

Les benitiers en Nouvelle-Caledonie :

Statut des populations, impacts de l'exploitation & connectivité



Rapport final d'opération Programme Zoneco Avril 2011

P. Dumas, C. Fauvelot, S. Andrefouët, A. Gilbert



ZoNéCo

PROGRAMME D'EVALUATION DES RESSOURCES MARINES DE LA ZONE ECONOMIQUE DE NOUVELLE-CALEDONIE

ORGANISATION DU DOCUMENT

Contexte du projet	4
Synthese bibliographique	6
VOLET 1 STATUT DES POPULATIONS & HABITAT	32
VOLET 2 CONNECTIVITE DES POPULATIONS DE BENITIERS	60
Conclusions & recommandations	84

RESUME

Six espèces de bénitiers sont présentes sur les récifs de Nouvelle-Calédonie, dont au moins deux sont activement recherchées à des fins commerciales ou vivrières. Ce projet fait suite aux préoccupations exprimées par la CITES et relayées sur le territoire quant à l'état de la ressource en bénitiers. Financé dans le cadre du programme ZONECO (2008), il aborde 3 volets complémentaires : 1) une évaluation de l'état des populations naturelles des différentes espèces de bénitiers présents en Nouvelle-Calédonie, en fonction du niveau d'exploitation et de l'habitat ; 2) une approche génétique de la connectivité des populations via le recrutement larvaire, et 3) une approche méthodologique de l'estimation des stocks par extrapolation à partir d'images satellites. Le présent rapport présente les résultats des volets 1 & 2.

CONTEXTE DU PROJET

Peu de données quantitatives précises existent à l'heure actuelle sur les populations naturelles de bénitiers rencontrées sur les récifs de Nouvelle Calédonie, qui font traditionnellement l'objet d'une exploitation par les populations locales. L'augmentation de la pression de pêche en lien avec le développement démographique du territoire soulève cependant de vives inquiétudes quant à l'état de la ressource, avec des populations de bénitiers présentant localement des signes évidents de surexploitation (densités réduites, faibles tailles des individus) notamment dans les zones du lagon les plus fréquentées (ex. lagon sud-ouest).

Si l'ensemble des six espèces de bénitiers recensées sur le territoire fait apparemment l'objet d'une pêche vivrière, au moins deux espèces (*Hippopus hippopus, Tridacna derasa*) seraient plus activement ciblées par les pêcheurs à des fins commerciales. Pour la période 2000-2006, les statistiques de pêche disponibles font ainsi état de volumes de captures annuels compris entre 1 et 6 tonnes de bénitiers, toutes espèces confondues. Dans le cas des captures commerciales, l'absence de données statistiques au niveau spécifique empêche à l'heure actuelle toute tentative d'évaluation précise des prélèvements par espèce. C'est encore plus vrai dans le cas de la pêche de subsistance, dont les impacts sur la ressource échappent à toute quantification.

De fait, un courrier du 18/12/06 émanant de la convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvage menacées d'extinction (CITES) et jugeant la question des prélèvements « préoccupante » a récemment été adressé au Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (MEDD). Relayé en 2007 par le Haut-commissariat de la République, il recommande la réalisation d'un état des lieux objectif sur la question des prélèvements de bénitiers, espèce par espèce, devant à terme déboucher sur la mise en place d'un plan de gestion adapté au contexte calédonien. Venant en appui à cette demande du ministère, ce projet se propose d'aborder 3 volets thématiques complémentaires sur les populations naturelles de bénitiers, afin de fournir les données scientifiques de base indispensables à la définition de futures mesures de gestion et de conservation de la ressource en Nouvelle Calédonie :

- A Statut des populations de bénitiers en lien avec le niveau d'exploitation et l'habitat ;
- B Connectivité des populations et origine du recrutement ;
- C Etat des stocks.

P. Dumas

Pascal Dumas, responsable du projet. IRD – UR 227 Contact : pascal-paul.dumas@ird.fr



Août 2009

Statut des populations des espèces de bénitiers de Nouvelle-Calédonie

à travers une méta-analyse des études réalisées depuis 2004.



A. Gilbert, P. Dumas, S. Andrefouët.





PROGRAMME D'EVALUATION DES RESSOURCES MARINES DE LA ZONE ECONOMIQUE DE NOUVELLE-CALEDONIE



Statut des populations des espèces de bénitiers (Tridacnidae) de Nouvelle Calédonie à travers une meta-analyse des études réalisées depuis 2004.

A. Gilbert ⁽¹⁾, P. Dumas ⁽²⁾, S. Andréfouët ⁽²⁾.

RESUME

Pour répondre à la demande de la CITES et des Provinces de Nouvelle Calédonie une synthèse bibliographique des données sur les Tridacnidae (T. maxima, T. crocea, T. squamosa, T. derasa et H. hippopus) a été réalisée. Elle reprend plus de 12 études menées entre 2004 et aujourd'hui. Après une synthèse comparée des études, le bilan de l'état des populations des 5 espèces de bénitiers de Nouvelle Calédonie est dressé. Ce bilan est mis au regard des données disponibles liées à leur exploitation. Face aux manques de connaissances sur la ressource et son exploitation, il semble urgent d'acquérir certaines données afin de pouvoir proposer à terme un schéma de gestion spécifique.

Introduction

Les bénitiers (Tridacnidae) revêtent une grande importance économique et vivrière pour de nombreux habitants de la zone Indopacifique. Ils sont pêchés tant pour le marché de l'aquariophilie que pour celui de la chair. La vulnérabilité du bivalve face à la pêche associée à une dynamique des populations peu favorables (croissance lente et recrutement souvent erratique) font que les bénitiers sont souvent surexploités et que les populations sont pour la plupart des espèces en déclin. Les bénitiers sont d'ailleurs aujourd'hui inscrits sur la liste rouge des espèces menacées de l'IUCN et sous la protection de l'Annexe II de la convention CITES (1983) qui régule le marché international.

En Nouvelle Calédonie cinq espèces de Tridacnidae sont présentes dans les systèmes récifo-lagonaires (*Tridacna maxima, Tridacna crocea, Tridacna squamosa, Tridacna derasa* et hippopus hippopus). Une sixième espèce (T. tevoroa) a été récemment signalée à Lifou. La dernière espèce (Tridacna gigas) est une espèce éteinte que l'on peut observer à l'état fossile. Toutefois, les données relatives au statut des populations des différentes espèces sont fragmentaires et limitées spatialement. L'augmentation de la pression de pêche en lien avec le développement démographique du territoire soulève de vives inquiétudes quant à l'état de la ressource, avec des populations présentant localement des signes de surexploitation (densités réduites, faibles tailles des individus) notamment dans les zones du lagon les plus fréquentées (ex. lagon sud-ouest) (Dumas com. Pers).

La situation est d'autant plus préoccupante que les données officielles relatives à la pêche (DDR province Sud, Service de l'environnement province Nord, 2007) pour alimenter le marché local et celles de la CITES (2007) montrent que l'exploitation est

⁽¹⁾ antoine.gilbert@gmail.com

⁽²⁾ IRD – UR 128 CoReUS, Centre de Noumea.

Contact responsable programme : pascal-paul.dumas@ird.fr

relativement soutenue. Pour la période 2000-2007, les statistiques de pêche disponibles font ainsi état de volumes de captures annuels compris entre 1 et 6 tonnes de bénitiers, toutes espèces confondues. Dans le cas des captures commerciales, l'absence de données statistiques au niveau spécifique empêche toute tentative d'évaluation précise des prélèvements par espèce. C'est encore plus vrai dans le cas de la pêche de subsistance, dont les impacts sur la ressource échappent à toute quantification.

De fait, un courrier du 18/12/06 émanant du CITES et jugeant la question des prélèvements « préoccupante » a récemment été adressé au Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement durable et de l'Aménagement du territoire. Relayé en 2007 par le Haut-commissariat de la République en Nouvelle-Calédonie. il recommande la réalisation d'un état des lieux objectif sur la question des prélèvements de bénitiers, espèce par espèce, devant à terme déboucher sur la mise en place d'un plan de gestion adapté au contexte calédonien.

En réponse à cette demande, un programme de recherche a été initié en 2008 par l'Institut de Recherche pour le Développement (resp. P. Dumas - IRD, UR 128) avec le soutien du programme ZONECO et de l'IFRECOR : « Les bénitiers en Nouvelle Calédonie : statut des populations, impacts de l'exploitation & connectivité ». Basé sur l'utilisation des données historiques disponibles et l'acquisition de données complémentaires, son objectif principal est de fournir les données scientifiques de base indispensables à la définition de futures mesures de gestion et de conservation de la ressource en bénitiers en Nouvelle Calédonie.

Le présent document correspond à la première étape de ce programme, à travers la réalisation d'une synthèse des données

historiques disponibles sur les bénitiers pour l'ensemble des récifs de Nouvelle Calédonie.

Matériel et méthodes

La présente synthèse est réalisée à l'échelle du territoire, à partir des études spécifiquement ou partiellement dédiés aux populations des 5 espèces de bénitiers couramment recensées en Nouvelle-Calédonie. Elle est issue des travaux de 8 auteurs à travers plus de 12 études conduites entre 2004 et 2008.

1. Constitution d'une base de données récapitulative

Une base de données numérique a été réalisée à partir des données brutes issues des différents travaux recensés. Elle compile dans un format homogène l'ensemble des données acquises sur les bénitiers en Nouvelle-Calédonie. Pour chaque étude, les descripteurs suivants (si disponibles) sont détaillés par unité d'échantillonnage :

- Année de prise de données ;
- Nom des Auteurs ;
- Origine propriété des données ;
- Commune concernée ;
- Nom des récifs ;
- Typologie du récif donné par les auteurs;
- Techniques d'échantillonnages et mesures effectuées ;
- Coordonnées géographiques ;
- Densité et taille moyenne par espèce.

Afin de faciliter la lecture, l'ensemble de ces critères est présenté dans un tableau global récapitulatif (Tab. 1).

2. Synthèse par étude

Pour chaque étude, un bilan synthétique détaillé (protocole + résultats) est fourni. Les résultats présentés (ex. métriques de densité) sont directement recalculés à partir des données brutes incorporées dans la base de données, et non directement des rapports originaux.

Une cartographie de l'effort d'échantillonnage a également été réalisée pour chaque étude, incorporant au final 2199 unités d'échantillonnage (cf. carte récapitulative, figure 1). Le détail des unités d'échantillonnage par étude est présenté en figure 2.

3. Données non incluses

Les données issues de Garrigue et Virly (2003, 2004, 2005 et 2006) du réseau d'observation des récifs coralliens (RORC) n'ont pas été incorporées à la base, car les informations ne sont pas détaillées par espèce. En l'absence des données brutes détaillées par unité d'échantillonnage, c'est également le cas pour les données issues de l'étude de Virly (2004), non intégrées dans la base mais dont les principaux résultats seront abordés dans le présent document. De même, les données du Secrétariat général de la Communauté du Pacifique (SPC) de Nouméa du projet ProcFish intégrées à la base se limitent à celles obtenues par les méthodes du belt transect et du manta tow board transect.

4. Conclusion - comparaison de méthodes

Compte des différences tenu méthodologiques, les comparaisons interétudes sont délicates : il est risqué de comparer les données issues de périodes et de zones géographiques différentes. En regroupant les données par méthode, on peut toutefois calculer par espèce des valeurs moyennes de densités ainsi que certaines valeurs liées à la fréquence d'observation des différentes espèces.

Ces données permettent d'approcher le statut des populations des bénitiers à l'échelle de la Nouvelle Calédonie.

Tableau 1. Récapitulatif des données historiques disponibles concernant les bénitiers en Nouvelle-Calédonie.

Auteurs	Etude	Année	Sites	Méthodes d'échantillonnage	Nbr unités d'échantillonnage	Dimensions (L*I)	Surface (m²)	Mesures de taille	Espèces ciblées
Virly	Etude préliminaire relative à la ressource en bénitiers en	2004	Koné, Touho,	Belt transects	216	40*1	8 640	intervalles de 5 cm	Toutes
,	Province Nord		Hienghène, Koumac	Manta tow-board transects	139	300*2	83 400	non	
McKenna et al.	Evaluation Rapide de la Biodiversité <i>volet invertébrés</i> d'intérêt halieutique	2004	Pouébo, Zone du Mont Panié, Hienghène	Timed-swim transects	42	variables	165 400	au demi-cm	Toutes
Vieux C.	Evaluation Rapide de la Biodiversité <i>volet invertebrés</i> d'interet halieutique	2007	Poum	Belt transects	105	25*5	13 125	au cm	Toutes
Wantiez et al.	Communautés biologiques et habitat coralliens de la Corne Sud. Etat initial.	2006	Corne Sud	Belt transects	15	50*10	7 500	au cm	Toutes
Wantiez et al.	Communautés biologiques et habitat coralliens de la réserve intégrale Merlet	2008	Merlet	Belt transects	21	50*5	5 250	au cm	Toutes
Wantiez et al.	Communautés biologiques et habitat coralliens de l'île des Pins	2006	lles des Pins	Belt transects	23	50*10	11 500	au cm	Toutes

Auteurs	Etude	Année	Sites	Méthodes d'échantillonnage	Nbr unités d'échantillonnage	Dimensions (L*I)	Surface (m²)	Structure en taille	Espèces ciblées
Wantiez et al.	Communautés biologiques et habitat coralliens de Bourail	2007	Bourail	Belt transects	15	50*10	3 750	au cm	Toutes
Wantiez et al.	Communautés biologiques et habitat coralliens du Grand Lagon Nord	2007	Grand Lagon Nord	Belt transects	29	50*5	7 250	au cm	Toutes
	Etat das nonvilations at			Belt transects	288	100*2	86 100		
Purcell et al.	gestion des pêcheries	2006, 2007,	96, 50 sites sur la 17, Nouvelle Calédonie 08		285	50*2		non	Toutes sauf T
	d'Holothuries de Nouvelle Calédonie	2008		Manta tow-board	665	100*2	227 800	C	crocea
			transects		237	200*2			
Friedman et al.	Projet ProcFish	2004, 2006,	Lifou, Moindou,	Manta tow-board transects	349	300*2	209 400	au demi-	Toutes
		2007	Guasse, Gunajo, Thio	Belt transects	402	40*1	16 080	Cm	
Virly et Garrigue	Réseau d'observation des récifs coralliens (Rorc)	2003, 2004, 2005, 2006	Lifou, Népoui, Pouembout, Hienghène, Bourail,Thio, Prony	Belt transects	184	20*5	24 800	non	Toutes
Dumas et al.	Etude des populations de trocas	2007	Zone des récifs de Nouméa	Belt transects	129	20*1	2 580	au demi- cm	Toutes



Figure 1. Localisation des unités d'échantillonnage des études utilisées dans ce document.



Figure 2. Détail par auteur des unités d'échantillonnage.

		Tridacna	Tridacna	Tridacna	Tridacna	Hippopus
		maxima	crocea	squamosa	derasa	hippopus
Belt transects						
	Barrière	343,8		0	0	10,42
Hienghène	Intermédiaire	208,3		0	0	33,33
	Total	268,5		0	0	23,15
	Barrière	302,1		0	0	0
Touho	Intermédiaire	218,8		20,83	0	31,25
	Total	260,4		10,42	0	15,63
	Barrière	780,3		7,58	15,15	7,58
Koné	Intermediaire	356,1		15,15	7,58	7,58
	Total	568,2		11,36	11,36	7,58
	Barrière	802,1		10,42	0	31,25
Koumac	Intermédiaire	93,8		10,42	0	0
	Total	447,9		10,42	0	15,63
Total		398,1		8,10	3,47	15,05
Manta tow-boar	d transects					
	Barrière	103,9		6,61	2,83	0,94
Hienghène	Intermédiaire					
	Total	103,9		6,61	2,83	0,94
	Barrière	58		1	0	0
Touho	Intermédiaire					
	Total	58		1	0	0
	Barrière	75,3		0	4,86	0,81
Koné	Intermédiaire	44,4		0,94	2,83	0,94
	Total	55,8		0,60	3,58	0,89
	Barrière	94,2		1,42	2,13	1,42
Koumac	Intermédiaire	93,9		2,22	0	0
	Total	94		1,81	1,09	0,72
Total		75,2		1,83	2,20	0,73

Tableau 2. Densités moyennes (nombre par hectare) des cinq espèces de bénitiers de Nouvelle Calédonie à Hienghène, Touho, Koné et Koumac obtenues par Virly (2004). Les densités moyennes sont stratifiées selon deux classes géomorphologiques et déclinées suivant les deux méthodes utilisées par l'auteur (*belt transects et manta tow- board transects*).

		Tridacna	Tridacna	Tridacna	Tridacna	Hippopus
		maxima	crocea	squamosa	derasa	hippopus
	Barrière	158,4	6,7	10,1	0,0	0,0
Hionghàng	Intermédiaire	113,7	5,8	5,0	0,0	0,0
liengnene	Frangeant	14,3	21,5	0,7	0,0	0,0
	Total	108,7	9,2	5,8	0,0	0,0
	Barrière	23,0	5,6	0,0	0,0	0,7
Mont Paniar	Intermédiaire	43,2	9,5	2,9	0,0	0,3
MONT-Famer	Frangeant	128,9	88,9	12,2	0,0	0,0
	Total	62,8	32,1	4,8	0,0	0,3
	Barrière	71,5	5,1	4,0	0,8	0,9
Ρομόρο	Intermédiaire	56,9	46,6	12,3	0,9	0,4
Fouebo	Frangeant	39,7	137,8	30,3	0,0	0,0
	Total	61,6	40,7	11,1	0,7	0,6
Total		78,7	27,4	7,7	0,3	0,3

Tableau 3. Densités moyennes (nombre par hectare) des cinq espèces de bénitiers de Nouvelle Calédonie à Hienghène, Mont-Panier et Pouébo obtenues par Mckenna et al. (2006). Les densités moyennes sont stratifiées selon trois classes géomorphologiques. Elles sont issues de la méthode du *timed swim transect*.

Tableau 4. Densités moyennes (nombre par hectare) des cinq espèces de bénitiers de Nouvelle Calédonie à Poum obtenues par Vieux (2009). Les densités moyennes sont stratifiées selon trois classes géomorphologiques. Elles sont issues de la méthode du *belt transect*.

		Tridacna maxima	Tridacna crocea	Tridacna squamosa	Tridacna derasa	Hippopus hippopus
	Barrière	173,3	3,3	20,0	0,0	0,0
Poum	Intermédiaire	247,3	41,2	48,5	0,0	0,0
	Frangeant	171,4	855,2	24,8	0,0	0,0
Total		208,0	373,3	30,5	0,0	0,0

Tableau 5. Densités moyennes (nombre par hectare) des cinq espèces de bénitiers de Nouvelle Calédonie sur les 50 sites échantillonnés par Purcell et al. (2009). Les densités moyennes sont stratifiées selon cinq classes géomorphologiques Suivant la classe géomorphologique, les densités moyennes sont issues de la méthode du *belt transect* ou de la méthode du *manta tow-board transect*.

