

**THESE DE DOCTORAT
DE L'ECOLE PRATIQUE DES HAUTES ETUDES**

Mention « Systèmes Intégrés, Environnement et Biodiversité »

Pour l'obtention du grade de Docteur

Spécialité : Écologie marine

Présentée par

Yann ROUSSEAU

Sujet de la thèse :

**STRUCTURE DES PEUPELEMENTS ICHTYOLOGIQUES
DES RECIFS CORALLIENS DE LA MARTINIQUE EN RELATION
AVEC LA QUALITÉ DE L'HABITAT**

Thèse présentée et soutenue à Perpignan le 29 octobre 2010 devant le jury composé de :

Jesus-Ernesto ARIAS GONZALEZ
Eric FEUTEUN
René GALZIN
Michel KULBICKI
Philippe LENFANT
Enrique MACPHERSON
Jean-Philippe MARECHAL

Examineur
Rapporteur
Co-Directeur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Co-Directeur

EPHE-Université de Perpignan
66860 Perpignan Cedex – France

École Doctorale de l'École Pratique des Hautes Études
Mention *Systèmes Intégrés, Environnement et Biodiversité*
Thèse de Doctorat
Spécialité : *Écologie marine*

Présentée par **Yann ROUSSEAU**

STRUCTURE DES PEUPELEMENTS ICHTYOLOGIQUES DES RECIFS CORALLIENS DE LA MARTINIQUE EN RELATION AVEC LA QUALITÉ DE L'HABITAT

Sous la direction de
René GALZIN
USR 3278 CNRS-EPHE
Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement
52 Av. Paul Alduy
EPHE-Université de Perpignan, 66860 Perpignan cedex – France

Et co-encadré par
Jean-Philippe MARÉCHAL
Observatoire du Milieu Marin Martiniquais
3 Av. Condorcet
97200 Fort de France - Martinique

Soutenue publiquement le 29 octobre 2010.

Devant un jury composé de :

Jesus-Ernesto ARIAS GONZALEZ
Eric FEUTEUN
René GALZIN
Michel KULBICKI
Philippe LENFANT
Enrique MACPHERSON
Jean-Philippe MARECHAL

Examineur
Rapporteur
Co-Directeur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Co-Directeur



A mon Papi,

Remerciements

Eh voilà enfin le moment des remerciements, finalisant ce manuscrit et ces 3 ans et demi de travail, période de tous les états psychologiques (stress, anxiété, joie...) mais ô combien enrichissante. Cette thèse aura été possible grâce à l'aide et le soutien de nombreuses personnes qui m'ont permis de conduire ce projet jusqu'à son terme. Après ces années passées en Martinique et ces derniers mois à Perpignan, je souhaite donc par ces quelques lignes leur témoigner ma reconnaissance.

Je tiens à remercier en premier lieu le directeur de l'Observatoire du Milieu Marin Martiniquais et co-encadrant de la thèse, Jean-Philippe Maréchal, à l'origine du projet. Merci de la confiance et de la disponibilité que tu m'as accordé pour mener à bien cette étude, notamment concernant la réalisation de la phase terrain.

Je remercie ensuite sincèrement le Professeur René Galzin pour avoir accepté la direction de cette thèse dans des conditions bien particulières, pour m'avoir accueilli dans son laboratoire à Perpignan lors la phase rédactionnelle de ce travail et enfin pour sa disponibilité et son soutien.

Cette étude n'aurait évidemment pas été possible sans les financeurs. Je remercie la DIREN Martinique et tout particulièrement son directeur M. Jean-Louis Vernier et les deux chargés de mission en environnement marin qui ont suivi de près l'évolution financière du projet, Gilles Battedou et Fabien Védie. Pour avoir financé ce projet, j'adresse également mes remerciements au ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement Durable et de la Mer (programme IFRECOR), au ministère de l'Outre-Mer, à l'Union Européenne (FEDER) et le conseil Régional de Martinique.

Je tiens à adresser mes remerciements les plus sincères aux membres du jury pour avoir bien voulu juger ce travail.

Pour m'avoir recruté dans leur structure et accordé leur confiance, je voudrais aussi remercier tous les membres du bureau de l'OMMM, Bernard Renaudie, Josiane Mahieu, Claude Séraline et Laurent Juhel. Merci Bernard pour ta disponibilité malgré ton emploi du temps de ministre et pour m'avoir fait partager ta grande expérience et connaissance des récifs et poissons martiniquais, mais aussi tes histoires, péripéties et expressions très imagées bien à toi.

Un grand merci également à Eric Feunteun, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle et directeur de la Station de Dinard et à Alexandre Carpentier pour leur accueil dans le laboratoire du CRESCO, pour leur aide dans le traitement des données et l'apprentissage des logiciels d'analyses multivariées.

La thèse aura été un travail d'équipe, notamment sur le terrain. Hormis Jean-Philippe qui aura été mon principal binôme, je tiens à remercier mon second équipier « benthos », Hélène Legrand-Delvaux. Le bon déroulement de cette phase, je le dois aussi aux différents clubs de plongée de la Martinique qui se sont impliqués dans le projet : le club de plongée du Marin « Paradis Plongée » avec Rémi (« super Rémi ») et Fred (« appelez moi maître ») toujours à nos petits soins, le club de Saint-Pierre « Papa d'Lo » avec Jacques-Yves, le club de la Pointe du Bout « Espace Plongée » avec Walter, Céline et Nico le photographe et le club de Schoelcher de « la Batelière » avec Eric, Nico et Antoine.

Je remercie aussi tous les autres clubs avec qui j'ai pu partager ma passion du milieu marin et passer du bon temps dans le cadre d'autres études ou lors de plongées loisirs, notamment le club du Diamant « Sub Diamond Rock » avec Karim, Carine, Greg et Ronan, le club de Sainte-Luce Plongée avec Patrice, et le club du Prêcheur « Alizé Plongée » avec Lulu.

Merci aussi à tous mes collègues et autres doctorants de Martinique, Cécile, Priscilla, Laurent, Marie, Jessica, Gégé, Marine, Héloïse, pour tous les moments passés ensemble au boulot et en dehors, les apéros, les soirées barbecues et bivouac, les rando, les plongées... Tant de moments partagés aussi avec des amis restés en Martinique qui ont supporté mes sujets de discussion répétitifs inhérents à ma thèse et quelque peu soulants. Merci à Caro, Nysm, Alain, Sonia, Aurélien, Nadine, Julie, Steph, François, Jean, Béa, Marion, Carine, Julie, Claire et Seb pour votre patience.

Je n'oublie pas non plus les pêcheurs de Fond Lahaye, Gaston et Moïse, pour leur sympathie et pour m'avoir fait partager l'expérience des DCP (mais sous l'eau) et fait découvrir la vie locale martiniquaise et les fameux poissons grillés cuisinés par le chef Steve (« Capt'ain Floup »).

Je tiens à remercier aussi tous les chercheurs, personnels et doctorants du Centre de Biologie et d'Ecologie Tropicale et Méditerranéenne de Perpignan pour leur accueil, leurs conseils et leur amitié. Merci en particulier à Philippe, Gilles, Suzanne, Barbara, Anne, Nathalie, Chirine, Sarah, Pablo, Erwan, Pierre, Kamal, Johann, Jérémy, Mohsen pour leur bonne humeur, leur aide, nos discussions, et pour certains les soirées beach volley.

Enfin, je tiens à remercier tout particulièrement ma famille et mes parents. Papa et maman, merci d'avoir toujours cru en moi, de m'avoir soutenu et aidé dans tous les domaines et pour tout le reste. Et non, je n'oublie pas ma doudou, ô combien importante pour moi, qui malgré mes humeurs m'a toujours encouragé et aidé dans les moments difficiles. Merci, pour ta patience et ton soutien.

RESUME

Une analyse des relations entre les peuplements ichthyologiques et leur habitat sur les structures récifales de la Martinique est proposée à travers cette étude. Les données benthiques et ichthyologiques de 14 sites ont été recueillies en plongée à l'aide de transects. Les analyses univariées et multivariées réalisées sur les données benthiques ont permis de différencier les sites selon le type de récif et le degré de dégradation. A partir des pourcentages de recouvrement des principales catégories benthiques de chaque site, une échelle de dégradation des sites a été établie. Selon l'état de santé du récif, la structure du peuplement corallien varie dans sa composition en espèces, familles et morphotypes. Les analyses croisant de manière directe ou indirecte les matrices benthiques et ichthyologiques ont également permis de mettre en évidence des spécificités du peuplement de poissons propres au type de récif et à son état de santé. Certaines espèces se sont avérées typiques des récifs bio-construits et d'autres des récifs rocheux. Ces dissemblances sont à l'origine des différences de densités, de spectre de taille et de la structure trophique observées. L'étude de la structure ichthyologique en fonction de la dégradation des récifs a révélé des différences dans la présence, les densités et les biomasses des espèces, se répercutant ensuite sur le spectre de taille du peuplement et la structure trophique. Certaines espèces indicatrices d'un récif dégradé ou non dégradé ont été identifiées. Cette dégradation profite souvent à des espèces ubiquistes et opportunistes telles que des herbivores qui vont prendre de l'importance aux dépens des carnivores et des omnivores.

Mots-clés : Martinique, Récifs coralliens, Structure benthique, Peuplement ichthyologique, Indices de dégradation de l'habitat, Analyses canoniques de redondance, Espèces indicatrices, Herbivores.

ABSTRACT

Fish assemblages of coral reefs of Martinique (French West Indies): variability with habitat structure and quality. The main aim of this work was to study the relationship between coral reef fish assemblages and their habitat in Martinique. Benthic and fish data of 14 sites were collected using the scuba diving transects method. Different univariate and multivariate analyses performed on the benthic data permitted to characterize sites according to the reef type and degradation level. A degradation scale was defined based on the cover percentage of major benthic categories on each site. The structure of coral assemblages varied in species, families and morphotypes composition depending on the degradation level of the reef. Direct or indirect cross analyses between benthic and fish matrices also permitted to show that fish assemblages' specific characteristics are related to the reef type and its health status. Some species appeared to be typical of bio-constructive reefs while other characteristic of rocky reefs. Moreover, these dissimilarities are the cause of the observed differences in densities, size spectra, and trophic structure. The study of fish structure in relation to reef degradation revealed differences in presence, densities and biomasses of species which in turn affected assemblages' size spectra and trophic structure. Finally, indicator species of degraded and non degraded reefs were identified. This degradation frequently benefits ubiquitous and opportunistic fish species like herbivores which develop over carnivores and omnivores.

Keywords: Martinique, coral reefs, benthic structure, fish assemblages, health reef index, redundancy analysis, indicator species, herbivores.

Listes des Figures

Figure I-1. Localisation géographique de la Martinique.	18
Figure I-2. Chronologie de la formation géologique de la Martinique (carte adaptée et simplifiée de Westercamp & Tazieff 1980).	20
Figure I-3. Exemples de maladies des coraux rencontrées dans la Caraïbe.	25
Figure I-4. Forte concentration d'oursins (<i>Diadema antillarum</i>) observée sur certains récifs de Martinique en 2009 (photo prise sur le site du Diamant).	26
Figure II-1. Localisation des 14 sites d'étude sur la côte Caraïbe martiniquaise. Huit sites sont situés sur des récifs bio-construits (B) et six sites sur des récifs rocheux (A) colonisés par des communautés coralliennes.	43
Figure II-2. Récapitulatif de l'effort d'échantillonnage.	48
Figure II-3. Schéma des différentes étapes de l'analyse temporelle des données.	56
Figure II-4. Schéma synthétique du traitement statistique réalisé pour étudier la structure benthique des sites d'étude.	58
Figure II-5. Schéma synthétique du traitement statistique réalisé pour étudier les peuplements ichthyologiques et la relation avec leur habitat.	59
Figure III-1. Suivi temporel des variables atmosphériques retenues pour l'étude. (A) Précipitations (histogrammes) et températures moyennes (courbe), (B) rayonnement solaire moyen et (C) vitesse moyenne du vent sur la période d'étude. Source : données Météo-France.	63
Figure III-2. Localisation géographique des stations météorologiques ayant servi à recueillir les données météorologiques lors de l'échantillonnage des sites d'étude.	64
Figure III-3. Transparence et température moyennes par saison d'échantillonnage relevées pendant l'étude (SS : saison sèche ; SH : saison humide). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	65
Figure III-4. Analyse en composantes principales des variables abiotiques et de l'ensemble des relevés réalisés sur chacun des sites pendant les deux années d'étude.	67
Figure III-5. Analyse canonique de redondance (biplot) des données benthiques, 111 relevés, 14 catégories benthiques et 5 variables abiotiques, soumise à une présélection par le biais d'un test de Monte Carlo. Les catégories benthiques sont indiquées dans la Tableau II-4.	71
Figure III-6. Analyse canonique de redondance (biplot) des données ichthyologiques, 111 relevés, 14 descripteurs synthétiques et 5 variables abiotiques. Seuls les descripteurs dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichés. Les sigles %d et %b précédant les abréviations des groupes trophiques correspondent respectivement aux densités et biomasses relatives des groupes considérés. Les abréviations des groupes trophiques sont définies dans l'Annexe 1. La mention « dens » (densité) ou « biom » (biomasse) suit les indices de diversité H' et de régularité J' pour spécifier la nature des données sur lesquelles ont été calculées les indices.	75
Figure III-7. Richesse spécifique des sites d'étude au cours des différentes missions d'échantillonnage (SS : saison sèche ; SH : saison humide). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	77
Figure IV-1. Composition benthique des 14 sites d'étude en pourcentage de recouvrement. Le nom complet de chaque catégorie benthique est donné dans le Tableau II-4 et celui des sites dans la Figure II-1.	81
Figure IV-2. Analyse en composantes principales sur les données de couvertures benthiques transformées (arcsinus, racine carré). Seules les 7 catégories principales ont été utilisées dans l'ordination. Le nom complet de chaque catégorie benthique est donné dans le Tableau II-4 et celui des sites dans la Figure II-1.	83
Figure IV-3. Classification ascendante hiérarchique sur la matrice de dissimilarité de Bray-Curtis des données de couvertures des 7 variables benthiques principales des sites d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	83
Figure IV-4. Pourcentage de recouvrement moyen (\pm écart-type) en corail relevé sur chaque site d'étude. Les sites bio-construits sont en orange et les sites rocheux en bleu. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	86
Figure IV-5. Nombre de sites sur lesquels chaque espèce de corail a été recensée.	86
Figure IV-6. Nombre total et moyen (\pm écart-type) d'espèces de corail recensées sur l'ensemble des sites d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	87
Figure IV-7. MDS réalisées à partir des données (A) présence-absence, (B) des pourcentages de recouvrements et (C) des pourcentages relatifs de recouvrement des espèces, présentes sur chaque transect échantillonné sur l'ensemble des sites d'étude. Pour chaque analyse, la différenciation des transects en fonction du type de récif (1) et des sites (2) sont étudiées. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	89
Figure IV-8. Abondances relatives (%) des espèces (A), familles (B) et morphotypes (C) de coraux recensées pendant l'étude sur les différents sites. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	90

Figure IV-9. MDS réalisées à partir des données (A) de pourcentages de recouvrements et (B) des pourcentages relatifs de recouvrement des familles présentes sur chaque transect échantillonné sur l'ensemble des sites d'étude. Pour chaque analyse, la différenciation des transects en fonction du type de récif (1) et des sites (2) sont étudiées. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	92
Figure IV-10. MDS réalisées à partir des données (A) de pourcentages de recouvrements et (B) des pourcentages relatifs de recouvrement des morphotypes présents sur chaque transect échantillonné sur l'ensemble des sites d'étude. Pour chaque analyse, la différenciation des transects en fonction du type de récif (1) et des sites (2) sont étudiées. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	95
Figure IV-11. ACP effectuée à partir des taux de recouvrement des 7 catégories benthiques majeures de l'ensemble des transects des sites rocheux. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	97
Figure IV-12. CAH effectuée à partir des taux de recouvrement des 7 catégories benthiques majeures de l'ensemble des transects des sites rocheux. Les barycentres des classes obtenues sont indiqués, la classe 1 étant en jaune, la classe 2 en rouge et la classe 3 en marron. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	97
Figure IV-13. MDS réalisées à partir des données de pourcentages de recouvrements des transects rocheux. L'état de dégradation des transects est indiqué selon l'échelle définie dans le Tableau IV-3.	99
Figure IV-14. ACP effectuée à partir des taux de recouvrement des 7 catégories benthiques majeures de l'ensemble des transects des sites bio-construits. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	101
Figure IV-15. CAH effectuée à partir des taux de recouvrement des 7 catégories benthiques majeures de l'ensemble des transects des sites bio-construits. Les barycentres des classes obtenues sont indiqués, la classe 1 étant en jaune, la classe 2 en rouge et la classe 3 en marron. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	101
Figure IV-16. MDS réalisées à partir des données de pourcentages de recouvrements des transects bio-construits. L'état de dégradation des transects est indiqué selon l'échelle définie dans le Tableau IV-4.	103
Figure IV-17. MDS réalisées à partir des données (1) de pourcentages de recouvrements et (2) des pourcentages relatifs de recouvrement des (A) espèces, (B) familles et (C) morphotypes de coraux présents sur chaque transect échantillonné sur l'ensemble des sites d'étude.	104
Figure V-1. Richesse spécifique totale (histogramme de gauche) et richesse spécifique sur transects en poissons (histogramme de droite) des différents sites d'étude. Les sites bio-construits sont en orange et les sites rocheux en bleu. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	111
Figure V-2. Nombre moyen d'espèces recensées par transect (\pm écart-type) sur chacun des sites d'étude. Les sites bio-construits sont en orange et les sites rocheux en bleu. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	112
Figure V-3. Pourcentage du nombre d'espèces par classes de fréquence d'occurrence de l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude. Entre parenthèses est indiqué le nombre d'espèces concernées par la classe correspondante.	113
Figure V-4. Pourcentage du nombre d'espèces par classe d'occurrence recensées sur chaque site. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	114
Figure V-5. MDS réalisées à partir des données présence/absence de l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude. L'organisation des transects est étudiée en fonction du type de récif (1) et des sites (2). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	114
Figure V-6. Densités moyennes par transect (\pm écart-type) sur chacun des sites d'étude. Les sites bio-construits sont en orange et les sites rocheux en bleu. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	115
Figure V-7. Densités relatives moyennes (\pm écart-type) des principales familles recensées pendant l'étude.	116
Figure V-8. Abondances relatives moyennes (\pm écart-type) des principales espèces recensées pendant l'étude.	117
Figure V-9. Abondances relatives moyennes (\pm écart-type) des différentes classes de tailles considérées pendant l'étude.	117
Figure V-10. Biomasses moyennes par transect (\pm écart-type) estimées pour chaque site d'étude. Les sites bio-construits sont en orange et les sites rocheux en bleu. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	118
Figure V-11. Biomasses relatives moyennes (\pm écart-type) des principales familles recensées pendant l'étude.	119
Figure V-12. Biomasses relatives moyennes (\pm écart-type) des principales espèces recensées pendant l'étude.	120
Figure V-13. Biomasses relatives des principales espèces recensées sur les sites d'études. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	121
Figure V-14. Biomasses relatives moyennes (\pm écart-type) des différentes classes de tailles considérées pendant l'étude.	121

Figure V-15. Croisement densités/biomasses moyennes de chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	122
Figure V-16. Structures trophiques du peuplement ichtyologique exprimées en pourcentage du nombre total d'espèces inventoriées par groupe trophique et par site. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	125
Figure V-17. Structures trophiques du peuplement ichtyologique exprimées en pourcentage du nombre moyen d'espèces recensées pour chaque groupe sur les transects de chaque site. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	125
Figure V-18. Structures trophiques du peuplement ichtyologique exprimées en pourcentage du nombre d'individus moyens observés par groupe trophique pour l'ensemble des sites d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	126
Figure V-19. Structures trophiques du peuplement ichtyologique exprimées en pourcentage de la biomasse moyenne calculée par groupe trophique pour l'ensemble des sites d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	127
Figure V-20. MDS réalisée sur les données présence/absence des espèces de poissons par site. Le type de récif auquel appartient chaque site est indiqué : rocheux en bleu et bio-construit en vert. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	129
Figure V-21. Courbe de dominance d'abondance cumulée réalisée sur le peuplement ichtyologique de chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	132
Figure V-22. Densité moyenne par transect (\pm écart-type) par classe de taille pour chaque type d'habitat. Les différences significatives entre les deux types de récif sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).	133
Figure V-23. Abondance relative par transect (\pm écart-type) par classe de taille pour chaque type d'habitat. Les différences significatives entre les deux types de récif sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).	133
Figure V-24. Courbe de dominance de biomasses cumulées réalisée sur le peuplement ichtyologique de chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	134
Figure V-25. Biomasse moyenne par transect (\pm écart-type) par classe de taille pour chaque type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).	136
Figure V-26. Biomasse relative par transect (\pm écart-type) par classe de taille pour chaque type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).	136
Figure V-27. Nombre moyen d'espèces (\pm écart-type) appartenant à chaque catégorie trophique par type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif pour une catégorie trophique sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).	138
Figure V-28. Pourcentage moyen du nombre d'espèces (\pm écart-type) appartenant à chaque catégorie trophique par type d'habitat. Les différences significatives entre les deux types de récif pour une catégorie trophique sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).	139
Figure V-29. Densité moyenne par transect (\pm écart-type) pour chaque catégorie trophique par type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif pour une catégorie trophique sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).	140
Figure V-30. Abondance relative moyenne par transect (\pm écart-type) pour chaque catégorie trophique par type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif pour une catégorie trophique sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).	140
Figure V-31. Biomasse moyenne par transect (\pm écart-type) pour chaque catégorie trophique par type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif pour une catégorie trophique sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).	141
Figure V-32. Biomasse relative moyenne par transect (\pm écart-type) pour chaque catégorie trophique par type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif pour une catégorie trophique sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).	142
Figure V-33. MDS réalisée à partir des données des descripteurs ichtyologiques synthétiques centrés-réduits. Les sites rocheux figurent en bleu et les sites bio-construits en vert. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	143
Figure VI-1. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et les descripteurs ichtyologiques synthétiques en fonction des principales catégories benthiques. Seuls les descripteurs dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichés. Les sigles %d et %b précédant les abréviations des groupes trophiques correspondent respectivement aux densités et biomasses relatives des groupes considérés.	

Les abréviations des groupes trophiques sont définies dans l'Annexe 1. La mention « dens » ou « biom » suit les indices de diversité H' et de régularité J' pour spécifier la nature des données sur lesquelles ont été calculées les indices ; « dens » pour densité et « biom » pour biomasse. Le nom complet des sites est donné Figure II-1. 149

Figure VI-2. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et la présence des espèces de poissons en fonction des principales catégories benthiques. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichées. Les noms complets des espèces sont donnés dans l'Annexe 1 ceux des sites dans la Figure II-1. 151

Figure VI-3. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et les densités des espèces de poissons en fonction des principales catégories benthiques. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichées. Les noms complets des espèces sont donnés dans l'Annexe 1 et ceux des sites dans la Figure II-1. 153

Figure VI-4. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et les biomasses des espèces de poissons en fonction des principales catégories benthiques. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichées. Les noms complets des espèces sont donnés dans l'Annexe 1 et ceux des sites dans la Figure II-1. 155

Figure VI-5. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et les abondances de poissons par classes de tailles en fonction des principales catégories benthiques. Le nom complet des sites est donné Figure II-1. 157

Figure VI-6. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et les biomasses de poissons par classes de tailles en fonction des principales catégories benthiques. Le nom complet des sites est donné Figure II-1. 158

Figure VI-7. Analyse canonique de redondance effectuée sur les descripteurs ichtyologiques synthétiques des récifs bio-construits (A) et rocheux (B), et les principales catégories benthiques. Seuls les descripteurs dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 5% sont affichés. Les sigles %d et %b précédant les abréviations des groupes trophiques correspondent respectivement aux densités et biomasses relatives des groupes considérés. Les abréviations des groupes trophiques sont définies dans l'Annexe 1. La mention « dens » ou « biom » suit les indices de diversité H' et de régularité J' pour spécifier la nature des données sur lesquelles ont été calculées les indices ; « dens » pour densité et « biom » pour biomasse. Le nom complet des sites est donné Figure II-1. 161

Figure VI-8. Analyse canonique de redondance réalisée à partir des données présence/absence (1) et des densités (2) des espèces des récifs bio-construits (A) et rocheux (B) et les principales catégories benthiques. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichées. Les noms complets des espèces sont donnés dans l'Annexe 1 et ceux des sites dans la Figure II-1. 163

Figure VI-9. Analyse canonique de redondance réalisée à partir des biomasses des espèces (3) et des densités par classe de taille (4) pour des récifs bio-construits (A) et rocheux (B) et les principales catégories benthiques. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichées. Les noms complets des espèces sont donnés dans l'Annexe 1 et ceux des sites dans la Figure II-1. 167

Figure VII-1. Densité moyenne (\pm écart-type) des poissons herbivores par sites d'échantillonnage. Les sites bio-construits figurent en orange et les sites rocheux en bleu. Le nom complet des sites est donné Figure II-1. 173

Figure VII-2. Densité moyenne (\pm écart-type) en oursins diadèmes par sites d'échantillonnage. Les sites bio-construits figurent en orange et les sites rocheux en bleu. L'état de santé des sites est indiqué entre parenthèses (1 : peu dégradé – 2 : moyennement dégradé – 3 : dégradé). Le nom complet des sites est donné Figure II-1. 174

Figure VII-3. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et les densités des espèces herbivores en fonction des principales catégories benthiques. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichées. Les noms complets des espèces sont donnés dans l'Annexe 1 et ceux des sites dans la Figure II-1. 175

Figure VIII-1. Photographies des principales espèces ressortant des différentes analyses comme caractéristiques d'un état de santé des récifs martiniquais. 206

Figure IX-1. Schéma adapté de Bruno et al. (2009) sur les différents degrés de dégradation ou états écologiques d'un récif corallien, en fonction de la couverture relative en corail vivant et en macroalgues. 220

Figure IX-2. Evolution des couvertures des principales catégories benthiques (%) permettant de caractériser l'état du récif en fonction du degré de dégradation des récifs bio-construits et rocheux. 220

Figure IX-3. Boucle de rétroaction représentant l'ensemble des facteurs et processus régulant les relations de compétition entre les macroalgues et les coraux sur les récifs coralliens. L'action de perturbations accidentelles ou chroniques, d'origine naturelle ou anthropique, sur les relations algues/coraux est représentée par des flèches en pointillés. Les processus bioécologiques jouant un rôle dans la relation de compétition algues/coraux sont représentés par des flèches noires, dont l'épaisseur représente l'importance relative de chaque processus. Les « accidents » biologiques comprennent des phénomènes majeurs ponctuels comme des maladies ou des

<i>explosions démographiques d'espèces invasives et destructrices. Les algues non palatables sont des algues non consommables par les organismes herbivores. Schéma tiré de Carassou et al. (2009) initialement adapté de Norström et al. (2009).....</i>	<i>221</i>
Figure IX-4. <i>Schéma synthétique des conséquences de la dégradation des récifs coralliens (en couleur) sur les principales interactions entre les catégories benthiques et les catégories trophiques ichtyologiques (flèches noires). Les impacts négatifs sur un compartiment sont indiqués en bleu et les impacts positifs en rouge.</i>	<i>222</i>
Figure IX-5. <i>Schéma traduit de Perez et al. (2009) du réseau de causes à effets de l'écosystème récifal et des activités anthropiques. Les flèches indiquent la direction des relations. Les cercles gris représentent les facteurs socio-économiques majeurs.</i>	<i>226</i>

Liste des tableaux

Tableau II-1. Classes d'abondances et de tailles utilisées lors du comptage visuel des poissons.	47
Tableau II-2. Récapitulatif des transects réalisés sur les différents sites pendant l'étude. Le nom complet des sites est indiqué Figure II-1.....	48
Tableau II-3. Transformation des données utilisées avant traitement statistique.	53
Tableau II-4. Description des catégories benthiques prises en compte pendant l'étude.....	57
Tableau III-1. Coefficients de corrélations de rangs de Spearman entre le taux de recouvrement des différentes catégories benthiques supérieur à 5% et le vecteur temps pour chaque site. Un test montrant une différence significative est suivi d'une PERMANOVA afin d'identifier les missions qui diffèrent (M1 à M4 désigne les missions par ordre chronologique). NS : non significatif. NA : test non réalisé (<5% de recouvrement). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	69
Tableau III-2. Résultats de l'ACR des données benthiques, 111 relevés, 14 catégories et 5 variables abiotiques.	71
Tableau III-3. Résultats des analyses PERMANOVA réalisées sur les deux compartiments algaux majeurs pouvant présenter des variations saisonnières : les macroalgues (MALG) et le gazon algal (TURF). NS : non significatif. NA : test non réalisé (<5% de recouvrement). (M1 à M4 désigne les missions par ordre chronologique). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.....	72
Tableau III-4. Résultats de l'ACR des données ichthyologiques, 111 relevés, 14 descripteurs synthétiques et 5 variables abiotiques. Les variables significatives sont indiquées (**<1%).	75
Tableau III-5. Résultats des coefficients de corrélations de rangs de Spearman entre la richesse spécifique et le vecteur temps pour chaque site. Un test montrant une différence significative est suivi d'une PERMANOVA afin d'identifier les missions qui diffèrent (M1 à M4 désigne les missions par ordre chronologique). NS : non significatif. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	77
Tableau IV-1. Pourcentage de recouvrement moyen (\pm Ecart-type) des 7 catégories benthiques majoritaires constituant l'habitat des 14 sites d'étude.	81
Tableau IV-2. Corrélations de Spearman entre les 7 catégories benthiques majeures. Les résultats significatifs sont indiqués en caractère gras suivis du degré de précision (* : $p<0,05$; ** : $p<0,01$).....	84
Tableau IV-3. Echelle de classification des états de dégradation des récifs rocheux à partir des pourcentages de recouvrement benthique.....	99
Tableau IV-4. Echelle de classification des états de dégradation des récifs bio-construits à partir des pourcentages de recouvrement benthique.	102
Tableau IV-5. Résultats des analyses SIMPER différenciant les états de santé 1 et 3, réalisées sur les taux de recouvrement et les taux de recouvrement relatifs des espèces, familles et morphotypes de coraux de l'ensemble des transects. Les résultats sont présentés en indiquant la contribution relative (contrib%) des constituants par ordre d'importance jusqu'à une contribution cumulée (Cum.%) de 90%. La dominance d'un constituant sur un état de santé donné est indiqué par le signe positif (+).	106
Tableau V-1. Tableau récapitulatif des différents indices et descripteurs ichthyologiques pour chacun des sites d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.....	123
Tableau V-2. Résultats de l'analyse SIMPER réalisée sur les données présence/absence des espèces de poissons de chaque site, différenciant les habitats. Les résultats sont présentés en indiquant la contribution relative (contrib%) des constituants par ordre d'importance jusqu'à une contribution cumulée (Cum.%) de 50%. L'affinité d'une espèce pour un type de récif est indiquée par le signe positif (+).	129
Tableau V-3. Résultats de l'analyse SIMPER différenciant les habitats, réalisée sur les données présence/absence des espèces de poissons de chaque transect. Les résultats sont présentés en indiquant la contribution relative (contrib%) des constituants par ordre d'importance jusqu'à une contribution cumulée (Cum.%) de 50%. L'affinité d'une espèce pour un type de récif est indiquée par le signe positif (+).	130
Tableau V-4. Résultats de l'analyse SIMPER différenciant les types de récifs, réalisée sur les données d'abondance des espèces de chaque transect. Les résultats sont présentés en indiquant la contribution relative (contrib%) des constituants par ordre d'importance jusqu'à une contribution cumulée (Cum.%) de 50%. L'affinité d'une espèce pour un type de récif est indiquée par le signe positif (+).	132
Tableau V-5. Résultats de l'analyse SIMPER réalisée sur les données des biomasses des espèces de chaque transect, différenciant les habitats. Les résultats sont présentés en indiquant la contribution relative (contrib%) des constituants par ordre d'importance jusqu'à une contribution cumulée (Cum.%) de 50%. L'affinité d'une espèce pour un type de récif est indiquée par le signe positif (+).	135
Tableau V-6. Résultats de l'analyse SIMPER différenciant les habitats, réalisée sur les descripteurs synthétiques de chaque transect. Les résultats sont présentés en indiquant la contribution relative (contrib%) des constituants par ordre d'importance jusqu'à une contribution cumulée (Cum.%) de 50%. L'affinité d'un	

descripteur pour un type de récif est indiquée par le signe positif (+). Les sigles %d et %b précédant les abréviations des groupes trophiques correspondent respectivement aux densités et biomasses relatives des groupes considérés. Les abréviations des groupes trophiques sont définies dans l'Annexe 1. 143

Tableau VI-1. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les descripteurs ichtyologiques de l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude. 150

Tableau VI-2. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les données présence/absence des espèces de poissons recensées sur l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude. 151

Tableau VI-3. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les données de densités des espèces de poissons recensées sur l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude. 153

Tableau VI-4. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les données de biomasses des espèces de poissons recensées sur l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude. 154

Tableau VI-5. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les abondances de poissons par classe de taille recensées sur l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude. 156

Tableau VI-6. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les biomasses de poissons par classe de taille recensées sur l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude. 158

Tableau VII-1. Corrélations de Spearman (ρ) entre les principales variables benthiques de l'habitat et les densités des espèces herbivores recensées pendant l'étude. Les corrélations significatives sont indiquées en caractère gras suivi de leur seuil de confiance représenté par * (<5%) ou ** (<1%). Seules les espèces présentant au moins une corrélation significative figurent dans le tableau. Les noms complets des variables et des espèces sont donnés dans le Tableau II-4 et l'Annexe 1. 177

Tableau VII-2. Corrélations de Spearman (ρ) entre l'état de dégradation de l'habitat (défini auparavant selon 3 classes) et les densités des espèces herbivores recensées pendant l'étude. Les corrélations significatives sont indiquées en caractère gras suivi de leur seuil de confiance représenté par * (<5%) ou ** (<1%). Seules les 15 espèces ayant le plus d'affinité avec les variables benthiques figurent dans le tableau. Le nom complet des espèces est donné dans l'Annexe 1. 179

Tableau VII-3. Résultats des tests de Kruskal-Wallis sur les données densités des 8 espèces herbivores ayant montré préalablement une corrélation avec la dégradation de l'habitat (classes de dégradation). La classe de dégradation (1) correspond à un habitat peu dégradé, la classe (2) à un habitat moyennement dégradé et la classe (3) à un habitat dégradé. Le nom complet des espèces est donné dans l'Annexe 1. 179

Table des matières

CHAPITRE I : PROBLEMATIQUE SCIENTIFIQUE.....	17
1. Les récifs coralliens de la Martinique.....	18
1.1. Présentation générale	18
1.2. Le milieu récifal, un écosystème fragile	21
2. Relation habitat récifal/peuplement ichtyologique.....	33
3. Etat des connaissances des récifs martiniquais.....	34
3.1. Historique des travaux	34
3.2. Données récoltées.....	35
4. Objectifs de la thèse	37
CHAPITRE II : MATERIELS ET METHODES	41
1. Présentation des sites d'étude	42
2. Stratégie d'échantillonnage.....	44
2.1. Choix de la méthode d'échantillonnage.....	44
2.2. Descriptif de la méthode d'échantillonnage	45
2.3. Suivi temporel	48
2.4. Limites de l'échantillonnage.....	49
2.5. Choix des descripteurs ichtyologiques	50
3. Traitements et analyses des données.....	52
3.1. Prétraitement et transformation des données	53
3.2. Analyses exploratoires utilisées	54
3.3. Descriptif et déroulement du traitement des données	56
CHAPITRE III : ETUDE TEMPORELLE DES PEUPEMENTS.....	61
1. Etude des facteurs climatiques saisonniers pendant l'étude	62
1.1. Variables atmosphériques mesurées	62
1.2. Variables océaniques mesurées	64
1.3. Effets combinés des variables sur les sites d'étude	66
2. Variations temporelles du compartiment benthique.....	67
2.1. Recherche de tendances évolutives.....	68
2.2. Recherche de variations saisonnières	70
3. Variations temporelles du peuplement ichtyologique	73
3.1. Recherche de variations saisonnières	74
3.2. Recherche de variations interannuelles	76
CHAPITRE IV : ETUDE DES HABITATS RECIFAUX DE LA COTE CARAÏBE.....	79
1. Caractérisation benthique des sites.....	80
1.1. Au travers des catégories benthiques	80
1.2. Caractérisation benthique des sites au travers du compartiment corallien	85
2. Relation entre constitution benthique et dégradation des sites	96

2.1. Cas de l'habitat rocheux	96
2.2. Cas de l'habitat bio-construit	100
2.3. Evolution de la communauté corallienne des récifs bio-construits en fonction de la dégradation.....	103

CHAPITRE V : DESCRIPTION GENERALE DES PEUPEMENTS ICHTYOLOGIQUES DE LA MARTINIQUE..... 109

1. Composition et richesse ichtyologiques de la Martinique.....	110
2. Caractérisation des peuplements à l'aide des descripteurs ichtyologiques.....	111
2.1. Richesse spécifique	111
2.2. Nombre d'espèces par transect	112
2.3. Présence/absence et occurrences des espèces	112
2.4. Densités	115
2.5. Biomasses.....	118
2.6. Croisement densités/biomasses	122
2.7. Diversité et régularité.....	122
2.8. Descripteurs trophiques.....	123
3. Variations spatiales des descripteurs selon le type de récif.....	128
3.1. Richesse spécifique	128
3.2. Nombre d'espèces par transect	128
3.3. Présence/absence des espèces	128
3.4. Densités	131
3.5. Biomasses.....	134
3.6. Croisement densités/biomasses : Courbe k-dominance.....	137
3.7. Diversité et régularité.....	137
3.8. Descripteurs trophiques.....	138
3.9. Combinaison des différents descripteurs (MDS).....	143

CHAPITRE VI : ANALYSES CANONIQUES ASSOCIANT LE SUBSTRAT ET LE PEUPEMENT ICHTYOLOGIQUE..... 147

1. Relations entre le peuplement de poissons et le type de récif.....	148
1.1. Mise en relation des descripteurs ichtyologiques synthétiques et de l'habitat.....	148
1.2. Mise en relation des données présence/absence des espèces de poissons de l'habitat.....	150
1.3. Mise en relation des densités des espèces de poissons et de l'habitat	152
1.4. Mise en relation des biomasses des espèces de poissons avec l'habitat.....	154
1.5. Mise en relation du spectre de taille des individus avec l'habitat	156
2. Etude du peuplement ichtyologique en fonction de la dégradation de l'habitat	159
2.1. Analyse de redondance avec les descripteurs synthétiques.....	160
2.2. Analyse de redondance avec la présence/absence des espèces de poissons.....	162
2.3. Analyse de redondance avec les densités des espèces de poissons	164
2.4. Analyse de redondance avec les biomasses des espèces de poissons.....	166
2.5. Analyse avec densités par classes de taille.....	168

CHAPITRE VII : ETUDE APPROFONDIE DU COMPARTIMENT HERBIVORE 171

1. Caractéristiques générales	172
1.1. Des densités ichtyologiques herbivores	172
1.2. Des densités d'oursins.....	173
2. Organisation du compartiment herbivore sur la côte Caraïbe	174
2.1. Structure des communautés herbivores en fonction de l'habitat	174

2.2. Préférence des espèces herbivores pour un habitat : analyse des corrélations	176
CHAPITRE VIII : DISCUSSION GENERALE	181
1. Structure de l'habitat	183
1.1. Constitution benthique, reflet du type de récif	183
1.2. Structure benthique et état de santé des récifs martiniquais.....	186
2. Structure du peuplement ichtyologique	191
2.1. Le peuplement ichtyologique récifal de la côte ouest de la Martinique.....	192
2.2. Structure du peuplement ichtyologique, reflet du type de récif	197
2.3. Le peuplement ichtyologique martiniquais face à la dégradation	200
2.4. Rôle de l'herbivorie dans la dégradation des récifs	210
2.5. Les espèces herbivores, signes de dégradation des récifs ?.....	212
CHAPITRE IX : CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES	217
1. Synthèse des résultats.....	218
2. perspectives	223
BIBLIOGRAPHIE	229
ANNEXES	255

Chapitre I. Problématique scientifique



1. Les récifs coralliens de la Martinique

1.1. Présentation générale

a. Géographie

Située dans l'archipel des Petites Antilles par 14°36' de latitude Nord et 64°12' de longitude Ouest, la Martinique est une île volcanique d'une superficie de 1 128 km² (Figure I-1). Bordée par l'océan Atlantique à l'Est et la mer des Caraïbes à l'Ouest, sa longueur nord-sud est d'environ 60 km et sa plus grande largeur de 30 km.

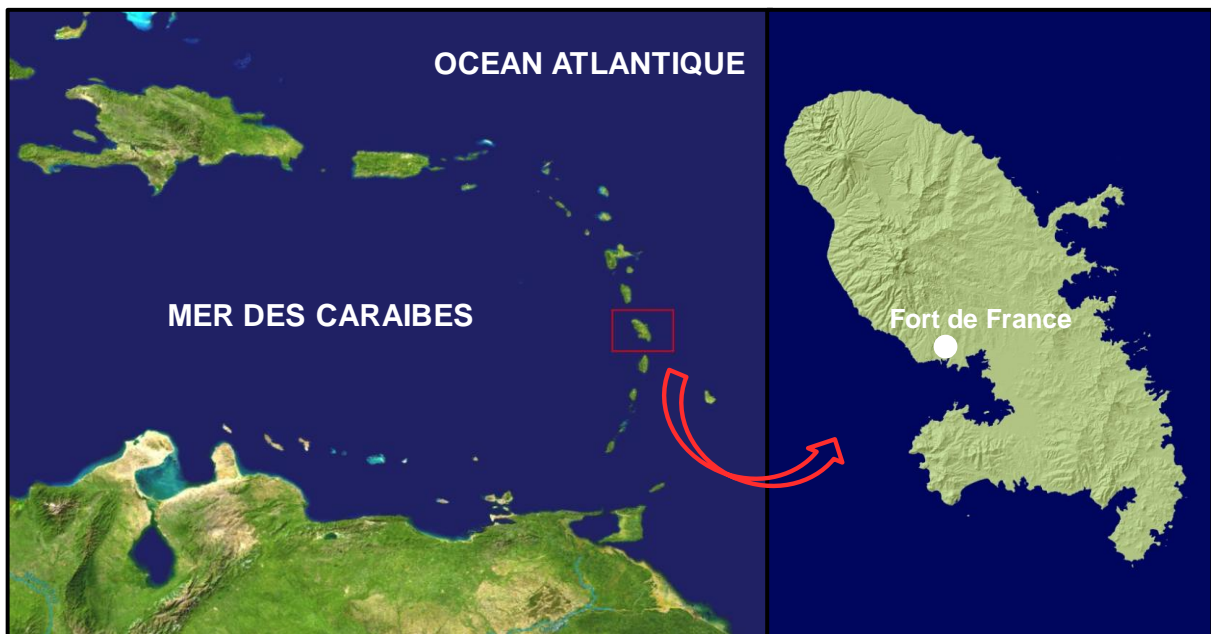


Figure I-1. Localisation géographique de la Martinique.

La Martinique est un Département d'Outre-mer français (DOM) divisé en 34 communes. Sa population était estimée à 403 000 habitants en 2008 (+ 5,8% depuis 1999 ; source INSEE) soit une densité moyenne de 357 habitants par km² (plus de trois fois la moyenne nationale). La population est répartie essentiellement sur le littoral puisque la frange côtière (2 km) accueille le tiers de la population (Saffache *et al.* 2004). Fort-de-France, préfecture de l'île, constitue la plus grosse agglomération avec près de 100 000 habitants (source INSEE).

Le PIB par habitant s'élevait à 19 050 € en 2006 (source INSEE), soit environ 65% du niveau national. Le taux de chômage représentait 22,4% de la population active en juin 2008. L'économie générale repose essentiellement sur le secteur tertiaire (69% en 2004). En 2001,

le secteur primaire composé à 90% par l'agriculture et 10% par la pêche, ne constituait que 6% du PIB. La culture de la banane et de la canne à sucre domine les activités agricoles alors que les eaux martiniquaises (45 000 km²) sont surtout exploitées par la pêche, essentiellement artisanale.

b. Cadre climatique de la Martinique

De part sa localisation géographique, la Martinique bénéficie d'un climat tropical soumis aux régimes de vents d'est, ou Alizés. La température est relativement constante toute l'année (moyenne entre 24 et 27°C) et le taux d'humidité élevé (humidité relative d'environ 75% - Starmuhlner & Thézien 1982). Les précipitations sont abondantes pendant la saison des pluies ou hivernage (juillet à novembre) et plus sporadiques pendant la saison sèche ou carême (décembre à juin). Le niveau des précipitations est inégalement réparti sur le territoire, responsable des forts contrastes de végétations et de paysages entre les forêts du nord (jusqu'à 10 m par an) et la brousse épineuse des côtes sous le vent et au sud de l'île (moins de 1,5m par an - Starmuhlner & Thézien 1982).

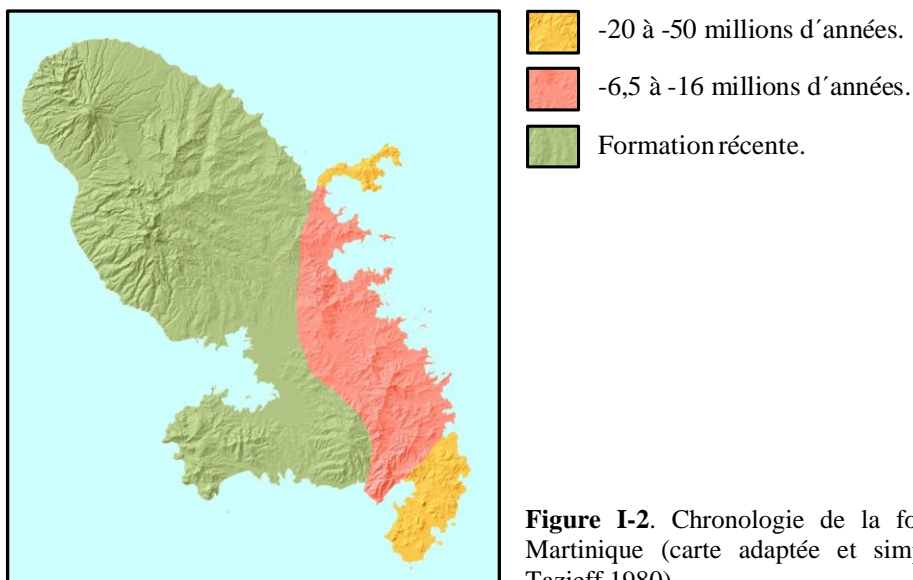
c. Géologie et formation récifale

La formation de l'île s'est déroulée en 3 étapes (Westercamp & Tazieff 1980). La première remonte à l'origine de l'arc des Petites Antilles, à l'éocène inférieur (environ 50 millions d'années) où le volcanisme est essentiellement sous-marin (Figure I-2). Ce dernier devient aérien environ 10 millions d'années plus tard pour former l'arc ancien et se termine au début du miocène (22 millions d'années). Cet arc ancien est visible dans l'extrême sud de l'île avec la Savane des Pétrifications et dans l'est avec Macabou et la presqu'île de la Caravelle. L'île s'est ensuite développée par un déplacement du volcanisme vers le nord via le mouvement des plaques tectoniques (6,5-16 millions d'années). Enfin, plus récemment, l'activité se concentre au nord avec la montagne Pelée, toujours active (formée il y a un demi-million d'années).

Les trois grands types de formations coralliennes identifiés en Martinique (Bouchon 1998) sont en étroite relation avec les différentes étapes de la formation de l'île.

Le récif barrière algo-corallien, présent sur la façade Atlantique, s'étend sur 25 km, de la presqu'île de la Caravelle jusqu'au sud du Vauclin. Cette formation récifale se situe sur la partie la plus ancienne de l'île et s'est installée sur des hauts fonds pendant le miocène. Sa

pente externe descend doucement jusque vers 20-30 m de profondeur pour disparaître sous un talus sédimentaire. Le substrat corallien, constitué en grande partie de squelettes d'*Acropora spp.*, est colonisé par les algues. Ces algues à majorité calcaire, encroûtante ou du genre *Halimeda* (Battistini 1978), ne laissent que peu de place à quelques colonies coralliennes de forme massive (ex : *Montastraea sp.*, *Diploria sp.*, *Colpophyllia sp.*). Entre le récif et la côte, la zone lagonaire est occupée principalement par des fonds sablo-vaseux et peut atteindre 30 m de profondeur. Quelques communautés coralliennes y sont présentes dans les zones à faible profondeur (15 m maximum). Des herbiers de phanérogames marines se sont également développés dans les secteurs abrités. Le long de la côte, des formations récifales de type frangeant se sont développées sur les substrats durs.



Les récifs frangeants, présents dans le Sud et l'Est de l'île, se sont développés lors de la deuxième période de formation de la Martinique. Ils forment un plateau corallien large de quelques mètres à un kilomètre, délimité par une pente externe plus ou moins abrupte et la côte. Des passes découpent ces récifs en face des embouchures des rivières en plusieurs cayes, signes des évolutions géologiques (Battistini 1978, Bouchon & Laborel 1986). A l'arrière du récif, des herbiers de phanérogames marines ont colonisé les zones abritées.

Les fonds coralliens non bio-constructeurs, présents sur la côte nord-ouest Caraïbe, abritent des communautés coralliennes isolées qui colonisent le substrat rocheux. Les pentes accores et l'âge géologique de ce secteur expliquent l'absence de grands édifices coralliens comme les précédents.

1.2. Le milieu récifal, un écosystème fragile

a. L'écosystème récifal

Les récifs coralliens comptent parmi les écosystèmes les plus riches et les plus productifs au monde (Alevizon & Brooks 1975). Ils constituent l'écosystème marin le plus complexe structurellement et le plus diversifié taxonomiquement sur Terre, servant d'habitat à plus de 10 000 espèces de poissons et d'invertébrés (Jackson *et al.* 2001, Knowlton 2001). Bien que les récifs coralliens occupent moins de 0,1% de la surface marine mondiale (Spalding *et al.* 2001), un tiers des espèces de poissons du monde y a été recensé (Reaka-Kudla 1996). Leur état de santé va donc influencer l'abondance et la diversité des différentes espèces associées (Spalding & Jarvis 2002, Sano 2004), parmi lesquelles des espèces à fort intérêt économique. Par ailleurs, tous les organismes du récif ont un rôle primordial dans l'équilibre et l'état de santé du biotope (équilibre des réseaux trophiques). Ce biotope est donc important pour le maintien de la biodiversité, mais également pour les biens et services qu'il fournit (Moberg & Folke 1999, Hughes 2003).

Globalement, plus de 100 pays possèdent des littoraux avec des récifs coralliens (Moberg & Folke 1999) et près de 500 millions de personnes (soit environ 8% de la population mondiale) vivent à moins de 100 km d'un récif corallien (Bryant *et al.* 1998). Dans la plupart de ces pays, beaucoup de populations ont un mode de vie de subsistance et des millions de personnes dépendent des récifs coralliens pour leur apport en protéines (Salvat 1992, Done *et al.* 1996, Moberg & Folke 1999). A l'échelle mondiale, cet écosystème produit un bénéfice net total par an estimé à 29,8 milliards de dollars (Cesar *et al.* 2003). Cet argent provient de différents secteurs dont notamment le tourisme et les loisirs qui représentent un gain de \$9,6 milliards et les pêcheries \$5,7 milliards. Les valeurs estimées de la biodiversité associée aux récifs et de la protection des côtes qu'ils assurent sont respectivement de \$5,5 milliards et \$9,0 milliards. A l'échelle de la Caraïbe, ces différents secteurs ont rapporté entre \$3,1 milliards et \$4,6 milliards en 2000. Le tourisme, notamment avec la pratique de la plongée sous-marine, a été la principale source de bénéfices en rapportant \$2,1 milliards, suivi par les services de protection du littoral (entre \$700 millions et \$2,2 milliards) et les pêcheries (\$300 millions) (Burke & Maidens 2004).

Cependant, comme la plupart des écosystèmes marins, les récifs coralliens sont soumis depuis ces dernières décennies à des perturbations d'origine naturelle ou anthropique croissantes (Hughes 2003, Pandolfi *et al.* 2003, Bellwood *et al.* 2004) et ont fortement décliné dans le monde (Wilkinson 2008). Les tempêtes, les précipitations, les apports terrestres, la

sédimentation, les maladies, l'eutrophisation, la surpêche et les pratiques destructives employées, l'exploitation des coraux et les dommages physiques des ancres sont parmi les perturbations naturelles et anthropiques les plus communes affectant la structure des communautés coralliennes (Grigg & Dollar 1990, Connell *et al.* 1997, Lapointe 1997, Hodgson 1999, Nyström *et al.* 2000, Nyström & Folke 2001, Bellwood *et al.* 2004, Lapointe *et al.* 2004, Chabanet *et al.* 2005, Wilson *et al.* 2006), et impactant positivement ou négativement les populations de poissons et d'invertébrés. La majorité de ces perturbations ont tendance à s'accroître ces dernières années (Jackson *et al.* 2001, Worm *et al.* 2006, Hoegh-Guldberg *et al.* 2007). Environ 19% de la surface mondiale historiquement couverte par les récifs coralliens a déjà disparu et 35% est considéré comme menacé (Wilkinson 2008). La région Caraïbe est probablement le secteur géographique le plus touché puisque 80% de ses récifs auraient disparus en 30 ans (Gardner *et al.* 2003).

Les récifs coralliens martiniquais sont majoritairement de type « frangeant », formation dominante aux Antilles. Leur localisation en bordure de côte protège le littoral de la houle. Ce type de récif subit néanmoins directement les effets de l'anthropisation. Les pollutions (agricoles, industrielles et domestiques), les dégradations physiques (matières en suspension, destructions mécaniques) et les activités d'exploitation des récifs (pêche intensive, tourisme de masse) dégradent fortement cet écosystème. La Baie de Fort de France et la Baie du Robert sont parmi les zones les plus touchées. Les bassins versants de ces deux baies supportent une forte activité industrielle et agricole (culture de la banane et de la canne) et une importante urbanisation, à l'origine de nombreux rejets dans le milieu marin (OMMM 2004b, Legrand 2010).

b. Perturbations naturelles et anthropiques majeures

(1) Changement climatique et blanchissement du corail

Des changements climatiques globaux sont observés à l'échelle mondiale et notamment dans la zone intertropicale. Ce changement climatique induit une hausse des températures atmosphériques, se répercutant ensuite sur les océans par des variations de la température de surface de l'eau. L'augmentation de la température de l'eau représente une perturbation majeure pour les récifs coralliens (Hughes *et al.* 2003). En effet, dans le cas d'un épisode de réchauffement trop long, des phénomènes de blanchissement des coraux peuvent apparaître (McClanahan 2000), résultant d'une perte des zooxanthelles photosynthétiques symbiotiques des polypes (Brown 1997, Douglas 2003). Dans un premier temps, les coraux

vont perdre leur couleur et blanchir, puis dans un second temps mourir si l'épisode dure trop longtemps (Baker *et al.* 2008). Les dommages causés par ces épisodes sont variables selon l'amplitude et la durée du réchauffement (Baker *et al.* 2008, Anthony *et al.* 2009), mais également suivant l'état initial des récifs (Baker *et al.* 2008, Anthony *et al.* 2009), leur situation géographique (Manzello *et al.* 2007, Baker *et al.* 2008, Graham *et al.* 2008), la localisation spatiale au sein d'un même récif (Baker *et al.* 2008) et l'espèce de corail (Jones 2008, Adjeroud *et al.* 2009). Néanmoins, si l'épisode de stress ne perdure pas trop longtemps, ce phénomène est réversible, les coraux récupérant leurs zooxanthelles.

Le caractère semi-fermé de la mer des Caraïbes lui confère une prédisposition à la hausse des températures de surface, notamment durant les années « El-Niño ». Le phénomène de blanchissement a été décrit pour la première fois à grande échelle en 1983 et considéré comme un problème de grande ampleur dans la région Caraïbe (Glynn 1984). Ces dernières années, toute la zone géographique a été fortement touchée par des épisodes de blanchissement (Wilkinson & Souter 2008). Trois épisodes de blanchissement massif ont affectés les récifs, en 1995, 1998 et 2005. Alors que 1998 fut l'année la plus dévastatrice à ce jour pour la région Indo-Pacifique Ouest, avec une mortalité des coraux atteignant souvent 50% et allant même jusqu'à 90% sur certains récifs, la région Caraïbe a été affectée dans une moindre mesure (mortalité des coraux entre 5 et 10%). En revanche, les températures de surface relevées dans la Caraïbe en 2005 surpassant celles de 1998 (la période entre juillet et novembre 2005 la plus chaude depuis 100 ans dans la Caraïbe), l'épisode de 2005 a été très dévastateur. A l'échelle de l'ensemble de la Caraïbe, entre 2% et 62% du recouvrement corallien ont blanchi, entraînant une perte de 0% à 27% de la couverture corallienne (Wilkinson & Souter 2008). Certaines îles des Grandes Antilles (îles Caïman, Jamaïque, Cuba) et des Petites Antilles (Guadeloupe, Martinique, Saint Barthelemy, Saint Martin, Saba, Saint Eustache et la Barbade) ont particulièrement été touchées avec un blanchissement touchant jusqu'à 95% des colonies selon les secteurs géographiques.

Cette vague de chaleur est à l'origine d'une mortalité des coraux sans précédent dans les Petites Antilles avec des taux qui s'échelonnent entre 25 et 52% dans les Antilles françaises. Les récifs de la Martinique ont perdu 15% de couverture corallienne en moyenne (OMMM 2007, Legrand *et al.* 2008).

(2) Maladies

Les maladies des coraux et/ou des organismes associés aux récifs peuvent fortement contribuer à fragiliser les coraux et l'équilibre des récifs. Les maladies vont modifier de

manière directe ou indirecte la structure des communautés récifales et jouer un rôle majeur dans la régulation de la taille des peuplements de coraux, de leur diversité et des caractéristiques démographiques (Aronson & Precht 2001, Porter *et al.* 2001, Burke & Maidens 2004, Bruckner *et al.* 2005).

Les 20 dernières années, une recrudescence mondiale des maladies affectant les organismes marins a pu être constatée, avec la région Caraïbe comme point chaud (Harvell *et al.* 1999). Deux épisodes majeurs ont touché l'ensemble de la Caraïbe. Le premier phénomène d'épizootie concerne les mortalités massives d'une espèce herbivore clé, l'oursin *Diadema antillarum*, provoquées par un agent pathogène inconnu. La maladie s'est propagée dans toute la Caraïbe via les courants entre 1982 et 1983, causant une disparition de 90 à 95% de la population de diadèmes (Lessios *et al.* 1984). Ces mortalités massives ont contribué à l'évolution de la structure des peuplements récifaux, passant d'une dominance corallienne vers une dominance algale. Depuis, le rétablissement et la croissance de la population de diadèmes se font lentement (Miller *et al.* 2003, Lessios 2005). Le second phénomène important d'épizootie a touché deux espèces de coraux constructeurs des récifs peu profonds de l'Ouest Atlantique (*Acropora palmata* et *Acropora cervicornis*) au cours des années 80. La maladie de la bande blanche (« white-band disease ») est responsable de la quasi-éradication de ces deux espèces (Richardson & Aronson 2000, Aronson & Precht 2001). La fréquence et la sévérité des maladies, aussi bien communes qu'émergeantes, peuvent augmenter lorsque les conditions environnementales changent comme après la hausse de la température de surface de l'eau ou des perturbations anthropiques. Ces événements peuvent augmenter la prédominance et la virulence des agents pathogènes, favoriser l'invasion de nouveaux agents pathogènes d'origine terrestre ou aérienne et réduire la résistance et résilience de l'hôte (Sutherland *et al.* 2004). Aujourd'hui encore, une multitude de maladies touche différentes espèces de coraux. Par exemple, les populations de *Montastraea annularis* connaissent un déclin significatif suite à la combinaison de la maladie des points noirs (« dark-spots disease »), de la bande jaune (« yellow-band disease ») et de la peste blanche (« white plague » - Santavy *et al.* 1999, Richardson & Aronson 2000, Garzón-Ferreira *et al.* 2001, Kuta & Richardson 2002, Bruckner & Bruckner 2003, Bruckner & Hill 2009 ; **Figure I-3**). Il semblerait que l'augmentation du nombre de maladies et la capacité des coraux et des autres organismes à résister aux infections soient liées au changement climatique (Harvell *et al.* 1999, Bruno *et al.* 2007, Harvell *et al.* 2007), à l'eutrophisation, à la sédimentation (Rogers 1990) et à d'autres perturbations anthropiques (Knowlton 2001, Bruno *et al.* 2003, Aronson *et al.* 2004).



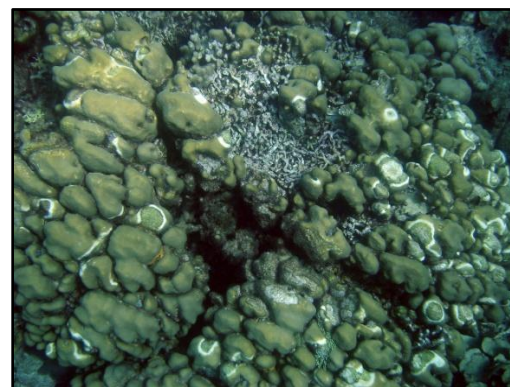
Maladie de la peste blanche (Photo S. Miller)



Maladie des points noirs (Photo A. Bruckner)



Maladie de la bande blanche (Photo A. Bruckner)



Maladie de la bande jaune (Photo H. Legrand)

Figure I-3. Exemples de maladies des coraux rencontrées dans la Caraïbe.

Comme toutes les îles des Petites Antilles, la Martinique a subi les deux épidémies majeures des années 80, éradiquant l'intégralité des populations d'*Acropora cervicornis* et la quasi-totalité des populations d'*Acropora palmata*. Si cette dernière semble aujourd'hui lentement recoloniser le milieu, la première reste toujours absente des récifs martiniquais (Legrand, comm. Pers.). La première épizootie massive a réduit considérablement les effectifs d'oursins diadèmes, mais aujourd'hui leur population est en pleine expansion, retrouvant de fortes densités par endroit (Obs. pers. ; Figure I-4). Les récifs martiniquais doivent cependant faire face à une anthropisation toujours grandissante (facteurs présentés par la suite), fragilisant les coraux et pouvant être à l'origine d'autres maladies. L'année suivant l'épisode de blanchissement massif de 2005 qui a entraîné une perte corallienne de 15%, des maladies se sont développées, provoquant à leur tour la mort de 15% des coraux (OMMM 2007 ; Maréchal, données non publiées). Cette observation souligne l'impact du réchauffement de l'eau sur la vulnérabilité des coraux au stress thermique et aux maladies.

