de résilience, le terme « régénération » s'applique à un groupe taxonomique précis, comme les coraux, et fait allusion à des échelles de temps variables : les coraux peuvent se régénérer plus ou moins rapidement selon les cas en fonction d'une multitude de facteurs. Cette définition permet de valoriser plus largement la littérature disponible, en prenant en considération tous les cas d'études qui fournissent des informations quantitatives exploitables pour mesurer la régénération du corail après une perturbation (alors qu'ils ne contiennent pas suffisamment de données historiques pour évaluer la capacité de résilience de l'écosystème corallien considéré).

Dans le présent rapport, le critère majeur utilisé est celui de la régénération de la couverture en corail vivant après une perturbation. Comme indiqué par Connell (1997), la régénération des coraux ne s'appuie pas seulement sur la variation de leurs abondances relatives (couverture), mais aussi sur d'autres caractéristiques telles que la taille des colonies, leur structure, la croissance des organismes, le succès de la reproduction, la composition spécifique des assemblages, ou leur diversité. Cependant, ces derniers paramètres sont rarement évalués quantitativement au cours du temps dans les études publiées. Un critère simple de variation de l'abondance en corail vivant comme indice de régénération des coraux après une perturbation a donc été privilégié, et a permis de prendre en compte un plus grand nombre de cas d'étude (Connell, 1997).

I.2. Effets directs des changements climatiques et autres facteurs de stress sur les récifs coralliens

Comme la plupart des écosystèmes marins, les récifs coralliens sont sujets à des perturbations sévères d'origines naturelle et anthropique depuis les dernières décennies (Hughes et al., 2003 ; Pandolfi et al., 2003 ; Bellwood et al., 2004). Certaines de ces perturbations, comme les cyclones, les séismes ou les variations du niveau de la mer, interviennent dans la dynamique naturelle des écosystèmes coralliens. Cependant, ces perturbations semblent avoir augmenté en fréquence et intensité depuis les 30 dernières années (Hoegh-Guldberg et al., 2007). De plus, les perturbations anthropiques croissantes auxquelles sont soumis l'ensemble des écosystèmes marins et littoraux dans le monde (Jackson et al., 2001 ; Worm et al., 2006) ont conduit à un déclin des écosystèmes récifaux à l'échelle mondiale : 11 % de la surface historiquement couverte par les récifs coralliens dans le monde a aujourd'hui disparu, et 16 % des récifs survivants sont considérés comme considérablement menacés (Wilkinson, 1998 ; Gardner et al., 2003).

I.2.1 Facteurs globaux de perturbation (origine climatique)

Les cyclones représentent la plus fréquente des perturbations d'ordre climatique à l'échelle mondiale sur les récifs coralliens. Leur effet est en général dévastateur sur la structure physique des substrats coralliens, en détruisant en particulier les colonies coralliennes les plus fragiles, de formes branchues et tabulaires par exemple (Varez-Filip et al., 2009). Les prédictions concernant l'effet des changements climatiques globaux font état d'une augmentation probable de la fréquence et de l'intensité des cyclones dans la zone tropicale et subéquatoriale de répartition des récifs coralliens actuels. Webster et al. (2005) et Elsner et al. (2008) par exemple prédisent une augmentation de l'intensité, du nombre et de la durée des cyclones forts (catégories 4-5 sur l'échelle de Saffir-Simpson¹) en particulier dans l'Atlantique tropical.

Les variations de la température de surface l'eau (« *Sea Surface Temperature* », ou SST) représentent également une perturbation majeure subie par les récifs coralliens dans le globe. Ces anomalies thermiques de plus en plus fréquentes sont également expliquées par les changements climatiques globaux (Hughes et al., 2003). Une augmentation ou une diminution de la température de surface moyenne de l'eau pendant un temps suffisamment long peut générer des phénomènes de blanchissement des coraux (McClanahan et al., 2001), c'est-à-dire la perte par les polypes coralliens de leurs zooxanthelles photosynthétiques, qui aboutit à une perte de couleur des polypes et, à terme, à la mort des coraux (Baker et al., 2008). Les dégâts causés par ces phénomènes sont variables selon l'amplitude et la durée de l'anomalie thermique (Baker et al., 2008 ; Anthony et al., 2009), l'état initial des récifs (Baker et al., 2008 ; Anthony et al., 2009), leur situation géographique (Manzello et al., 2007 ; Baker et al., 2008 ; Graham et al., 2008), la localisation spatiale au sein d'un même récif (Baker et al., 2008) et les espèces de coraux de la communauté récifale (Jones, 2008 ; Adjero et al., 2009). En particulier, la capacité d'alimentation hétérotrophe des différentes espèces coralliennes intervient en conférant aux différentes espèces de corail une résistance variable à la perte énergétique associée à l'expulsion des zooxanthelles photosynthétiques (Baker et al., 2008 ; Anthony et al., 2009). L'état physiologique d'un corail avant le phénomène de blanchissement, c'est-à-dire l'importance de ses réserves énergétiques ou de son stock

¹ Voir www.aoml.noaa.gov/general/lib/laescae.html pour une description de l'échelle de Saffir-Simpson

lipidique, et les coûts énergétiques liés à des stress importants potentiellement survenus avant une anomalie thermique, vont également jouer un rôle dans sa survie (Anthony et al., 2009).

L'acidification de l'océan, provoquée par la dissolution dans l'eau de mer du dioxyde de carbone atmosphérique rejeté en fortes quantités par les activités anthropiques, peut également contribuer au déclin des récifs coralliens. Le CO₂ dissous peut en effet perturber l'équilibre entre le corail et ses zooxanthelles symbiotiques ainsi que l'efficacité énergétique de leur association ou, dans une moindre mesure, limiter la capacité des coraux à précipiter le carbonate de calcium et ainsi à participer à la construction des récifs (Anthony et al., 2008). Mis en évidence plus récemment, l'effet global de la variation du pH de l'eau de mer sur la mortalité des coraux reste encore mal connu.

I.2.2 Facteurs locaux de perturbation

Des facteurs anthropiques locaux tels que la pollution urbaine et industrielle ou la sur-sédimentation liée à l'érosion des bassins versants ont également contribué à affaiblir les écosystèmes coralliens sur des espaces géographiques plus restreints. Les effets de la pollution et de la sédimentation côtière sur les récifs coralliens restent néanmoins peu étudiés. A titre d'exemple, sur plus de 80 références bibliographiques consultées sur le thème de l'influence des facteurs de l'environnement sur la structure des communautés benthiques coralliennes, seules sept ont abordé l'effet de la sur-sédimentation et sept l'effet de la pollution organique d'origine humaine sur la structure des communautés coralliennes ou algales.

Ces études mettent globalement en évidence les effets suivants :

- 1) la sur-sédimentation côtière, due à l'érosion des bassins versants (par les activités agricoles et industrielles, la construction de routes, etc.) modifie la composition spécifique et la structure des communautés de coraux (McClanahan & Obura, 1997 ; Aronson et al., 2004 ; Chabanet et al., 2009) et d'algues (McCook, 1996 ; McClanahan, 1997 ; McClanahan & Obura, 1997 ; Bellwood & Fulton, 2008), ainsi que la mortalité corallienne (Smith et al., 2008b)
- 2) la pollution organique (eutrophisation, enrichissements en azote) liée aux rejets d'eaux usées et d'effluents sur les littoraux, intervient sur la croissance, la biomasse et/ou la composition des communautés algales (McCook, 1996 ; Albert et al., 2008 ; Furman & Heck, 2008), sur la composition spécifique et l'état de santé des communautés de coraux (McManus et al., 2000 ; Wielgus et al., 2003 ; Aronson et al., 2004), et sur l'incidence de maladies des coraux (Bruno et al., 2003).

La prédation naturelle directe des coraux par les organismes corallivores peut également représenter une source non négligeable de mortalité lorsque ces prédateurs sont présents en fortes abondances. Parmi les organismes corallivores les plus fréquemment rencontrés, on trouve les gastéropodes *Coralliophila abbreviata* ou *Jenneria pustulata* dans les Caraïbes ou *Drupella* spp. dans l'Indo-Pacifique (Brawley & Adey, 1982 ; Knowlton et al., 1990 ; Baker et al., 2008), et l'étoile de mer *Acanthaster planci* et d'autres échinodermes dans le Pacifique (Glynn et al., 1979 ; Glynn & Krupp, 1986). Certains poissons comme des espèces de Gobiidae, Pomacentridae, Monacanthidae et Chaetodontidae comptent également parmi les prédateurs majeurs des coraux (Cox, 1986 ; McClanahan & Shafir, 1990 ; Hixon, 1991 ; Pratchett et al., 2004 ; Berumen et al., 2005 ; Baker et al., 2008).

Les colonies coralliennes sont également naturellement soumises à une érosion d'origine biologique, plus ou moins intense selon les groupes d'organismes érodeurs considérés. Parmi ces organismes, les poissons-perroquets (Scaridae) dits « excavators » (e.g. le perroquet à bosse *Bolbometopon muricatum*), et « scrappers » (e.g. les perroquets *Scarus* spp. ou *Hipposcarus* spp.) par exemple, ont une action érosive sur les récifs lorsqu'ils s'alimentent. La quantité de matériel érodé par ces poissons sur la matrice carbonatée du récif semble dépendre à la fois de l'espèce et de la taille du poisson mais également du type de substrat, avec une activité érosive apparemment plus forte sur des substrats homogènes et colonisés par les macroalgues que sur des substrats hétérogènes colonisés par des algues rouges calcaires (Bruggemann et al., 1996). De très fortes densités d'invertébrés herbivores tels que les oursins peuvent également contribuer à éroder significativement la matrice carbonatée des récifs, au détriment des populations de coraux, comme observé dans les Caraïbes (Bak & van Eys, 1975 ; Sammarco, 1980 ; Carpenter, 1981) ou dans l'Océan Indien (McClanahan & Muthiga, 1989 ; McClanahan et al., 1994 & 1999 ; McClanahan & Shafir, 1990). Certains poissons demoiselles (Pomacentridae) territoriaux, tels que *Stegastes nigricans* ou *Plectroglyphidodon lacrymatus*, influencent également localement la composition des communautés coralliennes et en particulier la couverture en corail vivant, via une « culture » active des algues qu'elles consomment (principalement des algues filamenteuses) sur leur territoire (Jones et al., 2006).

Enfin, certaines maladies des coraux telles que la maladie de la bande blanche (« white-band disease » ; Bak, 1990 ; Beltrán-Torres et al., 2003 ; Aronson & Precht, 2001) ou de la bande jaune (« yellow band disease » ; Smith et al., 2008a) ont considérablement contribué à fragiliser les coraux dans différents endroits du globe. Comme indiqué précédemment, les facteurs anthropiques locaux tels que la pollution côtière ou la sur-sédimentation peuvent contribuer à intensifier la sensibilité des coraux à ces maladies (Bruno et al., 2003 ; Aronson et al., 2004).

1.2.3 Les changements d'état (« phase-shifts ») des récifs coralliens

L'action de perturbations accidentelles fréquentes ou de stress chroniques peut, dans certaines conditions et après une mortalité corallienne massive due à un cyclone ou un phénomène de blanchissement par exemple, aboutir à un changement radical, plus ou moins stable dans le temps, de la dominance des communautés benthiques des récifs, communément appelé « changements d'état » ou « phase-shift » (McManus & Polsenberg, 2004). Selon Norström et al. (2009), un changement d'état correspond à un changement durable de la dominance des communautés benthiques du système, c'est-à-dire à une diminution sévère de la couverture en corail vivant associée à une augmentation rapide et importante de la couverture d'un autre organisme benthique, qui devient dominant et le reste pendant au moins cinq ans. Ces phénomènes de changements d'état ont été reportés dans divers endroits du globe. Globalement, sept types de changements d'état, synthétisés par Norström et al. (2009), ont été observés dans les milieux récifaux à la suite de perturbations fréquentes et/ou de stress chroniques, en réponse à différents facteurs :

- 1) le remplacement des coraux durs par des organismes corallimorphes à corps mous, comme les anthozoaires, observé dans l'Océan Indien, le Pacifique central et en Mer Rouge;
- 2) le remplacement des coraux durs par des coraux mous, observé dans l'Océan Indien et l'Indo-Pacifique ;
- 3) le remplacement des coraux durs par des éponges, observé dans les Caraïbes;
- 4) le remplacement des coraux durs par des oursins qui, atteignant de fortes densités, parviennent à recouvrir des massifs stériles de corail mort et de débris, comme observé dans certaines régions du Pacifique Est, de l'Océan Indien et des Caraïbes;

- 5) le remplacement des coraux durs par des anémones de mer, observé à Taiwan;
- 6) le remplacement des coraux durs par des ascidies, observé à Curaçao dans les Caraïbes;
- 7) le remplacement des coraux durs par des macroalgues, observé dans les Caraïbes, l'Océan Indien, et l'Indo-Pacifique.

À l'échelle mondiale, la grande majorité des cas de changements d'état recensés et étudiés sont représentés par un remplacement des coraux par des macroalgues. Sur un total de 200 références bibliographiques identifiées grâce à l'outil de recherche ISI Web of Knowledge en avec les mots-clés « alternative states », « coral » et « phase shifts », 197 références font état de changements d'état corail/macroalgues contre seulement trois références reportant d'autres types de changements d'état (Norström et al., 2009). C'est donc ce type de changement d'état qui fera l'objet d'une attention particulière dans le présent rapport. Par rapport à la définition d'un récif en bon état écologique fournie en première partie de ce rapport, un récif dominé par les macroalgues (i.e. couverture >50 % et supérieure à la couverture en coraux durs, d'après Bruno et al., 2009) est souvent considéré comme en mauvais état écologique, avec différents degrés de dégradation selon les situations (Fig.1).

Bruno et al. (2009) mettent toutefois en évidence une surestimation de l'occurrence réelle des changements d'état corail/macroalgues dans le monde : seulement 4 % des récifs sont réellement dominés par les macroalgues (i.e. couverture >50 %) dans les Caraïbes, et 1 % en Indo-Pacifique, où la couverture moyenne en macroalgues varie de 9 à 12 % en général (donc sans changements d'état apparents). Entre 1996 et 2006, la sévérité des changements d'état corail/macroalgues a diminué dans les Caraïbes, est restée stable dans l'Atlantique nord-ouest (Floride) et l'Indo-Pacifique, et a légèrement augmenté dans le Pacifique sud-ouest (Grande Barrière Australienne) à cause d'une diminution sensible de la couverture en corail vivant liée à l'incidence de maladies (Bruno et al., 2009). D'après ces auteurs, les écosystèmes coralliens apparaissent donc globalement plus résistants que prévu aux phénomènes de changements d'état, ce qui aurait des implications essentielles en termes de gestion.

I.3. Dynamique de la compétition spatiale entre le corail et les algues

I.3.1 Les successions algales

Les communautés algales des récifs coralliens sont caractérisées par la succession de différents types d'algues dominantes, régulée par différents facteurs environnementaux tels que le type d'herbivores dominants et les conditions de la colonne d'eau. Décrites par McClanahan (1997) grâce à un procédé expérimental, ces successions algales seraient schématiquement constituées de quatre phases (Fig.2). Les substrats durs mis à nus sont d'abord colonisés par des algues endolithiques, puis par une communauté d'algues filamenteuses, appelée « turf ». Selon le type d'herbivores dominant (i.e. petits poissons demoiselles, poissons-perroquets ou oursins) et les conditions de la colonne d'eau (i.e. turbidité, apports terrigènes), ces communautés épiphytiques sont peu à peu remplacées par des algues rouges coralliennes dans les eaux oligotrophiques, ou par des macroalgues calcaires dans les eaux plus chargées en sédiments. La dernière étape de cette succession est représentée par la dominance de macroalgues brunes (Phaeophyceae) non calcaires sur le substrat.

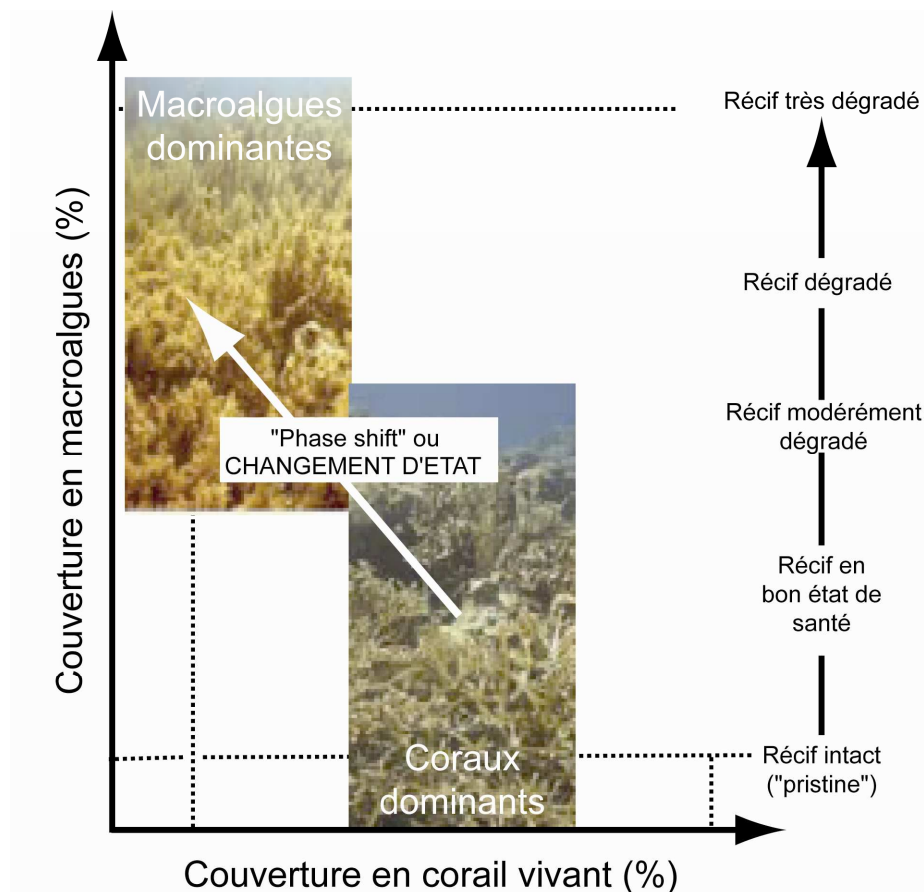


Figure 1 : Différents degrés de dégradation ou états écologiques d'un récif corallien, en fonction de la couverture relative en corail vivant et en macroalgues. Adapté de Bruno et al. (2009).

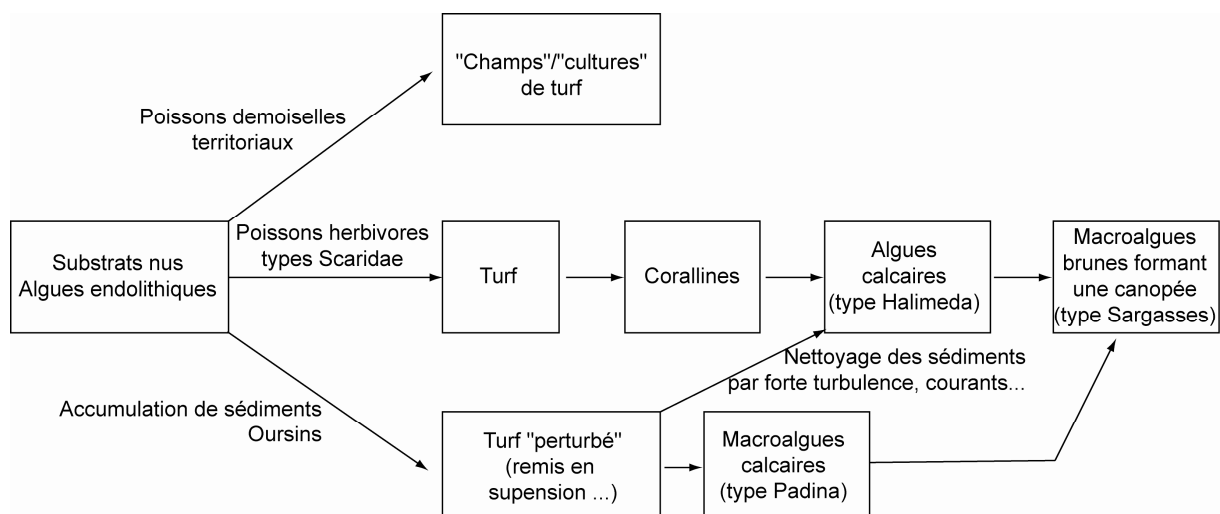


Figure 2 : Modèle conceptuel de la succession de dominance caractéristique des communautés algales benthiques dans les milieux coralliens, proposé par McClanahan (1997). Les successions algales y sont influencées par différents facteurs environnementaux : type de prédateurs (herbivores) et qualité d'eau (sédimentation en particulier). « Turf » = communautés d'algues épiphytiques filamenteuses.