		Tridacna	Tridacna	Tridacna	Tridacna	Hippopus
		maxima	crocea	squamosa	derasa	hippopus
	Pente récifale	10,8	nc	1,8	0,9	0,1
50 sitos sur la	Crête récifale	48,4	nc	10,6	1,7	0,3
Crondo Torro	Platier	16,3	nc	3,5	1,9	0,8
Gialide Telle	Lagon	7,3	nc	0,2	1,4	0,2
	Passe	1,4	nc	2,5	0,4	0,0
Total		17,1	nc	3,8	1,3	0,3

Tableau 6. Densités moyennes (nombre par hectare) des cinq espèces de bénitiers de Nouvelle Calédonie à Bourail, dans la Corne Sud, dans le
Grand Lagon Nord (Corne nord, Récif des Français, récif Cook et Belep), à l'îles des Pins et à Merlet obtenues par Wantiez et al., (2006, 2007, 2007b,
2007c, 2008, 2008b). Les densités moyennes sont stratifiées en trois à cinq classes géomorphologiques suivant les sites étudiés. Elles sont issues de
la méthode du <i>belt transect</i> .

		Tridacna	Tridacna	Tridacna	Tridacna	Hippopus
		maxima	crocea	squamosa	derasa	hippopus
	Barrière interne	470,0	60,0	20,0	10,0	10,0
	Pente océanique	233,3	13,3	0,0	0,0	0,0
Bourail	Platier	200,0	0,0	0,0	0,0	20,0
	Récifs lagonaires	240,0	53,3	13,3	0,0	0,0
	Total	293,3	32,0	8,0	2,7	5,3
	Passe	360,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Pente exposée lagonaire	76,0	0,0	16,0	4,0	0,0
Corpo Sud	Pente océanique	60,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Come Suu	Platier récifal lagonaire	410,0	0,0	6,7	6,7	0,0
	Récif ennoyé lagonaire	110,0	0,0	0,0	20,0	0,0
	Total	232,0	0,0	8,0	6,7	0,0
	Barrière interne	140,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Pente externe	34,3	0,0	11,4	11,4	0,0
Grand Lagon Nord	Récif ennoyé	50,0	20,0	0,0	0,0	0,0
Granu Layon Noru	Récifs frangeant	520,0	40,0	10,0	0,0	40,0
	Tombant lagonaire	225,0	0,0	10,0	0,0	0,0
	Total	177,9	8,3	6,9	2,8	5,5
	Barrière interne	177,1	0,0	0,0	8,6	0,0
llos dos Pins	Pente océanique	52,0	0,0	0,0	6,0	0,0
	Récifs frangeants et lagonaires	83,3	0,0	3,3	6,7	0,0
	Total	98,3	0,0	0,9	7,0	0,0
	Pente externe	51,4	0,0	5,7	5,7	0,0
Marlat	Platier	93,3	6,7	0,0	13,3	0,0
	Tombant interne	155,0	35,0	10,0	5,0	0,0
	Total	102,9	15,2	5,7	7,6	0,0
Total		169,5	10,1	5,6	5,2	2,3

	Tridacna	Tridacna	Tridacna	Tridacna	Hippopus
	maxima	crocea	squamosa	derasa	hippopus
Belt transects					
Lifou (Luengoni)	134,8	0,0	7,4	0,0	0,0
Moindou	1 663,5	0,0	3,2	3,2	6,4
Canala (Ouasse)	41,7	6 496,8	0,0	0,0	3,2
Koné (Oundjo)	711,8	0,0	0,0	0,0	13,9
Thio	97,2	3 072,9	10,4	0,0	0,0
Total	510,0	1 810,9	4,4	0,6	4,4
Manta tow-board transects					
Lifou (Luengoni)	10,6	0,0	0,0	0,0	0,3
Moindou	211,1	0,0	1,4	1,8	2,3
Canala (Ouasse)	15,5	2 570,1	2,3	0,0	2,0
Koné (Oundjo)	93,8	0,2	1,1	1,8	1,3
Thio	29,8	1 388,6	1,7	1,5	0,4
Total	78.3	827.2	1.4	1.2	1.3

Tableau 7. Densités moyenne (nombre par hectare) des cinq espèces de bénitiers de Nouvelle Calédonie à Lifou, Moindou, Canala, Koné et Thio obtenues par Friedman et al (données non publiées). Les densités moyennes sont déclinées suivant les deux méthodes utilisées (*belt transects et manta tow- board transects*).

Tableau 8. Densités moyenne (nombre par hectare) des cinq espèces de bénitiers de Nouvelle Calédonie sur les sites du lagon Sud Ouest échantillonnés par Dumas et al., (données non publiées). Les densités moyennes sont issues de la méthode du *belt transect*.

	Tridacna	Tridacna	Tridacna	Tridacna	Hippopus
	maxima	crocea	squamosa	derasa	hippopus
Lagon Sud Ouest	472,9	0,0	0,0	0,0	0,0

Résultats et discussion

1. Récapitulatif par étude

- Réseau d'Observation des Récifs Coralliens (RORC). Garrigue et Virly (2003 à 2006)

Un suivi annuel de 23 stations autour de la Grande Terre et à Lifou est effectué depuis 2003. Au départ, 3 sites par provinces avaient été choisis avec pour chaque site 3 stations disposées sur un axe côte/large : une station sur un récif frangeant, une station sur un récif intermédiaire et une station sur un récif barrière. La méthode utilisée est celle du *belt transect* (20m*5m). Les données récoltées pour les bénitiers se limitent au niveau de la Famille (Tridacnidae). Aucune mesure de taille n'est réalisée. Cela limite l'intérêt de l'étude. Elle n'est donc pas considérée pour la synthèse et n'est pas intégrée à la base de données finale.

Etude préliminaire relative à la ressource en bénitiers en province Nord. S. Virly S. (2004)

Commandée par le service de l'environnement de la province Nord en 2004, cette étude est la seule qui est dédiée à la ressource bénitiers. Des données sur le statut écologique et halieutique des bénitiers en province Nord y sont présentées. Les données sont stratifiées par côte (Est/Ouest) et par type de récif (barrières/intermédiaires) sur 4 communes (Koné-Voh, Koumac, Touho, et Hienghène) (Fig. 1 et Fig. 2a). Deux méthodes d'échantillonnage sont utilisées, le belt transect (40m*1 m) et le manta tow board transect (300m*2 m). Jusqu'à 30 cm les bénitiers présents sur les transects sont classés par tranche de 5 cm puis regroupés audelà dans une classe commune. Tridacna maxima et Tridacna crocea sont regroupés sous le label Tridacna maxima. Virly réalise l'analyse des densités de bénitiers par espèce en fonction de critères géographiques et/ou de paramètres environnementaux. En l'absence du fichier numérique d'un niveau de détail suffisant par unité d'échantillonnage, seuls les descripteurs non biologiques de Virly (2004) ont été intégrés à la base. Un tableau de synthèse des densités obtenues suivant les deux méthodes utilisées est présenté au tableau 2.

Les densités globales obtenues par la méthode du *belt transect* au cours de ces échantillonnages sont de :

- 15 ind/ha pour H. hippopus
- 3.5 ind/ha pour T. derasa
- 8.1 ind/ha pour T. squamosa
- 398 ind/ha pour T. maxima

- Programme d'Evaluation Rapide Evaluation d'espèces marines macro invertébrées exploitées. McKenna et al.. (2006) - Vieux C. (2009)

Deux campagnes ont été réalisées en province Nord, en 2004 à Hienghène et en 2007 à Poum (Fig. 1, Fig. 2b et Fig. 2c). L'effort d'échantillonnage est stratifié suivant trois classes géomorphologiques (Récif frangeant, intermédiaire et barrière). Les comptages de bénitiers ont été effectués de facon concomitante avec les trocas et les holothuries. Les méthodes utilisées diffèrent entre les deux études. A Poum la méthode du belt transect (25m*5 m) a été utilisée alors qu'à Hienghène celle du timed swim transect a été préférée. Les bénitiers sont mesurées au cm près (Vieux, 2009) ou au demi-centimètre (McKenna et al., 2006). Une synthèse des densités par espèce suivant les classes géomorphologiques y est réalisée. Les tableaux 3 et 4 reprennent par site les densités obtenues respectivement par McKenna et al. (2006) et Vieux C. (2009).

Les densités globales obtenues par Vieux (2007) au cours de ces échantillonnages sont de :

- 0 ind/ha pour *H. hippopus*
- 0 ind/ha pour T. derasa
- 30.5 ind/ha pour T. squamosa
- 373 ind/ha pour T. crocea
- 208 ind/ha pour T. maxima

Les densités globales obtenues par MCkenna et al. (2006) au cours de ces échantillonnages sont de :

- 0.3 ind/ha pour *H. hippopus*
- 0.3 ind/ha pour T. derasa
- 7.7 ind/ha pour *T. squamosa*
- 27.4 ind/ha pour T. crocea
- 78.7 ind/ha pour *T. maxima*

- Etude sur l'état des populations et gestion des pêcheries d'Holothuries de Nouvelle Calédonie. *Purcell et al., (2009)*

Cette étude réalisée par le Worldfish Center cible les populations de bêche de mer. Les données sur les bénitiers ont néanmoins été parallèlement relevées. Au total, 50 sites en provinces Sud et Nord ont été échantillonnés (Fig. 1 et Fig. 2d). L'effort d'échantillonnage est stratifié selon cinq classes géomorphologiques (crête récifale, front de pente récifale externe, platier, lagon et passe ou zone profonde). Un rapport en version provisoire nous a été transmis ainsi que la base de données. *Tridacna crocea* est exclu des comptages. Les méthodes du *manta tow board transect* (200m*2m et 100m*2m) et du *belt transect* (100m*2m et 50m*2m) sont combinées suivant les habitats échantillonnés. Aucune mesure de taille de bénitiers n'a été réalisée. Un tableau de synthèse des densités par classe géomorphologique pour l'ensemble des 50 sites est présenté au tableau 5.

Les densités globales obtenues par Purcell et al. au cours de ces échantillonnages sont de :

- 0.3 ind/ha pour *H. hippopus*
- 1.3 ind/ha pour T. derasa
- 3.8 ind/ha pour T. squamosa
- *T. crocea* n'a pas été compté
- 78.7 ind/ha pour T. maxima

- Communautés biologiques et habitat coralliens. *Wantiez et al., (2006 à 2008)*

Les services de l'environnement de la province Sud et de la province Nord ont financé ces études, h qui visent à mettre en place un suivi biologique des réserves marines et des zones inscrites au patrimoine mondiale de l'UNESCO. Entre 2006 à 2008 cing zones ont été échantillonnées par Wantiez et al. (Grand Lagon Nord, Bourail, Merlet, Corne Sud et L'île des Pins) (Fig. 1 et Fig. 2e). L'effort d'échantillonnage est stratifié en fonction des caractéristiques géomorphologique de l'habitat corallien identifiées par analyse d'images satellites (le nombre de classes est variable suivant les zones considérées). La méthode des belt transects est utilisée avec des transects de 50 mètres de long et d'une largeur de 5 ou 10 mètres. Les bénitiers sont mesurés au cm près. Une synthèse des densités obtenues par site et suivant la stratification utilisée est présentée au tableau 6.

Les densités globales obtenues par Wantiez et al. au cours de ces échantillonnages sont de :

- 2.3 ind/ha pour *H. hippopus*
- 5.2 ind/ha pour T. derasa
- 5.6 ind/ha pour T. squamosa
- 10.1 ind/ha pour T. crocea
- 169.5 ind/ha pour T. maxima

- Volet « invertébrés » du programme PROCFISCH de la Communauté du Pacifique Sud. Friedman et al., (données non publiées)

Ce programme couvre plus de 17 pays du Pacifique et porte sur l'état des ressources halieutiques (poissons et invertébrés) dans une perspective d'aide à la gestion. En Nouvelle Calédonie 6 sites ont été étudiés (2 en province Sud, 2 en province Nord, 2 en province des lles Loyauté) (Fig. 1 et Fig. 2f). Aucune stratification préalable n'est réalisée pour le volet invertébré. Suivant la ressource étudiée les méthodes diffèrent et se complètent (Friedman, 2008). Compte tenu de la ressource étudiée seule les données issues des méthodes du manta tow board transect (300m*2m) et du belt transect (40*1m) sont utilisées et intégrées à la base. Le tableau 7 présente par méthode les densités moyennes obtenues pour les différentes espèces de bénitiers.

Les densités globales obtenues par Friedman et al. au cours de ces échantillonnages par *belt transects* sont de :

- 4.4 ind/ha pour *H. hippopus*
- 0.6 ind/ha pour *T. derasa*
- 4.4 ind/ha pour *T. squamosa*
- 1811 ind/ha pour T. crocea

• 510 ind/ha pour *T. maxima*

- Etude des populations de *Trochus niloticus* dans le lagon Sud Ouest de Nouvelle-Calédonie. Dumas et al. (données non publiées).

L'unité de recherche Coreus (UR 128) de l'Institut de Recherche pour le Développement travaille sur la ressource en trocas dans les zones récifales proches de Nouméa (Fig. 1 et Fig. 2g). Parallèlement aux données acquises sur les trocas, les bénitiers présents sur les belts transects (20m*1m) sont dénombrés par espèce. Tous les individus sont mesurés au demi-centimètre. Pour l'année 2007, un total de 129 transects répartis sur les habitats récifaux favorables aux trocas est intégré à la base. correspondant essentiellement aux habitats de type platier récifal fortement exposé aux vents dominants. Le tableau 8 synthétise l'ensemble des données acquises par le projet.

Les densités globales obtenues par Dumas et al. au cours de ces échantillonnages sont de :

- 0 ind/ha pour *H. hippopus*
- 0 ind/ha pour T. derasa
- 0 ind/ha pour T. squamosa
- 0 ind/ha pour T. crocea
- 473 ind/ha pour *T. maxima*

2.1 Bilan comparatif

Les études s'échelonnent de 2004 à 2008 avec une majorité des études conduites en 2007 (Tab. 1).

Au niveau spatial (Fig. 1), les études couvrent relativement bien la Grande Terre avec une différence Est/Ouest marquée. Sur les 33 communes qui composent le territoire de Nouvelle Calédonie, 8 sont exemptes de données sur les bénitiers et 6 en possèdent mais n'offrent pas une couverture spatiale représentative de la diversité des habitats (Tab. 9). Si l'on adjoint à cela les récifs des Îles Surprises et des Chesterfield qui représentent plus du tiers des récifs de la Grande Terre, la couverture spatiale des études reste encore faible à l'échelle du territoire.

Tableau9.Communesou îlesdeNouvelleCalédonie où les données sur le bénitier sont
inexistantes où pour lesquelles la couverture
spatiale ne représente pas la diversité des
habitats.

	Côte Est	Côte Ouest		
Province Sud	Yate	Paita*		
		Boulouparis*		
Province Nord	Kouaoua	Poya*		
	Houailou	Pouembout		
	Ponerihouen	Kaala-gomen*		
	Poindimie	Poum*		
	Ouegoa*			
Province des îles	Ν	Mare		
	0	uvea		
Sous Tutelle de				
la Nouvelle				
Calédonie	Sui	rprises		
	Ches	sterfield		

* couverture géomorphologique non représentative

Seule une étude est réellement dédiée aux bénitiers en Nouvelle Calédonie (Virly, 2004). Pour les autres, les bénitiers sont intégrés et différenciés soit dans une catégorie « macro-invertébrés exploités » avec les trocas et les holothuries (McKenna et al., 2006; Dumas et al., données non publiées ; Vieux., 2009 ; Purcell et al., 2009) soit considérés comme une composante du macrobenthos epibenthique (Wantiez et al., 2007a, 2007b, 2007c, 2008a, 2008b,). Aucune étude de stock à proprement parler n'a été conduite à ce jour.

Suivant l'étude considérée le nombre d'espèces recensées varie. La difficulté de distinction entre *Tridacna maxima* et *Tridacna crocea* fait que ces deux espèces peuvent être confondues ; elles sont parfois regroupées sous une même appellation (Virly, 2004 ; Wantiez et al., 2007b, 2007c). Purcell et al. (2009) n'ont pas comptabilisés *Tridacna crocea* bien que celle-ci présente parfois localement des densités élevées (Tab. 7 issu de Friedman et al., données non publiées).

Les méthodes utilisées sont des méthodes d'estimation classiquement utilisées en milieu récifal et peuvent être regroupées en trois catégories de transects (English et al., 1997) :

- les belt transects;
- les timed swim transects ;
- les manta tow-board transects.

Une grande variabilité existe cependant au sein de ces catégories entre les différentes études recensées. Les dimensions des belt transects varient par exemple d'un facteur 25, avec des surfaces unitaires comprises entre 20 et 500 m² (Tab. 1). Il est notamment probable que la largueur du transect influe sur la qualité de détection des bénitiers, les risques de sousestimer les densités augmentant avec la largueur du couloir prospectée. Cela est particulièrement le cas dans le petits fonds où les bénitiers abondent et où le champ de vision est réduit. De même, les caractéristiques intrinsèques des manta-tow board transects (observateurs tractés à une vitesse constante) rendent la détection des petits individus particulièrement difficile, de même que la distinction des espèces dans certains cas.

L'effort d'échantillonnage est lui aussi très variable suivant les études. Ce critère est ici présenté à travers les surfaces échantillonnées (Tab. 1). La plupart des études menées stratifient leurs échantillonnages selon des critères géomorphologiques. Toutefois en fonction des ressources étudiées, l'allocation de l'effort d'échantillonnage ne suit pas la même typologie. les données issues du *manta tow* ont tendance à nettement sous estimer les densités et cela quelle que soit l'espèce (Tab 2. et Tab.7).

Les données issues de la méthode du *timed swim transect* peu utilisée à l'échelle de la Nouvelle Calédonie sont également écartées.

Tableau 10. Densités (en nombre par hectares) maximales, moyennes, minimales et écarttype pour les 404 transects par espèce.. Les données de Virly (2004) et de Purcell et al. (2009) ne sont pas intégrées.

Densité/ha (404 Transects)	Tridacna	Tridacna	Tridacna	Tridacna	Hippopus
	шаліпа	ciocea	squamosa	uerasa	пррориз
Maximum	7 458	20 167	240	80	160
Moyenne	333	400	10	2	1
Minimum	0	0	0	0	0
Ecartype	779	2 182	34	8	11

De fait, l'analyse des stratégies d'échantillonnage employées des et avantages/inconvénients associés est une question méthodologique récurrente qui dépasse largement le cadre de ce document. Compte tenu de l'ensemble des biais méthodologiques précités, aucune comparaison critique formelle des différentes études n'est abordée dans cette synthèse.

Statut des populations de bénitiers en Nouvelle Calédonie

La synthèse des données à l'échelle de la Nouvelle Calédonie est réalisée en stratifiant les données par méthode.

Les données issues de la méthode du *manta tow-board transect* ne sont pas considérées. En effet comme le montre les résultats des études menées par Friedman et al. (données non publiées) et de Virly (2004)

Finalement l'ensemble des données issues de la méthode du *belt transect* sont conservées à l'exception des données de Purcell et al. (2009) situées au niveau des zones exposées de la *crête récifale* et des zones profondes de *passes*.

Le tableau 10 présente par espèce et pour l'ensemble des études intégrées dans la base et qui utilisent la méthode des *belt transects,* la densité (en nombre par hectare) maximale, moyenne, minimale et l'écart-type.

Les densités moyennes s'expriment en centaine par hectare pour les deux espèces de petites tailles *Tridacna maxima* (333 ind/ha) et *Tridacna crocea* (400 ind/ha). Ces valeurs moyennes cachent toutefois une grande variabilité comme le montrent les valeurs des écart-types. Cela est particulièrement le cas pour *T. crocea* qui est plus abondant sur les frangeants des récifs de Poum, Canala et Thio où il peut localement atteindre des densités de plus de 20 000

ind/ha. *T. maxima* atteint des densités maximales plus faibles de l'ordre de 7 500 ind/ha sur les récifs de Mouindou.