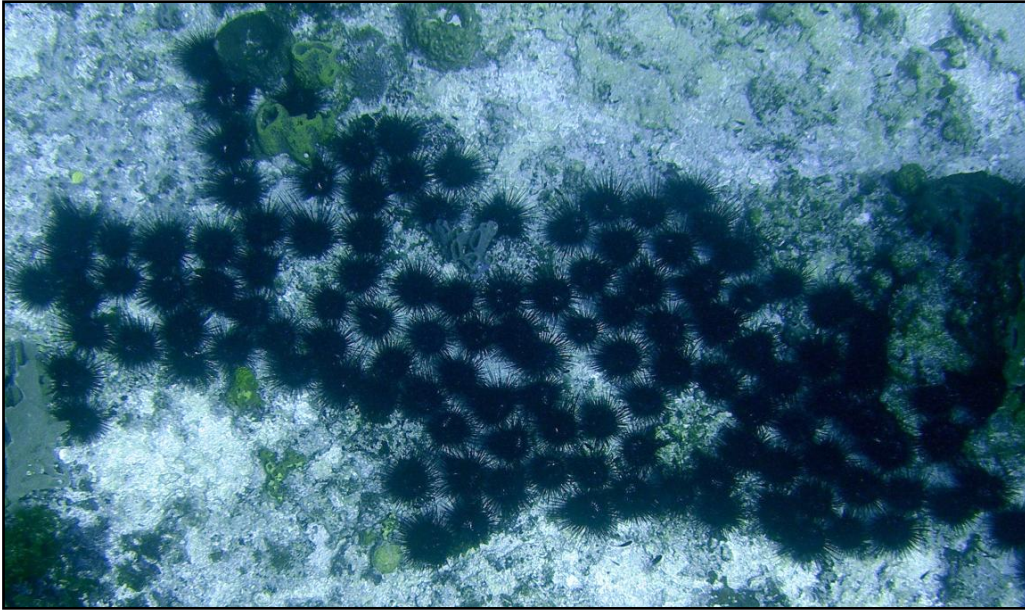


Figure I-4. Forte concentration d'oursins (*Diadema antillarum*) observée sur certains récifs de Martinique en 2009 (photo prise sur le site du Diamant).

(3) Tempêtes tropicales & cyclones

La plupart des récifs coralliens étant situés sous des basses latitudes, ils sont soumis aux climats tropicaux et connaissent périodiquement des événements cycloniques. Ces phénomènes météorologiques jouent un rôle important dans la structure et la dynamique des écosystèmes coralliens (Rogers 1993, Harmelin-Vivien 1994, Blanchon 1997, Hughes & Connell 1999). De courte durée mais généralement violents, ils peuvent engendrer des modifications radicales des écosystèmes, des communautés, de la structure des peuplements, de la disponibilité des ressources et des conditions physiques environnementales (Pickett & White 1985). Leur impact sur les colonies coralliennes est souvent dévastateur, notamment sur les espèces les plus fragiles telles que les branchues (Woodley *et al.* 1981, Rogers *et al.* 1982, Mah & Stearn 1986, Rogers 1993, Harmelin-Vivien 1994, Alvarez-Filip *et al.* 2009). A l'échelle mondiale, les cyclones représentent la perturbation d'ordre climatique la plus courante sur les récifs coralliens. Néanmoins, leurs impacts sur les récifs coralliens peuvent être différents selon leur trajectoire, leur force, leur vitesse de déplacement et la hauteur et direction des vagues produites (Bythell *et al.* 2000, Gardner *et al.* 2005). Les dommages sur les récifs coralliens varient donc en conséquence (Wilkinson & Souter 2008) avec des cas d'impact minimes (Fenner 1991, Glynn *et al.* 1998) et des cas de dégradations majeures (Harmelin-Vivien & Laboute 1986, Bries *et al.* 2004).

Depuis les années 70-80, les cyclones sont devenus plus fréquents et intenses dans la Caraïbe (Gardner *et al.* 2005). Certains scientifiques ont fait le rapprochement avec les changements climatiques globaux induisant le réchauffement des masses d'eau et prédisent une augmentation de la fréquence et de l'intensité des cyclones dans la zone intertropicale (Hughes *et al.* 2003), notamment dans l'Atlantique tropical (Walsh & Ryan 2000, Webster *et al.* 2005, Elsner *et al.* 2008). La Caraïbe est donc régulièrement frappée par ces phénomènes climatiques potentiellement destructeurs. La Martinique, localisée au centre de l'arc antillais est en revanche rarement touchée par les cyclones dont les trajectoires passent en général plus au nord. La fréquence de passage des cyclones sur l'île est en moyenne d'un tous les 10-15 ans. Depuis 1950, huit tempêtes tropicales et six cyclones ont été recensés, avec des effets plus ou moins destructeurs (données Météo-France, 2009¹). Le dernier cyclone en date ayant endommagé les récifs est le cyclone Dean (Rousseau *et al.* 2010), dont l'œil a traversé la partie sud de l'île en août 2007. Cet évènement climatique a eu un impact en deux temps avec des effets rapides et immédiats et des effets progressifs à moyen terme. Le premier impact est lié à la destruction rapide et la réorganisation de l'habitat récifal. Le second changement provient de la capacité des espèces récifales à s'adapter à de nouvelles conditions environnementales (Rousseau *et al.* 2010).

(4) Développement côtier, lessivage des sols et pollution côtière

Le monde entier connaît un développement urbain sans précédent le long des côtes tropicales pour faire face à la croissance démographique et répondre aux besoins touristiques. Des logements, routes, ports et autres infrastructures sont construits en bordure du littoral, en gagnant parfois sur le domaine maritime au moyen de remblais, détruisant ainsi les écosystèmes marins tropicaux (mangroves, herbiers et récifs - Dahl 1985, Rogers 1990, Hawkins & Roberts 1994, Fabricius 2005, Wilkinson 2008). En dehors de ces impacts directs, l'urbanisation côtière a des conséquences indirectes sur la dégradation des récifs coralliens proches, notamment par l'augmentation des apports terrigènes induisant une hyper-sédimentation dans le milieu marin. Cette hyper-sédimentation côtière, provenant de l'érosion des bassins versants accentuée par les activités agricoles, mais également par l'imperméabilisation des sols provoquée par la construction d'infrastructures, peut avoir des effets préjudiciables sur les invertébrés sessiles (Rogers 1990, Fabricius & McCorry 2006). Une incidence sur les communautés benthiques a pu être mise en évidence, notamment sur la

¹ Données Météo-France 2009. Histoire des cyclones de la Martinique.
http://www.meteo.fr/temps/domtom/antilles/pack-public/cyclone/tout_cyclone/martinique.htm

mortalité corallienne (Smith *et al.* 2008), dans des modifications de composition spécifique et de structure des communautés de coraux (McClanahan & Obura 1997, Aronson *et al.* 2004) et d'algues (McClanahan 1997, McClanahan & Obura 1997, Bellwood & Fulton 2008). Le dragage des ports avec le largage des sédiments à proximité des récifs contribuent aussi à leur dégradation en étouffant les organismes benthiques ou en favorisant le développement de maladies par l'exposition de sédiments contaminés par des métaux lourds et des polluants organiques. Aux effets de la sédimentation, s'ajoutent ceux des rejets des eaux usées souvent chargées en matières organiques et nutriments. Leurs impacts directs ont également montré une baisse du recrutement, une diminution de la biodiversité et des modifications de la composition spécifique en coraux (Tomascik 1990, 1991, Loya *et al.* 2004). En effet, l'enrichissement du milieu en matières organiques et en nutriments est responsable d'une eutrophisation des eaux côtières, favorisant le développement algal et bactérien. L'eutrophisation va intervenir sur la croissance, la biomasse et/ou la composition des communautés algales (McCook 1996, Lapointe 1997, Hughes & Connell 1999, McCook 1999, Lapointe *et al.* 2005, Lapointe & Bedford 2007, Albert *et al.* 2008), mais également sur l'état de santé des peuplements coralliens et leur composition spécifique (McManus *et al.* 2000, Wielgus *et al.* 2003, Aronson *et al.* 2004) en ayant par exemple une incidence sur les maladies (Bruno *et al.* 2003). Le lessivage des sols peut également charrier divers polluants chimiques jusqu'au milieu marin (pesticides, engrais agricoles, hydrocarbures, détergents, produits chimiques variés...) et engendrer une baisse de la productivité et la biodiversité de l'écosystème corallien (Ramade & Roche 2006).

La région Caraïbe, comme le reste du monde, fait face depuis quelques décennies à une explosion démographique, soumettant les récifs coralliens côtiers à des pressions toujours croissantes. En 2000, le nombre de personnes vivant à moins de 10 km des côtes a été estimé à 41 millions, contre 36 millions en 1990 (Burke & Maidens 2004). D'après les estimations de cette étude, environ 36% des récifs caribéens sont situés à moins de 2 km des zones urbaines et sont donc extrêmement sensibles aux pressions émanant des populations côtières. La quasi-totalité des récifs de la Martinique sont dans cette situation, exposés à l'hyper-sédimentation et aux pollutions côtières associés à une population en pleine expansion (+38% en 50 ans : source INSEE). L'urbanisation s'est fortement développée, notamment aux alentours de la préfecture et principale ville de l'île, Fort-de-France. La construction et l'extension de cette ville, concentrant le quart de la population martiniquaise, se font au détriment des zones de mangroves originellement présentes dans ce secteur. Les conséquences de la déforestation et de l'urbanisation sont visibles dans la baie de Fort-de-France par une forte hyper-

sédimentation et une baisse de la diversité et du recouvrement corallien (Bouchon & Laborel 1986, Bouchon *et al.* 1987). Comme la plupart des baies de l'île, cette baie subit les effets conjugués de différentes pressions, notamment l'impact de divers polluants qui s'y concentrent : les principaux fleuves de l'île débouchent dans ce système semi-fermé en y charriant des produits phytosanitaires et engrais provenant de l'agriculture, les eaux usées issues du réseau d'assainissement collectif ou de structures autonomes défectueuses (fosses septiques), ou encore des rejets industriels (Legrand 2010). Par ailleurs, ces zones abritées sont des lieux privilégiés pour l'implantation de ports, source de pollution importante en hydrocarbures, produits chimiques, nutriments et matières en suspension... Deux ports sont particulièrement développés : le port de commerce de Fort-de-France (un des principaux des Petites Antilles) et le port du Marin (premier port de plaisance des Petites Antilles). D'une manière générale, toutes les baies et sorties de baies de Martinique ont une tendance à l'envasement et au déclin des communautés coralliennes. Malheureusement, tous les polluants se propagent en dehors des baies par les courants et sont susceptibles de contaminer de nombreux récifs autour de la Martinique où des phénomènes d'eutrophisation et de développements algaux ont été constatés (Littler *et al.* 1993).

(5) Tourisme & Loisirs

Le tourisme tient une place très importante pour de nombreuses îles du Pacifique et de la Caraïbe possédant des récifs coralliens. En effet, un grand nombre de services récréatifs associés à cet écosystème produisent un revenu considérable pour de nombreuses communautés locales. Avec près d'un milliard de touristes dans le monde dont 15 millions de plongeurs (Organisation Mondiale du Tourisme², 2007), le tourisme est à l'origine d'un bénéfice net moyen de \$9,6 milliards par an (Cesar *et al.* 2003). Cependant, plusieurs aspects du tourisme sont néfastes pour les récifs. La construction de logements et de complexes hôteliers sur le littoral augmente les rejets d'eaux usées responsables des conséquences énoncées précédemment. Les activités récréatives telles que le « snorkelling », la plongée sous-marine, la pêche de loisir ou encore la plaisance sont susceptibles d'engendrer des stress de différentes natures. La plongée sous-marine et le « snorkelling » peuvent avoir un impact négatif en terme de dommages physiques occasionnés sur les coraux par les nageurs (Hawkins & Roberts 1993, Allison 1996, Hawkins *et al.* 1999, Tratalos & Austin 2001, Zakai & Chadwick-Furman 2002). Des dégradations physiques importantes peuvent également être

² Organisation Mondiale du Tourisme 2007.
<http://www.unwto.org/index.php>

occasionnées aux récifs par les jets d'ancre ou l'échouage de bateaux de plaisance (Rogers *et al.* 1988, Jameson *et al.* 1999, Dinsdale & Harriott 2004). La pêche de loisir et de collection a un impact négatif sur l'état de la ressource (équivalant parfois celui de la pêche commerciale) et sur la biodiversité en prélevant certaines espèces récifales rares (Wells & Alcala 1987, Newton *et al.* 1993).

Représentant 7% du PIB, le tourisme est un secteur clé de l'économie martiniquaise comme de nombreuses îles de la Caraïbe. Ce département d'Outre-mer est une destination de choix pour le tourisme balnéaire et reçoit plus d'un demi-million de visiteurs par an dont environ 160 000 plongeurs (OMMM 2004a). Afin d'accueillir les touristes, des infrastructures hôtelières et des aménagements pour la plaisance ont été implantées en bordure du littoral et sont à l'origine de pressions importantes sur le milieu marin (pollutions organiques, production de matières en suspension, rejets d'hydrocarbures...). Concernant les activités récréatives, la plongée sous-marine et le « snorkeling » peuvent avoir des impacts directs non négligeables sur les récifs martiniquais. En effet, sur l'ensemble de l'île, plus d'une trentaine de clubs sont présents, exclusivement sur la façade Caraïbe, occasionnant une surfréquentation de certains sites de plongée (> 6 000 plongeurs par an ; Hawkins & Roberts 1997) et multipliant ainsi les risques de dégradations physiques sévères sur les récifs coralliens (OMMM 2004a). La Martinique est finalement soumise à toutes les pressions induites par le tourisme énoncées précédemment, y compris le prélèvement d'espèces récifales par les touristes ou des collectionneurs conduisant à une baisse de la diversité récifale. Certains taxa sont particulièrement touchés en Martinique, notamment celui des Mollusques, dont certaines espèces sont très prisées par les collectionneurs. Pendant des années, de nombreux plongeurs ont ramassés des coquillages, souvent vivants, et ont contribué à la baisse de la diversité malacologique de Martinique (Pointier, comm. pers.).

(6) Pêche

Plus de 4000 espèces de poissons (>25% des poissons marins) vivent dans les récifs coralliens peu profonds (Spalding *et al.* 2001), ainsi que de nombreux invertébrés et algues marines, dont beaucoup sont exploités par l'homme. Les pêcheries récifales représentent un moyen de subsistance et une source de revenu pour des millions de personnes. Pour de nombreuses populations insulaires, la pêche a également un rôle social et culturel. L'exploitation des récifs coralliens se fait donc généralement à petite échelle, mais cible néanmoins des centaines d'espèces de poissons et d'invertébrés par l'utilisation d'un large éventail d'engins de pêche. La conjugaison de l'accroissement démographique des régions

littorales et de l'augmentation de l'effort de pêche au cours du temps font de la surpêche, une des principales causes de la dégradation des récifs coralliens avec la pollution et le changement climatique global (Jackson *et al.* 2001). Cette menace est surtout la plus répandue à l'échelle planétaire et considérée comme forte pour plus de 35% des récifs du monde (Bryant *et al.* 1998). De nombreuses études scientifiques mettent en évidence les effets directs de la surpêche sur la structure des communautés de poissons et d'invertébrés mais également les effets indirects sur les écosystèmes. En général, une baisse de l'abondance et de la diversité des espèces cibles est constatée, en corrélation avec l'intensité de l'exploitation (Russ & Alcala 1989, Jennings *et al.* 1995, Hawkins & Roberts 2004). Des changements ont également été observés dans la distribution des tailles des espèces exploitées avec une diminution des tailles moyennes (Russ & Alcala 1989, Roberts 1995, Hawkins & Roberts 2003, Dulvy *et al.* 2004b, Floeter *et al.* 2006) et le déclin des espèces prédatrices de grande taille (Bianchi *et al.* 2000, Myers & Worm 2003, Graham *et al.* 2005). En conséquence, une répercussion sur la structure trophique des communautés a été constatée dont la diminution du niveau trophique moyen (Harmelin-Vivien 1992, Jennings & Polunin 1997, Pinnegar *et al.* 2000, Friedlander & DeMartini 2002). La surpêche peut aussi induire des effets indirects sur les communautés benthiques récifales en participant à la baisse de la couverture corallienne et à l'augmentation des peuplements algaux (McClanahan 1995, Hughes *et al.* 2003, Bellwood *et al.* 2004, Dulvy *et al.* 2004a), mais également en occasionnant des dégâts sur le fond par les engins de pêche.

Dans la Caraïbe, la surexploitation de la plupart des stocks est incontestable (Koslow *et al.* 1988, Hawkins & Roberts 2004). Les données disponibles sur les pêcheries de Martinique décrivent une forte exploitation des milieux côtiers, bien qu'il n'ait pas été montré scientifiquement que les ressources étaient surexploitées. En effet, afin de satisfaire la forte demande de produits issus de la pêche (4^e consommateur de poisson dans le monde selon Eurostat 1998 - DRAM 2001), une forte pression est exercée, 10 à 20 fois supérieure à celle des îles voisines (Gobert 2000), par environ 1300 pêcheurs (Iborra 2007). Essentiellement artisanale, l'activité est mal gérée et peu contrôlée. La flotte martiniquaise est composée de 1 160 navires de petite taille (<12m) et destinés principalement à la pêche côtière (62% des actifs travaillent à moins de 12 miles des côtes - Iborra 2007, Reynal *et al.* 2008). Les casiers constituent le principal mode d'exploitation des ressources côtières benthiques (Gobert 1990, Guillou & Lagin 1997), devant les lignes trainantes et les filets maillants (Iborra 2007). Ces engins de pêche entraînent une dégradation physique des récifs (surtout les casiers), une pression de pêche élevée et la surexploitation de nombreuses espèces. Cependant, la majorité

des espèces de poissons de récif (y compris les espèces non ciblées) sont concernées par cette pression en raison de la non-sélectivité des casiers (Gobert 2000, Criquet 2009) ou encore la mauvaise gestion de la pêche et de la réglementation. Par exemple, alors que la taille minimale réglementaire de la maille des casiers est de 38mm pour la plupart des régions de la Caraïbe, y compris la Guadeloupe, la taille minimale légale en Martinique reste encore à 31mm (Gobert 1994). De même, tandis que le trémail est interdit en France métropolitaine et dans de nombreux pays pour ses dégâts sur les ressources, son utilisation est toujours autorisée en Martinique. Face au déclin inquiétant des pêcheries côtières martiniquaises au cours des dernières décennies, quelques mesures ont toutefois été prises, telles que la création de huit zones de cantonnement de pêche (entre 1999 et 2005), la réglementation de la pêche de certaines espèces (oursin, langouste, lambi) et la mise en place de dispositifs de concentrations de poissons (DCP ; Sacchi & Lagin 1983) au large afin de soulager la bande côtière en redirigeant l'effort de pêche sur des ressources pélagiques.

(7) Détritus, débris marins

En général, la majorité des débris marins rencontrés sont d'origine terrestre, en particulier de zones urbaines, mais une quantité significative non négligeable provient aussi des navires. Globalement, tous ces débris représentent une menace perpétuelle pour l'environnement marin. Ils ont un impact négatif sur la faune marine en participant à la destruction d'habitats essentiels mais aussi en capturant et en étant ingérés par de nombreux organismes et oiseaux marins. Les effets les plus notoires sur les écosystèmes récifaux résultent de la perte ou de l'abandon des équipements de pêche tels que des filets, lignes ou des casiers (Al-Masroori *et al.* 2004, Yoshikawa & Asoh 2004, Lewis *et al.* 2009). La pêche artisanale aux casiers étant dominante en Martinique, le littoral présente un grand nombre de casiers abandonnés ou perdus suite à des intempéries. Ces casiers continuent donc de pêcher pendant plusieurs mois avant de se détériorer, occasionnant ensuite d'autres dommages sur les organismes benthiques sessiles. De nombreux déchets, dont certains très toxiques pour les écosystèmes marins (batteries, moteurs, pneumatiques...), sont également rejetés directement en mer par une population martiniquaise souvent peu sensible à leur environnement (Legrand 2010). Enfin, des débris de taille plus imposante, les épaves (accidentelles), peuvent aussi dégrader les récifs coralliens en détruisant les communautés benthiques sur lesquelles elles reposent et en laissant échapper divers polluant (Work *et al.* 2008).

2. Relation habitat récifal/peuplement ichthyologique

L'architecture très découpée des récifs coralliens offre des refuges pour une grande diversité de faune (Connell 1978). Un compartiment important de l'écologie est la compréhension des mécanismes de distribution des organismes et leur organisation au sein des communautés. Depuis plusieurs années, des études sont menées sur les relations entre les peuplements de poissons et leur habitat. De nombreux auteurs ont montré que la structure de l'habitat joue un rôle essentiel dans la présence et la distribution spatiale des populations de poissons (Galzin 1987b, Roberts & Ormond 1987, Galzin & Legendre 1988, Tolimieri 1995, Caley & John 1996, Legendre *et al.* 1997, Friedlander & Parrish 1998, Tolimieri 1998a, Holbrook *et al.* 2000, McClanahan & Arthur 2001, Anderson & Millar 2004). Selon Núñez-Lara et Arias-González (1998), au moins 50% de la diversité spécifique du peuplement ichthyologique est expliquée par des variables environnementales, physiques et/ou biologiques. A grande échelle, les facteurs physiques tels que la profondeur du récif (Lecchini *et al.* 2003, Brokovich *et al.* 2006) et la distance par rapport à la côte (Grimaud & Kulbicki 1998, Lecchini *et al.* 2003, Brokovich *et al.* 2006) sont impliqués dans la structuration des peuplements de poissons. A plus petite échelle (locale), les facteurs topographiques et biologiques semblent être prédominants. Dans de nombreuses études, la rugosité ou complexité topographique est effectivement corrélée positivement avec la diversité des communautés de poissons (Luckhurst & Luckhurst 1978, Talbot *et al.* 1978, Carpenter *et al.* 1981, Roberts & Ormond 1987, Jennings *et al.* 1996, Chabanet *et al.* 1997, Ault & Johnson 1998, Jones & Syms 1998, Öhman & Rajasuriya 1998, Tolimieri 1998b, Ferreira *et al.* 2001, Nanami & Nishihira 2002, Gratwicke & Speight 2005a). Selon Gratwicke et Speight (2005b), la hauteur de l'habitat semble être la variable la plus importante pour expliquer l'abondance totale de poissons. L'influence de la nature biologique du substrat (richesse spécifique du corail et/ou corail vivant/mort) sur la diversité et l'abondance des poissons est controversée. Luckhurst et Luckhurst (1978), Bouchon *et al.* (1987) et Roberts et Ormond (1987) n'ont observé aucune influence de ce paramètre. En revanche, d'autres études ont montré une corrélation positive de la richesse et l'abondance des espèces de poissons avec la diversité et la richesse de l'habitat, la couverture corallienne et la bonne santé du corail (Carpenter *et al.* 1981, Bell & Galzin 1984, Sano *et al.* 1984, 1987, Bell & Galzin 1988, Bouchon-Navaro & Bouchon 1989, Chabanet *et al.* 1997, Legendre *et al.* 1997, Munday *et al.* 1997, Tolimieri 1998a, Munday 2000, Spalding & Jarvis 2002, Chittaro 2004, Jones *et al.* 2004, Sano 2004, Bouchon-Navaro *et al.* 2005).

Le peuplement ichtyologique d'un récif serait donc le « baromètre » de son état de santé. Une faible abondance et diversité en poissons pourrait indiquer une altération de l'état de santé de l'écosystème récifal. Tous les régimes alimentaires étant présents chez les poissons récifaux, la dégradation du récif va d'abord influencer sur les espèces ayant un régime alimentaire strict et spécifique. Les corallivores sont les premiers touchés par la mort des coraux (Bouchon-Navaro & Bouchon 1985), entraînant une perturbation du reste du réseau trophique. Par conséquent, les récifs coralliens constituent un écosystème à l'équilibre fragile, surtout face à une anthropisation grandissante.

3. Etat des connaissances des récifs martiniquais

3.1. Historique des travaux

Malgré la présence sur le territoire martiniquais de deux instituts de recherche, l'IRD (ancien ORSTOM) depuis 1951 et l'IFREMER depuis 1970, les premières études sur les écosystèmes récifaux sont très tardives. A son implantation, l'IRD étudie principalement le milieu terrestre. Par la suite, quelques études sont réalisées en collaboration avec l'IFREMER. Mais l'IFREMER se concentrant essentiellement sur l'aquaculture tropicale et le développement de la pêche au large (sur DCP-Dispositif de Concentration de Poissons), les recherches de ces deux organismes ne se sont focalisées que sur des aspects halieutiques, les aspects écologiques récifaux n'étant pas abordés.

Dans les années 70-80, les premières études scientifiques sont menées sur les récifs coralliens (Adey *et al.* 1977, Battistini 1978, Chassaing *et al.* 1978) et portent essentiellement sur la géomorphologie et la biodiversité des formations récifales (mission « Corantilles 2 » - Laborel *et al.* 1984). En 1991, un programme de recherche sur la protection et la valorisation du milieu naturel de la baie de Fort-de-France est réalisé (Brossard *et al.* 1991). En 1997, une première cartographie des biocénoses marines côtières du littoral sud martiniquais est dressée (Chauvaud 1997). En 2000, l'IFREMER a produit une carte des formations sédimentaires du plateau insulaire de la Martinique (Augris *et al.* 2000).

Aujourd'hui, en 2010, aucun organisme de recherche institutionnel ne travaille sur la problématique générale des récifs coralliens en Martinique. Seule l'équipe pluridisciplinaire DYNECAR de l'Université des Antilles et de la Guyane, implantée en Guadeloupe depuis 1992, participe ponctuellement à des études fondamentales sur les milieux marins martiniquais. La création en 2000 de l'association Observatoire du Milieu Marin Martiniquais (OMMM) a favorisé le développement de plusieurs thèmes de recherche. En devenant l'outil

technique du comité local IFRECOR, l'association effectue le suivi et l'évaluation écologique des écosystèmes coralliens de la Martinique, mais travaille également sur de nombreuses problématiques touchant l'écologie récifale, notamment avec la réalisation d'une cartographie des biocénoses marines benthiques et de leur état de santé (Legrand 2010), l'étude de la colonisation des récifs par les sargasses, ou de la relation habitats récifaux/peuplements de poissons associés. De nombreux autres organismes institutionnels, associatifs et privés sont impliqués dans les programmes de gestion et de protection de l'environnement marin en Martinique : DIREN³, Conseil Régional, Conseil Général, CSRPN⁴, CELRL⁵, PNRM⁶, Comité Régional des Pêches, AFMAR⁷, DRIRE⁸, DDASS⁹, DAF¹⁰, DDE-CQEL¹¹, ONF¹² (Bouchon 1998). Cependant, souvent pour des questions de propriété de la donnée, le transfert et le partage des connaissances entre ces différentes structures se fait très difficilement, ralentissant l'avancé des recherches.

Les connaissances du milieu récifal martiniquais reposent uniquement sur quelques études réalisées depuis une vingtaine d'années. Des inventaires non exhaustifs des différents taxons présents ont pu être établis, mais le fonctionnement et l'interconnexion des différents écosystèmes marins sont encore très mal connus.

3.2. Données récoltées

La complexité structurelle des récifs de la Martinique favorise le développement de peuplements benthiques d'une grande biodiversité. D'après Bouchon & Laborel (1986), 45 espèces de coraux (Hydrocoralliaires et Scléactinaires) sont présents sur les côtes de l'île. Des inventaires des poissons pélagiques, de récifs et de mangroves ont dénombré environ 300 espèces (Bouchon-Navaro & Louis 1986, Bouchon-Navaro *et al.* 1992, Louis *et al.* 1995, Bouchon-Navaro *et al.* 1997b). Lamy *et al.* (1984) ont recensé 370 espèces de mollusques lors de la mission Corantilles 2. Le peuplement de spongiaires compte 70 espèces identifiées (Vacelet 1984) et 35 espèces de gorgones ont été inventoriées jusqu'à -35 m par Philippot (1986). Un inventaire des peuplements algaux de la Martinique a permis d'identifier à ce jour

³ DIREN : Direction Régional de l'Environnement.

⁴ CSRPN : Conseil Scientifique Régional du Patrimoine Naturel.

⁵ CELRL : Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres dit « Conservatoire du Littoral ».

⁶ PNRM : Parc Naturel Régional de la Martinique.

⁷ AFMAR : Directions régionales et départementales des Affaires Maritimes.

⁸ DRIRE : Directions Régionales de l'Industrie, de la Recherche et de l'Environnement.

⁹ DDASS : Direction Départementale des Affaires Sanitaires et Sociales.

¹⁰ DAF : Direction de l'Agriculture et de la Forêt.

¹¹ DDE-CQUEL : Direction Départementale de l'Équipement – Cellule de qualité des Eaux Littorales.

¹² ONF : Office National des Forêts.

plus d'une centaine d'espèces (Adey *et al.* 1977). La population de reptiles marins compte 5 espèces (Fretey 1990) dont deux principales, *Chelonia mydas* et *Eretmochelys imbricata*. Des cétacés fréquentent les eaux littorales : 14 espèces ont été identifiées en 2003 (SEPANMAR 2003).

La caractérisation faunistique et floristique de l'île est mieux connue sur certains secteurs de l'île. Dans le cadre de projets bien spécifiques tels que les projets de classement de zones naturelles en ZNIEFF¹³, de cantonnement de pêche ou d'études d'impact, des inventaires préalables ont été réalisés (Brugneaux *et al.* 2006). Cependant, toutes ces études sont essentiellement descriptives. En revanche, la composition du substrat et la localisation des biocénoses marines de la frange côtière martiniquaise sont relativement bien identifiées (Chauvaud 1997, Legrand 2010). Selon la cartographie des habitats benthiques réalisée par Legrand (2010), les communautés coralliennes représentent 12% (6% récifs bio-construits et 6% de communautés coralliennes sur roches), les algueraies 31%, les herbiers 11% et les communautés de fonds meubles nus 45% de la surface des fonds marins inférieurs à 50 m. Une première estimation de l'état de santé des communautés coralliennes et des herbiers a même pu être réalisée, montrant une dégradation importante de ces deux écosystèmes majeurs (jusqu'à 80% pour les récifs - Legrand 2010).

Les études scientifiques moins descriptives, ont essentiellement concerné les ressources halieutiques. En effet, bien qu'aucune donnée statistique de débarquement n'ait été collectée régulièrement depuis le milieu des années 1990, les récifs contribuent fortement à la production halieutique locale. L'activité de pêche dans les zones récifales, ou petite pêche, vise trois types de ressources : poissons, crustacés et mollusques (Gobert 1990, 1991). Les engins de pêche peu sélectifs caractérisent des pêcheries multispécifiques (Gobert 1989). Les casiers positionnés sur les cayes capturent des poissons de toutes espèces et de toutes tailles, y compris des juvéniles, contribuant au déclin des stocks halieutiques sur le plateau continental. Les trémails à langoustes (*Palinurus argus* et *Palinurus guttatus*), trémails à lambis (*Strombus gigas*) et filet droit de fond à poissons sont responsables de nombreuses captures accidentelles de tortues chaque année. Plus de 90 % de l'effort de pêche est concentré sur le plateau continental (DRAM 2005). En plus de la pêche artisanale au casier et au filet, la pêche à la ligne et la chasse sous-marine participent de manière non négligeable à l'exploitation des ressources.

¹³ ZNIEFF : Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique.

Un suivi des récifs coralliens de la Martinique a été mis en place depuis une dizaine d'années mettant en évidence une réduction significative de la couverture corallienne (Legrand *et al.* 2008), mais peu d'études ont été réalisées sur les conséquences individuelles des différentes pressions anthropiques sur le milieu récifal (Bouchon *et al.* 2002, OMMM 2004b). Depuis 2006, des études plus fondamentales sont donc menées pour évaluer les impacts de l'anthropisation des côtes martiniquaises. Les axes de recherche de ces études se concentrent sur la dégradation des récifs liée soit à l'eutrophisation (Legrand 2010), soit à la surpêche (Criquet 2009), soit aux produits phytosanitaires (Coat *et al.* 2006) ou encore aux captures accidentelles de tortue (Louis-Jean En cours).

Peu d'études scientifiques ont été réalisées sur le milieu marin martiniquais, entraînant une connaissance limitée de l'écologie des différents écosystèmes marins et de leur interconnexion. L'état des connaissances actuelles s'appuie essentiellement sur l'utilisation d'études réalisées dans les îles voisines, voire dans le reste de la Caraïbe. La présente étude vise donc à faire un bilan de l'état actuel de sites écologiques en Martinique (point « zéro ») ayant subi de nombreuses pressions naturelles et/ou anthropiques. L'analyse des différents récifs et du peuplement ichthyologique associé devraient permettre de mieux appréhender les conséquences de la dégradation sur l'écosystème en Martinique.

4. Objectifs de la thèse

Les résultats attendus visent à améliorer notre compréhension des relations entre les communautés de poissons de récifs et leur habitat en Martinique. Cet objectif devra être atteint en étudiant les répercussions de la dégradation de l'habitat sur les assemblages de poissons de récif.

Pour répondre à la problématique, l'étude est axée autour de trois hypothèses de travail.

1. Les structures de peuplements de poissons sont corrélées à la géomorphologie de l'habitat (complexité topographique) et à la nature biologique du substrat.
2. La dégradation de l'habitat récifal a des répercussions sur la structure des peuplements de poissons.
3. L'envahissement des écosystèmes récifaux par les macroalgues favorise le développement des communautés de poissons herbivores.

Pour vérifier ces hypothèses, plusieurs questions seront posées.

1. Les densités et les biomasses de poissons vivant dans le récif sont-elles affectées par la dégradation des colonies coralliennes ? Peut-on corréler l'état de santé et la complexité du biotope avec la diversité, l'abondance et la biomasse en poissons ?
2. Comment la dégradation de l'habitat affecte ces paramètres ?
3. Certaines espèces de poissons sont-elles indicatrices de l'état de santé du récif ?
4. La croissance des macroalgues modifie-t-elle les densités de poissons herbivores ?

Tout d'abord, pour étudier la corrélation entre la structure du peuplement de poissons et la géomorphologie, ainsi que la nature du substrat (hypothèse 1), les données obtenues pour les différentes structures récifales (récifs bio-construits et récifs rocheux) seront comparées entre elles.

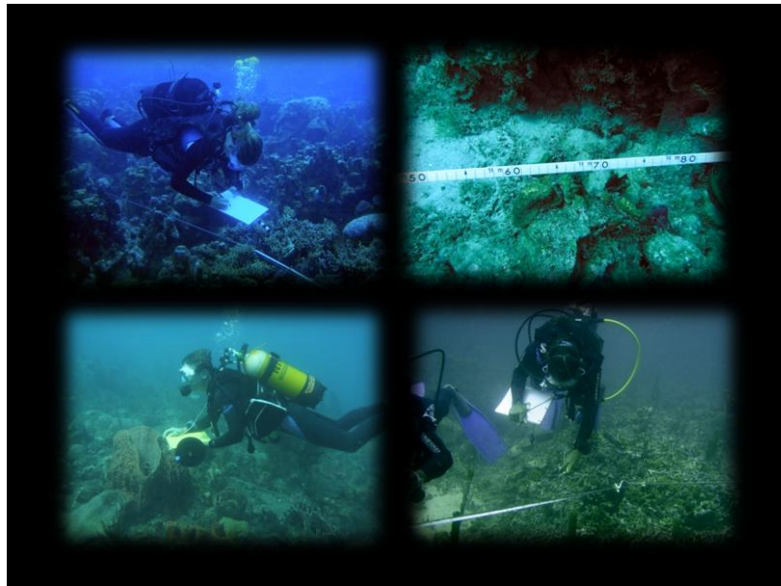
Ensuite, l'effet de la dégradation des récifs sur la structure des peuplements de poissons (hypothèse 2) sera analysé en comparant les communautés benthiques et ichtyologiques des différentes stations d'étude présentant des états de santé différents pour chacun des deux types de récif.

Enfin, l'impact de l'envahissement des écosystèmes récifaux par les macroalgues sur la composition trophique du peuplement ichtyologique (hypothèse 3) sera étudié en comparant les espèces dominantes et la composition des groupes trophiques des sites dégradés avec les sites peu dégradés.

Afin de répondre à ces différentes interrogations, ce manuscrit est organisé en plusieurs chapitres. Après avoir resitué l'étude dans son contexte et énoncé la problématique dans ce chapitre (Chapitre I), les différentes méthodes expérimentales et statistiques employées seront décrites dans le chapitre II. Les chapitres suivants se focaliseront ensuite sur les données recueillies et les résultats. Dans un premier temps, le chapitre III traitera de l'analyse temporelle des données environnementales, benthiques et ichtyologiques, certains facteurs biotiques et abiotiques étant susceptibles de suivre des variations saisonnières et/ou évolutives. La connaissance de ces variations est essentielle pour la suite de l'étude et le traitement futur des données. Dans un deuxième temps, les chapitres IV, V, VI et VII seront dédiés aux relations habitat/poisson/dégradation. Le chapitre IV sera entièrement consacré à l'étude de l'habitat récifal martiniquais et de sa dégradation. Ensuite, le chapitre V traitera du peuplement ichtyologique des différents sites et le chapitre VI fera le lien avec le type de récif et l'état de dégradation. Le chapitre VII se focalisera sur les répercussions de la dégradation de l'habitat sur les peuplements herbivores. Ces trois chapitres répondront à toutes nos

hypothèses de départ et amèneront au dernier chapitre (chapitre VIII), qui discutera des résultats obtenus. Une brève conclusion (chapitre IX) finalisera enfin ce manuscrit et suggèrera quelques perspectives à ce travail.

Chapitre II. Matériels et méthodes



Les protocoles expérimentaux pour étudier les peuplements benthiques et ichtyologiques des récifs coralliens sont très diversifiés. L'analyse d'une centaine de publications a permis d'établir un protocole expérimental adapté à notre étude, prenant en compte les différentes espèces récifales de poissons rencontrées en Martinique, tout en respectant le temps et les moyens disponibles pour l'étude, et assurant une bonne fiabilité des résultats.

1. Présentation des sites d'étude

Le projet est orienté uniquement sur l'étude des habitats coralliens. En Martinique, trois types majeurs de récif sont présents (selon la structure et les conditions environnementales) : un récif bio-construit « battu » sur la façade atlantique, un récif bio-construit « abrité » sur la côte sud Caraïbe, et des communautés coralliennes sur roches (éboulis rocheux) sur la côte nord Caraïbe. Les récifs de la façade au vent étant souvent très dégradés, difficiles d'accès et les conditions y étant souvent mauvaises (visibilité, houle), seuls les deux types d'habitat localisés sur la côte Caraïbe ont été étudiés.

Une phase de prospection a été réalisée sur les deux types d'habitats retenus afin de trouver des sites répondant à nos attentes pour effectuer cette étude ; c'est-à-dire des sites où un échantillonnage peu profond est possible (environ 10 mètres), à la géomorphologie relativement homogène, et d'une superficie suffisamment grande pour réaliser au moins 3 transects indépendants de 50 mètres. De plus, les différents sites ne doivent pas être trop près les uns des autres pour assurer leur indépendance. Ainsi, quatorze stations ont été retenues pour l'étude, réparties sur l'ensemble du littoral caribéen et placées en dehors des zones de « cantonnement de pêche » pour éliminer le facteur protection dans l'analyse et l'interprétation des résultats (Figure II-1). Six stations ont été échantillonnées sur les communautés coralliennes sur roches (dénommées par la suite « habitat rocheux ») et huit pour le récif bio-construit. Le fort intérêt écologique et économique de ce dernier a conduit à un nombre de stations un peu plus important, permettant ainsi de mieux couvrir la zone et de mieux l'analyser.

Au sud de l'île, huit sites ont été sélectionnés pour étudier le récif bio-construit (Figure II-1-B). Six stations ont été choisies le long de la commune de Sainte-Luce, séparées d'au moins 800-1000 m (sites : Trois Rivières, Anse Mabouya, Fond Larion, Corps de Garde, Caye Philippeaux Est et Jardin Tropical). Les deux autres stations sont plus éloignées ; un site a été placé au sud du cantonnement de pêche de Sainte-Luce (Petit Mur) et l'autre au nord après un

vaste champ algal (Caye d’Olbian). Tous ces sites sont situés sur la crête récifale entre 700 et 1 400 m de la côte.

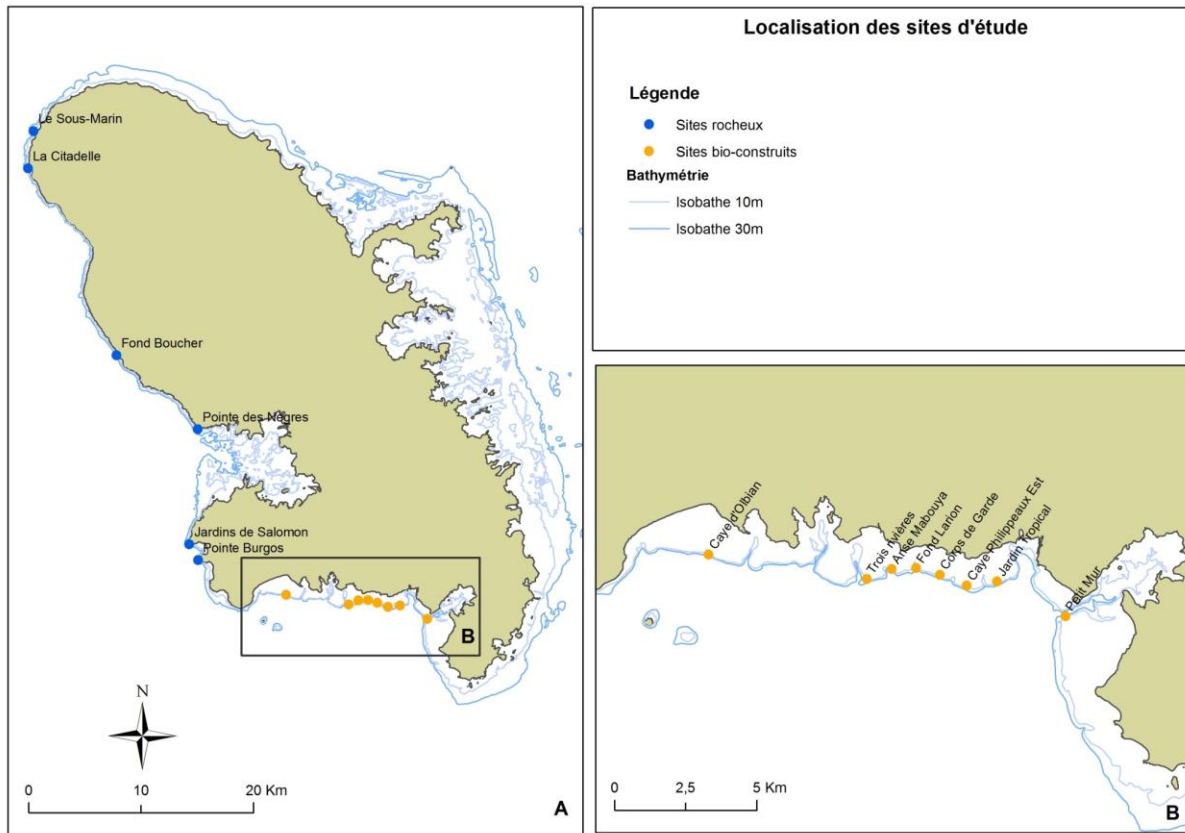


Figure II-1. Localisation des 14 sites d’étude sur la côte Caraïbe martiniquaise. Huit sites sont situés sur des récifs bio-construits (B) et six sites sur des récifs rocheux (A) colonisés par des communautés coralliennes.

Au nord de l’île, les sites rocheux sont d’avantage éparpillés en raison de la répartition hétérogène de ce type de substrat le long de la côte (s’intercale entre des zones sablonneuses) et des pentes accores (Figure II-1-A). Ainsi environ 42 Km séparent le site le plus au nord (Sous-Marin) du site le plus au sud (Pointe Burgos). Entre les deux, le site La Citadelle est situé au nord de la ville du Prêcheur, Fond Boucher au nord de la commune de Case-Pilote, Pointe des Nègres à l’entrée de la baie de Fort-de-France et Jardins de Salomon à l’entrée de la baie de Grande Anse à proximité de la pointe Salomon. Compte tenu de la présence de pentes accores sur cette partie de l’île, toutes ces stations sont très proches de la côte (moins de 300 m).

2. Stratégie d'échantillonnage

2.1. Choix de la méthode d'échantillonnage

De nombreuses méthodes existent pour étudier les peuplements ichtyologiques. Chaque technique possède des avantages et des inconvénients, mais surtout ne permet pas d'échantillonner la même fraction du peuplement. Les méthodes d'échantillonnage utilisées pour étudier les peuplements de poissons récifaux peuvent être classées en deux catégories distinctes : les méthodes destructrices consistant à prélever des poissons et les méthodes non-destructrices basées sur l'observation *in situ* des individus. Notre étude ayant pour objectif d'aider à la mise en place de zones de protection des récifs coralliens et des populations de poissons associées, le premier type de méthode a été exclu. Le protocole repose donc sur des observations visuelles en plongée sous-marine.

Les méthodes de recensement visuel couramment utilisées peuvent être également divisées en deux catégories : les méthodes « indirectes » et les méthodes « directes ». Les premières nécessitent l'utilisation d'appareils d'enregistrement tels que des caméras ou des appareils photos. Les méthodes « directes » reposent sur des relevés effectués par un plongeur en scaphandre autonome. Ce dernier type, plus rapide et moins coûteux, a été préférentiellement choisi dans le cadre du projet.

De nombreux biologistes ont étudiés ces méthodes « directes » de recensement, la meilleure technique à employer et sa fiabilité. Deux types de techniques existent : les méthodes d'observation « immobile » et les méthodes d'observation « mobile ». L'utilisation de ces méthodes diffère selon le but de l'étude et la fiabilité des résultats attendus. La méthode « immobile » nécessite de faire les observations à un point fixe, dans un certain périmètre pendant un temps défini. La seconde méthode, « mobile », consiste soit à faire le recensement sur une surface connue grâce à un transect de longueur et de largeur variable selon l'étude et la précision désirée, soit à se déplacer et faire l'inventaire pendant une période de temps donnée.

Dans le cadre de notre étude, la méthode des transects a été choisie et adaptée pour obtenir le meilleur compromis entre la précision souhaitée de l'échantillonnage, l'objectif de l'étude et l'effort d'échantillonnage possible sur le terrain.

2.2. Descriptif de la méthode d'échantillonnage

La méthode mise en place vise à obtenir la meilleure représentation possible de l'habitat et du peuplement de poissons à l'échelle du site. A chaque station, les caractéristiques environnementales sont recueillies et les peuplements benthiques et ichtyologiques recensés. Pour une meilleure fiabilité des résultats, les observations sont toujours réalisées par les mêmes plongeurs.

a. Choix et mesure des facteurs environnementaux

La structure des communautés ichtyologiques peut être influencée par les différents paramètres de l'environnement (paramètres physicochimiques, heure, saisonnalité, hydrodynamisme, visibilité...). Avant chaque relevé, différentes caractéristiques générales de la station et du jour d'échantillonnage ont été évaluées : climatiques (précipitation, vent, ensoleillement) et océanographiques (houle, température de l'eau, transparence de l'eau). Tous les comptages ont été réalisés entre 10 H et 16 H pour éviter les variations diurnes/nocturnes de la structure des peuplements de poissons (Harmelin-Vivien *et al.* 1985) et réduire au maximum les biais d'échantillonnage.

b. Description de l'habitat et des peuplements benthiques

La description de l'habitat repose sur le relevé des deux critères majeurs semblant jouer un rôle prépondérant dans la structuration des peuplements ichtyologiques.

Le premier critère essentiel est la composition spécifique et structurelle des communautés benthiques (Carpenter *et al.* 1981, Bell & Galzin 1984, Jennings *et al.* 1996, Chittaro 2004, Dominici-Arosemena & Wolff 2005, Brokovich *et al.* 2006). Leur caractérisation (espèces, abondance), et celle du substrat, est réalisée par la méthode du transect à point équidistant (« Point intercept transect ») qui permet d'estimer le pourcentage de recouvrement des différents substrats et organismes (Loya 1978). Un relevé est réalisé tous les 50 cm (100 points) sur un transect de 50 m de long. Trois réplicats sont effectués (300 points/site).

Le second critère à prendre en compte est la complexité topographique ou rugosité (Friedlander & Parrish 1998, Ferreira *et al.* 2001, Almany 2004, Gratwicke & Speight 2005a, b, Kuffner *et al.* 2007). Cet indice est estimé selon la méthode de Luckhurst & Luckhurst (1978) à l'aide d'une chaîne de 5 m de long déroulée sur le substrat en alignement avec le transect. La valeur correspond au rapport entre la distance linéaire de la chaîne projetée sur le

transect et la longueur réelle de la chaîne. Cinq mesures de rugosité sont réalisées par transect (tous les 10 m).

Lors de la première année d'échantillonnage, un grand nombre d'oursins a été constaté sur certains sites. Une des problématiques de cette étude portant sur l'herbivorie des poissons, il nous est apparu pertinent d'ajouter le paramètre « oursins » dans les interactions possibles avec l'habitat et les phénomènes de compétition. Un recensement des populations d'oursins Diadème (*Diadema antillarum*), espèce majoritaire des récifs Caraïbéens, a donc été mis en place lors de la deuxième année d'échantillonnage. Le dénombrement des oursins a été effectué le long de chaque transect de 50 m sur une largeur de 50 cm, soit trois réplicats de 25 m².

c. Description des peuplements ichtyologiques

La description des peuplements ichtyologiques repose sur l'identification des espèces de poissons et l'estimation de leur taille et de leur abondance par comptage visuel en plongée.

La méthode employée est adaptée de la méthode dite « des transects » proposée par Brock (1954) qui effectue le recensement à l'aide d'un transect matérialisé par un couloir de longueur et de largeur variables. Cependant, le recensement qualitatif et quantitatif de toutes les espèces n'est pas aisé face à la complexité et la richesse des récifs coralliens. Afin de faciliter et optimiser le comptage visuel, certains scientifiques n'hésitent donc pas à faire plusieurs passages sur un même transect (Galzin 1987b, Rakitin & Kramer 1996, Connell & Kingsford 1998, Abesamis *et al.* 2006, Newman *et al.* 2006). D'autres chercheurs modifient également la largeur de leur transect en fonction des espèces cibles (ex : Garpe & Öhman 2003, Jones *et al.* 2004, Mumby *et al.* 2004, Campbell & Pardede 2006). Pour étudier l'ensemble du peuplement ichtyologique, l'échantillonnage a été inspiré de ces méthodes et réalisé en effectuant 2 passages sur un transect de 50 m de long. Le premier passage s'opère sur une largeur de 4 m et le second passage sur 2 m. A chaque passage, des espèces cibles différentes sont recensées. Lors du premier passage (2 m de chaque côté du transect), seules les espèces craintives, très mobiles, difficiles d'approche et souvent de tailles relativement grandes sont prises en compte (*Lutjanus spp.*, *Haemulon spp.*, *Cephalopholis spp.*... - Annexe 1). Le second passage (1 m de chaque côté du transect) permet de recenser d'autres espèces, souvent très abondantes, majoritairement territoriales, grégaires et de petites tailles (*Stegastes spp.*, *Halichoeres spp.*, *Hypoplectrus spp.*... -Annexe 1).

Toutes les espèces sont identifiées et dénombrées, à l'exception des petites espèces (quelques centimètres) type « Blenniidae/Gobiidae » et la majorité des espèces cryptiques.

Les espèces cryptiques observées sont tout de même comptabilisées. Leur abondance est incontestablement sous-estimée, mais ces données pourront quand même servir de base de réflexion (notamment pour la biodiversité totale en poissons).

Les individus comptabilisés sont répertoriés selon l'échelle d'abondance adaptée par Bouchon-Navaro (1997) de la méthode de Harmelin-Vivien *et al.* (1985) regroupant les individus en classes d'abondance (Tableau II-1). Les relevés des tailles des individus sont également réalisés à l'aide d'une échelle (Tableau II-1) permettant ainsi d'augmenter la rapidité de comptage et de diminuer les erreurs d'évaluation des groupements (Harmelin-Vivien *et al.* 1985). La médiane de chaque classe de taille est ensuite utilisée pour calculer la biomasse moyenne des poissons des sites étudiés grâce à des relations allométriques taille/poids issues de la littérature (cf. page 51).

Classes	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Abondance	1	2	3-5	6-10	11-30	31-50	51-100	101-300	>300
Taille (en cm)	< 5	5-10	10-15	15-20	20-30	30-40	40-50	> 50	

Tableau II-1. Classes d'abondances et de tailles utilisées lors du comptage visuel des poissons.

Lors de l'échantillonnage, la vitesse du plongeur est constante et identique sur tous les sites afin de limiter les biais d'échantillonnage. Cette vitesse est d'environ 3 à 4 m par minute, permettant de réaliser un transect de 50 m en 15 minutes. L'inventaire ichthyologique d'un réplicat (2 passages) est accompli en 30 minutes, durée nécessaire pour avoir une estimation significative de la diversité selon Bouchon-Navaro (1997). La diversité totale comptabilisée pendant la durée entière de la plongée (les 3 réplicats cumulés : durée minimale de 1h30) devrait donc assurer une bonne représentativité du peuplement ichthyologique du site.

d. Fiabilité des résultats et des statistiques

Trois réplicats (transects) ont été réalisés par site à une profondeur moyenne de 10 m, profondeur à laquelle la biodiversité des peuplements coralliens et ichthyologiques est maximale pour la Caraïbe (Porter 1972, Bouchon-Navaro *et al.* 1997a). Ces réplicats ont été positionnés parallèlement à la côte, sur des substrats identiques, proches, non juxtaposés. Deux campagnes d'échantillonnage se sont déroulées sur chaque site, à quelques jours d'intervalle, pour réduire les variations journalières. Les résultats obtenus proviennent de la combinaison de 6 réplicats.

2.3. Suivi temporel

Le suivi a été effectué en 2007 et 2008 pour étudier la variabilité interannuelle. Les campagnes ont été réalisées en saison sèche (mars-avril) et en saison humide (septembre-octobre) pour tenir compte des variations saisonnières. Sur l'ensemble de l'étude, 332 répliquats ont été recueillis en 112 plongées sur les 336 initialement prévus (Tableau II-2). De mauvaises conditions climatiques sont à l'origine des 4 transects manquants (fortes pluies induisant une forte turbidité, courant fort se levant pendant la plongée). L'échantillonnage de deux sites (Jardins de Salomon et Pointe Burgos) ayant commencé avec une saison de retard, celui-ci s'est poursuivi et terminé en mars 2009.

Le récapitulatif de l'effort d'échantillonnage est schématisé par la Figure II-2.

Période d'échantillonnage	Sites bio-construits								Sites rocheux						
	CO	AM	CG	FL	JT	CP	PM	TR	SM	JS	FB	LC	PN	PB	
Saison sèche 2007	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6		
Saison humide 2007	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	3	5	
Saison sèche 2008	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	
Saison humide 2008	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	
Saison sèche 2009										6				6	
TOTAL	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	21	23	332

Tableau II-2. Récapitulatif des transects réalisés sur les différents sites pendant l'étude. Le nom complet des sites est indiqué Figure II-1.

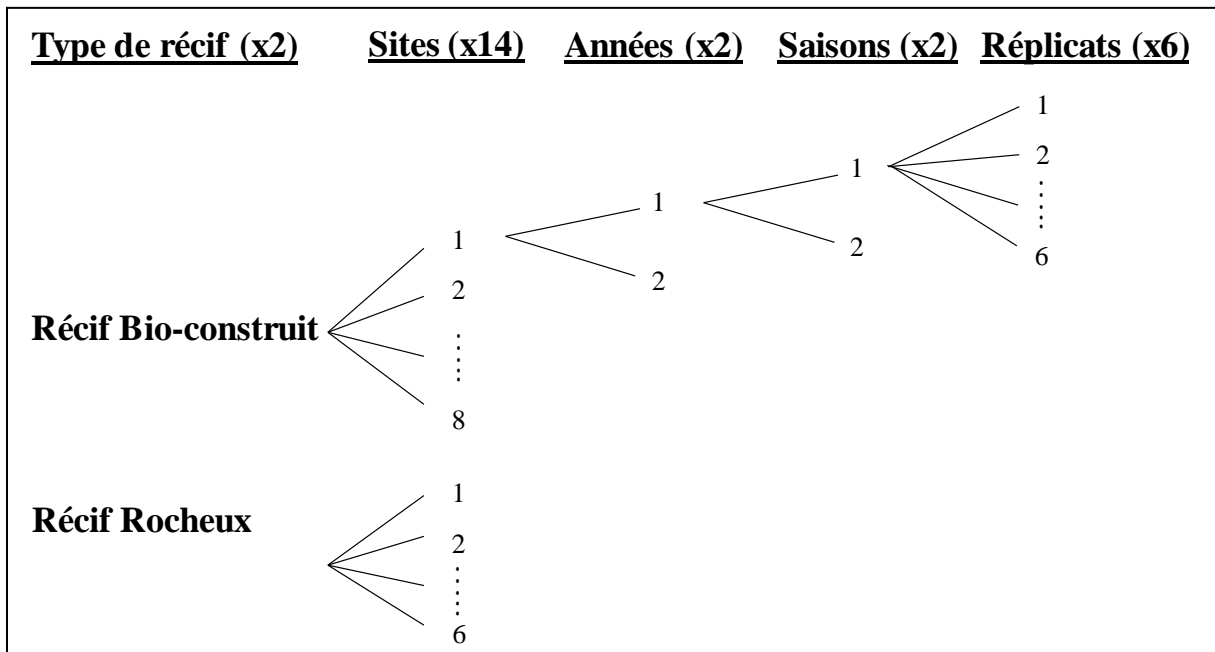


Figure II-2. Récapitulatif de l'effort d'échantillonnage.

2.4. Limites de l'échantillonnage

De nombreux scientifiques se sont interrogés sur les limites des comptages visuels en plongée (Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Lincoln Smith 1988, Jennings & Polunin 1995, Cheal & Thompson 1997, Watson & Quinn 1997, Connell *et al.* 1998, Samoily & Carlos 2000, Willis 2001, Edgar *et al.* 2004, Horinouchi *et al.* 2005) et notamment les biais d'échantillonnage résultant de cette pratique.

Le premier biais va provenir des conditions environnementales du jour d'échantillonnage. En effet, certains facteurs tels qu'une visibilité réduite ou un fort courant rendent plus difficile l'observation des poissons. Pour homogénéiser les résultats obtenus et minimiser les biais d'échantillonnage, chaque site a été échantillonné deux fois, à une quinzaine de jours d'intervalle, et les réplicats moyennés.

Des erreurs peuvent également provenir de la méthode de comptage employée : utilisation de transect ou de point fixe. Dans notre cas, la méthode du transect est la plus adaptée pour déterminer la structure globale des peuplements de poissons sur un site et faire le lien avec son habitat. Le choix de la longueur et de la largeur du transect est déterminant pour avoir la meilleure estimation de la composition du peuplement ichthyologique. La longueur du transect dans ce projet (50m) a été choisie afin d'obtenir le meilleur compromis entre le temps de plongée à la profondeur d'échantillonnage et la fiabilité des comptages visuels.

L'observateur constitue une troisième source de biais. Les poissons étant mobiles, le dénombrement et l'estimation de leur taille ne sont pas toujours évidents. Des sur/sous-estimations des bancs de poissons et des doubles comptages d'individus restent envisageables. Néanmoins, pour réduire ce biais, le recensement a toujours été réalisé par le même plongeur et la largeur du transect réduite lors du 2^{ème} passage pour le recensement des espèces très abondantes.

Le rythme des activités des espèces de poissons et leur comportement (alimentation, reproduction...) sont aussi à l'origine de biais d'échantillonnage, qualifiés de temporels (journalier, mensuel, saisonnier, annuel ; Galzin 1987a). Pour diminuer l'importance de potentielles variations journalières, chaque site a été échantillonné deux fois à quelques jours d'intervalle pour chaque saison étudiée. Les variations saisonnières et annuelles ont été quantifiées et analysées.

La morphologie du site peut également influencer sur le repérage des poissons. Plus le fond est accidenté et présente de forts reliefs et de nombreux trous, et plus des individus sont susceptibles d'être masqués par des obstacles.

Enfin, la fiabilité du comptage va dépendre de l'espèce considérée. En effet, les espèces craintives, mimétiques et de petite taille sont souvent sous-estimées.

La méthode employée ici permet d'avoir une estimation et une vue d'ensemble de la structure des peuplements ichthyologiques et non une exactitude.

2.5. Choix des descripteurs ichthyologiques

Afin d'étudier la composition spécifique d'un peuplement ichthyologique, des descripteurs appropriés doivent être choisis. Lors de l'échantillonnage, des données qualitatives et des données quantitatives sont relevées, permettant de calculer des indices écologiques.

a. Descripteurs des données qualitatives

(1) La richesse spécifique totale

La richesse spécifique totale correspond au nombre d'espèces rencontrées lors de l'ensemble des comptages d'un site pour une période donnée. La richesse spécifique de chaque site sera étudiée de deux manières. Tout d'abord, un premier indice correspondra à la richesse spécifique relevée uniquement sur les transects. Ensuite, un second indice correspondra à la richesse spécifique sur l'ensemble du site, espèces observées hors transect incluses. Cette nuance peut permettre d'identifier des espèces rares, présentes sur site mais non recensées sur le transect.

(2) La richesse spécifique moyenne

La richesse spécifique moyenne correspond au nombre moyen d'espèces observées par relevé, c'est-à-dire sur une surface d'échantillonnage de 300 m².

(3) Présence/absence des espèces

Une liste de présence/absence des espèces est réalisée pour chaque site. La matrice obtenue servira ensuite à discriminer les sites en fonction des espèces présentes et à mettre en relation la présence de certaines espèces avec les variables de l'habitat.