Cet exemple illustre l'évolution des communautés algales dans les récifs coralliens détruits par une perturbation en fonction des interactions au sein du réseau trophique et entre compartiments biotiques et abiotiques. Les macroalgues dans leur ensemble représenteraient ainsi la phase ultime de la succession algale caractéristique de la colonisation d'un substrat dur en milieu corallien.

1.3.2 Contrôles « bottom-up » et « top-down »

Comme chez les autres organismes benthiques, les relations entre les algues et les coraux sont caractérisées par une compétition intense en termes d'espace (Knowlton, 2001). Dans la plupart des cas, les macroalgues s'installent sur des zones de coraux morts (Aronson & Precht, 2006). Leur prolifération sur les récifs fait le plus souvent suite à une mortalité corallienne massive après une perturbation importante de type cyclone ou phénomène de blanchissement (McManus & Polsenberg, 2004). Dans ce cas, les macroalgues rapidement installées sur les espaces laissés nus par les coraux morts peuvent limiter la régénération des coraux en occupant tous les espaces favorables pour l'installation des larves, inhibant ainsi le recrutement corallien (McManus & Polsenberg, 2004 ; McCook et al., 2001) et contribuant à limiter la capacité des coraux à se régénérer.

Les macroalgues peuvent également agir directement sur la mortalité des coraux. Lorsqu'elles sont présentes en grande densité, les macroalgues constituent une source importante de carbone organique qui peut contribuer à perturber l'équilibre existant entre les coraux et leurs communautés bactériennes symbiotiques (Kuntz et al., 2005), ou à augmenter la virulence des microbes associées aux coraux (Nughes et al., 2004 ; Smith et al., 2006). Toutefois, l'effet direct des macroalgues sur la mortalité des coraux apparaît négligeable par rapport à d'autres facteurs de mortalité, et ce sont plutôt les processus de compétition pour l'espace qui régulent la dynamique corail/algues sur les récifs coralliens (Aronson & Precht, 2006).

Globalement, deux grands types de processus interviennent pour réguler la compétition entre les algues et les coraux en milieu récifal : les processus dits « bottom-up » et les processus dits « top-down ». Les processus de type « bottom-up » sont liés à la qualité de l'eau, et notamment à la concentration en éléments nutritifs comme l'azote et le phosphore (Smith et al., 2001 ; Norström et al., 2009). Ces éléments nutritifs sont favorables à la croissance des algues et en grande concentration, ils favoriseraient ainsi la prolifération des algues au détriment des coraux (McManus & Polsenberg, 2004 ; McClanahan & Obura, 1997). Les processus de type « top-down » sont quant à eux liés au contrôle de la croissance des algues par leurs prédateurs, les organismes herbivores (Smith et al., 2001 ; Norström et al., 2009). Par leur action de broutage, les herbivores régulent l'abondance des algues et favoriseraient ainsi la croissance et l'occupation de l'espace par les coraux (Crossman et al., 2001 ; McManus & Polsenberg, 2004 ; Wismer et al., 2009).

Un ensemble de facteurs environnementaux détaillés ci-dessus intervient dans ces processus de compétition spatiale, et différents types de perturbations vont favoriser la dominance de l'un ou l'autre des compétiteurs selon le contexte (Fig.3), aboutissant, sous certaines conditions, au remplacement des coraux durs dominants dans les récifs par des macroalgues (cf. Fig.2).

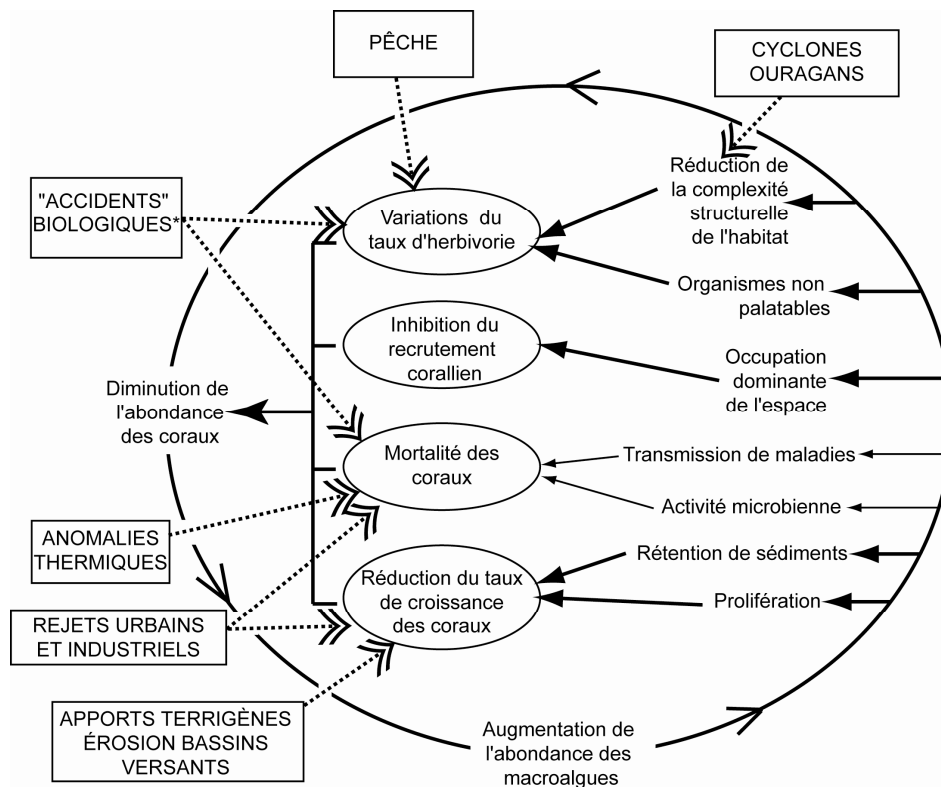


Figure 3: Boucle de rétroaction représentant l'ensemble des facteurs et processus qui régulent les relations de compétition entre les macroalgues et les coraux sur les récifs coralliens. L'action de perturbations accidentelles ou chroniques, d'origine naturelle ou anthropique, sur les relations algues/coraux est représentée par des flèches en pointillés. Les processus bioécologiques jouant un rôle dans la relation de compétition algues/coraux sont représentés par des flèches noires, dont l'épaisseur représente l'importance relative de chaque processus. Les « accidents » biologiques sont représentés par exemple par l'incidence d'une maladie de certains herbivores, comme pour l'oursin *Diadema antillarum* dans les Caraïbes, ou par l'explosion démographique de l'étoile de mer corallivore *Acanthaster planci* dans le Pacifique. Les algues non palatables sont des algues non consommables par les organismes herbivores. Adapté de Norström et al. (2009).

L'importance relative des processus dits « bottom-up » et « top-down » reste encore controversée, les résultats de la littérature apparaissant contradictoires d'une étude à l'autre en fonction de la zone géographique (e.g. Caraïbes vs. IndoPacifique, où la diversité d'herbivores est nettement supérieure ; Meekan & Choat, 1997 ; Floeter et al., 2005), des zones de récifs considérées (récifs frangeants influencés par des apports en éléments nutritifs côtiers, ou récifs barrière éloignés des côtes ; Crossman et al., 2001 ; Russ, 2003 ; Albert et al., 2008), ou des variables analysées elles-mêmes (McClanahan et al., 2003). McCook (1996) démontre par exemple que sur la Grande Barrière Australienne, les variations spatiales dans la distribution des macroalgues brunes du genre *Sargassum* semblent mieux expliquées par des variations dans les abondances des poissons herbivores (contrôle « top-down ») que par la qualité de l'eau le long d'un gradient côte-large. Dans une étude de modélisation de la dynamique des populations de macroalgues dans les récifs coralliens, Renken & Mumby (2009) ont également mis en évidence que la dynamique des macroalgues du genre dominant *Dyctiota* sp. dans les récifs caribéens semble influencée plutôt par l'action des herbivores que par la concentration en éléments nutritifs. Cependant, le modèle développé présente une fiabilité de 55 % seulement, laissant supposer que d'autres processus peuvent intervenir selon le biotope du récif étudié par exemple (Renken & Mumby, 2009). De la même manière, McClanahan et al. (2003) mettent en évidence à Belize que la biomasse algale totale et la

biomasse des algues filamenteuses épiphitiques sont plutôt influencées par les processus d'herbivorie que par la concentration en éléments nutritifs, mais que le *recouvrement* algal montre une tendance inverse.

Ainsi, un ensemble croissant d'informations semble indiquer que la hauteur et/ou le volume des communautés d'algues épiphitiques dans les récifs coralliens serait contrôlée par les activités de broutage des organismes herbivores, et donc par un contrôle dit « top-down », alors que la productivité de ces communautés serait quant à elle régulée par les apports en nutriments, et donc par un contrôle dit « bottom-up » (McCook, 1999 ; Russ, 2003). Une situation extrême a ainsi été observée dans les Caraïbes dans les années 1980 : la réduction drastique de l'herbivorie par la pêche intensive (Hughes, 1994) et une maladie ayant décimé les populations d'oursins herbivores *Diadema antillarum* en 1982-1983 (Lessios, 1988), associée à la dégradation de la qualité des eaux côtières liée à un développement mal contrôlé sur le littoral, ont abouti à la prolifération durable de macroalgues et à la chute drastique du recouvrement en corail vivant dans de nombreux récifs (de Ruyter van Steveninck & Bak, 1986 ; Hughes et al., 1987 ; Hughes, 1994).

I.4. La régulation du développement des macroalgues et des coraux par les organismes herbivores

I.4.1 Diversité des herbivores des récifs coralliens

Les récifs coralliens sont les milieux marins caractérisés par la plus grande diversité d'organismes herbivores (Choat & Clements, 1998). Plusieurs groupes d'animaux invertébrés et vertébrés entrent dans cette catégorie trophique : des échinodermes, des mollusques, des arthropodes, des annélides, des mammifères, des reptiles et des poissons (Tableau 1). Les poissons osseux représentent le plus grand groupe d'herbivores des récifs coralliens, avec un total de 650 espèces marines herbivores recensées dans le monde (Choat & Clements, 1998). Ces espèces représentent une proportion significative de la biomasse dans les récifs coralliens (entre 25 et 40 % d'après ces auteurs). Parmi les autres vertébrés, le dugong (*Dugong dugong*, Siréniens) est le seul mammifère herbivore des récifs coralliens. Il s'agit d'une espèce considérée comme vulnérable à l'extinction par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN). La tortue verte *Chelonia mydas* est également la seule espèce de reptile herbivore représentée dans les récifs coralliens, et est considérée comme une espèce en danger par l'UICN. Ces deux espèces ont un rôle majeur dans la régulation de la composition spécifique, de la hauteur de canopée et de la biomasse des phanérogames et algues marines des récifs coralliens (Choat & Clements, 1998). Parmi les invertébrés, les herbivores sont représentés principalement par les oursins (échinodermes : *Diadema antillarum* dans les Caraïbes, *Echinometra mataei* dans le Pacifique par exemple), et des mollusques gastéropodes comme le troca (*Trochus niloticus*).

Tableau 1 : Principaux groupes taxonomiques d'organismes herbivores représentés dans les récifs coralliens, avec quelques exemples pour chaque groupe. D'après Nelson (2006) et Carpenter (1997). La liste des espèces de poissons herbivores de Nouvelle-Calédonie est fournie en annexe 2.

Groupe taxonomique	Exemples
Invertébrés	
Annélides Polychètes	Eunicidae, Syllidae...
Mollusques	Patelles : <i>Acmea</i> sp., <i>Fissurella</i> sp.... Gastéropodes : <i>Trochus niloticus</i> ...
Arthropodes	Amphipodes : <i>Ampithae ramondi</i> ... Isopodes divers
Echinodermes	Crabes Majidae : <i>Mithrax sculptus</i> ... Diadematidae : <i>Astropyga radiata</i> ... Echinoidae : <i>Echinostrephus</i> sp... <i>Heterocentrotus</i> sp... <i>Colobocentrotus</i> sp... <i>Echinometra</i> sp... <i>Diadema</i> sp... <i>Eucidaris</i> sp... <i>Lytechinus</i> sp... <i>Tripneustes</i> sp..
Vertébrés	
Mammifères	Siréniens : <i>Dugong dugong</i>
Reptiles	Chéloniens : tortue verte <i>Chelonia mydas</i>
Poissons	Acanthuridae, Scaridae, Kyphosidae, Siganidae, Pomacanthidae, Pomacentridae, Blenniidae, Gobiidae, Mugilidae, Chaetodontidae, Tetraodontidae ...

1.4.2 Le rôle respectif des différents herbivores sur la régulation des macroalgues et le développement des coraux

Le rôle clé des échinodermes herbivores comme les oursins dans la régulation des populations benthiques coralliennes s'est clairement illustré dans certaines zones géographiques, notamment dans les Caraïbes. L'élimination expérimentale de l'oursin *Diadema antillarum* dans une étude conduite à St Croix, dans les îles Vierges américaines (Caraïbes) a conduit à une prolifération des macroalgues, à une variation dans leur composition et leur dominance spécifique, et à une augmentation du nombre absolu d'espèces d'algues, associée à une diminution de l'équité entre ces espèces (Sammarco et al., 1984).

Des modèles trophiques semblent démontrer que les oursins sont de meilleurs compétiteurs que les poissons, en raison de leurs faibles taux de consommation d'algues et de respiration, qui leur permettent de mieux survivre et de se développer lorsque les ressources algales sont limitées et lorsque la pression de prédation qui leur est imposée est modérée (McClanahan, 1992). Toutefois, leur faible production en termes de biomasse les rend plus vulnérables à une forte pression de prédation, et donc à une pêche intensive par exemple (McClanahan, 1992). De plus, le bénéfice de leur fonction régulatrice de la couverture algale dépend de leur densité puisque, en forte abondance, les oursins ont une action érosive importante sur la matrice carbonatée des récifs, et peuvent même consommer les juvéniles de coraux (voir Nörstrom et al., 2009 pour une synthèse).

Les poissons apparaissent cependant comme les organismes herbivores majeurs dans d'autres situations. De nombreuses études dans les Caraïbes et en Atlantique tempérée mettent en évidence la façon dont le broutage par les poissons herbivores a indirectement favorisé la

croissance des coraux grâce à une réduction de l'espace occupé par les algues (Lewis, 1986 ; Steneck, 1988 ; Hughes, 1994 ; Miller & Hay, 1996 ; in Miller & Hay, 1998). Par exemple, dans une étude régionale dans six îles des Caraïbes dans lesquelles l'oursin *Diadema* avait subi une mortalité massive suite à une maladie, des abondances importantes de poissons herbivores ont été associées à la régulation de la croissance des algues dans les zones peu impactées par la pêche, tandis qu'une prolifération algale a été observée dans les zones les plus pêchées et caractérisées par des abondances plus faibles de poissons herbivores, comme en Jamaïque (Hawkins & Roberts, 2003).

Le rôle respectif des poissons et des oursins ou autres herbivores sur la régulation des communautés benthiques varie en définitive selon 1) les zones géographiques, puisque la diversité et la biomasse des herbivores de chaque groupe varie selon la latitude (Meekan & Choat, 1997 ; Floeter et al., 2005), 2) les habitats considérés, car la diversité et la biomasse des différents herbivores sont également variables en fonction des habitats (Choat & Bellwood, 1985 ; Crossman et al., 2001 ; Albert et al., 2008), et 3) le contexte environnemental local : type et pression de pêche, conditions de colonne d'eau (oligotrophie vs eutrophie), diversité d'algues et de coraux présentes, etc. .

I.4.3 Rôle des poissons herbivores en particulier

Des études expérimentales réalisées dans les Caraïbes et sur la Grande Barrière Australienne (Carpenter, 1988 ; Hart & Russ, 1996 ; Russ & McCook, 1998) ont mis en évidence une augmentation de la fréquence d'alimentation et du taux de croissance des poissons herbivores des récifs coralliens en réponse à une augmentation de la biomasse algale dans ces récifs. Russ (2003) reporte également une corrélation significative entre la biomasse des poissons herbivores de grande taille (i.e. Acanthuridae, Scaridae et Siganidae) et la production d'algues épiphytiques. Cette relation n'est toutefois pas significative lorsque la *biomasse* (et non la *production*) des algues épiphytiques est considérée. Cependant, elle est confortée par l'observation que les poissons herbivores brouteurs de grande taille sont souvent plus nombreux sur les zones récifales de forte production primaire, telles que les crêtes récifales de la Grande Barrière Australienne (Hatcher, 1981 ; Russ, 1984a ; Russ, 2003) ou d'autres récifs de l'Indopacifique, de la Mer Rouge ou des Caraïbes (voir Williams, 1991 et Russ, 1984b pour une synthèse). En Indonésie, une corrélation positive a été observée entre la biomasse de turf d'une part et la biomasse totale et la richesse spécifique en poissons d'autre part, tandis que la couverture en corail vivant est corrélée négativement avec la biomasse des Scaridae, ou avec la biomasse et la richesse spécifique des poissons herbivores en général (Campbell & Pardede, 2006). Ces résultats suggèrent que les poissons herbivores, et les Scaridae en particulier, favoriseraient les algues du turf par rapport aux autres catégories benthiques (Campbell & Pardede, 2006), limitant ainsi le développement des macroalgues et bénéficiant indirectement au développement des coraux.

Cependant, l'effet indirect présumé des poissons herbivores sur la croissance des coraux, via leur consommation des macroalgues (qui sont les compétitrices des coraux pour l'occupation de l'espace), reste à démontrer. Aucune des études précédemment citées n'a d'ailleurs pu mettre en évidence une action directe des poissons herbivores sur les macroalgues, et la plupart reposent sur des relations corrélatives et non pas causales. Certaines de ces études mettent d'ailleurs en évidence une absence de relation entre les couvertures en corail vivant et en macroalgues molles ($p=0,421$), indiquant que même les liens directs de compétition entre coraux et macroalgues sont parfois difficiles à détecter à l'échelle d'un écosystème (Campbell & Pardede, 2006). De plus, comme les oursins, la plupart des poissons considérés comme

herbivores dans ces études consomment majoritairement du turf et très peu ou pas de macroalgues (Russ & St John, 1988 ; Bellwood & Choat, 1990 ; Bruggemann et al., 1994 ; Choat et al., 2002 & 2004 ; Clements et al., 2009). Le broutage du turf par les poissons herbivores maintient les communautés algales dans un état dit de « succession initiale » (cf. Fig.2 ; McClanahan, 1997) caractérisée par une biomasse algale globale faible, et c'est ainsi qu'il contribue à limiter l'installation et le développement des macroalgues (Lewis, 1986 ; Paddack et al., 2006). Dans les faits, les poissons herbivores sont donc la plupart du temps incapables de limiter directement l'abondance des macroalgues une fois que celles-ci ont colonisées le substrat (Aronson & Precht, 2006 ; Mantyka and Bellwood, 2007 ; Clements et al., 2009), d'autant qu'un certain nombre de ces macroalgues ont développé des défenses chimiques qui les rendent inconsommables par les poissons (Schupp & Paul, 1994 ; Mantyka & Bellwood, 2007).