Ces deux espèces leurs par caractéristiques (petites taille et encastrement) ne sont pas ciblées par la pêche aux bénitiers qui reste une pêche accessoire qui se pratique en complément d'autres pêches ciblant les holothuries, trocas, langoustes ou poissons tels que les picots (Virly, 2004). Ce sont donc des espèces potentiellement indicatrices des conditions du milieu.

Les densités moyennes des espèces de plus grandes tailles sont nettement plus faibles. Elles s'expriment en individus par hectare pour *Tridacna squamosa* (10 ind/ha), *Tridacna derasa* (2 ind/ha) *et Hippopus hippopus* (1 ind/ha). Même si dans certains cas des densités importantes ont pu être localement observées (ex. 240 ind/ha pour *Tridacna squamosa*, 80 ind/ha pour *Tridacna derasa* à Poum; 160 ind/ha dans le grand lagon nord pour *Hippopus hippopus*), les densités maximales observées sont nettement inférieures à celles observées pour *T. maxima* et *T. crocea*.

T. derasa et *H hippopus* constituent par leurs tailles, les espèces qui sont préférentiellement pêchées (Virly, 2004).



Figure 3. Captures déclarées de chair de bénitiers pêchés de 2000 à 2006 (sources : Direction du Développement Rural, Direction du Développement économique et de l'Environnement– Nouvelle-Calédonie).

Le tonnage total déclaré de chair de bénitiers pêchée (DDR, DDEE, 2007) oscille autour d'une moyenne de 4 tonne/an depuis 2000 (Fig. 3). Il est extrêmement probable que ce chiffre soit très largement sous estimé puisqu'il ne globalise que les déclarations des pêcheurs professionnels, correspondant à des captures en grande partie originaire des iles Chesterfield. Pour le reste du territoire, la pêche vivrière et plaisancière non déclarée représente probablement l'essentiel de la fraction totale pêchée qu'il serait intéressant d'évaluer, en l'absence totale de données quantitatives. D'après les enquêtes effectuées par Virly (2000), 5% des personnes interrogées (soit 48 des 942 individus interviewées sur l'ensemble la Nouvelle-Calédonie) de déclarent ainsi pêcher du bénitier. En Province Nord, tous les pêcheurs interrogés précisent pêcher le bénitier de façon accessoire et occasionnelle. Les enquêtes effectuées auprès de 7 vendeurs de produits de la mer fourniraient ainsi une valeur de l'ordre de 15 tonnes de chair vendues par an sur le marché de Nouméa ! (Virly, 2004).

Les données de la CITES sur l'exportation des Tridacnidae montrent que les exportations de bénitiers se limitent aux coquilles et que le volume est en déclin pour des raisons inconnues depuis 2001 (Fig. 4). Une moyenne annuelle d'environ 1800 coquilles est expédiée depuis 2000.



Figure 4. Données CITES sur l'exportation des coquilles de bénitiers depuis la Nouvelle Calédonie de 1999 à 2007 (Source : http://www.unep-wcmc.org/citestrade/trade.cfm.).

Pour compléter les valeurs d'abondance, la fréquence d'observation des bénitiers par espèce est calculée sur 404 transects (Fig.5). Cette fréquence constitue un indice de rareté de l'espèce à l'échelle de sites échantillonnés de Nouvelle Calédonie :

- Tridacna maxima est observée sur plus d'un transect sur deux (56%).
 C'est l'espèce la plus fréquente sur le territoire.
- La fréquence d'observation chute ensuite avec une valeur inférieure à un transect sur six (16%) pour *Tridacna crocea* et à un transect

sur huit (12%) pour *Tridacna* squamosa.

 Viennent ensuite les espèces de grandes tailles. *Tridacna derasa* est observée à une fréquence inférieure à une fois sur vingt (4,5%). *Hippopus hippopus* est l'espèce la plus rare avec une fréquence d'observation inférieur à une fois sur cinquante (2%).



Figure 5. Fréquence d'observation des bénitiers par espèce pour l'ensemble des 404 transects de la base de données réalisée.

Les valeurs d'abondance et de fréquence d'observation reflètent le statut des populations de bénitiers à l'échelle des sites échantillonnée en Nouvelle Calédonie. On peut finalement dresser le portrait suivant :

 Tridacna maxima (L_{max}=35 cm) est l'espèce la plus fréquemment observée. Elle est présente à des densités moyennes d'une centaine d'individus par hectare. De part sa taille et son caractère partiellement encastré, c'est une espèce qui n'est pas ou très peu pêchée.

- Tridacna crocea (L_{max}=15 cm) présente une densité moyenne similaire à T. maxima bien que moins fréquemment observée. Cette similaire abondance cache en réalité une distribution spatiale très hétérogène avec quelques sites à fortes densités. Il semble que les récifs frangeants et particulièrement ceux de la coté Est soient favorables au développement l'espèce. de Le caractère profondément encastré de l'espèce fait que l'espèce n'est probablement pas pêchée.
- Tridacna squamosa (L_{max}= 40 cm) est une espèce actuellement peu abondante. Les densités moyennes observées sont l'ordre de la dizaine d'individus par hectare. C'est de plus une espèce relativement peu fréquente. Par sa taille c'est une espèce potentiellement ciblée par la pêche.
- Tridacna derasa (L_{max}= 60 cm) est une espèce rare qui est observée à de très faibles densités (~2 ind/ha). La taille de l'espèce ainsi que l'absence de fixation au substrat font que *T. derasa* est une espèce phare pour la pêche.
- Hippopus hippopus (L_{max}= 50 cm) est l'espèce la plus rare qui s'observe à de très faibles densités (< 1 ind/ha). Cette espèce, non fixée, est inféodée aux substrats sablo-détritiques peu profonds et porte l'appellation locale de « rouleur ». C'est certainement l'espèce la plus pêchée, notamment en raison de sa facilité de capture.

Conclusion

Plus de douze études en Nouvelle Calédonie traitant du bénitier ont été financées depuis 2004. Toutefois seule une, réalisée en Province Nord, est entièrement dédiée à cette ressource fragile et exploitée du territoire Calédonien (Virly, 2004).

A première vue, la couverture des récifs de la Grande Terre apparaît assez bonne avec une différence Est/Ouest marquée, les récifs des communes de la côte Ouest restant moins échantillonnés. Pourtant si l'on considère les communes de la Province des Iles, ce ne sont pas moins de 14 communes (sur les 33 qui composent la Nouvelle Calédonie) qui sont exemptes de données concernant les bénitiers ou dont la couverture spatiale n'est pas représentative de la diversité des habitats. Enfin si l'on considère les îles Surprises et les Chesterfield, la couverture spatiale des récifs Calédoniens apparaît alors particulièrement faible en regard de la problématique.

Si les données relatives aux bénitiers sur la Grande Terre sont relativement bien fournies, de nombreux biais méthodologiques limitent également leur utilité dans une optique de synthèse. Etant donnée la grande variété des méthodes employées et l'hétérogénéité des échelles (spatiales et temporelles) considérées, la comparaison des résultats nécessite de fait une grande prudence.

Bien qu'une certaine variabilité existe entre les dimensions de transects, une synthèse globale de l'ensemble des données acquises et disponibles a été réalisée en se limitant aux données issues de la méthode des *belts transects*. Cette analyse à permis de dresser le statut actuel des populations des cinq espèces courantes de bénitiers peuplant les systèmes récifo-lagonaires de Nouvelle Calédonie. Globalement, on retiendra notamment que les espèces de petites tailles (*T. crocea* et *T. maxima*) restent relativement abondantes et fréquentes sur le territoire en comparaison de celles de plus grande taille, peu abondantes et rares (*T. derasa* et *T. Hippopus*). *T. squamosa* présente quant à elle un statut intermédiaire.

Les données liées à la pêche professionnelle disponibles montrent que l'exploitation pour alimenter le marché local de la chair est relativement soutenue. En moyenne quatre tonnes de chair sont déclarées annuellement. Cette valeur est certainement très en deça de la réalité si l'on considère le taux de non déclaration des professionnels, et surtout l'absence de données quantitatives sur la pêche vivrière et plaisancière. Une étude halieutique spécifique permettrait de préciser ces valeurs. Parallèlement au marché local de la chair, les données CITES liées au suivi des exportations depuis la Nouvelle Calédonie montrent que l'exportation de coquilles de bénitiers est importante bien qu'en déclin ces dernières années.

A ce stade, les résultats issus de cette étude bibliographique de synthèse mettent en lumière le manque de données actualisées et fiables concernant les populations naturelles des 5 espèces de bénitiers en Nouvelle-Calédonie et leur niveau d'exploitation. Si de grandes tendances ont pu être dégagées pour chacune des espèces, l'estimation précise de l'état de la ressource à l'échelle du territoire reste problématique en raison de l'hétérogénéité des données disponibles (couverture spatiale & temporelle). Le programme de recherche « Les bénitiers en Nouvelle Calédonie : statut des populations, impacts de l'exploitation & connectivité » initié en 2008 par l'IRD ainsi pour vocation de préciser ces estimations par des études de stock spécifiquement dédiées à cette ressource d'importance majeure en Nouvelle-Calédonie.

Remerciements

Le présent document n'aurait pu être réalisé sans la mise à disposition des données numériques par les principaux auteurs. Merci particulièrement à Laurent Wantiez de l'Université de Nouvelle Calédonie, à Sheila McKenna de Conservation International et à Emmanuel Tardy de la CPS pour les données et informations transmises. Nous remercions également Pablo Chavance de l'ADECAL, ingénieur halieute du programme ZONECO, Isabelle Mazzeo, chargée de mission IFRECOR en Nouvelle-Calédonie ainsi que les services provinciaux de Nouvelle-Calédonie (D.D.E.E Province nord, D.E.N.V. et D.D.R. Province Sud).

Ce travail a été réalisé au sein de l'UR CoRéUs (« Biocomplexité des Ecosystèmes coralliens de l'Indo-Pacifique), centre IRD de Nouméa. Nous remercions particulièrement Christophe Peignon, Gérard Mou-Tham et les membres du service des moyens navigants de l'IRD Nouméa pour l'ensemble du travail de terrain réalisé.

Bibliographie

CITES (2004). Review of significant trade: analyses of trade trends with notes on the conservation status of selected species. *Annexe d, fish and invertebrates*.19pp

English S., Wilkinson C., and Baker, V (1997). Survey manual for tropical marine resources, Townsville, *Australian Institute of Marine Science*. 390 pp.

Friedman K., Pakoa K., Kronen M., Chapma, L., Sauni S., Vigliola L., Boblin P., Magron F. (2008) Vanuatu country report: Profile and results from survey work at Paunangisu village, Moso Island, Uri and Uripiv islands and the Maskelyne Archipelago (July to December 2003). Secretariat of the Pacific Community, Noumea, New Caledonia. 216 p. + appendices (175 p.)

McKenna S.A., Baillon N., Blaffart H., Abrusci G. (2006) Une évaluation rapide de la biodiversité marine des récifs coralliens du Mont Panié, Province Nord, Nouvelle Calédonie. Bulletin PER d'évaluation biologique N°42. 126pp

Purcell SW, Gossuin H, Agudo NS. (2009) Status and management of the sea cucumber fishery of La Grande Terre, New Caledonia. *Final report for ZoNéCo project, 2006-2008. WorldFish Center*.

Vieux C. (2009) Assessment of targeted invertebrate species of the northwestern lagoon of Grande-Terre (Poum to Koumac). A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the Coral Reefs of the Northwest Lagoon, between Yandé and koumac, Province Nord, New Caledonia. In: McKenna, SA and J. Spaggiari Rapid Assessment Program. *Bulletin of Biological assessment.* Conservation International. Arlington, VA.

Virly S. (2000). La pêche vivrière et plaisancière dans les lagons de Nouvelle-Calédonie : analyse de l'enquête menée auprès de la population. Nouméa : Mandatée par l'IRD, Programme ZoNéCo, Octobre 2000, 59 p.

Virly S. (2004) Etude préliminaire relative à la ressource en bénitier en Province Nord : Statut écologique et halieutique *Service de l'Environnement de la Province Nord.* 102pp

Wantiez L, Bouilleret F, Clément G et Virly S. (2007) Communautés biologiques et habitats coralliens de Bourail. *Province Sud de la Nouvelle-Calédonie, Université de la Nouvelle-Calédonie.* 60 pages.

Wantiez L, Bouilleret F, Clément G et Virly S. (2007b) Communautés biologiques et habitats coralliens de l'île des Pins. *Province Sud de la Nouvelle-Calédonie, Université de la Nouvelle-Calédonie*. 67 pages

Wantiez L, Bouilleret F, Clément G et Virly S. (2007c) Communautés biologiques et habitat corallien de la Corne Sud. Etat initial. *Province Sud de la Nouvelle-Calédonie, Université de la Nouvelle-Calédonie.* 69 pages.

Wantiez L, Bouilleret F, le Mouellic S et Virly S. (2008b) Communautés biologiques et habitats coralliens du Grand Lagon Nord. *Province Nord de la Nouvelle-Calédonie, Aquarium des* Lagons. 89 pages.

Wantiez L, Sarramégna S et Virly S. (2008) Communautés biologiques et habitats coralliens de la réserve intégrale Merlet. *Province Sud de la Nouvelle-Calédonie, Aquarium des lagons*. 77 pages.

-

Décembre 2010



Les bénitiers en Nouvelle-Calédonie : Volet statut des populations & habitat



P. Dumas, S. Andrefouët.







PROGRAMME D'EVALUATION DES RESSOURCES MARINES DE LA ZONE ECONOMIQUE DE NOUVELLE-CALEDONIE



SOMMAIRE

RAPPEL – CONTEXTE	34	
MATERIEL & METHODES	35	
2 FTUDE DES DODIU ATIONS	35	
3. DETERMINATION DES HABITATS	35 36	
RESULTATS	38	
1. Abondances et densite - generalites	38	
2. TAILLES – GENERALITES	39	
3. RECAPITULATIF PAR SITE	47	
3.1 POUEBO	47	
3.2 HIENGHENE	48	
3.3 KONE (PLATEAU DE KONIENE)	49	
3.4 MARE	50	
3.5 LAGON SUD-OUEST	51	
3.6 Merlet	52	
3.7 CORNE SUD	53	
4. INFLUENCE DE L'HABITAT	54	
CONCLUSION	56	
REMERCIEMENTS	59	
BIBLIOGRAPHIE	59	



Les bénitiers en Nouvelle-Calédonie : volet statut des populations & habitat.

P. Dumas⁽¹⁾, S. Andréfouët.

RESUME

Pour répondre à la demande de la CITES et des Provinces de Nouvelle Calédonie, une étude de l'état des populations naturelles de Tridacnidae (T. maxima, T. crocea, T. squamosa, T. derasa et H. hippopus) a été réalisée à l'échelle du territoire. Sept sites (trois en province nord, 3 en province sud, un en province des iles) ont été retenus sur des critères de pression de pêche, d'abondance/diversité des habitats/populations et de données comparatives disponibles. 1310 stations correspondant à 2274 transects -soit une superficie totale de près de 23 ha de fonds récifaux- ont été échantillonnées. Au total, plus de 4 000 individus appartenant aux 5 espèces de Tridacnidae attendues ont été individuellement mesurés, avec des densités moyennes variant de 0 à 29 individus par station pour des tailles comprises entre 2.5 et 58 cm (toutes espèces confondues). En Nouvelle-Calédonie, les peuplements actuels de Tridacnidae des zones récifales peu profondes présentent un caractère globalement plurispécifique malgré une nette dominance de l'espèce Tridacna maxima, avec des populations contrastées dont la distribution spatiale actuelle résulte de la modulation par la pression de pêche d'une stratification naturelle liée à l'habitat. Quatre des cinq espèces recensées sur le territoire sont présentes à des densités moyennes faibles à très faibles, soulevant la question du renouvellement et du maintien de ces ressources dans un contexte de pression humaine croissante. Dans l'ensemble, les structures de taille observées confirment l'impact de la pêche à travers la raréfaction des individus de grande taille, de même que le caractère aléatoire du recrutement souligné par le déficit global de juvéniles observé à l'échelle des récifs de Nouvelle-Calédonie.

Rappel – contexte

En Nouvelle-Calédonie, l'estimation précise de l'état de la ressource en bénitiers reste problématique : i) très peu d'études quantitatives ont été menées à grande échelle spatiale (échelle du territoire), ii) les données disponibles ont été généralement acquises à partir de méthodes/protocoles hétérogènes rendant les comparaisons hasardeuses, et iii) les facteurs environnementaux susceptibles d'influencer les distributions observées - en particulier l'habitat et la pression de pêche sont rarement pris en compte.

L'objectif de ce volet est de présenter un état des populations de bénitiers à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie, en établissant pour chaque espèce une fourchette de valeurs représentatives en terme d'abondance, densité et structures de taille dans des contextes de pression de pêche fortement contrastés.

Ce volet cherchera également à préciser l'influence des paramètres de l'habitat sur la répartition des espèces/populations observée à l'échelle du territoire.

Matériel & Méthodes

1. Sites d'étude

Au regard des dimensions du territoire et dans un souci pragmatique de faciliter l'acquisition de données les plus représentatives possibles à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie, les sites d'étude ont été sélectionnés sur les critères suivants :

- Critère d'exploitation : sites présentant un niveau d'exploitation contrasté au sein d'un gradient entre sites « témoins » (pression de pêche faible à nulle) et sites « impactés » (forte pression de pêche);
- Critère d'abondance / diversité : sites présentant un maximum d'habitats et d'espèces de bénitiers associées ;
- Critère comparatif : sites pour lesquels des données quantitatives sont déjà disponibles, ou au contraire sites d'intérêt particulier nécessitant l'acquisition de données (ex. Réserve Merlet);
- Critère logistique : sites minimisant les contraintes logistiques pour l'acquisition de données.

7 sites ont ainsi été retenus sur ces critères (cf. Fig. 1) :



Figure 1. Sites du projet.

2. Etude des populations

l'étude Suite conclusions de aux bibliographique préliminaire et afin de disposer de données quantitatives fiables et comparables entre sites, toutes les estimations réalisée dans le cadre de ce volet sont basées sur une méthode standardisée de type « belt transect ».

Site	Code	Localisation	Exploitation (estimée)
a. POUEBO (dont récif de la Seine)	PB	Province Nord	Faible - modérée
 b. HIENGHENE (dont récif Mengalia) 	HG	Province Nord	Faible - modérée
c. KONE (plateau de Koniène)	КО	Province Nord	Modérée - forte
d. MARE	MAR	Province des lles	Modérée - forte
e. LAGON SUD-OUEST	LSO	Province Sud	Forte
f. RESERVE MERLET	MER	Province Sud	Faible - nulle
g. CORNE SUD	CS	Province Sud	Faible

Tableau 1. Sites retenues pour le projet IRD « Bénitiers NC ».
L'ensemble des opérations a été réalisé par une équipe de quatre compteurs opérant par équipes de deux depuis la surface, le long de transects standardisés de 100 m² (50m x 2m) se situant dans une gamme de profondeur de 0-5 m.

Le long de chaque transect, les bénitiers ont été activement recherchés ; tous les individus présents ont été identifiés à l'espèce, dénombrés et individuellement mesurés au demi-centimètre (largeur maximale des valves). Les coordonnées GPS de chaque transect ont été relevées (point de début et point de fin).