(4) La fréquence d'occurrence des espèces de poissons

La fréquence d'occurrence d'une espèce correspond au pourcentage de relevés où l'espèce est rencontrée. Chaque espèce pourra être qualifiée de permanente (75-100%), fréquente (50-75%), occasionnelle (25-50%) ou rare (0-25%), en fonction de sa fréquence d'occurrence (Tessier *et al.* 2005). La proportion de ces quatre classes de fréquence permet d'estimer la variabilité temporelle du peuplement ichthyologique et constitue un bon indicateur de stabilité ou d'instabilité de ce peuplement. La dominance en abondance d'espèces rares sur un site traduit un système instable où une forte proportion des individus appartient à des espèces de passage (turn over important) (Ody & Harmelin 1994).

b. Descripteurs des données quantitatives

(1) Densité (ou abondance)

L'abondance des espèces présentes à chaque site est obtenue en calculant la moyenne du nombre d'individus observés sur chaque répliquat divisé par la surface du transect étudié (100 ou 200 m²) et exprimée pour 200 m². L'abondance relative de chaque espèce (%) est calculée en divisant la proportion des individus de chaque espèce par le total d'individus recensés toutes espèces confondues. L'abondance relative des différentes catégories trophiques a également été estimée selon le même principe. Le groupe trophique de chacune des espèces a été déterminé à l'aide de publications (Floeter *et al.* 2004, Dominici-Arosemena & Wolff 2005, Froese & Pauly 2010).

L'abondance d'une espèce reflète des conditions plus ou moins favorables que lui offre le milieu. L'abondance est un indicateur de la qualité de l'habitat pour une espèce donnée (refuges, disponibilité en ressource alimentaire, adéquation avec la bathymétrie, etc...). Certaines espèces sont plus tolérantes que d'autres aux variations du milieu. Un des objectifs de cette étude est d'identifier les espèces les plus sensibles, espèces clés pour définir la qualité de l'habitat.

(2) Biomasse

La biomasse correspond à la masse des poissons (en g de poids humide) présents sur la zone étudiée par unité de surface. Ce paramètre, au même titre que l'abondance, est un bon indicateur de l'état et de l'équilibre des ressources trophiques dans le milieu. Son calcul est réalisé à partir des valeurs de densités et des tailles de poissons collectées pendant

l'échantillonnage, et des relations allométriques taille/poids issues de la littérature (Bohnsack & Harper 1988, García *et al.* 1998, Duarte *et al.* 1999, González-Gándara *et al.* 2003, Frota *et al.* 2004, Bouchon-Navaro *et al.* 2006). La conversion des tailles en poids est effectuée grâce à la relation $W = aL^b$ propre à l'espèce (W : le poids, L : la longueur standard, a : indice de condition, et b : coefficient d'allométrie). Les individus appartenant à la famille des Muraenidae étant rarement observés en intégralité, une autre relation allométrique, reposant sur la taille de la tête et la masse totale, a été utilisée pour l'estimation de leur biomasse. De la même manière que pour les densités, les biomasses relatives (%) des espèces et des groupes trophiques sont également calculées.

(3) Indice de diversité

Deux indicateurs de diversité ont été utilisés au cours de cette étude pour évaluer la structure ichtyologique. La diversité spécifique (H') et l'indice de régularité (J') souvent associés sont les deux indicateurs les plus couramment employés. L'utilisation conjointe de ces deux indices permet d'extraire un maximum d'informations sur la structure des communautés.

La diversité spécifique (H') est calculée à partir de l'indice de Shannon-Weaver (Pielou 1966b) :

$$H' = \sum P_i \ln P_i$$

avec P_i : proportion du nombre total d'individus de l'espèce i .

L'indice de régularité (J'), très utile pour comparer les dominances potentielles entre stations ou entre dates d'échantillonnage, est calculé à partir de l'indice de Shannon selon la formule (Pielou 1966a) :

$$J' = H' / \ln S$$

avec S : nombre total d'espèces présentes.

Ces deux indices sont également calculés pour les biomasses pour avoir une idée de la diversité en biomasse. Dans ce cas, P_i correspond à la proportion de la biomasse totale des individus de l'espèce i .

3. Traitements et analyses des données

L'analyse des données doit permettre une caractérisation claire des peuplements benthiques et ichtyologiques de chaque site et leur mise en relation. Le traitement suit donc

une certaine logique structurelle qui passe tout d'abord par l'étude de chaque peuplement séparément, puis par leur mise en relation à l'aide d'outils exploratoires.

Quatre missions ont permis de récolter les données ; pendant la saison sèche et la saison humide sur deux ans. Au milieu de la première année d'échantillonnage, un évènement majeur, le cyclone Dean, a touché les récifs du sud de la Martinique. Le suivi temporel des données recueillies pour chaque site, sur la durée de l'étude, a donc été analysé dans un premier temps pour les communautés benthiques et ichtyologiques. Dans le cas de communautés non perturbées par le phénomène, des moyennes de toutes les périodes d'échantillonnage ont pu être calculées par site, sur l'ensemble des données benthiques et ichtyologiques. Dans le cas de communautés perturbées sur un site, une distinction a été faite entre l'avant et l'après cyclone (respectivement avD et apD) et les moyennes réalisées selon cette différenciation.

3.1. Prétraitement et transformation des données

Au cours de l'étude, différents tests et analyses ont été réalisés. Souvent requise pour de nombreuses analyses ou tests, la normalité des distributions de fréquences des données et l'homogénéité de leurs variances (homoscédasticité) ont été examinées respectivement par des tests de Shapiro-Wilk (le plus fiable pour les petits échantillons) et de Bartlett. Les données suivant rarement une loi Normale en écologie, seuls des tests non-paramétriques ont du être employés. Les données ont tout de même été transformées avant chaque analyse afin de réduire l'hétéroscédasticité. Les transformations appropriées ont été effectuées en fonction du type de données, d'après Legendre & Legendre (1998) (Tableau II-3). Les comparaisons entre différents facteurs (sites, saisons, années...) ont été réalisées à l'aide de tests non-paramétriques de Mann-Whitney, de Kruskal-Wallis ou de PERMANOVA (« *permutation based non-parametric analysis of variance* »).

Type de données	Transformation adoptée	Raisons de la transformation
<u>Variables abiotiques</u>	- Standardisation - Log (x+1)	- Rendre les variables comparables (sous la même unité - même poids). - Réduire l'hétéroscédasticité.
<u>Données benthiques</u> - % de recouvrement	- Arcsin \sqrt{p}	- Réduire l'hétéroscédasticité (préconisé par Legendre & Legendre (1998) pour les données en %).
<u>Données ichtyologiques</u> - Descripteurs synthétiques - Données densités, biomasses	- Standardisation/Log (x+1) - Log (x+1)	- Rendre les variables comparables (sous la même unité - même poids). - Réduire l'hétéroscédasticité.

Tableau II-3. Transformation des données utilisées avant traitement statistique.

Différentes analyses exploratoires ont été utilisées pendant l'étude. Certaines ne peuvent être menées que sur des matrices d'association. Des indices de dissimilarité asymétriques ont été choisis pour pallier au problème du double zéro lié aux doubles absences dans les données benthiques et ichtyologiques. L'indice de Jaccard a été choisi pour la comparaison des données binaires (présence/absence) et l'indice de Bray-Curtis pour comparer les données quantitatives d'abondance et de biomasses, ne donnant pas de poids disproportionné aux espèces rares (Legendre & Legendre 1998). En revanche, la distance euclidienne a pu être utilisée pour l'analyse des données abiotiques.

3.2. Analyses exploratoires utilisées

Le traitement des données benthiques et ichtyologiques a fait appel à deux types d'analyse exploratoire. La première, associée à d'autres outils statistiques, permet de regrouper les objets selon leur affinité et d'identifier les variables responsables des assemblages observés. La seconde permet de faire le lien direct entre les variables benthiques et la structure du peuplement ichtyologique.

a. ACP (Analyse en Composantes Principales) et MDS (Cadrage Multidimensionnel - « Multidimensional scaling »)

Des ACP ont été effectuées sur des données abiotiques préalablement standardisées et sur des données benthiques transformées. Cette méthode d'ordination procède à des transformations linéaires des variables quantitatives intercorrélées de manière à obtenir de nouvelles variables non corrélées appelées composantes principales. Ainsi, la représentation graphique obtenue en deux dimensions des sites et des variables permet d'identifier facilement les corrélations entre les variables et comment sont structurés les sites.

Des analyses MDS ont été réalisées sur des matrices d'association asymétriques (dissimilarité) des données benthiques ou ichtyologiques. Cette méthode d'ordination cherche à représenter dans un nombre réduit d'axes les relations d'ordre entre les objets (des transects dans notre cas). Une valeur de la représentation graphique est donnée (« stress ») ; plus elle est faible et plus la représentation est bonne. Grâce à cette analyse, des regroupements d'objets peuvent être identifiés (par sites, habitats...). La significativité de ces regroupements peut ensuite être testée par une ANOSIM (analyse de similarité). Cette dernière fournit un indice R basé sur les rangs des dissimilarités au sein et entre les groupements (Clarke & Ainsworth 1993). Un indice proche de 0 indique une absence de différence dans la composition des

communautés des groupements testés, alors qu'un indice supérieur à 0 suggère des différences entre les entités. La significativité de l'indice est ensuite testée par randomisation. Dans le cas de différences significatives, la contribution des principales variables responsables de ces assemblages a été identifiée à l'aide d'une analyse SIMPER (analyse de similarité intra-groupe).

b. ACR (Analyse Canonique de Redondance – Redundancy Analysis)

Pour mettre en évidence l'influence éventuelle de facteurs environnementaux ou des peuplements benthiques sur la structure des peuplements ichtyologiques, des analyses canoniques ont été utilisées. Cette méthode multivariée combine à la fois les concepts d'ordination et de régression. Ainsi, elle permet l'examen de la relation (régression) entre des variables (ou groupes de variables) à l'intérieur d'un ou plusieurs espaces réduits (ordination) grâce à l'analyse simultanée de deux tableaux de données ; l'un contenant les descripteurs des communautés de poissons étudiées (variables dépendantes) et l'autres les facteurs de milieu explicatifs (variables indépendantes). Deux méthodes canoniques sont fréquemment utilisées en écologie (Bouchon-Navaro *et al.* 2005, Dominici-Arosemena & Wolff 2005, Núñez-Lara *et al.* 2005, Gratwicke *et al.* 2006) : l'analyse canonique des correspondances (ACC) (Ter Braak 1986) et l'analyse canonique des redondances (ACR) (Ter Braak 1994, Legendre & Legendre 1998, Leps & Smilauer 2003). Le choix entre ces deux méthodes est établi selon la méthode du gradient direct (Ter Braak 1996). Une analyse des correspondances redressée (DCA : Detrended Correspondance Analysis) est réalisée sur la matrice de variables dépendantes. Si la longueur du gradient en unité de déviation standard (SD) est supérieure à 3 alors une réponse unimodale est constatée, suggérant l'utilisation d'une ACC (méthode unimodale). A l'inverse, dans le cas d'une longueur de gradient inférieure à 3, une réponse linéaire est observée préconisant l'utilisation d'une ACR (méthode linéaire). Toutes les DCA effectuées dans l'étude ayant obtenu des longueurs de gradient inférieures à 3, seules des ACR ont été réalisées. Des tests par permutation (test de Monte-Carlo – 999 permutations) incorporés dans l'analyse permettent de vérifier la contribution de chacune des variables du milieu à l'explication de la variance contenue dans la matrice des descripteurs des communautés. Les affinités des espèces pour un type d'habitat et/ou conditions environnementales sont ainsi visualisées.

A la suite des résultats obtenus à partir des analyses exploratoires, des corrélations entre des espèces et des variables sont apparues. La validité et le degré de ces corrélations ont

été testés à l'aide du coefficient non-paramétrique de corrélation par rang ρ (rho) de Spearman.

3.3. Descriptif et déroulement du traitement des données

a. Analyse de variations temporelles des données

Les différentes étapes de l'analyse temporelle sont synthétisées par la Figure II-3. Les variations temporelles (saisonniers ou interannuelles) ont tout d'abord été étudiées sur les variables environnementales abiotiques grâce à une ACP réalisée avec les 332 transects de tous les sites. Dans le cas de variations temporelles, l'analyse permet de discriminer les transects des sites en fonction des saisons et/ou des années et de déterminer les variables principales jouant un rôle dans cette discrimination. Ensuite, les variations temporelles des données benthiques et ichtyologiques ont été étudiées à tour de rôle grâce à une analyse canonique des redondances (ACR) combinant les matrices « variables abiotiques » et « variables benthiques » ou « ichtyologiques ». Cette analyse exploratoire avec ces deux matrices permet de visualiser rapidement des tendances cycliques des communautés benthiques et ichtyologiques. La recherche d'éventuelles tendances évolutives sur la période d'étude a été réalisée à l'aide des coefficients de corrélations de Spearman entre les descripteurs et le vecteur temps. Des PERMANOVA sont ensuite réalisées pour tenter d'identifier les différences entre les missions responsables de l'évolution constatée.

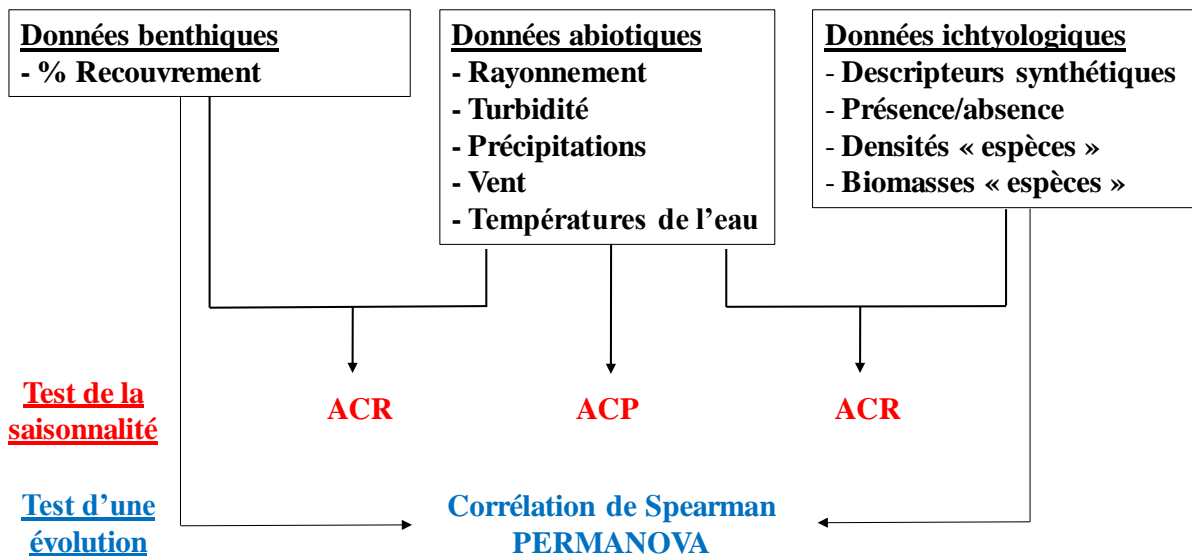


Figure II-3. Schéma des différentes étapes de l'analyse temporelle des données.

b. Analyse des relevés benthiques

L'étude s'intéresse aux relations entre le peuplement ichthyologique et leur habitat. Un des facteurs recueillis, la rugosité, s'est avéré être peu variable entre les sites (seuls deux sites sont significativement différents des autres : Sous-marin et Caye Philippeaux Est ; Annexe 2). L'effet de ce paramètre a donc été considéré comme négligeable dans les différences de structure ichthyologique observables entre les sites, et a été écarté de l'étude. L'habitat du site considéré fait donc essentiellement référence à son substrat. Ce terme de « substrat » se définit dans notre cas comme tout élément non mobile du récif, qu'il soit biologique (coraux, algues, éponges) ou de nature détritique (roche, sable). Ces différents éléments ont été classés en 14 catégories benthiques, décrites dans le Tableau II-4. Parmi ces catégories, le terme « corail » prend en compte les espèces de Scléactiniaires (embranchement des Cnidaires, sous-embranchement des Coelentérés, super-classe des Anthozoaires, classe des Hexacoralliaires), mais également les espèces du genre *Millepora* (super-classe des Hydrozoaires). Compte tenu de l'importance du compartiment corallien au sein du récif, celui-ci fera l'objet d'une étude plus approfondie et sera traité au niveau de l'espèce, de la famille et du morphotype. Le paramètre « rugosité » étant écarté des variables explicatives, l'analyse des morphotypes permettra ainsi d'intégrer la notion d'abri (ou refuge) que les coraux peuvent offrir sur chaque site (Friedlander & Parrish 1998). Dans cet objectif, les espèces de coraux ont donc été classées en 9 morphotypes ; foliacé, massif, cierge, encroûtant, pédonculé, charnu, digité, millepore et autres (Annexe 3).

Catégories benthiques (abréviations)	Constituants
<u>De nature biologique :</u>	
CALGenc	Algues calcaires encroûtantes
CALGere	Algues calcaires irrigées
MALG	Macroalgues (> 1 cm)
TURF	Gazon algal (< 1 cm)
CYANO	Cyanophycées
COR	Coraux (Scléactiniaires + <i>Millepora</i>)
SPON	Eponges
GORG	Gorgones
ZOAN	Zoanthaires
INV	Autres invertébrés (ex : Hydraires, Ascidies...)
<u>De nature détritique et autres :</u>	
DEB	Débris coralliens (mort)
SUB	Substrat corallien nu (mort)
ROC	Roche nue
SAND	Sable

Tableau II-4. Description des catégories benthiques prises en compte pendant l'étude.

Pour chaque site, le pourcentage de recouvrement de chaque catégorie (ou sous-unité) benthique a été calculé. Après transformation, ces pourcentages de recouvrement sont utilisés pour réaliser les différentes analyses statistiques ou exploratoires (Figure II-4).

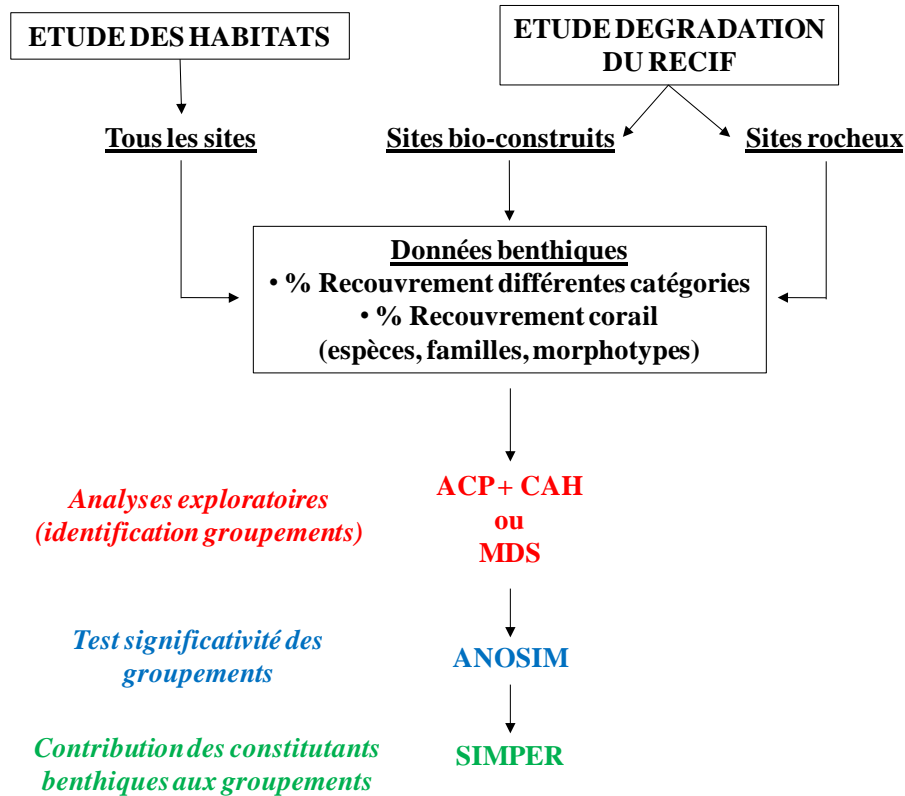


Figure II-4. Schéma synthétique du traitement statistique réalisé pour étudier la structure benthique des sites d'étude.

Dans un premier temps, le traitement des données s'est déroulé avec l'ensemble des sites pour identifier d'éventuelles différences entre les sites et/ou habitats dans leur structure benthique. L'identification de différences dans les taux de recouvrement des différentes catégories benthiques entre les sites ou habitats a été réalisée par des tests de PERMANOVA. Les corrélations entre ces catégories ont été testées en utilisant le coefficient de corrélation par rang de Spearman. L'analyse comparative de la structure benthique entre les sites a été effectuée à l'aide soit d'une ACP couplée à une CAH (Analyse de Classification Hiérarchique) ou soit d'une MDS. Les tendances observées ont ensuite été vérifiées par une ANOSIM (analyse de similarité) puis la contribution des variables identifiée avec une analyse SIMPER (analyse de similarité intra-groupe).

Dans un deuxième temps, le traitement des données s'est focalisé uniquement sur les sites d'un même habitat pour étudier l'impact de la dégradation sur la structure des

communautés benthiques. Les mêmes analyses que précédemment ont donc été réalisées sur un nombre de sites plus restreint mais appartenant au même habitat.

Les relations entre les catégories benthiques ont été testées par des corrélations de Spearman.

c. Analyse des données ichthyologiques et mise en relation avec l'habitat

Pour chaque site, les relevés ichthyologiques ont été analysés au niveau spécifique (présence/absence d'espèces) et au niveau fonctionnel (classe de taille et groupe trophique). Chaque traitement a été réalisé sur les richesses spécifiques, les densités et les biomasses. A partir de ces traitements, des analyses exploratoires ont été menées afin de visualiser les différences entre sites dans leur assemblage d'espèces en fonction de l'habitat et de son état de santé (Figure II-5). Un premier traitement suivant une méthode dite « indirecte » a été utilisé pour étudier les premières caractéristiques et tendances du peuplement ichthyologique en relation avec les variables de l'habitat. Par la suite, une méthode dite « directe » a été effectuée afin de confirmer les résultats obtenus précédemment en faisant directement le lien avec les variables benthiques et ainsi identifier les variables influençant l'organisation du peuplement.

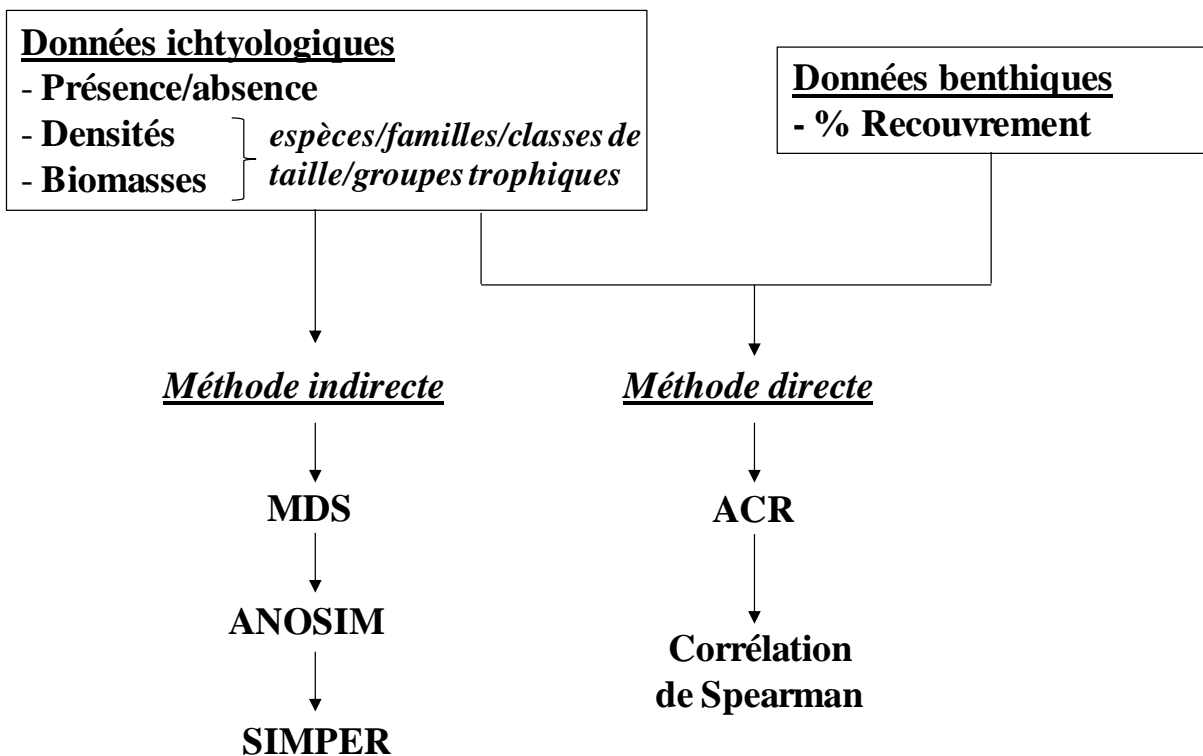


Figure II-5. Schéma synthétique du traitement statistique réalisé pour étudier les peuplements ichthyologiques et la relation avec leur habitat.

Le premier traitement a été effectué par une série d'analyses MDS. La significativité des groupements observés sur l'ordination a été testée par une ANOSIM et la contribution des principales espèces ou niveaux considérés identifiée à l'aide d'une analyse SIMPER. Cette méthode « indirecte » permet d'identifier les objets (espèces, familles, morphotypes) participant aux groupements observés sans inclure les variables environnementales. Le rapprochement avec les variables se fait donc de manière indirecte et permet d'avoir un premier aperçu des résultats.

La seconde partie du traitement a été réalisée en employant des ACR. La mise en relation directe des données ichtyologiques avec les variables environnementales a ainsi pu être traitée. Les résultats obtenus ont pu être comparés avec ceux du premier traitement pour une meilleure fiabilité des résultats, et les variables benthiques explicatives déterminées. Des tests de corrélations de Spearman ont ensuite été effectués entre les objets considérés comme ayant des affinités pour un type d'habitat et/ou conditions environnementales par l'ACR et les variables benthiques.

Pour les différents tests statistiques réalisés, un seuil de probabilité à 95% a été considéré comme significatif. Les différentes analyses ont été accomplies avec les logiciels XLSTAT, PRIMER-E 6 avec l'extension PERMANOVA+ et CANOCO.

Chapitre III. Etude temporelle des peuplements



Avant de décrire et d'étudier les compartiments benthiques et ichtyologiques et leur interrelation, l'homogénéité des données sur la période étudiée doit être analysée afin de pouvoir les assembler et les moyenner.

La localisation géographique de la Martinique dans la zone intertropicale signifie la présence de deux saisons : une saison sèche et une saison humide. Au cours de l'étude, les peuplements benthiques et ichtyologiques ont été échantillonnés à ces deux périodes afin de prendre en considération l'effet de saisonnalité. Ce facteur a-t-il un impact sur les peuplements benthiques et/ou ichtyologiques ? Nos données montrent-elles également des variations interannuelles ?

1. Etude des facteurs climatiques saisonniers pendant l'étude

1.1. Variables atmosphériques mesurées

Les facteurs climatiques retenus pour l'étude sont les plus fréquemment utilisés pour suivre une évolution saisonnière : vent, rayonnement solaire, température de l'air et précipitations.

Les températures de l'air et les précipitations suivent un phénomène cyclique saisonnier avec un maximum pendant la saison des pluies et un minimum pendant la saison sèche (Figure III-1-A ; données Météo-France). Les températures moyennes ont atteint 27°C les deux années de suivi (septembre 2007 et août 2008) et sont descendues jusqu'à 23°C en milieu de campagne (février 2008). La chute de température observée en août 2007 correspond au passage du cyclone Dean. Les précipitations ont été plus abondantes lors de la saison des pluies 2008 en atteignant 350 mm de moyenne en octobre contre 250 mm en août 2007. Mai a été le mois le moins pluvieux pour les deux années d'étude avec des précipitations inférieures à 50 mm (Figure III-1-A).

Le rayonnement solaire moyen suit également une tendance saisonnière (Figure III-1B) avec un maximum d'environ 200 MJ/m²/jour en mai (2007 et 2008), mois le moins pluvieux (données Météo-France). Les mois de novembre et décembre sont les moins ensoleillés avec environ 150 MJ/m²/jour.

Aucun phénomène saisonnier n'est en revanche observé pour la vitesse du vent (Figure III-1-C ; données Météo-France). En effet, les vitesses moyennes relevées sont comprises entre 5 et 7 km/h durant toute la période d'étude, excepté pour le mois d'août 2007 où la moyenne atteint 11 km/h en association avec le passage du cyclone.

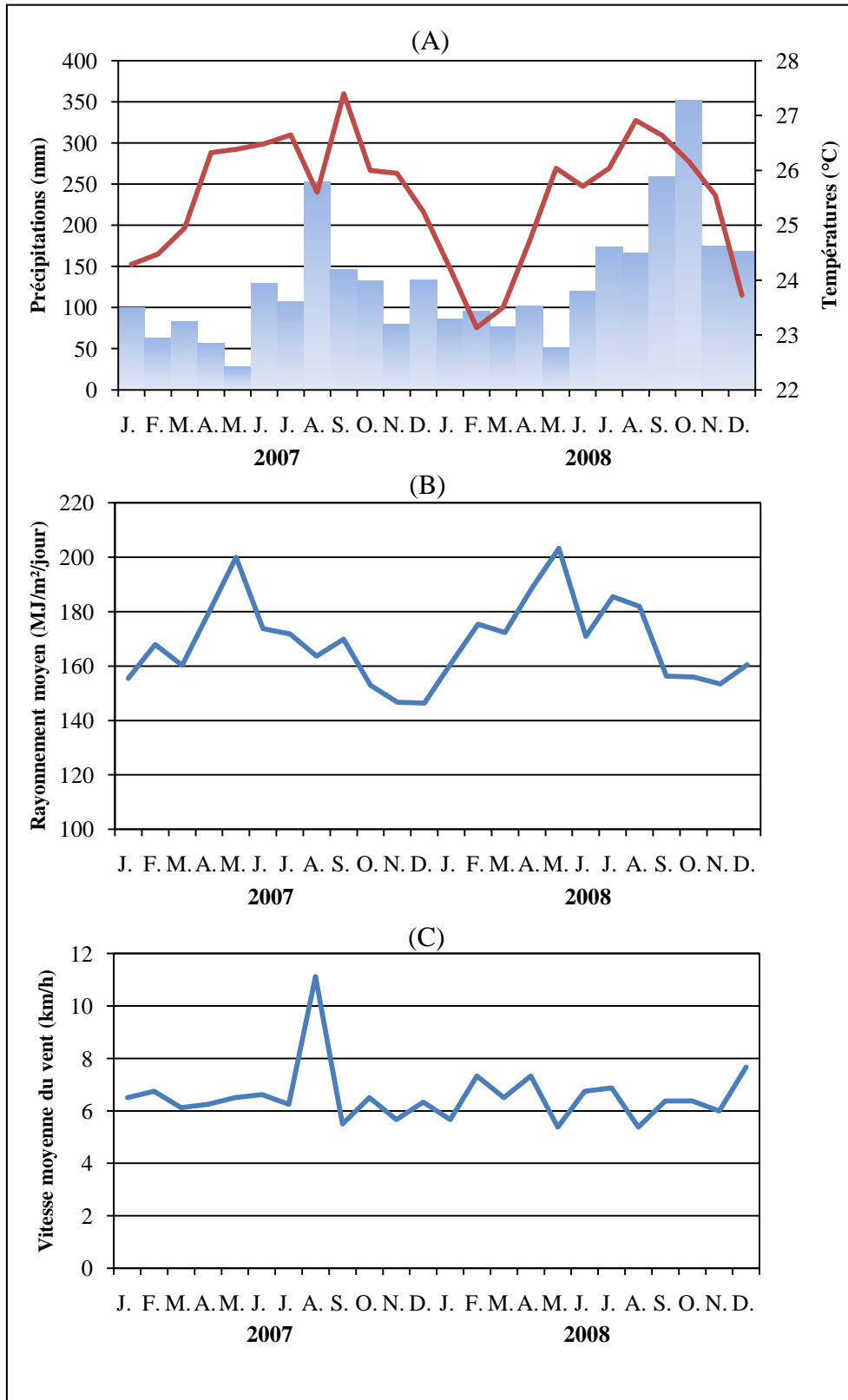


Figure III-1. Suivi temporel des variables atmosphériques retenues pour l'étude. (A) Précipitations (histogrammes) et températures moyennes (courbe), (B) rayonnement solaire moyen et (C) vitesse moyenne du vent sur la période d'étude. Source : données Météo-France.

Ces données climatiques correspondent à des valeurs moyennes obtenues pour toute la Martinique. Cependant, de forts contrastes existent entre les différentes régions de l'île, le Nord étant plus humide que le Sud. Les valeurs prises en compte pour chaque site proviennent des stations de Météo France les plus proches (Figure III-2). Ainsi, par exemple pour le rayonnement, les variations constatées pendant l'étude et entre les sites sont beaucoup plus importantes que les moyennes de la Martinique (entre 161 MJ/m²/jour pour des sites du nord de l'île lors de la saison humide 2007 et 256 MJ/m²/jour pour des sites du sud lors de la saison sèche 2008).

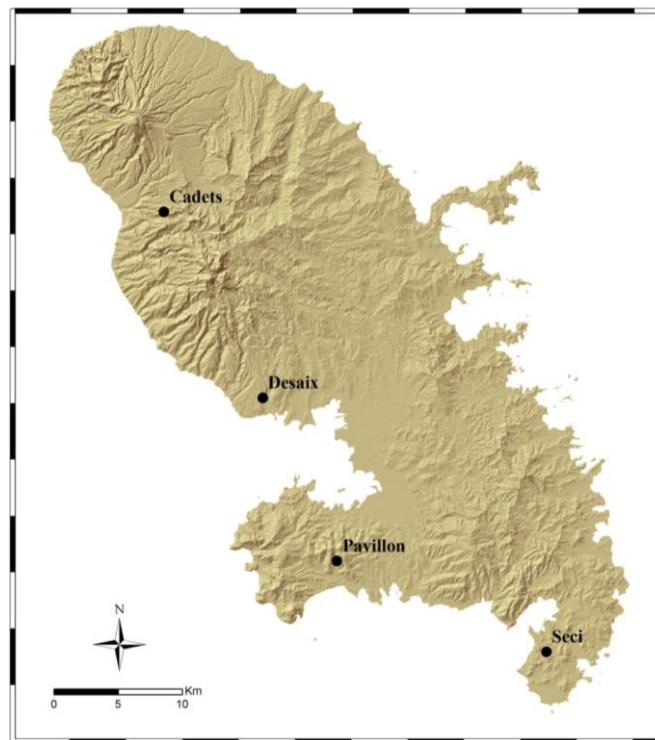


Figure III-2. Localisation géographique des stations météorologiques ayant servi à recueillir les données météorologiques lors de l'échantillonnage des sites d'étude.

1.2. Variables océaniques mesurées

Tous ces facteurs climatiques peuvent avoir une influence sur les variables environnementales marines telles que la température et la transparence de l'eau. Ces deux paramètres n'ont pu être relevés tous les jours pendant les deux ans, mais ont fait l'objet d'un relevé à chaque échantillonnage.

Les mesures de la transparence de l'eau aux différents sites montrent une variation de grande amplitude entre la visibilité la plus faible de 5 m observée à Pointe des Nègres (le 20/10/2008) et la visibilité la plus élevée de 36 m évaluée à Caye d'Olbian (le 06/03/2008). Tout au long de l'étude, une forte variabilité apparaît également pour chaque site, sans

correspondance significative avec les saisons (PERMANOVA ; $F=0,848$; $p>0,05$). Les écarts-types obtenus reflètent parfaitement cette variabilité intrasite, indépendante de la saison d'échantillonnage (Figure III-3). Cependant, malgré ces fortes fluctuations, des différences significatives entre les sites présentant des visibilités extrêmes peuvent être constatées (PERMANOVA ; $F=2,664$; $p=0,005$). Ainsi, par exemple, l'eau est plus claire à Caye d'Olbian (PERMANOVA ; $F=3,453$; $p=0,004$) et Pointe Burgos (PERMANOVA ; $F=3,659$; $p=0,006$) qu'à Pointe des Nègres. La transparence de l'eau semble donc dépendre davantage de la localisation du site et des conditions climatiques du jour d'échantillonnage que de la saison. Un site à proximité d'une baie et de forts rejets terrigènes et anthropiques comme Pointe des Nègres présentera une visibilité plus faible qu'un site éloigné des sources de pression. Les changements rapides de transparence de l'eau intrasites constatés à quelques jours d'intervalle s'expliquent probablement par la localisation géographique des sites dans un milieu très ouvert où des pentes accores au voisinage favorisent la circulation des masses d'eau et ainsi le retour d'une certaine transparence. La transparence de l'eau variant donc le long des côtes, d'un site à l'autre et d'un jour à l'autre, cette variable ne doit pas jouer un rôle majeur dans une éventuelle variabilité temporelle de la structure benthique et ichtyologique.

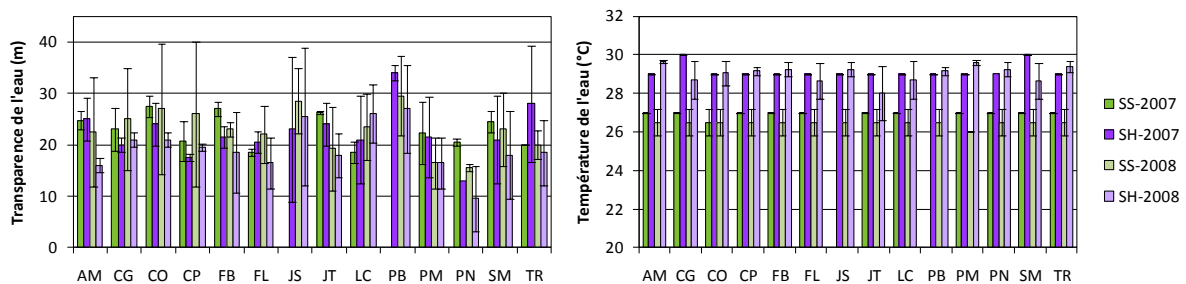


Figure III-3. Transparence et température moyennes par saison d'échantillonnage relevées pendant l'étude (SS : saison sèche ; SH : saison humide). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Le suivi des variations de température de l'eau (Figure III-3) montre très clairement une influence de la saison (PERMANOVA ; $F=22,516$; $p=0,001$). Les températures enregistrées sur l'ensemble des sites sont plus élevées pendant la saison humide (29-30°C) que pendant la saison sèche (26-27°C). Finalement, les fluctuations de température de l'eau suivent celles de l'air avec un léger décalage dans le temps.

A l'exception de la vitesse du vent et de la transparence de l'eau, les variables environnementales mesurées suivent des fluctuations saisonnières susceptibles d'induire des modifications des peuplements benthiques et ichtyologiques. Toutes ces variables seront donc prises en compte dans les analyses suivantes afin d'étudier d'éventuelles variations temporelles des différents peuplements. Par ailleurs, la variable température de l'air étant redondante avec celle de l'eau et moins constante, elle est écartée pour la suite de l'étude.

1.3. Effets combinés des variables sur les sites d'étude

Les fluctuations saisonnières des conditions environnementales au niveau des sites ont été étudiées à l'aide d'une analyse en composantes principales en combinant les différentes variables environnementales pertinentes définies dans le paragraphe précédent. Cette ACP, croisant l'ensemble des périodes d'échantillonnage de tous les sites sur la durée de l'étude avec les 5 variables abiotiques retenues, explique 71,9% de la variabilité rencontrée (Figure III-4). L'axe 1 (50,5%) permet la répartition des périodes d'échantillonnage des sites en fonction des précipitations, de la température de l'eau et de la vitesse du vent d'un côté (à droite) et de la transparence de l'eau et du rayonnement solaire d'un autre côté (à gauche). Tous ces facteurs participent aux différenciations de l'axe 2 à l'exception des précipitations. Au final, cette analyse a regroupé toutes les périodes d'échantillonnage de tous les sites en fonction des saisons, de part et d'autre de l'axe en pointillé. Un axe saisonnier perpendiculaire à cet axe en pointillé a été positionné et montre le sens de ces variations épisodiques. Parmi les 5 variables, la température de l'eau, les précipitations et le rayonnement solaire jouent un rôle plus important dans la différenciation des saisons. Les variables transparence de l'eau et vitesse du vent sont perpendiculaires à cet axe saisonnier, montrant une absence ou une faible influence de la saison sur ces deux paramètres. Cette ordination met donc bien en évidence les variations saisonnières cycliques des conditions environnementales au niveau des sites.

Une analyse de similarité (ANOSIM) sur ces mêmes données démontre que les conditions environnementales des sites diffèrent en fonction de la saison (ANOSIM ; $R=0,523$; $p=0,001$). L'analyse SIMPER confirme la forte contribution de la température de l'eau (28,60%) dans la différenciation des deux saisons.

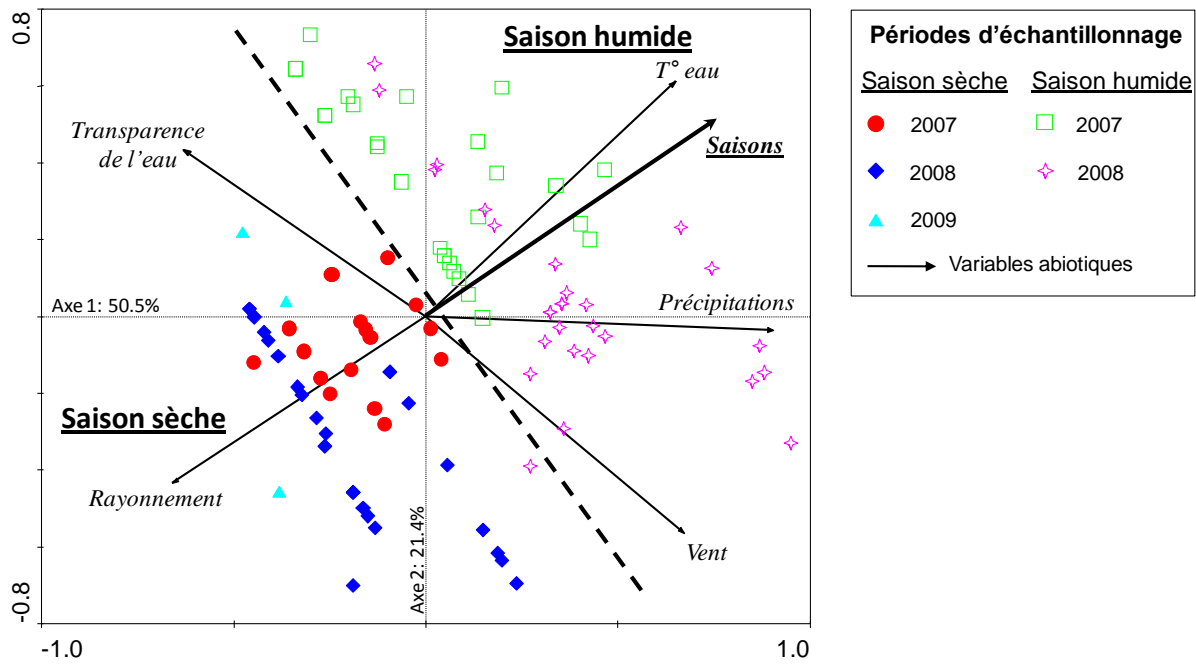


Figure III-4. Analyse en composantes principales des variables abiotiques et de l'ensemble des relevés réalisés sur chacun des sites pendant les deux années d'étude.

Les conditions abiotiques relevées sur les sites lors de l'échantillonnage montrent une saisonnalité. Le rayonnement solaire, les précipitations et la température de l'eau sont les trois principales variables responsables de cette saisonnalité, la dernière étant prépondérante.

2. Variations temporelles du compartiment benthique

D'une manière générale, en l'absence de phénomènes perturbateurs majeurs anthropiques (pollution, pêche...) ou naturels (cyclone, épizootie, invasion d'acanthasters...), l'évolution des récifs dans un milieu sain se fait de manière lente (Achtuv & Dubinsky 1990). Les vitesses de colonisation et de migration, les taux de croissance, les phénomènes de prédation et de compétition des organismes benthiques sont autant de facteurs expliquant cette évolution lente. Lors de perturbations en revanche, des changements environnementaux brutaux peuvent engendrer de fortes modifications de l'organisation des communautés benthiques.

Les variations temporelles recherchées dans l'évolution des catégories benthiques peuvent être saisonnières et/ou interannuelles. Les premières ne peuvent concerner que des catégories dont la colonisation et la croissance se font rapidement, c'est-à-dire les catégories benthiques biotiques constituées d'« algues » telles que les macroalgues et le turf (Lewis

1986, Hughes *et al.* 1987, Carpenter 1990a, Steneck & Dethier 1994). En revanche, des fluctuations entre deux années peuvent concerner toutes les catégories, notamment suite à un phénomène perturbateur majeur, induisant une mortalité ou une croissance importante de certaines catégories. Le passage du cyclone Dean en Martinique en août 2007 a pu impacter les récifs et être à l'origine de modifications des peuplements.

2.1. Recherche de tendances évolutives

Les tendances évolutives sur les deux années d'étude ont été analysées à l'aide des coefficients de corrélations de rangs de Spearman entre le taux de recouvrement des différentes catégories benthiques et le vecteur temps. Seules les catégories ayant un taux de recouvrement supérieur à 5% ont été prises en compte dans les analyses pour des raisons statistiques et de fiabilité des résultats. Les résultats obtenus montrent que 10 des 14 sites présentent au moins une tendance à l'augmentation ou à la diminution, d'une de ses catégories benthiques (Tableau III-1). Le site Jardin Tropical se différencie des autres par ses nombreuses variations, les principales étant une baisse du recouvrement corallien (Spearman ; $\rho=-0,517$; $p=0,011$) et l'augmentation de la couverture macroalgale (Spearman ; $\rho=0,620$; $p=0,002$). Toutes les variations identifiées pour chaque site ont fait l'objet d'une étude approfondie en analysant les fluctuations entre les missions avec des PERMANOVA (Tableau III-1). Cette méthode confirme un changement rapide du recouvrement en corail et en macroalgues entre la mission 1 et la mission 2 pour Jardin Tropical. Une baisse du recouvrement en macroalgues sur les sites Caye d'Olbian et Trois Rivières (Spearman ; respectivement $\rho=-0,486$; $p=0,017$ et $\rho=-0,596$; $p=0,003$) et une augmentation en turf sur le site Caye d'Olbian (Spearman ; $\rho=0,413$; $p=0,171$) sont également observées (Tableau III-1). Néanmoins, ces tendances obtenues ne reposent que sur la différence entre une seule mission, la mission 4 et toutes les autres. Ces observations doivent donc être prises avec précaution. Une étude à plus long terme permettrait certainement de confirmer réellement la présence d'une tendance évolutive. Par ailleurs, l'augmentation significative du recouvrement corallien à Pointe des Nègres en un an semble peu probable. De même, l'échantillonnage de Jardins de Salomon ayant débuté après le passage du cyclone, un accroissement de débris ne peut en être la conséquence. Certains résultats obtenus sont donc d'avantage le reflet d'un biais d'échantillonnage induit par une hétérogénéité spatiale qu'une réelle tendance évolutive. Seul le site Jardin Tropical a subi des modifications benthiques importantes pendant les deux ans suivant le passage du cyclone Dean. Les changements engendrés par le cyclone sur ce récif font l'objet d'une publication présentée Annexe 26.

Catégories benthiques	tests	Sites													
		AM	CG	CO	CP	FB	FL	JS	JT	LC	PB	PM	PN	SM	TR
CALG	Spearman	NS	NS	NS	NA	NS	$\rho = 0,407$ $p = 0,049$ $R^2 = 0,166$	NS	$\rho = 0,425$ $p = 0,039$ $R^2 = 0,180$	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	Permanova					M1 < M3-M4 M3 < M4				M1 < M3-M4					
COR	Spearman	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	$\rho = -0,517$ $p = 0,011$ $R^2 = 0,267$	NS	NS	NS	$\rho = 0,570$ $p = 0,008$ $R^2 = 0,325$	NS	NS
	Permanova					M1 > M2-M3-M4				M1 < M3-M4					
DEB	Spearman	$\rho = -0,445$ $p = 0,031$ $R^2 = 0,198$	NA	NA	NA	NA	NS	$\rho = 0,611$ $p = 0,002$ $R^2 = 0,373$	$\rho = -0,497$ $p = 0,014$ $R^2 = 0,247$	NA	NA	NS	NA	NA	NA
	Permanova	M1 > M4				M1 < M4 M2 < M3-M4				M1-M3 > M4					
MALG	Spearman	NS	NS	$\rho = -0,486$ $p = 0,017$ $R^2 = 0,236$	NS	NS	NS	NS	$\rho = 0,620$ $p = 0,002$ $R^2 = 0,384$	$\rho = 0,623$ $p = 0,001$ $R^2 = 0,388$	$\rho = 0,470$ $p = 0,025$ $R^2 = 0,221$	NS	NS	NS	$\rho = -0,596$ $p = 0,003$ $R^2 = 0,355$
	Permanova	M1-M2-M3 > M4				M1 < M2-M3-M4				M1 < M4 M2 < M3-M4	M1-M3 < M2-M4		M1-M2-M3 > M4		
SAND		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
SPON	Spearman	NA	NS	NA	NS	NS	NA	NS	NA	NS	NS	NS	NS	$\rho = -0,529$ $p = 0,009$ $R^2 = 0,280$	NS
	Permanova													M1 > M3-M4	
TURF	Spearman	NS	NS	$\rho = 0,413$ $p = 0,046$ $R^2 = 0,171$	NS	NS	NS	NS	NS	NA	NA	NS	NA	NA	$\rho = 0,714$ $p < 0,001$ $R^2 = 0,510$
	Permanova	M2-M3 < M4												M1-M2-M3 < M4 M1 < M2	
AUTRES		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
SNU	Spearman	$\rho = -0,491$ $p = 0,016$ $R^2 = 0,241$	NS	NS	NS	NS	$\rho = -0,567$ $p = 0,004$ $R^2 = 0,322$	NS	$\rho = -0,610$ $p = 0,002$ $R^2 = 0,372$	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	Permanova	M1 > M4				M1 > M4				M1 > M4					

Tableau III-1. Coefficients de corrélations de rangs de Spearman entre le taux de recouvrement des différentes catégories benthiques supérieur à 5% et le vecteur temps pour chaque site. Un test montrant une différence significative est suivi d'une PERMANOVA afin d'identifier les missions qui diffèrent (M1 à M4 désigne les missions par ordre chronologique). NS : non significatif. NA : test non réalisé (<5% de recouvrement). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

2.2. Recherche de variations saisonnières

a. Recherche de variations de la structure globale de la communauté benthique

Les répercussions des fluctuations saisonnières des variables environnementales sur le peuplement benthique sont étudiées à l'aide d'une analyse de redondance (ACR). Cette analyse montre que la variabilité expliquée par les deux premiers axes est de 13,8% et que la variabilité catégories benthiques-variables abiotiques est expliquée à 90,7% (Tableau III-2). Seules les variables rayonnement solaire, vent et précipitation expliquent significativement (à 87% ; sélection « forward ») la variabilité observée dans l'analyse (Figure III-5).

Le test de permutations de Monte Carlo (999 permutations) montre que la variabilité expliquée par les axes canoniques est hautement significative ($F=3,752$; $p=0,001$). Selon la même méthode, le premier axe canonique est fortement significatif ($F=14,596$; $p=0,001$) et explique à lui seul 12,2% de la variabilité totale des catégories benthiques et 80,5% de la variance de la relation benthos et variables abiotiques (Tableau III-2). Cet axe est positivement corrélé à la vitesse du vent, et négativement corrélé au rayonnement (Figure III-5). Ainsi les sites ayant un recouvrement corallien élevé bénéficient d'un rayonnement plus fort et les sites possédant le plus d'éponges sont situés dans des zones plus venteuses. Le deuxième axe exprime 1,6% de la variabilité totale des catégories benthiques et 10,2% de variance de la corrélation benthos et variables abiotiques (Tableau III-2). Cet axe est positivement corrélé à la transparence de l'eau et aux précipitations (Figure III-5). Aucune tendance sur une éventuelle saisonnalité ou évolution temporelle ne ressort de l'analyse. La principale variable explicative de la saisonnalité, la température de l'eau (cf. paragraphe précédent), n'intervenant pas significativement dans le résultat de l'analyse, le peuplement benthique ne semble donc pas suivre de variations saisonnières. La variance de 90,7% expliquée par les deux premiers axes canoniques est amplement suffisante pour conclure sur l'absence de relation entre le benthos et les variables abiotiques pendant l'étude.

La composition benthique des différentes périodes d'échantillonnage de chaque site semble s'organiser dans l'ordination selon un ou plusieurs autres paramètres, plus structurants que la saisonnalité, probablement comme la géographie (Nord/Sud) avec les conditions climatiques correspondantes ou le type d'habitat.

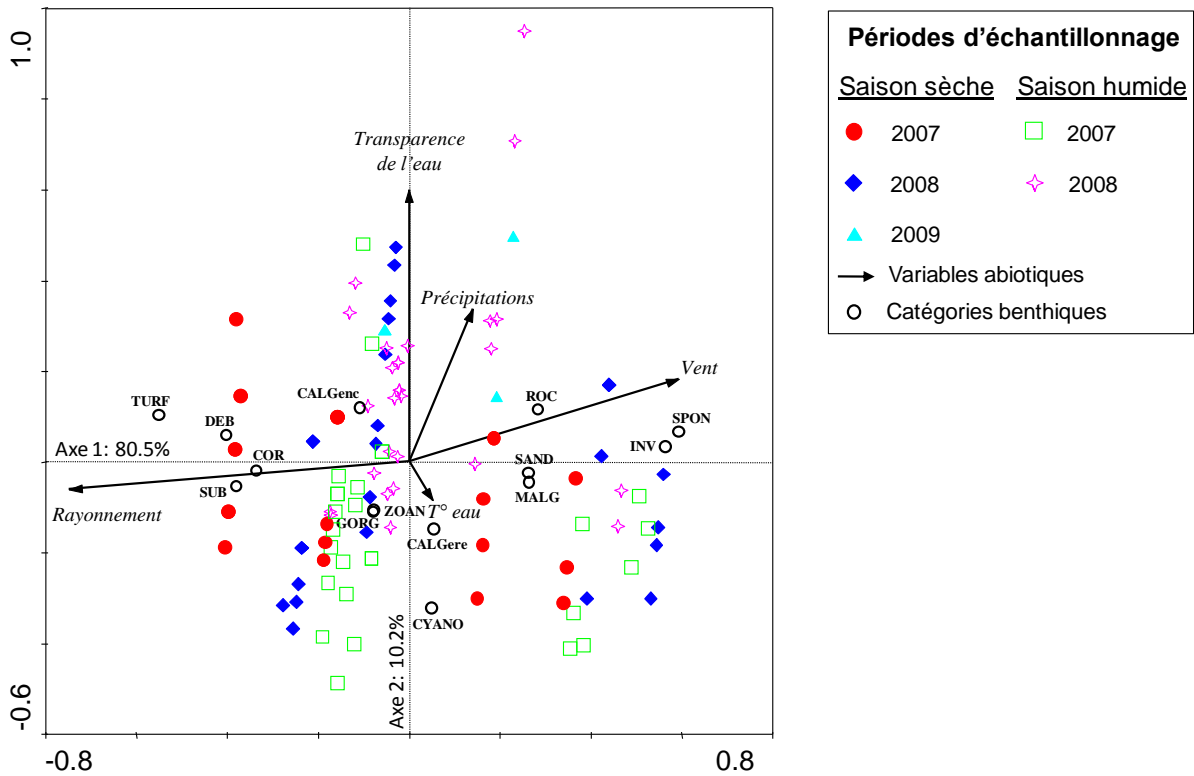


Figure III-5. Analyse canonique de redondance (biplot) des données benthiques, 111 relevés, 14 catégories benthiques et 5 variables abiotiques, soumise à une présélection par le biais d'un test de Monte Carlo. Les catégories benthiques sont indiquées dans la Tableau II-4.

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
Valeurs propres	0.122	0.016	0.008	0.004
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.686	0.423	0.297	0.201
Pourcentage cumulé de variance des catégories benthiques	12.2	13.8	14.6	15.0
Pourcentage cumulé de la relation espèces-variables abiotiques	80.5	90.7	96.3	99.2
Corrélation Axe - Variable				
T° eau	0.0352	-0.0355	0.1422	0.1296
Turbidité	0.0007	0.2536	-0.1517	0.0886
Rayonnement	-0.5128	-0.0258	-0.1793	-0.0531
Précipitations	0.0963	0.1419	0.2104	-0.0316
Vent	0.4079	0.0767	0.0181	-0.1075
Tests de Monte Carlo (999 permutations)	F	P-value		
Signification du premier axe canonique	14.596	0.001		
Signification de tous les axes canoniques	3.752	0.001		

Tableau III-2. Résultats de l'ACR des données benthiques, 111 relevés, 14 catégories et 5 variables abiotiques.

b. Recherche de variations saisonnières des peuplements algaux

Malgré une saisonnalité marquée des conditions environnementales sur les différents sites d'étude (chapitre III - §1), aucune influence dans l'organisation benthique n'a été mise en évidence. Pourtant, de nombreuses études ont montré le caractère cyclique des compartiments algaux des récifs coralliens (Naim 1993, Lirman & Biber 2000, Ateweberhan *et al.* 2006). D'autres facteurs structurants inhibent ou réduisent peut-être l'effet saisonnier sur le développement de ces catégories. Par conséquent, les fluctuations saisonnières des recouvrements algaux ont donc été vérifiées plus attentivement dans notre étude.

La recherche de variations saisonnières n'a été réalisée que sur les catégories macroalgues et turf à l'aide d'analyses PERMANOVA, les cyanophycées étant trop faiblement représentées et les algues calcaires ayant une croissance trop lente (Matsuda 1989). Des résultats montrant des variations significatives ont été obtenus sur 6 sites (Tableau III-3).

SITES	MALG			TURF			MALG+TURF		
	F	p	Diff. Missions	F	p	Diff. Missions	F	p	Diff. Missions
AM			- NS -			- NS -			- NS -
CG	2,2955	0,028	M2 > M1-M3	3,1959	0,005	M2 < M1-M3 M1 > M4			- NS -
CO			- NS -			- NS -			- NS -
CP			- NS -			- NS -			- NS -
FB			- NS -			- NS -			- NS -
FL	2,5309	0,016	M1 < M3 < M4			- NS -			- NS -
JS			- NS -			- NS -			- NS -
JT	2,7218	0,005	M1 < M3-M4			- NS -			- NS -
LC			- NS -			- NA -			- NS -
PB	5,888	0,001	M1-M3 < M2-M4			- NA -	5,2552	0,001	M1-M2-M3 < M4 M1-M3 < M2
PM			- NS -			- NS -			- NS -
PN	2,4054	0,029	M3 > M2-M4			- NA -	2,1175	0,039	M3 > M4
SM			- NS -			- NA -			- NS -
TR	2,5146	0,021	M1-M2-M3 > M4	4,7541	0,001	M1-M2-M3 < M4 M1 < M2			- NS -

Tableau III-3. Résultats des analyses PERMANOVA réalisées sur les deux compartiments algaux majeurs pouvant présenter des variations saisonnières : les macroalgues (MALG) et le gazon algal (TURF). NS : non significatif. NA : test non réalisé (<5% de recouvrement). (M1 à M4 désigne les missions par ordre chronologique). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Parmi ces sites, deux présentent des fluctuations aussi bien des recouvrements en macroalgues qu'en turf, mais pas du recouvrement total « macroalgues + turf ». Par conséquent, si une fluctuation saisonnière existe pour ces deux catégories, alors une alternance cyclique entre les macroalgues et le turf se fait de manière stable dans le temps, l'augmentation en macroalgues se faisant au dépend de la couverture en turf. Cependant, l'étude des variations entre les différentes missions pour les catégories supposées suivre une fluctuation saisonnière (Tableau III-3), montre que le résultat de cette saisonnalité repose sur une seule mission, aux valeurs divergentes, se distinguant donc des autres (excepté pour Pointe Burgos – MALG). De ce fait, aucune conclusion vraiment fiable sur d'éventuelles variations saisonnières ne peut être tirée. Un seul site, Pointe Burgos, semble présenter une saisonnalité du peuplement macroalgal avec des recouvrements plus élevés pendant la saison sèche que pendant la saison humide (PERMANOVA ; $M1=M3<M2=M4$).

L'étude de variations temporelles a révélé des changements brutaux de la composition benthique du site Jardin Tropical. En revanche, les conclusions concernant les fluctuations saisonnières sont moins évidentes ; la présente étude étant trop brève pour pouvoir statuer sur ces variations. Les quelques différences observées entre les missions seront donc considérées comme négligeables pour la suite de l'étude afin de pouvoir analyser les données benthiques globales des deux années d'échantillonnage. Seul le site Jardin Tropical, fortement touché par le passage du cyclone Dean, sera traité différemment en distinguant la période avant et après le cyclone.

3. Variations temporelles du peuplement ichtyologique

De nombreuses espèces de poissons récifaux se reproduisent en suivant les cycles lunaires ou saisonniers (Claro *et al.* 2001). Cette périodicité dans la reproduction peut entraîner des variations temporelles de l'ensemble du peuplement ichtyologique. Des modifications dans la composition spécifique (migration d'espèces), l'organisation structurelle (forte augmentation d'individus d'un groupe trophique à cause de recrutement), les valeurs d'abondance ou encore les valeurs de biomasse peuvent être observées. De plus, comme que pour les communautés benthiques, le peuplement ichtyologique a pu être impacté pendant la durée de l'étude par des phénomènes perturbateurs comme le cyclone Dean, mais

également par des effets de surpêche ou autres facteurs anthropiques. Par conséquent, l'homogénéité des différentes données recueillies doit être testée avant la réalisation d'une extrapolation sur la période étudiée.