Par ailleurs, la plupart des études faisant état de l'effet positif des poissons herbivores sur les coraux considèrent les poissons herbivores, et les Scaridae en particulier, comme un groupe fonctionnel homogène agissant de manière identique pour réguler la croissance des macroalgues (e.g. McClanahan et al., 1994 ; Mumby, 2006 ; Paddack et al., 2006). Pourtant, les poissons herbivores sont caractérisés par des différences majeures entre les espèces en termes de régime alimentaire, même au sein même d'une famille comme les Scaridae par exemple (Bellwood & Choat, 1990 ; Bruggemann et al., 1994 ; Crossman et al., 2005 ; Clements et al., 2009). De plus, le régime alimentaire de la plupart des espèces varie aussi significativement avec l'âge et la taille des individus (Bruggemann et al., 1996 ; Bonaldo & Bellwood, 2008 ; Lokrantz et al., 2008). Le caractère opportuniste du régime alimentaire de nombreuses espèces herbivores, qui sont capables de varier leur mode d'alimentation en fonction des conditions du milieu dans lequel elles se trouvent ou en fonction des saisons, a également été démontré (Clements & Choat, 1993 ; Letourneur et al., 1997 ; Choat et al., 2004 ; Bellwood et al., 2006b).

Enfin, les espèces herbivores qui consomment réellement les macroalgues impliquées dans les phénomènes de changement d'état ne sont pas pleinement identifiées. Dans les Caraïbes par exemple, Bellwood et al. (2006a) ont observé dans une étude expérimentale qu'à la suite d'une prolifération induite en macroalgues, ce sont des *Platax* (*Platax pinnatus*), habituellement considérés comme poissons carnivores, qui ont consommé la majeure partie des macroalgues proliférantes. Le concept de groupe fonctionnel dormant (*sensu* Bellwood et al., 2006a) doit donc être considéré lors de l'identification des groupes fonctionnels ou espèces clés dans les processus de résilience des récifs coralliens.

Ces résultats contradictoires mettent en exergue les problèmes majeurs qui apparaissent dans la littérature quant à l'identification du régime alimentaire « réel » des poissons dits herbivores, qui présentent bien souvent un régime alimentaire mixte, et, dans la plupart des cas, s'avèrent être plutôt détritivores ou omnivores, comme démontré par Wilson et al. (2003), Crossman et al. (2001), Crossman et al. (2005), Carassou et al. (2008), Tolentino-Pablico et al. (2008), et Clements et al., (2009) par exemple (la liste est loin d'être exhaustive). Beaucoup d'espèces dites herbivores consomment même des coraux en quantités non négligeables (Mumby, 2009). Dans une étude expérimentale réalisée en Floride par exemple, Miller et Hay (1998) ont mis en évidence que la consommation directe des coraux par des poissons supposés herbivores, tels que les Scaridae *Sparisoma viride* et *S. aurofrenata*, peut considérablement limiter la croissance des coraux, et ainsi contrebalancer l'effet positif de la régulation de la croissance algale par le broutage. Dans ce cas, les deux espèces de poissons-perroquets ont en effet non seulement consommé les algues à proximité

des coraux, mais aussi dans le même temps 56 % des coraux transplantés dans le cadre de l'expérience. Les résultats ont néanmoins varié selon l'espèce de corail testée, puisque les poissons ont consommé plutôt les coraux de l'espèce *Porites porites* que de l'espèce *Porites divaracata*. Néanmoins, au vu de ces résultats, l'avantage du broutage des algues par des poissons supposés herbivores sur la croissance des coraux est loin d'être catégorique. La prédation directe des coraux par certains Scaridae a également été mise en évidence dans les Caraïbes, notamment à Barbade (Frydl, 1979) et à Belize (Littler et al., 1989), et également le long des côtes égyptiennes de la Mer Rouge (Alwany et al., 2009). Pourtant, dans la plupart des études écosystémiques traitant de l'herbivorie dans les récifs coralliens, les Scaridae sont le plus souvent considérés comme exclusivement herbivores. À titre d'exemple, les deux espèces de poissons-perroquets étudiés par Miller & Hay (1998) (i.e. *Sparisoma aurofrenatum* et *S. viride*), ainsi que *Sparisoma chrysopteron*, semblent également cibler des éponges de différentes espèces, qu'elles consomment activement, comme observé à Panama (Wulff, 1997).

La définition des régimes alimentaires réels des poissons supposés herbivores constitue certainement la principale difficulté dans l'étude des relations entre poissons herbivores, coraux, et algues, qui influencent la résilience des écosystèmes récifaux. Cette question met en évidence la complexité des processus en jeu dans ces systèmes. Comme indiqué par Miller & Hay (1998), l'effet positif supposé du broutage par les poissons herbivores sur la croissance des coraux, et indirectement sur leur capacité à résister à des stress divers et à se régénérer après une forte mortalité, est très variable en fonction des espèces de coraux et des espèces de poissons herbivores considérées. Elle n'est donc pas généralisable à tous les sites d'un récif donné, voire à tous les récifs du monde.

I.5. L'influence supposée de la pêche sur la régénération et la résilience des récifs coralliens

La pêche a communément différents types d'effets sur les populations et les communautés de poissons :

- une diminution directe de l'abondance des populations d'espèces de poissons ciblées (Russ, 1991 ; Jennings & Lock, 1996 ; Jennings & Polunin, 1996 ; McClanahan & Mangi, 2001, in Clua & Legendre, 2008) ;
- des effets indirects, qui restent de manière générale encore mal connus en milieu corallien par rapport aux milieux tempérés (e.g. Jackson et al., 2001). Ces effets indirects incluent : 1) une diminution du spectre de taille des espèces ciblées via le prélèvement préférentiel des individus de plus grande taille (Roberts, 1995 ; Dulvy et al., 2004 ; Russ & Alcala, 1998 ; Floeter et al., 2006 ; Graham et al., 2005) ; 2) une modification de la structure taxonomique des communautés, c'est-à-dire le remplacement des espèces dominantes de grande taille ciblées par la pêche, par des petites espèces non ou moins ciblées par la pêche, comme observé chez les populations de Scaridae des Tonga dans le Pacifique Sud (Clua & Legendre, 2008) ; 3) un changement du réseau trophique des communautés suite au prélèvement de certaines catégories trophiques comme les piscivores ou les carnivores (Pinnegar et al., 2000).

L'influence de la pêche des poissons herbivores sur l'état écologique des récifs coralliens a été principalement étudiée sous l'angle de leur capacité supposée à réguler la colonisation et la croissance des macroalgues, dont les processus complexes ont été explicités plus haut. En diminuant l'abondance des espèces ciblées, les prélèvements réduisent en effet mécaniquement la capacité de broutage de ces populations. En outre, des modifications de la structure en taille et de la structure taxonomique des populations exploitées pourraient avoir des effets sur les communautés benthiques via une modification de la fonction de ces populations de poissons sur les récifs. La fonction des Scaridae par exemple, c'est-à-dire les caractéristiques de leur activité de broutage (intensité, fréquence d'alimentation, types d'algues consommées, bioérosion des récifs, etc.), est en effet non seulement dépendante de la taille des individus mais aussi des espèces (Bonaldo et al., 2006; Bonaldo & Bellwood, 2008 ; Hoey & Bellwood, 2008 ; Lokrantz et al., 2008 ; Jayewardene, 2009 ; Clua & Legendre, 2008). La fonction de broutage des poissons herbivores pourrait ainsi être doublement modifiée sous l'effet de la pêche. La résilience des communautés coralliennes face à des mortalités d'origines diverses pourrait alors finalement être réduite.

Le cas d'étude le plus cité concernant les effets de la pêche sur la structure des communautés coralliennes est celui de Discovery Bay, en Jamaïque, dans les années 1980, détaillé plus haut (Hughes, 1994). Les conclusions de ce cas ont cependant pu être mal interprétées, et en tout cas excessivement généralisées. C'est en effet la conjugaison de différents facteurs – une mortalité massive de l'oursin herbivore dominant *Diadema antillarum*, l'incidence de plusieurs cyclones de forte puissance, la dégradation importante de la qualité des eaux côtières – avec une pression de pêche très élevée, qui a abouti à la dégradation presque totale des écosystèmes récifaux : une mortalité des coraux proche de 100 % et une prolifération massive des macroalgues qui ont recouvert plus de 90 % du substrat. Dans ce cas précis, la surpêche concernait en outre des poissons à régimes alimentaires variés. Elle a probablement contribué au phénomène de dégradation du récif dans la zone d'étude, mais étant donné la multitude de facteurs de stress impliqués, il est difficile de distinguer son rôle précis sur

l'enchaînement des évènements, et la relation de causalité entre surpêche et explosion algale reste hypothétique.

D'autres résultats à grande échelle tendent à démontrer que les mesures de gestion de la pêche mises en place dans différentes régions n'ont finalement eu que peu d'effet sur les tendances régionales générales du déclin des coraux. Bruno et Selig (2007) reportent ainsi que le déclin des récifs coralliens de la zone Indo-Pacifique (22 % de recouvrement moyen en 2003 dans une synthèse de plus 600 études quantitatives réalisées dans plus de 2600 récifs) est distribué de manière homogène, malgré des différences majeures en termes de diversité corallienne, de densité de population humaine, de contexte socioculturel et surtout malgré la grande diversité dans le type et l'application de mesures de gestion des ressources et des habitats.

Conclusion Partie I

La compétition entre les algues et les coraux est régulée par des processus complexes. La majorité des études aboutit à la conclusion que les processus de type « bottom-up » ne sont pas suffisants pour expliquer à eux seuls l'importance relative des coraux et des macroalgues sur les récifs, sauf sous certaines conditions extrêmes et très particulières, comme lors de phénomènes de pollution organique côtière intense (McManus & Polsenberg, 2004). Les processus trophiques dits « top-down » de régulation de la croissance algale par les organismes herbivores, généralement plus étudiés, sont plus souvent considérés comme le facteur explicatif majeur des relations de compétition algues/coraux.

Des processus multivariés interagissent dans les phénomènes de dégradation des récifs sur 1) la capacité de régénération des coraux après un stress intense, et en particulier la compétition corail/macroalgues, 2) les groupes d'organismes favorisant la régénération des coraux ou inversement la régulation des macroalgues, et 3) le rôle relatif de la pêche et d'autres facteurs de stress qui, directement et indirectement, affectent l'écosystème corallien dans son ensemble.

Leurs effets combinés sur la capacité de régénération des récifs restent difficilement prévisibles. Pour appréhender l'influence particulière de la pêche dans les processus d'herbivorie et de prolifération algale, il est donc essentiel de s'appuyer sur l'analyse de situations réelles d'épisodes cyclonique ou de blanchissement, observées dans des zones géographiques, conditions environnementales et contextes de pêche les plus variés possibles.

II. Synthèse de cas d'études : relation entre régulation de la pêche et régénération des récifs après des perturbations d'origine climatique

II. 1 Méthodes

Une liste de 27 références bibliographiques a permis d'obtenir des données quantitatives de couverture en corail vivant (27 références) et en macroalgues (15 références) avant, peu après et quelques mois à plusieurs années après des perturbations d'origine climatique. Ces publications ont permis de décrire un nombre total de 36 cas d'étude détaillant des exemples de modifications de la couverture en corail vivant et/ou en macroalgues (22 cas) faisant suite à des cyclones ou à des phénomènes de blanchissement. Trois modes de régulation de la pêche ont été considérés dans cette analyse bibliographique :

- des aires marines protégées dans lesquelles la pêche est *interdite* (réserves marines) ;
- des zones où la pêche est *réglementée* via l'interdiction de l'utilisation de certains engins de pêche, la protection de certaines espèces ou groupes de poissons, et/ou un schéma spatial de régulation des usages avec un réseau de zones interdites d'accès (pêche, plaisance, etc.), de zones interdites à la pêche et/ou de zones tampons avec des niveaux variables de réglementation ;
- des zones pêchées *non réglementées*, où aucune régulation particulière de la pêche n'est effective.

Dans les 24 cas de zones pêchées, la pression de pêche a également été extraite des données publiées à l'aide de deux catégories qualitatives : très faible à faible et modérée à forte (incluant également des cas de pression très forte). Dans la majorité des publications consultées, l'absence de valeurs chiffrées rend en effet difficile l'évaluation quantitative de cette pression de manière standardisée. Ces deux catégories qualitatives ont donc été définies en fonction des appréciations fournies par les auteurs des publications.

À partir des informations quantitatives fournies dans les 27 publications et les 36 cas d'étude sélectionnés, deux indices ont été définis : un indice de régénération des coraux (IR) et un indice de prolifération macroalgale (PMac), selon les formules suivantes :

- **IR : Indice de Régénération corallienne** est un index quantitatif :

$$IR = \frac{\text{indicePDI}}{ID}$$

avec

indicePDI: indice de variation post-perturbation (« Post-Disturbance Index »)

$$\text{indicePDI} = \frac{PDI}{\Delta t} = \frac{CCVan.2 - CCVan.1}{an.2 - an.1} / CCVan.1$$

et *ID*: variation initiale de la couverture en corail vivant (« Initial Decline »)

$$ID = \frac{CCVan.0 - CCVan.1}{CCVan.1}$$

avec *an.0* : année ou date (= nombre de mois / 12) avant la perturbation ;
an.1 : année ou date après la perturbation et la plus proche possible de *an.0* ;
an.2 : année ou date après la perturbation et la plus éloignée possible de *an.0* ;
CCV : couverture en corail vivant (%).

L'indice de variation post-perturbation (PDI) mesure le taux annuel de développement de la couverture corallienne après la perturbation. Une valeur de 0,5 indique par exemple que le recouvrement a progressé de 50 % par an entre les deux séries de mesures (*an.1* et *an.2*).

L'indice de variation initiale (ID) exprime l'effet relatif de la perturbation sur la couverture corallienne (une diminution le plus souvent), par rapport à son état *après* la perturbation. Une valeur de 2 indique par exemple que la perte de couverture corallienne équivaut à 2 fois la surface corallienne restante après la perturbation. C'est donc une mesure de la dégradation subie par les colonies coralliennes.

L'indice de régénération corallienne (IR) est littéralement une vitesse annuelle relative de développement du corail suite à une perturbation, exprimée en proportion de la dégradation initiale. Une valeur de 1 indique par exemple que la couverture corallienne aura retrouvé son niveau précédant la perturbation après un an, et une valeur de 0,2 après seulement cinq ans. Des valeurs positives traduisent une recrudescence de la couverture corallienne après la perturbation, tandis que des valeurs négatives indiquent que son déclin s'est poursuivi plusieurs mois à plusieurs années après (paramètre *an.2*), suivant le cas d'étude. L'indice IR n'est pas strictement une mesure de la résilience des coraux car il repose sur des données limitées dans le temps. S'il est raisonnable de considérer que de fortes valeurs de cet indice sont *probablement* associées à une forte résilience des colonies coralliennes, il est en effet difficile de présager de l'évolution ultérieure des colonies qui n'auraient pas repris un développement même plusieurs années après la perturbation (paramètre *an.2*).

- **PMac : indice de prolifération de macroalgues**, défini d'après Connell (1997) et Bruno et al. (2009), est une variable booléenne déterminée en fonction du rapport final (post-perturbation) entre la couverture en macroalgues et la couverture en corail vivant:

PMac = « oui » si $CMA_{an.2} \geq 2 \times CCV_{an.2}$

PMac = « non » si $CMA_{an.2} < 2 \times CCV_{an.2}$

avec CMA : couverture en macroalgues (% , incluant toutes les algues macroscopiques non filamenteuses).

Voir formule précédente pour détails sur *an.2* et CCV.

Les valeurs obtenues des index IR et PMac ont permis de réaliser une cartographie des cas de régénération positive ou négative des coraux (IR>0 ou IR<0 respectivement) et des cas où une prolifération en macroalgues a été observée (PMac = « oui ») à la suite de cyclones ou de phénomènes de blanchissement dans différentes régions du monde et dans différents contextes de réglementation de la pêche. Enfin, l'influence du mode de régulation de la pêche et de la pression de pêche (si disponible) sur les variations des index IR et PMac a été mesurée par des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis et de Mann-Whitney (Scherrer, 1984). Les analyses statistiques ont été réalisées grâce au logiciel Systat-v10.2.

II. 2 Résultats

Une synthèse de l'effet du mode de régulation de la pêche sur la réaction des communautés benthiques à une perturbation (régénération des coraux et développement des macroalgues) a été réalisée, en se basant sur une compilation des études disponibles dans la littérature et pour lesquelles des valeurs quantitatives de couverture en corail vivant et en macroalgues (%) étaient estimées avant, peu après, et au moins quelques mois après des perturbations d'origine climatique (Tableau 2). La régénération des coraux et l'incidence d'une prolifération macroalgale ont été définis à l'aide des valeurs de couverture pré- et post-perturbation, grâce au calcul des indices IR et PMac.

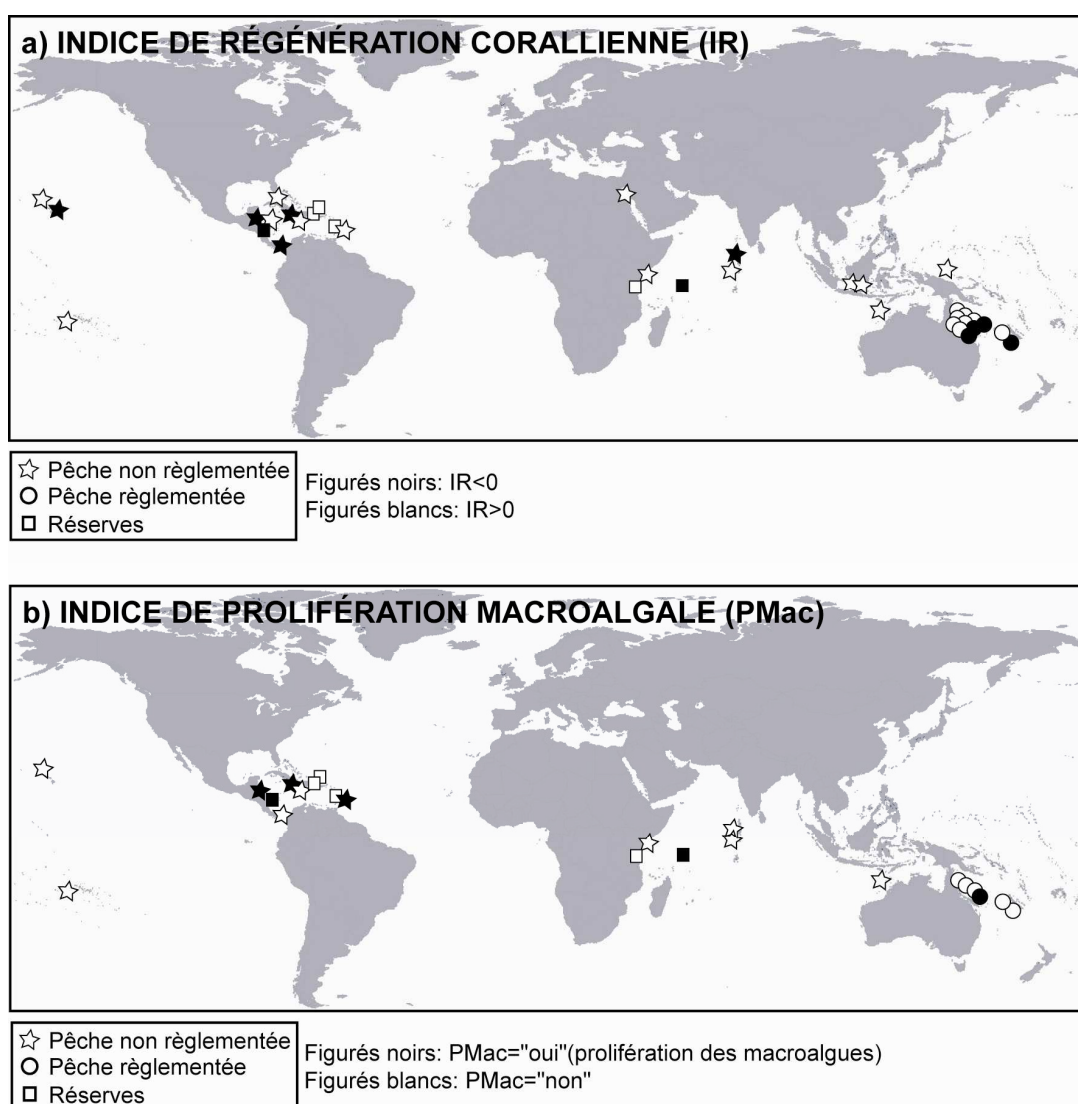


Figure 4: Cas d'études reportant l'effet d'une perturbation d'origine climatique (cyclone, blanchissement suite à une anomalie thermique) sur les communautés benthiques coralliennes, et pour lesquels des indices de régénération corallienne (IR) et de prolifération macroalgale (PMac) ont pu être calculés à partir des valeurs de couverture en corail et macroalgues avant et après la perturbation (36 cas pour IR, 20 cas pour PMac) et dans différents contextes de régulation de la pêche (voir aussi Tableau 2 et Annexe 1).