Sur le terrain, une « station » était ainsi définie par un ensemble de 1 à 3 transects réplicats (2 en moyenne) parallèles, espacés d'environ 5 m.

3. Détermination des habitats

Afin de disposer de données quantitatives fines concernant l'habitat, les stations ont été caractérisées quand cela était possible à l'aide de 17 variables de recouvrement obtenues à la méthode photographique l'aide de développée à l'IRD en 2007 (cf. Tableau 2). Pour chaque transect couvert, 25 clichés du substrat (un tous les deux mètres environ) ont été pris depuis la surface à l'aide d'un appareil 8 MPix placé dans un caisson étanche. Ces clichés ont été postérieurement traités à l'aide du logiciel CPCe suivant la procédure décrite par Dumas et al. (2009), en utilisant un ratio de 9 points par m² de substrat.

A plus large échelle spatiale, la caractérisation des habitats a été réalisée pour chaque station à partir de critères géomorphologiques issus de l'atlas des récifs (Andrefouët et al. 2005), suivant une classification à 2 niveaux (cf. Tableau 3). **Tableau 2.** Variables d'habitat retenues pour lacaractérisation des habitats à petite échelle.

Type de sédiment	Couverture
Vase	Corail massif
Sable	Corail digité
Debris (1-5 cm)	Corail tabulaire
Blocs (<100 cm)	Corail submassif
Dalle rocheuse	Corail branchu
Corail mort en place	Corail foliacé
	Corail encroûtant
	Coraux mous (Alcyonaires)
	Coraux de feu
	(Milleporidae)
	Herbier (phanérogames)
	Macroalgues

Tableau 3. Variables géomorphologiques retenuespour la caractérisation des habitats à large échelle.

Niveau 1	Niveau 2
Récif barrière externe	Pente externe
Récif barrière interne	Crête
Récif barrière imbriqué	Platier récifal
Récif frangeant	Escarpement
Massif corallien	Terrasse avec
lagonaire	escarpement
Massif corallien	Terrasse
océanique	
	Lagon enclavé
	Passe



Projet Zonéco Bénitiers – ensemble des stations incluses dans la base de donnée finale en noir : données issues de la synthèse bibliographique ; en vert : données complémentaires acquises durant le projet

Résultats

Sur l'ensemble du projet, **1310 stations** correspondant à 2274 transects ont été échantillonnées, soit **une superficie totale de près de 23 ha de fonds récifaux échantillonnés**.

Plus de 4 000 individus appartenant à 5 espèces de Tridacnidae ont été individuellement mesurés, avec des abondances variant de 0 à 29 individus par station pour des tailles comprises entre 2.5 et 58 cm (toutes espèces confondues).



Figure 2. Densités moyennes par station pour les 7 sites échantillonnés, toutes espèces confondues. *Densités exprimées en individus par hectare (moyennes + écart-types).*

Tableau 4. Récapitulatif global des données d'abondance/densité par site et par espèce. TM *Tridacna maxima*; TC *Tridacna crocea*; TS *Tridacna squamosa*; TD *Tridacna derasa*; HH *Hippopus hippopus*.

	Nb	Surface	Abondance		Densité moyenne			e par station (indiv.ha ⁻¹)			
Site	stations	totale (Ha)	totale (indiv.)	TM	TC	TS	TD	НН	total		
CS	226	4.42	975	203.8	1.3	1.3	9.1	1.8	217.3		
MER	156	3.79	471	104.7	1.1	6.2	8.7	5.5	120.8		
КО	168	2.51	1047	406.3	0.3	3.6	4.5	4.5	419.2		
PB	191	2.86	856	219.4	59.7	9.4	0.5	11.8	300.8		
HG	191	2.86	458	143.7	17.5	4.7	0	0.5	166.4		
LSO	142	1.58	87	44.4	0	7.5	0.7	0.2	52.8		
MAR	236	4.72	198	39.8	0.2	1.1	0.8	0	41.9		
Total	1310	22.74	4092								

1. Abondances et densité - généralités

A l'échelle des sites, les densités moyennes par station toutes espèces confondues varient entre 41.9 et 419.2 individus par hectare, avec une forte variabilité spatiale inter-sites (Kruskall-Wallis, N=1310, p<0.001).

Si les deux sites considérés comme subissant la plus forte pression de pêche (Lagon Sud-ouest, Maré) présentent effectivement les densités les plus faibles (Kruskall-Wallis, p<0.001), pour les autres les valeurs observées (non pondérées par l'habitat) ne reflètent pas forcément le gradient de pression humaine attendu.

De façon générale on observe une nette dominance quantitative de *T. maxima* par rapport aux autres espèces : sur l'ensemble de ssites échantillonnés, les densités calculées varient en moyenne entre 39.8 et 406.3 individus par hectare. A l'échelle des sites, *T. maxima* représente ainsi 73 à 97% des individus observés sur les transects, tout habitats confondus.

La seconde espèce en terme d'abondance globale est *T. crocea*, dont les densités sont caractérisées par une variabilité spatiale très élevée due à une répartition géographique hétérogène. Cette espèce n'a été observée de façon significative que sur les deux stations échantillonnées sur la cote Est (PB et HG, respectivement 59.4 et 17.5 individus par hectare).

Les trois autres espèces (*T. squamosa, T. derasa, H. hippopus*) présentent quant à elles des densités plus faibles, du même ordre de grandeur à l'échelle des sites (moins de 15 individus par hectare).



Figure 3. Abondances relatives par site pour les 5 espèces de bénitiers.

Densités exprimées en individus par hectare (moyennes + écart-types).

2. Tailles – généralités

Dans l'ensemble, la taille moyenne des individus par station présente des différences significatives entre les sites, plus ou moins marquée selon les espèces (ANOVAs, effet site significatif avec p variant de p<0.05 à p<0.001).



Figure 4. Tailles moyennes (en cm) par station pour les 7 sites échantillonnés

Tailles moyennes en cm (moyennes + écart-types) pour chaque espèce. L_{max} : taille maximale généralement considérée dans la littérature. Pour les grande espèces préférentiellement ciblées par la pêche (*T. derasa, T. squamosa, H. hippopus,* effet site significatif avec p<0.001, p<0.05 et p<0.01 respectivement) les tailles moyennes observées sont en général nettement inférieures aux tailles maximales rapportées dans la littérature, en particulier dans les sites considérés comme les plus exploités (Lagon Sud-ouest, Maré notamment, cf. Fig. 4).

TM montre également une distribution de taille présentant des variations spatiales marquées (ANOVA,p<0.001), les individus les plus grands étant significativement trouvés dans les sites de Merlet, Corne Sud et Maré. Aucune différence significative n'a en revanche été observée pour TC.



Figure 5. Distribution des fréquences de taille pour *T. maxima*, tout sites confondus (N = 3596 observations).

L'étude de la distribution des fréquences de taille des individus soulève la question du recrutement sur les sites échantillonnés. Dans l'ensemble, et malgré un effort d'échantillonnage considérable, très peu d'individus appartenant à des classes de tailles caractérisant des « juvéniles » ont pu être observés sur le terrain, quelle que soit l'espèce considérée.

Dans le cas de l'espèce dominante *Tridacna maxima*, seuls 3% des individus recensés mesurent moins de 4 cm, taille généralement considérée dans la littérature comme correspondant à la première maturité sexuelle de l'espèce pour la zone Pacifique Sud (cf. Fig. 5).

Dans l'ensemble, les populations échantillonnées apparaissent presque exclusivement constituées d'adultes potentiellement reproducteurs. Ce déséquilibre démographique ne présente aucun caractère géographique marqué, étant très généralement observé sur l'ensemble des sites étudiés (Figures 6a à 6g).



40



Figure 6a à 6g. Distributions de fréquence des taille de *T. maxima* par site. *Axe x : classes de taille (en cm). Axe Y : nombre d'individus mesurés.*



Répartition de Tridacna maxima en Nouvelle-Caléonie – Base de données complète du projet (densités en individus.ha⁻¹).



Répartition de Tridacna derasa en Nouvelle-Caléonie – Base de données complète du projet (densités en individus.ha⁻¹).



Répartition de *Tridacna squamosa* **en Nouvelle-Caléonie** – Base de données complète du projet (densités en individus.ha⁻¹).



Répartition de Tridacna crocea en Nouvelle-Caléonie – Base de données complète du projet (densités en individus.ha⁻¹).



Répartition de Hippopus hippopus en Nouvelle-Caléonie – Base de données complète du projet (densités en individus.ha⁻¹).

3. Récapitulatif par site

3.1 Pouébo

Sur la zone de Pouébo, 191 stations (286 transects) ont été échantillonnées, dont 48 avec couverture photographique détaillée.

Géomorphologie N1	Nbr stations
Massif Corallien Lagonaire	89
Récif Barrière Externe	88
Récif frangeant	14

A l'échelle de la zone, *T. maxima* est très largement dominant (93.7% des effectifs) et ubiquiste, avec d'importantes populations classant ce site en deuxième position en terme d'abondance et de densité (219.4 individus.ha⁻¹). L'originalité de la zone tient surtout à la présence de populations de *T. crocea* particulièrement abondantes par rapport aux autres sites (~60 individus.ha⁻¹, soit près de 20% des effectifs échantillonnés), essentiellement localisées au niveau des récifs frangeants de la zone.

T. squamosa a également été observé sur la zone, à de faibles niveaux de densités (9.4 individus.ha⁻¹).



Figure 7a. Densités moyennes par station par espèce, site de Pouebo (*individus par hectare, moyennes + erreurs-types*).

 Tableau 5a. Récapitulatif, site de Pouébo.

 Abondances totales (individus), tailles / densité (moyennes + écart-types).

		НН		TC		TD		TM		TS	
	Abondance	3	36		169		2		620		9
PB	Densité	11.8	(39)	59.7	(145.7)	0.5	(5.1)	219.4	(364.6)	9.4	(33.0)
	Taille	31.1	(5.5)	9.8	(3.0)	38.0	(2.0)	15.2	(4.5)	23.7	(8.5)



3.2 Hienghène

191 stations ont été échantillonnées sur la zone de Hienghène, dont 44 avec couverture photographique détaillée.

Géomorphologie N1	Nbr stations
non renseigné	2
Massif Corallien Lagonaire	20
Récif Barrière Externe	165
Récif Barrière Interne	4

De le même façon que pour Pouébo, ce site se démarque par la présence de populations de *T. crocea* (densité 17.5 indiv.ha⁻¹), presque exclusivement localisées au niveau du récif barrière. *T. maxima* est présent à des niveaux de densité intermédiaires (143.7 individus.ha⁻¹) et domine largement les peuplements (83.9% des effectifs) ; l'espèce se rencontre principalement au niveau des récifs barrière internes.



Figure 7b. Densités moyennes par station par espèce, site de Hienghène (*individus par hectare, moyennes + erreurs-types*).

 Tableau 5b. Récapitulatif, site de Hienghène.

 Abondances totales (individus), tailles / densité (moyennes + écart-types).

	НН		٦	TC		TD		TM		S		
	Abondance	1		Z	45		0		399		13	
HG	Densité	0.5	(7.2)	17.5	(67.2)	0	(-)	143.7	(229.0)	4.7	(23.0)	
	Taille	23	(0)	10.6	(4.3)	-	(-)	15.6	(5.1)	21.0	(8.0)	



3.3 Koné (plateau de Koniène)

168 stations ont été échantillonnées sur le site de Koné, principalement localisées autour de la zone du plateau de Koniène. En raison d'une panne de matériel, seules 17 stations ont fait l'objet d'une couverture photographique.

Géomorphologie N1	Nbr stations
non renseigné	1
Massif Corallien Lagonaire	9
Récif Barrière Externe	80
Récif Barrière Interne	78

Sur la zone, *T. maxima* est particulièrement abondant avec une densité moyenne de l'ordre de 400 individus.ha⁻¹, très largement supérieure aux valeurs observées sur les autres sites étudiés. L'espèce représente 96.9% des peuplements de Tridacnidae échantillonnés sur la zone, et est particulièrement abondante au niveau des massifs coralliens lagonaires et du récif barrière.



Figure 7c. Densités moyennes par station par espèce, site de Koné (*individus par hectare, moyennes + erreurs-types*).

 Tableau 5c. Récapitulatif, site de Koné.

 Abondances totales (individus), tailles / densité (moyennes + écart-types).

		HH		ТС		Т	TD		TM		TS	
	Abondance	1	3	1		9	9		1015		Э	
КО	Densité	4.5	(18.8)	0.3	(3.8)	4.5	(22.4)	406.3	(548.5)	3.6	(16.0)	
	Taille	27.1	(5.4)	10.5	(0)	36.4	(7.1)	12.0	(3.0)	30.8	(8.0)	



3.4 Maré

236 stations ont été échantillonnées sur Maré, dont 110 avec couverture photographique détaillée.

Géomorphologie N1	Nbr stations
Massif Corallien Lagonaire	5
Récif Barrière Externe	226
Récif frangeant	2
Massif Corallien Océanique	3

T. maxima domine très largement les peuplements de Tridacnidae de la zone (94.9% des effectifs échantillonnés), mais les densités moyennes observées sont particulièrement faibles (de l'ordre de 40 individus.ha⁻¹ sur l'ensemble du site). A l'échelle des zones échantillonnées, les populations apparaissent très inégalement réparties spatialement et se concentrent majoritairement dans la partie nord-est de l'ile (Cap Roussen, baie de l'Allier) et la partie sud-ouest (Wabao).



Figure 7d. Densités moyennes par station par espèce, site de Maré (*individus par hectare, moyennes + erreurs-types*).

 Tableau 5d. Récapitulatif, site de Maré.

 Abondances totales (individus), tailles / densité (moyennes + écart-types).

		HH		TC		TI	TD		TM		S	
	Abondance	0		:	1		4		188		5	
MAR	Densité	0	(-)	0.2	(3.2)	0.8	(6.5)	39.8	(73.4)	1.1	(8.5)	
	Taille	-	(-)	10	(0)	15.6	(6.5)	17.6	(4.7)	18.4	(9.9)	



3.5 Lagon Sud-ouest

142 stations ont été échantillonnées sur 6 sites accessibles à la pêche du lagon SO, dont 47 avec couverture photographique détaillée.

Zones	Nbr stations
Bancs du Nord	43
Bancs de l'Ouest	43
Mbo	36
Кае	6
Récif Goëlands	8
Récif du Prony	6

Dans l'ensemble, les abondances et les densités particulièrement faibles de Tridacnidae (toutes espèces confondues) confirment l'hypothèse d'une pression de pêche marquée sur la ressource en bénitiers dans la zone. 83.9% des individus observés appartiennent à l'espèce *T. maxima*, avec une abondance moyenne mesurée de l'ordre de 44 individus.ha⁻¹.

Quelques populations de *T. squamosa* ont également été observées sur la zone, à de faibles niveaux de densité (7.5 individus.ha⁻¹, soit 13.8% des effectifs échantillonnés).

 Tableau 5e. Récapitulatif, Lagon Sud-ouest.

 Abondances totales (individus), tailles / densités (moyennes + écart-types).

		HH	TC	TD	TM	TS
	Abondance	1	0	1	73	12
LSO	Densité	0.2 (2.8)	0 (-)	0.7 (8.4)	44.4 (128.4)	7.5 (30.7)
	Taille	20 (0)	- (-)	25 (0)	13.1 (3.8)	15.0 (3.3)



3.6 Merlet

156 stations ont été échantillonnées dans la réserve Merlet, dont 57 avec couverture photographique détaillée.

Géomorphologie N1	Nbr stations
non renseigné	6
Récif Barrière Externe	5
Massif Corallien Océanique	e 145

T. maxima domine les peuplements de Tridacnidae de la zone (82.1% des effectifs), avec des densités modérées comparées à l'ensemble des sites échantillonnés (100 individus.ha⁻¹). L'espèce de grande taille *T. derasa* représente 7.2% des individus, soit une densité moyenne de 8.5 individus.ha⁻¹ (la plus élevée de celles mesurées sur l'ensemble des sites).



Figure 7e. Densités moyennes par station par espèce, Réserve Merlet (*individus par hectare, moyennes + erreurs-types*).

 Tableau 5f. Récapitulatif, Réserve Merlet.

 Abondances totales (individus), tailles / densités (moyennes + écart-types).

		НН	тс	TD	TM	TS
	Abondance	21	5	34	387	24
MER	Densité	5.4 (21.1)	1.1 (6.7)	8.5 (22.6)	100 (158.4)	5.8 (24.0)
	Taille	27.7 (4.4)	10.4 (2)	34.1 (8.6)	18.2 (4.3)	24.4 (6.4)



3.7 Corne Sud

226 stations ont été échantillonnées en corne sud, dont 90 avec couverture photographique détaillée.

Géomorphologie N1	Nbr stations
Massif Corallien Lagonai	re 95
Récif Barrière Imbriqué	41
Récif Barrière Externe	90

D'importantes populations de *T. maxima* ont été observées sur la zone (densité moyenne >200 individus.ha⁻¹), réparties spatialement entre les récifs barrière et les massifs lagonaires dispersés dans la zone.

Avec la réserve Merlet, ce site se démarque par la présence de populations (restreintes) de *T. derasa* sur la zone (densité moyenne 9.1 individus.ha⁻¹). Fortement ciblée par la pêche, cette espèce est virtuellement absente des autres zones échantillonnées.



Figure 7f. Densités moyennes par station par espèce, Corne sud (*individus par hectare, moyennes* + *erreurs-types*).

 Tableau 5g. Récapitulatif, Corne sud.

 Abondances totales (individus), tailles / densités (moyennes + écart-types).

		НН	тс	TD	TM	TS
	Abondance	8	6	41	914	6
CS	Densité	1.8 (11.4)	1.3 (14.0)	9.1 (24.3)	203.8 (308.9)	1.3 (9.3)
	Taille	21.2 (2.4)	14.2 (6.2)	30.0 (8.3)	16.5 (4.5)	20.9 (10.8)



4. Influence de l'habitat

Remarque : l'étude des relations espèces/habitat a été effectuée en écartant les sites de Maré (MAR) et lagon sud-ouest (LSO), du fait de la pression de pêche marquée fortement susceptible de biaiser la distribution spatiale des populations échantillonnées.

grande échelle spatiale (structure Α géomorphologique Niveau N1), _ la classification des stations met généralement en évidence des différences de densité significatives entre les habitats pour l'ensemble des 5 espèces recensées. Ceci dit, ramenés par classe d'habitat les faibles effectifs observés pour la plupart des espèces à l'exception de Tridacna maxima ne permettent pas de généraliser les relations observées.

Pour *T. maxima*, si les résultats mettent en évidence des densités de population significativement plus élevées au niveau des massifs coralliens lagonaires, la forte variabilité observée par ailleurs ne permet pas de conclure à des préférences marquées en terme d'habitat récifal à cette échelle (Fig. 8).

Aux échelles géomorphologiques intermédiaires (croisement des niveaux N1 & N2), *T. maxima* apparaît relativement peu structuré spatialement, avec des populations distribuées dans de nombreux habitats récifaux (Fig. 9). En dépit d'effectifs limités pour certaines des classes étudiées, des densités significativement plus élevées sont cependant observées au niveau de la pente externe, de la crête et des escarpements de récifs barrière internes.