3.1. Recherche de variations saisonnières

L'étude de variations saisonnières a été réalisée dans un premier temps grâce à une ACR sur les descripteurs synthétiques ichtyologiques afin d'observer les grandes tendances du peuplement des différents sites. Trois autres ACR ont ensuite été réalisées sur les données présence-absence, densités puis biomasses des espèces présentes sur les sites afin d'identifier une éventuelle saisonnalité de ces paramètres au niveau de certaines espèces.

a. Sur le peuplement ichtyologique global

Afin d'identifier une évolution potentielle du peuplement ichtyologique sur chacun des sites d'étude, une analyse de redondance a été réalisée en croisant les matrices variables abiotiques (suivant des fluctuations saisonnières) et descripteurs synthétiques ichtyologiques. Les descripteurs ichtyologiques principaux considérés pour l'analyse sont les suivants : la richesse spécifique, les densités totales, les biomasses totales, la diversité H' et la régularité J' calculées sur les densités et les biomasses, et les proportions (%) en espèces, densités et biomasses de chaque groupe trophique.

L'ordination montre que la variabilité expliquée par les deux premiers axes est de 11,1% (Tableau III-4) et que la variabilité descripteurs synthétiques-variables abiotiques est expliquée à 80,6%. Toutes les variables environnementales expliquent significativement la variabilité observée (à 93%) dans l'analyse à l'exception de la température de l'eau (Figure III-6).

Le test de permutations de Monte Carlo (999 permutations) montre que la variabilité expliquée par les axes canoniques est hautement significative ($F=3,357$; $p=0,001$). Selon la même méthode, le premier axe canonique est fortement significatif ($F=10,388$; $p=0,001$) et explique à lui seul 65,4% de la variance de la relation peuplement ichtyologique et variables abiotiques (Tableau III-4). Cet axe est positivement corrélé à la vitesse du vent, et négativement corrélé au rayonnement.

Hormis pour la richesse spécifique, cet axe sépare les autres descripteurs synthétiques de part et d'autre du graphique. Ainsi les sites ayant une densité totale, une densité en herbivores territoriaux, un nombre d'espèces, une densité et biomasse en omnivores élevées et

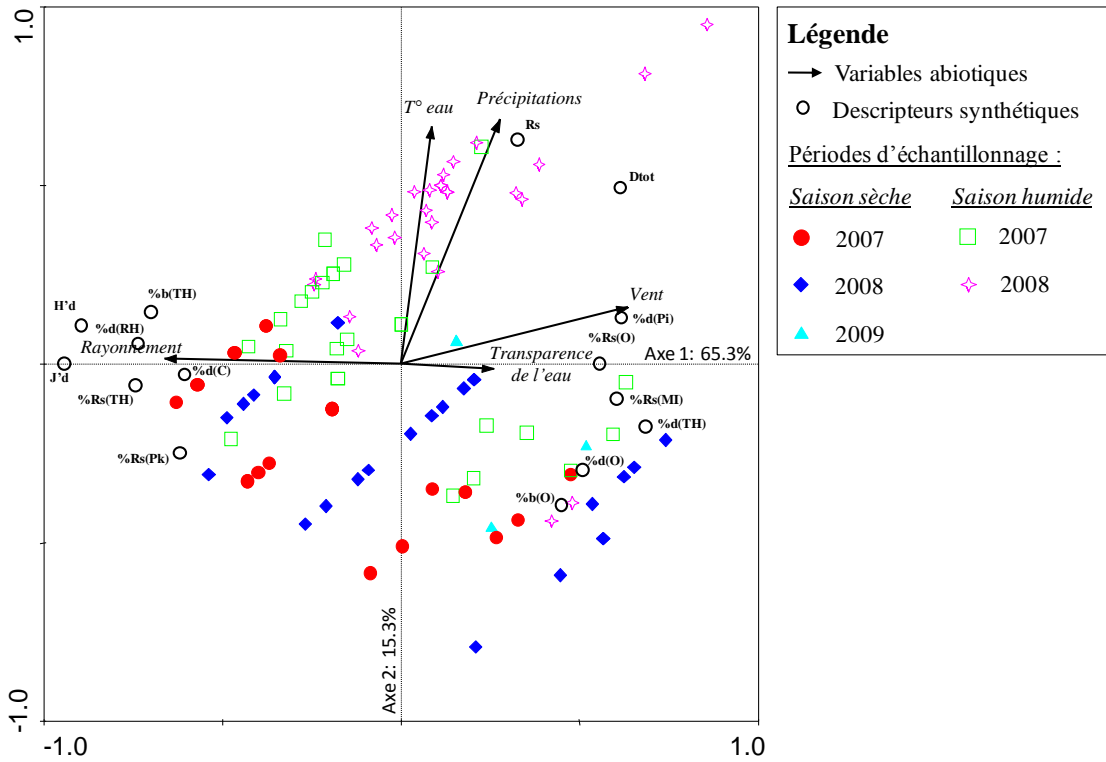


Figure III-6. Analyse canonique de redondance (biplot) des données ichthyologiques, 111 relevés, 14 descripteurs synthétiques et 5 variables abiotiques. Seuls les descripteurs dont l’ajustement à l’ordination est supérieur à 10% sont affichés. Les sigles %d et %b précédant les abréviations des groupes trophiques correspondent respectivement aux densités et biomasses relatives des groupes considérés. Les abréviations des groupes trophiques sont définies dans l’Annexe 1. La mention « dens » (densité) ou « biom » (biomasse) suit les indices de diversité H⁷ et de régularité J⁷ pour spécifier la nature des données sur lesquelles ont été calculées les indices.

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
Valeurs propres	0.090	0.021	0.017	0.006
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.654	0.557	0.472	0.312
Pourcentage cumulé de variance des catégories benthiques	9.0	11.1	12.8	13.4
Pourcentage cumulé de la relation espèces-variables abiotiques	65.3	80.6	93.1	97.2
Corrélation Axe - Variable				
T° eau	0.0571	0.3706	0.2269	0.1758
Turbidité**	0.1714	-0.0077	-0.4295	0.0881
Rayonnement**	-0.4332	0.0081	-0.2330	-0.0892
Précipitations**	0.1815	0.3809	0.2539	-0.0998
Vent**	0.4180	0.0881	0.1886	-0.1750
Tests de Monte Carlo (999 permutations)	F	P-value		
Signification du premier axe canonique	10.388	0.001		
Signification de tous les axes canoniques	3.357	0.001		

Tableau III-4. Résultats de l’ACR des données ichthyologiques, 111 relevés, 14 descripteurs synthétiques et 5 variables abiotiques. Les variables significatives sont indiquées (**<1%).

une forte richesse en consommateurs d'invertébrés mobiles, sont plutôt situés dans les zones venteuses alors que les sites présentant une diversité élevée (H' et J'), des fortes densités en herbivores errants, une grande richesse spécifique en planctonophages et une richesse et des valeurs de biomasse en herbivores territoriaux élevées bénéficient d'un fort rayonnement solaire (Figure III-6). Le deuxième axe exprime 15,3% de la variance de la relation peuplement ichthyologique et variables abiotiques. Cet axe est positivement corrélé aux précipitations (Tableau III-4). Deux descripteurs sont influencés positivement par cet axe : la richesse spécifique et la densité totale (Figure III-6).

Aucune tendance sur une éventuelle saisonnalité ne ressort de l'analyse quant-à la répartition des relevés. La principale variable explicative de la saisonnalité, la température de l'eau (cf. chapitre III - §1), n'intervenant pas significativement dans le résultat de l'analyse, le peuplement ichthyologique global de chaque site ne semble donc pas suivre de variations saisonnières. La variabilité de 80,6% expliquée par les deux premiers axes canoniques est amplement suffisante pour conclure sur l'absence de relation majeure entre le peuplement ichthyologique et les variables abiotiques pendant l'étude.

b. Recherche de variations saisonnières dans la structure des populations d'espèces

De la même manière que dans le paragraphe précédent, des ACR ont été réalisées sur les données présence-absence, densités et biomasses des espèces afin de suivre plus précisément ces caractéristiques de constitution du peuplement (Annexe 4). Comme précédemment, aucune variation temporelle saisonnière n'a pu être constatée dans la structuration générale des peuplements. Les espèces discriminées par les variables abiotiques semblent plutôt suivre un autre gradient, probablement de type géographique que saisonnier.

3.2. Recherche de variations interannuelles

a. Etude des variations de la richesse spécifique

La richesse spécifique des sites conditionne souvent les autres descripteurs ichthyologiques tels que les densités et biomasses. Une évolution croissante ou décroissante du nombre d'espèces peut faire varier les autres paramètres. L'évolution de la richesse spécifique a donc été étudiée sur chacun des sites (Figure III-7). L'analyse à l'aide des coefficients de corrélations de rangs de Spearman entre les richesses de chaque site et le vecteur temps montre une évolution croissante pour de nombreux sites (Tableau III-5). Cependant, en

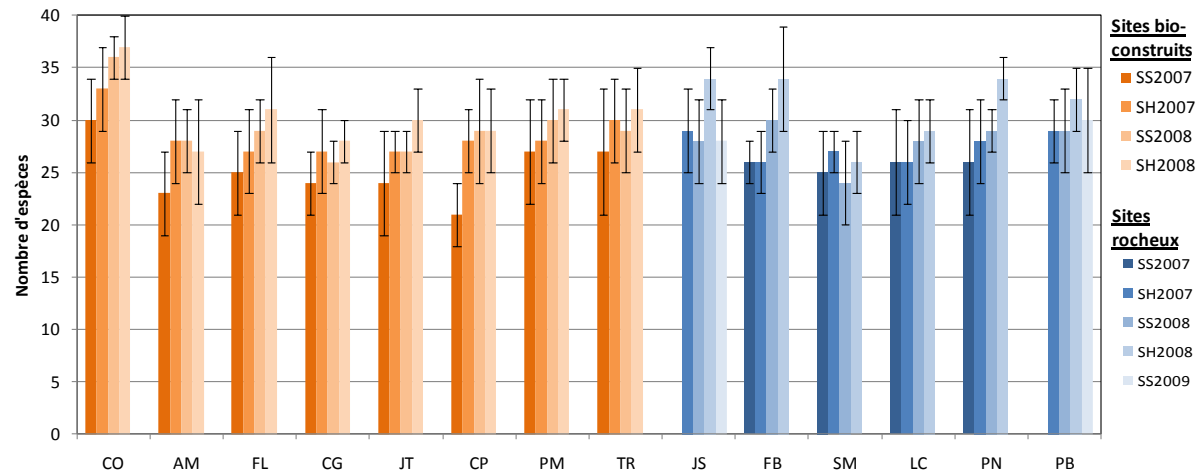


Figure III-7. Richesse spécifique des sites d'étude au cours des différentes missions d'échantillonnage (SS : saison sèche ; SH : saison humide). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

	Sites													
	CO	AM	FL	CG	JT	CP	PM	TR	JS	FB	SM	LC	PN	PB
Coefficients de Spearman	$\rho = 0,672$ $p < 0,001$	NS	$\rho = 0,512$ $p = 0,011$	$\rho = 0,437$ $p = 0,034$	$\rho = 0,616$ $p = 0,002$	$\rho = 0,591$ $p = 0,003$	$\rho = 0,422$ $p = 0,041$	NS	NS	$\rho = 0,776$ $p < 0,0001$	NS	NS	$\rho = 0,745$ $p < 0,001$	NS
PERMANOVA	M1 < M3-M4	-	M1 < M4	M1 < M4	M1-M2-M3 < M4	M1 < M2-M3-M4	M1 < M4	-	-	M1-M2 < M3-M4	-	-	M1-M2-M3 < M4	-

Tableau III-5. Résultats des coefficients de corrélations de rangs de Spearman entre la richesse spécifique et le vecteur temps pour chaque site. Un test montrant une différence significative est suivi d'une PERMANOVA afin d'identifier les missions qui diffèrent (M1 à M4 désigne les missions par ordre chronologique). NS : non significatif. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

examinant les missions responsables de cette évolution pour tous les sites concernés, d'une manière générale, une richesse spécifique plus faible a été relevée lors de la première mission (Tableau III-5). Ce constat met vraisemblablement en évidence le manque d'expérience du plongeur au début de l'étude quant-à la distinction de certaines espèces comme les espèces rares et/ou mimétiques.

a. Etude des variations des autres descripteurs

Des modifications rapides du peuplement ichtyologique sont extrêmement rares. Seuls des phénomènes perturbateurs exceptionnels peuvent être à l'origine de tels changements. Suite au passage du cyclone Dean en 2007, l'habitat récifal de l'ensemble des sites étudiés n'a pas subi de modifications majeures, hormis à Jardin Tropical. A l'exception de ce site, des modifications des peuplements ichtyologiques semblent peu probables. De plus, aucune variation de la richesse spécifique n'ayant été mise en évidence, les éventuelles variations interannuelles des peuplements de poissons seront donc considérées comme négligeables sur la durée de l'étude. Toutes les données d'un même site pourront donc être rassemblées et moyennées si nécessaire lors d'analyses. Une distinction sera cependant apportée au site Jardin Tropical entre l'avant et l'après cyclone.

Le peuplement ichtyologique global ne semble pas subir de fluctuations majeures saisonnières ou évolutives. Si certaines espèces sont concernées par des variations saisonnières, soit leur influence ne se fait pas ressentir sur le peuplement global, soit les variations intermissions sont trop élevées pour les percevoir. Seules quelques faibles variations de la richesse spécifique observées, résultant d'une sous-estimation par l'observateur novice au début de l'étude, seront négligées pour la suite de l'étude. Les analyses suivantes pourront donc être traitées sur l'ensemble de la durée de l'étude, en faisant abstraction d'éventuelles variations.

Chapitre IV. Etude des habitats récifaux de la côte
Caraïbe



L'habitat est le milieu géographique où les facteurs environnementaux sont les plus propices à la vie d'une ou plusieurs espèces animales ou végétales. Dans le cas de notre étude, deux grands types d'habitats récifaux sont traités au travers de l'analyse de 14 sites : le **récif bio-construit** et le récif constitué de communautés coralliennes sur roches dénommé ici **récif rocheux**. Pour chacun des sites, l'habitat fait référence à son substrat, constitué d'éléments non mobiles biologiques et de nature détritique. De par la présence d'organismes vivants sessiles dans leur composition, ces habitats sont fragiles et sensibles à diverses perturbations, naturelles ou anthropiques. Les perturbations modifient les conditions environnementales favorables à la vie de certaines espèces et entraînent des changements structurels des peuplements benthiques et par conséquent de l'habitat. En Martinique, le suivi régulier des récifs coralliens depuis une dizaine d'années (Legrand *et al.* 2008) permet de constater une régression des bio-constructeurs. Toutes les modifications de l'habitat se répercutent sur les peuplements associés. La mise en relation des peuplements de poissons et de leur habitat nécessite donc une connaissance précise préalable de chacun de ces compartiments. Les deux chapitres suivants sont consacrés à leur étude.

Les investigations présentées dans ce chapitre se focalisent tout d'abord sur la description et la caractérisation benthique de chaque grand type d'habitat, puis sur leur qualité écologique. Ainsi, l'analyse de la composition benthique de chaque site devrait permettre d'identifier clairement son appartenance à un type d'habitat, mais également d'évaluer son état de dégradation.

1. Caractérisation benthique des sites

1.1. Au travers des catégories benthiques

a. Description générale

Les relevés benthiques réalisés sur tous les sites ont été classés en 14 catégories. Seules sept sont majoritairement représentées sur l'ensemble des sites (Figure IV-1), avec un pourcentage de recouvrement moyen supérieur à 5% : algues calcaires encroûtantes, corail, débris, macroalgues, sable, gazon algal (turf) et éponges. Les trois principaux constituants, les coraux, macroalgues et éponges, varient fortement d'un site à l'autre. Le pourcentage de recouvrement en corail fluctue entre $8,2 \pm 4,9\%$ à Pointe Burgos et $53,9 \pm 7,1\%$ à Caye d'Olbian, celui en macroalgues entre $8,0 \pm 4,3\%$ à Jardins de Salomon et $52,6 \pm 11,3\%$ à Pointe Burgos, et celui en éponges entre $2,5 \pm 1,4\%$ à Caye d'Olbian et $24,6 \pm 9,7\%$ à Fond Boucher

(Tableau IV-1). La couverture des autres catégories varie également entre les sites mais dans une moindre mesure. Ces sept catégories présentent des variations significatives entre les sites (PERMANOVA, $P < 0,05$), permettant d'expliquer les différences constatées dans leur assemblage benthique.

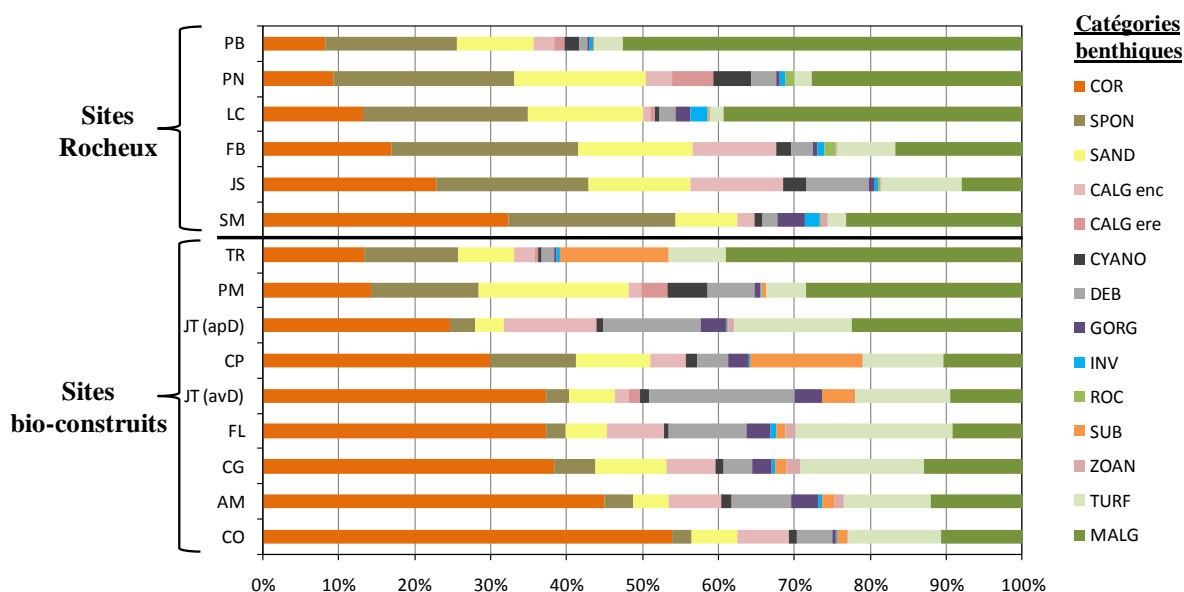


Figure IV-1. Composition benthique des 14 sites d'étude en pourcentage de recouvrement. Le nom complet de chaque catégorie benthique est donné dans le Tableau II-4 et celui des sites dans la Figure II-1.

	CALG enc	COR	DEB	MALG	SAND	SPON	TURF
Sites bio-construits							
Caye d'Olbian	6,8 ± 3,5	53,9 ± 7,1	4,6 ± 2,7	10,8 ± 5,0	6,1 ± 3,8	2,5 ± 1,4	12,2 ± 5,1
Anse Mabouya	6,9 ± 3,5	44,9 ± 4,7	7,8 ± 4,5	12,1 ± 5,7	4,7 ± 3,0	3,8 ± 2,9	11,4 ± 3,5
Corps de Garde	6,5 ± 4,4	38,3 ± 6,3	3,7 ± 1,9	13,0 ± 6,7	9,3 ± 4,3	5,5 ± 2,4	16,3 ± 5,9
Fond Larion	7,6 ± 5,2	37,3 ± 5,9	10,2 ± 5,3	9,1 ± 5,3	5,4 ± 2,9	2,5 ± 1,4	20,8 ± 4,8
Jardin Tropical (avD)	1,8 ± 1,3	37,3 ± 10,0	19,2 ± 9,0	9,5 ± 3,6	6,0 ± 3,7	3,0 ± 1,7	12,5 ± 8,0
Caye Philippeaux Est	4,7 ± 2,7	29,9 ± 5,9	4,0 ± 2,5	10,5 ± 6,3	9,8 ± 9,7	11,4 ± 3,1	10,5 ± 3,6
Jardin Tropical (apD)	12,2 ± 8,3	24,7 ± 4,7	12,8 ± 7,0	22,4 ± 6,6	3,7 ± 3,0	3,3 ± 2,2	15,6 ± 4,6
Petit Mur	1,7 ± 1,5	14,3 ± 4,7	6,2 ± 4,3	28,5 ± 9,0	19,7 ± 6,6	14,1 ± 3,9	5,4 ± 2,9
Trois Rivières	2,8 ± 2,1	13,3 ± 5,5	1,8 ± 1,4	39,0 ± 9,8	7,3 ± 7,7	12,4 ± 3,7	7,5 ± 6,0
Sites rocheux							
Le Sous-Marin	2,3 ± 2,6	32,4 ± 6,2	2,0 ± 2,1	23,2 ± 7,3	8,1 ± 2,7	22,0 ± 6,6	2,5 ± 3,4
Jardins de Salomon	12,2 ± 5,9	22,8 ± 5,9	8,3 ± 4,9	8,0 ± 4,3	13,5 ± 8,0	20,1 ± 5,2	10,5 ± 5,3
Fond Boucher	11,0 ± 7,4	16,9 ± 3,2	2,9 ± 3,8	16,8 ± 8,6	15,1 ± 4,7	24,6 ± 9,7	7,7 ± 4,5
La Citadelle	0,9 ± 1,4	13,2 ± 4,5	2,0 ± 3,5	39,3 ± 8,5	15,2 ± 5,6	21,7 ± 6,9	1,8 ± 1,9
Pointe des Nègres	3,4 ± 6,1	9,2 ± 4,3	3,3 ± 4,9	27,7 ± 11,6	17,4 ± 8,3	23,9 ± 5,7	2,2 ± 2,7
Pointe Burgos	2,7 ± 1,6	8,2 ± 4,9	1,2 ± 2,0	52,6 ± 11,3	10,1 ± 4,3	17,3 ± 6,2	3,8 ± 2,9
Moyenne	5,6 ± 3,9	26,4 ± 14,0	6,0 ± 5,0	21,5 ± 13,6	10,1 ± 5,0	12,5 ± 8,6	9,4 ± 5,7
Minimum	La Citadelle (0,9)	Pointe Burgos (8,2)	Pointe Burgos (1,2)	Jardins de Salomon (8,0)	Jardin Tropical apD (3,7)	Caye d'Olbian (2,5)	La Citadelle (1,8)
Maximum	Jardins de Salomon (12,2)	Caye d'Olbian (53,9)	Jardin Tropical AvD (19,2)	Pointe Burgos (52,6)	Petit Mur (19,7)	Fond Boucher (24,6)	Fond Larion (20,8)

Tableau IV-1. Pourcentage de recouvrement moyen (± Ecart-type) des 7 catégories benthiques majoritaires constituant l'habitat des 14 sites d'étude.

D'une manière générale, qu'il s'agisse de l'habitat rocheux ou bio-construit, de fortes fluctuations sont observées entre les sites pour les compartiments benthiques « corail », « macroalgues », « débris » et « algues calcaires encroûtantes » (Figure IV-1). Les catégories « éponges », « sable » et « turf » semblent en revanche plus homogènes au sein de chaque habitat avec des proportions en éponges et sable plus élevées pour les sites rocheux, les sites bio-construits possédant d'avantage de turf. De ces différences en découle une composition benthique distincte entre les sites (PERMANOVA ; $F=29,022$; $p=0,001$). Tous les sites d'un même habitat sont également différents les uns des autres, excepté entre La Citadelle et Pointe des Nègres.

b. Composition de chaque habitat

Afin de faciliter la comparaison entre les sites dans leur structure benthique et d'identifier leurs affinités, une Analyse en Composante Principales (ACP) a été réalisée (Figure IV-2) à partir des 7 variables benthiques principales. Cette ordination explique 62,7% de la variabilité observée dans la composition benthique des sites. L'axe 1 participe à 48,3% dans l'explication de l'ordination. Cet axe est positivement corrélé avec les variables « éponges » et « macroalgues » et négativement avec les variables « turf », « corail » et « débris ». L'axe 2, essentiellement expliqué par le taux d'algues calcaires encroûtantes et de débris, ne compte plus que pour 14,4% dans l'explication de la variabilité. L'ACP organise les sites en fonction de leur affinité avec les variables et montre une séparation des sites en fonction du type d'habitat, de part et d'autre de la ligne tracée en pointillée (Figure IV-2). La distinction entre les deux habitats provient essentiellement des taux de recouvrement de 5 variables. Les récifs bio-construits ont des taux de recouvrement supérieurs en corail, turf et débris par rapport aux sites rocheux qui ont une plus grande quantité d'éponges et de sable. Les variables « macroalgues » et « algues calcaires encroûtantes », inversement corrélées, suivent l'axe en pointillé et ne rentrent donc pas en compte dans la distinction de l'habitat, mais plutôt dans la différenciation intra-habitat des sites.

L'étude des corrélations entre les 7 variables sur l'ensemble des transects échantillonnés rejoint l'organisation des variables de l'ACP et montre 5 corrélations relativement bonnes ($\rho > |0,500|$). Les couvertures en corail et en turf sont positivement corrélées mais le sont négativement avec le taux de macroalgues et d'éponges (Tableau IV-2). Une investigation plus poussée portant uniquement sur les transects bio-construits permet de confirmer ces résultats mais avec une corrélation légèrement plus faible entre les taux de recouvrement en corail et en turf (Tableau IV-2). En intégrant uniquement les échantillons

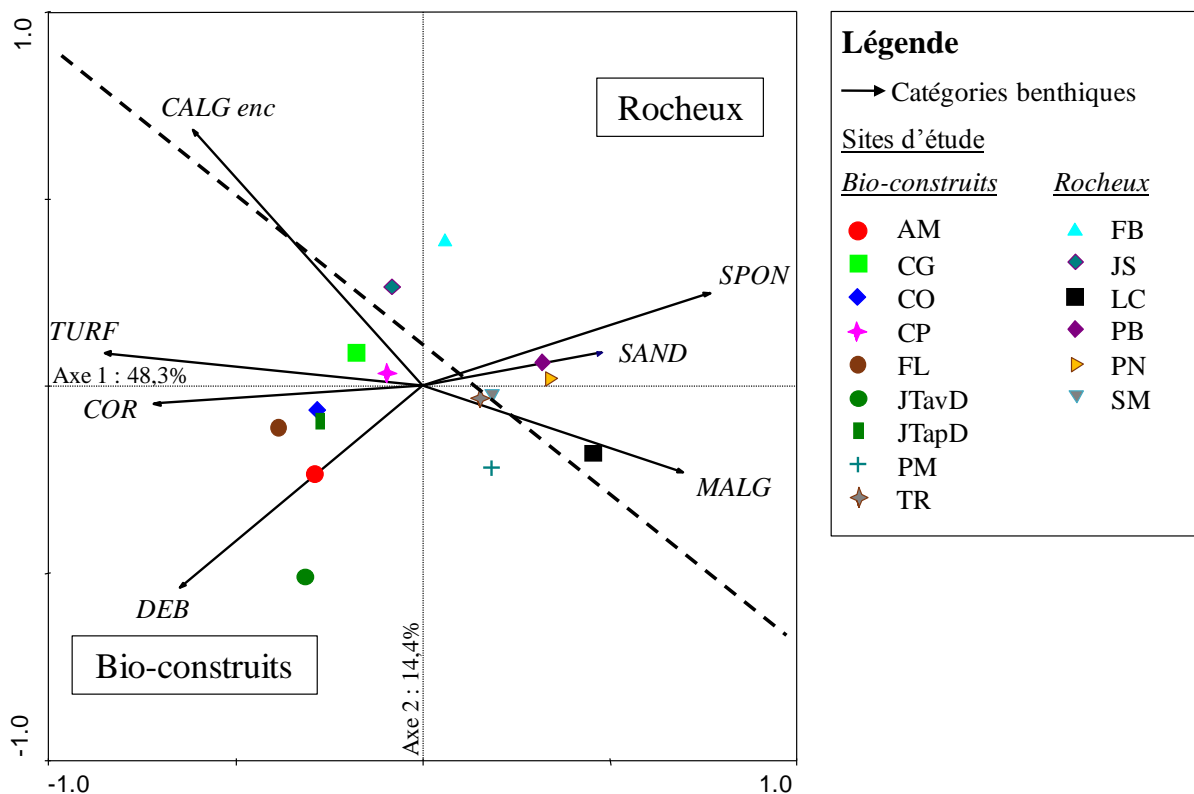


Figure IV-2. Analyse en composantes principales sur les données de couvertures benthiques transformées (arcsinus, racine carré). Seules les 7 catégories principales ont été utilisées dans l'ordination. Le nom complet de chaque catégorie benthique est donné dans le Tableau II-4 et celui des sites dans la Figure II-1.

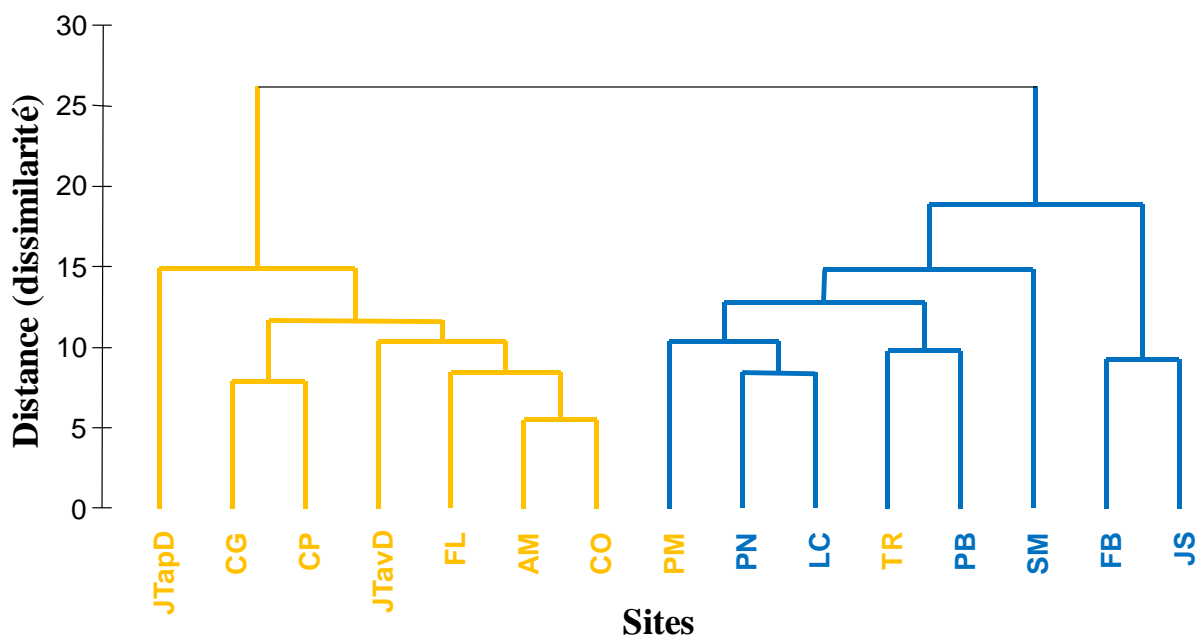


Figure IV-3. Classification ascendante hiérarchique sur la matrice de dissimilarité de Bray-Curtis des données de couvertures des 7 variables benthiques principales des sites d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

rocheux, les corrélations obtenues diffèrent. Une catégorie supplémentaire, les algues calcaires encroûtantes, semble avoir de l'importance dans la structure du peuplement benthique de l'habitat rocheux. Son taux de recouvrement est négativement corrélé avec celui en macroalgues et positivement avec celui en turf (Tableau IV-2). Cette catégorie n'étant fortement corrélée que pour l'habitat rocheux, elle doit intervenir dans la différenciation des sites rocheux. Par contre, la présence en éponges et en turf ne sont plus corrélées sur cet habitat.

Variables	CALG enc	COR	DEB	MALG	SAND	SPON
Prises en compte de tous les transects						
COR	0,317**	-	-	-	-	-
DEB	0,187**	0,351**	-	-	-	-
MALG	-0,495**	-0,664**	-0,433**	-	-	-
SAND	-0,252**	-0,473**	-0,183**	0,142*	-	-
SPON	-0,310**	-0,606**	-0,452**	0,300**	0,483**	-
TURF	0,469**	0,527**	0,455**	-0,619**	-0,392**	-0,610**
Uniquement transects sites bio-construits						
COR	0,328**	-	-	-	-	-
DEB	0,000	0,147*	-	-	-	-
MALG	-0,248**	-0,699**	-0,232*	-	-	-
SAND	-0,382**	-0,234**	-0,056	0,049	-	-
SPON	-0,467**	-0,622**	-0,346**	0,349**	0,322**	-
TURF	0,338**	0,363**	0,213**	-0,515**	-0,232**	-0,506**
Uniquement transects sites rocheux						
COR	0,207*	-	-	-	-	-
DEB	0,223**	0,229*	-	-	-	-
MALG	-0,581**	-0,520**	-0,423**	-	-	-
SAND	0,057	-0,352**	-0,018	-0,101	-	-
SPON	-0,129	0,049	-0,155	-0,320**	0,061	-
TURF	0,565**	0,134	0,357**	-0,528**	-0,027	0,029

Tableau IV-2. Corrélations de Spearman entre les 7 catégories benthiques majeures. Les résultats significatifs sont indiqués en caractère gras suivis du degré de précision (* : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$).

Parallèlement à l'ACP, une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) a été conduite sur les mêmes données préalablement transformées (Figure IV-3). Cette méthode d'analyse ordonne les sites en fonction de leur constitution benthique selon deux branchements. Un groupement est constitué uniquement de sites bio-construits alors que l'autre rassemble les sites rocheux et deux sites bio-construits. Ces deux sites (Petit Mur et Trois Rivières) correspondent aux sites se rapprochant le plus des sites rocheux sur l'ACP, suggérant que les sites bio-construits les moins coralliens sont proches des sites rocheux dans l'association de leurs catégories benthiques. Néanmoins, malgré cette observation, une ANOSIM réalisée sur ces mêmes données confirme la différenciation des sites en fonction du

type d'habitat obtenue par l'ACP (ANOSIM ; $R=0,406$; $p=0,001$). Une analyse SIMPER indique que les catégories « éponges », « macroalgues » et « corail » interviennent à 51,58% dans la distinction des deux habitats.

Les deux habitats étudiés se différencient par leur composition benthique. Les 7 constituants majeurs rencontrés sur l'ensemble des sites permettent une discrimination entre l'habitat rocheux et bio-construit. Les recouvrements en corail et en turf, inversement corrélés avec ceux en éponges et macroalgues participent fortement à cette distinction. Cependant, une hétérogénéité dans la structure benthique existe également entre des sites d'un même habitat.

1.2. Caractérisation benthique des sites au travers du compartiment corallien

Une différence de constitution des principales catégories benthiques entre les deux habitats a été démontrée précédemment. Cependant, une catégorie nécessite une étude plus approfondie en raison de son rôle essentiel dans l'écologie récifale tropicale : le compartiment corallien. En effet, de par la grande variété de formes et de tailles des coraux, sa constitution va avoir une incidence sur les refuges disponibles à toute une faune associée, notamment ichtyologique. Le but de cette partie est donc d'étudier le peuplement en corail des différents sites et habitats.

a. Recouvrement total en corail

La part représentée par le compartiment corallien au sein du peuplement benthique varie fortement en fonction des sites. Un pourcentage de recouvrement minimum de $8,2\pm 4,9\%$ sur le site rocheux de Pointe Burgos a été observé contre un recouvrement 7 fois plus élevé sur le site bio-construit de Caye d'Olbian avec $53,9\pm 7,1\%$ (Figure IV-4). D'une manière générale, les sites bio-construits sont caractérisés par un recouvrement corallien supérieur à celui des sites rocheux (Mann-Whitney ; $p<0,05$).

b. Richesse et diversité en corail

(1) Richesse spécifique

Pendant l'étude, 30 espèces de corail appartenant à 11 familles, ont été identifiées sur la totalité des transects réalisés sur l'ensemble des sites (Annexe 5). La majorité de ces espèces (19 espèces) a d'ailleurs été recensée sur plus de la moitié des sites dont sept se sont

avérées très communes, car observées avec une présence systématique sur tous les sites suivis : *Agaricia sp.*, *Madracis decactis*, *Porites astreoides*, *Meandrina meandrites*, *Millepora sp.*, *Siderastrea siderea*, *Montastraea cavernosa* (Figure IV-5). Vingt-cinq espèces fréquentent les deux types de récifs et cinq espèces ont été observées uniquement sur l'un des deux ; *Manicina areolata*, *Mussa angulosa* et *Mycetophyllia sp.* sur les récifs bio-construits, et *Madracis formosa* et *Stylaster roseus* sur les récifs rocheux (Annexe 5).

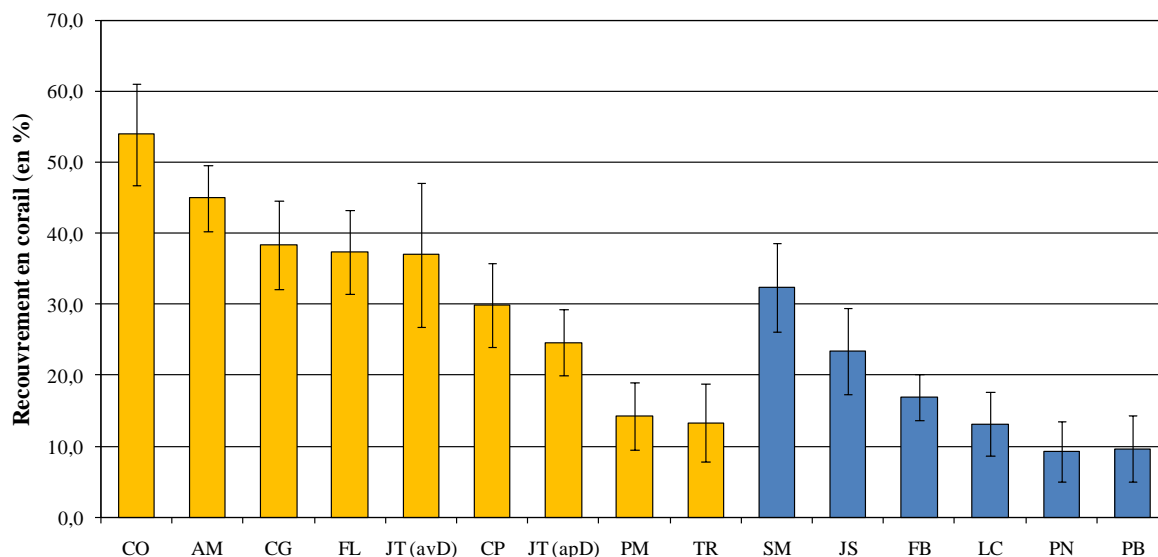


Figure IV-4. Pourcentage de recouvrement moyen (\pm écart-type) en corail relevé sur chaque site d'étude. Les sites bio-construits sont en orange et les sites rocheux en bleu. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

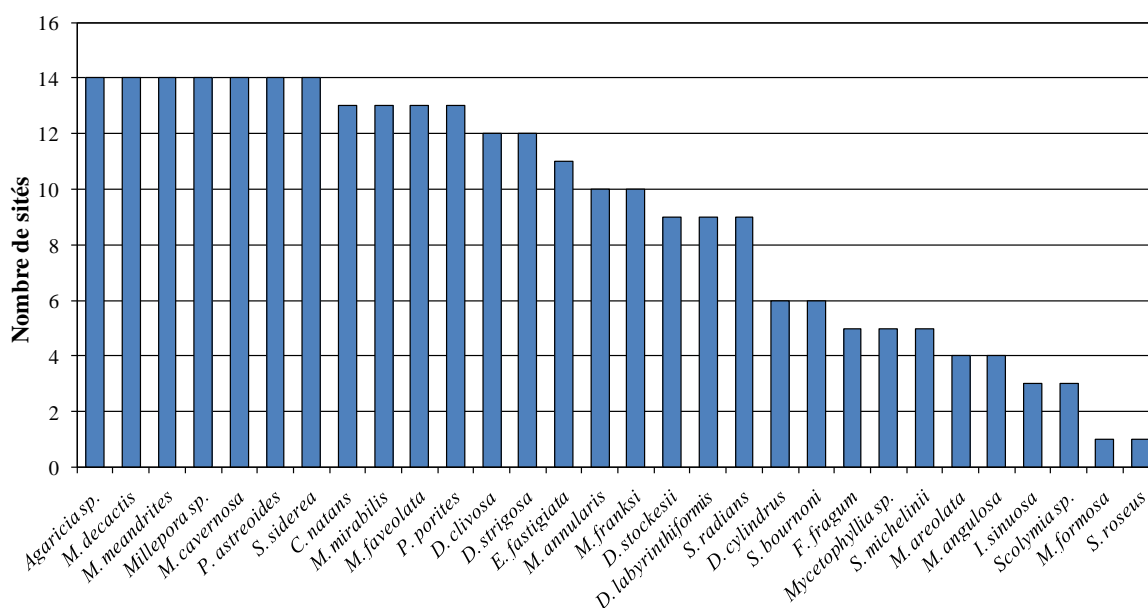


Figure IV-5. Nombre de sites sur lesquels chaque espèce de corail a été recensée.

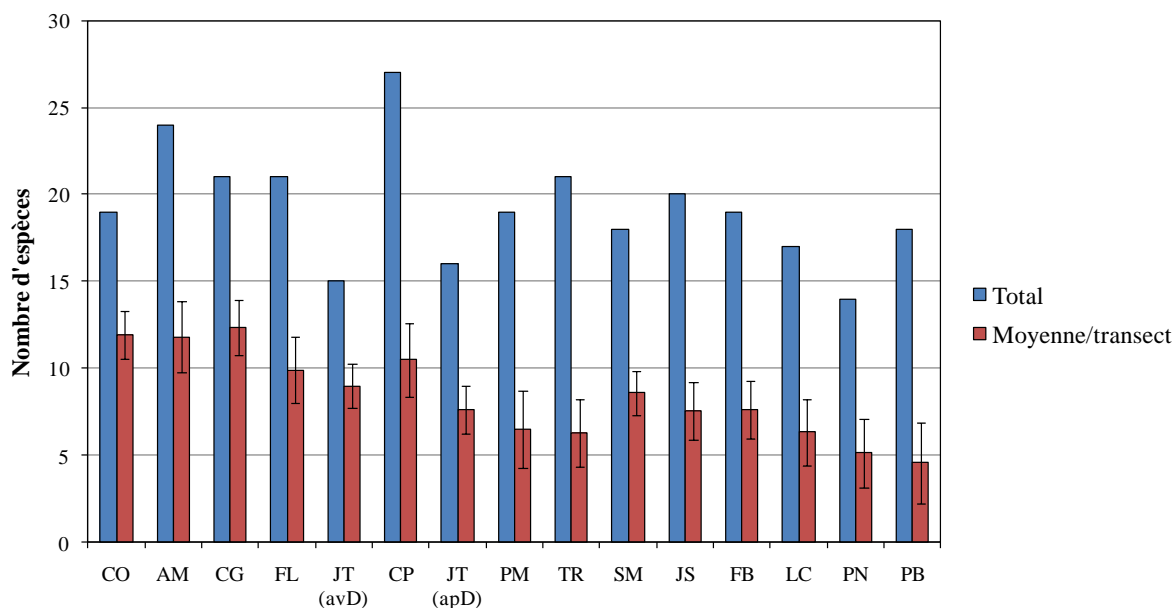


Figure IV-6. Nombre total et moyen (\pm écart-type) d'espèces de corail recensées sur l'ensemble des sites d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Néanmoins, le nombre d'espèces recensées à chaque site pendant les 2 années de suivi fluctue considérablement, variant du simple au double entre le site le plus pauvre avec 14 espèces (site rocheux Pointe des Nègres) et le site le plus riche avec 27 espèces (site bio-construit Caye Philippeaux Est – Figure IV-6). Ces différences de richesse entre les sites semblent indépendantes du type d'habitat (moyenne de 19 ± 3 espèces par site). En revanche, le nombre moyen d'espèces de corail par transect recensé sur les sites bio-construits est significativement supérieur à celui des sites rocheux avec respectivement 10 ± 3 espèces contre 7 ± 2 espèces (Mann-Whitney ; $p < 0,01$). Par conséquent, le nombre d'espèces rencontrées sur la façade caraïbe est relativement homogène mais les fréquences d'apparition (abondance) sont plus élevées sur l'habitat bio-construit.

(2) Présence-absence

L'étude de la présence/absence des espèces de coraux sur les différents sites a été réalisée en utilisant une méthode d'ordination (MDS). L'échelle au niveau de laquelle l'analyse est effectuée influe sur le poids des espèces recensées. Un examen de la présence-absence au niveau des sites donne un poids équivalent à toutes les espèces présentes (rares ou communes), alors qu'au niveau de chaque transect des sites, les espèces rares vont avoir un poids très faible. Deux MDS ont donc été réalisées pour étudier et comparer la composition en coraux des différents sites.

La première MDS accomplie à partir de la matrice présence/absence des espèces de coraux de l'ensemble des transects de tous les sites (Figure IV-7-A) regroupe de manière significative les transects en fonction du type d'habitat (ANOSIM ; $R=0,375$; $p=0,001$) et des sites (ANOSIM ; $R=0,445$; $p=0,001$). La différence entre les deux habitats est expliquée à plus de 50% par 8 espèces de coraux (SIMPER) ; 6 sont plus fréquemment rencontrées sur les transects des sites bio-construits (*Montastraea faveolata*, *Montastraea annularis*, *Colpophyllia natans*, *Montastraea cavernosa*, *Madracis mirabilis* et *Madracis decactis*) et 2 sur les transects des sites rocheux (*Porites porites* et *Millepora sp.*).

La seconde MDS exécutée sur les données présence/absence des espèces de coraux à l'échelle du site (Annexe 6) rassemble significativement les sites en fonction du type d'habitat malgré le classement du site Jardins de Salomon parmi les sites bio-construits (ANOSIM ; $R=0,526$; $p=0,002$). Les deux habitats se distinguent à plus de 50% par la présence/absence de 8 espèces de coraux (SIMPER) ; 4 espèces sont principalement observées sur les sites bio-construits (*Diploria labyrinthiformis*, *Monstastraea annularis*, *Montastraea franksi* et *Dendrogyra cylindrus*) et 4 autres sur les sites rocheux (*Solenastrea bournoni*, *Siderastrea radians*, *Dichocoenia stockesii*, *Stephanocoenia michelini*).

La combinaison des deux analyses a donc permis d'identifier les espèces les plus courantes sur chaque type d'habitat, mais également des espèces plus rares, d'avantage caractéristiques d'un habitat.

c. Place des espèces dans la composition du peuplement benthique et dans la communauté corallienne

La structure du peuplement corallien fluctue considérablement entre les sites d'étude. En effet, certains sites sont dominés par l'espèce *Porites astreoides* (5 sites) alors que d'autres sont mieux représentés en *Madracis mirabilis* (3 sites) ou encore *Montastraea faveolata* (3 sites - Figure IV-8-A). Les pourcentages de recouvrement des espèces permettent d'étudier la place qu'occupent chacune d'entre elles au sein du peuplement benthique du site. Ces mêmes recouvrements convertis en pourcentages relatifs du recouvrement total en corail (abondance relative) permettent d'évaluer l'importance des espèces au sein de la communauté corallienne. Chacun de ces deux aspects constitutionnels du peuplement corallien ont été traités en employant des MDS.

La MDS réalisée avec les pourcentages de recouvrement des espèces présentes sur chaque transect (Figure IV-7-B) a organisé de manière significative les relevés par site (ANOSIM ; $R=0,621$; $p=0,001$) et par habitat (ANOSIM ; $R=0,434$; $p=0,001$). Ces résultats

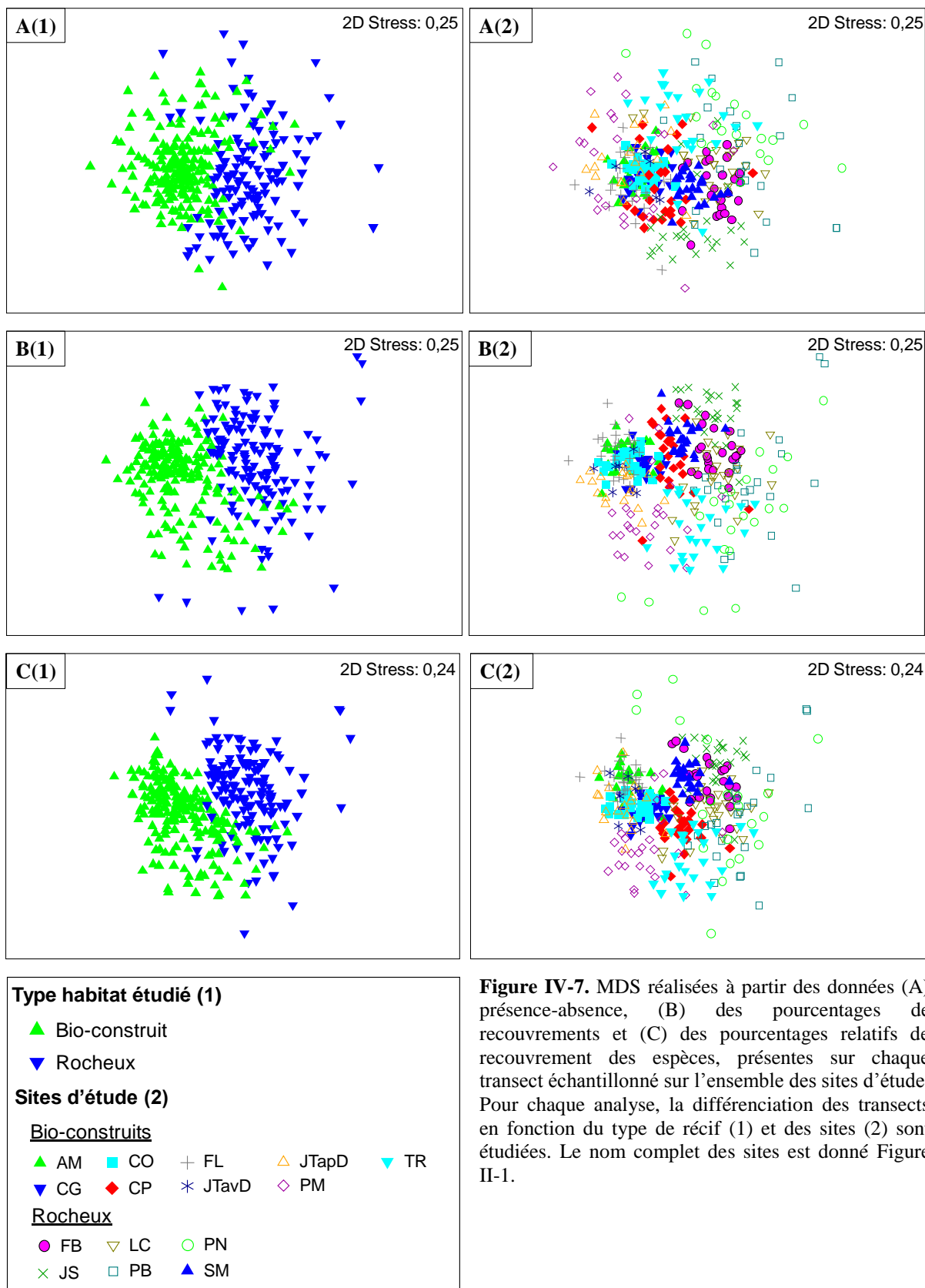


Figure IV-7. MDS réalisées à partir des données (A) présence-absence, (B) des pourcentages de recouvrements et (C) des pourcentages relatifs de recouvrement des espèces, présentes sur chaque transect échantillonné sur l'ensemble des sites d'étude. Pour chaque analyse, la différenciation des transects en fonction du type de récif (1) et des sites (2) sont étudiées. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

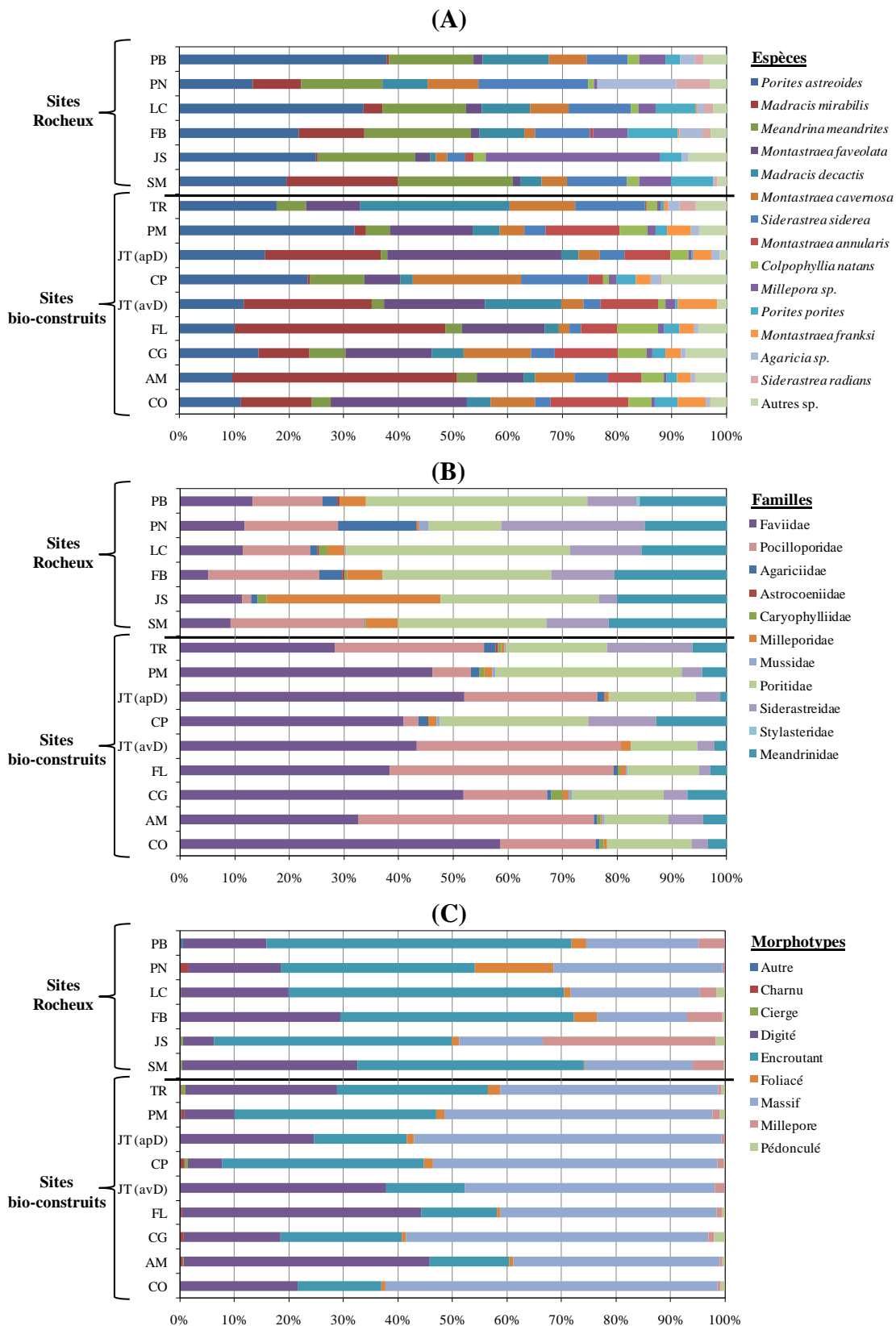


Figure IV-8. Abondances relatives (%) des espèces (A), familles (B) et morphotypes (C) de coraux recensées pendant l'étude sur les différents sites. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

illustrent l'existence de différences inter-sites et inter-habitats dans la structuration du compartiment corallien et des espèces majoritaires. En revanche, la différenciation entre les habitats n'est expliquée à 50% que par 6 espèces ; 5 sont plus abondantes sur les sites bio-construits (*Montastraea faveolata*, *Madracis mirabilis*, *Montastraea annularis*, *Montastraea cavernosa* et *Porites astreoides*) et une sur les sites rocheux (*Meandrina meandrites*).

La constitution en espèces de corail est très variable en fonction des sites (Figure IV-8). La MDS sur les abondances relatives des espèces (Figure IV-7-C) vient approuver cette constatation en montrant bien une distinction dans la structure de la communauté corallienne entre les sites (ANOSIM ; $R=0,61$; $p=0,001$) et entre les deux types d'habitat (ANOSIM ; $R=0,45$; $p=0,001$). Six espèces participent à 50% dans la différenciation entre les habitats ; 4 espèces occupent une part plus importante dans la composition de la communauté corallienne de l'habitat bio-construit (*Montastraea faveolata*, *Madracis mirabilis*, *Montastraea annularis*, *Montastraea cavernosa*) et 2 espèces dans celle de l'habitat rocheux (*Meandrina meandrites* et *Porites astreoides*).

Sur les 3 dernières analyses, les transects du site Pointe des Nègres s'éparpillent, suggérant une forte variabilité inter-transect. Ce site semble présenter une hétérogénéité importante dans sa structure corallienne, se rapprochant des récifs tantôt bio-construits et tantôt rocheux.

d. Constitution/proportion des différentes familles

Des différences dans la structure spécifique du peuplement corallien ont été montrées précédemment entre les sites et surtout entre les deux types d'habitat. Compte tenu de la complexité de l'agencement en espèces des sites, une généralisation à la famille est intéressante pour caractériser simplement les sites pour les analyses « habitats-poissons ». La répartition des familles de coraux sur le littoral caraïbe martiniquais a donc été étudiée grâce à l'utilisation de MDS.

Une MDS réalisée à partir des pourcentages de recouvrement des différentes familles de corail de l'ensemble des transects montre une forte variabilité inter-transect des sites Pointe Burgos et Pointe des Nègres, deux sites à faibles recouvrements coralliens (Figure IV-9). Néanmoins, l'analyse ordonne de manière significative les relevés par sites (ANOSIM ; $R=0,599$; $p=0,001$) et par type d'habitat (ANOSIM ; $R=0,422$; $p=0,001$), indiquant des différences dans l'abondance de familles entre les sites et les habitats. Trois familles contribuent à plus de 60% dans la différenciation entre les deux habitats ; les Faviidae et les Pocilloporidae ont des taux de recouvrement plus élevés sur les sites bio-construits et les Meandrinidae sur les sites rocheux, malgré leur recouvrement corallien total souvent faible.

En étudiant les proportions des différentes familles dans la constitution corallienne des sites et des habitats, les mêmes observations semblent se dégager (Figure IV-8-B). Les sites bio-construits ont un recouvrement corallien dominé par les Favidae, Pocilloporidae et Poritidae, et les sites rocheux sont dominés par les Poritidae, Meandrinidae et Pocilloporidae. L'habitat rocheux présente également une proportion plus élevée de Siderastreidae. Une MDS effectuée avec les abondances relatives des familles présentes sur chaque transect (Figure IV-9) vient confirmer les observations précédentes en classant les relevés par sites (ANOSIM ; $R=0,538$; $p=0,001$) et par type d'habitat (ANOSIM ; $R=0,485$; $p=0,001$). Les trois mêmes familles (Faviidae, Pocilloporidae et Meandrinidae) participent à 55% dans la distinction entre les deux habitats dans la structure des communautés coralliennes.

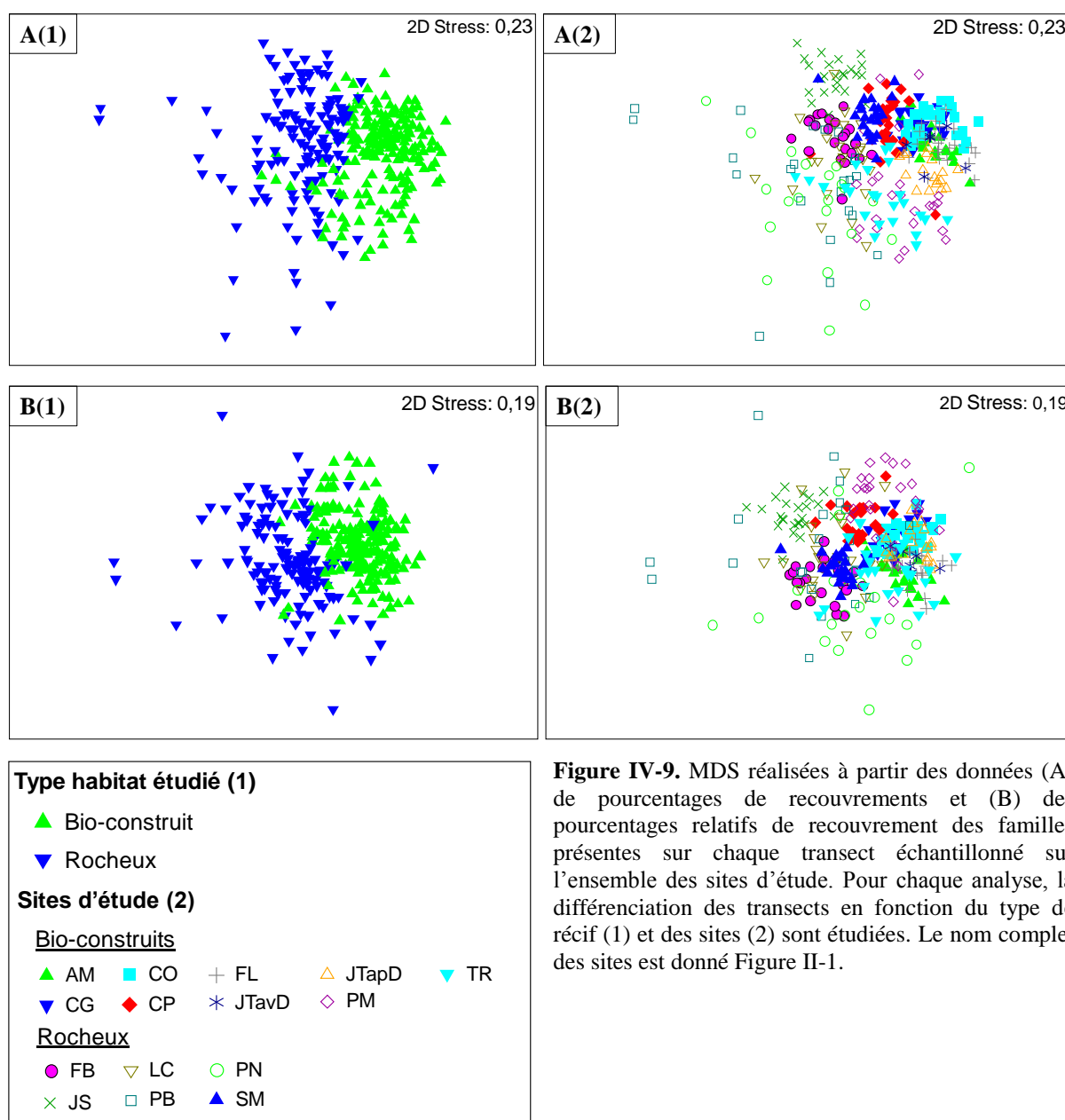


Figure IV-9. MDS réalisées à partir des données (A) de pourcentages de recouvrements et (B) des pourcentages relatifs de recouvrement des familles présentes sur chaque transect échantillonné sur l'ensemble des sites d'étude. Pour chaque analyse, la différenciation des transects en fonction du type de récif (1) et des sites (2) sont étudiées. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

e. Constitution/proportion des différents morphotypes

La complexité structural de l'habitat est pour de nombreux scientifiques considérée comme une caractéristique essentielle intervenant dans l'explication de la présence et l'abondance des espèces de poissons récifaux (ex : Luckhurst & Luckhurst 1978, Roberts & Ormond 1987, Chabanet *et al.* 1997, Öhman & Rajasuriya 1998). Cette complexité a été analysée auparavant uniquement au travers de la rugosité et n'a montré globalement aucune différence entre les sites d'échantillonnage. Pourtant des assemblages d'espèces de coraux caractérisant chacun des deux habitats étudiés ont été identifiés. Ces espèces ont une morphologie qui fournit plus ou moins d'abris à une multitude d'organismes récifaux selon les anfractuosités et circonvolutions propres à chaque espèce. Le nombre de trous peut influencer la présence et l'abondance de certaines espèces de poissons (Friedlander & Parrish 1998, Öhman & Rajasuriya 1998, Steele 1999). L'indice de rugosité ne reflétant pas nécessairement cet aspect de la complexité, une étude des différents morphotypes de coraux présents sur les sites et habitats a donc été réalisée pour appréhender cette notion de refuges potentiels pour la faune.