Tableau 2: Indice de régénération corallienne (IR) et de prolifération macroalgale (PMac), calculés à partir des valeurs de la couverture en corail vivant et en macroalgues (si disponible) reportées dans divers endroits du monde avant, peu après et au moins plusieurs mois après des perturbations d'origine climatique (C : cyclones ; B : épisodes de blanchissement faisant suite à des anomalies thermiques), dans différents contexte de régulation de la pêche (RM : Réserve marine sans pêche ; PR : Pêche régulée ; P : Zones pêchées sans régulation) et pressions de pêche, pour 36 cas d'études collectées parmi 27 références bibliographiques. n.d : donnée non disponible. Voir texte pour les formules de calcul utilisées et pour des détails concernant les catégories de régulation de la pêche. Voir Annexe 1 pour les valeurs brutes utilisées.

Lieu Référence	Régulation de la pêche			Pression pêche	Pertur- bation	IR	PMac
RM	PR	P					
OCÉAN INDIEN							
Kenya McClanahan et al., 2002	non	non	oui	modérée à forte	B	0,15	non
Kenya McClanahan et al., 2002	oui	non	non	nulle	B	0,15	non
Maldives McClanahan, 2000	non	non	oui	très faible à faible	B	-0,10	non
Maldives Lasagna et al., 2008	non	non	oui	modérée à forte*	B	0,04	non
Seychelles, Cousin Island Ledlie et al., 2007	oui	non	non	nulle	B	-0,04	oui
OCÉAN PACIFIQUE							
Australie, Grande Barrière							
Middle Island Diaz-Pullido et al., 2009	non	oui	oui	très faible à faible	B	0,44	non
Halfway Island Diaz-Pullido et al., 2009	non	oui	oui	très faible à faible	B	0,61	non
Barren Island Diaz-Pulido et al., 2009	non	oui	oui	très faible à faible	B	0,73	non
North Keppel Island Diaz-Pullido et al., 2009	non	oui	oui	très faible à faible	B	0,04	oui
Capricorn Bunker & Swain sectors Halford et al., 2004	non	oui	oui	très faible à faible	C	0,10	n.d
Heron Island Hoegh-Guldberg et al., 2005	non	oui	oui	très faible à faible	B	-0,60	n.d
Heron Island, platier interne Connell et al., 1997	non	oui	oui	très faible à faible	C	-0,64	n.d
Heron Island, lagon exposé Connell et al., 1997	non	oui	oui	très faible à faible	C	0,01	n.d
Heron Island, crête récifale protégée Connell et al., 1997	non	oui	oui	très faible à faible	C	0,14	n.d
Heron Island, crête récifale exposée Connell et al., 1997	non	oui	oui	très faible à faible	C	-0,05	n.d
Australie NO, Scott Reefs Smith et al., 2008a	non	non	oui	très faible à faible	B	0,06	non
Hawaï'i							
Kona coast Coles & Brown, 2007	non	non	oui	n.d	C	0,01	n.d
O'ahu Dollar & Tribble, 1993	non	non	oui	n.d	C	<0,00	n.d
Indonésie, Thousand Islands							
South Pari Brown & Suharsono, 1990	non	non	oui	n.d	B	0,12	n.d
South Tikus Brown & Suharsono, 1990	non	non	oui	n.d	B	0,08	n.d
Micronésie, Palau Golbuu et al., 2007	non	non	oui	modérée à forte	B	0,10	n.d
Nouvelle-Calédonie							
lagon sud-ouest Wantiez et al., 2006	non	oui	oui	modérée à forte	C	-0,51	non
lagon nord-ouest Guillemot et al., soumis	non	oui	oui	très faible à faible	C	0,43	non
Polynésie, Moorea Adieroud et al., 2009	non	non	oui	modérée à forte	C + B	0,08	non

Tableau 2, suite (2/2)

Lieu Référence	Régulation de la pêche			Pression pêche	Pertur- bation	IR	PMac
OCÉAN ATLANTIQUE							
Belize, Channel Cay Aronson et al., 2000	non	non	oui	n.d	C + B	-0,24	n.d
Belize, analyse globale Wilkinson & Souter, 2008	oui	non	non	nulle	C + B	-0,02	oui
Belize, analyse globale Wilkinson & Souter, 2008	non	non	oui	modérée à forte*	C + B	0,01	oui
Keys de Floride Somerfield et al., 2008	non	non	oui	modérée à forte*	C + B	0,17	n.d
Jamaïque							
Discovery Bay Hughes, 1994	non	non	oui	modérée à forte*	C + B	-0,02	oui
Dairy Bull Reef Idjadi et al., 2006	non	non	oui	modérée à forte*	C + B	0,11	non
Panama, San Blas Islands Shulman & Robertson, 1996	non	non	oui	modérée à forte	B	-0,09	non
Sainte Lucie Hawkins et al., 2006	oui	non	non	nulle	C	0,05	non
Sainte Lucie Hawkins et al., 2006	non	non	oui	modérée à forte*	C	0,08	oui
Iles Vierges Américaines							
St Croix, Buck Island Bythell et al., 2000	oui	non	non	nulle	C	0,40	non
St John, Yawsi Point Rogers et al., 1991	oui	non	non	nulle	C	0,14	non
MER ROUGE							
Golfe Arabique, Dubai Riegl, 2002 & Burt et al., 2008	non	non	oui	n.d	B	0,04	n.d

* : études pour lesquelles les auteurs reportent une pression de pêche forte à très forte. Classées dans la catégorie « modérée à forte » de façon à réduire le nombre de catégories de pression de pêche et ainsi augmenter les effectifs de chaque classe pour optimiser la puissance des tests non paramétriques associés.

Les cas d'étude sélectionnés se répartissent dans les quatre régions de la ceinture tropicale : l'Atlantique, l'Indo-Pacifique, l'Océan Indien et la Mer Rouge (Tableau 2 ; Fig.4). La durée du suivi des récifs varie de moins de 1 à 22 ans : elle est inférieure à 5 ans dans 17 cas, comprise entre 5 et 10 ans dans 13 cas, et supérieure à 10 ans dans 6 cas. Dans l'ensemble de ces régions, 25 cas (70 %) ont été associés à une régénération corallienne positive ($IR > 0$), tandis qu'un déclin des colonies a été observé ($IR < 0$) dans 11 cas (30 %). Par ailleurs, la distribution géographique des valeurs de IR est sans relation apparente avec le mode de régulation de la pêche (Fig.4a ; Tableau 2). De même, des proliférations en macroalgues ont été observées dans l'ensemble des régions que ce soit dans des réserves marines où la pêche est interdite, dans des zones où la pêche est réglementée ou dans des zones non réglementées (Fig.4b). L'occurrence de changements d'état corail/macroalgues, identifiés par un indice de prolifération macroalgale positif (PMac) est de 6 cas sur 22, soit moins de 30 % (Fig.4b ; Tableau 2), confirmant ainsi les résultats de Bruno et al. (2009), qui mettent en évidence une surestimation de l'occurrence réelle de ces changements d'état en milieu corallien.

On remarque également que la réaction des communautés benthiques à des perturbations d'origine climatique est très variable au sein d'une même région, avec des cas de régénération et de déclin observés dans des sites proches présentant un niveau similaire de régulation de la pêche, comme en Jamaïque et à Belize, à Hawaï'i, aux Maldives, sur la Grande Barrière de Corail australienne, ou en Nouvelle-Calédonie par exemple. Dans ce dernier cas, les effets du cyclone Erika (14 mars 2003) sur les habitats coralliens se sont prononcés différemment dans le lagon sud-ouest (Wantiez et al., 2006) et dans la zone nord-ouest (Guillemot et al., 2009), où ils ont été étudiés sur une plus longue durée. Dans le lagon sud-ouest, d'importantes

modifications de l'habitat ont été observées immédiatement après le cyclone, essentiellement en raison de dégradations d'ordre mécanique des formes de coraux branchus, tabulaires et foliaires (confirmée par une présence significative de débris de coraux récents juste après le cyclone). Vingt mois après le cyclone, une augmentation significative de la couverture en algues et en débris coralliens a été observée, et la couverture générale en coraux vivants n'a pas été régénérée (et a même légèrement diminué). Ces changements de l'habitat ont par ailleurs modifié les peuplements de poissons qui y sont associés (abondance et nature des espèces présentes). Dans la zone nord-ouest, des perturbations à court terme d'origine mécanique ont également été identifiées (diminution de la couverture en coraux vivants, affectant notamment les coraux tabulaires, branchus et foliaires ; augmentation des débris coralliens dans l'année suivant le cyclone). 21 mois après le cyclone, la couverture en coraux vivants n'a pas non plus été régénérée, mais aucune prolifération d'algues n'a été observée. Par ailleurs, si les peuplements de poissons se sont avérés variables quantitativement, leur structure taxonomique et fonctionnelle est restée stable malgré la perturbation cyclonique. Des données disponibles 4 ans après le cyclone Erica ont montré une récupération quasi-totale des habitats et des peuplements de poissons dans la zone nord-ouest.

Au sein de la côte ouest de Nouvelle-Calédonie, le site du lagon sud-ouest a ainsi été plus durement perturbé par le passage du cyclone Erica. Ce constat est d'autant plus surprenant que certains des récifs considérés sont fermés à la pêche depuis 1989 (réserve marine de l'îlot Larégnère), tandis qu'aucun des récifs considérés dans le lagon nord-ouest ne fait l'objet de protection particulière. Cette différence d'impact à moyen terme du cyclone Erica entre les zones nord et sud n'a pas été formellement analysée, mais il semble que les caractéristiques initiales des habitats coralliens de ces deux sites aient fortement déterminé leur sensibilité à ce cyclone majeur. En particulier, le site du lagon sud-ouest était initialement caractérisé par une couverture corallienne (~35%) supérieure à celle observée dans le site du lagon nord-ouest (~15%), et des colonies de nature et de vulnérabilité différentes face à des perturbations violentes. De manière générale, les caractéristiques fondamentales des habitats récifaux considérés (et des peuplements biologiques associés) et les conditions environnementales qui y sont liées semblent donc jouer un rôle prédominant dans la sensibilité des récifs coralliens à des phénomènes climatiques de grande ampleur. La pression de pêche existante, dont le rôle n'a pas été mis en évidence dans le cas du cyclone Erika, interviendrait comme un facteur secondaire.

Ces deux cas d'étude soulignent qu'au sein d'une région donnée, les réactions des communautés benthiques aux perturbations d'origine climatique, tels que les cyclones, sont potentiellement très variées. Dès lors, il est peu envisageable de considérer l'ensemble des zones récifales d'une même région de manière homogène face au risque climatique et aux mesures de gestion qui y sont liées.

En considérant l'ensemble des cas d'étude dans les quatre régions considérées, le statut de la pêche (pêche interdite, réglementée, ou non réglementée) ne montre pas d'effet significatif sur les variations des valeurs absolues de IR et P_{Mac} (Fig.5a et 5b ; Tableau 3a). Dans les sites où la pêche est autorisée, la pression de pêche n'a pas non plus d'effet significatif sur les variations des valeurs absolues de IR et P_{Mac} (Fig.6a et 6b ; Tableau 3b).

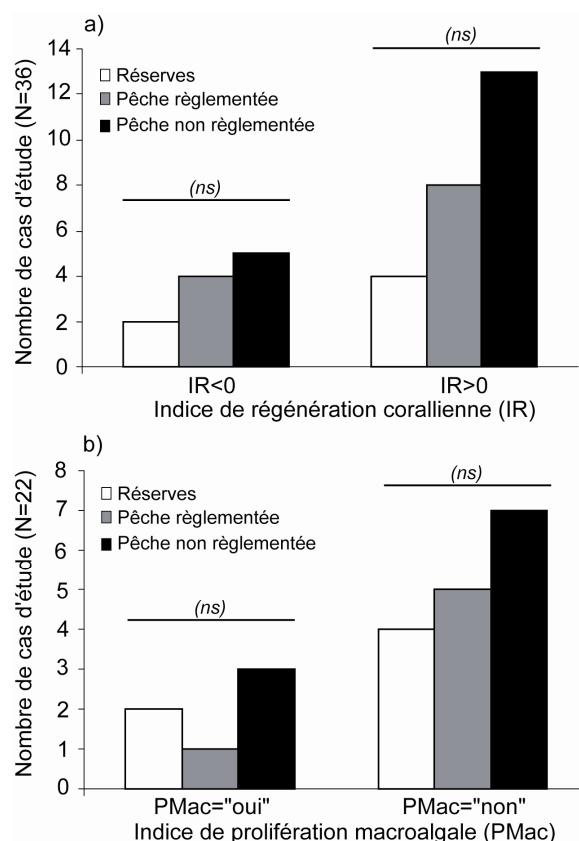


Figure 5: Nombre de cas d'étude pour lesquels un indice de régénération corallienne (IR>0) ou de déclin (IR<0) ont été observés (a), et pour lesquels une prolifération en macroalgues a été observé ou non (b) en fonction du statut de la pêche. Voir texte pour des détails sur les statuts de pêche et les formules de calcul appliquées ; Tableau 2 et Annexe 1 pour les valeurs brutes utilisées ; Tableau 3a pour les tests statistiques correspondants.

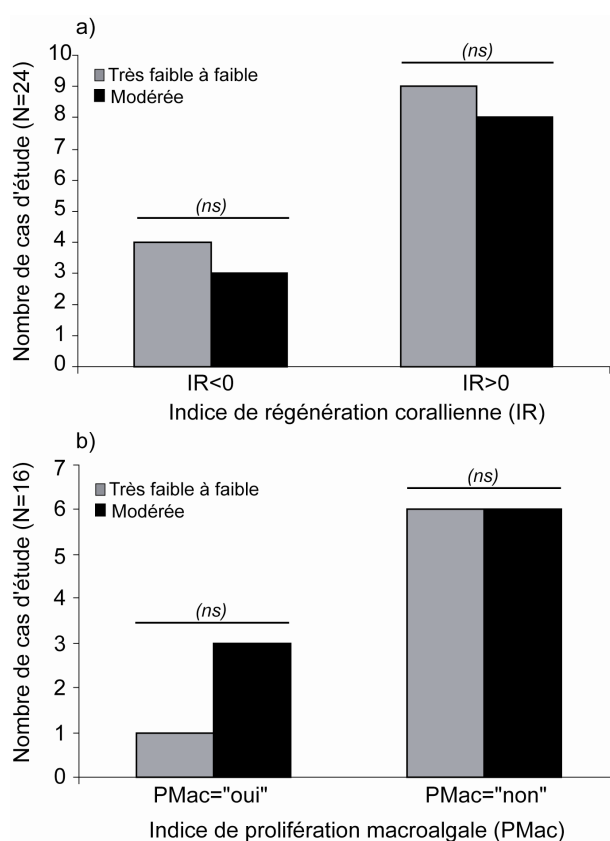


Figure 6: Nombre de cas d'étude pour lesquels un indice de régénération corallienne négatif (IR<0) ou positif (IR>0) ont été observés (a), et pour lesquels une prolifération en macroalgues a été observé ou non (b) en fonction de la pression de pêche. Voir texte pour des détails sur la définition des pressions de pêche et les formules de calcul appliquées ; Tableau 2 et Annexe 1 pour les valeurs brutes utilisées ; Tableau 3b pour les tests statistiques correspondants.

Tableau 3: Tests non-paramétriques réalisés pour évaluer l'effet du statut de pêche (a, tests de Kruskal-Wallis - statistique tests : KW) et de la pression de pêche (b, tests de Mann-Whitney – statistique test U) sur les variations des indices de régénération corallienne (IR) et de prolifération macroalgale (PMac) calculés à partir des valeurs issues de 36 cas d'étude de la littérature (voir Tableau 2 et Annexe 1 pour les valeurs brutes utilisées).

Facteur	Indice testé	N	d.d.l	Statistique test	P
a) Statut de pêche (3 catégories)	IR	36	2	0,491	0,782 (n.s)
	PMac	22	2	0,467	0,792 (n.s)
b) Pression de pêche (2 catégories)	IR	30	1	67,00	0,794 (n.s)
	PMac	22	1	25,50	0,398 (n.s)

À l'issue de cette synthèse de cas, aucune relation n'a donc été détectée entre le mode de réglementation de la pêche et la pression de pêche et d'une part, la capacité des coraux à se régénérer après des perturbations d'origine climatique et d'autre part, l'incidence de proliférations en macroalgues après ces perturbations.

Enfin, les valeurs de l'indice de régénération corallienne calculées dans cette étude (IR) ne sont corrélées ni à la couverture corallienne initiale pré-perturbation (Fig.7a), ni avec la couverture initiale en macroalgues (Fig.7b), ni avec la variation (indice ID) de la couverture corallienne faisant suite à la perturbation (le plus souvent une chute ; Fig.7c). De manière intéressante, les 5 cas (14 %) où la couverture corallienne a été régénérée à 100 % ont été observés après 18 mois, 3, 5, 13 ou 22 ans (Fig.4e) : ils ne sont donc pas liés à la durée du suivi. Par ailleurs, la durée moyenne des suivis est de 5 ans dans les 6 sites où un changement d'état corail/macroalgues a été mis en évidence, contre 4 ans dans les autres sites : comme pour l'indice IR, la prolifération de macroalgues n'est pas corrélée (négativement) avec la durée du suivi, et n'apparaît donc pas par nature comme un phénomène temporaire.

Ces résultats suggèrent que :

- 1) La capacité des colonies coralliennes à retrouver leur état avant perturbation n'est pas déterminée par leur état écologique initial. En particulier, les sites en bon état écologique (fort recouvrement corallien et faible couverture de macroalgues) ne présentent pas en moyenne une plus grande aptitude à se régénérer.
- 2) Une forte diminution du recouvrement corallien suite à une perturbation ne détermine pas sa capacité à se développer dans les années qui suivent. Toutefois, si le déclin initial atteint 50 %, l'indice de régénération corallienne reste faible ($<0,01$) dans les cas analysés (Fig.7c). Ce fort déclin est en effet souvent associé à la formation de dalle nue et de débris, qui sont des substrats peu favorables à l'installation des recrues coralliennes.
- 3) Le facteur « temps » n'explique pas (à lui seul) l'évolution de la couverture de corail vivant et de macroalgues après perturbation. Les colonies coralliennes se régénèrent rapidement sur certains sites, tandis que sur d'autres sites, les séquelles restent visibles 10 ou 20 ans après perturbation.