Figure 8. Densités moyennes de *T. maxima* par habitat géomorphologique (N1) *(médianes + dispersion).*

Tableau 6. Influence de la géomorphologie – N1Densités (moyennes + écart-types) par classe.Résultat des tests de Kruskall-Wallis (*** p< 0.001 ; ** p< 0.01 ; * p<0.05).</td>

Classification N1	Nbr stations	НН	1	Т	С	Т	D	Т	M	T	S
Massif Corallien Lagonaire	213	9.2	(31.4)	42.0	(125.7)	3.5	(14.5)	246.2	(318.1)	6.8	(29.7)
Récif Barrière Imbriqué	41	0.0	(0)	0.0	(0)	18.3	(31.1)	113.4	(173.9)	0.0	(0)
Récif Barrière Externe	428	2.2	(17.8)	5.3	(38.6)	3.2	(18)	235.2	(425.7)	3.6	(18.2)
Récif Barrière Interne	82	6.1	(22.8)	11.6	(52.3)	1.8	(12.3)	287.8	(402.9)	3.0	(14.4)
Récif frangeant	14	0.0	(0)	210.7	(191.3)	0.0	(0)	175.0	(143.8)	25.0	(42.7)
Massif Corallien Océanique	145	5.9	(21.9)	1.2	(6.9)	8.5	(22.1)	99.3	(160.4)	6.3	(24.9)
non renseigné	9	11.1	(33.3)	0.0	(0)	0.0	(0)	116.7	(162)	0.0	(0)
Test Kruskall-Wallis		***	*	*	*	**	**	*:	**	**	*



Figure 9. Densités moyennes de *T. maxima* par habitat géomorphologique, niveau « intermédiaire » (N1+N2) (médianes + dispersion).

A plus petite échelle (locale, <100m) également, les populations de *T. maxima* apparaissent partiellement structurées par l'habitat défini au niveau du transect.

Trois variables sur les 17 considérées influencent de façon significative la répartition spatiale de l'espèce : le recouvrement en corail massif constitue le facteur principal de structuration (p<0.001, explique 15% de la variabilité globale), suivi de façon beaucoup moins marquée la présence de blocs (p<0.05, 2% de la variabilité expliquée) et de coraux mous (p<0.05, 3% de la variabilité) (modèle de régression multiple, R²=0.20, p<0.0001, cf. tableau 7).

Tableau 7. Influence de l'habitat à l'échelle dutransect sur les densités de *T. maxima*.

Variables retenues par un modèle de type régression multiple, 17 variables x 256 observations. (*** p< 0.001 ; ** p< 0.01 ; * p<0.05).

	Bêta	В	Contribution
Corail massif	0.364	0.349	0.15 ***
Blocs	0.141	0.156	0.02 *
Coraux mous	0.123	0.125	0.03 *

Conclusion

Dans l'ensemble, les résultats obtenus sur les 1310 stations / 2271 transects des 7 zones échantillonnées confirment et complètent les tendances mises en évidence lors de la synthèse bibliographique de début de projet.

En moyenne, les densités les plus élevées sont observées pour les deux espèces de petite taille (*Tridacna maxima* et *Tridacna crocea*), vraisemblablement les moins ciblées par la pêche du fait de leurs caractéristiques écologiques spécifiques (encastrement dans les récifs rendant l'extraction plus difficile, petite taille des adultes).

opposant clairement la côte Est et la côte Ouest. Les populations apparaissent très majoritairement concentrées au niveau des stations de la côte Est, avec des densités moyennes de l'ordre de la centaine d'individus par hectare, pouvant cependant atteindre plusieurs milliers (voire dizaines de milliers pour certaines zones localisées) d'individus par hectare. Les préférences de *T. crocea* en terme d'habitat ne peuvent que très partiellement expliquer ce type de distribution, qui apparait plutôt comme une conséquence directe de l'écologie de l'espèce, les individus fortement enchâssés dans le substrat présentant généralement un comportement grégaire assez caractéristique.

Tableau 7	. Densités -	- synthèse	globale.
-----------	--------------	------------	----------

Valeurs de densité (individus.ha-1) par transect et par espèce (moyennes, extremums et écart-types). ¹ données de terrain acquises dans le cadre du projet ; ² données bibliographiques pour la NC

	(Densité/ha)	Tridacna maxima	Tridacna crocea	Tridacna squamosa	Tridacna derasa	Hippopus hippopus
	Moyenne	158.4	10	4.3	4	3.5
	Minimum	0	0	0	0	0
PROJET (2271 transacts)	Maximum	3500	1000	300	300	500
(22/1 (10)/3003)	Ecart-type	322.8	62.7	24.1	21.3	22.9
DONNEES	Moyenne	333	400	10	2	1
BIBLIOGRAPHIQUES ²	Minimum	0	0	0	0	0
(404 transects)	Maximum	7 458	20 167	240	80	160
	Ecart-type	779	2 182	34	8	11

A l'échelle du territoire, *Tridacna maxima* est l'espèce la plus fréquemment rencontrée, dominant très généralement en nombre les peuplements de Tridacnidae présents sur la quasi-totalité des récifs des zones étudiées. Il s'agit d'une espèce clairement ubiquiste, dont les préférences assez larges en terme d'habitat expliquent la présence dans l'ensemble des sites et des habitats échantillonnés. Les densités s'expriment en moyenne en centaines d'individus par hectare dans la gamme de profondeurs retenue pour cette étude (0-5m, gamme considérée représentative de la grande majorité des activités de pêche ciblant les bénitiers sur le territoire).

La seconde espèce en terme de densités est *Tridacna crocea*, dont la répartition spatiale présente de fortes disparités géographiques Les trois autres espèces recensées en Nouvelle-Calédonie (*remarque* : *Tridacna tevoroa, signalé en une seule occasion sur le territoire, n'a pas été observé durant ce projet*) présentent toutes des distributions spatiales globalement hétérogènes selon les sites/habitats étudiés, avec des densité sestimées inférieures à 10 individus par hectare en moyenne dans la gamme de profondeurs échantillonnée.

Il s'agit de fait d'une situation pouvant devenir rapidement préoccupante pour la conservation de ces espèces, dans la mesure où les recherches récentes ont clairement démontré l'influence directe des densités d'adultes reproducteurs sur le succès reproductif et le recrutement d'un nombre croissant de macroinvertébrés récifaux (ex. Ettinger-Epstein et al. 2008, Hadfield & Paul 2001). En effet, les signaux chimiques émis par les groupements d'individus semblent constituer un processus crucial pour la synchronisation des pontes et le succès de la reproduction en milieu récifal ouvert ; il en va de même pour l'attraction des larves et l'installation des jeunes recrues sur les habitats favorables à l'espèce. A l'extrême, cette situation pourrait à terme conduire à l'extinction des populations naturelles de Tridacnidae sur le territoire, en particulier si les densités tombent sous un seuil critique actuellement non identifié - sous lequel le succès de la reproduction n'est plus garanti (phénomène connu sous le nom d' «effet Allee », ex. voir Stephens et al. 1999).



Figure 10. Distribution des fréquences de taille pour (a) *Tridacna derasa* et (b) *Hippopus hippopus*, tout sites confondus.

Il s'agit d'un scénario à prendre d'autant plus au sérieux que les distributions de taille observées pour l'ensemble des espèces concernées démontrent une absence quasitotale de juvéniles au sein des populations échantillonnées (figure 10, voir aussi figure 5). L'hypothèse de juvéniles présents en nombre sur les transects mais non détectés de façon systématique apparaît peu plausible, non seulement en raison des méthodes spécifiques employées (comptages visuels très proches du substrat, déplacement lent à la palme), mais aussi de l'expérience des compteurs recherchant spécifiquement les juvéniles.

Il importe néanmoins de relativiser ces conclusions dans la mesure où :

- les populations naturelles de ces i) espèces ne se limitent pas à la gamme de profondeurs ciblée dans ce projet (0 – 5m). A l'exception de H. hippopus inféodé ลนx zones sableuses et sablodétritiques peu profondes, la distribution verticale des Tridacnidae peut s'étendre jusqu'à une vingtaine de mètres de profondeur. La présence de populations naturellement « protégées » de la pêche dans ces zones plus profondes constitue de fait une certitude à l'échelle du territoire, même si elle n'est pas quantifiée.
- ii) A l'exception de T. maxima pour lequel le nombre élevé d'individus mesurés (N=3596) constitue un échantillonnage robuste et suffisamment représentatif, les très faibles effectifs enregistrés pour les autres espèces ne permettent pas de conclure avec la même certitude à l'absence généralisée de juvéniles (N<100 pour T. derasa, T. squamosa et H. hippopus). Dans le meilleur des cas, il n'en reste pas moins que ces résultats confirment à minima le caractère hautement erratique et temporellement irrégulier du recrutement des bénitiers en Nouvelle-Calédonie, confirmant les tendances observées par ailleurs dans l'ensemble du Pacifique (ex. Lucas 1994).

En Nouvelle-Calédonie, les peuplements actuels de Tridacnidae des zones récifales peu

57

profondes présentent donc un caractère globalement plurispécifique, avec des populations contrastées dont la distribution spatiale actuelle résulte de la modulation par la pression de pêche d'une stratification naturelle liée à l'habitat. Quatre des cinq espèces recensées sur le territoire sont présentes à des densités moyennes faibles à très faibles, soulevant la question du renouvellement et du maintien de ces ressources dans un contexte de pression humaine croissante. Les données synthétiques récentes de Othman et al. (2010) permettent de resituer ces valeurs dans un contexte régional : à l'échelle du Pacifique, les densités obtenues apparaissent au mieux « intermédiaires » entre celles de pays d'importants efforts consacrant de conservation pour cette ressource (cas de l'Australie) et celles de pays dont la surexploitation a conduit à une quasidisparition des bénitiers (cas des Philippines). Les densités actuellement observées en Nouvelle-Calédonie plaident en faveur d'actions de conservation et de gestion rapides si l'on souhaite éviter à terme le risque d'une situation similaire.

Figure 11. Position de la Nouvelle-Calédonie au sein du Pacifique en terme de densités de bénitiers. Données issues de Othman *et al.* (2010) et de ce projet.



Dans l'ensemble, les structures de taille observées confirment l'impact de la pêche à travers la raréfaction des individus de grande taille, de même que le caractère aléatoire du recrutement souligné par le déficit global de juvéniles observé à l'échelle des récifs de Nouvelle-Calédonie lors de cette étude.

L'espèce majoritaire *Tridacna maxima*, jusqu'à présent abondante car peu attractive pour les pêcheurs, présente également les signes d'un début d'exploitation opportuniste lié à la raréfaction des espèces prioritairement ciblées par les pêcheurs (*T. derasa, H. hippopus*).



Figure 11. (suite).

Du fait de leurs caractéristiques écologiques particulières (développement lent, maturité sexuelle tardive, recrutement aléatoire fortement dépendant de la présence de conspécifiques, détectabilité élevée, absence de mobilité), les bénitiers constituent un groupe d'espèces particulièrement vulnérable vis-à-vis des activité humaines. Autrefois largement distribuées dans l'ensemble du Pacifique, leur exploitation non maîtrisée se traduit aujourd'hui par un recul généralisé des populations de bénitiers de la totalité des pays insulaires de la région, avec des populations parfois au bord de l'extinction à l'échelle locale, voire régionale (ex. cas du bénitier Tridacna gigas) (Raymakers et al. 2004). Si en Nouvelle-Calédonie la situation de la ressource en bénitier apparaît préoccupante à l'heure actuelle, de nombreux facteurs positifs (superficie des récifs, diversité des habitats favorables, existence de mesures de gestion de la ressource, mesures de régulation de la pêche, présence de populations profondes préservées) permettent toutefois d'en nuancer les perspectives, à condition toutefois qu'un ensemble de mesures adaptées soit rapidement adopté afin d'enrayer le déclin de cette ressource traditionnelle à forte valeur économique, culturelle et patrimoniale.

Remerciements

Ce projet n'aurait pu être réalisé sans la participation active de C. Peignon, A. Gilbert, G. Moutham, M. Dalleau, L. Maurel et S. Andrefouët pour les échantillonnage de terrain. Tous nos remerciements aux équipages des moyens côtiers navigants de l'IRD, en particulier S. Tereua pour les missions en côte Est. Nous adressons également notre gratitude à S. Faninoz (WWF / Province Nord de Nouvelle-Calédonie) ainsi qu'à Michel Falco (direction du service d'Etat de l'Agriculture, de la Forêt et de l'Environnement).

Ce travail a été réalisé au sein de l'UR CoRéUs (« Biocomplexité des Ecosystèmes coralliens de l'Indo-Pacifique), centre IRD de Nouméa.

Bibliographie

Andréfouët Serge, Torres-Pulliza D., Dosdane M., Kranenburg C., Murch B., Muller-Karger F.E. & Robinson J.A. (2005). Atlas des récifs coralliens de Nouvelle Calédonie. IRD Nouméa. IFRECOR, 26 p. + 22 p.

Dumas, P., Bertaud, A., Peignon, C., Leopold, M. & Pelletier, D. (2009). A "Quick and Clean" Photographic Method for the Description of Coral Reef Habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 368 (2):161-168.

Ettinger-Epstein, P., Whalan, S., Battershill, C. N. & De Nys, R. (2008). A Hierarchy of Settlement Cues Influences Larval Behaviour in a Coral Reef Sponge. *Marine Ecology-Progress Series*. 365:103-113.

Hadfield, M. G. & Paul, V. J. (2001). Natural chemical cues for settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. McClintock, J. B. and Baker, B. J. *Marine chemical ecology*. Boca Raton: CRC Press; pp. 431-461.

Othman, A. S., Goh, G. H. S., & Todd, P. A. (2010). The Distribution and Status of Giant Clams (Family Tridacnidae) - a Short Review. *Raffles Bulletin of Zoology 58* (*1*): 103-111.

Raymakers, C.; Ringuet, S.; Phoon, N., & Sant, G. (2004). Review of the Exploitation of Tridacnidae in the South Pacific, Indonesia and Vietnam. Brussels, Belgium: Technical report submitted to the European Commission, TRAFFIC Europe.

Stephens, P. A., Sutherland, W. J. & Freckleton, R. P. (1999). What Is the Allee Effect? *Oikos*. 87(1):185-190.



Institut de recherche pour le développement Juin 2010

Connectivité des populations de bénitiers en Nouvelle-Calédonie : le cas de *Tridacna maxima*



C. Fauvelot, P. Dumas







PROGRAMME D'EVALUATION DES RESSOURCES MARINES DE LA ZONE ECONOMIQUE DE NOUVELLE-CALEDONIE



SOMMAIRE

INTRODUCTION	63
4	
I. DEVELOPPEMENT DE MARQUEURS HYPER POLYMORPHES CHEZ LE BENITIER TRIDACNA MAXIMA	65
	03
RÉSULTATS	67
DÉTECTION DE FAMILLES DE LOCI MICROSATELLITES	67
POLYMORPHISME OBSERVÉ DES LOCI MICROSATELLITES	67
DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS	68
DÉTECTION DE FAMILLES DE LOCI MICROSATELLITES CHEZ TRIDACNA MAXIMA ET FAIBLE NOMBRE DE LO	OCI
DÉVELOPPÉS	68
TESTS D'AMPLIFICATION DES HUIT LOCI DÉVELOPPÉS CHEZ TRIDACNA MAXIMA	68
IL ETUDE DE LA CONNECTIVITE ENTRE QUATRE POPULATIONS DU BENITIER	
TRIDACNA MAXIMA ECHANTILONNEES EN NOUVELLE-CALÉDONIE PAR L'ANALYSE	DE
HUIT MARQUEURS MICROSATELLITES	<u>70</u>
INTRODUCTION	70
MATÉDIEI S ET MÉTHODES	70
FCHANTILI ONNAGE	70
ANALYSES GÉNÉTIQUES	71
ANALYSES DE DONNÉES	71
RÉSULTATS	74
DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE, ÉQUILIBRE DE HARDY-WEINBERG	74
DIFFÉRENCIATION GÉNÉTIQUE	76
DISCUSSIONS FT CONCLUSIONS	77
DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DANS LES ÉCHANTILLONS DE TRIDACNA MAXIMA EN NOUVELLE-CALÉDONIE	77
STRUCTURATION GÉNÉTIQUE ET CONNECTIVITÉ DES POPULATIONS DE TRIDACNA MAXIMA EN NOUVELLE.	- , ,
Cal ÉDONIE	78
STRUCTURATION GÉNÉTIQUE ET CONNECTIVITÉ DES POPUI ATIONS DE TRIDACNA MAXIMA EN NOUVEU E.	- 70
CALÉDONIE	79
III. CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	80
IV. BIBLIOGRAPHIE	81



Connectivité des populations de bénitiers en Nouvelle-Calédonie : le cas de Tridacna maxima

C. Fauvelot⁽¹⁾, P. Dumas.

RESUME

Pour répondre à la demande de la CITES et des Provinces de Nouvelle Calédonie, une étude génétique préliminaire a été entreprise sur une espèce de bénitier, Tridacna maxima, dans le but de déterminer la connectivité des populations de cette espèce en Nouvelle Calédonie. Des marqueurs génétiques ont spécifiquement été développés pour cette espèce et ont servi à caractériser quatre populations échantillonnées sur différent récifs: Corne Sud, l'Ilot Maitre, la Reserve Merlet, et Maré. Une plus grande variabilité génétique a été mise en évidence dans la Réserve Merlet par rapport aux autres récifs, suggérant une taille efficace (i.e. le nombre d'individus participant efficacement à la reproduction) de la population de bénitiers plus importante dans la réserve. L'analyse de la structuration génétique des quatre échantillons a mis en évidence des niveaux de différentiation faibles mais significatifs qui suggèrent que les bénitiers des récifs du Lagon sud et des Loyautés échantillonnés ne pourraient pas être considérés comme appartenant à un stock unique. Des analyses de parenté à plus petite échelle spatiale pourraient permettre d'estimer la dispersion larvaire au cours d'une seule génération et apporter des précisions quant à la connectivité écologique de Tridacna maxima en Nouvelle-Calédonie.

Contexte général

Parmi les neuf espèces de bénitiers et les six présentes en Nouvelle-Calédonie, l'espèce *Tridacna maxima* présente la plus grande répartition géographique, s'étendant de la mer Rouge et l'océan Indien occidental à l'archipel des Tuamotu de Polynésie française (Beesley et al. 1998).

Les bénitiers sont un élément important de la nourriture traditionnelle des peuples de l'Indo-Pacifique, et leur accessibilité les rendent particulièrement vulnérables à la surexploitation (Lucas 1994). L'espèce a d'ores et déjà disparu de Hong Kong (Wells 1996), et est sévèrement appauvrie dans la majeure partie de l'archipel des Samoa (Green & Craig 1999). En outre, en raison de ses couleurs vives et diverses, *T. maxima* est une espèce d'intérêt aquariophile certain et est ainsi inscrite sur l'Annexe II de la liste rouge des espèces menacées (CITES), afin de contrôler son commerce et son exportation.

Toutes ces préoccupations ont conduit CITES à proposer, à la fin de 2006, une réévaluation de la situation de cette espèce dans l'Indo- Pacifique afin de fournir des stratégies de gestion de cette ressource en diminution. C'est dans ce contexte que nous avons proposé d'évaluer la connectivité des populations de bénitiers en Nouvelle Calédonie afin de déduire les unités de gestion possiblement présentes.