Une MDS effectuée avec les taux de recouvrement des différents morphotypes (Figure IV-10) agence de manière significative les transects par sites (ANOSIM ; $R=0,578$; $p=0,001$) et par type d'habitat (ANOSIM ; $R=0,373$; $p=0,001$). Des différences dans la constitution en morphotype existent donc entre les sites et entre les habitats. Les deux types de récif se distinguent essentiellement par le recouvrement de trois morphotypes (à 74%). Les coraux Massifs et Digités ont des taux de recouvrement plus élevés sur les sites bio-construits et les coraux Encroûtants sur l'habitat rocheux.

En étudiant la structure des sites avec leur composition relative en morphotypes (Figure IV-8-C), des différences sont mises en évidence entre les sites. Les trois morphotypes précédents (Massif, Digité et Encroûtant) semblent également discriminer les sites selon l'habitat. Une MDS réalisée à partir des abondances relatives des morphotypes de chaque transect (Figure IV-10) vient confirmer cette observation en organisant les relevés par site (ANOSIM ; $R=0,463$; $p=0,001$) et par habitat (ANOSIM ; $R=0,393$; $p=0,001$). Sur les 9 morphotypes considérés, les trois morphotypes identifiés précédemment contribuent fortement à la différenciation entre les deux habitats (70%). Ainsi les sites bio-construits comportent une grande majorité de coraux massifs et digités alors que les sites rocheux possèdent une grande quantité de coraux encroûtants.

L'analyse du compartiment corallien a permis de mettre en évidence des différences de structure au niveau des morphotypes, familles et espèces de coraux entre les deux types de récifs étudiés. Bien que 7 espèces recensées soient communes à l'ensemble des sites échantillonnés (*Agaricia sp.*, *Madracis decactis*, *Porites astreoides*, *Meandrina meandrites*, *Millepora sp.*, *Siderastrea siderea*, *Montastraea cavernosa*), elles diffèrent ensuite dans leur abondance selon les sites, participant ainsi à la distinction entre les deux habitats.

Les sites bio-construits possèdent un taux de recouvrement corallien élevé, composé principalement de coraux massifs et digités appartenant respectivement aux Faviidae et Pocilloporidae. Les espèces caractéristiques de l'habitat de part leur présence et/ou abondance sont *Montastraea faveolata*, *Montastraea annularis*, *Montastraea cavernosa*, *Madracis mirabilis* et *Madracis decactis*.

Les sites rocheux sont dominés par des coraux encroûtants de la famille des Meandrinidae. Cette famille est représentée essentiellement par une seule espèce qui caractérise cet habitat : *Meandrina meandrites*. Malgré ses faibles taux de recouvrement, une autre espèce encroûtante, *Millepora sp.*, est d'avantage présente sur les récifs rocheux.

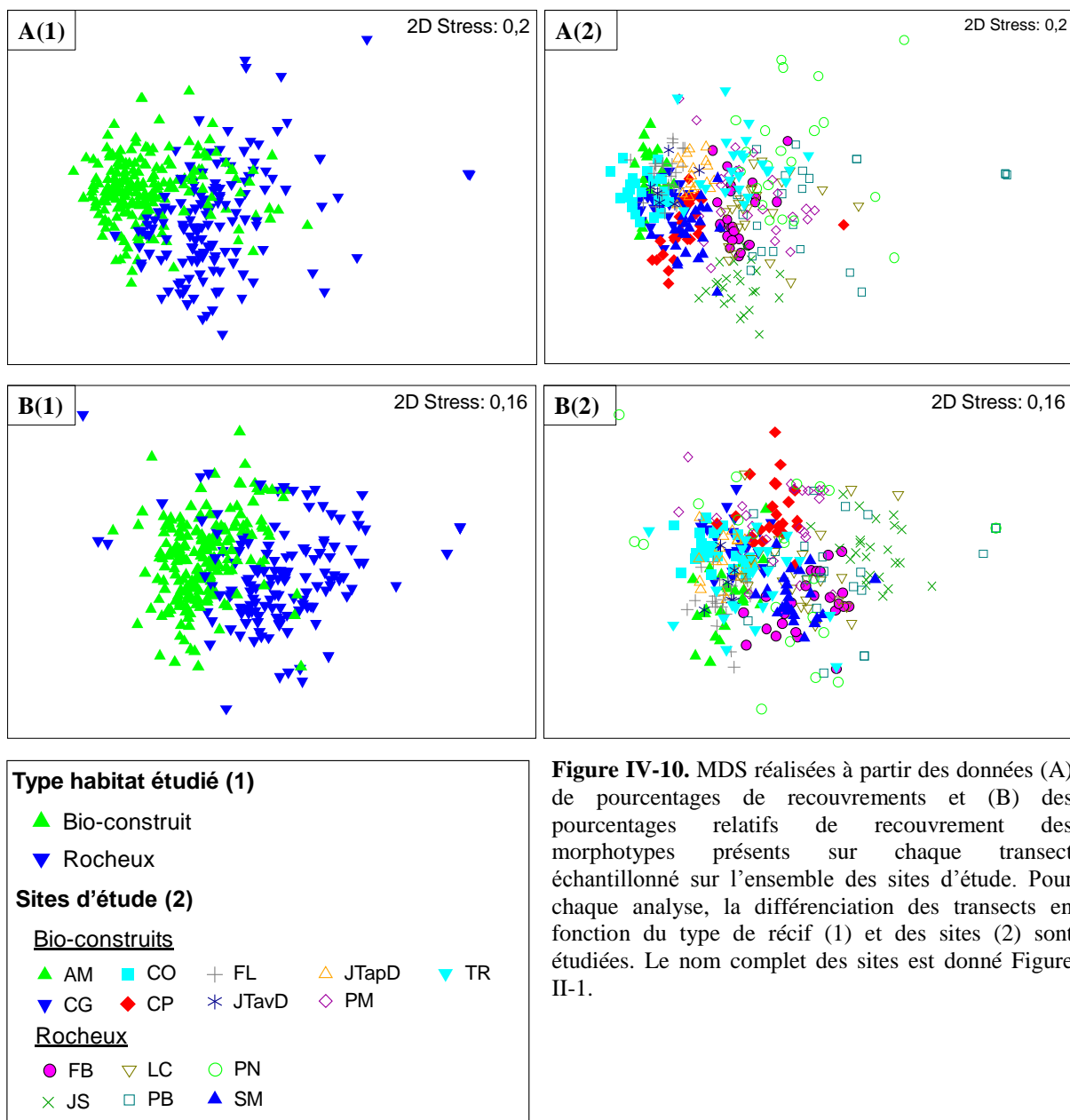


Figure IV-10. MDS réalisées à partir des données (A) de pourcentages de recouvrements et (B) des pourcentages relatifs de recouvrement des morphotypes présents sur chaque transect échantillonné sur l'ensemble des sites d'étude. Pour chaque analyse, la différenciation des transects en fonction du type de récif (1) et des sites (2) sont étudiées. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

2. Relation entre constitution benthique et dégradation des sites

La partie précédente a montré une discrimination des deux types d'habitats selon la composition de leurs communautés benthiques. Cependant, au sein de chaque habitat, des différences ont également été observées entre les sites. Ces différences proviennent entre autre d'une hétérogénéité du recouvrement macroalgal. Or, le premier critère de dégradation des récifs étant un fort développement en macroalgues, les différences entre sites semblent donc être liées à la dégradation du récif. Néanmoins, différents stades de dégradation doivent pouvoir être distingués en Martinique.

Le classement des récifs en fonction de leur état de santé a déjà fait l'objet de certaines études dans le monde. Certains scientifiques se sont focalisés sur l'utilisation d'outils de détermination rapide, à l'aide d'indices (Clarke *et al.* 1993, Jameson *et al.* 1999, Jameson *et al.* 2001) ou visuellement (Bouchon *et al.* 2004), mais les approches quantitatives sont rares. Est-il alors possible de déterminer différents états de santé du récif de manière quantitative ?

Le but de ce paragraphe est d'étudier les répercussions de la dégradation sur les récifs à partir des relevés quantitatifs. Les conditions et la constitution des communautés benthiques des deux habitats étant distinctes, leur réponse face aux pressions doit différer et se refléter dans le niveau de dégradation. Le traitement de chaque habitat est donc réalisé séparément.

2.1. Cas de l'habitat rocheux

Les différences de structure benthique entre les sites rocheux ont été étudiées à l'aide d'une ACP et d'une CAH sur les données des pourcentages de recouvrement des différentes catégories benthiques. Pour chaque site, seuls les barycentres de l'ensemble de tous les transects sont affichés dans l'ACP afin de faciliter la visualisation des données (Figure IV-11). Cette ordination explique les deux tiers de l'inertie des données avec une première composante principale qui exprime l'essentiel de la variabilité observée (50,9%). Les variables « macroalgues », « algues calcaires encroûtantes », « turf » et « corail » interviennent fortement dans l'explication de l'axe 1, la première étant opposée aux trois autres. L'axe 2, relié aux variables « corail », « turf », « algues calcaires encroûtantes » et « sable », n'explique que 15,7% de l'inertie totale. L'organisation des sites dans l'ordination montre une hétérogénéité de la constitution benthique entre les sites, confirmée par une ANOSIM ($R=0,627$; $p=0,001$) qui révèle également que tous les sites présentent une structure benthique distincte (ANOSIM _{post-hoc} ; $p > 0,05$), avec des dissemblances plus marquées entre les sites les plus éloignés graphiquement. Tous les sites semblent s'être

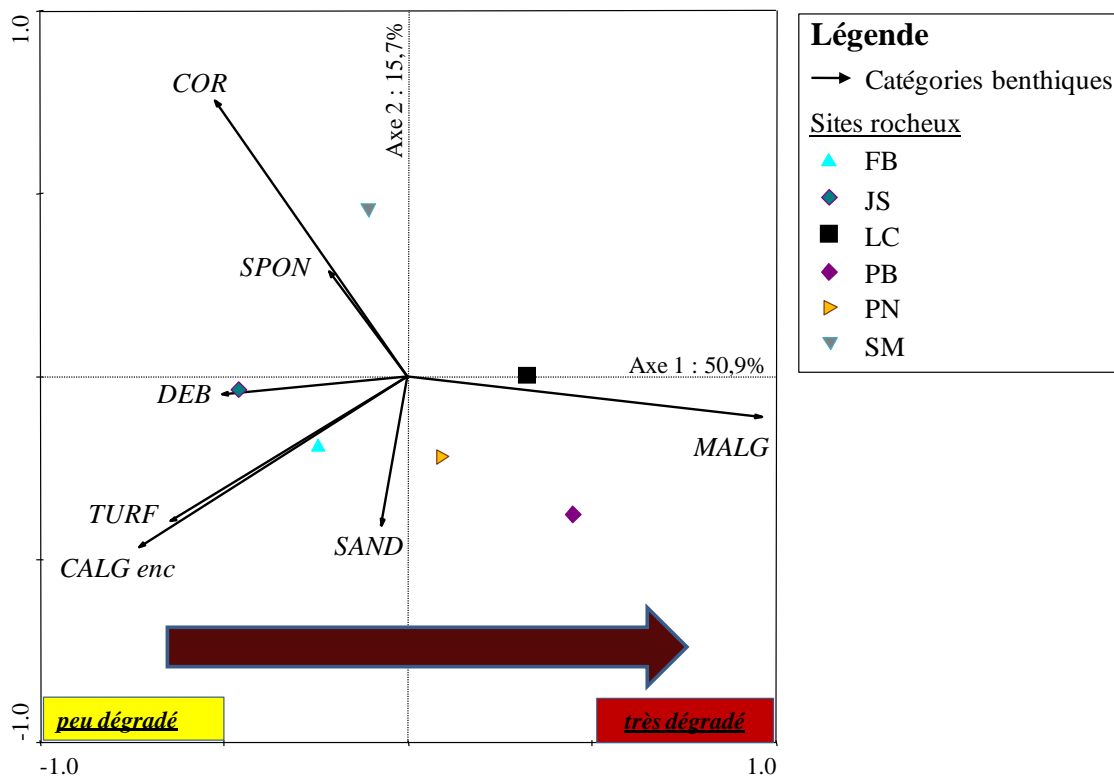


Figure IV-11. ACP effectuée à partir des taux de recouvrement des 7 catégories benthiques majeures de l'ensemble des transects des sites rocheux. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

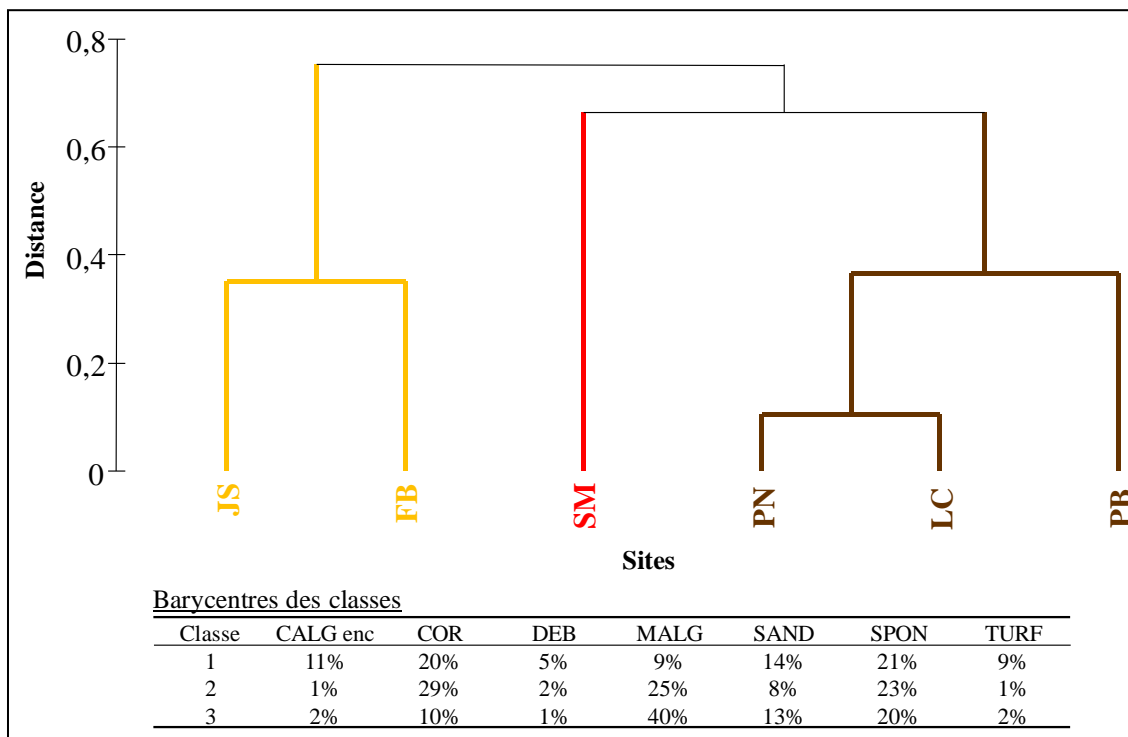


Figure IV-12. CAH effectuée à partir des taux de recouvrement des 7 catégories benthiques majeures de l'ensemble des transects des sites rocheux. Les barycentres des classes obtenues sont indiqués, la classe 1 étant en jaune, la classe 2 en rouge et la classe 3 en marron. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

organisés essentiellement selon l'axe 1. Positivement corrélé au recouvrement macroalgal et négativement à celui en corail et turf, cet axe semble répartir les sites en fonction d'un gradient d'état de dégradation.

La CAH ordonne les sites par affinité dans leur composition benthique en 3 groupements (Figure IV-12). Ces groupements suivent l'organisation de l'ACP précédente ; le premier groupement est constitué des sites Jardins de Salomon et Fond Boucher (à gauche de l'ACP), le deuxième n'est représenté que par le site Sous-marin (au centre de l'ACP) et le troisième rassemble les sites Pointes des Nègres, La Citadelle et Pointe Burgos (à droite de l'ACP). L'analyse des barycentres des classes issues de l'analyse montre également ici une association des sites en fonction de leur état de dégradation. La classe 1 est constituée des 2 sites présentant un fort recouvrement corallien pour l'habitat rocheux (barycentre de 20%), ainsi qu'un recouvrement élevé en algues calcaires encroûtantes (11%) et en turf (9%), mais un faible recouvrement macroalgal (barycentre de 9%). A l'inverse, la classe 3 rassemble les trois sites ayant les couvertures les plus élevées en macroalgues (barycentre de 40%), et faibles en corail (10%) et en turf (2%). La classe 2, représentée par un seul site, est une classe intermédiaire, caractérisée par un recouvrement corallien élevé (29%) mais des pourcentages de recouvrement en macroalgues modérés. Une ANOSIM réalisée selon cette classification des sites indique une différenciation entre les 3 classes d'état de santé (ANOSIM ; $R=0,582$; $p=0,001$) avec une bonne distinction des entités.

En associant les résultats de l'ACP et de la CAH, le classement des sites en fonction d'un état de dégradation se fait essentiellement selon 4 catégories benthiques : corail, macroalgues, algues calcaires encroûtantes et turf (axe 1 de l'ACP et barycentres des classes les plus fluctuants de la CAH). Ces 4 catégories permettent d'élaborer une première échelle de classification des états de dégradation des récifs rocheux sur la base de relevés de recouvrement benthique (Tableau IV-3). Les limites des classes ont été définies en fonction des taux de recouvrement moyens des 4 catégories benthiques des sites de chaque classe. Ainsi, des sites apparaissent plus dégradés que d'autres, avec des couvertures macroalgales très élevées par rapport aux autres catégories benthiques présentes.

Une MDS a été réalisée à partir des mêmes données de recouvrement benthique en distinguant l'état de dégradation des transects selon l'échelle définie précédemment (Figure IV-13). Cette analyse regroupe tous les transects en fonction des 3 classes d'état de dégradation avec une majorité de transects appartenant à la classe 2. Malgré une faible entité, une différenciation significative entre les 3 classes d'état de santé est obtenue (ANOSIM générale ; $R=0,335$; $p=0,001$). Cependant, seules les classes 1 et 3 sont fortement distinctes

(ANOSIM_{post-hoc} ; R=0,964 ; p=0,001) ; les classes 1 et 2 ne le sont que faiblement (ANOSIM_{post-hoc} ; R=0,276 ; p=0,001) ainsi que les classes 2 et 3 (ANOSIM_{post-hoc} ; R=0,178 ; p=0,001). Les 4 variables benthiques servant à déterminer l'état de santé des sites expliquent en grande partie l'organisation des transects de la MDS (SIMPER ; 77%), confirmant ainsi leur rôle majeur dans la différenciation et l'identification de l'état de dégradation des sites.

% de recouvrement	Site peu dégradé (classe 1)	Site intermédiaire (classe 2)	Site dégradé (classe 3)
Corail	X ≥ 15%	X ≥ 15%	X < 15%
Macroalgue	X ≤ 15%	X < 30%	X ≥ 30%
Algue calcaire encroûtante	X > 6%	X < 6%	X < 6%
Turf	X ≥ 5%	X < 5%	X < 5%

Tableau IV-3. Echelle de classification des états de dégradation des récifs rocheux à partir des pourcentages de recouvrement benthique.

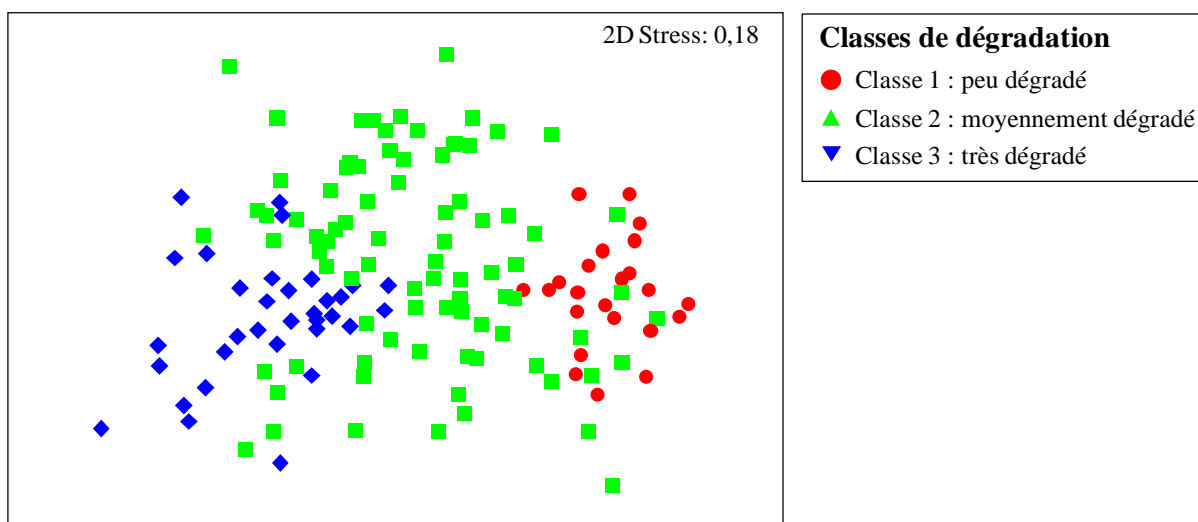


Figure IV-13. MDS réalisées à partir des données de pourcentages de recouvrements des transects rocheux. L'état de dégradation des transects est indiqué selon l'échelle définie dans le Tableau IV-3.

A partir de la classification décrite précédemment, la composition du peuplement benthique peut renseigner sur l'état de santé du récif rocheux et être considérée alors comme un critère de classification des sites.

2.2. Cas de l'habitat bio-construit

Les différences entre les sites bio-construits ont été analysées selon le même raisonnement que la partie précédente. Une ACP expliquant 67,2% de la variabilité inter-site a été réalisée sur les données des pourcentages de recouvrement des différentes catégories benthiques (Figure IV-14). L'essentiel de l'ordination est décrit par le premier axe avec 49,2% de l'inertie des données, représenté principalement par les quatre catégories « macroalgues », « corail », « éponges » et « turf ». Les sites ayant de forts taux de recouvrement en macroalgues et en éponges se situent vers la droite de l'ordination et les sites ayant des recouvrements élevés en corail et en turf se trouvent vers la gauche. L'axe 2 ne participant qu'à 17,9% dans l'explication de l'inertie totale, est expliqué par les variables « sable », « algues calcaires encroûtantes » et « macroalgues ». La disposition des sites dans l'ordination montre des différences de structure benthique entre eux (ANOSIM générale ; $R=0,637$; $p=0,001$). Malgré le regroupement de certains sites sur la gauche du graphique (signifiant que certains sites possèdent des compositions benthiques proches), la composition benthique est significativement distincte entre tous les sites (ANOSIM post-hoc ; $p > 0,05$). L'analyse a organisé les sites essentiellement selon l'axe 1. Les 4 variables responsables de cet agencement peuvent être rapprochées des catégories benthiques caractéristiques de l'état de santé du récif. En effet, un site bio-construit qui se dégrade voit diminuer ses couvertures en corail et en turf et augmenter sa couverture en macroalgues (Wilkinson 2008).

La CAH sur ces mêmes données, classe les sites en 3 groupes (Figure IV-15). En analysant la répartition des barycentres des classes obtenues pour chaque catégorie benthique, les sites s'associent en fonction de leur état de dégradation. La classe 1 est constituée de 4 sites (Caye d'Olbian, Anse Mabouya, Corps de Garde et Fond Larion) présentant un fort recouvrement corallien (barycentre de 42%) et un faible recouvrement macroalgal (barycentre de 10%). A l'opposé, la classe 3 rassemble les deux sites (Petit Mur et Trois Rivières) ayant les couvertures les plus élevées en macroalgues (barycentre de 35%), en éponges (barycentre de 13%) et en sable (barycentre de 12%), et les plus faibles en corail (13%), algues calcaires encroûtantes (2%), débris (3%) et turf (5%). La classe 2 réunit les sites ayant des recouvrements intermédiaires pour toutes les catégories benthiques (Caye Philippeaux Est et Jardin Tropical avant et après le cyclone). L'ANOSIM effectuée selon cette classification des sites signale une différenciation entre les 3 classes d'état de santé (ANOSIM ; $R=0,670$; $p=0,001$) avec une bonne distinction des entités.

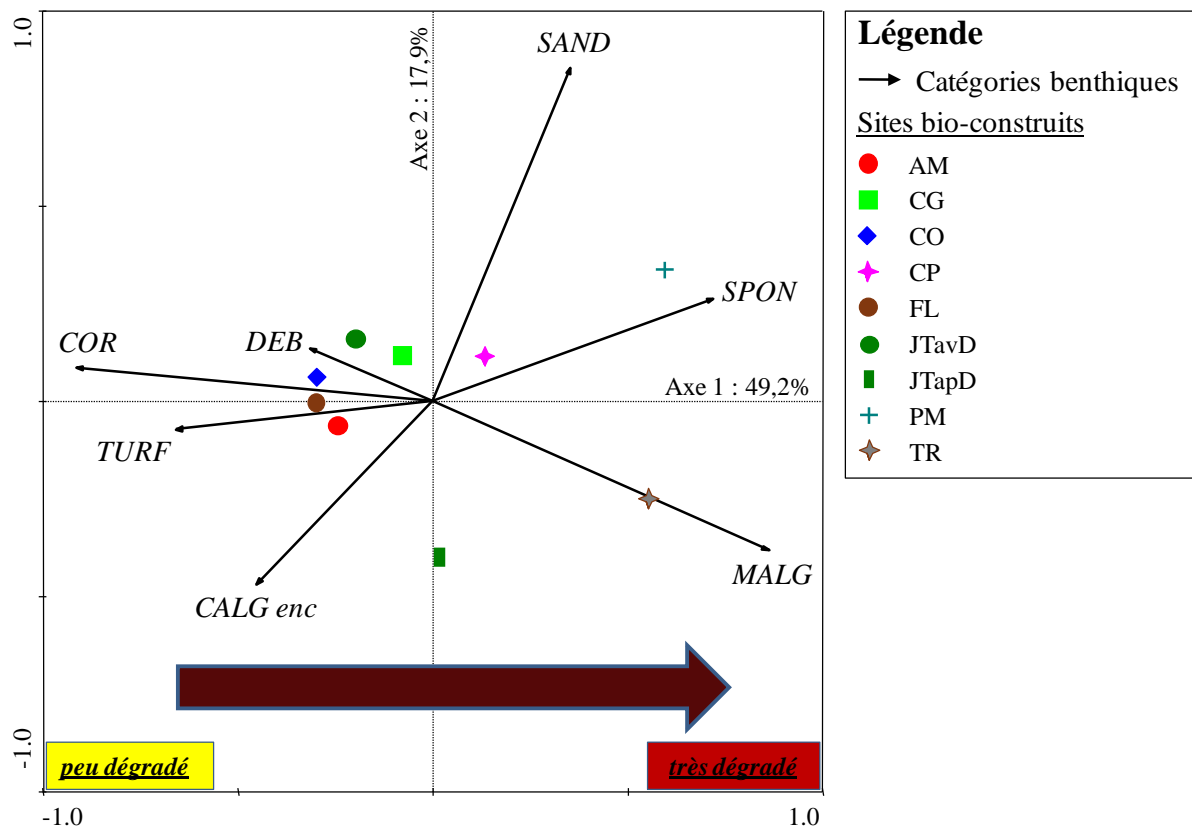


Figure IV-14. ACP effectuée à partir des taux de recouvrement des 7 catégories benthiques majeures de l'ensemble des transects des sites bio-construits. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

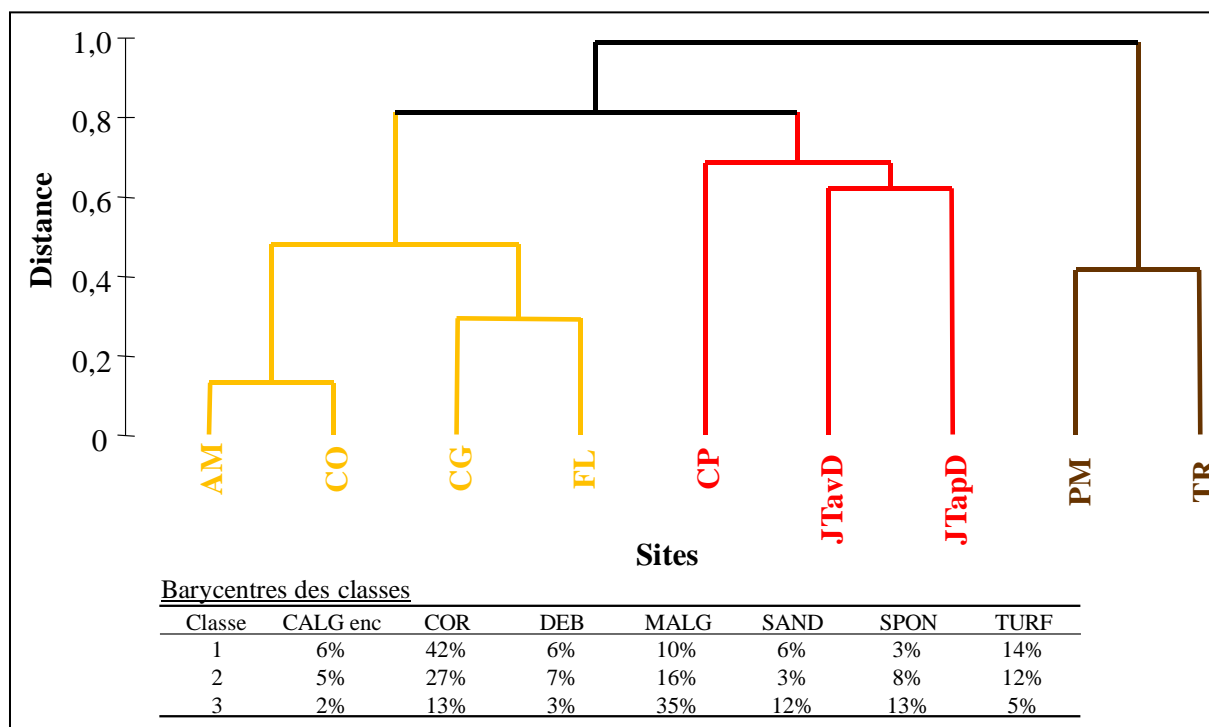


Figure IV-15. CAH effectuée à partir des taux de recouvrement des 7 catégories benthiques majeures de l'ensemble des transects des sites bio-construits. Les barycentres des classes obtenues sont indiqués, la classe 1 étant en jaune, la classe 2 en rouge et la classe 3 en marron. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

En reliant les informations obtenues de l'ACP et de la CAH, une similitude dans l'organisation et le regroupement des sites est constatée. Les deux méthodes classent essentiellement les sites en fonction de quatre catégories benthiques (corail, macroalgues, éponges et turf) qui semblent être caractéristiques de l'état de dégradation des sites. Ces 4 catégories permettent d'élaborer une première échelle de classification des états de dégradation des récifs bio-construits sur la base de relevés de recouvrement benthique (Tableau IV-4). Ainsi, les sites présentant de forts taux de recouvrement en corail et turf et de faibles taux en éponges sont considérés comme peu dégradés. A l'opposé, les sites dégradés ont des taux de recouvrement en macroalgues et en éponges élevés et de faibles recouvrements en corail et turf.

% de recouvrement	Site peu dégradé (classe 1)	Site intermédiaire (classe 2)	Site dégradé (classe 3)
Corail	$X \geq 35\%$	$X > 15\%$	$X \leq 15\%$
Macroalgue	$X \leq 15\%$	$X < 25\%$	$X \geq 25\%$
Eponge	$X \leq 6\%$	$X < 10\%$	$X \geq 10\%$
Turf	$X \geq 10\%$	$X > 10\%$	$X < 10\%$

Tableau IV-4. Echelle de classification des états de dégradation des récifs bio-construits à partir des pourcentages de recouvrement benthique.

Une MDS sur les données de recouvrement benthique en distinguant l'état de dégradation de chaque transect à partir de cette classification a été effectuée (Figure IV-16). Cette ordination organise de manière significative tous les transects en fonction des 3 classes d'état de dégradation, malgré de faibles entités (ANOSIM générale ; $R=0,293$; $p=0,001$). Les classes 1 et 3 sont effectivement très distinctes (ANOSIM post-hoc ; $R=0,999$; $p=0,001$) et les classes 2 et 3 le sont moyennement (ANOSIM ; $R=0,49$; $p=0,001$). En revanche, les classes 1 et 2 ne semblent que très faiblement différentes (ANOSIM ; $R=0,081$; $p=0,03$). Les 4 variables benthiques servant à déterminer l'état de santé des sites bio-construits expliquent majoritairement l'organisation des transects dans l'ordination (SIMPER ; 83%), confirmant ainsi leur rôle majeur dans la différenciation et l'identification de l'état de dégradation des sites.

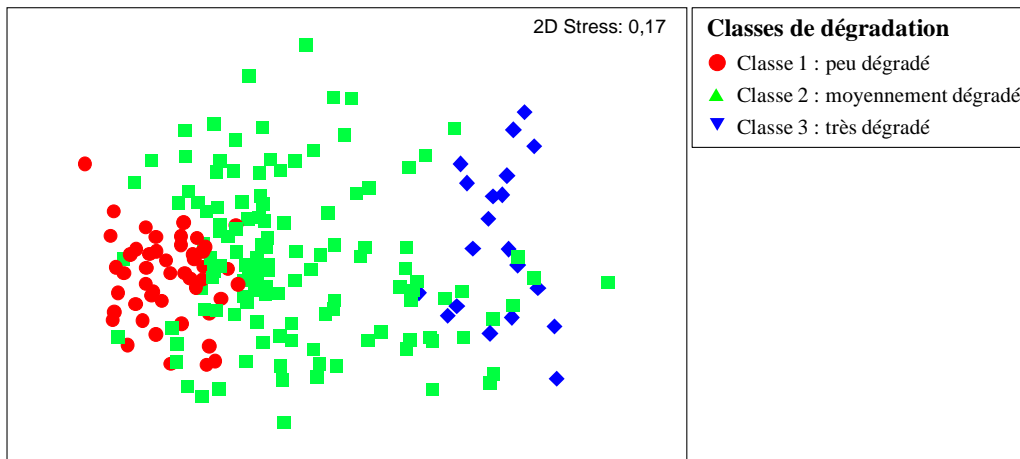


Figure IV-16. MDS réalisées à partir des données de pourcentages de recouvrements des transects bio-construits. L'état de dégradation des transects est indiqué selon l'échelle définie dans le Tableau IV-4.

A partir de la classification décrite dans cette partie, la composition du peuplement benthique peut renseigner sur l'état de santé du récif bio-construit et être considérée alors comme un critère de classification des sites.

2.3. Evolution de la communauté corallienne des récifs bio-construits en fonction de la dégradation

Dans la partie précédente, des degrés de dégradation distincts ont été déterminés à partir des différences de compositions benthiques entre les sites. La détérioration d'un habitat corallien se traduit globalement par une augmentation de la couverture benthique en macroalgues et une baisse de celle en corail. Cependant, toutes les espèces de corail ne présentent pas la même résistance face aux différentes pressions s'exerçant sur le milieu (Tomascik & Sander 1987, Rogers 1990, Hawkins & Roberts 1993, García *et al.* 2003, Ramade & Roche 2006, Rousseau *et al.* 2010). Les populations de certaines espèces peu tolérantes sont susceptibles de diminuer voire disparaître plus rapidement d'un site. Ces modifications peuvent ensuite avoir une influence sur la structure de l'habitat et se répercuter sur le peuplement ichthyologique. L'étude comparative de la composition en corail des trois classes d'états de santé a donc été réalisée afin d'identifier d'éventuelles différences de structure. Pour des raisons statistiques, cette partie n'a été réalisée qu'en intégrant les sites bio-construits pour avoir suffisamment de données sur les coraux.

Les modifications du compartiment corallien en fonction du degré de dégradation ont été étudiées au niveau des espèces, des familles et des morphotypes de coraux à l'aide de

MDS (Figure IV-17). Pour chaque niveau d'organisation, une première analyse a été effectuée sur les pourcentages de recouvrements afin d'examiner les divergences entre les états de dégradation. Une seconde analyse a ensuite été conduite sur les abondances relatives des différents niveaux d'organisation (espèces, familles, morphotypes) afin d'étudier les dissemblances entre les états de santé opposés dans la structure du peuplement corallien.

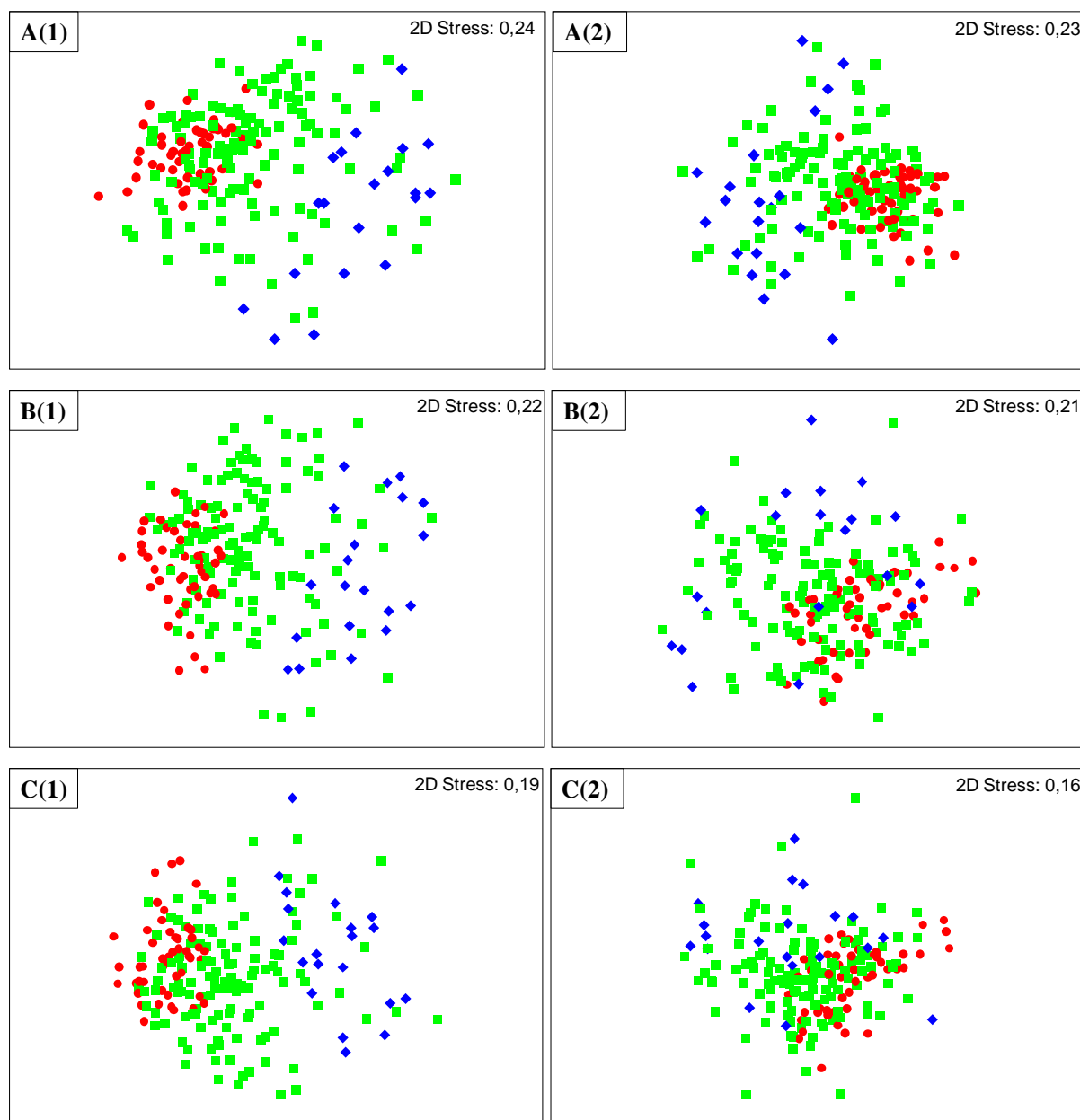


Figure IV-17. MDS réalisées à partir des données (1) de pourcentages de recouvrements et (2) des pourcentages relatifs de recouvrement des (A) espèces, (B) familles et (C) morphotypes de coraux présents sur chaque transect échantillonné sur l'ensemble des sites d'étude.

Classes de dégradation

- Classe 1 : peu dégradé
- Classe 2 : moyennement dégradé
- ◆ Classe 3 : très dégradé

La première série de MDS montre une graduation dans la classification des transects avec une forte différenciation entre les transects appartenant à la classe d'état de santé 1 et ceux appartenant à la classe 3 (Figure IV-17(1)). Les relevés de classe 2 s'organisent de manière plus diffuse en se mêlant à la fois aux transects d'état 1 et d'état 3. Les ANOSIM réalisées pour chaque compartiment corallien étudié confirment ces dissemblances de recouvrements observées (ANOSIM générale [*Espèces*]; $R=0,192$; $p=0,001$; ANOSIM générale [*Familles*]; $R=0,223$; $p=0,001$ ANOSIM générale [*Morphotypes*]; $R=0,255$; $p=0,001$). Les faibles entités constatées par les résultats de ces ANOSIM proviennent du fait qu'aucune différence entre les transects d'état de santé 1 et d'état de santé 2 n'est significative, confirmant le constat préalablement établi sur l'hétérogénéité des transects appartenant à la classe 2 (ANOSIM ; $p>0,05$ – Annexe 7). En revanche, les analyses post-hoc confirment les fortes différences entre les relevés d'état de santé 1 et ceux d'état 3 (ANOSIM post-hoc [*Espèces*]; $R=0,902$; $p=0,001$; ANOSIM post-hoc [*Familles*]; $R=0,889$; $p=0,001$ ANOSIM post-hoc [*Morphotypes*]; $R=0,927$; $p=0,001$). A chaque niveau d'organisation, l'ensemble des constituants coralliens explicatifs des différences observées entre les états de santé opposés (1 et 3) présente des taux de recouvrement supérieurs sur les transects de classe 1 par rapport aux transects de classe 3 (Annexe 7). Cette analyse montre donc que tous les niveaux d'organisation du compartiment corallien (espèces, familles et morphotypes) sont impactés lors de la dégradation de l'habitat et leur taux de recouvrement diminue.

La deuxième série de MDS montre également une graduation dans la répartition des transects mais la séparation entre les différents états de santé est moins évidente (Figure IV-17(2)). Les ANOSIM renforcent ces observations de différences de structure en fonction de l'état de santé des transects malgré de très faibles entités (ANOSIM générale [*Espèces*]; $R=0,159$; $p=0,001$; ANOSIM générale [*Familles*]; $R=0,103$; $p=0,006$ ANOSIM générale [*Morphotypes*]; $R=0,109$; $p=0,003$). Ces faibles entités s'expliquent encore une fois par la forte hétérogénéité des transects de classe 2 induisant une non significativité dans la distinction entre les transects de classe 1 et de classe 2 (Annexe 7). La distinction entre les états de santé opposés (1 et 3) est plus prononcée pour les espèces en comparaison avec les familles ou les morphotypes (ANOSIM post-hoc [*Espèces*]; $R=0,855$; $p=0,001$; ANOSIM post-hoc [*Familles*]; $R=0,51$; $p=0,001$ ANOSIM post-hoc [*Morphotypes*]; $R=0,439$; $p=0,001$). Néanmoins, des différences de structures en morphotypes et en familles sont tout de même identifiables (SIMPER - Tableau IV-5). Les morphotypes digités, massifs et encroûtants participent à 77% dans la différenciation des états de santé avec une dominance des deux premiers sur les transects de classe 1 et une dominance du troisième sur les transects de

classe 3. Une correspondance peut être constatée entre ces dominances en morphotypes et les quatre familles qui influent le plus dans la distinction entre les deux habitats (à 60%). Les Faviidae et les Pocilloporidae, essentiellement représentés respectivement par des espèces massives et des espèces digitées, sont majoritaires sur les transects des sites peu dégradés alors que les Poritidae et les Siderastreidae prédominent sur les transects des sites très dégradés. De la même manière, les espèces les plus représentatives de chaque type d'état de santé correspondent souvent aux familles et morphotypes dominants. Parmi les cinq espèces expliquant le plus les différences obtenues entre les classes 1 et 3 (à 55%), les espèces *Madracis mirabilis*, *Montastraea annularis* et *Montastraea faveolata* dominent le peuplement corallien des transects des sites peu dégradés alors que les espèces *Madracis decactis* et *Porites astreoides* prédominent ceux des transects des sites dégradés. La structure de la communauté corallienne change donc au fur et à mesure que l'habitat bio-construit se dégrade.

	Taux de recouvrement				Taux de recouvrement relatifs				
	Dominance		Contrib%	Cum.%	Dominance		Contrib%	Cum.%	
	Etat 1	Etat 3			Etat 1	Etat 3			
<u>Espèces</u>									
<i>Madracis mirabilis</i>	+	-	23,66	23,66	<i>Madracis mirabilis</i>	+	-	18,87	18,87
<i>Montastraea faveolata</i>	+	-	11,24	34,90	<i>Madracis decactis</i>	-	+	10,21	29,08
<i>Montastraea annularis</i>	+	-	10,67	45,57	<i>Montastraea annularis</i>	+	-	8,99	38,07
<i>Colpophyllia natans</i>	+	-	7,83	53,40	<i>Porites astreoides</i>	-	+	8,41	46,48
<i>Montastraea cavernosa</i>	+	-	6,68	60,08	<i>Montastraea faveolata</i>	+	-	8,11	54,59
<i>Montastraea franksi</i>	+	-	6,49	66,57	<i>Siderastrea siderea</i>	-	+	6,99	61,57
<i>Madracis decactis</i>	-	+	6,06	72,63	<i>Colpophyllia natans</i>	+	-	6,76	68,34
<i>Porites porites</i>	+	-	5,80	78,43	<i>Montastraea cavernosa</i>	-	+	6,59	74,93
<i>Meandrina meandrites</i>	+	-	5,40	83,83	<i>Meandrina meandrites</i>	-	+	6,17	81,10
<i>Siderastrea siderea</i>	+	-	5,04	88,87	<i>Montastraea franksi</i>	+	-	5,50	86,60
<i>Porites astreoides</i>	+	-	4,85	93,72	<i>Porites porites</i>	+	-	5,14	91,74
<u>Familles</u>									
Faviidae	+	-	30,44	30,44	Pocilloporidae	+	-	23,68	23,68
Pocilloporidae	+	-	29,92	60,35	Faviidae	+	-	15,92	39,60
Poritidae	+	-	9,48	69,83	Poritidae	-	+	15,58	55,18
Meandrinidae	+	-	8,96	78,79	Siderastreidae	-	+	14,87	70,04
Siderastreidae	+	-	8,07	86,85	Meandrinidae	-	+	11,99	82,03
Agariciidae	+	-	4,00	90,85	Agariciidae	-	+	6,21	88,24
<u>Morphotypes</u>									
Digité	+	-	37,59	37,59	Digité	+	-	30,89	30,89
Massif	+	-	35,63	73,22	Encroutant	-	+	28,40	59,29
Encroutant	+	-	10,78	84,01	Massif	+	-	17,25	76,54
Foliacé	+	-	4,79	88,79	Foliacé	-	+	8,15	84,68
Pédonculé	+	-	4,50	93,29	Millepore	+	-	6,25	90,93

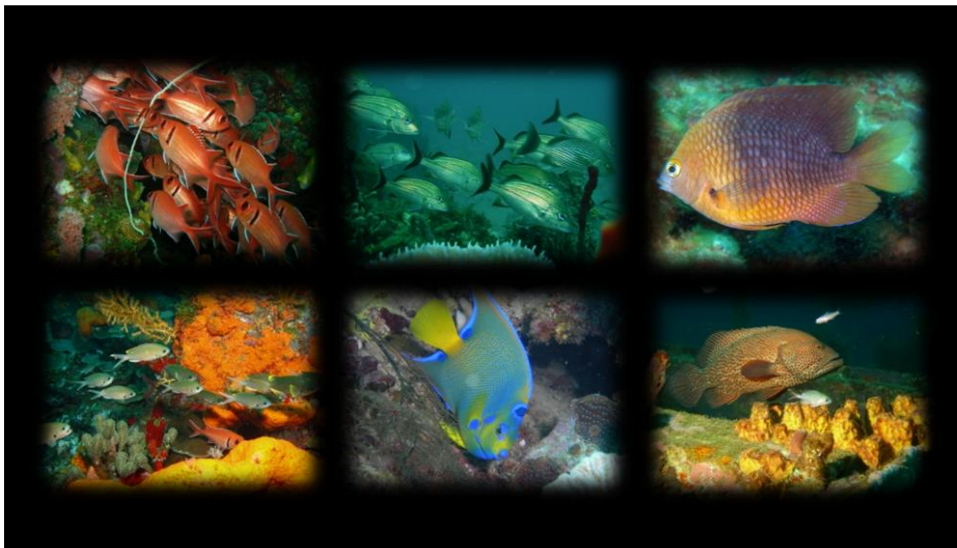
Tableau IV-5. Résultats des analyses SIMPER différenciant les états de santé 1 et 3, réalisées sur les taux de recouvrement et les taux de recouvrement relatifs des espèces, familles et morphotypes de coraux de l'ensemble des transects. Les résultats sont présentés en indiquant la contribution relative (contrib%) des constituants par ordre d'importance jusqu'à une contribution cumulée (Cum.%) de 90%. La dominance d'un constituant sur un état de santé donné est indiqué par le signe positif (+).

Comme dans le reste du monde, la dégradation des récifs martiniquais se traduit par une baisse des taux de couverture corallienne et une augmentation de ceux en macroalgues. Les deux habitats récifaux étudiés ayant des structures de communautés benthiques distinctes, leur réponse face aux diverses pressions se manifeste différemment. Une échelle de dégradation pour chaque type d'habitat a été établie grâce à leur composition benthique et permet ainsi de classer les sites selon leur état de santé.

L'étude comparative des différentes classes d'état de santé a permis de mettre en évidence les changements apparents dans l'organisation des communautés coralliennes dans le contexte d'une dégradation progressive des récifs. Toutes les espèces de coraux sont impactées par les diverses sources de pressions et voient leur recouvrement diminuer. Au fur et à mesure, les récifs passent d'un peuplement corallien dominé par des coraux digités et massifs, essentiellement représentés par des Faviidae et Pocilloporidae tels que *Montastraea annularis*, *Montastraea faveolata* et *Madracis mirabilis*, à un peuplement constitué de coraux encroûtants comme l'espèce de Poritidae *Porites astreoides*. Les espèces les moins tolérantes s'amoindrissent, voire disparaissent plus rapidement des sites, induisant des modifications dans la structure du peuplement. Seules les espèces les plus résistantes subsistent.

Les caractéristiques benthiques des sites étant identifiées, les prochains chapitres sont consacrés à l'étude des peuplements ichthyologiques associés.

Chapitre V. Description générale des peuplements ichthyologiques de la Martinique



Le chapitre précédent a permis de mettre en évidence des différences de structure benthique entre les deux types d'habitats récifaux de la façade caraïbe, mais également entre les sites d'un même habitat, révélant des états de santé distincts. Le présent chapitre vise à décrire les peuplements ichthyologiques de ces habitats et identifier d'éventuelles répercussions de la qualité de l'habitat sur ces peuplements. Ce travail a été accompli en trois étapes, chacune exposée dans un chapitre. Le premier chapitre (Chapitre V) est consacré à la description et la caractérisation du peuplement de poissons de chaque site à l'aide des descripteurs choisis et à l'identification de manière indirecte des affinités entre ces différents descripteurs et l'habitat (le type de récif et les différents états de santé). Le deuxième chapitre (Chapitre VI) permet de confirmer les observations de la partie précédente tout en identifiant les variables responsables de l'agencement des peuplements. Puis le troisième chapitre (Chapitre VII) se focalise sur le compartiment trophique des herbivores et son évolution face à la dégradation du milieu, compartiment supposé refléter l'état de santé du récif.

1. Composition et richesse ichthyologiques de la Martinique

Au cours de cette étude, un total de 136 espèces appartenant à 39 familles a pu être observé le long de la façade caribéenne martiniquaise (Annexe 8). Les familles les mieux représentées en nombre d'espèces sont les Serranidae (20 espèces), les Labridae (10 espèces), les Scaridae, Pomacentridae et Haemulidae (9 espèces), les Lutjanidae (7 espèces) et enfin les Holocentridae et Carangidae (6 espèces). Ces huit familles prédominent le peuplement global en rassemblant plus de la moitié des espèces recensées. Parmi les espèces observées, 117 espèces appartenant à 34 familles ont été recensées sur les récifs bio-construits et 127 espèces appartenant à 38 familles sur les récifs rocheux.

Les familles les plus diversifiées sur chaque type de récif sont très similaires. Le peuplement de l'habitat bio-construit est majoritairement représenté par des Serranidae (17 espèces), des Labridae (10), des Scaridae (9), des Pomacentridae (9), des Haemulidae (7) et des Lutjanidae (6). Le peuplement de l'habitat rocheux est également constitué essentiellement de Serranidae (17 espèces), de Labridae (10), de Scaridae (9), d'Haemulidae (9), de Pomacentridae (8) et de Lutjanidae (7), mais aussi de Carangidae (6).

En considérant uniquement les relevés des 332 transects effectués sur les 14 sites d'étude, 158 208 poissons ont été recensés appartenant à 123 espèces de 37 familles (Annexe 8). Sept familles englobent plus de la moitié des espèces observées sur les transects. Le

classement de ces familles, par importance en nombre d'espèces, reste le même que celui précédemment constaté avec la totalité des espèces inventoriées. Peu de différences dans la composition spécifique sont donc notées entre le recensement sur transect et le recensement global. Avec 90% du nombre total d'espèces observées pendant l'étude, les transects offrent une relativement bonne représentativité de la composition spécifique du peuplement, indispensable pour les futures analyses quantitatives.

2. Caractérisation des peuplements à l'aide des descripteurs ichthyologiques

2.1. Richesse spécifique

La richesse spécifique totale des sites échantillonnés varie entre 71 espèces recensées sur le site bio-construit Fond Larion et 94 espèces sur le site rocheux Fond Boucher (Figure V-1). Les richesses spécifiques obtenues uniquement à partir des relevés des transects sont plus faibles, fluctuant entre 58 espèces sur le site bio-construit Corps de Garde et 79 espèces sur le site rocheux Pointe Burgos (Figure V-1).

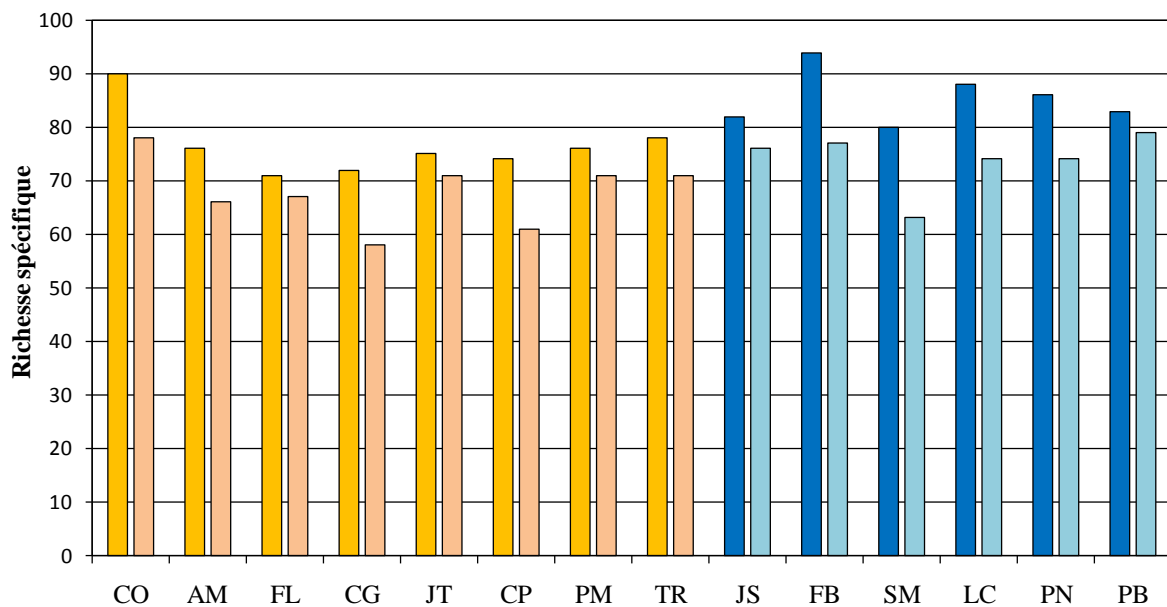


Figure V-1. Richesse spécifique totale (histogramme de gauche) et richesse spécifique sur transects en poissons (histogramme de droite) des différents sites d'étude. Les sites bio-construits sont en orange et les sites rocheux en bleu. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

2.2. Nombre d'espèces par transect

Lors des comptages visuels, le nombre moyen d'espèces recensées par transect diffère significativement en fonction des sites (test de Kruskal-Wallis, $K=74,794$; $p<0,001$) avec un maximum de 34 ± 4 espèces pour 200m^2 sur le site Caye d'Olbian et un minimum de 25 ± 3 espèces pour 200m^2 sur le site Sous-Marin (Figure V-2). Seuls ces deux sites présentent des différences significatives avec d'autres sites dans leur nombre moyen d'espèces par transect et sont à l'origine de la différence observée (méthode de comparaisons appariées selon la procédure de Dun). Hormis ces deux sites, le nombre d'espèces est relativement homogène sur l'ensemble des sites échantillonnés sur la façade Caraïbe avec une moyenne globale de 27 ± 2 espèces par transect.

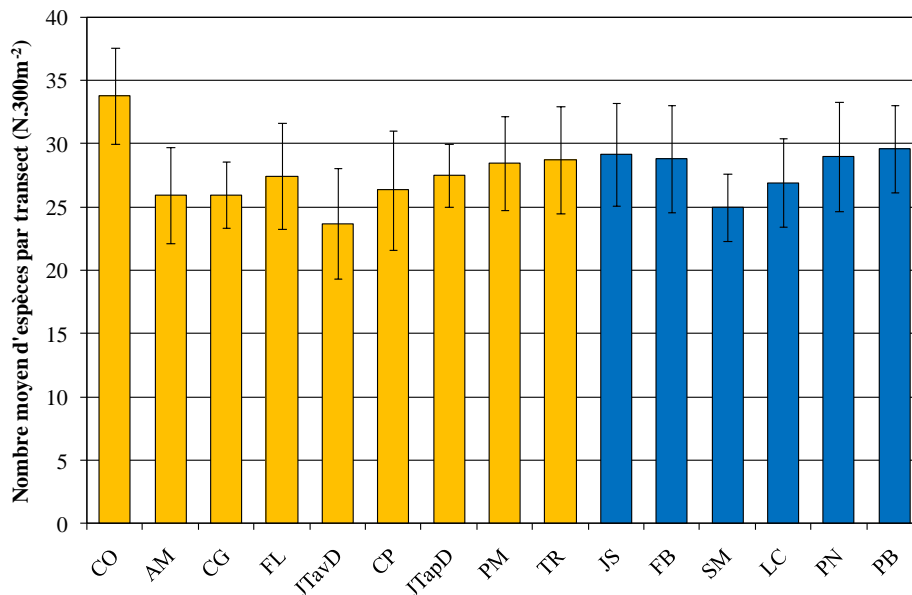


Figure V-2. Nombre moyen d'espèces recensées par transect (\pm écart-type) sur chacun des sites d'étude. Les sites bio-construits sont en orange et les sites rocheux en bleu. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

2.3. Présence/absence et occurrences des espèces

A l'échelle de la façade Caraïbe, 49 espèces ont été recensées sur la majorité des sites (>10 sites) et peuvent être considérées comme très communes (Annexe 8). A l'inverse, 36 espèces ont été inventoriées sur moins de 4 sites et sont donc relativement rares. Parmi les 49 espèces très communes, 28 espèces étaient présentes sur l'ensemble des sites (soit 22,8% des espèces totales). Par opposition, 7 espèces n'ont été observées que sur l'habitat bio-construit et 18 que sur l'habitat rocheux (Annexe 8).

Sur l'ensemble des transects des sites échantillonnés sur la façade Caraïbe, 11 espèces peuvent être considérées comme permanentes (fréquence > 75%), 10 espèces fréquentes (50 à 74,9%), 18 espèces occasionnelles (25 à 49,9%), et 84 rares (fréquence < 25% - Figure V-3). Parmi les 11 espèces permanentes, 3 espèces ont été recensées sur l'intégralité des transects : deux appartenant aux Labridae (*Halichoeres garnoti* et *Thalassoma bifasciatum*) et une aux Pomacentridae (*Stegastes partitus*). Cependant, la majeure partie des espèces a été comptabilisée uniquement sur un faible nombre de transects. En effet, plus de la moitié des espèces ont une fréquence d'occurrence inférieure à 10%. De nombreuses espèces sont donc soit inféodées à un biotope ou microhabitat, soit présentes mais en faible effectif.