La seule relation significative qui a pu être mise en évidence concerne l'indice de régénération corallienne (IR) et l'indice de variation post-perturbation (indice PDI ; Fig.7d). Cette tendance s'explique par le fait que l'indice PDI représente la variation de la couverture corallienne plusieurs mois après la perturbation, période pendant laquelle la plupart des colonies se redéveloppent progressivement.

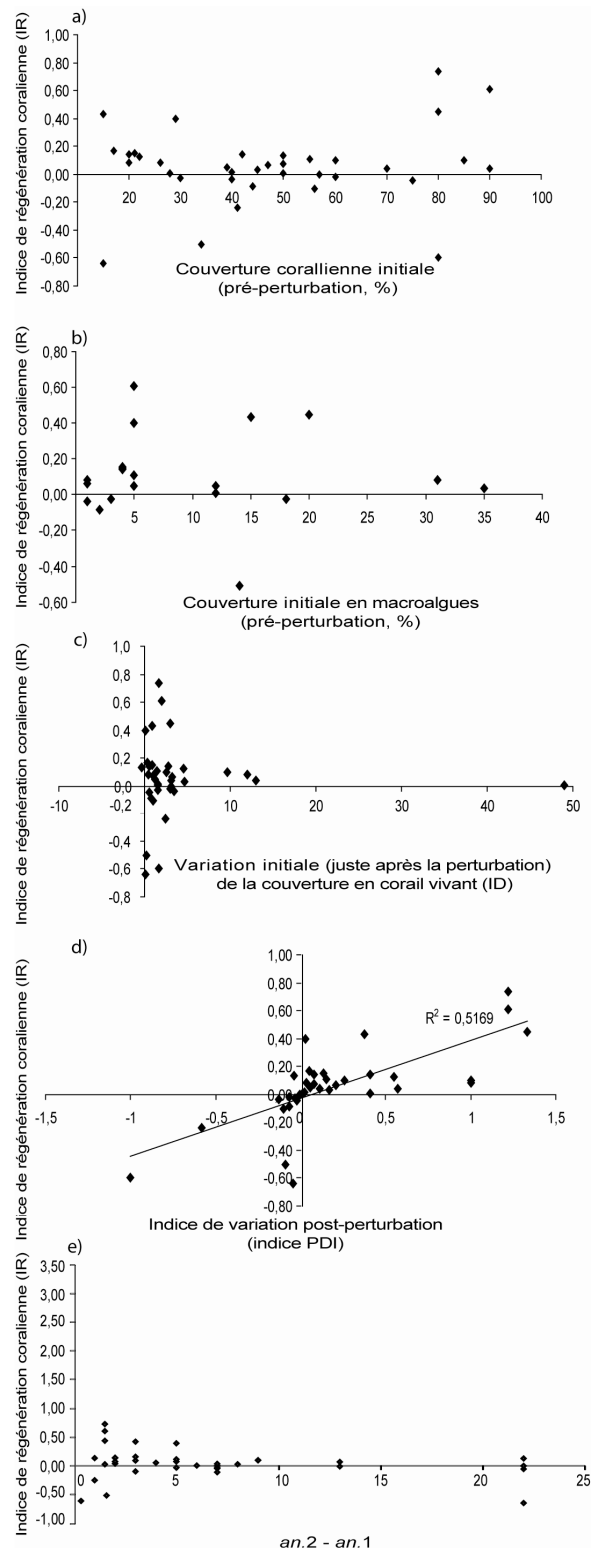


Figure 7 : Relations observées entre les valeurs calculées de IR et a) les valeurs de la couverture corallienne initiale pré-perturbation (année 0, voir Matériel et Méthodes), b) les valeurs de la couverture initiale pré-perturbation en macroalgues (année 0, voir Matériel et Méthodes), c) les valeurs de la variation initiale de la couverture corallienne juste après la perturbation (« initial decline » ou ID : année 1 – année 0 ; voir Matériel et Méthodes), d) de l'indice de variation de la couverture corallienne post-perturbation (indice PDI : année 2 – année 1, voir Matériel et Méthodes), et e) la durée du suivi (année 2 – année 1 ; voir Matériel et Méthodes). Voir Tableau 2 pour la valeur de IR dans chaque cas d'étude.

Conclusion partie II

Ces cas concrets montrent que la capacité des coraux à se régénérer après des perturbations d'origine climatique peut varier même à une échelle locale et dépend de facteurs multiples. Ils rendent compte de la complexité des processus en cause présentés dans la section précédente de ce rapport (herbivorie, stress et mortalité des coraux, compétition spatiale, etc.).

Au sein d'une région donnée, les réactions des communautés benthiques aux perturbations d'origine climatique ne sont déterminées ni par la réglementation de la pêche ni par la pression de pêche. Bien que l'influence de la réglementation et de la pression de pêche ne puisse pas être écartée a priori, les modèles et concepts développés dans des récifs très impactés tels que ceux des Caraïbes ne peuvent s'appliquer tels quels à l'ensemble des écosystèmes récifaux du monde, d'autant que chaque système récifal est caractérisé par une combinaison de facteurs de stress, une diversité en espèces de coraux, de poissons herbivores et de poissons pêchés très variables d'une région à l'autre. Les différences, voire les contradictions, qui apparaissent dans la littérature mondiale sur la question doivent être considérées comme une démonstration de l'importance des variations géographiques et contextuelles dans les processus de résilience des récifs face aux variations climatiques.

Nous invitons donc à reconsidérer le rôle relatif de la pêche des poissons herbivores sur la résilience des écosystèmes coralliens face aux changements globaux, par rapport aux autres facteurs potentiels de perturbation à l'échelle locale, c'est-à-dire en tenant compte des spécificités et de la sensibilité de chaque récif selon sa situation géographique, le contexte socio-économique (type et pression de pêche), l'état écologique des récifs, et les autres perturbations chroniques (rejets urbains/industriels, érosion et apports terrigènes, activités minières, etc.). D'après les données analysées, la régulation de la pêche ne peut être considérée à elle seule ni comme une garantie ni comme une condition nécessaire pour promouvoir la capacité de résilience des écosystèmes coralliens face aux changements globaux.

III. La Nouvelle-Calédonie : poissons herbivores, pêche et récifs coralliens

III.1 Contexte géographique et géomorphologique

La Nouvelle-Calédonie est située dans l'océan Pacifique à 1500 km à l'est de l'Australie et à 2000 km au nord de la Nouvelle-Zélande (Fig.8). Elle fait partie de l'ensemble mélanésien. L'archipel (18 575 km²) est constitué de la Grande Terre, troisième île du Pacifique par sa superficie, des quatre îles Loyauté (Ouvéa, Lifou, Tige et Maré), de l'archipel de Bélep, de l'île des Pins, des récifs d'Entrecasteaux, de l'archipel des Chesterfield et de quelques îlots lointains. La Nouvelle-Calédonie bénéficie d'un climat tropical rafraîchi par les alizés.

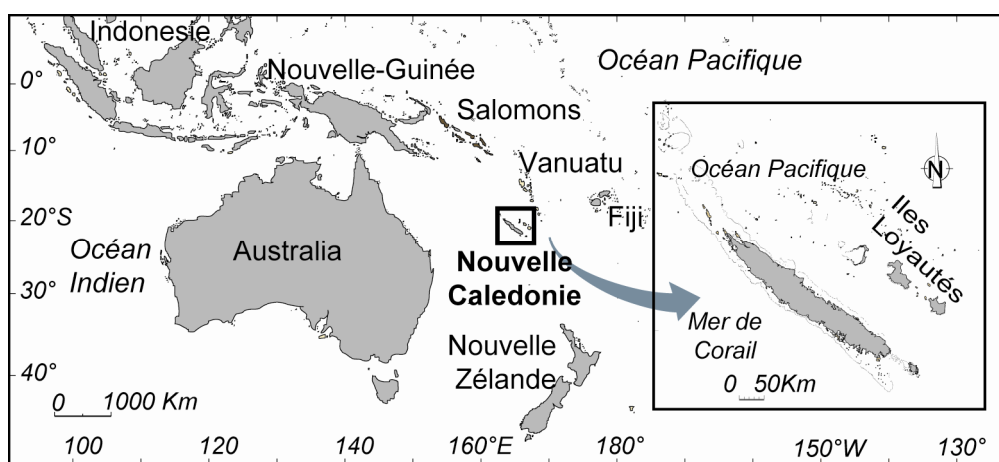


Figure 8 : Situation de la Nouvelle-Calédonie dans le Pacifique sud-ouest.

La Nouvelle-Calédonie et dépendances forment une zone économique exclusive de 1 368 588 km². Le lagon néo-calédonien est caractérisé par une très grande superficie (24 000 km²) et un éloignement moyen important (plusieurs km) de la barrière récifale par rapport à la côte. Les complexes lagunaires représentent 4 537 km² de formations coralliennes et 31 336 km² de formations lagunaires non coralliennes (herbiers, fonds meubles, etc.) (Andrefouët et al. 2009). Les constructions coralliennes de Nouvelle-Calédonie constituent un des écosystèmes coralliens les plus importants et les plus diversifiés de la planète, comprenant 161 types géomorphologiques, des récifs frangeants jusqu'aux bancs océaniques (Andrefouët et Torres-Pulliza, 2004 ; Andrefouët et al., 2009). Ces formations se répartissent en deux grands ensembles : les récifs océaniques (îles Loyautés, récifs Entrecasteaux, archipel des Chesterfield, récifs éloignés) et les récifs continentaux (Grande Terre, île des Pins, archipel des Bélep), caractérisés par des structures géomorphologiques et des conditions hydrodynamiques contrastées (Wantiez, 2008) :

- Les îles Loyauté se scindent en deux groupes. D'une part les îles surélevées (Lifou, Maré et Tige) sont de grands plateaux calcaires d'origine corallienne, dépourvues de lagon et entourées par un récif en général très étroit à l'exception de quelques petites baies. D'autre part Ouvéa est un atoll basculé entouré d'un récif barrière et d'une ceinture d'îlots. Les autres atolls (récifs Entrecasteaux) au nord de la Grande Terre sont de taille plus réduite, peu profonds et entourés d'un récif barrière bien défini comportant des petits îlots. L'archipel des Chesterfield est composé d'îlots bordant un

plateau d'origine corallienne bordé sur une grande partie de sa façade Ouest par un récif barrière, celui-ci étant interrompu à l'est. Les récifs éloignés regroupent des formations récifales situées au sud et à l'est des Loyauté (récif Durand, Walpole, Mathew et Hunter).

- Il est possible de différencier quatre sous-ensembles continentaux (Testau & Conand, 1983 ; Richer de Forges et al., 1987) limités par un récif barrière de 1 600 km qui entoure la Grande Terre. Ce récif barrière est la plus longue barrière continue et la 2^{ème} plus grande barrière au monde (Andrefouët, com. pers.). Le lagon sud (près de 5 000 km²) s'étend de l'île des Pins jusqu'à Bourail sur la côte ouest. Vers le sud, ce lagon devient de plus en plus large (de 2 km à Bourail à 50 km à l'extrémité sud) et profond (quelques mètres à Bourail à plus de 80 m dans le sud). Il comprend un récif barrière bien formé et interrompu par des passes relativement nombreuses, des récifs frangeants, des îlots coralliens et des récifs intra-lagonaires (2 ceintures au sud) dont le nombre va croissant vers le sud. Le lagon ouest s'étend de Bourail jusqu'au Nord de Koumac. Ce lagon est assez étroit (moins de 2 km) et peu profond (moins de 15 m). Le récif barrière est souvent large, les îlots coralliens sont peu nombreux et de petite taille. La limite vers le nord n'est pas marquée, le passage étant progressif vers le lagon nord. Ce dernier s'étend jusqu'au « Grand Passage » vers le nord et jusqu'à l'île de Balabio vers l'est. Sa profondeur va en augmentant pour atteindre plus de 60 m au nord. Les récifs intra-lagonaires sont peu nombreux et l'archipel de Bélep est constitué d'îles hautes de taille supérieure aux îlots des autres lagons. La barrière récifale est pratiquement continue, les passes étant peu nombreuses. La largeur du récif barrière est beaucoup plus grande à l'est qu'à l'ouest et aboutit à un immense récif réticulé au nord de Balabio. Le lagon sst s'étend de Balabio jusqu'à la passe de la Sarcelle au sud de la Grande Terre. Ce lagon se caractérise par un récif barrière irrégulier, parfois immergé, voire double par endroit. Sa profondeur est généralement supérieure à 30 m et le relief y est plus tourmenté que dans les autres lagons. Les apports terrigènes sont importants, les passes sont nombreuses et les îlots coralliens comparables à ceux du lagon sud.

De par cette grande diversité morphologique, la sensibilité de ces structures récifales à des perturbations climatiques de grande ampleur (de type cyclone) est donc très variable. Les deux cas d'études détaillés plus haut sur l'impact du cyclone Erica - perturbation d'une intensité exceptionnelle qui a affecté la côte ouest de Nouvelle-Calédonie en 2003 - souligne le lien entre la structuration et la nature des zones récifales intra-lagonaires et leur degré de perturbation suite à un cyclone : au sein d'un même site, la localisation des habitats coralliens dans le lagon conditionne fortement leur exposition aux effets d'un cyclone. Par exemple, dans le lagon sud-ouest, les zones récifales abritées des vents cycloniques dominants (notamment celles situées sous le vent d'un îlot) sont apparues moins impactées par le cyclone que des zones voisines situées sur des platiers récifaux sans îlot ou positionnées au vent d'éventuels abris topographiques. De même, dans le lagon nord-ouest, les zones récifales habituellement peu sujettes à des contraintes hydrodynamiques fortes (par exemple les zones d'arrière récif éloignées des passes) ou les zones particulièrement peu abritées (notamment les massifs récifaux intra-lagonaires) se sont avérées plus vulnérables à une perturbation cyclonique majeure telle que le cyclone Erica. La position géographique d'une entité récifale donnée, ainsi que ses caractéristiques géomorphologiques, influencent ainsi leur vulnérabilité vis-à-vis de perturbations climatiques de grande ampleur.

À l'exception du cyclone Erica en 2003, la Nouvelle-Calédonie a été relativement préservée des principales perturbations qui ont affecté la région Pacifique intertropicale depuis une décennie. Sa situation géographique, en limite de zone tropicale, la rend moins sensible aux conséquences du réchauffement océanique. Le blanchissement important apparu durant la période 2000-2002 (40 à 80 % des formations coralliennes affectées aux Fidji) n'a pas affecté la Nouvelle-Calédonie. Le dernier blanchissement majeur date de 1996, et a affecté 80 à 90 % des formations coralliennes jusqu'à 60 m de profondeur autour de Nouméa (Richer de Forges & Garrigue, 1997 ; Richer de Forges, 1998). Par ailleurs, les communautés de poissons se sont maintenues dans le temps malgré un impact probable des conditions météoro-océanographiques globales dans le Pacifique, notamment un effet El Niño négatif (Wantiez, 2004).

III.2 Contexte écologique marin

Les informations présentées proviennent d'une synthèse de Wantiez (2008) et du compendium des espèces marines de Nouvelle-Calédonie publié à l'occasion du colloque international BIODÉC (Payri et Richer de Forges, 2006).

Le bilan des connaissances sur la biodiversité marine en Nouvelle-Calédonie fait état d'environ 15 000 espèces (Menu, 2006). Les macro-organismes marins (taille > 2 cm) des zones néritiques (jusqu'à -100 m) ont été les plus étudiés. Un bilan des connaissances réalisé en 2006 fait état de 8 783 identifications validées au niveau spécifique, 3 264 genres et 1 054 familles (Payri et Richer de Forges, 2006). La plupart des taxons (algues, cnidaires, annélides, etc.) et certains écosystèmes (mangroves, zones > 60 m, récifs éloignés, etc.) demeurent encore peu étudiés, ce qui laisse penser que cette biodiversité pourrait être bien plus élevée. Les poissons font partie des groupes les mieux étudiés avec 1 694 espèces répertoriées jusqu'à 100 m de profondeur (Fricke et Kulbicki, 2006). Cet inventaire est en cours d'actualisation et la diversité de l'ichtyofaune néo-calédonienne pourrait approcher 1 800 espèces (Kulbicki com. pers.).

Différents facteurs peuvent expliquer l'importante biodiversité marine en Nouvelle-Calédonie : la proximité du centre de biodiversité de la province Indo-Pacifique, la diversité géomorphologique des formations coralliennes, la diversité des caractéristiques environnementales entre le nord et le sud (gradient de température) ainsi qu'entre l'est et l'ouest (gradient de température et de salinité), la présence de zones d'upwelling (côte ouest) et l'importance relative des influences terrigène et océanique.

L'état général des communautés biologiques récifo-lagonaires de Nouvelle-Calédonie peut être évalué à partir des données du Réseau d'Observation des Récifs Coralliens (RORC), des points de références réalisés dans le cadre du dossier d'inscription au Patrimoine Mondial de l'UNESCO, et des suivis réguliers engagés par la Province sud. Une synthèse de ces observations montre un bilan de santé satisfaisant dans les régions étudiées (cf. définition d'un récif en bon état de santé en introduction). Des espaces sont très préservés (Grand lagon nord et réserve naturelle Merlet) alors que dans d'autres zones, l'urbanisation (lagon sud-ouest), les activités minières (Thio, Népoui, Prony) et dans une moindre mesure les activités touristiques (Ouvéa, Lifou, Hienghène) affectent les communautés.

III.3 Le contexte halieutique et autres facteurs de stress des récifs coralliens

Comparée à bien des zones récifales de la planète, les lagons de Nouvelle-Calédonie ont jusqu'à présent été peu affectés par les aléas d'origine naturelle, qu'il s'agisse du blanchissement ou des cyclones. Les pressions qui s'y exercent sont donc principalement d'origine anthropique. On distinguera les pressions directes dues aux usages du milieu marin (pêche, activités de loisirs, aménagements de la zone côtière...) et les pressions qui se développent surtout au niveau des bassins versants mais qui affectent indirectement l'environnement littoral.

III.3.1 Un faible niveau des captures des poissons herbivores

La pêche de poissons coralliens est globalement peu développée dans l'espace lagunaire en Nouvelle-Calédonie : elle atteindrait près de 4 000 tonnes par an à destination du marché local, dont près de 90 % seraient le fait de pêcheurs non professionnels (David et al., sous presse ; Labrosse et al., 2000). Avec une moyenne de l'ordre de 200 kg/km² par an à l'échelle du territoire, la pêche lagunaire exerce ainsi une pression limitée sur les écosystèmes coralliens (récifs et fonds meubles) compte tenu de l'étendue des lagons, de l'absence d'exportations de poissons lagunaires et de la faible population de Nouvelle-Calédonie. Les estimations disponibles sur le lagon sud-ouest (Jollit et al., in press), le lagon de Koné (Guillemot et al., 2009) et l'atoll d'Ouvéa (Léopold et al., 2004) confirment cette pression moyenne faible. Elle cache toutefois une certaine variabilité géographique, les captures annuelles pouvant dépasser 3 à 5 tonnes par km² sur certains récifs très fréquentés (toutes espèces incluses), en particulier à proximité des centres urbains et du Grand Nouméa. Ce niveau a pu être considéré comme le seuil d'exploitation soutenable moyen des récifs coralliens dans le monde (Newton et al. 2007), qui dépend néanmoins des variations locales de productivité.