Introduction

La phase larvaire dispersive

L'environnement marin est un milieu animé par de forts courants qui le rendent hautement dispersif. Ses caractéristiques sont telles qu'il nous apparaît homogène. Malgré cette apparente uniformité, la fragmentation des habitats en milieu marin n'est pas moins présente que sur terre. La majorité des espèces marines (environ 70%) présentent une phase larvaire pélagique au cours de leur cycle biologique leur permettant de contrer l'isolement géographique du à la fragmentation de leur habitat (Palumbi 1994). Les récifs coralliens représentent un habitat fragmenté : la répartition des coraux n'est pas uniforme en raison des exigences de ses organismes bioconstructeurs. Les espèces inféodées aux récifs coralliens sont très souvent confinées à une aire géographique limitée en raison de leur comportement et de la fragmentation de l'habitat qui leur est favorable.

Dans le cas des organismes sessiles et/ou inféodés aux récifs coralliens, seule la dispersion des gamètes et/ou des larves permet la connectivité des populations. C'est le cas des bénitiers. Chez *Tridacna maxima*, la durée de la phase larvaire est courte, environ 9 jours (Lucas 1988), ce qui suggère que la dispersion de cette espèce est restreinte.

Comment estimer la connectivité des populations ?

En raison de la taille des larves, de leur transparence, et de leur faible densité dans cet environnement dispersif qu'est l'océan, il est impensable de pouvoir suivre les mouvements des larves, depuis leur récif natal jusqu'à leur récif de recrutement. Cependant, il existe un moyen pour estimer les échanges larvaires : comparer certaines caractéristiques relatives aux populations récifales afin d'estimer leur niveau d'homogénéité.

La génétique des populations, reposant sur le principe d'hérédité des caractères individuels transmis d'une génération à une autre, permet non seulement d'identifier le degré de différenciation entre populations, mais également d'évaluer les échanges effectifs entre populations, c'est-à-dire les individus qui ont réellement participé aux générations suivantes.

Etat de l'art : génétique des Tridacna maxima

La structure génétique des populations de T. maxima a été examinée dans différentes provinces de l'Ouest du Pacifique par le biais du polymorphisme enzymatique. Les premières études ont révélé un niveau élevé de polymorphisme des allozymes (Ayala et al. 1973) mais de faibles différences génétiques entre les populations échantillonnées sur la Grande Barrière de Corail (Campbell et al. 1975). Aussi, les faibles niveaux de différenciation génétique observés entre les populations des îles Marshall et la Grande Barrière ont été interprétés comme une dispersion efficace de l'espèce à cette échelle spatiale.

Par la suite, une série d'études sur la structure génétique des populations de *T. maxima* au sein de la mer de Corail, la Grande Barrière de Corail, et les populations de la Mélanésie et Micronésie (Benzie & Williams 1992, 1997) a mis en évidence une connectivité et une panmixie des populations de la Grande Barrière de Corail, mais une différenciation génétique significative entre les récifs de différents archipels, avec une corrélation positive entre les différenciations génétiques et les distances géographiques séparant les populations.

Un isolement génétique des populations par la distance géographique a également été mis en évidence entre des populations de *T. maxima* échantillonnées en Polynésie Française et étudiées par l'analyse du polymorphisme enzymatique, avec d'importantes différences

génétiques entre populations situées dans des archipels différents (Laurent et al. 2002). Cependant, ces résultats ont été obtenus grâce à un seul locus, possiblement sous sélection, démontrant la nécessité d'utiliser des marqueurs génétiques polymorphes et neutres.

Plus récemment, Nuryanto et Kochzius (2009) ont étudié la connectivité des populations de *T. maxima* dans l'ensemble de l'archipel indo-malais par le biais de l'analyse génétique des séquences du gène du cytochrome oxydase I (COI). Cette étude a révélé une structure génétique forte indiquant un flux génique très restreint dans cette région, et donc une faible connectivité des populations à cette échelle spatiale.

Objectif de cette étude

Il existe à l'heure actuelle de nombreuses techniques biochimiques et moléculaires, avec chacune leurs avantages et inconvénients. L'utilisation des allozymes, bien que facile à mettre en œuvre et peu couteuse, reste problématique en raison de la non-neutralité de ces margueurs (Fauvelot et al. 2007). L'utilisation de marqueurs mitochondriaux tels que les séquences de la COI peut également être problématique car il est souvent difficile de dissocier la signature génétique d'événements historiques anciens (tels que les variations de taille efficace des populations) de la signature génétique d'événements plus récents (tels que les migrations entre populations, Fauvelot et al. 2003). Les marqueurs nucléaires hyper polymorphes tels que les microsatellites peuvent être d'avantage performants pour révéler les structures génétiques des populations à fine échelle spatiale chez les invertébrés (Costantini et al. 2007, Fauvelot et al. 2009). Aussi, ce type d'approche permet d'aborder l'influence des perturbations sur les populations, à travers les pertes de richesse allélique induites par des réductions de taille récentes des populations naturelles.

Dès lors, nous avons envisagé le développement de nouveaux marqueurs génétiques moins événements sensibles aux anciens : les microsatellites. Nous avons ensuite caractérisé génétiquement quatre populations de T. maxima en Nouvelle Calédonie avec ces nouveaux marqueurs: Corne sud, llot Maitre, Reserve Merlet et Maré. Les analyses statistiques subséquentes nous ont permis d'étudier le degré d'homogénéité génétique des populations échantillonnées afin de conclure quant à la connectivité génétique de ces populations.

I. Développement de marqueurs hyper polymorphes chez le bénitier Tridacna maxima

Les microsatellites sont des séquences composées de courts motifs nucléotidiques (contenant 2 à 5 nucléotides d'ADN) disposés en tandem. La longueur totale de ces motifs répétés est très variable (elle peut atteindre plusieurs centaines de nucléotides) et la taille exacte d'un allèle microsatellite peut être déterminée avec précision. Ainsi, ces marqueurs sont de type 'polymorphisme de longueur de fragments amplifiés par PCR' (Polymerase Chain Reaction). Ces loci microsatellites sont hautement susceptibles de polymorphisme puisqu'ils sont situés dans des régions généralement non codantes. De plus, leur structure en motifs répétés engendre fréquemment des erreurs de copie de la séquence lors de la réplication, rajoutant ou en omettant un ou plusieurs motifs, conduisant à l'extension de la variabilité allélique de ces locus et à de hauts niveaux d'hétérozygotie. Enfin, les microsatellites sont considérés comme libres des contraintes sélectives. Le principal inconvénient de ce marqueur est la nécessité de construction d'une banque enrichie en microsatellites qui est obtenue par le biais d'une étape préliminaire de clonage relativement longue (insertion de fragments d'ADN cible dans des plasmides, puis dans des bactéries pour obtenir une réplication clonale), nécessaire à la localisation des locus.

Ces marqueurs génétiques vont nous permettre de caractériser chaque individu échantillonné par son génotype multilocus (combinaison de deux allèles à chaque locus amplifié) et nous permettre d'estimer les fréquences de chaque allèle dans chaque population, et enfin les comparer statistiquement. Dans ce chapitre, nous présentons le résultat de la caractérisation de 8 loci microsatellites chez *Tridacna maxima*.



Figure 1 : Photo d'un gel Spreadex® représentant les fragments amplifiés par PCR de six individus à deux loci microsatellites différents.

Locus	Séquences amorces	Motif répété	\mathbf{T}_{a}	Fluo	Taille	$N_{ m A}$	H_0	H_{E}	$F_{ m IS}$
TmB12	F: ATGGGATCCGATCTTGTCAG	$(TG)_6TT(TG)_2AG(TG)_4$	57	6-FAM	120-140	10	0.800	0.879	0.107
	R: TTGAGAAAAACAGCGCAATG								
TmD5	F: CAAATAAAGCCCCTCTCTCC	$(CT)_{15}GT(CT)_4GT(CT)_3TT(CT)_5$	57	VIC	129-141	4	0.105	0.647	0.845^{*}
	R: GCCATTGTTTGGGTTAATGC								
TmE4	F: AACAATCGTTGGTCCTTTGG	(TC) ₂₂	57	6-FAM	158-198	17	0.567	0.921	0.399*
	R: GGGGGGGGTCACAGAGAGAAA								
TmE5	F: CCGACTGCCGAACCTAAAGT	$(CA)_{16}CG(CA)_4$	57	NED	135-155	11	0.862	0.878	0.036
	R: GAAGTGGGTGTGTCTGCTTG								
TmF8	F: CAGGGGGGAAGGAGGAGAGAAA	$(GA)_{10}$	53	VIC	122-144	L	0.136	0.708	0.815^{*}
	R: TCGTCTTCCTCCCGTATGTC								
TmGI	F: CAACATTCAAAACCAAGCAAA	(GA) ₁₄	57	PET	151-173	8	0.367	0.577	0.379*
	R: ACAGGGTCCAACGTTCTGTC								
TmH3	F: CAACATTCAAAACCAAGCAAA	(CT) ₁₇	57	VIC	153-179	13	0.667	0.833	0.216
	R: ACAGGGTCCAACGTTCTGTC								
TmH8	F: TCAGGCTCCCTCTGACTCTC	$(GT)_9(CT)_8TT(CT)_{16}$	53	6-FAM	114-216	16	0.261	0.892	0.719*
	R: AGGAGAGAGAGAGAGGATGGATTGC								

paires de bases), et variabilité résultant de l'amplification de 30 individus *Tridacna maxima* de Nouvelle-Calédonie aux 8 loci microsatellite ($N_{\rm A}$ = nombre d'allèles. $H_{
m o}$ = hétérozygotie observée. $H_{
m e}$ = hétérozygotie attendue, $F_{
m e}$ = indice de fixation de Wright, * = déficit en hétérozygotes significatif). Tableau 1: Séquences des amorces, motif répété, température d'hybridation des amorces en °C (T_a), fluorochrome (Fluo), taille du fragment amplifié (en

Résultats

Détection de familles de loci microsatellites

Cinquante-quatre séquences contenant (i) des répétitions en tandem suffisamment longues pour être polymorphes et (ii) des régions attenantes aux motifs répétés suffisamment longues pour la conception des amorces ont été sélectionnées. Vingt-et-une séquences se sont révélées uniques (aucune similitude n'a été observée entre séquences), tandis que les 33 séquences restantes ont pu être regroupées en cinq groupes distincts en fonction de leur similitudes. Quatre groupes ont été composés de 2 à 3 séquences quasi identiques. Le cinquième groupe regroupe 22 même séquences partageant un motif microsatellite et présentant des régions attenantes au motif microsatellite très similaires, avec des pourcentages de similitude variés (Figure 2).

Polymorphisme observé des loci microsatellites

Aucun déséquilibre gamétique significatif n'a été constaté pour toutes les paires de loci (P> 0,003 pour toutes les comparaisons). Entre 4 et 17 allèles par locus ont été observés chez T. les maxima, avec valeurs attendues d'hétérozygotie allant de 0,577 à 0,922 (Tableau 1). Tous les loci ont montré des déficits en hétérozygotes, et des déviations significatives par rapport aux attendus sous l'hypothèse de panmixie (déviations par rapport à une union aléatoire des individus) ont été notés dans cinq loci (TmD5, TmE4, TmF8, TmG1, TmH8; tous P<0,006). Des allèles nuls ont été détectés pour ces cinq loci.



Figure 2: représentation schématique de l'alignement de 22 séquences contenant le même motif microsatellite $(CT)_n$ ici hachuré, avec 11<n<18. Noir = séquences nucléotidiques identiques, gris = substitutions nucléotidiques, ligne pointillée = gaps d'alignement.

Discussions et conclusions

Détection de familles de loci microsatellites chez Tridacna maxima et faible nombre de loci développés

Nous avons ici décelé l'existence de familles de microsatellites observées lors de la création de la banque enrichie en microsatellites chez Tridacna maxima. Étant donné que seul un individu a été utilisé pour créer la banque, ces séquences similaires sont susceptibles de correspondre à allèles différents de des plusieurs loci microsatellites. Ces loci présentent de tels pourcentages de similitudes qu'il semblerait qu'ils soient issus de la duplication d'un même locus, avant l'apparition de substitutions entre loci au cours de l'évolution. Une tel phénomène a récemment été découvert chez les insectes, avec des proportions élevées chez les Lépidoptères (Meglécz et al. 2007), mais n'a jusqu'alors jamais été mis en évidence chez les mollusques. En outre, ce phénomène de similitudes de régions attenantes aux motifs microsatellite entre différents loci a également été observé chez une autre espèce de bivalve, la patelle méditerranéenne Patella caerulea (Fauvelot, données non publiées). Bien que l'origine de ces familles de loci microsatellite soit encore incertaine (même s'ils sont souvent associés à des éléments transposables, Meglécz et al. 2007), ce phénomène explique le petit nombre de loci microsatellites pouvant être utilisés chez les espèces concernées. En effet, la présence de régions attenantes aux microsatellites communes à différents loci entraine une réduction du succès d'amplification unique de loci puisque les amorces sont justement dessinées dans les parties adjacentes des microsatellites. Des lors, une seul couple d'amorce peut amplifier plusieurs loci simultanément dans le cas de régions attenantes partagées, rendant ce couple d'amorce inutilisable. Comme généralement rapporté pour les microsatellites de papillons (Fauvelot et al. 2006 et références inclues), le nombre de loci microsatellites intra-spécifiques publiés chez les gastéropodes est faible (Dupont & Viard 2003, Simon-Bouhet et al. 2005, Weetman et al. 2005, Fauvelot et al. 2009), en dépit du grand nombre de séquences microsatellites obtenues par banque enrichie et des grandes proportions de couples d'amorces testés (Daguin et al. 2007, Dagin-Thiébaut et al. 2009). Par conséquent, il est probable que la présence de régions attenantes aux microsatellites fortement semblables entre loci au niveau intra-spécifique explique la difficulté à obtenir un grand nombre de loci microsatellites fiables chez les mollusques, ce qui expliquerait également que nous n'ayons pu obtenir que huit loci montrant des profils d'amplification cohérents, alors que 22 couples d'amorces ont été préalablement testés (taux de réussite : 36%).

Tests d'amplification des huit loci développés chez Tridacna maxima

Huit loci amplifiés dans un sous-échantillon de 30 individus ont permis de donner un premier aperçu de l'utilité de ces loci de par leur variabilité et leur constance. Les huit loci ont montré des déficits en hétérozygotes et ces déviations diffèrent significativement des attendus sous l'hypothèse de panmixie (union aléatoire des individus) pour cinq de ces loci.

Les déficits en hétérozygotes observés peuvent être le résultat (i) de facteurs techniques, tels que la présence d'allèles non-amplifiant (appelés allèles nuls), dans quel cas certains homozygotes apparents seraient en fait des hétérozygotes entre un allèle visible et un allèle nul, et / ou (ii) de facteurs biologiques, par exemple le mélange de pools génétiquement différenciés dans une même échantillon (effet Wahlund) ou des niveaux élevés de consanguinité dans la population, entrainant alors une situation non panmictique. Les problèmes techniques affectent les loci individuellement puisque les problèmes rencontrés, comme des substitutions nucléotidiques dans la zone d'hybridation des amorces (empêchant l'hybridation et conduisant à l'échec de l'amplification) sont locusspécifiques, alors que les facteurs biologiques affectent l'ensemble des loci.

La présence d'allèles nuls peut généralement être confirmée par la présence d'individus homozygotes à un allèle nul, dans quel cas les allèles ne seront pas amplifiés et on observera donc un échec d'amplification de fragments d'un individu à un locus particulier (alors que les autres loci amplifient correctement). La présence d'allèles nuls a expérimentalement été confirmée pour trois loci, *TmD5, TmF8,* et *TmH8,* puisque des homozygotes nuls ont été observés. Cependant, pour les deux autres loci en déséquilibre, *TmE4* et *TmG1,* il n'a pas été observé d'homozygotes nuls : toutes les PCR individuelles ont résulté en l'amplification d'au moins un fragment chez ces loci.

Il convient de noter que la présence d'allèles nuls et leur fréquence relative sont estimées sous l'hypothèse d'unions aléatoires des individus, alors que des écarts par rapport à la panmixie peuvent avoir une origine biologique, comme par exemple l'effet Walhund, un trait commun aux bivalves et autres gastéropodes marins (Hedgecock et al. 2004, Cassista & Hart 2007, Chen et al. 2009, Fauvelot et al. 2009).

Finalement, il semble difficile de conclure quant à la présence seule d'allèles nuls expliquant de tels écarts aux attendus sous l'hypothèse de panmixie. D'après la présence d'homozygotes nuls à trois des huit loci, l'existence d'allèles nuls à l'origine des déficits à ces trois loci est confirmée. Pas contre, pour ce qui des deux loci montrant des déficits significativement différents des attendus sous l'hypothèse de panmixie - mais pour lesquels des homozygotes nuls n'ont pas été observés - et les trois loci montrant des déficits en hétérozygotes non significatifs, nous ne pouvons confirmer la présence d'allèles nuls expliquant les déficits. Dès lors, il est tout à fait probable que l'ensemble des loci montrent des déficits dus à des écarts à la panmixie chez *Tridacna maxima* et qu'en plus, trois loci présentent des allèles nuls (dont les fréquences se trouvent surestimées puisque les populations ne sont pas à l'équilibre panmictique).

En conclusion, nous avons décidé de conserver ces huit loci pour les analyses suivantes afin de ne pas réduire le nombre de loci et éventuellement perdre de l'information portée par ces loci.

II. Etude de la connectivite entre quatre populations du benitier Tridacna maxima echantilonnees en Nouvelle-Calédonie par l'analyse de huit marqueurs microsatellites

Introduction

Sous l'hypothèse d'absence de sélection, la structure allélique d'une population résulte de l'action conjuguée de l'évolution de la population (acquisition de nouvelles mutations), de la dérive génétique (tirage aléatoire des allèles à chaque génération) et de la migration (échanges d'individus entre populations). Alors que les mutations et la dérive génétique différencient les populations, la migration tend à les homogénéiser.

La comparaison des structures alléliques de deux échantillons reflète l'évolution simultanée et à long terme de ces deux échantillons. Ainsi, si on considère deux populations à l'équilibre migration – dérive génétique, l'analyse des divergences entre les structures génétiques des deux populations fournit des indications relatives à l'intensité des flux géniques entre ces populations, permettant d'estimer le niveau de connectivité des populations résultant des flux larvaires moyennés sur un grand nombre de générations.

L'existence d'une structuration génétique au sein de plusieurs échantillons est mise en évidence en évaluant la variabilité des fréquences alléliques entre échantillons (c'est-à-dire la variance de ces fréquences). Le F_{ST} (Wright 1951) est un indice de fixation, au même titre que le F_{IS} , qui mesure la diminution de l'hétérozygotie provoquée par les effets de la subdivision de la population, chaque sous-population se trouvant affectée différemment par la dérive génétique. Cet indice mesure donc la différenciation génétique entre échantillons et sa valeur varie entre 0 et 1. Des valeurs du F_{ST} proches de 1 indiquent une différenciation extrême des échantillons (variance significative entre les fréquences alléliques des échantillons) du fait de l'action différentielle de la dérive génétique, qui tend à la fixation d'allèles différents dans des échantillons isolés. Des valeurs du F_{ST} proches de 0 indiquent une absence de différenciation entre échantillons (variance non significative entre les fréquences alléliques des échantillons), qui peut correspondre soit à une absence de dérive génétique (par exemple pour des échantillons isolés récemment), soit à un effet de contrebalancement de l'effet de la dérive génétique par l'effet de la migration, qui tend à homogénéiser les fréquences alléliques.