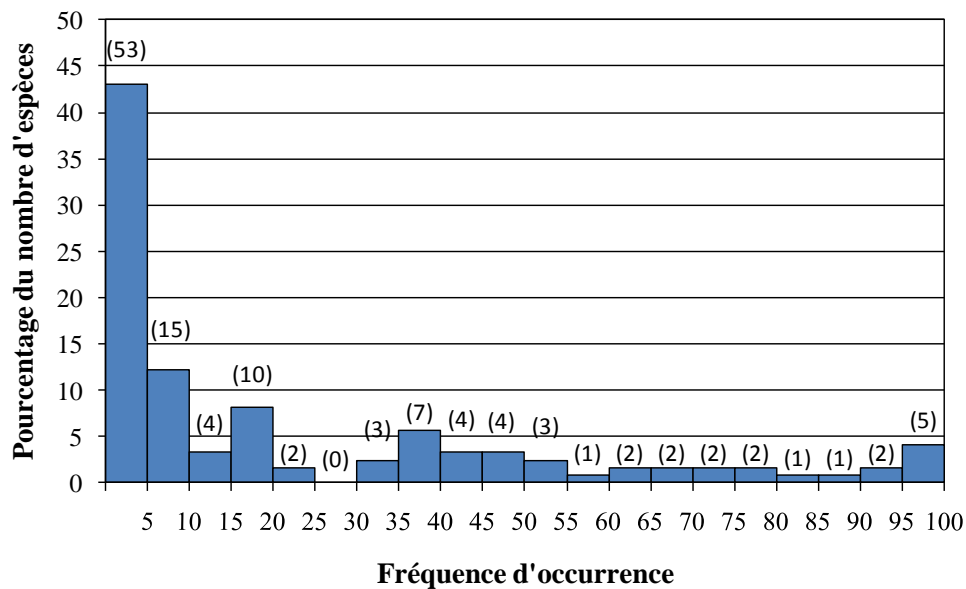


Figure V-3. Pourcentage du nombre d'espèces par classes de fréquence d'occurrence de l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude. Entre parenthèses est indiqué le nombre d'espèces concernées par la classe correspondante.

La représentation du pourcentage d'espèces appartenant à chaque classe d'occurrence pour chaque site (même classification que précédemment) montre une relative homogénéité entre les sites (Figure V-4). Les espèces permanentes représentent en moyenne $24 \pm 3\%$ des espèces, les espèces fréquentes $13 \pm 4\%$, les espèces occasionnelles $17 \pm 6\%$ et les espèces rares $45 \pm 7\%$.

Les différences de composition spécifique entre les sites ont été étudiées à l'aide d'une MDS réalisée sur les données présence/absence des espèces par transect sur chaque site (Figure V-5). Malgré un stress relativement élevé (précision de la représentation dont une configuration optimale est proche de 0), cette ordination rassemble les transects par site,

indiquant une homogénéité dans l'assemblage des espèces de chaque site. La composition en espèces semble donc caractéristique de chaque site comme le suggèrent les différences de composition spécifique constatées entre les sites (ANOSIM ; $R=0,665$; $p=0,001$).

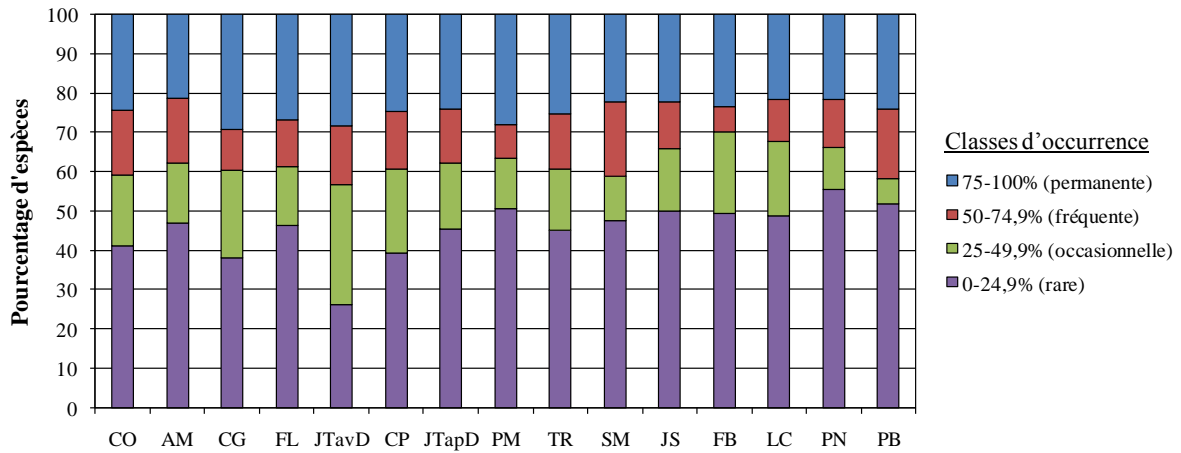


Figure V-4. Pourcentage du nombre d'espèces par classe d'occurrence recensées sur chaque site. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

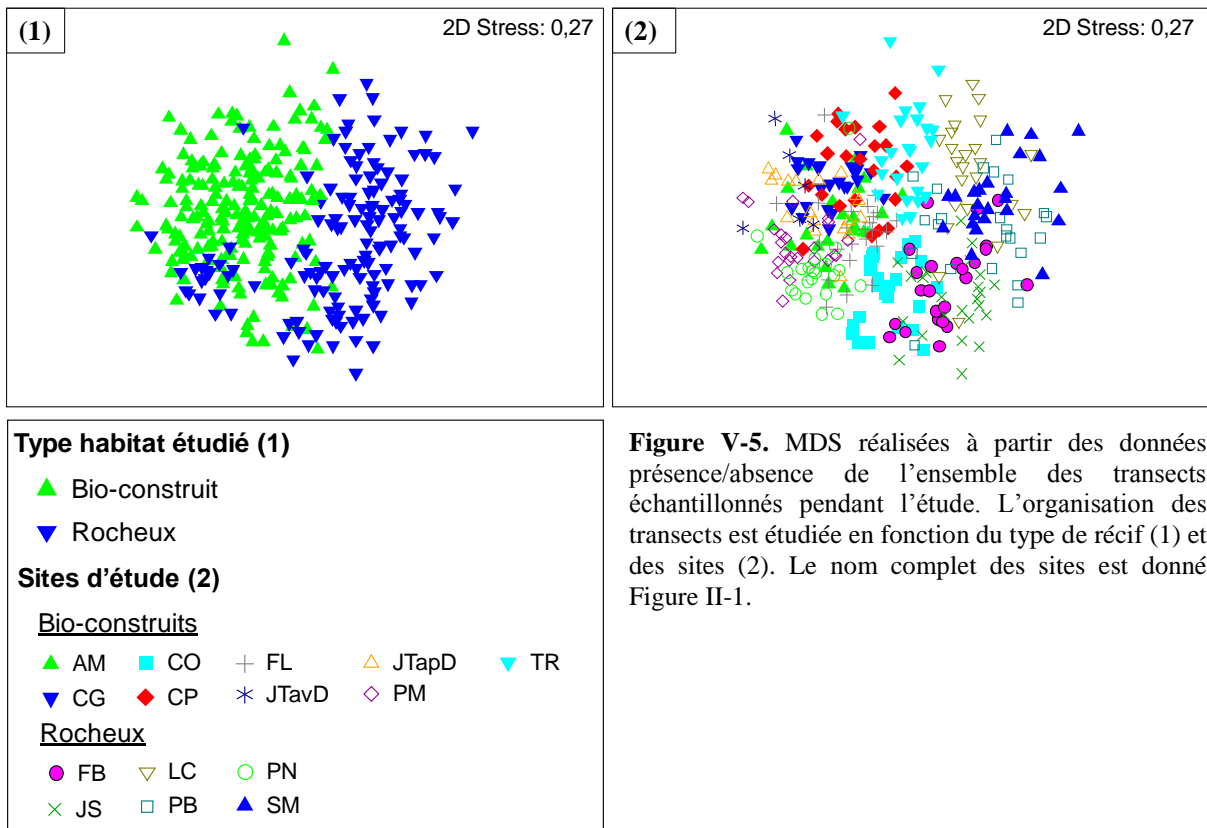


Figure V-5. MDS réalisées à partir des données présence/absence de l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude. L'organisation des transects est étudiée en fonction du type de récif (1) et des sites (2). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

2.4. Densités

a. Densités moyennes des sites

Les densités ichthyologiques moyennes observées sont très variables en fonction des sites échantillonnés (Figure V-6). Les abondances s'échelonnent entre 477 ± 157 ind/200m² pour Jardin Tropical avant le passage du cyclone Dean et 1249 ± 469 ind/200m² pour Sous-Marin. Curieusement, le site ayant la plus faible richesse spécifique par transect comporte la plus forte densité moyenne (Sous-Marin). Les densités des stations Sous-marin, la Citadelle, Pointe Burgos et Caye d'Olbian sont significativement plus élevées que celles recensées à Jardin Tropical avant et après le cyclone, Petit Mur, Pointe des Nègres, Caye Philippeaux Est, Fond Larion et Anse Mabouya (test de Kruskal-Wallis ; $F=168,279$; $p<0,001$ suivi du test de comparaisons multiples par paires).

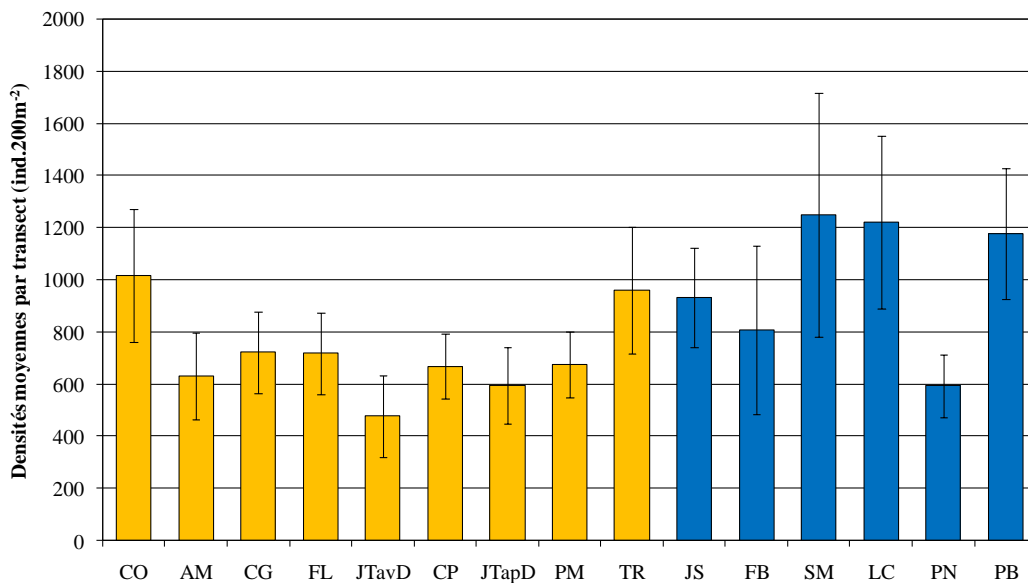


Figure V-6. Densités moyennes par transect (\pm écart-type) sur chacun des sites d'étude. Les sites bio-construits sont en orange et les sites rocheux en bleu. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

b. Densités des familles/espèces/classes de taille

Une grande variabilité des densités existent entre les familles et entre les espèces (Annexe 9 & Annexe 10).

La majorité du peuplement n'est représentée que par un faible nombre de familles. En effet, entre 3 et 7 familles selon les sites possèdent des effectifs supérieurs à 1% de la population totale. Sur l'ensemble des sites, les 7 prédominantes totalisent 98% des effectifs

(Figure V-7). Celle des Pomacentridae domine largement le peuplement sur l'ensemble de la façade caraïbe. Avec en moyenne $60 \pm 6\%$ des effectifs totaux du peuplement, les densités de cette famille fluctuent fortement, entre 340 ± 84 ind. 200m^{-2} à Pointe des Nègres et 883 ± 272 ind. 200m^{-2} à La Citadelle (Annexe 9). Une seconde famille, les Labridae, constitue également une part importante des densités évaluées sur les sites ($19 \pm 8\%$ du peuplement en moyenne). Parmi les autres familles, seuls les Scaridae, les Haemulidae ou les Holocentridae peuvent atteindre plus de 5% des effectifs sur certains sites. Les familles restantes représentent une part beaucoup moins importante du peuplement ichthyologique.

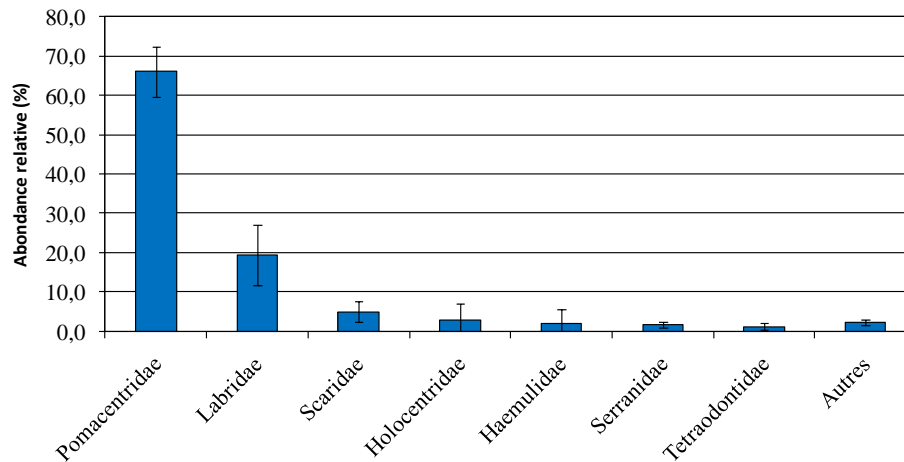


Figure V-7. Densités relatives moyennes (\pm écart-type) des principales familles recensées pendant l'étude.

De fortes fluctuations des densités sont observables entre les espèces d'un même site et entre les différents sites. Par exemple, les densités maximales relevées varient entre 119 ind. 200m^{-2} (*Stegastes partitus*) à Jardin Tropical et 671 ind. 200m^{-2} (*Stegastes partitus*) à La Citadelle (Annexe 10). Cependant, les densités des espèces coïncident avec les résultats obtenus auparavant sur les familles. Globalement, sur l'ensemble des sites, 13 espèces constituent chacune plus de 1% du peuplement ichthyologique en termes d'abondance (Figure V-8). Les 110 espèces restantes ne représentent que $7,3 \pm 1,9\%$ du peuplement. Pour tous les sites, les espèces majoritaires appartiennent à la famille des Pomacentridae. L'espèce *Stegastes partitus* comptabilise le tiers des effectifs du peuplement et *Chromis multilineata* le cinquième. En fonction des sites, ces valeurs peuvent même atteindre des valeurs bien plus élevées. Par exemple, *Stegastes partitus* constitue plus de la moitié des individus observés sur Pointe Burgos et La Citadelle (Annexe 10). Le Labridae *Thalassoma bifasciatum* occupe

ensuite le 3^e rang avec $11,8 \pm 8,1\%$ des effectifs moyens et peut représenter jusqu'à $32,1 \pm 26,1\%$ des individus sur le site Sous-marin (Annexe 10).

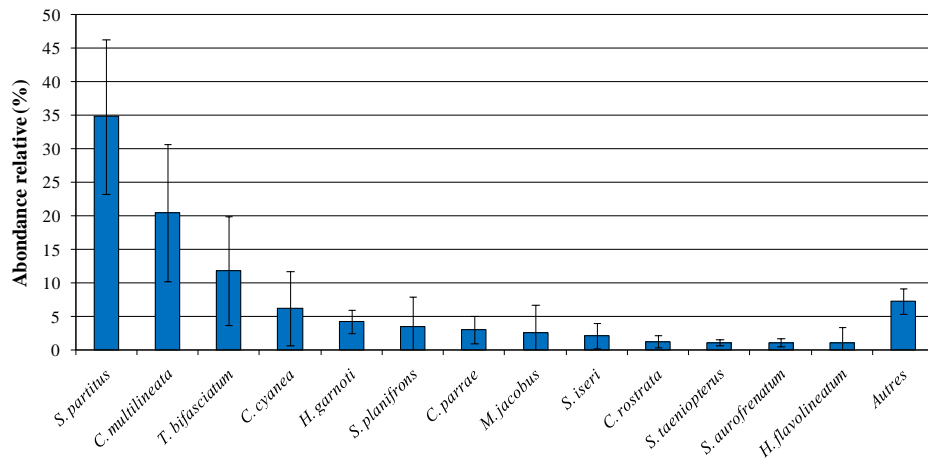


Figure V-8. Abondances relatives moyennes (\pm écart-type) des principales espèces recensées pendant l'étude.

La distribution des effectifs par classes de taille montre une large dominance d'individus de petite taille (Figure V-9). D'une manière générale, les individus inférieurs à 15 cm représentent près de 95% du peuplement. Cette supériorité peut s'expliquer en partie par le fait que le peuplement est constitué en majorité de Pomacentridae, famille dont les espèces sont de petites tailles.

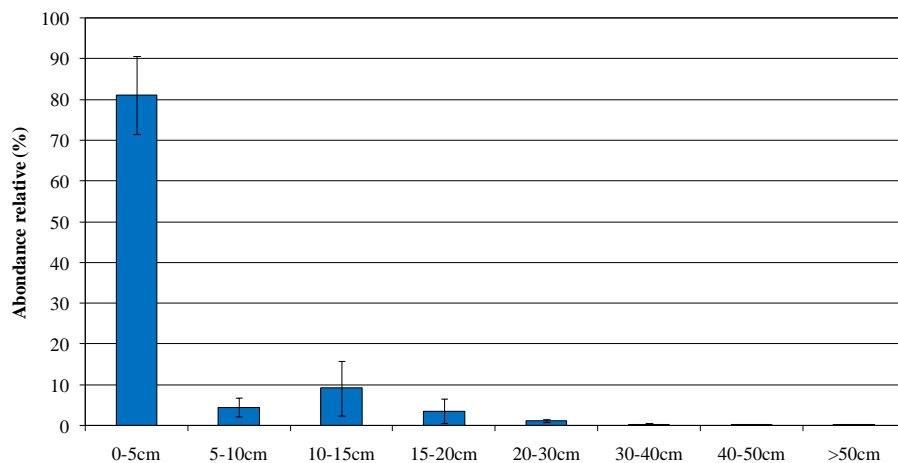


Figure V-9. Abondances relatives moyennes (\pm écart-type) des différentes classes de tailles considérées pendant l'étude.

Afin d'étudier l'organisation de l'ensemble des espèces au sein du peuplement, une MDS a été effectuée sur les abondances des espèces comptabilisées sur l'ensemble des

transects. Cette analyse regroupe les transects par sites tout comme l'analyse avec les données présence-absence (Annexe 11), démontrant une certaine homogénéité des relevés au sein de chaque site. Ces groupements de transects par sites révèlent également l'existence de différences significatives entre les sites dans leur composition et abondance spécifiques (ANOSIM ; $R=0,812$; $p=0,001$).

2.5. Biomasses

a. Biomasses moyennes des sites

Au même titre que les densités, les biomasses moyennes fluctuent de manière significative, du simple au triple selon les stations (test de Kruskal-Wallis ; $F=92,396$; $p<0,001$ - Figure V-10). L'estimation calculée est maximale à Caye d'Olbian avec $18\,873 \pm 8\,170$ g/200m² et minimale à Caye Philippeaux Est avec $6\,192 \pm 2\,450$ g/200m². Les sites présentant des biomasses extrêmes sont à l'origine de la significativité obtenue dans la différenciation des sites ; les biomasses moyennes de Caye d'Olbian et de Corps de Garde sont par exemple significativement supérieures à celles de Caye Philippeaux Est, Trois Rivières et la Citadelle (Comparaisons multiples par paires de Dun). Néanmoins, en raison de grandes disparités entre les transects des biomasses de certains sites, visibles sur la Figure V-10 par les forts écart-types, peu de différences significatives entre les sites sont obtenues.

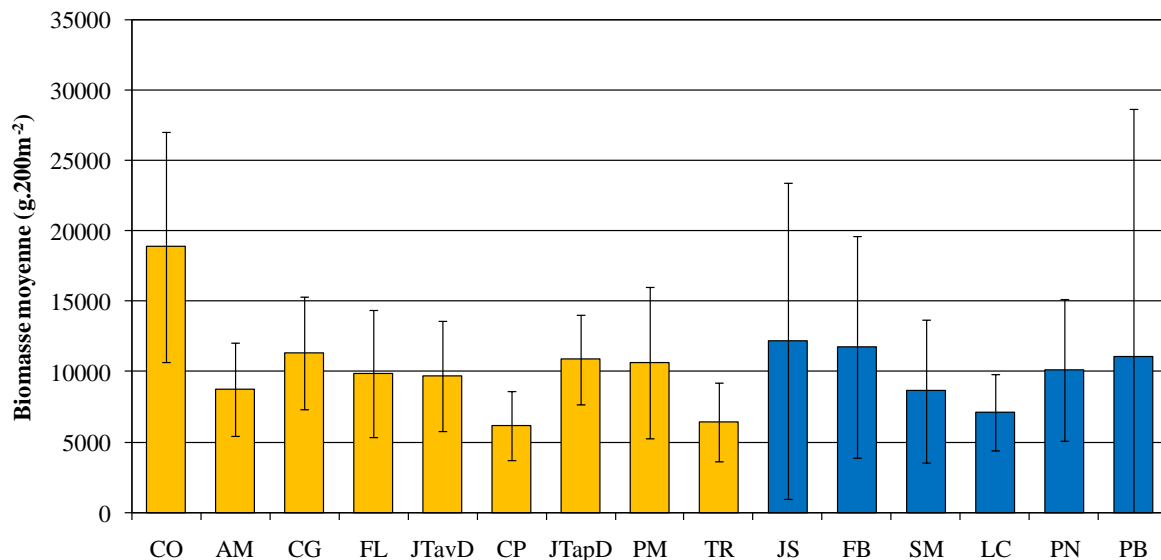


Figure V-10. Biomasses moyennes par transect (\pm écart-type) estimées pour chaque site d'étude. Les sites bio-construits sont en orange et les sites rocheux en bleu. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

b. Biomasses des familles/espèces/classes de taille

Sur l'ensemble des sites, 9 familles seulement participent chacune à plus de 1% de la biomasse totale du peuplement des sites (Figure V-11). Les trois principales familles, les Scaridae (21,3±11,2%), les Pomacentridae (15,4±10,5%) et les Haemulidae (13,9±18,7%) constituent plus de la moitié de la biomasse du peuplement. Suivent ensuite les Serranidae, les Lutjanidae, les Labridae, les Holocentridae, les Acanthuridae et les Mullidae. Cependant, les forts écart-types constatés sur les biomasses moyennes des principales familles dénotent une grande variabilité intersites, indiquant que les familles ne présentent pas le même rang d'importance selon les sites. En effet, seuls 5 sites ont une biomasse dominée par les Scaridae, les autres étant majoritairement constitués par des Pomacentridae (4 sites), Haemulidae (3 sites), Lutjanidae (1 sites), Holocentridae (1 site) ou Acanthuridae (1 site) (Annexe 12). Ainsi, par exemple, les biomasses calculées fluctuent selon les sites entre 777±450 et 3 211±2 109 g.200m⁻² pour les Scaridae, entre 261±125 et 3 741±621 g.200m⁻² pour les Pomacentridae et entre 19±41 et 11 517±6 234 g.200m⁻² pour les Haemulidae (Annexe 12).

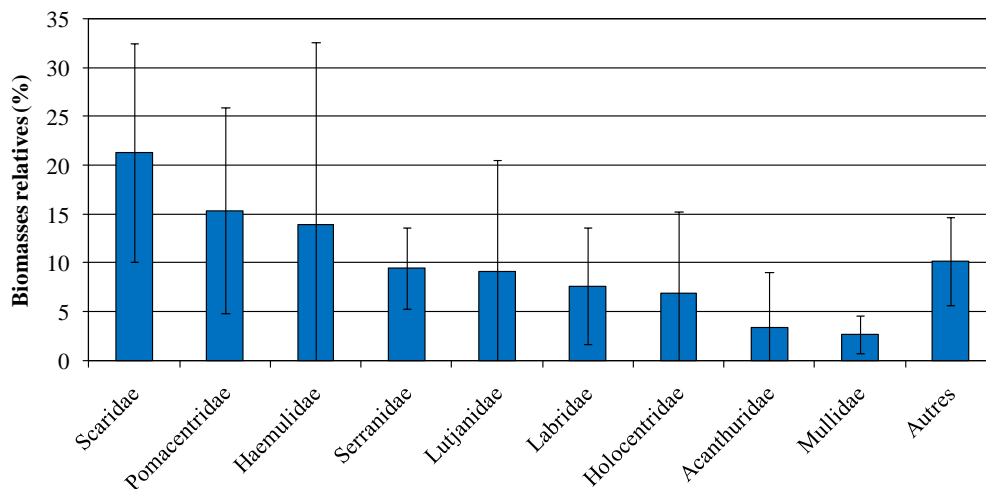


Figure V-11. Biomasses relatives moyennes (± écart-type) des principales familles recensées pendant l'étude.

Une forte variabilité des biomasses moyennes par espèce est constatée entre les espèces d'un même site et entre les différents sites. Par exemple, les biomasses moyennes maximales estimées au niveau des sites fluctuent entre 714 g.200m⁻² pour l'espèce *Sparisoma aurofrenatum* à La Citadelle et 5 777 g.200m⁻² pour l'espèce *Haemulon flavolineatum* à Caye d'Olbian (Annexe 13). Néanmoins, l'estimation des biomasses moyennes des espèces sur l'ensemble des sites montre que 27 espèces participent chacune pour plus de 1% à la biomasse

totale des peuplements ichthyologiques, dont 9 espèces sont supérieures à 3% (Figure V-12). Les 96 espèces restantes ne représentent que $15,3 \pm 6,8\%$ de la biomasse des peuplements. Cependant, une grande hétérogénéité entre les sites peut être constatée dans la composition de ces espèces dominantes (Figure V-13). Si certaines espèces figurent dans la liste des 9 espèces principales comme *Stegastes planifrons* (dont la biomasse est prépondérante sur 4 sites), 3 autres espèces (*Haemulon carbonarium*, *Ocyurus chrysurus* et *Anisotremus surinamensis*) n'en font pas partie alors qu'elles représentent tout de même l'essentiel de la biomasse d'autres sites (Annexe 13). La faible occurrence de ces espèces à l'échelle de la Martinique, associée à leur grande taille et/ou leur mode de vie en banc, peuvent influencer les biomasses totales des sites concernés et expliquer ces résultats.

L'analyse des biomasses par classes de taille montre une dominance des individus de taille petite à moyenne, entre 10 et 40 cm (Figure V-14). Les quatre classes concernées constituent près de 90% de la biomasse totale du peuplement. Ces résultats sont en accord avec les familles dominantes en biomasse, composées d'espèces de petites et moyennes tailles telles que *Scarus iseri* (Scaridae) et *Haemulon flavolineatum* (Haemulidae). Cependant, les forts écart-types indiquent une grande variabilité intersites, provenant soit des différences de composition et structure spécifiques d'espèces à forts effectifs, soit d'individus adultes en faible abondance mais de grande taille.

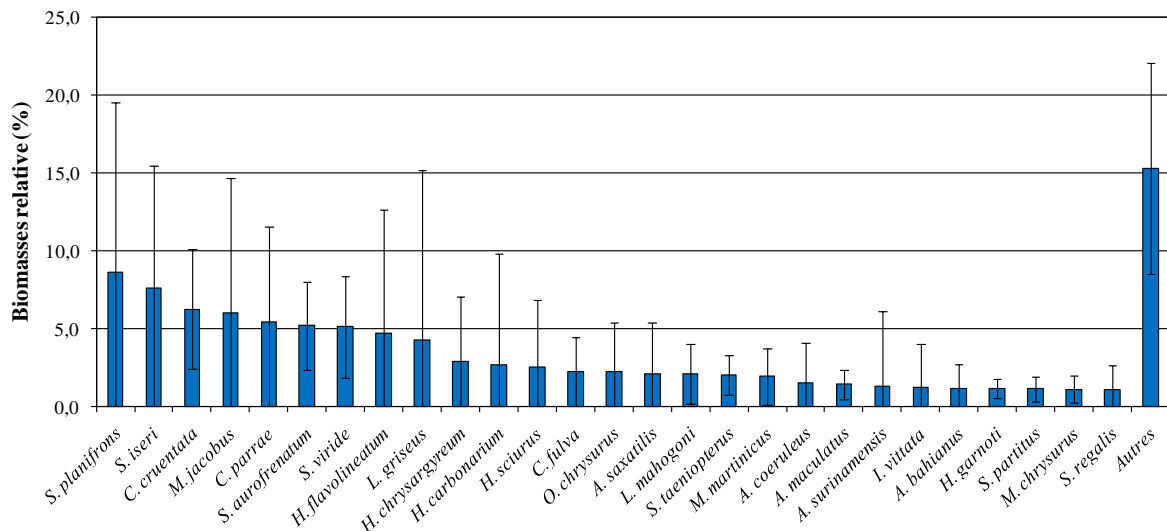


Figure V-12. Biomasses relatives moyennes (\pm écart-type) des principales espèces recensées pendant l'étude.

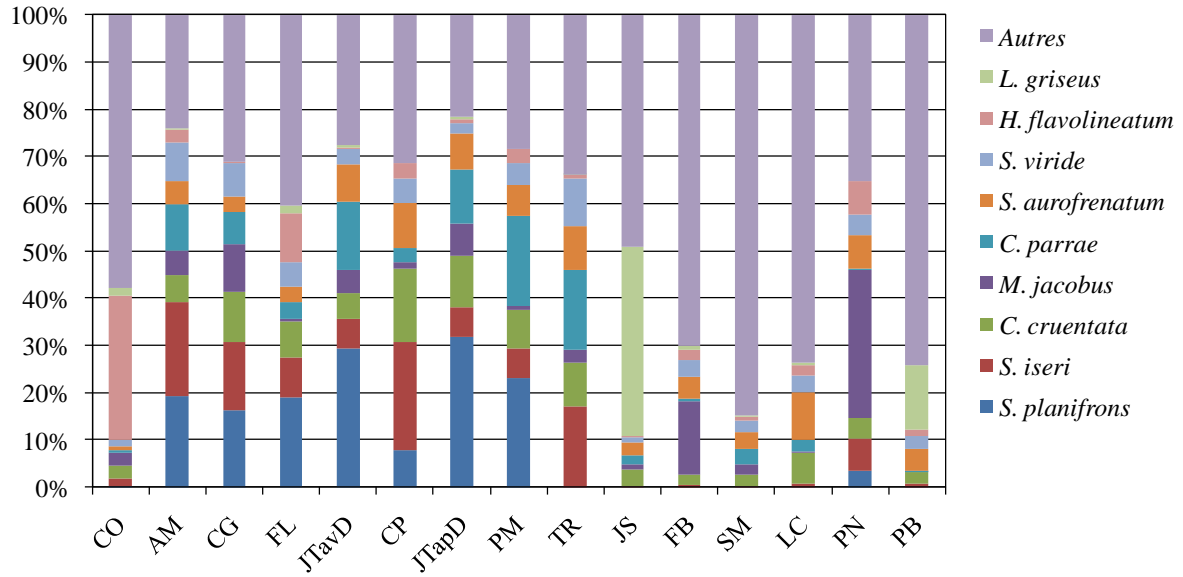


Figure V-13. Biomasses relatives des principales espèces recensées sur les sites d'études. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

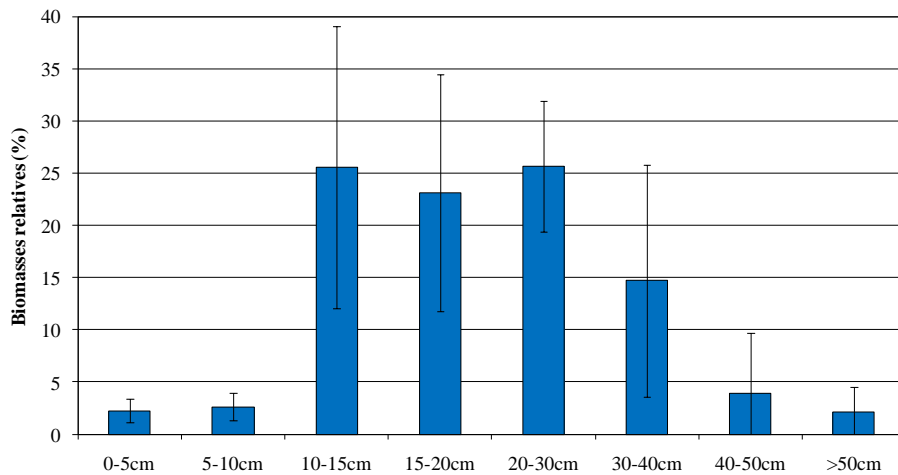


Figure V-14. Biomasses relatives moyennes (\pm écart-type) des différentes classes de tailles considérées pendant l'étude.

Une MDS exécutée avec les biomasses des espèces recensées sur l'ensemble des transects rassemble les transects par sites (Annexe 11-B) mais de manière moins compacte que pour l'analyse réalisée avec les densités (Annexe 11-A). Ces assemblages révèlent donc une homogénéité des échantillons par site moins évidente qu'avec les densités, qui se répercute sur une différenciation des structures en biomasse des espèces moins nette entre les sites, mais tout de même significative (ANOSIM ; $R=0,728$; $p=0,001$).

2.6. Croisement densités/biomasses

En croisant les données densités et biomasses, seul Caye d'Olbian se distingue des autres sites par ses fortes valeurs pour les deux descripteurs (Figure V-15). Les autres sites possèdent des valeurs faibles, des valeurs moyennes, ou des valeurs élevées pour un seul des descripteurs. Trois sites rocheux présentent des densités bien plus élevées que les autres (Pointe Burgos, Sous-marin et La Citadelle).

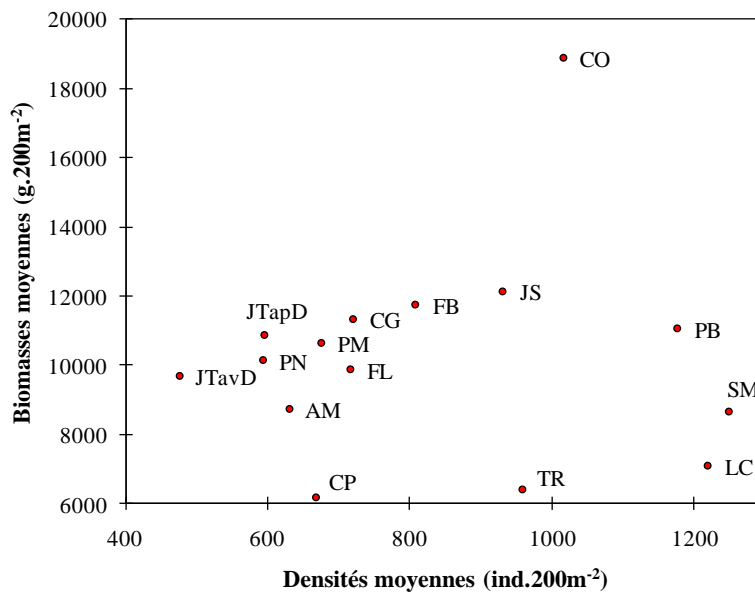


Figure V-15. Croisement densités/biomasses moyennes de chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

2.7. Diversité et régularité

La variabilité de la structure en densités et en biomasses des espèces a été analysée et comparée entre les différents sites à l'aide des indices de diversité de Shannon H' et de régularité J' (Tableau V-1).

a. Sur les données d'abondance

Les indices de diversité calculés sont minima sur les sites rocheux La Citadelle (1,53) et Sous-marin (1,55 – Tableau V-1). Par opposition, les indices de diversité maxima ont été obtenus sur les sites bio-construits Jardin Tropical après le cyclone (2,50) et Petit Mur (2,48). Les plus faibles régularités sont observées également sur les sites La Citadelle (0,36) et Sous-marin (0,37) et les plus fortes (0,60) sur Corps de Garde et Jardin Tropical après le cyclone.

b. Sur les données de biomasses

La diversité et la régularité minimales ont été observées sur des sites bio-construits, respectivement sur Jardin Tropical après le cyclone ($H'=2,62$) et sur Caye d'Olbian ($J'=0,62$ - Tableau V-1). Par contre, ces indices sont maxima pour les sites rocheux La Citadelle ($H'=3,49$ et $J'=0,81$) et Sous-marin ($H'=3,19$ et $J'=0,77$) à l'inverse des données de densités (Tableau V-1).

	Richesse spécifique totale	Nombre d'espèces sur transect (300m ²)	Nombre moyen d'espèces par transect (300m ²)	Densité moyenne (ind.200m ²)	Biomasse moyenne (g.200m ²)	Diversité H' (densités)	Régularité J' (densités)	Diversité H' (biomasses)	Régularité J' (biomasses)
Sites bio-construits									
CO	90	78	34 ± 4	1016 ± 256	18873 ± 8170	2,16	0,50	2,70	0,62
AM	76	66	26 ± 4	630 ± 165	8737 ± 3308	2,31	0,55	2,75	0,66
CG	72	58	26 ± 3	721 ± 155	11339 ± 4029	2,45	0,60	2,70	0,67
FL	71	67	27 ± 4	717 ± 157	9881 ± 4491	2,27	0,54	3,00	0,71
JT	75	71	27 ± 3	565 ± 154	10576 ± 3328	2,49	0,58	2,68	0,63
JTavD	49	46	24 ± 4	477 ± 157	9685 ± 3879	2,34	0,61	2,69	0,70
JTapD	72	66	28 ± 2	595 ± 145	10873 ± 3191	2,50	0,60	2,62	0,62
CP	74	61	26 ± 5	669 ± 124	6192 ± 2450	2,13	0,52	2,91	0,71
PM	76	71	28 ± 4	675 ± 127	10649 ± 5381	2,48	0,58	2,76	0,65
TR	78	71	29 ± 4	959 ± 243	6420 ± 2781	2,06	0,48	2,96	0,69
Sites rocheux									
SM	80	63	25 ± 3	1249 ± 469	8642 ± 5071	1,55	0,37	3,19	0,77
JS	82	76	29 ± 4	931 ± 192	12152 ± 11221	1,78	0,41	2,70	0,62
FB	94	77	29 ± 4	809 ± 324	11744 ± 7872	1,91	0,44	2,84	0,65
LC	88	74	27 ± 3	1220 ± 330	7109 ± 2727	1,53	0,36	3,49	0,81
PN	86	74	29 ± 4	593 ± 120	10131 ± 5005	2,28	0,53	2,84	0,66
PB	83	79	30 ± 3	1176 ± 251	11067 ± 17562	1,64	0,37	3,15	0,72

Tableau V-1. Tableau récapitulatif des différents indices et descripteurs ichthyologiques pour chacun des sites d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

2.8. Descripteurs trophiques

Le groupe trophique de chacune des espèces recensées a été déterminé à l'aide de publications traitant de la structure trophique des poissons récifaux de la Caraïbe (Floeter *et al.* 2004, Dominici-Arosemena & Wolff 2005). Huit catégories trophiques ont été considérées : (1) les planctonophages, (2) les herbivores errants, (3) les herbivores territoriaux, (4) les omnivores, (5) les consommateurs d'invertébrés sessiles (coraux, éponges, bryozoaires, ascidies...), (6) les consommateurs d'invertébrés mobiles (Polychètes, Mollusques, Crustacés...), (7) les carnivores « autres » (invertébrés et vertébrés) et (8) les piscivores stricts. Le terme « carnivore » au sens large est employé dans le texte et rassemble les groupes trophiques (5) à (8) et celui des planctonophages (1), ces derniers étant considérés comme zooplanctonophages.

Une distinction dans les richesses spécifiques du site Jardin Tropical est faite entre l'avant et l'après cyclone Dean. Cependant, les richesses spécifiques des catégories trophiques

obtenues sur ce site avant le phénomène étant uniquement issues de 6 transects (2 plongées), les résultats acquis sur cette période peuvent difficilement être comparés à ceux des autres sites, provenant de 24 transects (8 plongées). Par conséquent, seuls les relevés effectués après le cyclone sont pris en compte sur ce site (18 transects). Les résultats avant le cyclone sont affichés à titre d'indication.

a. Richesse spécifique des catégories trophiques

Sur l'ensemble des relevés qualitatifs de l'étude, les consommateurs d'invertébrés mobiles (41 espèces) et les carnivores « autres » (30 espèces), prédominent largement le peuplement global en nombre d'espèces en représentant plus de la moitié des espèces recensées (52% - Annexe 8). Les six autres groupes ne rassemblent qu'entre 4 et 10% des espèces. Des résultats très similaires sont obtenus en analysant la constitution trophique des espèces relevées sur les transects, indiquant que les espèces observées hors transects sont des espèces rares (une ou deux observations). Cette correspondance vient donc conforter la fiabilité des transects dans la représentativité du peuplement ichtyologique.

La richesse spécifique de chaque catégorie trophique a été étudiée par site (Annexe 7). Les structures trophiques, exprimées en pourcentage du nombre total d'espèces inventoriées par groupe trophique et par site, fluctuent peu entre les sites (Figure V-16). Le groupe des carnivores est le mieux représenté avec 72,2 à 78,2% des espèces recensées en fonction des sites, au sein duquel les consommateurs d'invertébrés mobiles prédominent (entre 25,0% et 34,0%). La représentativité en nombre d'espèces varie entre 15,4 et 19,7% pour les herbivores et entre 2,6 et 9,7% pour les omnivores (Figure V-16). Par contre, les groupes trophiques exprimés en nombre total d'espèces recensées par site montrent des variations plus importantes, notamment chez les carnivores (52 espèces sur le site bio-construit Corps de Garde et 71 espèces sur le site rocheux Fond Boucher) à cause des consommateurs d'invertébrés mobiles (respectivement 18 et 32 espèces pour ces mêmes sites - Annexe 14).

A l'échelle du transect, le pourcentage du nombre d'espèces de chaque catégorie trophique varie d'avantage qu'à l'échelle du site (Figure V-17). Entre $17,9 \pm 3,4\%$ et $34,8 \pm 4,2\%$ des individus observés sur transects sont des herbivores, entre $0,6 \pm 1,3\%$ et $8,0 \pm 2,2\%$ des omnivores et entre $62,1 \pm 8,7\%$ et $75,3 \pm 12,1\%$ des carnivores (Annexe 15). Des variations ressortent également dans le nombre d'espèces appartenant à chaque groupe trophique, notamment chez les carnivores, représentés par $16,1 \pm 2,3$ espèces sur Corps de Garde et $24,8 \pm 3,2$ espèces sur Caye d'Olbian (Annexe 15). En revanche, peu de fluctuations

sont constatées pour le groupe des omnivores en raison de sa faible représentativité en espèces.

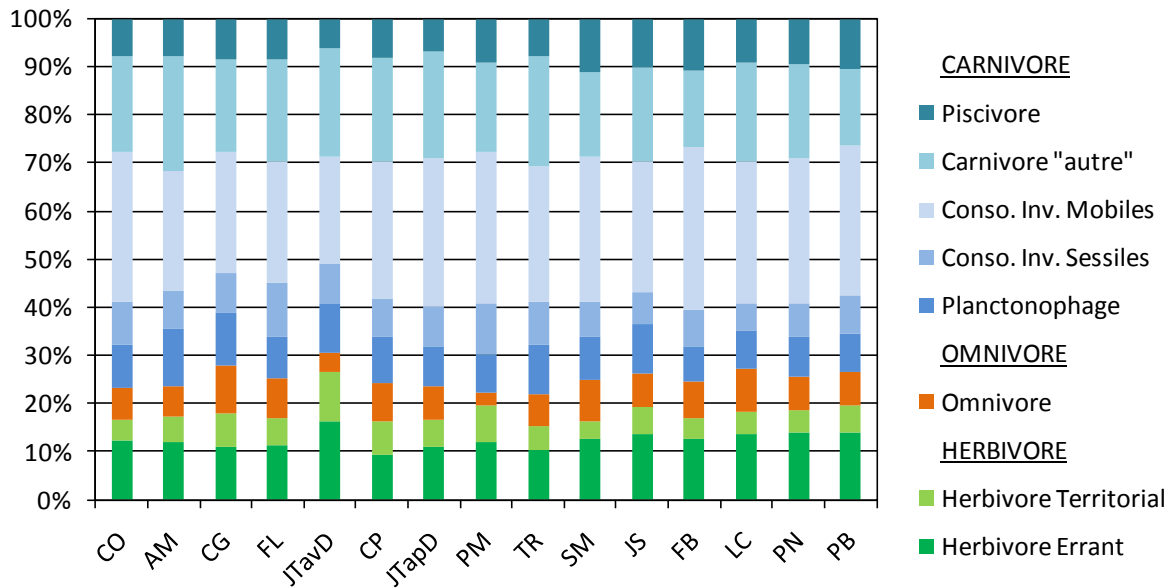


Figure V-16. Structures trophiques du peuplement ichtyologique exprimées en pourcentage du nombre total d'espèces inventoriées par groupe trophique et par site. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

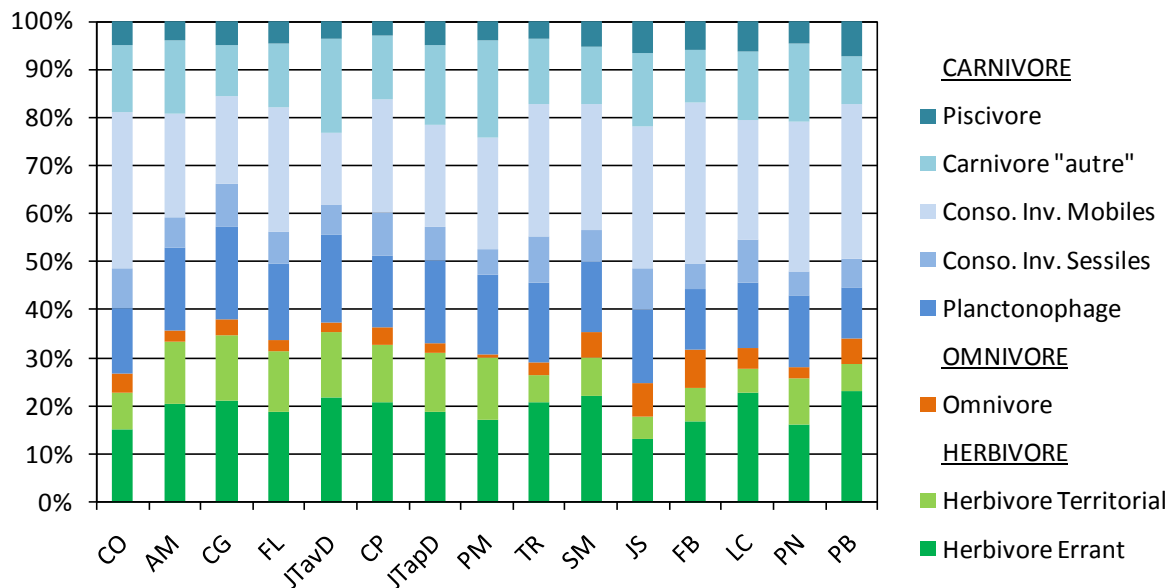


Figure V-17. Structures trophiques du peuplement ichtyologique exprimées en pourcentage du nombre moyen d'espèces recensées pour chaque groupe sur les transects de chaque site. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

b. Densités des catégories trophiques

Les proportions de chaque catégorie trophique en nombre d'individus présentent de fortes fluctuations en fonction des sites (Figure V-18). Les poissons herbivores et carnivores se partagent inégalement la quasi-totalité de l'effectif du peuplement (entre 98 et 100%) avec des variations importantes entre les stations (Annexe 16), les omnivores ne constituant qu'une partie infime de l'abondance (entre 0,0 et 1,8±1,2%). Par conséquent, les sites ayant de fortes densités en herbivores possèdent de faibles densités en carnivores comme sur Pointe Burgos (60,9±14,1% d'herbivores et 38,6±16,7% de carnivores) et inversement comme sur Caye d'Olbian (25,3±7,1% d'herbivores et 74,5±26,0% de carnivores). Cependant, sur l'ensemble des sites, chacune de ces deux catégories trophiques dominantes est représentée majoritairement par un groupe trophique ; les carnivores par les planctonophages et les herbivores par les herbivores territoriaux.

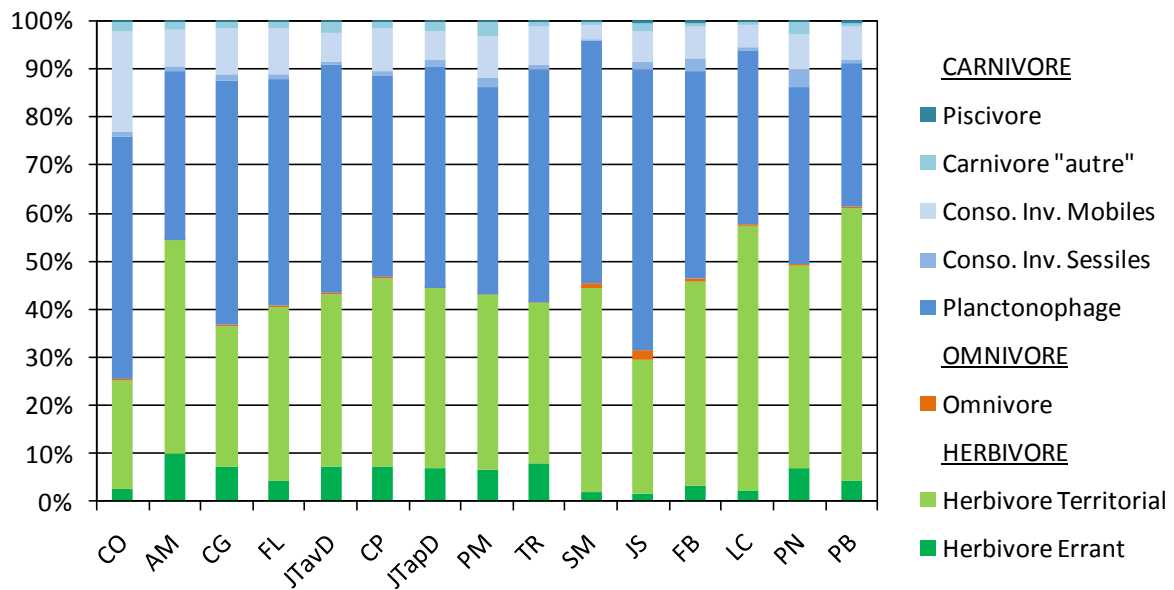


Figure V-18. Structures trophiques du peuplement ichtyologique exprimées en pourcentage du nombre d'individus moyens observés par groupe trophique pour l'ensemble des sites d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

c. Biomasses des catégories trophiques

Une forte hétérogénéité entre les sites existe dans la répartition des biomasses au sein des différentes catégories trophiques (Fig.V-19). Les biomasses moyennes varient entre 0,2±0,3% et 11,2±20,0% pour les omnivores, entre 7,4±3,5% et 60,6±25,1% pour les

herbivores, et entre $39,3 \pm 21,4\%$ et $91,9 \pm 42,2\%$ pour les carnivores. Dans le groupe des carnivores, les planctonophages, les consommateurs d'invertébrés mobiles et les carnivores « autres » présentent de fortes fluctuations à l'origine des écarts de grande amplitude constatés (Annexe V-10).

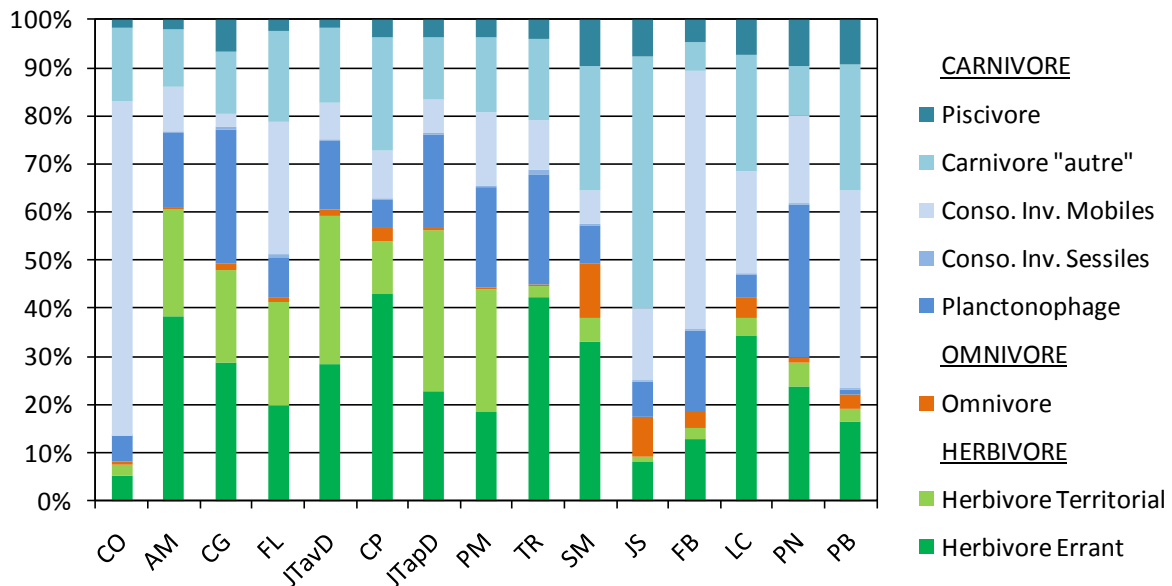


Figure V-19. Structures trophiques du peuplement ichthyologique exprimées en pourcentage de la biomasse moyenne calculée par groupe trophique pour l'ensemble des sites d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Certaines caractéristiques sont communes aux différents peuplements ichthyologiques présents sur les différents sites d'étude. Un nombre d'espèces par transect relativement constant sur l'ensemble de la façade caraïbe a pu être révélé dont la majorité est constituée par des carnivores. Par ailleurs, les peuplements sont principalement composés d'individus de petite taille appartenant aux Pomacentridae, ne représentant néanmoins qu'une faible fraction de la biomasse totale des sites. La majeure partie de cette biomasse totale correspond à des poissons de taille moyenne.

Malgré quelques caractéristiques communes, une grande variabilité dans la structure des peuplements a pu être constatée entre les sites, au niveau de la diversité spécifique, des valeurs de densités et biomasses, mais aussi de la répartition des densités et biomasses par groupes trophiques, familles et espèces. Ces différences dans l'assemblage des espèces selon ces critères sont propres à chaque site.

Les parties suivantes essaieront d'identifier comment fluctuent ces divers descripteurs ichthyologiques en fonction du type et de la qualité de l'habitat.

3. Variations spatiales des descripteurs selon le type de récif

3.1. Richesse spécifique

D'une manière générale, la richesse spécifique mesurée à l'échelle d'un site est plus élevée sur les récifs rocheux que sur les récifs bio-construits (Annexe 8). Les sites rocheux ont une richesse spécifique moyenne significativement supérieure à celle des sites bio-construits avec respectivement 86 ± 5 espèces contre 77 ± 6 espèces (test Mann-Whitney ; $U=5,0$; $p=0,011$). Sur l'ensemble des 136 espèces recensées pendant l'étude, 108 sont communes aux deux types d'habitat. En revanche, 19 ont été observées uniquement sur des sites rocheux et 9 sur des sites bio-construits.

3.2. Nombre d'espèces par transect

Les mêmes tendances semblent se dégager des données acquises à partir des observations de l'ensemble des transects. Quarante-sept espèces sont communes aux deux biotopes, 18 ont été recensées uniquement sur les récifs rocheux et 8 seulement sur les récifs bio-construits (Annexe 8). Néanmoins, cette supériorité n'est pas significative (test Mann-Whitney ; $U=10,0$; $p>0,05$) en raison de la faible richesse spécifique relevée sur le site rocheux Sous-marin, bien inférieure à celle des autres sites du même type de récif. En ôtant ce site des résultats, les sites rocheux se différencient des sites bio-construits par leur nombre moyen d'espèces supérieur avec en moyenne 76 ± 2 espèces contre 68 ± 6 espèces (test Mann-Whitney ; $U= 4,0$; $p=0,017$).

Le nombre moyen d'espèces recensées par transect est en revanche relativement homogène sur l'ensemble des sites, quelque soit le type de récif, avec en moyenne 27 ± 2 espèces par transect (Figure V-2). La différence de richesse spécifique entre les deux types de récif semble donc provenir de la présence d'espèces rares.

3.3. Présence/absence des espèces

Deux MDS ont été réalisées pour étudier la composition en espèces des sites d'études. Une première analyse avec les données présence/absence à l'échelle du site, attribue le même poids aux espèces rares qu'aux espèces fréquentes, et permet d'identifier des différences de présence d'espèces sur le peuplement global. Une seconde MDS réalisées avec les données présence/absence sur chaque transect donne plus d'importance aux espèces fréquentes et permet de comparer les sites sur leur composition ichtyologique principale.

a. Présence/absence par site

La MDS effectuée à partir des données présence/absence des espèces de poissons observées sur chaque site organise les sites en fonction du type de récif, à l'exception du site rocheux Jardins de Salomon, classé avec les sites bio-construits (Figure V-20). Cette

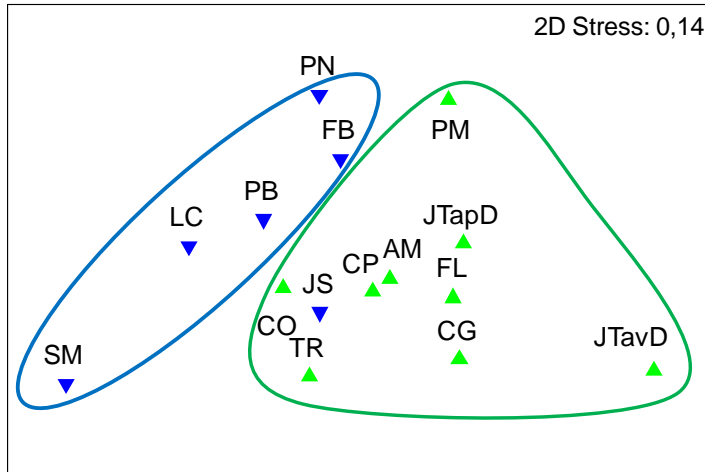


Figure V-20. MDS réalisée sur les données présence/absence des espèces de poissons par site. Le type de récif auquel appartient chaque site est indiqué : rocheux en bleu et bio-construit en vert. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Espèces	Type de récif		Contrib%	Cum.%
	Bio-construit	Rocheux		
<i>S. rubripinne</i>	-	+	2,25	2,25
<i>H. adsensionis</i>	-	+	2,23	4,48
<i>P. paru</i>	-	+	2,23	6,71
<i>S. picudilla</i>	-	+	1,92	8,64
<i>D. hystrix</i>	-	+	1,80	10,44
<i>H. plumierii</i>	-	+	1,80	12,23
<i>C. argi</i>	-	+	1,74	13,98
<i>A. chirurgus</i>	-	+	1,68	15,65
<i>D. holocanthus</i>	-	+	1,67	17,33
<i>S. atomarium</i>	-	+	1,62	18,95
<i>P. acuminatus</i>	+	-	1,61	20,56
<i>S. adustus</i>	-	+	1,61	22,17
<i>R. saponaceus</i>	-	+	1,60	23,76
<i>M. niger</i>	+	-	1,55	25,31
<i>B. lunatus</i>	+	-	1,53	26,84
<i>H. aberrans</i>	+	-	1,52	28,36
<i>H. guttatus</i>	+	-	1,51	29,87
<i>S. vexillarium</i>	+	-	1,50	31,37
<i>K. sectator</i>	-	+	1,48	32,85
<i>C. macrocerus</i>	-	+	1,48	34,33
<i>P. aculeatus</i>	+	-	1,48	35,81
<i>S. leucostictus</i>	+	-	1,48	37,29
<i>L. bicaudalis</i>	+	-	1,47	38,76
<i>E. guttatus</i>	+	-	1,47	40,22
<i>L. apodus</i>	+	-	1,47	41,69
<i>P. furcifer</i>	-	+	1,46	43,16
<i>H. sciurus</i>	-	+	1,46	44,61
<i>S. regalis</i>	+	-	1,45	46,06
<i>F. tabacaria</i>	-	+	1,45	47,51
<i>S. tabacarius</i>	-	+	1,45	48,96
<i>M. breviceps</i>	-	+	1,44	50,40

Tableau V-2. Résultats de l'analyse SIMPER réalisée sur les données présence/absence des espèces de poissons de chaque site, différenciant les habitats. Les résultats sont présentés en indiquant la contribution relative (contrib%) des constituants par ordre d'importance jusqu'à une contribution cumulée (Cum.%) de 50%. L'affinité d'une espèce pour un type de récif est indiquée par le signe positif (+).

différenciation entre les récifs (ANOSIM ; $R=0,324$; $p=0,005$) s'explique à 50% par la présence/absence de 31 espèces (Tableau V-2). Trois espèces caractéristiques de l'habitat rocheux, *Sparisoma rubripinne*, *Holocentrus adsensionis* et *Pomacanthus paru*, participent fortement à cette distinction entre les deux biocénoses.

b. Présence/absence par transects

La MDS réalisées avec les transects organise de manière significative tous les transects en fonction du type de récif sur lequel ils ont été effectués (Figure V-5), à l'exception de ceux de Pointe des Nègres (ANOSIM ; $R=0,399$; $p=0,001$). En enlevant ce site de l'analyse, la différenciation entre les deux types de récif est encore plus prononcée (ANOSIM ; $R=0,523$; $p=0,001$). L'analyse SIMPER montre une dissimilarité de 44% entre les deux habitats, dont la moitié est expliquée par 23 espèces (Tableau V-3). Les principales espèces caractéristiques de l'habitat bio-construit sont : *Stegastes planifrons*, *Scarus iseri*, *Hypoplectrus puella*, *Stegastes leucostictus*, *Chromis cyanea*, *Clepticus parrae*, *Haemulon chrysargyreum*, *Microspathodon chrysurus*, *Holocentrus rufus*, *Prognathodes aculeatus* et

Espèces	Type de récif		Contrib%	Cum.%
	Bio-construit	Rocheux		
<i>S. planifrons</i>	+	-	3,26	3,26
<i>S. iseri</i>	+	-	2,76	6,01
<i>A. saxatilis</i>	-	+	2,73	8,75
<i>H. puella</i>	+	-	2,42	11,16
<i>S. leucostictus</i>	+	-	2,38	13,54
<i>A. pinos</i>	-	+	2,28	15,82
<i>C. fulva</i>	-	+	2,25	18,07
<i>H. maculipinna</i>	-	+	2,24	20,31
<i>M. martinicus</i>	-	+	2,20	22,51
<i>P. maculatus</i>	-	+	2,20	24,71
<i>C. cyanea</i>	+	-	2,18	26,89
<i>L. triqueter</i>	-	+	2,14	29,03
<i>C. parrae</i>	+	-	2,10	31,14
<i>H. chrysargyreum</i>	+	-	2,05	33,19
<i>M. chrysurus</i>	+	-	2,02	35,21
<i>H. rufus</i>	+	-	2,01	37,22
<i>P. aculeatus</i>	+	-	1,96	39,19
<i>O. chrysurus</i>	-	+	1,94	41,13
<i>A. maculatus</i>	-	+	1,93	43,06
<i>L. mahogoni</i>	-	+	1,90	44,96
<i>H. flavolineatum</i>	-	-	1,90	46,85
<i>A. bahianus</i>	+	-	1,88	48,73
<i>A. coeruleus</i>	-	-	1,85	50,58

Tableau V-3. Résultats de l'analyse SIMPER différenciant les habitats, réalisée sur les données présence/absence des espèces de poissons de chaque transect. Les résultats sont présentés en indiquant la contribution relative (contrib%) des constituants par ordre d'importance jusqu'à une contribution cumulée (Cum.%) de 50%. L'affinité d'une espèce pour un type de récif est indiquée par le signe positif (+).