Comme dans toutes les pêcheries coralliennes, les pêcheurs de Nouvelle-Calédonie sont souvent polyvalents et changent de techniques au cours de l'année suivant la destination des captures et la saisonnalité des ressources. La grande étendue et la profondeur de l'espace lagunaire favorisent l'usage de la ligne à main par rapport au filet maillant et au fusil sous-marin. Les poissons herbivores sont exploités à l'aide de différents engins : filet maillant (pêche professionnelle et vivrière), fusil-harpon (pêche vivrière et récréative), épervier et sagaie (pêche vivrière). La répartition des captures de poissons par taxon n'est pas connue à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie. Les études disponibles (citées plus haut), qui couvrent environ 30 % de l'espace lagunaire exploitable et 40 % des captures globales estimées, indiquent cependant que les principales familles exploitées seraient les Serranidés, Lethrinidés, Acanthuridés, Lutjanidés, Scaridés, Mugilidés et Siganidés. Ces données indiquent que les poissons herbivores ne sont pas les cibles prioritaires des pêcheries lagunaires néo-calédoniennes, bien que des niveaux de capture significatifs soient atteints sur certaines espèces commerciales. Cette distribution qualitative souligne également la diversité trophique des captures (piscivores, carnivores, herbivores), qui génère des effets complexes sur les communautés de poissons. Au sein même des 69 espèces de poissons herbivores exploitées en Nouvelle-Calédonie sur les 270 espèces recensées (Annexe 2), les régimes alimentaires sont eux aussi très variés et les espèces concernées entretiennent donc des fonctions variables dans l'écosystème (Burkepile & Hay, 2008).

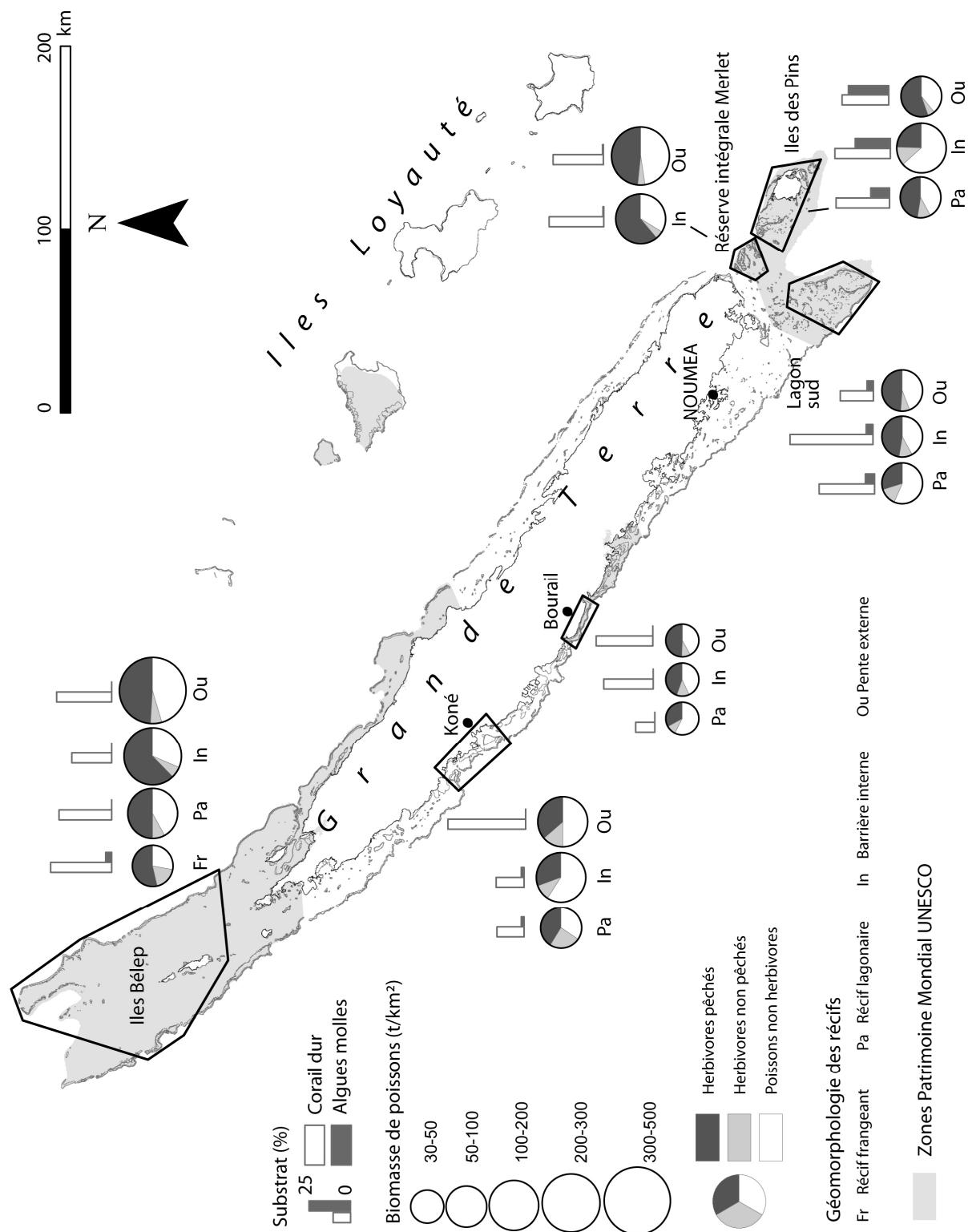


Figure 9 : Évaluation de la biomasse et de la structure des peuplements de poissons, de la couverture corallienne et de macroalgues sur 6 sites de Nouvelle-Calédonie : lagon nord (2007), lagon de Koné (2007), réserve marine de Bourail (2008), lagon sud (2008), réserve marine Yves Merlet (2008), île des Pins (2008). Les zones inscrites au patrimoine mondial de l'Humanité figurent en grisé.

Les observations des communautés de poissons effectuées en plongée dans certains récifs des zones inscrites à l'UNESCO et du lagon de Koné en 2007 et 2008 montrent que la biomasse est en moyenne supérieure à 50 t/km² voire 100 t/km² de récif, à l'exception de la réserve marine de Bourail (Fig.9). Dans les 6 cas d'études recensés, les espèces de poissons herbivores sont très fortement corrélées et de manière linéaire avec la biomasse globale de poissons ($R^2=0,96$), dont elles représentent en moyenne 56 % (Fig.10). Sur ces sites, la part exploitable de la biomasse des poissons herbivores atteint entre 74 et 86 % et augmente selon un gradient côte-large (récifs frangeants, récifs intermédiaires, récif barrière interne, pente externe). Ces comptages n'ayant pas été effectués sur les fonds meubles, où l'abondance des poissons est souvent moindre, ils ne sont pas représentatifs des communautés de l'ensemble de l'espace lagunaire néo-calédonien, dont ils surestimeraient la biomasse. Les données disponibles suggèrent toutefois que les prélèvements par la pêche représentent le plus souvent moins de 1 % de la biomasse présente sur les récifs, et jusqu'à près de 10 % dans des zones très restreintes et les plus exploitées.

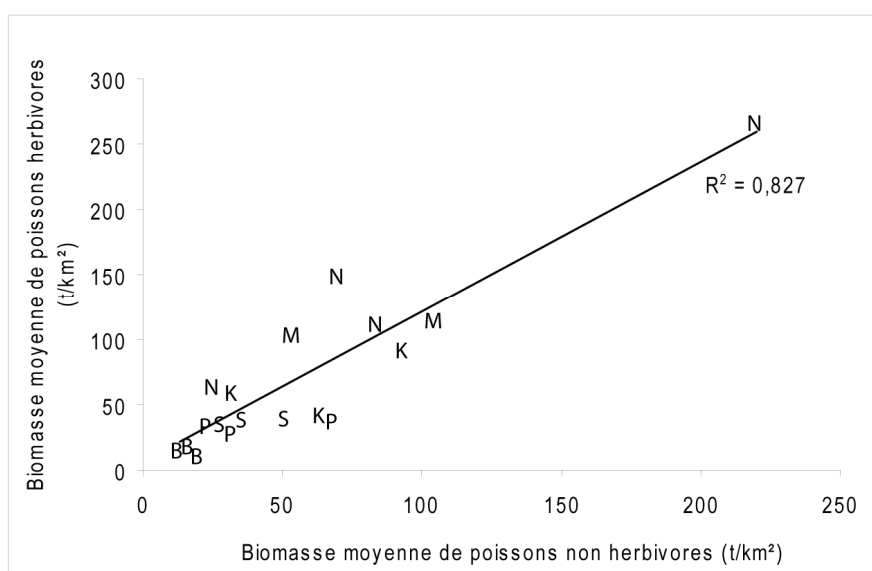


Fig.10 : Evolution de la biomasse moyenne de poissons herbivores en fonction de la biomasse moyenne totale de poissons sur les biotopes des six cas d'étude de Nouvelle-Calédonie. M : Récif Merlet ; P : île des Pins ; S : lagon sud ; B : lagon de Bourail ; K : lagon de Koné ; N : lagon nord.

La pêche lagunaire ne peut donc pas être considérée aujourd'hui comme un facteur de perturbation à grande échelle des écosystèmes coralliens en Nouvelle-Calédonie. Ce constat pourrait cependant évoluer sur le long terme. La croissance des exportations de poissons lagunaires étant peu probable dans le contexte économique du pays, le principal facteur d'un développement global de la pêche sur le marché intérieur serait la croissance démographique, qui est inférieure à 2 % par an (ITSEE, 2001). A ce rythme, la population calédonienne aura doublé dans moins de 50 ans.

III.3.2 La réglementation des pêches lagunaires

Les réglementations des pêches maritimes ont été définies dès les années 1960 sur le territoire de Nouvelle-Calédonie (notamment avec les délibérations 9/1967, 111/1974 et 245/1981 CT en ce qui concerne la pêche des poissons dans les eaux lagunaires), avant de devenir une compétence des trois provinces à leur création en 1989. De nouvelles réglementations ont été mises en place en 2006 en province Nord (délibération 243/2006 APN) et en 2009 en

province Sud (délibération 8/2009 APS) pour prendre en compte l'évolution des pratiques de pêche et les connaissances sur la biologie des espèces exploitées, accompagnées d'un effort de concertation, d'harmonisation et de contrôle renforcé. Elles sont en outre révisables chaque année par des comités *ad hoc* et peuvent donc prendre en compte régulièrement l'état des ressources et de nouveaux enjeux de gestion. Les textes historiques (généralement moins contraignants) n'ont cependant pas été pleinement révisés en province des îles Loyauté, où ils restent applicables. Ces réglementations provinciales prévoient un ensemble de limitations globales des prélèvements de la pêche professionnelle mais aussi des activités plaisancières et vivrières compte tenu de leur grande importance en Nouvelle-Calédonie. Des règles spécifiques ont été établies sur certaines espèces, notamment les poissons herbivores (Tableau 4).

Tableau 4 : Réglementations des pêches maritimes concernant directement et indirectement les poissons herbivores des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie en 2009. PN : province Nord ; PS : province Sud ; PIL : province des îles Loyauté.

Domaine		Règles
Protection des habitats dans les eaux lagunaires		Interdiction des outils ou engins susceptibles de perturber les habitats et les milieux marins
		Chalutage interdit (dérogation pour la coquille Saint-Jacques <i>Amusium japonicum balloti</i> en PN)
		Zones de mangroves : filets ≤ 50 m (PN et PS) ou 75 m (PIL)
Fermeture saisonnière de la pêche		Siganidés (picots) entre le 01/09 et le 31/01 inclus (PN et PS).
		Mugilidés (mulets) entre le 01/04 et le 31/07 dans les estuaires (pêche au filet) (PN et PS).
Taille légale des espèces		Espèce <i>Siganus lineatus</i> (picot rayé) : 20 cm LF (PN et PS) - dérogation annuelle pour l'aquaculture en PS
Pêche plaisancière et vivrière	Licence de pêche	Pas d'autorisation requise
	Destination des captures	Consommation exclusive du pêcheur et de son entourage.
	Quota de captures	PIL : 50 kg de poissons lagunaires par navire et par sortie PN et PS : 40 kg de produits de la mer par navire et par sortie (et 10 kg par personne ou 1 poisson de plus de 10 kg par personne en PN). Le poids des coquillages est considéré coquille comprise, à l'exception des bénitiers, et celui des poissons est considéré une fois le poisson vidé. Les quotas pourront être dépassés avec autorisation spéciale dans le cadre de certaines cérémonies coutumières et pour les concours de pêche organisés par les communes
	Engins de pêche	1 filet : longueur ≤ 50 m (PN et PS) ou 75 m (PIL), hauteur ≤ 1 m (PIL) ou 1,20 m (PN et PS), maille ≥ 45 mm, maille ≤ 100 mm (PN et PS)
		Pêche sous-marine autorisée de jour seulement, entre le lever et le coucher du soleil
Pêche professionnelle	Licence de pêche	Autorisation requise. Renouvellement sur présentation de la production du navire (valeur et quantité) l'année précédente
	Destination des captures	Vente autorisée
	Quota de captures	aucun
	Engins de pêche	filet : longueur ≤ 300 m (PN) ou 1000 m (PS et PIL), hauteur $\leq 1,50$ m (PN et PS), maille ≥ 45 mm, maille ≤ 100 mm (PN et PS)
		Pêche sous-marine interdite
		Longueur des navires ≤ 12 m (sauf sur les pentes externes du récif barrière en PS) Pêche des Mugilidés (mulets) : dérogation pour la pêche au filet (maille ≥ 38 mm en PN ou 32 mm en PS et PIL, longueur ≤ 300 m en PN ou 500 m en PS et PIL, hauteur ≤ 7 m)

Les mesures des réglementations visent à réduire les effets de pratiques reconnues destructrices tout en étant i) simples à mettre en œuvre, ii) contrôlables, iii) acceptables socialement pour maximiser leur applicabilité et donc leur efficacité. L'objectif est d'éviter les réglementations trop coûteuses (financièrement et socialement) à faire respecter sur le terrain. L'applicabilité de trois types de mesures peut être considérée :

a) le zonage : Le contrôle des réglementations spatialisées de la pêche (de type réserve marine par exemple) est basé sur une surveillance en mer en temps réel pour pouvoir attester de l'origine des captures des pêcheurs contrôlés. Elles sont donc coûteuses à faire respecter à des échelles de plusieurs dizaines de km², en particulier si la distance à la côte demande une surveillance via des moyens navigants ou aériens.

b) la taxonomie : l'interdiction totale (permanente ou saisonnière) de pêcher certaines espèces de poissons concerne généralement des espèces faciles à identifier par les pêcheurs et les contrôleurs (par leur morphologie, leur taille, etc.), et faisant rarement l'objet de captures accessoires. Elle est donc restreinte à un petit nombre d'espèces, dont le statut est jugé vulnérable suite à la surpêche notamment, comme par exemple le Napoléon ou les requins.

c) le couplage zonage / taxonomie : ce type de mesure cumule les contraintes ci-dessus. Il est très souvent utilisé pour protéger des zones importantes dans l'écologie des espèces concernées (agrégations de ponte, nurseries littorales...). L'interdiction de la pêche des poissons herbivores dans les zones inscrites à l'UNESCO entrerait dans cette catégorie. Les zones considérées s'étendent sur 490 à 6 360 km² (Fig.8). La distance des récifs à la côte varie de 0 à 80 km et est donc rarement compatible avec une surveillance depuis le littoral. Près de 70 espèces seraient concernées (Annexe 2), dont le tiers sont régulièrement exploitées à des fins commerciales. Une grande partie des pêcheurs professionnels et non professionnels seraient donc concernés par cette interdiction, et devraient reporter leur activité sur d'autres maillons trophiques ou d'autres zones du lagon. Le rapport coût/bénéfice de cette mesure pourrait faire diminuer le « consentement à payer » des populations locales, parties prenantes du processus de cogestion engagé depuis l'inscription, devant les incertitudes sur le rôle des poissons herbivores et sur les effets d'une telle interdiction sur la résilience des récifs coralliens face au changement global. L'ensemble de ces contraintes de mise en œuvre diminue sensiblement le caractère opérationnel d'une telle mesure de gestion dans les zones inscrites à l'UNESCO.

L'inscription d'une partie des écosystèmes coralliens au patrimoine mondial de l'humanité en 2008 prévoit par ailleurs un nouvel ensemble de règles orientées vers la gestion écosystémique et l'approche de précaution pour maintenir le site dans son état exceptionnel actuel : définition de plans de gestion localisés selon un processus participatif, prise en compte des aspects socioculturels kanak et de l'organisation coutumière locale des pêches, et dispositifs de suivi de l'état de santé des récifs notamment. Pour tous les sites naturels habités, l'UNESCO impose la mise en place d'une gestion participative. Le lagon est en effet assimilé à un bien public, porteur d'une valeur de legs, et devant être préservé pour les générations futures. À ce titre, sa gestion implique la participation des bénéficiaires du bien. Une dynamique a été enclenchée pour fédérer les énergies autour de cette mise en patrimoine, dans la population d'origine européenne comme dans la population kanak, même si les motivations et les représentations qui pouvaient être faites du patrimoine sont différentes. Pour les Kanak, le lagon est avant tout un espace générant a) des ressources économiques venant en appui de la viabilité de la tribu, et b) une territorialité identitaire permettant d'affirmer l'identité de la tribu et sa souveraineté reconnue sur le dit patrimoine, dont le qualificatif mondial indique la

valeur. Pour chacun des six sites inscrits, des comités consultatifs se mettent en place ou sont déjà opérationnels. Ils se composent de représentants des secteurs institutionnels, associatifs, économiques, sociaux et coutumiers qui, au delà de leurs différences, apprennent à travailler ensemble, préalable indispensable à la mise en place de toute gestion intégrée des zones côtières à l'échelle locale.

III.3.3. D'autres facteurs de stress en provenance des bassins versants

A l'échelle de la Nouvelle-Calédonie, les pressions sur le lagon proviennent surtout des bassins versants en plein développement économique et/ou démographique (David et al., sous presse ; Richer de Forges & Pascal, 2008). Comme indiqué dans la première partie de ce rapport, les pressions sur les lagons en provenance du littoral sont de trois ordres, la pollution organique, qui contribue notamment à l'eutrophisation, la pollution terrigène, particulièrement marquée par l'exploitation minière, et l'aménagement des zones littorales, à usages touristique (marinas), portuaire ou industriel. Afin de minimiser ces impacts anthropiques sur la bande côtière, les zones inscrites à l'UNESCO sont accompagnées d'une zone tampon sur les bassins versants (ou en mer), dédiées au développement durable. Leur superficie totale est de 13 350 km², soit plus de 80 % de la surface du bien inscrit.

La pollution terrigène est la plus impactante et la plus répandue en Nouvelle-Calédonie, où l'exploitation du Nickel dure depuis plus de 130 ans. La première unité métallurgique s'est installée en 1877 à Nouméa et depuis les mines à ciel ouvert se sont multipliées sur une large partie de la Grande Terre, entraînant la destruction de la végétation et le décapage des sols sur les flancs des montagnes, susceptibles d'être entraînés par ruissellement vers le réseau hydrographique puis le lagon. Sur l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie, plus d'une quarantaine de cours d'eau et indirectement les récifs des estuaires en aval sont touchés à des degrés divers par l'activité minière (Bird et al., 1984). En 2008, les titres miniers faisant l'objet de recherche et/ou d'une exploitation couvraient plus de 1500 km². S'il était autrefois maîtrisé dans le cadre de l'agriculture traditionnelle, le feu tend par ailleurs à devenir, avec l'exploitation minière, l'une des premières causes de dégradation de l'environnement en Nouvelle-Calédonie. La végétation détruite n'assure plus son rôle fondamental de fixation des sols. Les processus érosifs sont souvent amplifiés par les fortes pentes des bassins versants et les violentes pluies tropicales, dont les conséquences peuvent être significatives localement sur la frange littorale des lagons.