En résumé, pour estimer la connectivité génétique, nous proposons d'estimer les fréquences d'allèles à des marqueurs spécifiques, ceci dans chaque échantillon, et de tester statistiquement si ces fréquences diffèrent. Si la variance des fréquences n'est pas significative, il est admis que les échantillons considérés échangent suffisamment d'individus à chaque génération pour assurer leur homogénéité génétique. Si la variance des échantillons diffère significativement de zéro, c'est que le flux de gène à chaque génération ne contrebalance pas la dérive génétique, et que le nombre de migrants entre échantillons /populations est limité. Ce nombre de migrants est alors proportionnel à la variance des fréquences alléliques et peut être estimé par l'utilisation de modèles.

Matériels et Méthodes

Echantillonnage

Les prélèvements ont été réalisés entre le 20 Novembre 2008 et le 22 Février 2009. Pour assurer la survie des bénitiers, des biopsies de manteau ont été réalisées en plongée sousmarine. Des individus sélectionnés au hasard ont été échantillonnés sur les récifs de Corne sud (n = 44), l'Ilot Maitre (n = 48), la Réserve Merlet (n = 44) et Maré (n = 30) dans l'archipel des iles de la Loyauté. Au total, 166 individus ont été échantillonnés et analysés. Les morceaux de manteau prélevés étaient immédiatement placés dans des tubes individuels contenant de l'éthanol titré à 80%.

Analyses génétiques

Les extractions d'ADN génomique ont été réalisées à partir des biopsies de manteau grâce au kit 'DNEasy Blood and Tissu Kit' (Qiagen). L'amplification des huit loci microsatellites nouvellement développés à été effectuée via des réactions de PCR réalisées en multiplex. Les PCR ont été réalisées avec le Microsatellite Type-It PCR kit (Qiagen). Les fragments amplifiés ont été séparés sur un séquenceur ABI 3730XL, avec un margueur de taille standard interne LIZ ® GeneScan-500 (Applied Biosystems). Les génotypes et les tailles d'allèles ont été obtenus par lecture des chromatogrammes grâce au logiciel GENEMAPPER (Applied Biosystems).

Analyses de données

La lecture des génotypes a permis d'estimer les fréquences alléliques dans chaque échantillon. Aussi, la richesse allélique raréfiée et moyennée sur l'ensemble des loci, estimée pour un nombre minimum de 18 génotypes a été estimée, ainsi que les hétérozygoties observée et attendue sous l'hypothèse de panmixie (association aléatoire des allèles). Les déviations par rapport aux attendus sous l'hypothèse de panmixie ont été estimées à l'aide du coefficient de consanguinité de Weir & Cockerham (1984). La conformité des locus à l'équilibre panmictique dans chaque échantillon, pour chaque loci et sur l'ensemble des loci, a été évaluée en utilisant des tests exacts. Le logiciel ARES (Allelic Richness Estimation, Van Loon et al. 2007) a été utilisé pour estimer la richesse allélique extrapolée dans chaque site pour une taille d'échantillon supérieure à la taille réelle des échantillons. Les richesses alléliques extrapolées avec leurs intervalles de confiance à 95 % ont été estimées pour une taille d'échantillon maximale de 100 individus.

Nous avons ensuite mené une série de tests afin d'identifier la cause des écarts à la panmixie observés dans tous les échantillons (voir «Résultats»), qui peuvent être dus à des causes techniques et biologiques non exclusives, comme la présence d'allèles nuls, une consanguinité ou un effet Wahlund (subdivision de la population étudiée en plusieurs sous-populations, chacune étant à l'équilibre panmictique) au sein des échantillons.

Les allèles nuls ont été détectés pour chaque loci dans les échantillons séparément et leurs fréquences estimées.

Pour tester l'hypothèse selon laquelle les écarts à la panmixie observés peuvent s'expliquer par de la consanguinité au sein des échantillons, nous avons comparé la distribution des hétérozygoties multi-locus individuelles (MLH; nombre de loci hétérozygotes par individu estimé par la frequence des d'individus hétérozygotes à 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7 loci par échantillon) à sa distribution attendue sous l'hypothèse d'une association au hasard des individus (Costantini et al. 2007). Pour chaque échantillon, la MLH distribution attendue sous l'hypothèse d'association au hasard des individus (MLHexp) a été obtenue à partir de 100 pseudo échantillons issus de la permutation aléatoire des génotypes de chaque loci dans les individus. Puisque les individus consanguins semblent plus homozygotes sur tous les loci que sous l'hypothèse de d'association au hasard des individus, la mise en évidence d'une consanguinité dans les échantillons devrait conduire à un décalage dans la distribution vers des valeurs plus faibles de MLH. La significativité a été testée dans chaque classe en comparant les MLH observées et attendues dans les 100
pseudo-échantillons, et les probabilités ont été estimées comme étant égales à la probabilité d'observer des valeurs plus petites ou plus élevées que celles obtenues par permutation aléatoire des génotypes.

Pour tester l'existence d'un effet Wahlund dans chaque échantillon (mélange de sous-populations chacune étant à l'équilibre panmictique), une méthode de partitionnement a été utilisée qui recherche la partition optimale d'un échantillon sous-ensembles indépendants en et panmictiques, et assigne simultanément les individus aux sous-ensembles identifiés selon un critère de maximum de vraisemblance (ML). Sous l'hypothèse nulle de k populations sources, le nombre optimal de sous-ensembles à retenir peut être obtenu en incrémentant k jusqu'à ce que l'hypothèse nulle ne soit pas rejetée par le test du rapport des vraisemblances pour «k + 1 versus k ». Pour cela, un test de x2 est successivement effectué entre k + 1 et k, avec le degré de liberté égale à la somme du nombre d'allèles à chaque locus moins le nombre de loci.

Les divergences génétiques entre populations ont été estimées à l'aide de l'estimateur de F_{ST} de Weir et Cockerham (1984). Les comparaisons multiples ont été effectuées pour chaque paire d'échantillons et les probabilités ont été obtenues par permutations des individus entre échantillons (1000 permutations). L'existence d'un isolement génétique des populations par les distances géographiques a été testé par le biais d'un test de Mantel.

Tableau 2: Estimation de la diversité génétique au sein des quatre échantillons de *Tridacna maxima* en Nouvelle-Calédonie. N = nombre d'individus analysés par échantillon, H_E = hétérozygotie non biaisée attendue sous l'équilibre d'Hardy-Weinberg, H_O = hétérozygotie observée, F_{IS} = coefficient de consanguinité de Weir et Cockerham (1984), A = richesse allélique estimée par locus pour un échantillon de 18 génotypes et sommée pour l'ensemble des loci.

N 44 44 48	30					
TmB12						
$H_{\rm E}$ 0.865 0.874 0.890	0.890					
H _O 0.773 0.682 0.771	0.800					
$F_{\rm IS}$ 0.108 0.222 0.135	0.103					
A 8.97 10.54 9.82	10.96					
TmD5						
$H_{\rm E}$ 0.811 0.680 0.662	0.660					
$H_{\rm O}$ 0.111 0.154 0.129	0.100					
$F_{\rm IS}$ 0.865 0.777 0.808	0.852					
A 7.66 5.29 3.97	6.88					
TmE4						
$H_{\rm E}$ 0.938 0.942 0.945	0.929					
$H_{\rm O}$ 0.605 0.591 0.646	0.533					
$F_{\rm IS}$ 0.358 0.375 0.319	0.430					
A 15.38 16.29 16.56	15.13					
TmE5						
$H_{\rm E}$ 0.901 0.891 0.898	0.902					
$H_{\rm O}$ 0.750 0.909 0.851	0.800					
$F_{\rm IS}$ 0.169 -0.021 0.053	0.115					
A 10.98 10.99 10.43	11.23					
	0.427					
$H_{\rm E} = 0.607 = 0.632 = 0.679$	0.627					
H_0 0.488 0.636 0.500	0.567					
$F_{\rm IS} = 0.197$ -0.007 0.265	0.097					
A 7.09 8.29 8.42	8.44					
	0 799					
$H_{\rm E} = 0.047 = 0.014 = 0.0000$	0.700					
$H_0 = 0.262 = 0.095 = 0.210$	0.404					
$F_{\rm IS}$ 0.307 0.847 0.079 A 8.07 6.19 7.26	7 55					
TmH8	7.00					
$H_{\rm E}$ 0.958 0.931 0.897	0.895					
$H_{\rm D} = 0.391 = 0.321 = 0.314$	0.389					
$E_{ro} = 0.597 = 0.659 = 0.653$	0.505					
A 19.82 16.87 15.48	14 00					
Multilocus						
$H_{\rm F} = 0.818 = 0.795 = 0.805$	0.813					
$H_{\rm O} = 0.486 = 0.484 = 0.490$	0.522					
$F_{\rm rs} = 0.410 \qquad 0.395 \qquad 0.395$	0.363					
A 77.96 74.47 71.93	74.19					

Résultats

Diversité génétique, équilibre de Hardy-Weinberg

Seuls sept des huit loci ont pu être analysés dans les quatre échantillons car le locus *TmH3* montrait des chromatogrammes - résultant des amplifications - incohérents entre individus, ce qui ne permettait pas d'être certains des génotypes à ce locus.

Parmi les sept loci analysés pour l'ensemble des individus, le nombre d'allèles par locus varie de 10 (TmD5) à 39 (TmH8). Sur l'ensemble des loci, l'hétérozygotie attendue sous l'hypothèse de panmixie varie de 0,795 pour l'échantillon de Corne Sud à 0,818 pour l'échantillon de la Réserve Merlet (Tableau 2). L'homozygotie observée varie de 0,484 pour l'échantillon Corse sud à 0,522 pour l'échantillon de Maré. Enfin, la richesse allélique raréfiée additionnée sur l'ensemble des loci varie de 72 pour l'échantillon de l'Ilot Maitre à 78 pour l'échantillon de la Réserve Merlet (Tableau 2).

Les richesses alléliques extrapolées par site estimées pour une taille d'échantillon n (1<n<100) sont présentées Figure 3. Pour n=100, la richesse allélique est la plus élevée dans la Reserve Merlet (140 allèles), suivie de Maré (131 allèles), l'Ilot Maitre (111 allèles), et enfin Corne Sud (108 allèles) (Figure 4a). Ces richesses alléliques différent significativement pour toutes les comparaisons (test de Student pour échantillons appariés, P<0,005 pour toutes les comparaisons entre sites). La différence de richesse allélique la plus marquée entre échantillons a été observée entre l'Ilot Maitre et la Réserve Merlet, avec des intervalles de confiance à 95% autour des richesses alléliques extrapolées non chevauchants pour n=100 (llot Maitre : 108 allèles, Reserve Merlet : 140 allèles, Figure 4b).



Figure 3: Richesse allélique (i.e. nombre total d'allèles observés dans un échantillon aux sept loci microsatellites) en fonction de la taille de l'échantillon. Les barres verticales en pointillé indiquent la taille réelle de l'échantillon. Pour une taille d'échantillon inferieure à la taille réelle, la richesse allélique est raréfiée; pour une taille d'échantillon supérieure, elle est extrapolée. Les intervalles de confiance à 95% sont indiqués pour chaque courbe en couleur pastel.



Figure 4 : Richesse allélique (i.e. nombre total d'allèles observés aux sept loci microsatellites) en fonction de la taille de l'échantillon. a) vert = Réserve Merlet, bleu = Maré ; rouge = Corne sud ; orange = Ilot Maître. b) comparaison entre la Réserve Merlet et l'Ilot Maître, avec leurs intervalles de confiance à 95%.

Sur l'ensemble des loci, tous les échantillons sont en déséquilibre par rapport aux attendus sous l'hypothèse de panmixie. Cependant, en regardant le détail locus par locus, il apparait que quatre loci sur les sept analysés (*TmD5*, *TmE4*, *TmF8*, et *TmH8*) présentent des déséquilibres systématiques dans les 4 échantillons (Tableau 2). Ces déséquilibres se traduisent par un déficit significatif d'hétérozygotes pour ces quatre loci. Les trois autres loci montrent également des déficits d'hétérozygotes – qui se traduisent par des valeurs positives du F_{IS} – mais ces déséquilibres ne sont pas significatifs.

Des homozygotes nuls (non amplification des produits de PCR à un locus) ont été observés aux loci *TmD5*, *TmF8*, et *TmH8*.

		Réserve Merlet	Corne Sud	Ilot Maître	Maré
	Ν	44	44	48	30
TmB12	exp	0	0.42	0.16	0
	obs	0	0	0	0
TmD5	exp	23.43	22.47	22.10	13.49
	obs	17	18	17	10
TmE4	exp	1.86	1.37	1.07	1.19
	obs	1	0	0	0
TmE5	exp	0	0	0	0
	obs	0	0	1	0
TmG1	exp	0.85	0	0.51	0
	obs	1	0	0	0
TmF8	exp	6.74	6.59	14.29	2.45
	obs	5	2	11	2
TmH8	exp	24.57	19.98	16.94	13.75
	obs	21	16	13	12

Tableau 3 : Proportions d'homozygotes nuls par locus et par échantillon attendues sous l'hypothèse d'équilibre de Hardy Weinberg (exp) et observées dans le jeu de données (obs).

Un test t de Student pour échantillons appariés comparant les proportions d'homozygotes nuls observés et celles attendues sous l'hypothèse de panmixie et basées sur les fréquences d'allèles nuls (Tableau 3) a révélé des différences significatives (*P*< 0,0001), indiquant une surestimation des homozygotes nuls attendus et des fréquences des allèles nuls.

L'examen des distributions des MLH estimées dans chaque échantillon n'a pas montré de différences significatives entre les distributions observées et générées après permutation des génotypes, c'est-à-dire que nous ne pouvons pas rejeter l'hypothèse d'association aléatoire des individus au moment de la reproduction des adultes.

L'analyse de partitionnement a révélé que le nombre de sous-ensembles le plus vraisemblable est k= 1 dans chaque échantillon, sauf dans l'Ilot Maitre où il est k=2.

Différenciation génétique

Les estimations de variance des fréquences alléliques entre échantillons sont présentées dans le Tableau 4. Les F_{ST} estimés varient entre 0,001 (entre l'ilot Maître et la Réserve Merlet) et 0,015 (entre Maré et la Réserve Merlet). Seul le F_{ST} estimé entre Maré et la Réserve Merlet est apparu significatif après correction standard du seuil de significativité. Il n'a pas été observé de corrélation entre les distances géographiques et les différenciations génétiques entre échantillons (Figure 5).



Figure 5: Relation entre les indices de différenciation génétique (F_{ST}) et les distances géographiques entre quatre échantillons de *Tridacna maxima* prélevés en Nouvelle-Calédonie.

Tableau 4 : Différentiation génétique chez *Tridacna maxima* par paire d'échantillons. Matrice supérieure : estimation des F_{ST} par paires d'échantillons ; matrice inférieure : estimation de flux génique basé sur les F_{ST} selon Nm = $(1-F_{ST})/4*F_{ST}$ par paires d'échantillons. En gras, valeurs significatives après correction standard de Bonferroni du seuil de significativité.

	Réserve Merlet	Corne Sud	Ilot Maître	Maré
Réserve Merlet	-	0,003	0,001	0,015
Corne Sud	72,67	-	0,007	0,008
Ilot Maître	317,71	37,15	-	0,002
Maré	16,43	30,44	105,24	-

Discussions et conclusions

Diversité génétique dans les échantillons de Tridacna maxima en Nouvelle-Calédonie

La diversité présente à un instant t au sein des populations résulte principalement *i*) de la dérive génétique en relation avec les aspects démographiques, et *ii*) de la sélection et/ou à l'adaptation aux conditions environnementales.

Dès lors, en absence de sélection, le modèle du nombre infini d'allèles énoncé dans la théorie neutraliste de l'évolution (Kimura 1983, Nei & Graur 1984) suggère que si la population est à l'équilibre mutation-dérive, l'hétérozygotie attendue à un locus neutre est fonction de la taille efficace de la population, Ne, (c'est-à-dire le nombre d'individus participant réellement à la génération suivante en distribuant leur pool génétique) et du taux de mutation du marqueur considéré. En d'autres termes, une hétérozygotie attendue plus élevée à des loci neutres est liée à une taille efficace de population plus élevée.

A la fois l'hétérozygotie attendue sous l'hypothèse de panmixie (Tableau 4) et la richesse allélique extrapolée à un échantillon de 100 individus (Figure 3 et 4) ont été plus élevées dans la Réserve Merlet et Maré, comparées à celle dans Corne Sud et l'Ilot Maître (Figure 6). Ce résultat sous-entends que les tailles de population efficaces dans la Réserve Merlet et à Maré sont plus grandes qu'à Corne Sud et l'Ilot Maître.

Etrangement, ces résultats ne sont pas en accord avec les données de densité de *Tridacna maxima* reportées dans la littérature et rassemblées par Gilbert et al. (2009). En effet, la richesse allélique observée dans les populations de *Tridacna maxima* échantillonnées pour notre étude n'est pas proportionnelle aux densités de bénitiers observées sur les mêmes récifs (Figure 7).



Figure 6 : Relation entre l'hétérozygotie attendue sous l'équilibre de Hardy-Weinberg et la richesse allélique extrapolée pour n=100 dans les échantillons de *Tridacna maxima* en Nouvelle-Calédonie.

Ce résultat indique donc que, bien que les densités soient plus faibles à Maré et dans la réserve Merlet, les tailles efficaces sont plus grandes, ce qui signifie un nombre d'individus participant aux générations suivantes plus importants, suggérant des pressions de sélection moindres dans ces zones (plus d'individus arrivant à maturité sexuelle, meilleure fécondité, et meilleure survie des recrues). Ce résultat est donc en accord avec les attendus concernant la présence d'une Aire Marine Protégée comme celle de la Réserve Merlet où la diversité génétique des organismes marins devrait y être plus importante que dans les zones non protégées en raison de l'absence de pression de sélection. L'existence d'une diversité génétique plus forte dans la Réserve Merlet malgré de plus densités d'individus soulève faibles des questionnements quant au devenir des produits de la reproduction, et il serait intéressant de réaliser des analyses génétiques de paternité sur les recrues nouvellement installées dans la réserve afin de connaitre le statut de la réserve : un réservoir de diversité génétique de par sa protection, avec un rôle de zone exportatrice ('source') ou un statut de population 'puits', c'està-dire une zone qui reçoit la diversité génétique des populations alentours.



Figure 7: Relation entre la richesse allélique extrapolée pour n=100 dans les échantillons de *Tridacna maxima* et les densités de *Tridacna maxima* (individus/ha) observées en Nouvelle-Calédonie aux récifs correspondants : Réserve Merlet, Corne Sud et Maré (Dumas et al, ce rapport); Ilot Maître, Dumas et al. (non publié).

De forts écarts par rapport aux attendus sous l'hypothèse de panmixie ont été observés dans toutes les populations. Bien que ces écarts soient en partie expliqués par les allèles nuls présents aux loci *TmD5*, *TmF8*, et *TmH8*, il semble que leur fréquence soit surestimée. En effet, les proportions d'homozygotes observées sont inférieures à celles attendues sous l'hypothèse de panmixie et basées sur les fréquences d'allèles nuls estimées. Ceci suggère que la présence d'allèles nuls n'est pas la seule cause expliquant les déficits observés.

Comme nous l'avons dit, des écarts aux proportions attendues sous l'hypothèse de panmixie peuvent être dus à des facteurs d'origine autre que technique, telle qu'une association non aléatoire des individus se reproduisant (consanguinité) ou un effet Wahlund au sein des échantillons (Wahlund 1928).

Nous n'avons pas mis en évidence la présence de consanguinité au sein de nos échantillons

puisque nous n'avons pas observé de différences significatives entre les nombres de loci hétérozygotes par individus observés et attendus par permutations aléatoires des génotypes entre individus.