Acanthurus bahianus. A l'opposé, les espèces ayant une plus forte affinité pour les récifs rocheux sont : *Abudefduf saxatilis*, *Amblycirrhitus pinos*, *Cephalopholis fulva*, *Halichoeres maculipinna*, *Mulloidichthys martinicus*, *Pseudupeneus maculatus*, *Lactophrys triqueter*, *Ocyurus chrysurus*, *Aulostomus maculatus*, *Lutjanus mahogoni*, *Haemulon flavolineatum* et *Acanthurus coeruleus*.

3.4. Densités

a. Densités moyennes par sites

Les densités moyennes varient fortement entre les sites (Figure V-6). Néanmoins, le type de récif semble influencer sur ces densités (PERMANOVA ; $F=48,25$; $p=0,001$). En effet, d'une manière générale, les sites rocheux présentent des densités significativement supérieures à celles des sites bio-construits (PERMANOVA, test *a posteriori*).

b. Densités des espèces

Pour tous les sites étudiés, 85 et 95% de l'effectif total du peuplement ichtyologique est représenté par un faible nombre d'espèces (<10) (Figure V-21). Les espèces dominantes en abondance peuvent varier entre les sites (Annexe 10). Cependant, l'abondance relative de ces espèces étant significativement supérieure sur les sites rocheux par rapport à celle des sites bio-construits (ANOSIM ; $R=0,513$; $p=0,001$), leur dominance est plus prononcée sur les sites rocheux. Cette dominance s'illustre sur le graphique des courbes de dominance d'abondance cumulée par une distinction dans la disposition des courbes entre les sites rocheux et bio-construits, celles des sites rocheux étant situées dans la partie supérieure (Figure V-21).

La MDS effectuée dans le paragraphe 2.4.b de ce chapitre (Annexe 11-A) sur les abondances des espèces des sites d'étude montre une répartition des transects par site, mais également par habitat (ANOSIM ; $R=0,574$; $p=0,001$). Seuls les transects du site rocheux Pointe des Nègres ne suivent pas cet agencement et sont regroupés avec les transects des sites bio-construits. En enlevant ce site de l'analyse, la distinction entre les deux biotopes est amplifiée (ANOSIM ; $R=0,709$; $p=0,001$). La composition et l'abondance en espèces de ce site se rapprochent donc plus de celles d'un récif bio-construit que d'un récif rocheux. La distinction entre les deux types de récif s'explique à plus de 50% par 16 espèces dont la présence et l'abondance sont plus élevées pour un biotope (Tableau V-4). Ainsi, les densités

de *Stegastes planifrons*, *Chromis cyanea*, *Scarus iseri*, *Clepticus parrae* et *Myripristis jacobus* sont caractéristiques des sites bio-construits alors que celles de *Chromis multilineata*, *Abudefduf saxatilis* et *Thalassoma bifasciatum* sont typiques des sites rocheux. Ces espèces font toutes partie des espèces dominantes précédemment observées pour la façade Caraïbe (Figure V-8), à l'exception d'*Abudefduf saxatilis*.

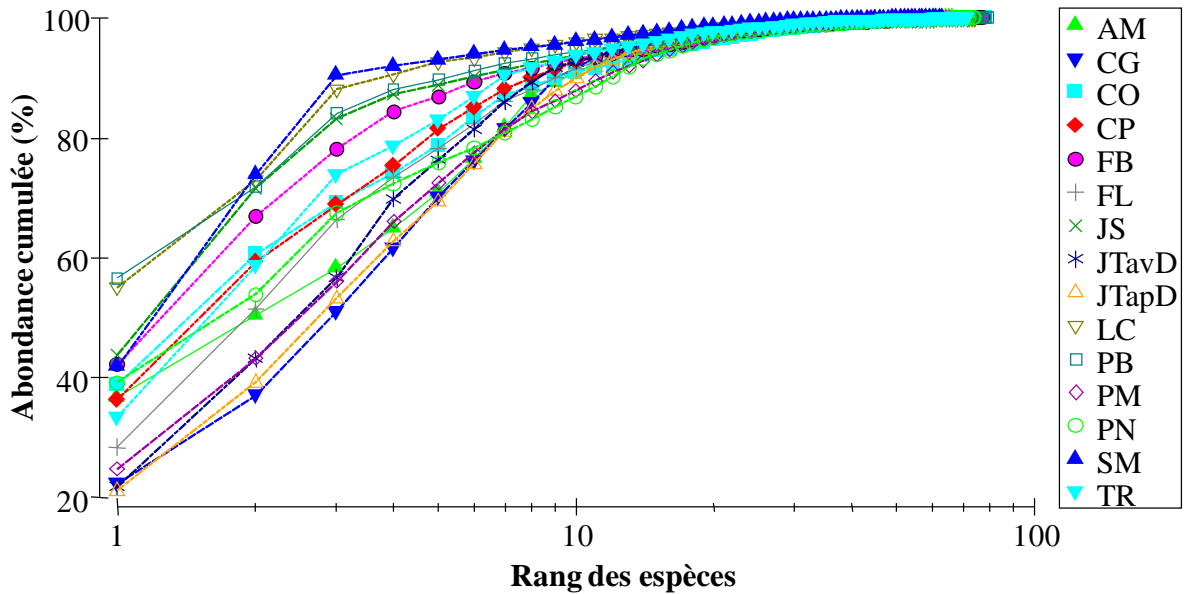


Figure V-21. Courbe de dominance d'abondance cumulée réalisée sur le peuplement ichthyologique de chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Espèces	Type de récif		Contrib%	Cum.%
	Bio-construit	Rocheux		
<i>S. planifrons</i>	+	-	5,89	5,89
<i>C. cyanea</i>	+	-	5,87	11,76
<i>S. iseri</i>	+	-	5,15	16,91
<i>C. parrae</i>	+	-	4,20	21,10
<i>M. jacobus</i>	+	-	3,33	24,44
<i>C. multilineata</i>	-	+	2,83	27,27
<i>A. saxatilis</i>	-	+	2,82	30,09
<i>T. bifasciatum</i>	-	+	2,70	32,79
<i>H. flavolineatum</i>	+	-	2,52	35,31
<i>H. chrysargyreum</i>	+	-	2,50	37,81
<i>S. taeniopterus</i>	+	-	2,48	40,29
<i>S. leucostictus</i>	+	-	2,32	42,61
<i>H. maculipinna</i>	-	+	2,12	44,73
<i>S. tigrinus</i>	-	+	2,10	46,83
<i>M. chrysurus</i>	-	+	1,94	48,78
<i>C. rostrata</i>	-	+	1,90	50,67

Tableau V-4. Résultats de l'analyse SIMPER différenciant les types de récifs, réalisée sur les données d'abondance des espèces de chaque transect. Les résultats sont présentés en indiquant la contribution relative (contrib%) des constituants par ordre d'importance jusqu'à une contribution cumulée (Cum.%) de 50%. L'affinité d'une espèce pour un type de récif est indiquée par le signe positif (+).

Quasiment toutes ces espèces caractéristiques d'un type de récif sont des espèces de petite taille (<15cm) expliquant la distribution du spectre de taille des peuplements (Figure V-22 & Figure V-23). En effet, les deux types de récif sont caractérisés par une large dominance d'individus de taille inférieure à 5 cm et particulièrement sur l'habitat rocheux avec en moyenne $87 \pm 10\%$ des individus inférieurs à cette taille. Des dissemblances sont également observées entre les types de récif pour d'autres classes de taille. Le récif rocheux comporte plus d'individus de grande taille (>30 cm) par rapport au récif bio-construit qui présente quant-à lui un plus grand nombre d'individus appartenant à la classe 5-10 cm.

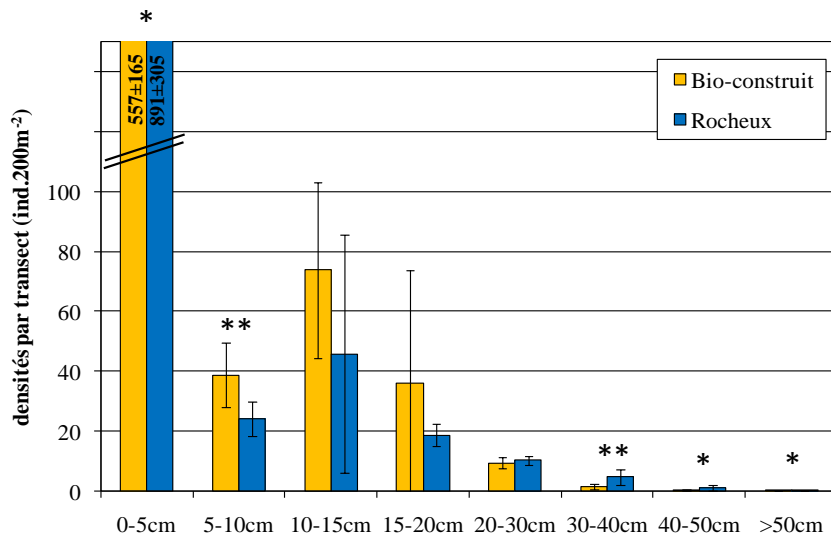


Figure V-22. Densité moyenne par transect (\pm écart-type) par classe de taille pour chaque type d'habitat. Les différences significatives entre les deux types de récif sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).

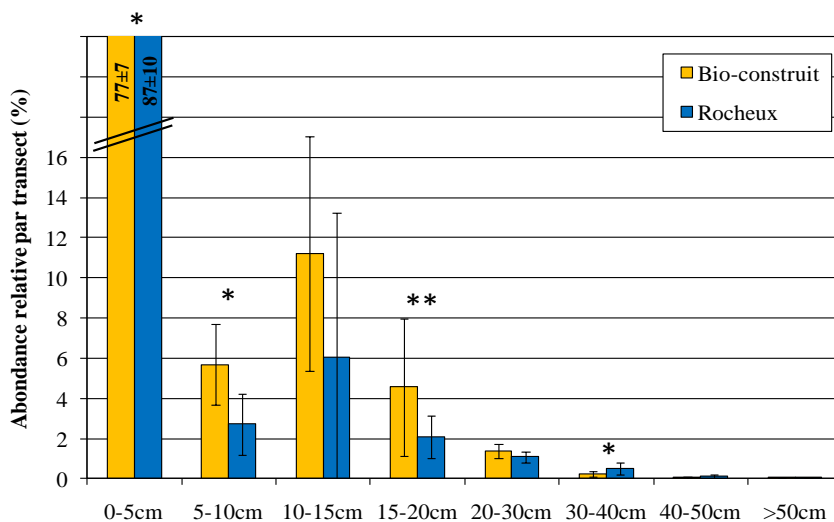


Figure V-23. Abondance relative par transect (\pm écart-type) par classe de taille pour chaque type d'habitat. Les différences significatives entre les deux types de récif sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).

3.5. Biomasses

a. Biomasses moyennes des sites

Les biomasses moyennes fluctuent entre les sites (Figure V-10) mais indépendamment du type de récif. En effet, aucune tendance significative ne se dégage des résultats suggérant l'influence d'autres paramètres plus structurants dans les fluctuations observées (PERMANOVA ; $F=3,652$; $p>0,05$).

b. Biomasses des espèces

Contrairement aux résultats des densités, le nombre d'espèces dominantes en biomasses varient fortement entre les sites (Figure V-24 & Annexe 13). Les biomasses de 10 espèces prépondérantes comptabilisent plus de 80% de la biomasse totale sur certains sites (ex : Corps de Garde) alors qu'elles représentent moins de 50% sur d'autres (ex : La Citadelle). Ces dissemblances intersites dépendent en partie du type de récif (ANOSIM ; $R=0,441$; $p=0,003$), les sites rocheux ayant généralement moins d'espèces à fortes biomasses relatives.

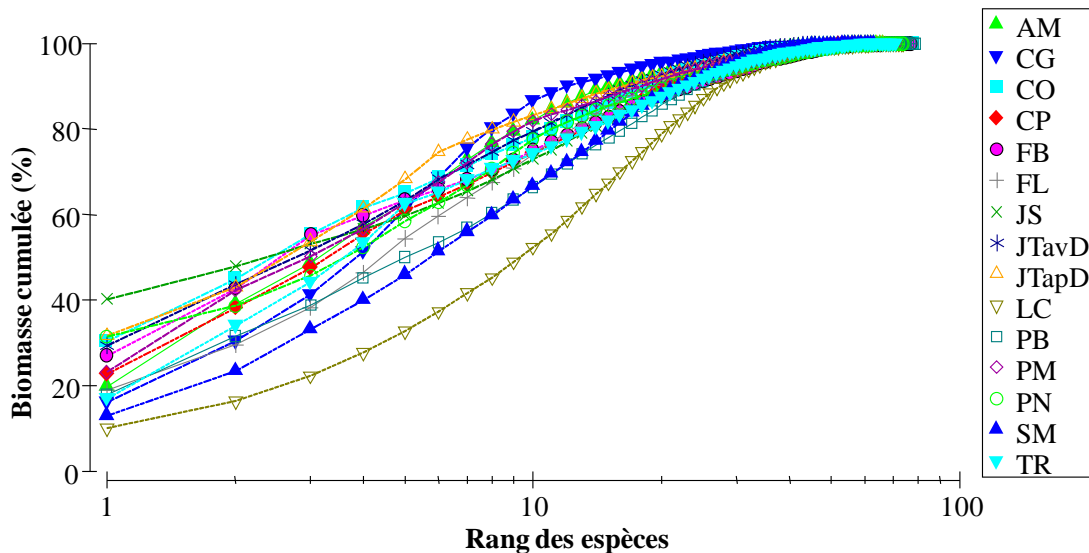


Figure V-24. Courbe de dominance de biomasses cumulées réalisée sur le peuplement ichthyologique de chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

La MDS réalisée dans le paragraphe 2.5.b de ce chapitre (Annexe 11-B) organise les transects par site, mais également par type de récif (ANOSIM ; $R=0,502$; $p=0,001$). Comme pour l'analyse avec les densités des espèces (Annexe 11-A), les transects du site rocheux

Pointe des Nègres sont regroupés avec ceux des sites bio-construits. En enlevant ce site de l'analyse, la discrimination entre les deux types de récif est augmentée (ANOSIM ; $R=0,639$; $p=0,001$). La structure en biomasse des espèces présentes sur Pointe des Nègres s'assimile donc à celle d'un récif bio-construit. La différenciation entre les types de récif repose essentiellement (à plus de 50%) sur les biomasses de 20 espèces (Tableau V-5). Parmi ces espèces, les biomasses de *Stegastes planifrons*, *Scarus iseri*, *Clepticus parrae*, *Myripristis jacobus*, *Haemulon flavolineatum*, et *Haemulon chrysargyreum* sont caractéristiques des sites bio-construits alors que celles de *Abudefduf saxatilis*, *Cephalopholis fulva*, *Mulloidichthys martinicus*, *Aulostomus maculatus*, *Ocyurus chrysurus*, *Lutjanus mahogoni*, *Acanthurus coeruleus* et *Pseudupeneus maculatus* sont typiques des sites rocheux.

Espèces	Type de récif		Contrib%	Cum.%
	Bio-construit	Rocheux		
<i>S. planifrons</i>	+	-	4,41	4,41
<i>S. iseri</i>	+	-	4,16	8,57
<i>A. saxatilis</i>	-	+	3,14	11,71
<i>C. fulva</i>	-	+	2,73	14,45
<i>C. parrae</i>	+	-	2,69	17,14
<i>M. jacobus</i>	+	-	2,48	19,62
<i>M. martinicus</i>	-	+	2,47	22,09
<i>H. flavolineatum</i>	+	-	2,44	24,53
<i>H. chrysargyreum</i>	+	-	2,41	26,94
<i>A. maculatus</i>	-	+	2,35	29,28
<i>O. chrysurus</i>	-	+	2,29	31,57
<i>L. mahogoni</i>	-	+	2,26	33,82
<i>A. coeruleus</i>	-	+	2,22	36,04
<i>P. maculatus</i>	-	+	2,20	38,24
<i>M. chrysurus</i>	+	-	2,16	40,40
<i>S. viride</i>	+	-	2,13	42,53
<i>S. taeniopterus</i>	-	+	2,06	44,59
<i>A. bahianus</i>	-	+	2,06	46,65
<i>C. cruentata</i>	+	-	2,06	48,71
<i>S. intermedius</i>	+	-	1,87	50,58

Tableau V-5. Résultats de l'analyse SIMPER réalisée sur les données des biomasses des espèces de chaque transect, différenciant les habitats. Les résultats sont présentés en indiquant la contribution relative (contrib%) des constituants par ordre d'importance jusqu'à une contribution cumulée (Cum.%) de 50%. L'affinité d'une espèce pour un type de récif est indiquée par le signe positif (+).

La distribution des biomasses moyennes et relatives par classe de taille montre quelques différences en fonction du type de récif (Figure V-25 & Figure V-26). Les principales espèces caractéristiques de l'habitat bio-construit de part leur biomasse sont des espèces de petites et moyennes tailles excédant rarement 20 cm. Ces espèces participent probablement à l'explication des résultats obtenus quant-aux biomasses relatives des classes 5-10 cm et 15-20 cm significativement supérieures sur cet habitat par rapport à celles de l'habitat rocheux. La classe 30-40 cm de ce dernier est en revanche supérieure à celle des

récifs bio-construits, vraisemblablement en relation avec les plus fortes densités en espèces de grandes tailles recensées sur cet habitat (Figure V-22).

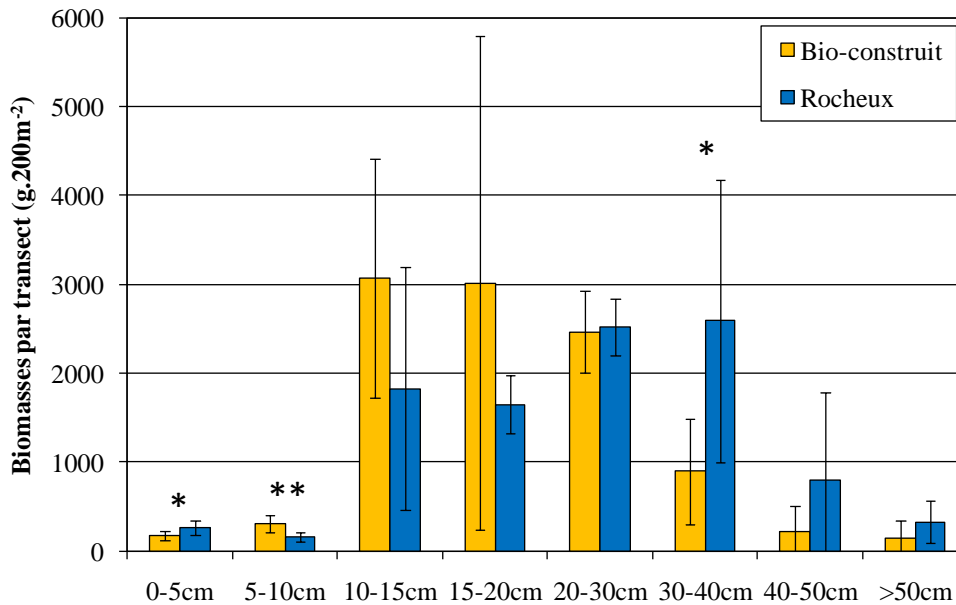


Figure V-25. Biomasse moyenne par transect (\pm écart-type) par classe de taille pour chaque type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).

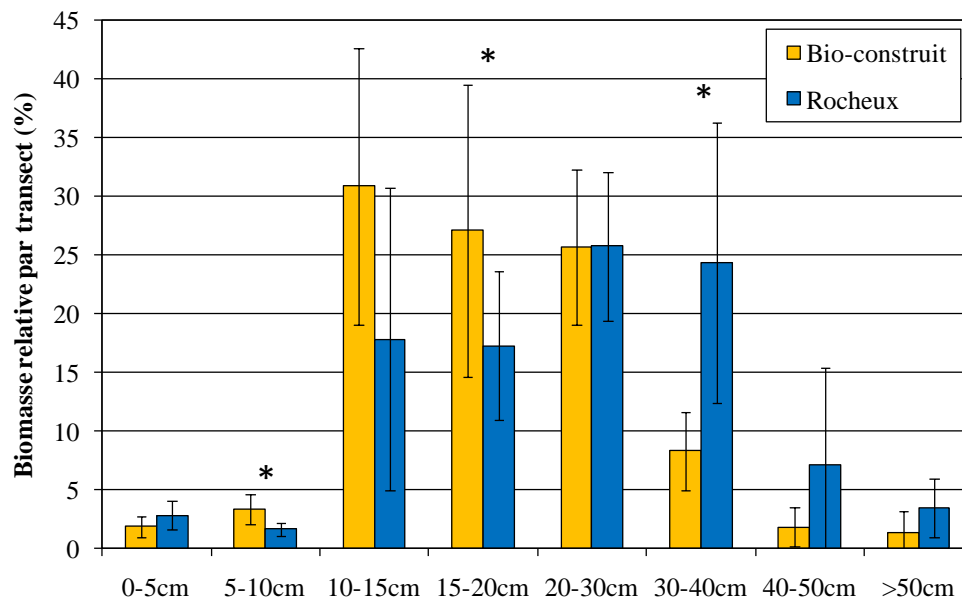


Figure V-26. Biomasse relative par transect (\pm écart-type) par classe de taille pour chaque type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).

3.6. Croisement densités/biomasses : Courbe k-dominance.

Les courbes k-dominance présentent sur un même graphique l'abondance cumulative relative par rapport au rang de l'espèce (Warwick 1986). Cette méthode peut également être utilisée sur des données de biomasses des espèces. L'analyse conjointe des densités et des biomasses par cette méthode simple et rapide facilite l'interprétation et la comparaison des peuplements des différents sites ou habitats.

D'une manière générale, les tracés des courbes « densités » et « biomasses » des sites rocheux sont plus distincts que ceux des sites bio-construits (Annexe 18), se vérifiant par une valeur absolue de W plus élevée (coefficient se rapportant au degré de superposition des deux courbes). Seul le site Pointe des Nègres se distingue des autres sites rocheux par son faible W ($-0,088$), indiquant une structure du peuplement plus proche de celle des sites bio-construits. Les résultats présentés dans les paragraphes précédents ont déjà montré des similitudes de ce site avec les sites bio-construits dans l'étude des densités et biomasses. L'analyse des courbes k-dominance vient donc corroborer les résultats antérieurs sur la différence de structure ichtyologique des densités et biomasses entre les deux types de récif, mais confirme également le fait que le site Pointe des Nègres a plutôt un peuplement de type bio-construit malgré une structure benthique rocheuse.

3.7. Diversité et régularité

a. Sur les données d'abondance

Les indices de diversité et de régularité calculés sur les abondances des espèces (Tableau V-1) montrent une différence de structure du peuplement entre les deux types de récif (test de Mann-Whitney ; $p < 0,001$). En effet, à l'exception du site Pointe des Nègres, les sites rocheux présentent les indices les plus faibles et les sites bio-construits les plus élevés ($H' > 2$; $J' > 0,48$). La répartition des densités entre les espèces est par conséquent plus homogène sur les récifs bio-construits que sur les récifs rocheux. Les faibles valeurs d'indices obtenues pour ces derniers, associées à leur forte richesse spécifique, suggèrent qu'un nombre réduit d'espèces dominant largement les effectifs du peuplement.

b. Sur les données de biomasses

Les indices établis à partir des données de biomasses des espèces sont relativement variables en fonction des sites (Tableau V-1). Les indices de diversité des sites bio-construits

s'échelonnent entre 2,62 et 3,00 et ceux des sites rocheux entre 2,70 et 3,49. Les indices de régularité fluctuent entre 0,62 et 0,71 pour le récif bio-construit et entre 0,62 et 0,81 pour le récif rocheux. Aucune différence entre les deux types de récif n'a pu être déterminée (Test de Mann-Whitney ; $p > 0,05$). Ces variations intersites indiquent donc une hétérogénéité dans la distribution des biomasses sur la côte caraïbe, indépendante du type de récif.

3.8. Descripteurs trophiques

a. Richesse spécifique des catégories trophiques

La répartition par groupes trophiques du nombre moyen d'espèces rencontrées par transect sur les différents sites met en évidence des dissemblances dans la structure des peuplements entre les deux types de récif (Figure V-27). Les sites bio-construits sont mieux représentés en planctonophages et en herbivores que les sites rocheux avec respectivement $4,5 \pm 0,3$ espèces (contre $3,8 \pm 0,5$ espèces) et $8,4 \pm 0,5$ espèces (contre $7,2 \pm 1,1$ espèces). La différence observée chez les herbivores provient des herbivores territoriaux, plus diversifiés sur les récifs bio-construits ($3,1 \pm 0,7$ espèces contre $1,9 \pm 0,6$ espèces). Le récif rocheux est en revanche caractérisé par d'avantage d'espèces omnivores et piscivores avec respectivement $1,5 \pm 0,6$ et $1,7 \pm 0,3$ espèces contre $0,7 \pm 0,3$ et $1,2 \pm 0,3$ espèces pour le récif bio-construit.

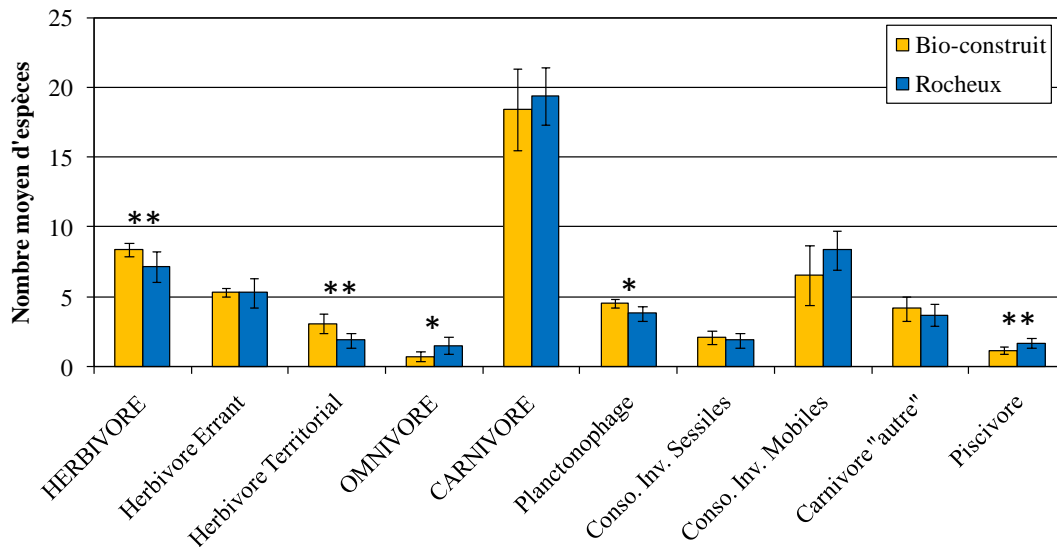


Figure V-27. Nombre moyen d'espèces (\pm écart-type) appartenant à chaque catégorie trophique par type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif pour une catégorie trophique sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).

Les proportions relatives en nombre d'espèces des différentes catégories trophiques montrent globalement les mêmes tendances (Figure V-28). Les mêmes groupes trophiques que précédemment se distinguent en fonction du type de récif, auxquels vient s'ajouter le groupe des consommateurs d'invertébrés mobiles dont la proportion moyenne d'espèces est plus élevée sur les sites rocheux ($30\pm 3\%$ contre $23\pm 5\%$). Ces sites possèdent également une prédominance d'espèces omnivores et piscivores en pourcentage relatif, comparé aux sites bio-construits (respectivement $5\pm 2\%$ et $6\pm 1\%$ contre $3\pm 1\%$ et $4\pm 1\%$). Les espèces herbivores occupent en revanche une plus grande proportion des espèces du peuplement sur les sites bio-construits ($31\pm 4\%$ contre $26\pm 4\%$), grâce à la supériorité du nombre relatif d'espèces herbivores territoriales sur ces sites ($11\pm 3\%$ contre $7\pm 2\%$).

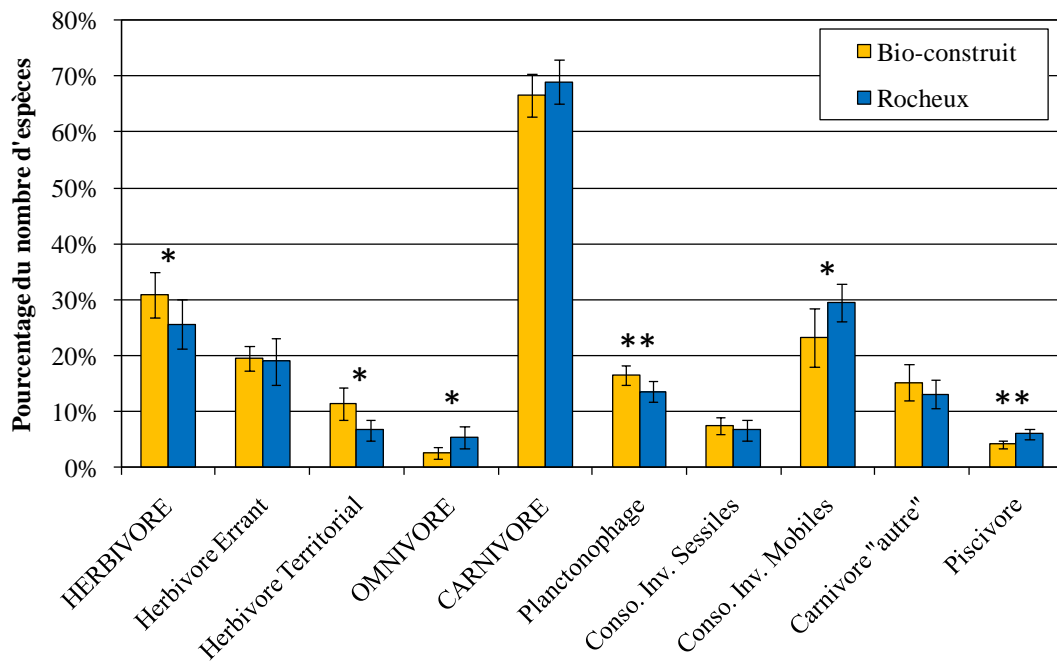


Figure V-28. Pourcentage moyen du nombre d'espèces (\pm écart-type) appartenant à chaque catégorie trophique par type d'habitat. Les différences significatives entre les deux types de récif pour une catégorie trophique sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).

b. Densités des catégories trophiques

La comparaison de la constitution trophique en densités des deux types de récif montre des différences dans leur structure ichtyologique (Figure V-29). Tout d'abord, les densités moyennes d'herbivores sont très supérieures sur les récifs rocheux avec $484,8 \pm 199,7$ ind. $200m^{-2}$ par rapport aux $290,9 \pm 54,8$ ind. $200m^{-2}$ des récifs bio-construits (Mann-Whitney ; $U=9,0$; $p=0,036$). Les herbivores territoriaux constituant plus de 80% des effectifs

d'herbivores, ce groupe trophique influence le compartiment herbivore tout entier (Mann-Whitney ; $U=7,0$; $p=0,018$). La forte différence entre les deux types de récif concernant les densités d'herbivores territoriaux se répercute donc sur les densités totales d'herbivores. Les sites rocheux présentent également des densités d'omnivores et de piscivores significativement plus élevées que celles des sites bio-construits (Mann-Whitney ; respectivement $U= 6,0$; $p=0,012$ et $U=2,0$; $p=0,002$).

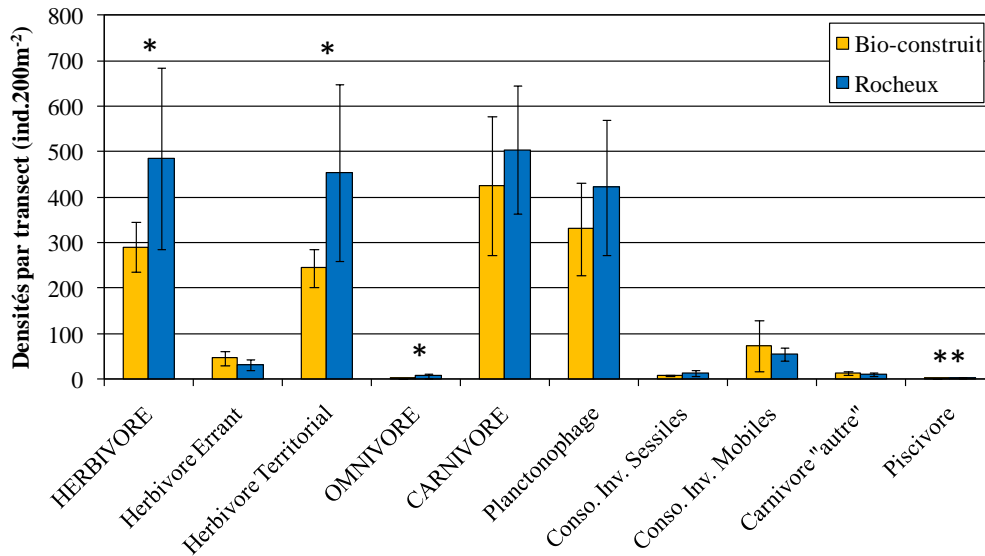


Figure V-29. Densité moyenne par transect (\pm écart-type) pour chaque catégorie trophique par type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif pour une catégorie trophique sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p<0,05$ et **pour $p<0,01$).

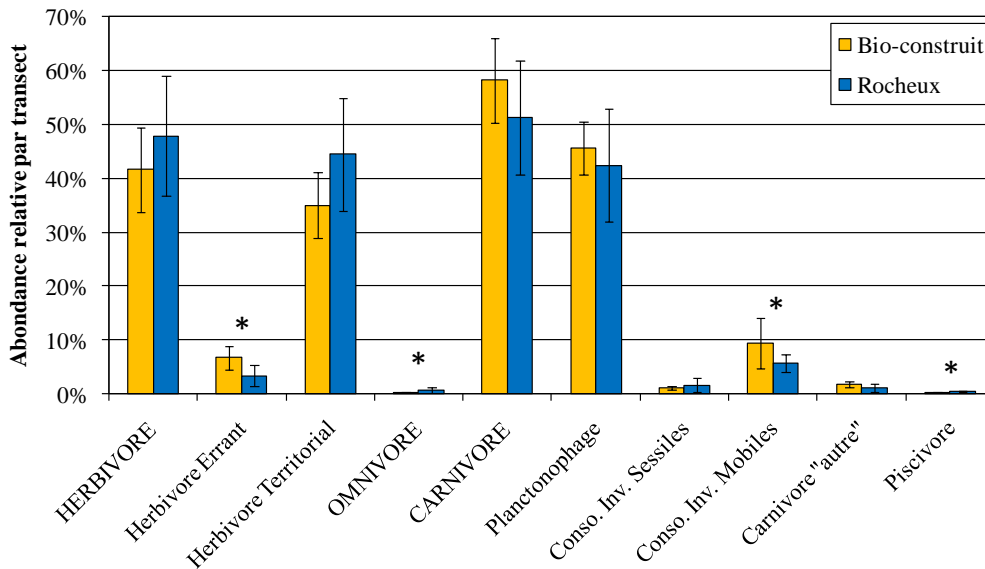


Figure V-30. Abondance relative moyenne par transect (\pm écart-type) pour chaque catégorie trophique par type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif pour une catégorie trophique sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p<0,05$ et **pour $p<0,01$).

Les proportions des densités des différents régimes alimentaires (en %) montrent une supériorité numérique significative des herbivores errants et des consommateurs d'invertébrés mobiles sur les récifs bio-construits, et des omnivores et des piscivores sur les récifs rocheux (Figure V-30). Les deux catégories trophiques majoritaires, les herbivores territoriaux et les planctonophages, représentent plus de 80% des individus du peuplement pour les deux types de récif.

c. Biomasses des catégories trophiques

L'analyse de la répartition des biomasses dans les diverses catégories trophiques du peuplement ichthyologique met en évidence des différences entre les deux types de récif (Figure V-31). Avec $4\,329 \pm 1\,550 \text{ g} \cdot 200\text{m}^{-2}$, les sites bio-construits présentent des biomasses moyennes d'herbivores près de deux fois supérieures à celles des sites rocheux ($2\,316 \pm 809 \text{ g} \cdot 200\text{m}^{-2}$; test de Mann-Whitney ; $U=47,0$; $p=0,018$). Les biomasses en herbivores errants n'étant pas significativement distinctes entre les deux types d'habitat, la variabilité des biomasses en herbivores territoriaux (test de Mann-Whitney ; $U=48,0$; $p=0,012$) est à l'origine des différences de biomasse constatées au sein du compartiment herbivore.

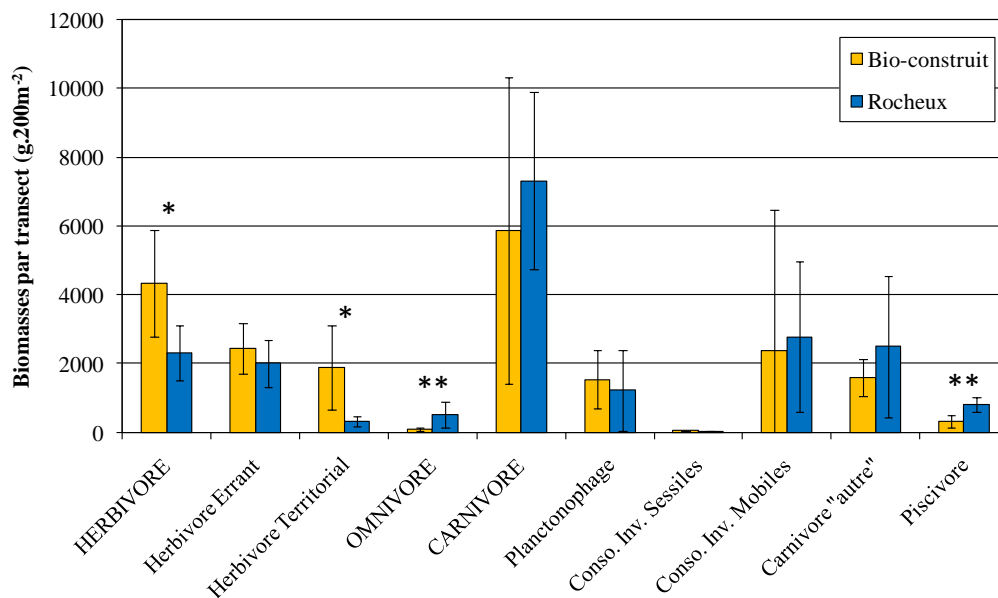


Figure V-31. Biomasse moyenne par transect (\pm écart-type) pour chaque catégorie trophique par type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif pour une catégorie trophique sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).

Les pourcentages des biomasses des catégories trophiques montrent une supériorité significative des herbivores sur les récifs bio-construits, et des omnivores et carnivores sur les

récifs rocheux (Figure V-32). Les biomasses des herbivores et des carnivores sont pratiquement équivalentes sur les sites bio-construits (respectivement $46,2 \pm 16,1\%$ et $52,9 \pm 12,2\%$) alors que la biomasse des carnivores domine très largement celles des autres catégories sur les sites rocheux ($70,2 \pm 13,2\%$). Cette différence de structure trophique entre les deux types de récif provient des fortes proportions en herbivores territoriaux sur les sites bio-construits ($18,8 \pm 11,4\%$ contre $3,2 \pm 1,7\%$) et des fortes proportions en piscivores sur les sites rocheux ($8,0 \pm 1,9\%$ contre $3,2 \pm 1,6\%$). Malgré leur faible représentativité au sein du peuplement, les omnivores contribuent aux dissemblances constatées mais dans une moindre mesure, avec une proportion plus importante sur les récifs rocheux ($5,1 \pm 3,9\%$ contre $1,0 \pm 0,8\%$).

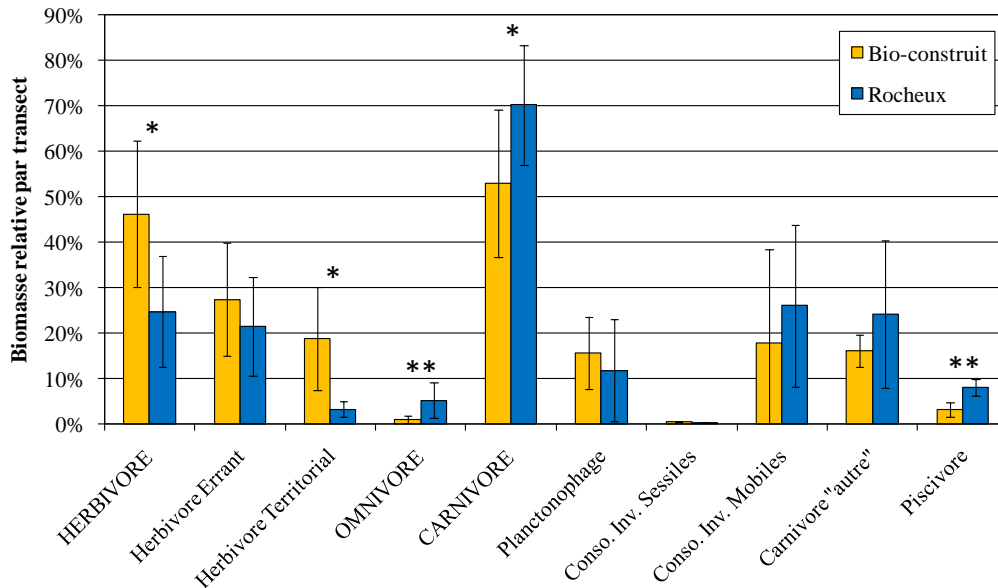


Figure V-32. Biomasse relative moyenne par transect (\pm écart-type) pour chaque catégorie trophique par type de récif. Les différences significatives entre les deux types de récif pour une catégorie trophique sont notées (test de Mann-Whitney ; * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$).

L'étude comparative de la structure trophique entre les deux types de récif a révélé des différences de structure du peuplement ichthyologique. Qu'il s'agisse de la constitution en espèces, en densités ou en biomasses, les résultats aboutissent aux mêmes conclusions, à savoir que les omnivores et les piscivores ont une place plus importante dans la structure et la composition du peuplement ichthyologique des récifs rocheux que dans celle des récifs bio-construits. Le compartiment herbivore est également un compartiment majeur au sein du peuplement ; dans sa composition spécifique et sa biomasse pour les récifs bio-construits, et dans sa densité pour les récifs rocheux. Malgré leurs fortes densités en herbivores, les sites rocheux possèdent des biomasses plus faibles que celles des sites bio-construits ; différence

s'expliquant probablement par la présence d'individus herbivores plus grands sur les sites bio-construits.

3.9. Combinaison des différents descripteurs (MDS)

La réalisation d'une MDS à partir des différents descripteurs détaillés auparavant (Figure V-33) permet de discriminer de manière significative les sites échantillonnés en fonction des deux types de récif (ANOSIM ; $R=0,537$; $p=0,001$). Deux sites se distinguent néanmoins des autres et semblent présenter une structure ichthyologique différente de celle attendue. En effet, Pointe des Nègres est un habitat rocheux qui est classé à proximité de ceux bio-construits, suggérant un peuplement ichthyologique proche de celui des récifs bio-construits. Par ailleurs, au sein du groupement des sites bio-construits, Caye d'Olbian est à l'écart des autres, signifiant la présence de certaines spécificités dans sa structure de peuplement. En enlevant ces deux sites de l'analyse, la discrimination entre les peuplements

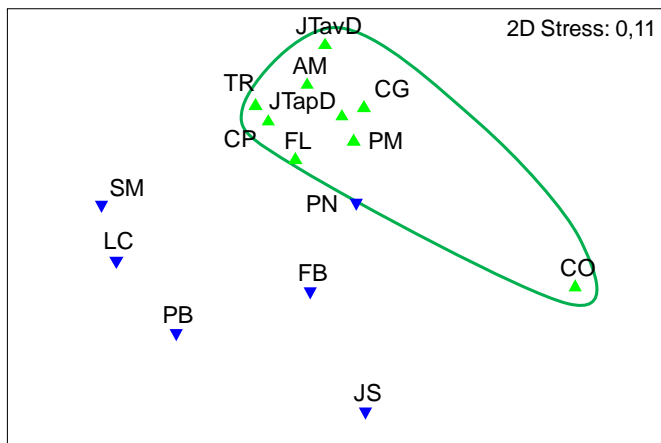


Figure V-33. MDS réalisée à partir des données des descripteurs ichthyologiques synthétiques centrés-réduits. Les sites rocheux figurent en bleu et les sites bio-construits en vert. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Descripteurs	Type de récif		Contrib%	Cum.%
	Bio-construit	Rocheux		
J' (densités)	+	-	5,35	5,35
H' (densités)	+	-	5,35	10,70
%b RH	+	-	5,08	15,78
%b O	-	+	4,91	20,69
Densité moyenne	-	+	4,86	25,55
%d O	-	+	4,84	30,39
%b Pi	-	+	4,82	35,21
%d Pi	-	+	4,49	39,70
%b TH	+	-	4,40	44,10
%b Mi	-	+	4,15	48,24
%d Mi	+	-	4,13	52,37

Tableau V-6. Résultats de l'analyse SIMPER différenciant les habitats, réalisée sur les descripteurs synthétiques de chaque transect. Les résultats sont présentés en indiquant la contribution relative (contrib%) des constituants par ordre d'importance jusqu'à une contribution cumulée (Cum.%) de 50%. L'affinité d'un descripteur pour un type de récif est indiquée par le signe positif (+). Les sigles %d et %b précédant les abréviations des groupes trophiques correspondent respectivement aux densités et biomasses relatives des groupes considérés. Les abréviations des groupes trophiques sont définies dans l'Annexe 1.

des deux types de récif s'accroît (ANOSIM ; $R=0,858$; $p=0,001$). Onze descripteurs participent à plus de 50% dans l'ordination des sites (Tableau V-6). Les indices de « diversité » et « régularité » des données « densités » ainsi que les « biomasses relatives d'herbivores errants » sont les trois descripteurs les plus influents dans la discrimination, dont les fortes valeurs sont caractéristiques des récifs bio-construits. Les descripteurs « densités moyennes », « abondances » et « biomasses » relatives en « omnivores » et en « piscivores », caractérisent les récifs rocheux, indiquant que cet habitat est plus propice aux omnivores et piscivores et aux densités élevées.

La dernière analyse permet donc de mettre en évidence de manière synthétique tous les principaux descripteurs ichthyologiques permettant de distinguer les structures des peuplements des deux types de récif.

Dans cette partie, l'analyse des peuplements de poissons des différents sites d'étude a révélé une différence dans la structure ichthyologique des deux types de récif caraïbes de la Martinique. Malgré des richesses spécifiques équivalentes, les récifs rocheux présentent une plus grande richesse totale à l'échelle des sites. Leur diversité et régularité (en termes de densité) sont moins homogènes que celles des récifs bio-construits, reflet de la forte dominance d'une ou plusieurs espèces. Trois espèces relativement rares (faibles occurrences), *Sparisoma rubripinne*, *Holocentrus adsensionis* et *Pomacanthus paru*, semblent plutôt inféodées à l'habitat rocheux. Par ailleurs, l'étude approfondie de la structure en espèces du peuplement a permis de mettre en évidence de manière indirecte des espèces caractéristiques de chaque type de récif (par leur présence, densité et/ou biomasse). Ainsi, quatre espèces apparaissent caractéristiques des récifs bio-construits (*Stegastes planifrons*, *Scarus iseri*, *Clepticus parrae* et *Haemulon chrysargyreum*) et une espèce pour les récifs rocheux (*Abudefduf saxatilis*). Dans une moindre mesure (caractéristique par 2 des 3 descripteurs), 4 espèces complémentaires participent à la différenciation des récifs bio-construits (*Stegastes leucostictus*, *Myripristis jacobus*, *Haemulon flavolineatum* et *Microspathodon chrysurus*) et 8 espèces des récifs rocheux (*Cephalopholis fulva*, *Halichoeres maculipinna*, *Pseudupeneus maculatus*, *Ocyurus chrysurus*, *Aulostomus maculatus*, *Lutjanus mahogoni*, *Mulloidichthys martinicus* et *Acanthurus coeruleus*). De ces dissemblances d'assemblage d'espèces en découlent des différences dans les structures trophiques dont les majeures sont : une plus forte proportion des herbivores en termes de biomasse sur les sites bio-construits, et des proportions en omnivores et piscivores plus élevées en termes de densité et biomasse sur les sites rocheux. Des spécificités ont également été constatées dans la distribution des classes de

tailles en relation avec le type de récif. En effet, bien que les individus de petites tailles (<5 cm) prédominent largement le peuplement sur l'ensemble du littoral, cette caractéristique est encore plus prononcée sur les récifs rocheux.

Toutes les relations entre l'habitat et la structure du peuplement de poisson associé établies dans ce chapitre étant basées sur des analyses indirectes, le prochain chapitre est dédié à l'analyse directe de ces relations grâce à l'utilisation d'analyses canoniques de redondance.

Chapitre VI. Analyses canoniques associant le substrat et le peuplement ichthyologique



Malgré la présence de nombreuses espèces récifales ubiquistes en Martinique, les parties précédentes ont montré de manière indirecte que la structure des peuplements ichthyologique semblait influencée par le type de récif. L'étude des descripteurs ichthyologiques a permis d'identifier des caractéristiques de composition et de structure propre à chaque type d'habitat. L'objectif de cette partie est de mettre en relation les descripteurs benthiques et ichthyologiques à l'aide d'analyses directes afin de confirmer et d'étayer les résultats obtenus auparavant pour appréhender au mieux les liens entre les deux compartiments. Une succession d'analyses canoniques de redondance (ACR), méthode dont les axes d'ordination sont contraints par les variables benthiques sélectionnées, a été réalisée à différents niveaux d'organisation des peuplements (présence, densités, biomasses, classes de taille).

1. Relations entre le peuplement de poissons et le type de récif

1.1. Mise en relation des descripteurs ichthyologiques synthétiques et de l'habitat

La mise en relation de l'habitat avec les descripteurs ichthyologiques synthétiques a été réalisée à l'aide d'une analyse canonique de redondance. Les variables benthiques considérées sont celles arrêtées lors de l'étude préalable sur l'habitat, c'est-à-dire les pourcentages de recouvrement en corail, turf, algues calcaires encroûtantes, éponges, macroalgues, débris coralliens et sable (Chapitre IV). Les descripteurs ichthyologiques synthétiques retenus pour l'analyse sont les suivants : la richesse spécifique, les densités totales, les biomasses totales, H' et J' des densités et des biomasses et les proportions (%) en espèces, densités et biomasses de chaque groupe trophique. L'analyse a été effectuée sur l'ensemble des transects mais la représentation graphique a été simplifiée en ne laissant que le barycentre de chaque site d'échantillonnage.

L'ordination montre que la variabilité expliquée par les deux premiers axes est de 13,3% (Tableau VI-1) et que la variabilité descripteurs synthétiques-variables benthiques est expliquée à 75,6%. Toutes les variables environnementales expliquent significativement la variabilité observée dans l'analyse (Figure VI-1).

Le test de permutations de Monte Carlo (999 permutations) indique que la variabilité expliquée par les axes canoniques est hautement significative ($F=9,871$; $p=0,001$). Selon la même méthode, le premier axe canonique est fortement significatif ($F=36,101$; $p=0,001$) et explique à lui seul 57,0% de la variance de la relation entre le peuplement ichthyologique et les variables benthiques. Cet axe est positivement corrélé avec les couvertures en éponges et macroalgues, et négativement corrélé avec les couvertures en corail, turf et débris. Le

deuxième axe exprime 18,6% de variance de la corrélation entre le peuplement ichthyologique et les variables benthiques. Cet axe est positivement corrélé avec le pourcentage de recouvrement en macroalgues et négativement avec celui en corail, turf, algues calcaires encroûtantes et débris.

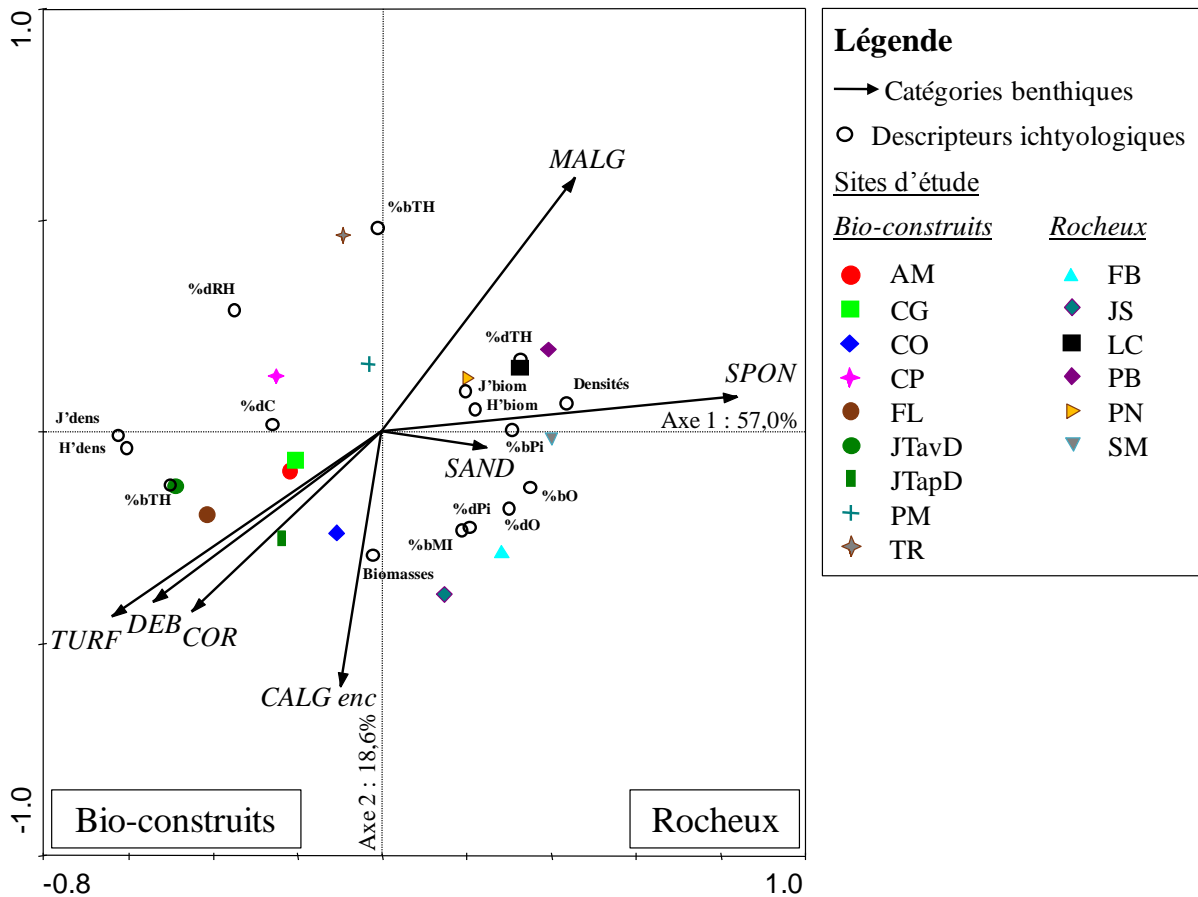


Figure VI-1. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et les descripteurs ichthyologiques synthétiques en fonction des principales catégories benthiques. Seuls les descripteurs dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichés. Les sigles %d et %b précédant les abréviations des groupes trophiques correspondent respectivement aux densités et biomasses relatives des groupes considérés. Les abréviations des groupes trophiques sont définies dans l'Annexe 1. La mention « dens » ou « biom » suit les indices de diversité H' et de régularité J' pour spécifier la nature des données sur lesquelles ont été calculées les indices ; « dens » pour densité et « biom » pour biomasse. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Comme l'ACP réalisée précédemment sur les variables benthiques (chapitre IV – Figure IV-2), l'ordination a organisé les transects par type de récif (Figure VI-1). Cette ACR différencie le type de récif selon l'axe 1, en conformité avec les variables benthiques explicatives de cet axe. Ainsi les relevés des transects bio-construits et rocheux sont répartis respectivement à gauche et à droite du graphique. La répartition des descripteurs ichthyologiques montre leur affinité pour certaines variables benthiques et donc pour un type d'habitat. Par conséquent, les valeurs élevées (1) d'indices de diversité et régularité sur les

densités, (2) d'abondances relatives en herbivores errants et (3) des biomasses relatives en herbivores territoriaux sont caractéristiques des peuplements ichthyologiques des récifs bio-construits (à gauche). En revanche, les fortes (1) densités moyennes et abondances relatives en herbivores territoriaux, omnivores et piscivores, ainsi que (2) les biomasses relatives élevées en piscivores, omnivores et consommateurs d'invertébrés mobiles sont caractéristiques des peuplements de poissons des récifs rocheux. Tous ces résultats sont finalement en adéquation avec ceux obtenus auparavant et démontrent que la composition benthique est un facteur explicatif de la structure des peuplements ichthyologiques en Martinique.

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
Valeurs propres	0.100	0.033	0.020	0.013
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.687	0.547	0.496	0.407
Pourcentage cumulatif de variance des catégories benthiques	10.0	13.3	15.3	16.6
Pourcentage cumulatif de la relation espèces-variables abiotiques	57.0	75.6	87.1	94.5
Corrélation Axe - Variable				
CALG enc	-0.0675	-0.3296	0.0691	0.0758
COR	-0.3083	-0.2320	-0.3388	0.0532
DEB	-0.3717	-0.2196	0.1534	-0.1259
MALG	0.3136	0.3277	0.0093	-0.2394
SAND	0.1712	-0.0198	0.3118	-0.0316
SPON	0.5778	0.0462	0.1724	0.1362
TURF	-0.4383	-0.2382	-0.1131	0.0990
Tests de Monte Carlo (999 permutations)				
Signification du premier axe canonique	F	P-value		
Signification de tous les axes canoniques	36.101	0.001		
	9.871	0.001		

Tableau VI-1. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les descripteurs ichthyologiques de l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude.

1.2. Mise en relation des données présence/absence des espèces de poissons de l'habitat

L'analyse canonique de redondance croisant les données benthiques et les données présence/absence des espèces de poissons recensées pendant l'étude décrit 67.9% de la variabilité « présence-absence des espèces - variables benthiques » (Tableau VI-2). Les 7

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
Valeurs propres	0.050	0.024	0.016	0.008
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.722	0.732	0.557	0.515
Pourcentage cumulé de variance des catégories benthiques	5.0	7.4	8.9	9.7
Pourcentage cumulé de la relation espèces-variables abiotiques	46.0	67.9	82.4	89.6
Corrélation Axe - Variable				
CALG enc	-0.0526	-0.3553	0.1494	0.2743
COR	-0.3944	-0.5100	-0.1919	-0.0704
DEB	-0.3757	-0.1116	0.2328	-0.0770
MALG	0.3923	0.4820	-0.1646	-0.1337
SAND	0.1674	0.2020	0.3999	-0.1696
SPON	0.5967	0.0411	0.1545	0.0879
TURF	-0.4717	-0.2748	-0.0429	-0.0093
Tests de Monte Carlo (999 permutations)				
Signification du premier axe canonique	17.018	0.001		
Signification de tous les axes canoniques	5.635	0.001		

Tableau VI-2. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les données présence/absence des espèces de poissons recensées sur l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude.