La pollution organique a plusieurs origines :

- l'activité industrielle, avec les émissaires des usines métallurgiques de traitement du nickel, qui rejettent dans le milieu marin une partie des effluents (eau, métaux, etc.) dont il faut veiller à la faible toxicité sur les communautés marines ;
- l'urbanisation, avec les problèmes d'assainissement des eaux usées, en particulier dans les foyers de population qui connaissent un fort dynamisme démographique ;
- l'agriculture, avec l'utilisation d'engrais et de produits phytosanitaires qui n'ont cessé d'augmenter ces dernières années (Dumas, 2004). Les apports d'engrais sont concentrés sur de petites surfaces, et localisés principalement en province Sud. L'impact des pesticides sur l'environnement est très mal connu en Nouvelle-Calédonie. Il n'existe pas de réseau de surveillance et d'analyses régulières des pesticides dans les eaux des rivières.

L'aménagement des zones littorales est beaucoup plus limité dans l'espace que les précédentes mais dans le cas des ports en eau profonde ou des usines métallurgiques, les impacts sur le milieu conduisent à des transformations majeures des écosystèmes coralliens et associés (mangroves), voire à leur destruction irréversible.

CONCLUSIONS

De l'opportunité d'une interdiction de la pêche des poissons herbivores en Nouvelle-Calédonie

L'analyse de la situation géomorphologique, écologique et halieutique en Nouvelle-Calédonie met en évidence :

- 1) une plus faible sensibilité du lagon de Nouvelle-Calédonie aux risques de blanchissement et cyclones forts en comparaison avec d'autres régions plus impactées comme l'Atlantique tropical ;
- 2) une couverture moyenne en corail vivant élevée associée à une très faible couverture moyenne en macroalgues, attestant du bon état de santé des milieux coralliens de Nouvelle-Calédonie ;
- 3) une grande diversité d'espèces de coraux, représentant une gamme importante de réponses et de résistances possibles à des perturbations climatiques,
- 4) une grande diversité de poissons herbivores : 270 espèces, donc une grande variété de groupes fonctionnels potentiellement complémentaires, et 198 espèces, soit 73 % des herbivores, qui présentent un régime alimentaire mixte (Annexe 2),
- 5) une faible pression de pêche sur l'ensemble du territoire en comparaison avec d'autres zones géographiques comme les Caraïbes, et sur les espèces herbivores en particulier, attestée par les fortes biomasses représentées par ces espèces dans les zones étudiées ;
- 6) un rôle prépondérant d'autres facteurs de stress sur les communautés coralliennes, tels que la dégradation de la qualité des eaux côtières dans la zone du grand Nouméa, ou la sur-sédimentation et des pollutions liées à l'activité minière.

La reconnaissance du patrimoine naturel sous-marin de Nouvelle-Calédonie en 2008 via l'UNESCO a permis de donner un cadre géographique et politique à la préservation des écosystèmes coralliens à grande échelle en intégrant les activités des bassins versants (zones tampons). Les moyens et les mesures de gestion à mettre en place pour le concrétiser restent cependant à définir. Dans le contexte environnemental, économique, humain et réglementaire actuel en Nouvelle-Calédonie, la pêche lagonaire, et notamment sur les espèces de poissons herbivores, n'apparaît pas comme un facteur de risque important pour les récifs coralliens à l'échelle du pays par rapport aux autres facteurs de dégradation en développement (industrie minière et urbanisation). L'interdiction pure et simple de la pêche des poissons herbivores dans l'espace lagonaire inscrit à l'UNESCO ne semble ainsi ni souhaitable ni envisageable à court terme. Le coût social d'une telle mesure apparaît très lourd pour des résultats qui resteraient incertains. Des efforts de régulation des autres facteurs de stress potentiels via une gestion intégrée de la qualité des eaux côtières et de l'impact des activités minières sur les communautés coralliennes apparaissent à ce jour plus appropriés dans le contexte néo-calédonien.

Les données précises disponibles sur la pêche dans ce vaste réseau d'aires marines protégées sont cependant lacunaires. Or, la pression de pêche peut être (ou devenir) significative dans des zones localisées, malgré un niveau moyen faible à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie. Ces zones sensibles devraient donc concentrer l'effort de gestion en priorité. L'évaluation quantitative et spatiale de la pression de pêche dans les zones inscrites à l'UNESCO, ainsi que l'état des ressources qui s'y trouvent, serait de nature à améliorer la gestion des récifs en l'enracinant dans le contexte local.

Pistes de recherche à développer en Nouvelle-Calédonie

De manière générale, la synthèse des données de la littérature met en évidence des lacunes importantes dans notre connaissance de l'écologie des espèces de poissons herbivores. En Nouvelle-Calédonie, le régime alimentaire et l'écologie trophique de ces espèces n'a à ce jour fait l'objet d'aucune publication spécifique par exemple. Pourtant, une meilleure compréhension de l'écologie alimentaire des poissons herbivores apparaît comme une priorité pour appréhender leur rôle exact sur la capacité de régénération des récifs. Les fréquentes contradictions ou imprécisions concernant leur statut alimentaire dans la littérature témoignent de ce manque de connaissance. Par exemple, des études basées à la fois sur l'analyse de contenus stomacaux et l'utilisation des isotopes stables permettraient de mieux appréhender le caractère omnivore ou détritivore de nombreuses espèces. En particulier, des études précises sur le type d'aliments consommés et réellement assimilés par les Scaridae seraient utiles en raison de l'importance de ce groupe comme bioérodeurs des récifs. Déterminer la proportion d'espèces qui consomment des coraux occasionnellement ou de manière plus régulière ou dont la majeure partie du régime alimentaire est composée de détritus et non d'algues, permettrait également de mieux évaluer la fonction des Scaridae sur les communautés benthiques. Des études sur l'écologie et le rôle des nombreuses autres espèces d'herbivores seraient également souhaitables, dans la mesure où les Scaridae font l'objet à eux seuls de plus de 70 % des publications consultées sur les poissons herbivores. Enfin, une évaluation rigoureuse de la diversité réelle d'espèces d'herbivores qui consomment réellement les macroalgues impliquées dans les phénomènes de changement d'état permettrait de mieux cibler les espèces clés dans les processus de résilience des récifs, qui restent à ce jour très difficiles à identifier. Des études récentes semblent en effet indiquer que, dans ce type de circonstances exceptionnelles, les groupes de poissons qui sont capables d'agir pour compenser un phénomène de changement d'état ne sont pas ceux attendus.

Une autre piste de recherche importante à développer consisterait à évaluer l'importance des habitats adjacents sur l'état de santé des récifs. Les mangroves jouent par exemple un rôle clé dans un ensemble de processus des récifs voisins. Ces habitats sont souvent trop peu considérés dans les processus de gestion des écosystèmes coralliens. Par exemple, dans une étude réalisée au Panama, Caraïbes, Granek & Ruttenberg (2008) ont démontré que dans les zones où les mangroves ont été éliminées par l'homme par des constructions, la biomasse et la diversité algale apparaissent plus importantes que dans les zones où les mangroves sont en bon état. L'augmentation de la biomasse et de la richesse algale dans ces zones a été clairement reliée à la disparition de la mangrove elle-même, et n'a aucun lien évident avec une quelconque variation du taux d'herbivorie (Granek & Ruttenberg, 2008). De plus, les algues qui colonisent ces surfaces sont non seulement plus productives mais appartiennent en outre à des genres qui sont des compétiteurs parmi les plus efficaces des coraux en termes d'espace, contribuant ainsi à limiter la capacité de régénération des coraux après des perturbations. La protection des habitats de mangrove et *a contrario* leur destruction peut

donc avoir un effet très important sur les équilibres régissant la dynamique des communautés benthiques des récifs coralliens (Granek & Ruttenberg, 2008).

Enfin, l'analyse de l'influence des facteurs de qualité d'eau (concentration en nutriments, turbidité, etc.) s'avère indispensable dans un contexte d'activités minières développées en Nouvelle-Calédonie, ainsi que dans la zone du Grand Nouméa ou autour des agglomérations côtières les plus importantes du territoire. L'effet de pollutions chroniques ou ponctuelles reste en effet peu abordé dans la littérature, et leur effet à long terme sur les capacités de régénération des coraux, et plus généralement sur la résilience des écosystèmes coralliens, reste donc à évaluer. La Nouvelle-Calédonie représente un terrain idéal pour ce type d'études.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES CITÉES

- Adjeroud M, Michonneau F, Edmunds PJ, Chancerelle Y, Lison de Loma T, Penin L, Thibaut L, Vidal-Dupiol J, Salvat B, Galzin R (2009) Recurrent disturbances, recovery trajectories, and resilience of coral assemblages on a South Central Pacific Reef. *Coral Reefs*, in press.
- Albert S, Udy J, Tibbetts IR (2008) Responses of algal communities to gradients in herbivore biomass and water quality in Marovo Lagoon, Solomon Islands. *Coral Reefs* 27:73-82
- Alwany MA, Thaler E, Stachowitsch M (2009) Parrotfish bioerosion on Egyptian Red Sea reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 371:170-176
- Andrefouët S, Torres-Pulliza D (2004) Atlas des Récifs Coralliens de Nouvelle-Calédonie. IFRECOR Nouvelle-Calédonie-IRD, Nouméa
- Andréfouët S, Cabioch G, Flamand B, Pelletier B (2009) A reappraisal of the diversity of geomorphological and genetic processes of New Caledonian coral reefs: a synthesis from optical remote sensing, coring and acoustic multibeam observations. *Coral Reefs* 28:691-707
- Anthony KRN, Kline DI, Diaz-Pulido G, Dove S, Hoegh-Guldberg O (2008) Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proceedings of the National Academy of Science (PNAS)* 105:17442-17446
- Anthony KRN, Hoogenboom MO, Maynard JA, Grottoli AG, Middlebrook R (2009) Energetics approach to predicting mortality risk from environmental stress: a case study of coral bleaching. *Functional Ecology*:in press
- Aronson RB, Precht WF (2001) White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia* 460:25-38
- Aronson RB, Precht WF (2006) Conservation, precaution, and Caribbean reefs. *Coral Reefs* 25:441-450
- Aronson RB, Precht WF, Macintyre IG, Murdoch TJT (2000) Coral bleach out in Belize. *Nature* 405:36
- Aronson RB, Macintyre IG, Wapnick GM, O'Neill MW (2004) Phase shifts, alternative states, and the unprecedented convergence of two reef systems. *Ecology* 85:1876-1891
- Bak RPM (1990) Patterns of echinoid bioerosion in two Pacific coral reef lagoons. *Marine Ecology Progress Series* 66:267-272
- Bak RPM, van Eys G (1975) Predation of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi on living coral. *Oecologia* 20:111-115.
- Baker AC, Glynn PW, Riegl B (2008) Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 80:435-471
- Bellwood DR, Choat JH (1990) A Functional-Analysis of Grazing in Parrotfishes (Family Scaridae) - the Ecological Implications. *Environmental Biology of Fishes* 28:189-214
- Bellwood DR, Fulton CJ (2008) Sediment-mediated suppression of herbivory on coral reefs: Decreasing resilience to rising sea levels and climate change? *Limnology and Oceanography* 53:2695-2701
- Bellwood DR, Hughes TP, Hoey AS (2006a) Sleeping functional group drives coral-reef recovery. *Current Biology* 16:2434-2439
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429:827-833

- Bellwood DR, Wainwright PC, Fulton CJ, Hoey AS (2006b) Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences* 273:101-107
- Beltrán-Torres AU, Muñoz-Sánchez L, Carricart-Ganivet JP (2003) Effects of hurricane Keith at a patch reef on Banco Chinchorro, Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* 73:187-196
- Berumen ML, Pratchett MS, McCormick MI (2005) Within reef-differences in diet and body condition of coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae). *Marine Ecology Progress Series* 287:217-227
- Bird ECF, Dubois JP, Iltis JA (1984) The impacts of opencast mining on the rivers and coasts of New-Caledonia, The United Nations University, Tokyo, p 53
- Bonaldo RM, Bellwood DR (2008) Size-dependent variation in the functional role of the parrotfish *Scarus rivulatus* on the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology-Progress Series* 360:237-244
- Bonaldo RM, Krajewski JP, Sazima C, Sazima I (2006) Foraging activity and resource use by three parrotfish species at Fernando de Noronha Archipelago, tropical west Atlantic. *Marine Biology* 149:423-433
- Brand FS, Jax K (2007) Focusing the meaning(s) of resilience: resilience as a descriptive concept and a boundary object. *Ecology and Society* 12:23-39
- Brawley SH, Adey WH (1982) *Coralliophila abbreviata*: a significant corallivore! *Bulletin of Marine Science* 32:595-599
- Brown BE, Suharsono (1990) Damage and recovery of coral reefs affected by El Nino related seawater warming in the Thousand Islands, Indonesia. *Coral Reefs* 8:163-170
- Bruggemann JH, Kuyper MWM, Breeman AM (1994) Comparative-Analysis of Foraging and Habitat Use by the Sympatric Caribbean Parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride* (Scaridae). *Marine Ecology Progress Series* 112:51-66
- Bruggemann JH, vanKessel AM, vanRooij JM, Breeman AM (1996) Bioerosion and sediment ingestion by the Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride*: Implications of fish size, feeding mode and habitat use. *Marine Ecology Progress Series* 134:59-71
- Bruno JF, Selig ER (2007) Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent and subregional comparisons. *Plos ONE* 2:e711
- Bruno JF, Petes LE, Harvell CD, Hettinger A (2003) Nutrient enrichment can increase the severity of coral diseases. *Ecology Letters* 6:1056-1061
- Bruno JF, Sweatman H, Precht WF, Selig ER, Schutte VGW (2009) Assessing evidence of phase shifts from coral to macroalgal dominance on coral reefs. *Ecology* 90:1478-1484
- Burkepile DE, Hay ME (2008) Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Science* 105:16201-16206
- Burt J, Batholomew A, Usseglio P (2008) Recovery of corals a decade after a bleaching event in Dubai, United Arab Emirates. *Marine Biology* 154:27-36
- Bythell JC, Hillis-Starr ZM, Rogers CS (2000) Local variability but landscape stability in coral reef communities following repeated hurricane impacts. *Marine Ecology-Progress Series* 204:93-100
- Campbell SJ, Pardede ST (2006) Reef fish structure and cascading effects in response to artisanal fishing pressure. *Fisheries Research* 79:75-83
- Carassou L, Kulbicki M, Nicola TJR, Polunin NVC (2008) Assessment of fish trophic status and relationships by stable isotope data in the coral reef lagoon of New Caledonia, southwest Pacific. *Aquatic Living Resources* 21:1-12

- Carpenter RC (1981) Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) and its effect on the benthic algal community. *Journal of Marine Research* 39:749-765
- Carpenter RC (1988) Mass mortality of a Caribbean sea urchin: immediate effects on community metabolism and other herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85:511-514
- Carpenter RC (1997) Invertebrate predators and grazers. In: Birkeland C (ed.) *Life and Death on Coral Reefs*. Chapman & Hall, New York, pp 198-226
- Chabanet P, Guillemot N, Kulbicki M, Vigliola L, Sarramegna S (2009) Baseline study of the spatio-temporal patterns of reef fish assemblages prior to a major mining project in New Caledonia (south Pacific). *Marine Pollution Bulletin*:in press
- Choat JH, Bellwood DR (1985) Interactions Amongst Herbivorous Fishes on A Coral-Reef - Influence of Spatial Variation. *Marine Biology* 89:221-234
- Choat JH, Clements KD (1998) Vertebrate herbivores in marine and terrestrial environments: A nutritional ecology perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:375-403
- Choat JH, Clements KD, Robbins WD (2002) The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs - I: Dietary analyses. *Marine Biology* 140:613-623
- Choat JH, Robbins WD, Clements KD (2004) The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs - II. Food processing modes and trophodynamics. *Marine Biology* 145:445-454
- Clements KD, Choat JH (1993) Influence of season, ontogeny and tide on the diet of the temperate herbivorous fish *Odax pullus* (Odacidae). *Marine Biology* 117:213-220
- Clements KD, Raubenheimer D, Choat JH (2009) Nutritional ecology of marine herbivorous fishes: ten years on. *Functional Ecology* 23:79-92
- Clua E, Legendre P (2008) Shifting dominance among Scarid species on reefs representing a gradient in fishing pressure. *Aquatic Living Resources* 21:1-11
- Coles SL, Brown EK (2007) Twenty-five years of change in coral coverage on a hurricane impacted reef in Hawai'i: the importance of recruitment. *Coral Reefs* 26:705-717
- Connell JH (1997) Disturbance and recovery of coral assemblages. *Coral Reefs* 16:S101-S113
- Connell JH, Hughes TP, Wallace CC (1997) A 30-year study of coral abundance, recruitment and disturbance at several scales in space and time. *Ecological Monographs* 67:461-488
- Cox EF (1986) The effects of a selective corallivore on growth rates and competition for space between two species of Hawaiian corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 101:161-174
- Crossman DJ, Choat JH, Clements KD (2005) Nutritional ecology of nominally herbivorous fishes on coral reefs. *Marine Ecology Progress Series* 296:129-142
- Crossman DJ, Choat JH, Clements KD, Hardy T, McConochie J (2001) Detritus as food for grazing fishes in coral reefs. *Limnology and Oceanography* 46:1596-1605
- de Ruyter van Steveninck EM, Bak RPM (1986) Changes in abundance of coral reefs bottom components related to mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum*. *Marine Ecology Progress Series* 34:87-94
- Diaz-Pullido G, McCook MJ, Dove S, Berkelmans R, Roff G, Kline DI, Weeks S, Evans RD, Williamson DH, Hoegh-Guldberg O (2009) Doom and boom on a resilient reef: climate change, algal overgrowth and coral recovery. *Plos ONE* 4:e5239

- Dollar SJ, Tribble GW (1993) Recurrent storm disturbance and recovery: a long-term study of coral communities in Hawaii. *Coral Reefs* 12:223-233
- Dulvy NK, Polunin NVC, Mill AC, Graham NAJ (2004) Size structural change in lightly exploited coral reef fish communities: evidence for weak indirect effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61:466-475
- Dumas P (2004) Caractérisation des milieux insulaires : approche géographique par télédétection et SIG pour une gestion intégrée, Application à la Nouvelle-Calédonie. Thèse de Doctorat -Géographie, Orléans.
- Elsner JB, Kossin JP, Jagger TH (2008) The increasing intensity of the strongest tropical cyclones. *Nature* 455:92-95
- Floeter SR, Halpern BS, Ferreira CEL (2006) Effects of fishing and protection on Brazilian reef fishes. *Biological Conservation* 128:391-402
- Floeter SR, Behrens MD, Ferreira CEL, Paddock MJ, Horn MH (2005) Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Marine Biology* 147:1435-1447
- Fricke R, Kulbicki M (2006) Checklist of the shore fishes of New Caledonia. pp 313-357. In: Payri C, Richer de Forges B (eds.), *Compendium of Marine Species from New Caledonia*. Documents Scientifiques et Techniques de l'IRD II 7, Nouméa
- Frydl P (1979) The effect of parrotfishes (Scaridae) on coral in Barbados. *W. I. International Review of Geoscience and Hydrobiology* 64:737-748
- Furman BT, Heck KL (2008) Effects of nutrient enrichment and grazers on coral reefs: an experimental assessment. *Marine Ecology Progress Series* 363:89-101
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR (2003) Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* 301:958-960
- David G, Léopold M, Fontenelle G, Dumas P, Ferraris J, Herrenschildt JB (sous presse). Integrated coastal zone management perspectives to ensure the sustainability of the coral reefs in New Caledonia. *Marine Pollution Bulletin*
- Glynn PW, Krupp DA (1986) Feeding biology of a Hawaiian sea star corallivore, *Culcita novaeguineae*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 96:75-96
- Glynn PW, Wellington GM, Birkeland C (1979) Coral reef growth in the Galapagos: limitation by sea urchins. *Science* 203:47-49
- Golbuu Y, Victor S, Penland L, Idip DJr, Emaurois C, Okaji K, Yukihiro H, Iwase A, van Woesik R (2007) Palau's coral reefs show differential habitat recovery following the 1998-bleaching event. *Coral Reefs* 26:319-332
- Graham NAJ, Dulvy NK, Jennings S et al (2005) Size-spectra as indicators of the effects of fishing on coral reef fish assemblages. *Coral Reefs* 24:118-124.
- Graham NAJ, McClanaban TR, MacNeil MA, Wilson SK, Polunin NVC, Jennings S, Chabanet P, Clark S, Spalding MD, Letourneur Y, Bigot L, Galzin R, Öhman MC, Garpe KC, Edwards AJ, Sheppard CRC (2008) Climate warming, Marine Protected Areas and the Ocean-Scale integrity of coral reef ecosystems. *Plos ONE* 3:e3039
- Granek E, Ruttenberg BI (2008) Changes in biotic and abiotic processes following mangrove clearing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80:555-562
- Guillemot N, Chabanet P, Le pape O, sous presse. Cyclone effects on coral reef habitats in New Caledonia (South Pacific). *Coral Reefs*