L'effet Wahlund traduit la subdivision de la population étudiée en plusieurs sub-populations, chacune étant à l'équilibre panmictique. En effet, si un échantillon est composé de plusieurs populations chacune à l'équilibre, l'échantillon ne sera pas à l'équilibre si les fréquences alléliques dans les populations diffèrent. Un effet Wahlund a été mis en évidence dans l'échantillon de l'Ilot Maître, ce qui suggère que cet échantillon est composé d'au moins deux populations de bénitiers différenciées. Il serait nécessaire de conduire des analyses additionnelles sur différentes cohortes de Tridacna maxima collectées sur un même récif afin de tester l'effet d'un mélange de cohorte sur le déséquilibre par rapport à l'équilibre panmictique. En effet, la présence d'individus de taille et donc d'âges différents n'a pas du tout été prise en compte dans cette étude et il serait donc nécessaire de compléter ce travail par une comparaison génétique des cohortes, soit par analyse par classe de taille, soit par analyse de recrues collectées avec un intervalle de temps.



Structuration génétique et connectivité des populations de Tridacna maxima en Nouvelle-Calédonie

Les récifs coralliens sont inégalement distribués à diverses échelles spatiales. Par conséquent, les populations des espèces inféodées aux récifs sont géographiquement séparées, avec des distances allant de quelques centimètres (par exemple les invertébrés qui habitent des coraux spécifiques) à des milliers de kilomètres (par exemple les espèces présents dans tout l'Indo-Pacifique). Si ces populations sont isolées (pas d'échange d'individus ou gènes) pendant un long moment, elles évoluent de manière indépendante, sous l'action de la sélection naturelle et de la dérive génétique (changements aléatoires des fréquences géniques dans une population) et ces populations se retrouvent génétiquement différenciées. En fin de compte, l'isolement génétique aboutira à la naissance de nouvelles espèces. Inversement, si les populations échangent régulièrement des migrants, le flux de gènes entre les populations va maintenir les génétiquement populations similaires, contrebalançant l'effet de la sélection et de la dérive génétique. Le processus décrit ci-dessus fait référence à la connectivité évolutive et correspond à la quantité de flux de gènes entre populations sur une échelle de temps de plusieurs générations (Hellberg et al. 2002).

En revanche, la **connectivité écologique** est considérée comme la connectivité se produisant à une échelle spatiale qui pourrait influencer la dynamique démographique des populations (Sale et al. 2005). Il est important de faire la différence entre ces deux niveaux de connectivité puisque les taux de migration reliant les populations écologiquement sont de plusieurs ordres de grandeur plus élevés que les taux de migration reliant les populations dans un sens évolutif.

L'analyse des structures alléliques des échantillons que nous avons réalisées à l'aide de sept loci microsatellites nous permet ainsi de retracer la dynamique des populations à long terme puisque les structures alléliques d'une population observée à un instant donné donnent une image de l'évolution de celle-ci depuis un grand nombre de générations. Ainsi, les résultats de notre étude ont mis en évidence une différenciation génétique globale significative au sein des quatre échantillons qui montre que les populations de bénitiers dans le lagon sud et les iles Loyautés ne peuvent pas être considérées d'un stock comme issues unique. La différenciation génétique la plus élevée a été observée entre la Reserve Merlet et Maré, avec un F_{ST} de 1,5%, correspondant à un taux de migration Nm de 16 individus. Cependant, ce chiffre ne permet pas de dire si 16 individus sont échangés à chaque génération entre la Réserve Merlet et Maré, ou si ce sont 1600 individus toutes les 100 générations, par exemple.

Le fait que des différences significatives aient été révélées entre certains échantillons de cette étude montrent que ces populations de bénitiers ne sont pas panmictiques à l'échelle spatiale du Lagon Sud - Loyautés, et ces résultats préliminaires, additionnés à ceux de la littérature fournissent des indications quant aux perspectives de ce travail.

III. Conclusion Générale et Perspectives

En **conclusions**, au cours de cette étude, nous avons pu isoler et caractériser huit loci microsatellites chez *Tridacna maxima*. Sur ces huit loci, sept ont pu effectivement être utilisés pour estimer la structure génétique de quatre échantillons de *Tridacna maxima* collectés dans le Lagon Sud et dans les Loyautés. Nous avons identifié des familles de microsatellites chez *Tridacna maxima*, phénomène connu chez les insectes et mis en évidence pour la première fois chez les bivalves et qui pourrait expliquer le faible nombre de loci obtenus.

Nos résultats ont montré au sein de chaque échantillon des déséquilibres par rapport aux attendus sous l'hypothèse de panmixie, dont l'origine n'a pas pu être identifiée avec précision. Cependant, notre étude a mis en évidence que l'échantillon de l'Ilot Maitre serait constitué de deux sous-ensembles, chacun à l'état d'équilibre panmictique, ce qui suggère une dispersion larvaire restreinte.

L'étude de la diversité génétique dans chaque échantillon a mis en évidence une plus grande richesse allélique dans la Réserve Merlet par rapport aux autres récifs, suggérant une taille efficace de la population de bénitiers plus importante dans la réserve. Basé sur les estimations des densités observées dans la réserve, ce résultat suggère un meilleur succès reproducteur des bénitiers dans la réserve par rapport aux autres aires étudiées, ce qui est en accord avec les attendus d'une Aire Marine Protégée.

L'analyse de la structuration génétique des quatre échantillons a mis en évidence que les bénitiers des récifs du Lagon sud et des Loyautés échantillonnés ne représentent pas une population panmictique, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent pas être considérés comme appartenant à un stock unique, bien que les niveaux de différentiation observés soient relativement faibles. Ce résultat suggère une dispersion larvaire limitée et la possible présence de stocks indépendants (dont les limites restent à étudier), reliés par des échanges de larves sporadiques.

En **perspectives** de ce travail, nous proposons d'élargir le nombre de loci microsatellite polymorphes. En effet, sept locus, dont trois présentant des allèles nuls, est un chiffre relativement faible pour avoir des estimations fiables, en raison des variations stochastiques associées à chaque locus. La librairie enrichie en microsatellite désormais réalisée dans cette étude préliminaire devrait permettre de caractériser rapidement et à moindre coût de nouveaux loci.

Aussi, les déséquilibres observés dans les échantillons intriguent et appellent à un examen plus poussé des facteurs influençant la dynamique des ces populations de bénitiers à micro échelle spatiale, en regardant la structuration des populations par classe d'âge et en examinant les divergences génétiques entre cohortes, ce qui pourrait permettre de comprendre la dynamique des populations génération par génération (et non sur un ensemble de générations).

Enfin, des analyses de parenté dans le lagon sud réalisés autour de la Réserve Merlet permettrait de conclure quant au statut des bénitiers dans la réserve : la réserve agit-elle comme une source de diversité génétique qui alimente les populations alentours, ou correspond elle plutôt à une zone 'puits' qui accumule la diversité génétique des récifs alentours ? Pour ceci, il serait nécessaire de collecter et caractériser génétiquement des recrues de bénitiers et de les assigner à leurs parents et donc à leur récif natal.

IV. Bibliographie

- Ayala F.J., Hedgecock D., Zumwalt G.S. & Valentine J.W. (1973) Genetic variation in *Tridacna maxima*, an ecological analog of some unsuccessful evolutionary lineages. *Evolution* 27, 177–191.
- Beesley P.L., Ross G.J.B. & Wells A. (1998) Mollusca: the Southern Synthesis. Fauna of Australia, Vol. 5. CSIRO Publishing, Melbourne.
- Benzie J.A. & Williams S.T. (1992) Genetic structure of giant clam (*Tridacna maxima*) populations from reefs in the Western Coral Sea. *Coral Reefs* 11, 135–141.
- Benzie J.A. & Williams S.T. (1997) Genetic structure of giant clam (*Tridacna maxima*) populations in the west Pacific is not consistent with dispersal by present-day ocean currents. *Evolution* 51, 768-783.
- Campbell C.A., Valentine J.W. & Ayala F.J. (1975) High genetic variation in a population of *Tridacna maxima* from the Great Barrier Reef. *Marine Biology* 33, 341–345.
- Cassista M.C. & Hart M.W. 2007. Spatial and temporal genetic homogeneity in the Arctic surfclam (*Mactromeris polynyma*). *Marine Biology* 152, 569-579.
- Chen S.Y., JI H.J., Xu S.X., Zhang Z.W. & Xu X.F. (2009) Polymorphic microsatellite DNA markers for the ark shell *Scapharca subcrenata* (Bivalve: Arcidae). *Conservation Genetics* 10, 1409-1412.
- Costantini F., Fauvelot C. & Abbiati M. (2007) Fine-scale genetic structuring in *Corallium rubrum* (L): evidences of inbreeding and limited effective larval dispersal. *Marine Ecology Progress Series* 340, 109-119.
- Daguin C., Brante A., Fernandez M. & Viard F. (2007) Isolation of 10 microsatellite markers in *Crepidula coquimbensis* (Gastropod, Calyptraeideae) for parentage analyses. *Molecular Ecology Resources* 7, 1091-1093.
- Daguin -Thiébaut C., Le Cam S. & Viard F. (2009) Isolation of 11 microsatellite markers in *Crepidula convexa* (Gastropoda, Calyptraeideae) for parentage analyses. *Molecular Ecology Resources* 9, 917-920.

- Dupont L. & Viard F. (2003) Isolation and characterization of highly polymorphic microsatellite markers from the marine invasive species *Crepidula fornicata* (Gastropoda: Calyptraeidae). *Molecular Ecology Notes* 3, 498– 500.
- Fauvelot C. (2005) Isolation and characterization of microsatellites in two tropical butterflies, *Drupadia theda* and *Arhopala epimuta* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Molecular Ecology Notes* 5, 724-726.
- Fauvelot C., Bernardi G. & Planes S. (2003) Reductions in the mitochondrial DNA diversity of coral reef fish provide evidence of population bottlenecks resulting from Holocene sea-level change. *Evolution* 57, 1571–1583.
- Fauvelot C., Lemaire C., Planes S. & Bonhomme F. (2007) Inferring gene flow in coral reef fishes from different molecular markers: which loci to trust? *Heredity* 99, 331–339.
- Fauvelot C., Cleary D.F.R. & Menken S.B.J. (2006) Short term impact of 1997/98 ENSO-induced disturbance on abundance and genetic variation in a tropical butterfly. *Journal of Heredity* 97, 367-380.
- Fauvelot C., Bertozzi F., Costantini F., Airoldi L. & Abbiati M. (2009) Lower genetic diversity of populations of the limpet *Patella caerulea* on urban coastal structures compared to natural rocky habitats. *Marine Biology* 156, 2313-2323.
- Gilbert A. Dumas P. & Andréfouët S. (2009) Statut des populations des espèces de bénitiers (Tridacnidae) de Nouvelle Calédonie à travers une metaanalyse des études réalisées depuis 2004. Rapport Zonéco, Août 2009, 23 pages.
- Green A. & Craig P. (1999) Population size and structure of giant clams at Rose Atoll, an important refuge in the Samoan Archipelago. *Coral Reefs* 18, 205-211.
- Hedgecock D., Li G., Hubert S., Bucklin K. & Ribes V. (2004) Widespread null alleles and poor cross-species amplification of microsatellite DNA loci cloned from the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Journal of Shellfish Research* 23, 379–385.

- Hellberg M.E., Burton R.S., Neigel J.E. & Palumbi S.R. (2002) Genetic assessment of connectivity among marine populations. *Bulletin of Marine Science* 70, 273–290.
- Kimura M. (1983) The neutral theory of molecular evolution. Cambridge University Press, Cambridge
- Laurent V., Planes S. & Salvat B. (2002) High variability of genetic pattern in giant clam (*Tridacna maxima*) populations within French Polynesia. *Biological Journal of the Linnean Society* 77, 221-231.
- Lucas J.S. (1988) Giant clams: description, distribution and life history. In: *Giant clams in Asia and the Pacific* (ed. by J.W. Copland & J.S. Lucas), pp. 21–32, Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra.
- Lucas J.S. (1994) The biology, exploitation, and mariculture of giant clams (Tridacnidae). *Review in Fisheries Science* 2, 181-223.
- Meglécz E. (2007) MicroFamily: A computer program for detecting flanking region similarities among different microsatellite loci. *Molecular Ecology Notes* 7, 18-20.
- Meglécz E., Anderson S., Bourguet D., Butcher R., Caldas A., Cassel-Lundhagen A., Coeur d'Acier A., Dawson D., Faure N., Fauvelot C., Franck P., Harper G., Keyghobadi N., Kluetsch C., Muthulakshmi M., Nagaraju J., Patt A., Péténian F., Silvain J,F. & Wilcock H. (2007) Microsatellite flanking region similarities among different loci within insect species. *Insect Molecular Biology* 16, 175-185.
- Nei M. & Graur D. (1984) Extend of protein polymorphism and the neutral mutation theory. *Evolutionary Biology* 17, 73-118.
- Nuryanto A. & Kochzius M. (2009) Highly restricted gene flow and deep evolutionary lineages in the giant clam *Tridacna maxima*. *Coral Reefs* 28, 607–619.
- Palumbi S.R. (2004) Marine reserves and ocean neighbourhoods: The spatial scale of marine

populations and their management. *Annual Review Environmental Research* 29, 31-68.

- Sale P.F., Cowen R.K., Danilowicz B.S., Jones G.P., Kritzer J.P., Lindeman K.C., Planes S., Polunin N.V.C., Russ G.R., Sadovy Y.J. & Steneck R.S. (2005) Critical science gaps impede use of notake fishery reserves. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 74–80.
- Simon-Bouhet B., Daguin C., Garcia-Meunier P. & Viard F. (2005) Polymorphic microsatellites for the study of newly established populations of the gastropod *Cyclope neritea*. *Molecular Ecology Notes* 5, 121-123.
- van Loon E.E., Cleary D.F.R. & Fauvelot C. (2007) ARES: a software to compare allelic richness between uneven samples. *Molecular Ecology Notes* 7, 579-582.
- Wahlund S. (1928) Zusammensetzung von Population und Korrelationserscheinung vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. *Hereditas* 11, 65–106.
- Wantiez L., Bouilleret F., Clément G. & Virly S. (2007) Communautés biologiques et habitats coralliens de l'île des Pins. *Province Sud de la Nouvelle-Calédonie, Université de la Nouvelle-Calédonie.* 67 pages.
- Wantiez L., Sarramégna S. & Virly S. (2008) Communautés biologiques et habitats coralliens de la réserve intégrale Merlet. *Province Sud de la Nouvelle-Calédonie, Aquarium des lagons.* 77 pages.
- Weetman D., Hauser L., Shaw P.W. & Bayes M.K. (2005) Microsatellite markers for the whelk *Buccinum undatum. Molecular Ecology Notes* 5, 361-362.
- Weir B.S. & Cockerham C.C. (1984) Estimating Fstatistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38, 1358-1370.
- Wells S. (1996) *Tridacna maxima*. In: IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 29 Oct 2009.

Les bénitiers en Nouvelle-Calédonie : Conclusion & recommandations







PROGRAMME D'EVALUATION DES RESSOURCES MARINES DE LA ZONE ECONOMIQUE DE NOUVELLE-CALEDONIE Les données acquises au travers de ce projet débouchent un certain nombre de conclusions et de recommandations associées.

Le point majeur concerne le statut global des populations de bénitiers en Nouvelle-Calédonie, que l'on peut considérer comme « intermédiaire » (en dépit de toute l'imprécision associée à un tel qualificatif) si l'on se réfère aux données régionales compilées récemment par Othman et al (2010). Au vu du risque sérieux d'un déficit chronique de recrutement pouvant affecter le territoire si l'érosion des populations se poursuit, il apparaît urgent de prendre des mesures garantissant *au minimum* le maintien des densités de bénitiers adultes sur les récifs de Nouvelle-Calédonie.

Une des possibilités peut être la protection de *certaines* zones/récifs « stratégiques » présentant des populations de bénitiers en forte densité. En effet, dans la mesure où les analyses génétiques confirment qu'il existe bien une connectivité écologique entre récifs distants, protéger (au minimum) une sélection de sites « exportateurs » de larves constitue une option réaliste, en particulier si l'on s'appuie sur cadre des AMP (Aires Marines Protégées) existant actuellement sur le territoire.

 Pour le grand ensemble « lagon sud », la réserve Merlet constitue ainsi une entité originale dont l'importance en terme de diversité génétique et de stock est confirmée pour les différentes espèces de bénitiers (notamment pour *T. derasa*, très peu représenté à l'échelle du territoire).

Certains indices (tas de coquilles abandonnées) laissent néanmoins penser que cette zone n'est malheureusement pas exempte de braconnage, dont il faudrait limiter au maximum l'impact sur des populations encore abondantes —en particulier sur les individus de grande taille caractérisés par une fécondité probablement élevée que l'on peut encore observer dans cette zone.

• La zone de la « grande corne sud » abrite également des populations diversifiées, denses, comportant également des individus de grande taille à fort potentiel reproducteur.

Non protégée si ce n'est pas son éloignement de la côte, cette zone subit une pression de pêche encore limitée ; elle mériterait de faire l'objet de mesures conservatoires ciblant les bénitiers et/ou d'autres espèces récifales, dont la richesse observée (mais non quantifiée dans le cadre de cette étude) lui confère une importance écologique particulière.

• Le cas de Maré, dont les populations de *T. maxima* apparaissent distinctes de celles de l'ensemble « grand lagon sud », indique que la présence de différents stocks de bénitiers distincts à l'échelle du territoire est tout-à-fait envisageable. Ce pourrait en particulier être le cas entre les population de la côte Ouest et celles de la côte Est -à priori peu susceptibles d'échange de larves importants dans le contexte des courants dominants-, voire de certaines zones isolées du territoire (Belep, Chesterfield, Surprises etc.). Maintenant que le

développement des outils méthodologiques (marqueurs microsatellites spécifiques de *T. maxima*) est pour l'essentiel achevé, clarifier ces questions porteuses d'enjeux de gestion concrets ne présente guère de difficultés majeures.

Sur Maré, la majorité des récifs visités abrite des populations globalement clairsemées, en très forte régression d'après les pêcheurs, dont le renouvellement naturel semble à première vue difficile. Seule la zone nord-est (Cap Roussen, baie de l'Allier) constitue une exception avec des densités de bénitiers significatives et un habitat relativement diversifié : elle constituerait de fait un choix pertinent pour des mesures conservatoires de type AMP.

• Les sites situés en province nord (Koné et au-delà) abritent très généralement des populations dont les caractéristiques en terme de densités (plus élevées) et tailles individuelles (d'avantage de gros individus) se rapprochent de celles de Merlet et de la corne Sud, par opposition avec les récifs du lagon Sud-Ouest (zone du grand Nouméa) et de Maré.

Même si de fortes présomptions existent quant à la responsabilité directe de la pêche sur les populations de bénitiers du sud et de Maré, l'absence de données quantitatives sur la pêche non-professionnelle (pêche vivrière et de subsistance) constitue un obstacle majeur à l'évaluation de son impact sur le territoire. Combler cette lacune permettrait de mieux appréhender la réalité de la pression de pêche sur la ressource afin d'anticiper les risques d'érosion des populations dans les zones les plus sensibles. Dans l'intervalle, renforcer la protection de sites « riches » en bénitiers (ex. récifs des zones de Pouébo, Hienghène, Poum) afin de maintenir le potentiel de renouvellement naturel des populations devrait constituer une priorité.