- Guillemot N, Léopold M, Chabanet P, Cuif M (2009). Characterization and Management of Informal Fisheries Confronted with Socio-Economic Changes in New Caledonia (South Pacific). *Fisheries research* 98:51-61
- Halford A, Cheal AJ, Ryan D, Williams DM (2004) Resilience to large-scale disturbance in coral and fish assemblages on the Great Barrier Reef. *Ecology* 85:1892-1905
- Hart AM, Russ GR (1996) Response of herbivorous fish to crown-of-thorns starfish outbreaks. III. Age, growth, mortality and maturity indices of *Acanthurus nigrofusus*. *Marine Ecology Progress Series* 136:25-35
- Hatcher BG (1981) The interaction between grazing organisms and the epilithic algal community of a coral reef: a quantitative assessment. *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium* 2:515-524
- Hawkins JP, Roberts CM (2003) Effects of fishing on sex-changing Caribbean parrotfishes. *Biological Conservation* 115:213-226
- Hawkins JP, Roberts CM, Dytham C, Schelten C (2006) Effects of habitat characteristics and sedimentation on performance of marine reserves in St. Lucia. *Biological Conservation* 127:487-499
- Hixon MA (1991) Predation as a process structuring coral reef communities. In: Sale PF (ed.) *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*, Academic Press, San Diego
- Hoegh-Guldberg O, Fine M, Skirving W, Johnstone R, Dove S, Strong A (2005) Coral bleaching following wintry weather. *Limnology and Oceanography* 50:265-271
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell CD, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A, Hatzioelos ME (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318:1737-1742
- Hoey AS, Bellwood DR (2008) Cross-shelf variation in the role of parrotfishes on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 27:37-47
- Holling CS (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:1-23
- Hughes TP (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265:1547-1551
- Hughes TP, Reed DC, Boyle MJ (1987) Herbivory on coral reefs: community structure following mass mortalities of sea urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 113:39-59
- Hughes TP, Bellwood DR, Folke C, Steneck RS, Wilson J (2005) New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 20:380-386
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O, Jackson JBC, Kleypas J, Lough JM, Marshall P, Nyström M, Palumbi SR, Pandolfi JM, Rosen B, Roughgarden J (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301:929-933
- Idjadi JA, Lee SC, Bruno JF, Precht WF, Allen-Requa L, Edmunds PJ (2006) Rapid phase shift reversal on a Jamaican coral reef. *Coral Reefs* 25:209-211
- ITSEE (2001) Bilan démographique au seuil des années 2000. Notes et Documents n°82, Nouméa, 124 pp.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629-638
- Jayewardene D (2009) A factorial experiment quantifying the influence of parrotfish density and size on algal reduction on Hawaiian coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 375:64-69

- Jennings S, Lock JM (1996) Population and ecosystem effects of reef fishing. In: Polunin NVC, Roberts CM (eds.) Reef fisheries, London, Chapman and Hall, pp 193-218
- Jennings S, Polunin NVC (1996) Fishing strategies, fishery development and socioeconomics in traditionally Fijian fishing grounds. *Fish Manag Ecol* 3:335–347.
- Jollit I, Léopold M, Guillemot N, David G, Chabanet P, Lebigre JM, Ferraris J (sous presse). Geographical aspects of informal reef fishery systems in New Caledonia. *Marine Pollution Bulletin*
- Jones GP, Santana L, McCook LJ, McCormick MI (2006) Resource use and impact of three herbivorous damselfishes on coral reef communities. *Marine Ecology-Progress Series* 328:215-224
- Jones RS (2008) Coral bleaching, bleaching-induced mortality and the adaptive significance of bleaching response. *Marine Biology* 154:65-80
- Knowlton L (2001) The future of coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98:5419-5425
- Knowlton N, Lang JC, Keller BD (1990) Case study of a natural population collapse: post-hurricane predation on Jamaican staghorn corals. *Smithsonian Contribution in Marine Science* 31:1-25
- Kuntz NM, Kline DI, Sandin SA, Rohwer F (2005) Pathologies and mortality rates caused by organic carbon and nutrients stressors in three Caribbean coral species. *Marine Ecology Progress Series* 294:173-180
- Labrosse P., Letourneur Y., Kulbicki M., Paddon J.R. (2000) Fish stock assessment of the northern NewCaledonian lagoons: 3- fishing pressure, potential yields, and impact on management options. *Aquat. Liv. Resour.* 13 (2): 91–98
- Lasagna R, Albertelli G, Giovannetti E, Grondona M, Milani A, Morri C, Bianchi CN (2008) Status of Maldivian reefs eight years after the 1998 coral mass mortality. *Chemistry and Ecology* 24:67-72
- Ledlie MH, Graham NAJ, Bythell JC, Wilson SK, Jennings S, Polunin NVC, Hardcastle J (2007) Phase shifts and the role of herbivory in the resilience of coral reefs. *Coral Reefs* 26:641-653
- Léopold M (2004) Assessment of the reliability of fish consumption as an indicator of reef fish catches in small Pacific islands: The example of Ouvéa Island in New Caledonia. *Aquat Living Res* 17:119-127
- Lessios H (1988) Mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean: what have we learned? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:371-393
- Letourneur Y, Galzin R, Harmelin-Vivien M (1997) Temporal variations in the diet of the damselfish *Stegastes nigricans* (Lacepède) on a Réunion fringing reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 217:1-18
- Lewis SM (1986) The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs* 56:183-200
- Littler MM, Taylor PR, Littler DS (1989) Complex interactions in the control of coral zonation on a Caribbean reef flat. *Oecologia* 80:331-340
- Lokrantz J, Nyström M, Thyresson M, Johansson C (2008) The non-linear relationship between body size and function in parrotfishes. *Coral Reefs* 27:967-974
- Mantyka CS, Bellwood DR (2007) Direct evaluation of macroalgal removal by herbivorous coral reef fishes. *Coral Reefs* 26:435-442
- Manzello DP, Brandt M, Smith TB, Lirman D, Hendee JC, Nemeth RS (2007) Hurricanes benefit bleached corals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:12035-12039
- McClanahan TR (1992) Resource utilization, competition, and predation: a model and example from coral reef grazers. *Ecological Modelling* 61:195-215

- McClanahan TR (1997) Primary succession of coral-reef algae: differing patterns in fished versus unfished reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 218:77-102
- McClanahan TR (2000) Bleaching damage and recovery potential of Maldivian coral reefs. *Marine Pollution Bulletin* 40:587-597
- McClanahan TR, Mangi S (2001) The effect of closed area and beach seine exclusion on coral reef fish catches. *Fisheries Management and Ecology* 8:107-121
- McClanahan TR, Muthiga NA (1989) Patterns of predation on a sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville), on Kenyan coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 126:77-94
- McClanahan TR, Obura D (1997) Sedimentation effects on shallow coral communities in Kenya. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 209:103-122
- McClanahan TR, Shafir SH (1990) Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. *Oecologia* 83:362-370
- McClanahan TR, Maina J, Pet-Soede L (2002) Effects of the 1998 coral mortality event on Kenyan coral reefs and fisheries. *Ambio* 31:543-550
- McClanahan TR, Muthiga NA, Mangi S (2001) Coral and algal changes after the 1998 coral bleaching: interaction with reef management and herbivores on Kenyan reefs. *Coral Reefs* 19:380-391
- McClanahan TR, Nugues M, Mwachireya S (1994) Fish and Sea-Urchin Herbivory and Competition in Kenyan Coral-Reef Lagoons - the Role of Reef Management. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 184:237-254
- McClanahan TR, Muthiga NA, Kamukuru AT, Machano H, Kiambo RW (1999) The effects of marine parks and fishing on coral reefs of Northern Tanzania. *Biological Conservation* 89:161-182
- McClanahan TR, Sala E, Stickels PA, Cokos BA, Baker AC, Starger CJ, Jones IV SH (2003) Interaction between nutrients and herbivory in controlling algal communities and coral condition on Glover's Reef, Belize. *Marine Ecology-Progress Series* 261:135-147
- McCook LJ (1996) Effects of herbivores and water quality on *Sargassum* distribution on the central great barrier reef: Cross-shelf transplants. *Marine Ecology-Progress Series* 139:179-192
- McCook LJ (1999) Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 18:357-367
- McCook LJ, Jompa J, Diaz-Pullido G (2001) Competition between corals and algae on coral reefs. A review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19:419-425
- McManus JW, Polsenberg JF (2004) Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography* 60:263-279
- McManus JW, Menez LAB, Kesner-Reyes KN, Vergara SG, Ablan MC (2000) Coral-reef fishing and coral-algal phase shifts: implications for global reef status. *ICES Journal of Marine Science* 57:572-578
- Meekan MG, Choat JH (1997) Latitudinal variation in abundance of herbivorous fishes: A comparison of temperate and tropical reefs. *Marine Biology* 128:373-383
- Menu S (2006) Les lagons de Nouvelle-Calédonie: diversité récifale et écosystèmes associés. Dossier d'inscription au Patrimoine Mondial de l'Humanité, Sven Menu, Consultant, Nouméa
- Miller MW, Hay ME (1996) Coral/seaweed/grazer/nutrient interactions on temperate reefs. *Ecological Monographs* 66:323-344

- Miller MW, Hay ME (1998) Effects of fish predation and seaweed competition on the survival and growth of corals. *Oecologia* 113:231-238
- Mumby PJ (2006) The impact of exploiting grazers (scaridae) on the dynamics of Caribbean coral reefs. *Ecological Applications* 16:747-769
- Mumby PJ (2009) Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs? *Coral Reefs* 28:683-690
- Nelson JS (2006) *Fishes of the world*, 4th edition, Wiley and Sons, Hoboken
- Newton K., Cote I.M., Pilling G.M., Jennings S., Dulvy N.K. (2007) Current and future sustainability of island coral reef fisheries. *Current Biology* 17:655–658
- Norström AV, Nystrom M, Lokrantz J, Folke C (2009) Alternative states on coral reefs: beyond coral-macroalgal phase shifts. *Marine Ecology-Progress Series* 376:295-306
- Nughes MM, Smith GW, van Hooidonk RJ, Seabra MI, Bak RPM (2004) Algal contact as a trigger for coral disease. *Ecological Letters* 7:919-923
- Nyström M (2006) Redundancy and response diversity of functional groups: implications for the resilience of coral reefs. *Ambio* 35:30-35
- Paddack MJ, Cowen RK, Sponaugle S (2006) Grazing pressure of herbivorous coral reef fishes on low coral-cover reefs. *Coral Reefs* 25:461-472
- Pandolfi JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TH, Bjorndal KA, Cooke RG, McArdle D, McClenachan L, Newman MJH, Paredes G, Warner RR, Jackson JBC (2003) Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301:955-958
- Payri C, Richer de Forges B (eds.) (2006) *Compendium of Marine Species from New Caledonia*. Documents Scientifiques et Techniques de l'IRD II 7 - Nouméa
- Pinnegar JK, Polunin NVC, Francour P, Badalamenti F, Chemello R, Harmelin-Vivien ML, Hereu B, Milazzo M, Zabala M, d'Anna G, Pipitone C (2000) Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation* 27: 179–200
- Pratchett MS, Wilson SK, Berumen ML, McCormick MI (2004) Sublethal effects of coral bleaching on an obligate coral feeding butterflyfish. *Coral Reefs* 23:352-356
- Renken H, Mumby PJ (2009) Modelling the dynamics of coral reef macroalgae using a Bayesian belief network approach. *Ecological Modelling* 220:1305-1314
- Richer de Forges B (1998) *La diversité du benthos de Nouvelle-Calédonie : de l'espèce à la notion de patrimoine*. Thèse de Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
- Richer de Forges B, Garrigues C (1997) First observation of a major coral bleaching in New Caledonia – Poster marine Benthic habitats and their Living Resources : Monitoring, management and Applicatio to Pacific Islands Countries. Nouméa, 10-16 novembre 1997
- Richer de Forges B, Pascal M (2008) La Nouvelle-Calédonie : un « point chaud » de la biodiversité mondiale gravement menacé par l'exploitation minière. *Journal de la Société des Océanistes* 2008 :126-127
- Richer de Forges B, Bargibant G, Menou JL, Garrigue C (1987) Le lagon Sud-Ouest de la Nouvelle-Calédonie. Observations préalables à la cartographie bionomique des fonds meubles. *Rapp. Sci. Tech. Biol. Mar.* n°45 ORSTOM, Nouméa, 72 p.
- Riegl B (2002) Effects of the 1996 and 1998 positive sea-surface temperature anomalies on corals, coral diseases and fish in the Arabian Gulf (Dubai, UAE). *Marine Biology* 140:29-40

- Roberts CM (1995) Effects of fishing on the ecosystem structure of coral reefs. *Conservation Biology* 9:988-995
- Rogers CS, McLain LN, Tobias CR (1991) Effects of hurricane Hugo (1989) on a coral reef in St John, USVI. *Marine Ecology-Progress Series* 78:189-199
- Russ GR (1984a) The distribution and abundance of herbivorous grazing fishes in the central Great Barrier Reef. II. Levels of variability across the entire continental shelf. *Marine Ecology Progress Series* 20:23-34
- Russ GR (1984b) The distribution and abundance of herbivorous grazing fishes in the central Great Barrier Reef. I. Patterns of zonation of mid-shelf and outer-shelf reefs. *Marine Ecology Progress Series* 20:35-44
- Russ GR (1991) Coral reef fisheries: effects and yields. In: Sale PF (ed.) *The ecology of fishes on coral reefs*. San Diego, Academic Press, pp 601-635
- Russ GR (2003) Grazer biomass correlates more strongly with production than with biomass of algal turfs on a coral reef. *Coral Reefs* 22:63-67
- Russ GR, St John J (1988) Diets, growth rates, and secondary production of herbivorous coral-reef fishes. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* 2:37-43
- Russ GR, Alcala AC (1998) Effects of intense fishing pressure on an assemblage of coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* 56:13-27
- Russ GR, McCook LJ (1998) Potential effects of a cyclone on benthic algal production and yield to grazers on coral reefs across the central Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 235:237-254
- Sammarco PW (1980) *Diadema* and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition, and biological disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 45:245-272
- Sammarco PW, Levinton JS, Ogden JC (1984) Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea): a preliminary study. *Journal of Marine Research* 32:47-53
- Scherrer B (1984) *Biostatistique*. Gaëtan Morin Édition, Boucherville
- Schupp PJ, Paul VJ (1994) Calcium-carbonate and secondary metabolites in tropical seaweeds – Variable effects on herbivorous fishes. *Ecology* 75:1172-1185
- Shulman MJ, Robertson DR (1996) Changes in the coral reefs of San Blas, Caribbean Panama: 1983 to 1990. *Coral Reefs* 15:231-236
- Smith JE, Smith CM, Hunter CL (2001) An experimental analysis of the effects of herbivory and nutrient enrichment on benthic community dynamics on a Hawaiian reef. *Coral Reefs* 19:332-342
- Smith JE, Shaw M, Edwards RA, Obura D, Pantos O, Sala E, Sandin SA, Smriga S, Hatay M, Rohwer FL (2006) Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecology Letters* 9:835-845
- Smith LD, Gilmour JP, Heyward AJ (2008a) Resilience of coral communities on an isolated system of reefs following catastrophic mass-bleaching. *Coral Reefs* 27:197-205
- Smith TB, Nemeth RS, Blondeau J, Calnan JM, Kadison E, Herzlieb S (2008b) Assessing coral reef health across onshore to offshore stress gradients in the US Virgin Islands. *Marine Pollution Bulletin* 56:1983-1991
- Somerfield PJ, Jaap WC, Clarke KR, Callahan M, Hackett K, Porter J, Lybolt M, Tsokos C, Yanev G (2008) Changes in coral reef communities among the Florida Keys, 1996-2003. *Coral Reefs* 27:951-965
- Steneck RS (1988) Herbivory on coral reefs: a synthesis. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* 1:37-49

- Szmant AM (1997) Nutrient effects on coral reefs: a hypothesis on the importance of topographic and trophic complexity to reef nutrient dynamics. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* 2:1527-1532
- Testau JL, Conand F (1983) Estimation des surfaces des différentes zones des lagons de Nouvelle-Calédonie. ORSTOM Éditions, Nouméa, 5 p. + 4 planches.
- Tolentino-Pablico G, Bailly N, Froese R, Elloran C (2008) Seaweeds preferred by herbivorous fishes. *Journal of Applied Phycology* 20:933-938
- Varez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Cote IM, Watkinson AR (2009) Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276:3019-3025
- Wantiez L (2004) Long-term variations of coral reef fish communities and habitat in the South Lagoon Marine Park of New Caledonia. Poster 10th International Coral Reef Symposium, Okinawa, 28 juin-2 juillet 2004
- Wantiez L (2008) Les récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie en 2006: état des lieux et réseau de suivi. *Revue d'Ecologie Terre et Vie* 63 :117-132
- Wantiez L, Chateau O, Le Mouellic S (2006) Initial and mid-term impacts of cyclone Erica on coral reef fish communities and habitat in the South Lagoon Marine Park of New Caledonia. *Journal of Marine Biology of the Association of UK* 86:1229-1236
- Webster PJ, Holland GJ, Curry JA, Chang HR (2005) Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science* 309:1844-1846
- West JM, Salm RV (2003) Resistance and resilience to coral bleaching: implications for coral reef conservation and management. *Conservation Biology* 17:956-967
- Wielgus J, Glassom D, Fishelson L (2003) Long-term persistence of low coral cover and abundance on a disturbed coral reef flat in the northern Red Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 297:31-41
- Wilkinson CR (1998) Status of the Coral Reefs of the World. Australian Institute of Marine Science, Townsville
- Wilkinson C, Souter D (2008) Status of Caribbean coral Reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforest Research Center, Townsville
- Williams DMcB (1991) Patterns and processes in the distributions of coral reef fishes. In: Sale PF (ed.) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego, pp 437-474
- Wilson SK, Bellwood DR, Choat JH, Furnas MJ (2003) Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. Taylor & Francis Ltd, London
- Wismer S, Hoey AS, Bellwood DR (2009) Cross-shelf benthic community structure on the Great Barrier Reef: relationships between macroalgal cover and herbivore biomass. *Marine Ecology-Progress Series* 376:45-54
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314:787-790
- Wulff JL (1997) Parrotfish predation on cryptic sponges of Caribbean coral reefs. *Marine Biology* 129:41-52