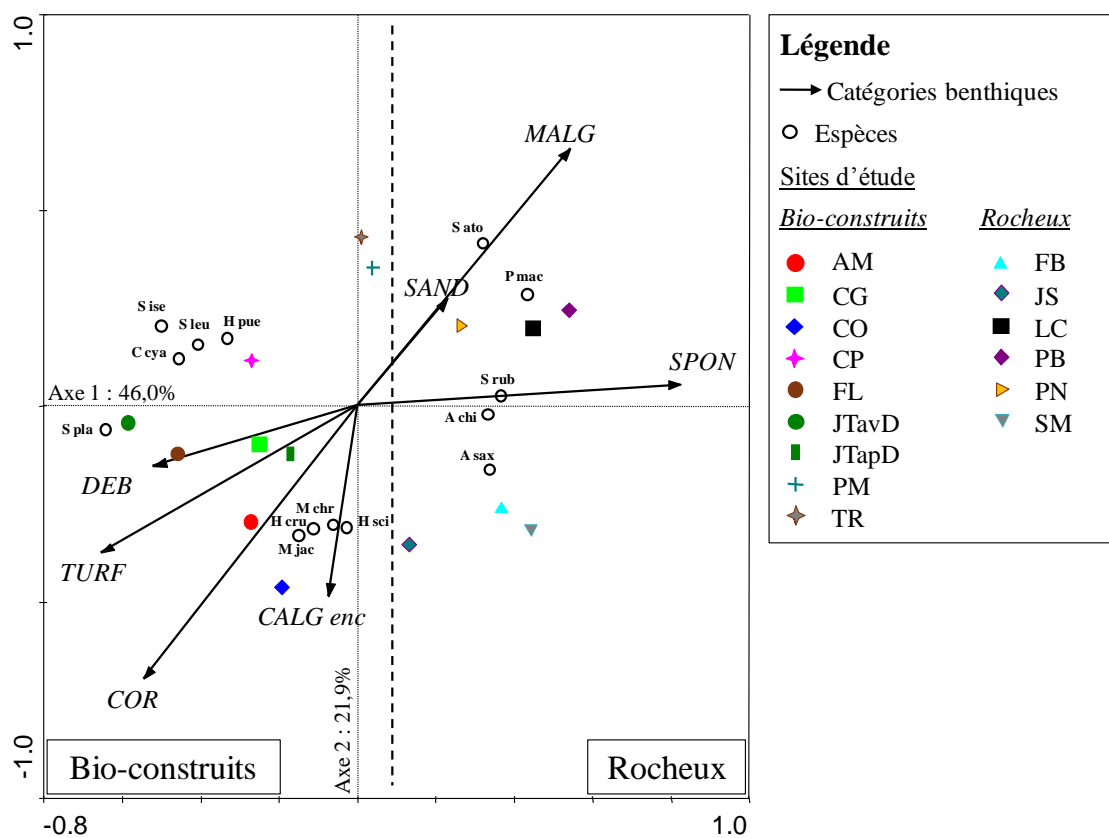


Figure VI-2. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'étude et la présence des espèces de poissons en fonction des principales catégories benthiques. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichées. Les noms complets des espèces sont donnés dans l'Annexe 1 ceux des sites dans la Figure II-1.

variables benthiques prises en compte expliquent significativement la variabilité observée dans l'analyse (Figure VI-2). Les axes canoniques interviennent fortement dans la significativité de la variabilité constatée ($F=5,635$; $p=0,001$), notamment le premier axe ($F=17,018$; $p=0,001$) qui participe à 46,0% dans son explication. L'axe 1 de l'ACR est associé au type de récif (Figure VI-2). Les sites situés à droite du graphique représentent les stations rocheuses caractérisées par de fortes couvertures en éponges. Les sites bio-construits sont situés à l'opposé, partie de l'ordination correspondant aux valeurs élevées en turf, en corail et en débris. La distribution des espèces de poissons par rapport aux sites et aux variables benthiques est également illustrée sur la Figure VI-2. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% ont été affichées (14 espèces). Ainsi, 5 espèces semblent mieux représentées sur les récifs rocheux : *Pseudupeneus maculatus*, *Sparisoma rubripinne*, *Acanthurus chirurgus*, *Abudefduf saxatilis* et *Sparisoma atomarium*. De l'autre côté, 5 espèces semblent plus représentatives des récifs bio-construits : *Stegastes planifrons*, *Chromis cyanea*, *Stegastes leucostictus*, *Scarus iseri* et *Hypoplectrus puella*. Ces résultats concordent avec ceux obtenus dans le paragraphe 3.3 du chapitre V pour l'habitat bio-construit, mais diffèrent légèrement pour l'habitat rocheux. En effet, seulement 2 espèces sur les 5 espèces figurent dans la liste précédemment établie des espèces caractéristiques de cet habitat. Cette différence peut éventuellement provenir de l'influence du site Pointe des Nègres, considéré comme rocheux mais montrant jusqu'à présent un peuplement ichthyologique plus proche de celui des récifs bio-construits.

1.3. Mise en relation des densités des espèces de poissons et de l'habitat

De la même manière que précédemment, les données « densités espèces » ont été mises en relation avec les variables benthiques à l'aide d'une ACR (Figure VI-3). Les deux premières valeurs propres de l'analyse expliquent 80,7% de l'inertie totale de la relation « densités des espèces - variables benthiques » (Tableau VI-3). Tous les axes canoniques expliquent significativement la variabilité observée ($F=11,897$; $p=0,001$) avec une forte contribution significative pour l'axe 1 ($F=48,765$; $p=0,001$). Les descripteurs de l'habitat (intervenant tous de manière significative dans l'explication de l'inertie totale – « Forward selection ») se répartissent dans l'ordination selon le même arrangement que dans l'analyse précédente ; les sites se distribuant de part et d'autre de l'axe 2, reflétant leur appartenance à un type de récif (Figure VI-3). Parallèlement, la visualisation des espèces permet d'identifier celles ayant le plus d'affinité pour un type de récif (uniquement les espèces dont l'ajustement

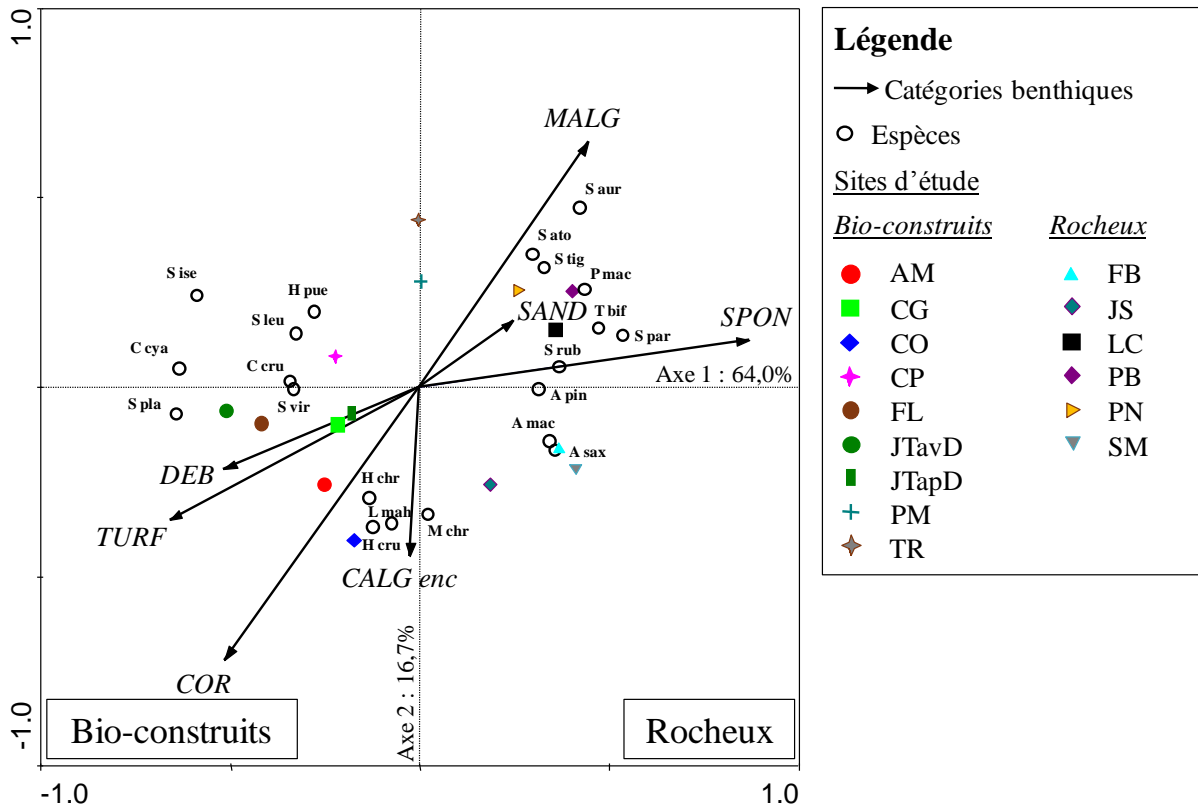


Figure VI-3. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et les densités des espèces de poissons en fonction des principales catégories benthiques. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichées. Les noms complets des espèces sont donnés dans l'Annexe 1 et ceux des sites dans la Figure II-1.

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
Valeurs propres	0.131	0.034	0.019	0.008
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.757	0.678	0.544	0.429
Pourcentage cumulé de variance des catégories benthiques	13.1	16.5	18.4	19.2
Pourcentage cumulé de la relation espèces-variables abiotiques	64.0	80.7	90.0	93.8
Corrélation Axe - Variable				
CALG enc	-0.0196	-0.3034	0.2856	0.1680
COR	-0.3895	-0.4877	-0.2172	0.0634
DEB	-0.3928	-0.1479	0.2481	-0.0884
MALG	0.3365	0.4375	-0.1705	-0.1256
SAND	0.1884	0.1186	0.2159	-0.2762
SPON	0.6579	0.0834	0.1093	0.0170
TURF	-0.5008	-0.2381	0.0381	0.0647
Tests de Monte Carlo (999 permutations)				
Signification du premier axe canonique	F	P-value		
	48.765	0.001		
Signification de tous les axes canoniques	11.897	0.001		

Tableau VI-3. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les données de densités des espèces de poissons recensées sur l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude.

à l'ordination est supérieur à 10%). Les 10 espèces les plus à droite du graphique sont donc caractéristiques des récifs rocheux : *Stegastes partitus*, *Thalassoma bifasciatum*, *Pseudupeneus maculatus*, *Sparisoma aurofrenatum*, *Sparisoma rubripinne*, *Serranus tigrinus*, *Amblycirrhitus pinos*, *Aulostomus maculatus*, *Abudefduf saxatilis* et *Sparisoma atomarium*. A l'opposé, 7 espèces sont typiques des récifs bio-construits par leur densité : *Stegastes planifrons*, *Chromis cyanea*, *Scarus iseri*, *Sparisoma viride*, *Cephalopholis cruentata*, *Stegastes leucostictus* et *Hypoplectrus puella*. Ces résultats concordent avec ceux du paragraphe 3.4 du chapitre V concernant les espèces contribuant le plus à la distinction entre les deux types de récif par leur abondance, à l'exception de *Chromis multilineata* dont les densités caractérisaient les sites rocheux dans l'analyse précédente.

1.4. Mise en relation des biomasses des espèces de poissons avec l'habitat

L'ACR croisant les données biomasses des espèces et les variables benthiques montre un peuplement ichthyologique structuré à 76,2% par les 7 variables benthiques (Figure VI-4).

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
Valeurs propres	0.073	0.030	0.016	0.006
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.737	0.712	0.587	0.409
Pourcentage cumulatif de variance des catégories benthiques	7.3	10.3	11.9	12.5
Pourcentage cumulatif de la relation espèces-variables abiotiques	54.2	76.2	88.0	92.4
Corrélation Axe - Variable				
CALG enc	-0.0420	-0.3687	0.2596	0.2090
COR	-0.3520	-0.4975	-0.2711	0.0162
DEB	-0.3541	-0.1829	0.2227	-0.1376
MALG	0.3441	0.4717	-0.1534	-0.1061
SAND	0.1960	0.1256	0.3235	-0.1998
SPON	0.6123	0.1248	0.1490	0.0517
TURF	-0.4742	-0.3088	-0.0017	0.0339
Tests de Monte Carlo (999 permutations)	F	P-value		
Signification du premier axe canonique	25.555	0.001		
Signification de tous les axes canoniques	7.214	0.001		

Tableau VI-4. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les données de biomasses des espèces de poissons recensées sur l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude.

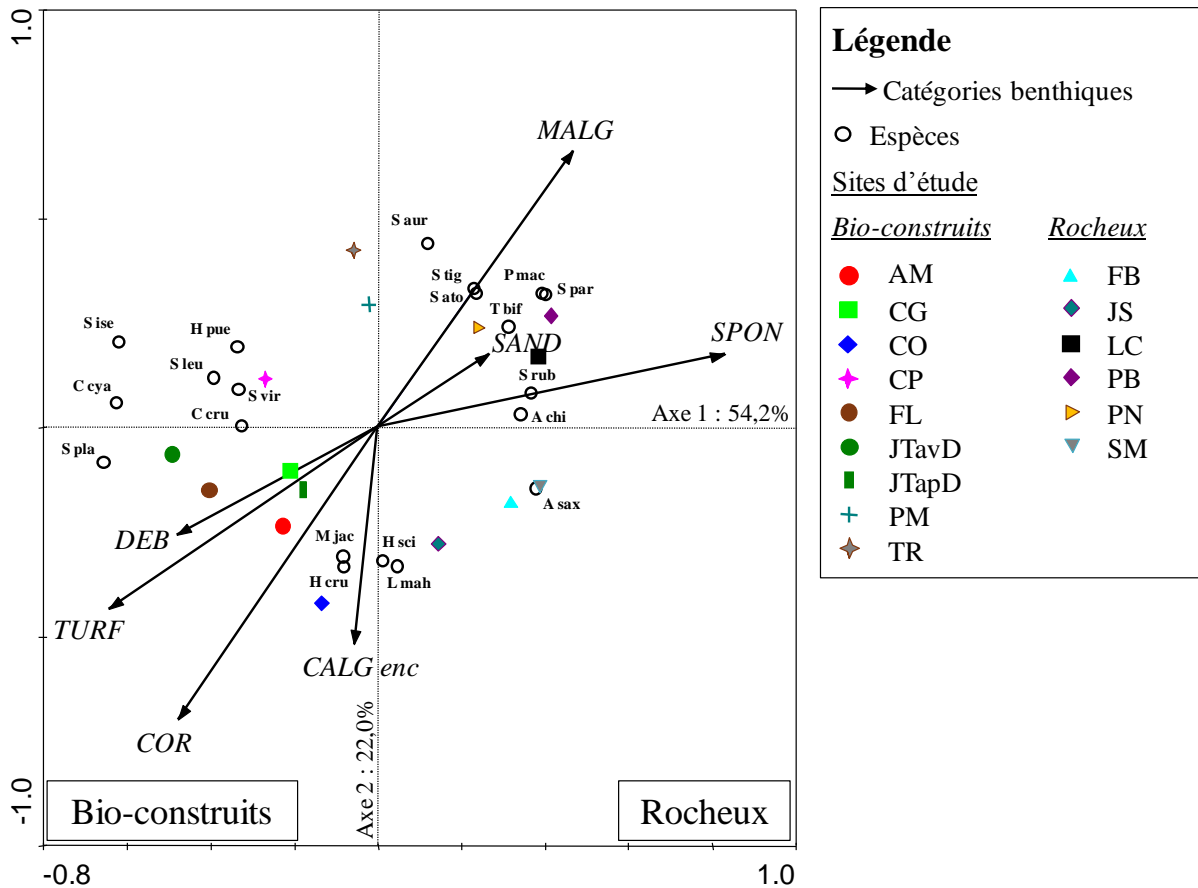


Figure VI-4. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et les biomasses des espèces de poissons en fonction des principales catégories benthiques. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichées. Les noms complets des espèces sont donnés dans l'Annexe 1 et ceux des sites dans la Figure II-1.

Le premier axe canonique ainsi que tous les autres axes, expliquent significativement la variance observée dans l'ordination (Tableau VI-4). Les catégories benthiques et les sites sont répartis selon la même disposition que les ACR précédentes, les sites se classant par type de récif. Une opposition suivant l'axe 1 est observable entre les espèces caractéristiques de l'habitat rocheux et celles de l'habitat bio-construit. Les densités ayant une incidence sur les biomasses, la plupart des espèces caractéristiques d'un type de récif par leurs densités le sont également par leurs biomasses. Ainsi, les récifs bio-construits présentent des biomasses plus élevées en *Stegastes planifrons*, *Chromis cyanea*, *Scarus iseri*, *Stegastes leucostictus*, *Cephalopholis cruentata*, *Sparisoma viride* et *Hypoplectrus puella* alors que les sites rocheux ont de plus fortes biomasses en *Stegastes partitus*, *Pseudupeneus maculatus*, *Sparisoma rubripinne*, *Abudefduf saxatilis*, *Thalassoma bifasciatum*, *Serranus tigrinus* et *Sparisoma atomarium*. En revanche, contrairement aux autres ACR, la plupart des espèces considérées

comme représentatives des types de récif par leur biomasse sont différentes de celles obtenues par la MDS dont les résultats sont exposés dans le paragraphe 3.5 du chapitre V.

1.5. Mise en relation du spectre de taille des individus avec l'habitat

a. Densités par classes de taille

L'analyse de redondance effectuée sur les données de distribution des densités par classes de taille et les variables benthiques explique 78,2% de l'inertie totale au travers de ses deux premiers axes (Figure VI-5). Une variable (turf) non significative dans l'explication de l'ordination a été écartée de l'analyse. Le premier axe, représenté essentiellement par 3 variables, positivement corrélé avec le taux de recouvrement en éponges et négativement avec celui en débris et en corail, décrit 57,3% de la variabilité observée (Tableau VI-5). Le second axe est principalement corrélé avec la variable « corail », de manière négative et ne participe qu'à hauteur de 20,9% dans l'explication de la relation « habitats – poissons ». Les sites d'étude sont organisés selon leur appartenance à un type de récif, de part et d'autre d'un axe tracé en pointillés proche de l'axe 2 (Figure VI-5). La superposition des densités par classes de taille montre distinctement la plus forte dominance des individus inférieurs à 5 cm sur les

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
Valeurs propres	0.088	0.032	0.024	0.007
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.504	0.398	0.403	0.257
Pourcentage cumulatif de variance des catégories benthiques	8.8	12.0	14.5	15.2
Pourcentage cumulatif de la relation espèces-variables abiotiques	57.3	78.2	94.1	98.6
Corrélation Axe - Variable				
CALG enc	-0.0667	0.1577	0.2470	0.0354
COR	-0.2205	-0.2552	0.2200	0.0169
DEB	-0.2946	0.1602	0.2695	-0.0909
MALG	0.2740	0.0245	-0.3116	-0.0374
SAND	0.0691	0.0480	-0.0340	-0.1597
SPON	0.3952	0.1134	0.0353	0.0138
Tests de Monte Carlo (999 permutations)	F	P-value		
Signification du premier axe canonique	31.451	0.001		
Signification de tous les axes canoniques	9.861	0.001		

Tableau VI-5. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les abondances de poissons par classe de taille recensées sur l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude.

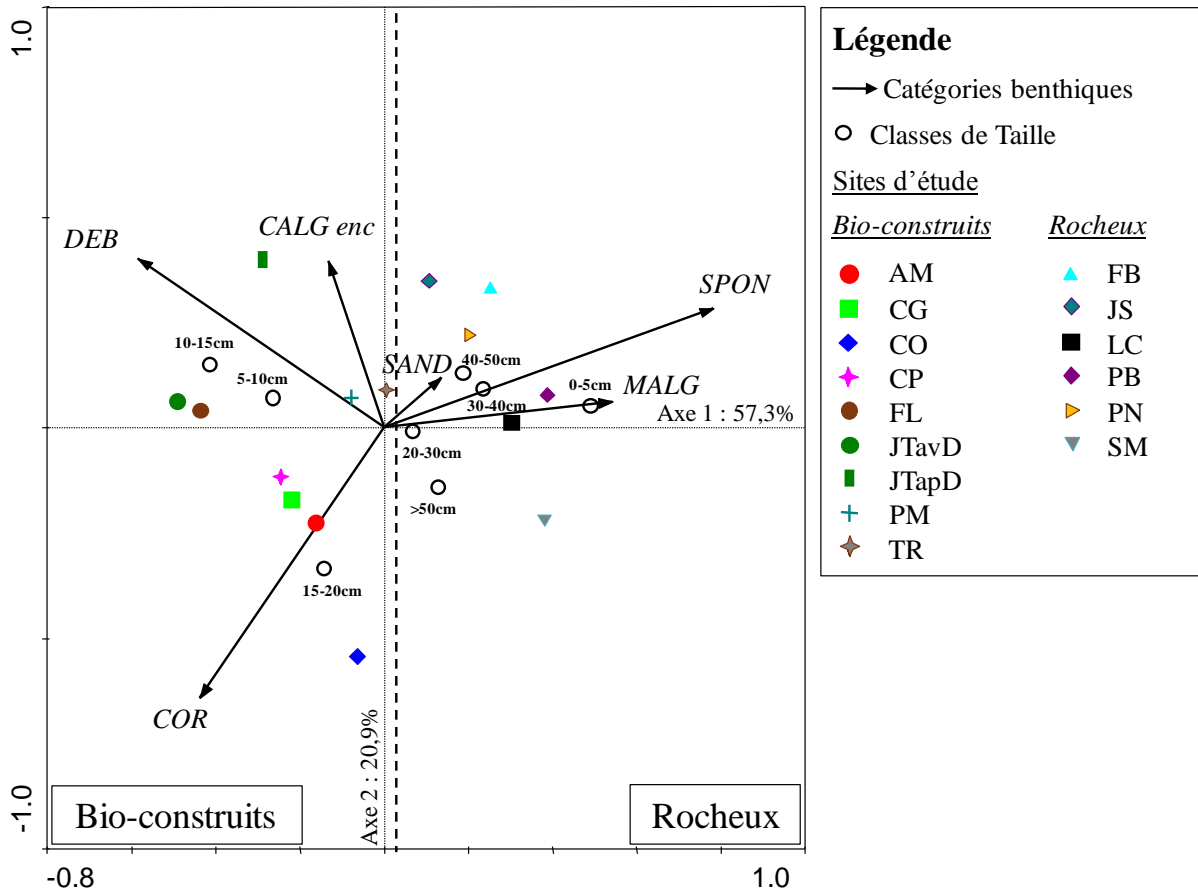


Figure VI-5. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et les abondances de poissons par classes de tailles en fonction des principales catégories benthiques. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

récif rocheux. Dans une moindre mesure, ce même récif présente également d'avantage d'individus entre 30 et 50 cm. En revanche, les récifs bio-construits ont des effectifs plus importants d'individus compris entre 5 et 20 cm.

b. Biomasses par classes de taille

Les deux premiers axes de l'ACR réalisée sur les données de distribution des biomasses par classes de taille et les variables benthiques permettent d'expliquer 82,8% de la variabilité observée (Tableau VI-6). Grâce aux corrélations des deux axes avec les diverses variables, les sites s'ordonnent par type de récif de chaque côté d'un axe illustré en pointillé (Figure VI-6). La juxtaposition des biomasses par classes de taille aux éléments benthiques montre une certaine correspondance avec les résultats précédemment obtenus à partir des densités des classes de taille, à savoir une plus forte biomasse des individus de petite taille (<5 cm) et de taille supérieure à 30 cm sur les récifs rocheux et une biomasse plus élevée des individus entre 5 et 15 cm sur les récifs bio-construits.

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
Valeurs propres	0.072	0.013	0.011	0.003
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.404	0.342	0.236	0.180
Pourcentage cumulatif de variance des catégories benthiques	7.2	8.5	9.6	9.9
Pourcentage cumulatif de la relation espèces-variables abiotiques	70.2	82.8	93.7	96.9
Corrélation Axe - Variable				
CALG enc	-0.1787	0.2645	0.0011	-0.0799
COR	0.0582	0.0987	0.1860	0.0093
DEB	0.0177	0.1702	-0.0030	0.1243
MALG	-0.0373	-0.2038	-0.1401	0.0134
SAND	-0.0338	-0.0595	0.0313	0.0179
SPON	-0.1484	-0.1982	-0.0441	-0.0564
TURF	-0.0009	0.2167	0.0294	0.0545
Tests de Monte Carlo (999 permutations)				
Signification du premier axe canonique	25.171	0.001		
Signification de tous les axes canoniques	5.296	0.001		

Tableau VI-6. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les biomasses de poissons par classe de taille recensées sur l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude.

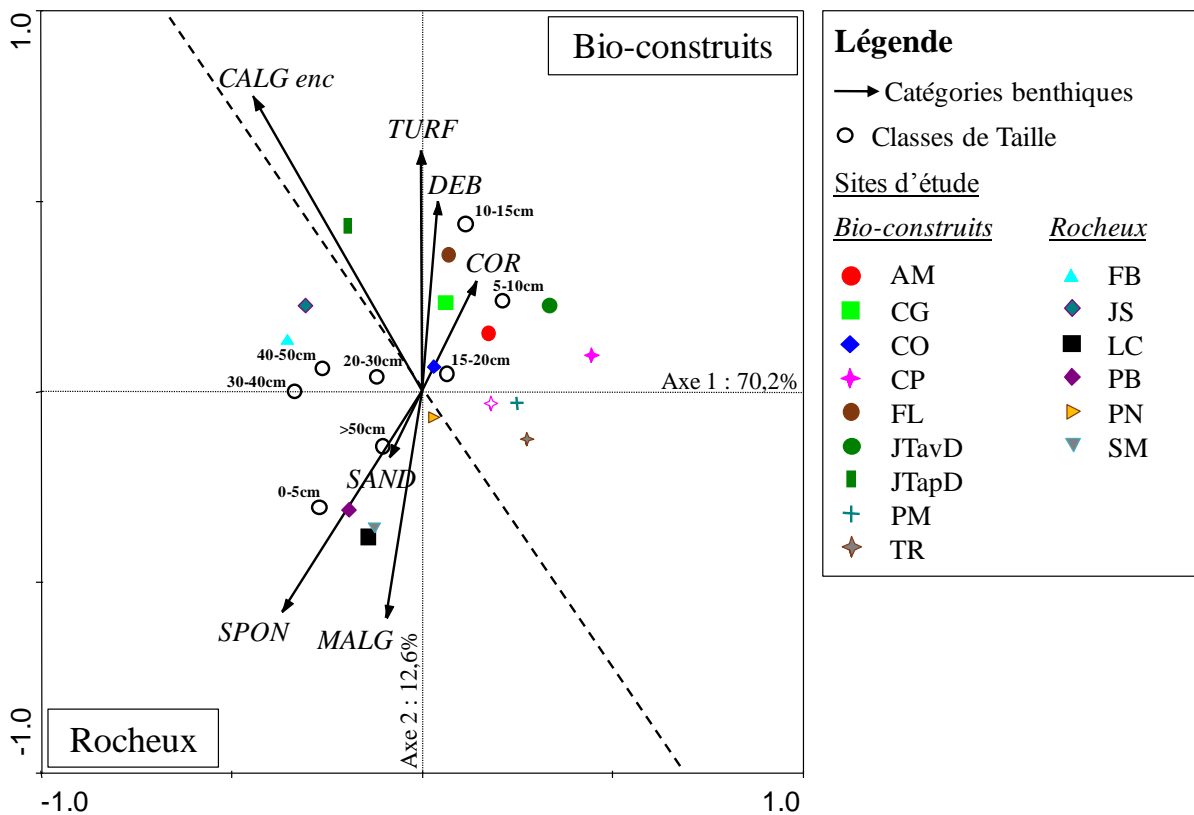


Figure VI-6. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et les biomasses de poissons par classes de tailles en fonction des principales catégories benthiques. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Les analyses de la distribution des classes de taille en densité et en biomasse révèlent donc une concordance dans les différences de classes entre les deux types de récif. L'habitat rocheux comporte d'avantage d'individus de petite taille (<5 cm) et de grande taille (>30 cm), induisant par conséquent de plus fortes biomasses pour ces classes de taille respectives. L'habitat bio-construit présente des valeurs de densités et de biomasses des individus entre 5 et 15 cm supérieures.

A l'issue des différentes analyses canoniques, une distinction entre les récifs de la façade Caraïbe a pu être démontrée aussi bien au niveau du peuplement benthique qu'ichthyologique, confirmant les résultats des analyses antérieures. Cependant, l'examen des descripteurs ichthyologiques a également révélé une forte variabilité de la structure des peuplements au sein d'un même habitat. Par conséquent, le type de récif contribue à expliquer une partie de l'organisation ichthyologique, mais d'autres facteurs interviennent ensuite pour discriminer des peuplements intra-habitats.

Une distinction entre les sites d'un même type de récif a été mise en évidence en fonction de l'état de santé de l'habitat (chapitre IV - §2). Le but du prochain chapitre est donc d'identifier l'existence de relations entre les peuplements ichthyologiques et la dégradation de l'habitat pour chaque type de récif.

2. Etude du peuplement ichthyologique en fonction de la dégradation de l'habitat

Le paragraphe précédent a permis de distinguer des espèces indicatrices du type de récif. Cependant, certaines espèces de poissons sont plus sensibles que d'autres aux pressions naturelles et anthropiques croissantes que subissent les récifs, notamment celles ayant un régime alimentaire strict (Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro 1983, Bell & Galzin 1984, Bouchon-Navaro & Bouchon 1985, 1989). Cette partie vise donc à étudier la structure du peuplement ichthyologique en fonction des différents états de santé déterminés auparavant, puis de rechercher d'éventuelles espèces indicatrices de l'état de santé du milieu.

L'impact de la dégradation des récifs sur les peuplements ichthyologiques a été étudié grâce à une succession d'analyses canoniques de redondance sur différents descripteurs. La dégradation se répercutant différemment selon le type de récif (classes de dégradation

différentes – chapitre IV), ces analyses ont été accomplies pour chaque type de récif séparément contrairement à celles effectuées précédemment.

2.1. Analyse de redondance avec les descripteurs synthétiques

Afin d'étudier en premier lieu l'effet général que peut avoir la dégradation sur le peuplement ichtyologique, une analyse de redondance avec les descripteurs ichtyologiques synthétiques a été réalisée pour chaque type de récif.

L'ordination effectuée selon la méthode « forward » pour chaque habitat permet d'écartier certaines variables benthiques qui ne sont pas significatives dans l'explication de la relation testée. Ainsi, la catégorie « éponge » n'a aucune influence dans la relation « récif bio-construit - descripteurs synthétiques » et les catégories « éponge », « débris » et « sable » dans la relation « récif rocheux - descripteurs synthétiques ». Sans ces variables, la variabilité de la relation descripteurs synthétiques-habitat est relativement bien expliquée par les deux ordinations, avec 76,9% de la variance expliquée pour les récifs bio-construits et 86,7% pour les récifs rocheux (Annexe 19). Les axes canoniques des deux analyses participent significativement à l'explication des variations constatées.

L'axe 1 de la première analyse (récif bio-construit), essentiellement représenté par la variable débris, contribue à 47,6% dans l'explication de la répartition des sites, mais les différencie peu selon cet axe (Figure VI-7A). Participant à hauteur de 29,3% dans l'explication, l'axe 2 organise en revanche les sites en fonction des taux de recouvrement en corail, macroalgues et turf (principales variables explicatives de l'état de santé des sites), et par conséquent classe ces derniers selon leur état de dégradation. L'organisation des descripteurs synthétiques (dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 5%) par rapport aux sites et leur état de santé correspondant indique que les biomasses totales en poissons des sites ainsi que les biomasses et densités relatives des consommateurs d'invertébrés mobiles sont plus élevées sur les sites peu dégradés. A l'opposé, les sites dégradés semblent présenter une biomasse d'herbivores errants plus importante.

L'ordination portant sur l'habitat rocheux est caractérisée par un axe 1 explicatif à 56,2% de la variabilité des données et un axe 2 explicatif à 30,5% (Figure VI-7B). Le premier axe est positivement corrélé avec la couverture en turf, en algues calcaires encroûtantes et en corail, et négativement avec celle en macroalgues. Ces différentes variables permettant de caractériser l'état de santé des récifs rocheux (chapitre IV), cet axe participe donc beaucoup à l'organisation des sites en fonction de leur état de dégradation. L'axe 2 est essentiellement

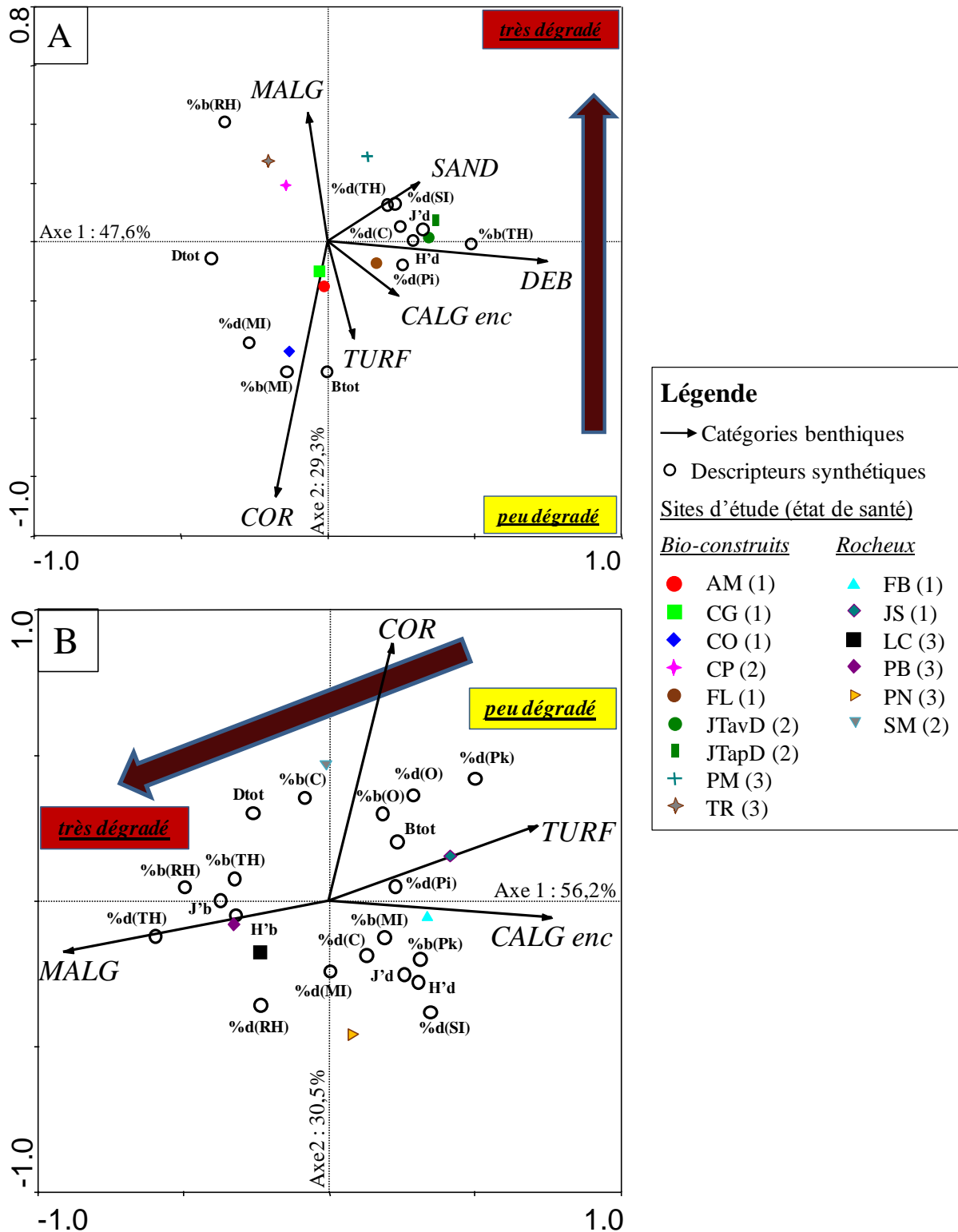


Figure VI-7. Analyse canonique de redondance effectuée sur les descripteurs ichthyologiques synthétiques des récifs bio-construits (A) et rocheux (B), et les principales catégories benthiques. Seuls les descripteurs dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 5% sont affichés. Les sigles %d et %b précédant les abréviations des groupes trophiques correspondent respectivement aux densités et biomasses relatives des groupes considérés. Les abréviations des groupes trophiques sont définies dans l'Annexe 1. La mention « dens » ou « biom » suit les indices de diversité H' et de régularité J' pour spécifier la nature des données sur lesquelles ont été calculés les indices ; « dens » pour densité et « biom » pour biomasse. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

corrélé avec le taux de recouvrement en corail et contribue dans une moindre mesure à la distinction des sites selon leur état de santé. Néanmoins, la combinaison de ces deux axes répartit les sites en fonction de leur état de santé selon un axe MALG-TURF, proche de l'axe 1. Les sites les plus à droite appartiennent à la classe 1 (peu dégradé) et les plus à gauche à la classe 3 (dégradé). En analysant la répartition des descripteurs synthétiques selon cet axe, les sites peu dégradés présentent des biomasses totales, des densités et biomasses relatives en omnivores, et des densités relatives en planctonophages et piscivores plus élevées que les sites dégradés qui possèdent d'avantage d'herbivores errants et territoriaux (en terme de densité et biomasse) et une diversité et régularité des biomasses plus fortes.

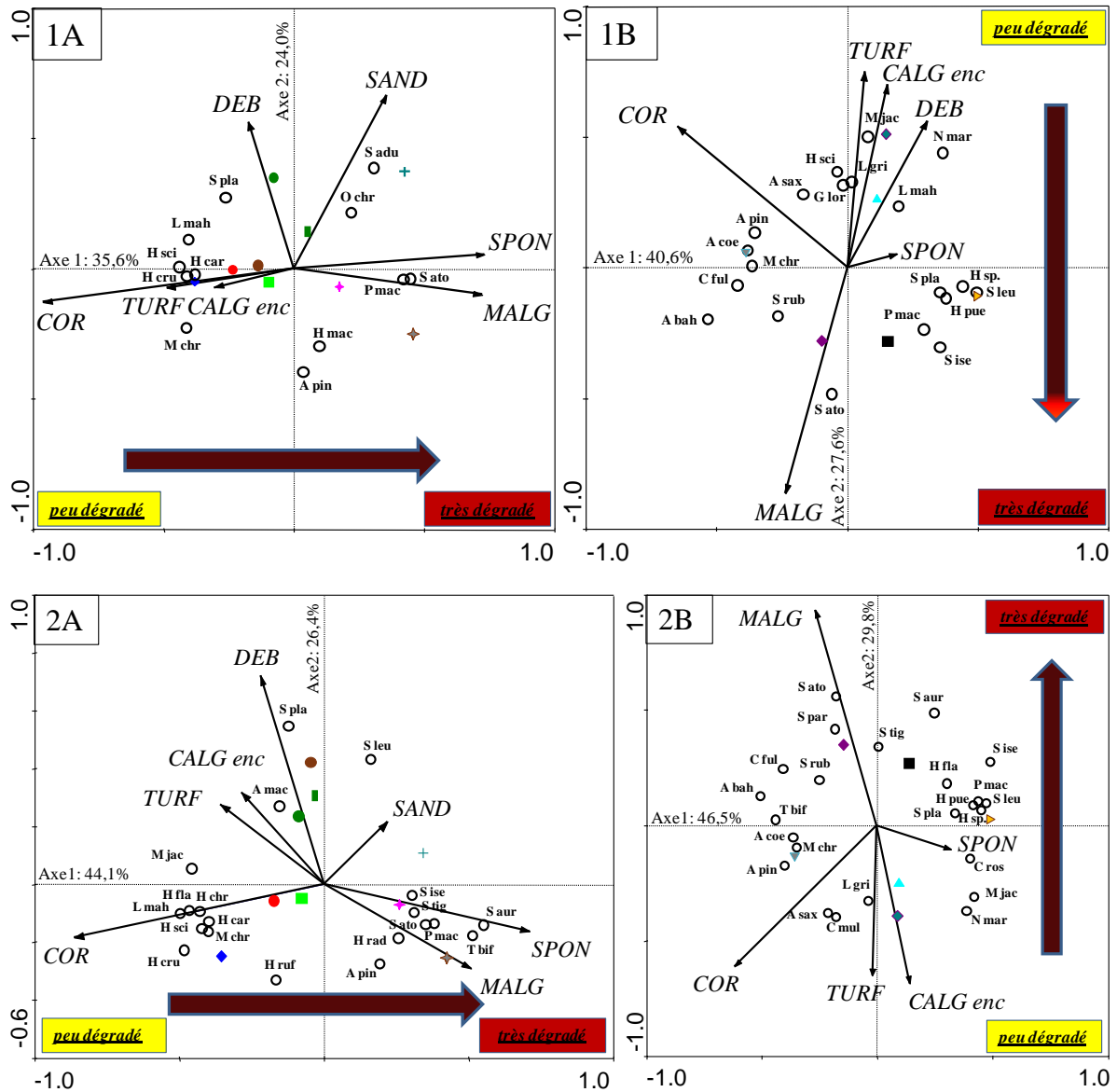
Pour les deux habitats, l'état de dégradation influence les biomasses totales en poissons. Un site peu dégradé va présenter une biomasse totale en poissons plus forte, indépendamment de la densité, signifiant que des poissons de plus grande taille y vivent. La dégradation touche également la structure trophique des peuplements ichthyologiques mais de manière différente selon le type de récif. La dégradation des récifs bio-construits va avoir un impact négatif sur les densités et biomasses de consommateurs d'invertébrés mobiles, et plutôt positif sur les biomasses des herbivores errants. La dégradation des récifs rocheux va avoir une influence positive sur les densités et biomasses d'herbivores (errants et territoriaux) et négative sur les densités et biomasses d'omnivores. Ces résultats nous amènent à nous interroger sur la nature des espèces impliquées dans ces différenciations. Les paragraphes suivants visent à répondre à cette interrogation.

2.2. Analyse de redondance avec la présence/absence des espèces de poissons

La présence de certaines espèces peut être indicatrice de l'état de santé de l'habitat. Pour aborder cette problématique, une analyse de redondance avec les données présence/absence a donc été effectuée.

De la même manière que l'analyse précédente, la sélection « forward » des variables expliquant significativement la relation « habitat - présence des espèces » permet d'écartier la variable « sable » de l'analyse sur les récifs rocheux. Les deux axes canoniques de l'ACR concernant les récifs bio-construits expliquent 59,6% de la variabilité observée et ceux relatifs aux récifs rocheux 68,0% (Annexe 20).

L'axe 1 de la première ordination (récif bio-construit) est positivement corrélé avec les variables « éponge », « macroalgues » et « sable », et négativement corrélé avec « corail », « turf » et « algues calcaires encroûtantes » (Figure VI-8-1A) comme pour les résultats de



Légende

→ Catégories benthiques

○ Espèces

Sites d'étude (état de santé)

Bio-construits

Rocheux

- | | |
|-------------|----------|
| ● AM (1) | ▲ FB (1) |
| ■ CG (1) | ◆ JS (1) |
| ◆ CO (1) | ■ LC (3) |
| ◆ CP (2) | ◆ PB (3) |
| ● FL (1) | ▲ PN (3) |
| ● JTavD (2) | ▼ SM (2) |
| ■ JTapD (2) | |
| + PM (3) | |
| ★ TR (3) | |

Figure VI-8. Analyse canonique de redondance réalisée à partir des données présence/absence (1) et des densités (2) des espèces des récifs bio-construits (A) et rocheux (B) et les principales catégories benthiques. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichées. Les noms complets des espèces sont donnés dans l'Annexe 1 et ceux des sites dans la Figure II-1.

l'ACP conduite dans le chapitre IV, montrant un agencement des sites selon un gradient de dégradation. L'axe 2 n'est principalement corrélé qu'avec les variables « sable » et « débris ». Les sites sont donc répartis par gradient de dégradation selon l'axe 1, les sites les moins dégradés se situant à gauche. Certaines espèces de poissons semblent reliées aux forts recouvrements coralliens des sites peu dégradés telles que *Haemulon sciurus*, *Haemulon carbonarium*, *Heteropriacanthus cruentatus*, *Microspathodon chrysurus* et *Lutjanus mahogoni*. Toutes ces espèces sont carnivores, sauf *Microspathodon chrysurus* qui est herbivore. D'autres espèces semblent d'avantage attirées par les sites présentant des taux de recouvrement élevés en macroalgues et éponges telles que *Sparisoma atomarium*, *Stegastes adustus*, et *Pseudupeneus maculatus*, les deux premières étant herbivores et la dernière carnivore.

Le premier axe de la seconde ordination (récif rocheux) n'est fortement corrélé qu'avec la variable « corail », de manière négative (Figure VI-8-1B). L'axe 2 en revanche est corrélé positivement avec les variables « Turf », « algues calcaires encroûtantes », « corail » et « débris » et négativement avec « macroalgues ». Les sites se distribuent en fonction de leur degré de dégradation selon cet axe. La répartition des espèces par rapport à cet axe montre que les espèces *Sparisoma atomarium*, *Scarus iseri*, *Pseudupeneus maculatus*, *Sparisoma rubripinne* et *Acanthurus bahianus* ont le plus d'affinité avec les sites dégradés et les espèces *Myripristis jacobus*, *Neoniphon marianus*, *Haemulon sciurus*, *Lutjanus griseus*, *Gramma loreto*, *Abudefduf saxatilis* et *Lutjanus mahogoni* avec les sites peu dégradés. Le premier groupement d'espèces est essentiellement composé d'espèces herbivores alors que le second est majoritairement constitué d'espèces carnivores.

Les deux types de récif ont des similitudes dans la présence d'espèces caractéristiques des sites dégradés et non dégradés. Tous deux sont caractérisés par la présence de *Haemulon sciurus* et de *Lutjanus mahogoni* dans le cas d'un récif peu dégradé et de *Sparisoma atomarium* et de *Pseudupeneus maculatus* dans le cas d'un récif dégradé. D'une manière générale, les sites peu dégradés semblent mieux représentés par les carnivores par rapport aux sites dégradés qui possèdent plus d'espèces herbivores.

2.3. Analyse de redondance avec les densités des espèces de poissons

Au même titre que la présence d'espèces, les densités de certaines espèces peuvent également être le reflet de l'état de santé de l'habitat. Une analyse de redondance avec la matrice des densités des espèces a donc été réalisée pour étudier cet aspect.

L'ACR concernant le récif bio-construit a été effectuée en prenant en compte l'ensemble des variables benthiques alors que celle sur le récif rocheux ne considère que 5 variables, les catégories « débris » et « sable » ayant été exclues à la suite de la sélection « forward » des variables.

L'analyse réalisée sur l'habitat bio-construit explique 70,5% de la variabilité observée dans les données « espèces - habitat » dont plus de la moitié par le premier axe canonique (44,1% - Figure VI-8-2A & Annexe 21). L'axe 1 est corrélé avec la majorité des variables descriptives de l'état des récifs bio-construits ; de manière positive avec les taux de recouvrement en éponges et en macroalgues, et de manière négative avec les taux de recouvrement en corail, en turf et en algues calcaires encroûtantes. L'axe 2 est essentiellement représenté par la variable « débris ». Le classement des sites dans l'ordination se fait selon leur degré de dégradation en suivant un axe proche de l'axe 1 et de la variable corail. Certaines espèces comme *Sparisoma aurofrenatum*, *Thalassoma bifasciatum*, *Sparisoma atomarium*, *Scarus iseri*, *Serranus tigrinus*, *Pseudupeneus maculatus*, *Stegastes leucostictus* et *Halichoeres radiatus* s'organisent à proximité des sites dégradés indiquant leur affinité pour la structure benthique de ces sites. La moitié de ces espèces appartiennent à la catégorie des herbivores et l'autre aux carnivores. A l'opposé, des espèces, presque toutes carnivores, se distinguent par leur attirance privilégiée pour les sites peu dégradés à forte couverture corallienne : *Heteropriacanthus cruentatus*, *Microspathodon chrysurus*, *Haemulon carbonarium*, *Haemulon sciurus*, *Haemulon flavolineatum*, *Haemulon chrysargyreum*, *Lutjanus mahogoni* et *Myripristis jacobus*.

L'analyse portant sur l'habitat rocheux explique 76,3% de l'inertie totale (Figure VI-8-2B). Le poids des différentes variables de l'ordination influe sur la distribution des sites qui se classent selon leur degré de dégradation par rapport à l'axe 2. Les sites dégradés se situent en haut de l'ordination et les moins dégradés en bas. Les densités d'une espèce omnivore, *Abudefduf saxatilis* et de 4 carnivores, *Chromis multilineata*, *Lutjanus griseus*, *Neoniphon marianus* et *Myripristis jacobus*, semblent plutôt caractéristiques des sites peu dégradés. A contrario, les densités de 4 espèces herbivores, *Sparisoma atomarium*, *Stegastes partitus*, *Sparisoma aurofrenatum*, et *Scarus iseri* et d'un carnivore, *Serranus tigrinus*, sont caractéristiques des sites dégradés.

Les deux types de récif présentent des ressemblances dans les espèces caractéristiques par leur abondance de l'état de dégradation du récif. Dans les deux cas, les peuplements ichthyologiques des récifs dégradés sont constitués de densités élevées en *Sparisoma aurofrenatum*, *Sparisoma atomarium*, *Serranus tigrinus* et *Scarus iseri*, et les récifs peu

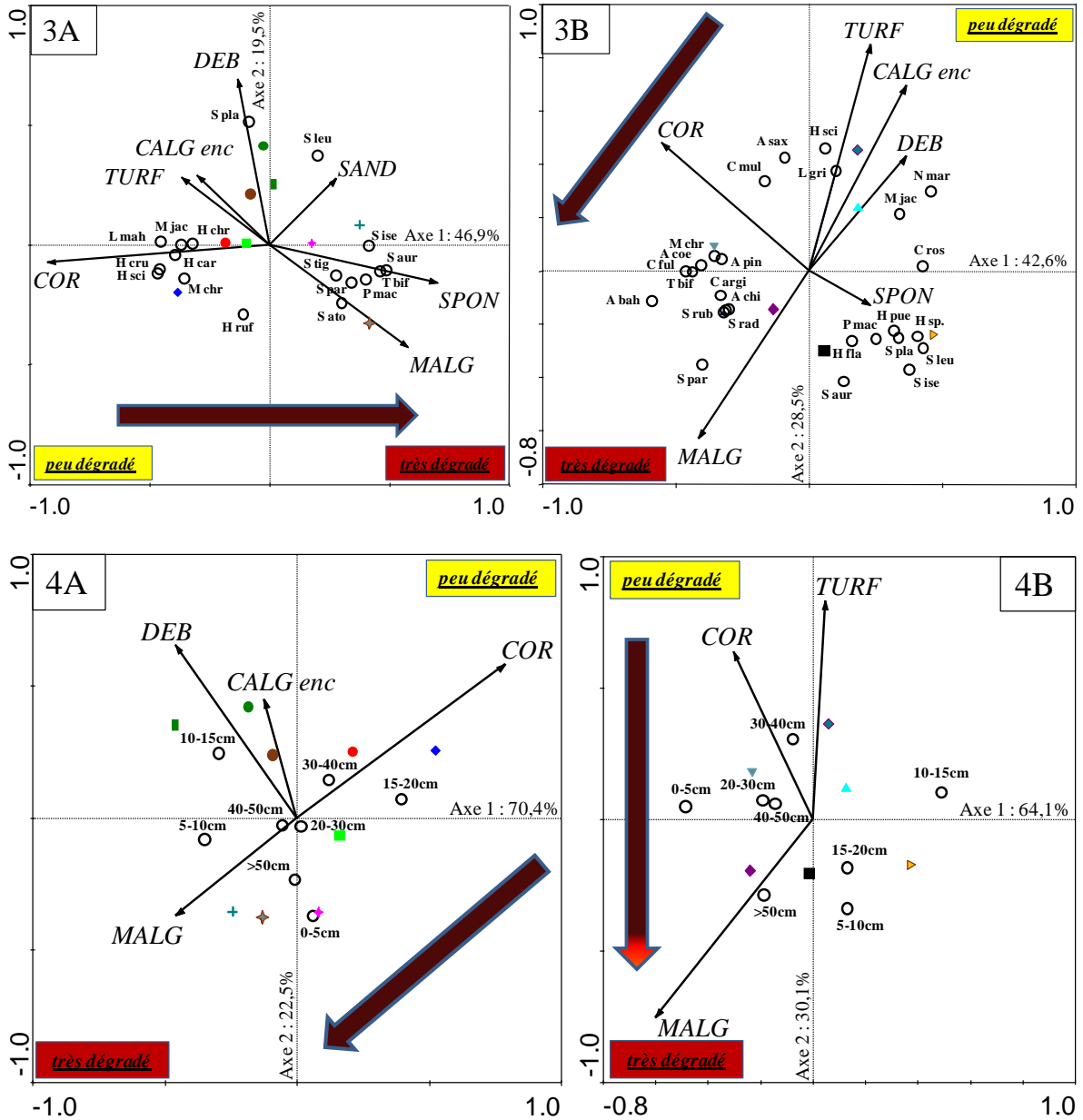
dégradés composés de fortes densités en *Myripristis jacobus*. D'une manière générale, comme lors de l'analyse précédente sur la présence des espèces, les sites dégradés sont mieux représentés par les herbivores et les sites peu dégradés par les carnivores.

2.4. Analyse de redondance avec les biomasses des espèces de poissons

Après avoir identifié certaines espèces caractéristiques par leur densité de l'état des récifs, la même interrogation se pose pour les biomasses. Les valeurs de biomasse de certaines espèces sont-elles indicatrices de l'état de santé de l'habitat ? Ce point, sous-entendant qu'un état de santé conditionnerait la croissance de certaines espèces, a été étudiée à l'aide d'une analyse de redondance sur les biomasses des espèces.

L'ACR accomplie avec l'ensemble des données des sites bio-construits montre 66,4% de la variabilité observée dans les données « variables benthiques – biomasses des espèces » (Figure VI-9-3A & Annexe 22). L'axe 1, essentiellement représenté par les variables « corail », « éponge » et « macroalgues », participe à 46,9% dans l'explication de la variabilité. Cet axe est d'ailleurs à l'origine de l'arrangement des sites en fonction de leur état de dégradation ; les sites les moins dégradés avec une forte couverture corallienne se situant à gauche du graphique. L'ordination permet de déterminer des espèces dont les biomasses sont caractéristiques des sites bio-construits dégradés telles que *Sparisoma aurofrenatum*, *Thalassoma bifasciatum*, *Scarus iseri*, *Pseudupeneus maculatus*, *Stegastes partitus*, *Sparisoma atomarium* et *Serranus tigrinus* (majoritairement des espèces herbivores), et des sites peu dégradés comme *Heteropriacanthus cruentatus*, *Haemulon sciurus*, *Lutjanus mahogoni*, *Haemulon carbonarium*, *Myripristis jacobus*, *Microspathodon chrysurus* et *Haemulon chrysargyreum* (espèces toutes carnivores).

La sélection « forward » a permis d'écarter la variable « sable », non significative dans l'explication de la variabilité observée dans l'ACR relative aux récifs rocheux (Figure VI-9-3B). Les deux axes principaux de cette analyse expliquent 71,1% des variations constatées. La combinaison de ces deux axes permet d'organiser les sites selon un gradient de dégradation qui suit un axe MALG-CALGenc. Les espèces de poissons situées à chaque extrémité de cet axe caractérisent deux états de santé distincts. D'un côté, les espèces *Stegastes partitus*, *Acanthurus bahianus*, *Sparisoma aurofrenatum*, *Acanthurus chirurgus*, *Sparisoma radians* et *Sparisoma rubripinne* ont des biomasses typiques des sites rocheux dégradés (toutes herbivores), et de l'autre, les espèces *Haemulon sciurus*, *Neoniphon marianus*, *Lutjanus griseus*, *Abudefduf saxatilis*, *Myripristis jacobus* et *Chromis multilineata* ont des biomasses caractéristiques des sites peu dégradés (espèces carnivores et omnivores).



Légende

→ Catégories benthiques

○ Espèces/classes de taille

Sites d'étude (état de santé)

Bio-construits	Rocheux
● AM (1)	▲ FB (1)
■ CG (1)	◆ JS (1)
◆ CO (1)	■ LC (3)
★ CP (2)	◆ PB (3)
● FL (1)	▲ PN (3)
● JTavD (2)	▼ SM (2)
■ JTapD (2)	
+ PM (3)	
★ TR (3)	

Figure VI-9. Analyse canonique de redondance réalisée à partir des biomasses des espèces (3) et des densités par classe de taille (4) pour des récifs bio-construits (A) et rocheux (B) et les principales catégories benthiques. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichées. Les noms complets des espèces sont donnés dans l'Annexe 1 et ceux des sites dans la Figure II-1.

Peu de similitudes entre les deux type de récif ont pu être observées dans les espèces caractéristiques d'un état de santé du récif par l'analyse des biomasses. Seule l'espèce *Myripristis jacobus* semble caractériser un habitat peu dégradé sur les deux types de récifs. En revanche, au sein de chaque type de récif, une concordance dans les espèces caractéristiques des états de dégradation est constatée entre les ACR « densités » et ACR « biomasses ». Cette analogie provient du fait que les fortes densités rencontrées chez de nombreuses espèces induisent de fortes biomasses par un lien de cause à effet. Néanmoins, d'une manière générale, les récifs dégradés présentent d'avantage d'espèces herbivores caractéristiques par leur biomasse que les sites peu dégradés, mieux représentés par les carnivores.

2.5. Analyse avec densités par classes de taille

Certaines espèces ont été identifiées comme ayant des abondances fluctuantes selon l'état de santé du récif. L'état de dégradation du récif devrait donc avoir une influence sur la distribution des classes de taille du peuplement. La structure du peuplement par classe de taille en fonction de l'état du récif a été examinée grâce à une analyse de redondance.

Peu de variables benthiques se sont révélées significatives dans l'explication de la distribution des classes de taille (Annexe 23). Seules 4 variables ont été retenues pour l'ACR réalisée pour l'habitat bio-construit (corail, macroalgues, débris et algues calcaires encroûtantes) et 3 pour celle de l'habitat rocheux (corail, turf et macroalgues ; Figure VI-9-4).

La première ACR renseigne sur 92,9% de la variabilité rencontrée dans la relation « taille des poissons - variables benthiques » (Figure VI-9-4A). L'axe 1, corrélé positivement avec la couverture corallienne et négativement avec celle en macroalgues et en débris, participe fortement à l'explication de cette variabilité (70,4%). Malgré son importance moindre dans l'explication de l'ordination (22,5%), l'axe 2 permet de différencier graphiquement les sites en étant positivement lié aux recouvrements en corail, en débris et en algues calcaires encroûtantes, et négativement avec les macroalgues. La combinaison des deux axes permet la répartition des sites selon un gradient de dégradation qui suit les variables MALG-COR. La superposition des classes de taille dans l'ordination montre que les individus appartenant aux classes 15-20 cm et 30-40 cm sont plus abondants sur les sites bio-construits peu dégradés, alors que les sites dégradés sont mieux représentés en petits individus (classes 0-5 cm et 5-10 cm) et en individus supérieurs à 50 cm.

L'analyse effectuée pour le récif rocheux explique 94,2% de la variance totale « variables benthiques - tailles des poissons » (Figure VI-9-4B). L'axe 1 contribue aux deux tiers à l'explication (64,1%) et est corrélé négativement avec les variables « corail » et

« macroalgues ». L'axe 2 (30,1%), représenté par les 3 variables (corail, turf, macroalgues), permet l'organisation des sites sur l'ordination en fonction de l'état de santé. La distribution des classes de taille montre des densités d'individus de 30-40 cm plus élevées sur les sites rocheux peu dégradés et des individus de 5-10 cm, 15-20 cm et >50 cm plus abondants sur les sites en mauvais état.

D'une manière générale, l'abondance en poissons de grande taille est plus élevée sur les deux types de récif étudiés lorsque l'habitat est peu dégradé, alors que les récifs dégradés présentent d'avantage d'individus de petite taille mais également des individus de très grande taille. Toutefois, compte tenu du faible nombre d'individus (48 individus) de plus de 50 cm recensés pendant l'étude (158 208 individus au total), cette dernière observation est à prendre avec précaution.

Les différentes analyses réalisées dans ce chapitre ont permis de mettre en évidence des répercussions de l'état de dégradation des récifs sur les peuplements ichthyologiques. Les modifications des communautés benthiques résultantes de la dégradation vont entraîner des changements de la présence, des abondances et des biomasses des espèces de poissons et modifier la structure trophique. A mesure que l'habitat se dégrade, la structure trophique évolue d'un système où les carnivores occupent une place prépondérante à un système où les herbivores deviennent dominants. Suite aux changements d'association d'espèces (présence et abondance), le spectre de taille du peuplement est également modifié, les densités des individus et espèces de petite taille augmentant avec la dégradation du milieu. La biomasse ichthyologique totale s'en retrouve donc aussi affectée et diminue. Les espèces vont réagir différemment aux perturbations et à la dégradation du milieu. Certaines espèces apparaissent à la vue des analyses comme peu tolérantes aux modifications liées à la dégradation de l'habitat, en particulier *Lutjanus mahogoni* et *Myripristis jacobus*. A l'inverse, des espèces semblent tirer des bénéfices de cette dégradation comme *Pseudupeneus maculatus* et *Sparisoma atomarium*, identifiables par leur présence et/ou fortes densités. La structure ichthyologique étant spécifique du type de récif (chapitre V), d'autres espèces caractéristiques d'un état de santé ont pu être identifiées pour chacun des biotopes. Dans les sites bio-construits en bon état écologique *Haemulon sciurus*, *Haemulon carbonarium*, *Heteropriacanthus cruentatus* et *Microspatodon chrysurus*, sont progressivement remplacées par des espèces indicatrices d'un état dégradé telles que *Sparisoma atomarium*, *Sparisoma aurofrenatum*, *Thalassoma bifasciatum*, *Scarus iseri* et *Serranus tigrinus*. Pour les

récifs rocheux, les espèces *Neoniphon marianus*, *Lutjanus griseus*, et *Abudefduf saxatilis* se sont révélées typiques d'un état peu dégradé alors que *Stegastes partitus* et *Sparisoma aurofrenatum* sont typiques d'un état dégradé.

Parmi les espèces caractéristiques des états dégradés des récifs, la majorité des espèces appartiennent à la catégorie des herbivores. Le chapitre suivant se focalise donc sur ce compartiment trophique afin de mieux appréhender son évolution (et des espèces concernées) avec l'augmentation de la dégradation du milieu.

Chapitre VII. Etude approfondie du compartiment herbivore



Les herbivores jouent un rôle essentiel dans la résilience des récifs en participant à la régulation des macroalgues (« top-down control »). Les mortalités massives d'un herbivore majeur des récifs caribéens, l'oursin *Diadema antillarum*, suite à une épidémie dans les années 80, a confirmé leur importance dans l'équilibre de l'écosystème récifal (Lessios *et al.* 1984, Carpenter 1990a, b). Dans les parties précédentes, nous avons vu que la dégradation des récifs martiniquais induisait une recrudescence des macroalgues. Parallèlement, les densités et les biomasses relatives des herbivores augmentent. Par ailleurs, certaines espèces herbivores apparaissent comme caractéristiques d'un habitat dégradé par leur présence, densité et/ou biomasse, comme *Stegastes atomarium*, *Sparisoma aurofrenatum* et *Scarus iseri*. Cette partie vise donc à corroborer ces premiers résultats obtenus sur l'évolution du compartiment herbivore avec la dégradation des récifs, mais également à déterminer les espèces majoritairement touchées par ce phénomène. Compte tenu de l'importance de l'oursin diadème dans le maintien des récifs en bon état de santé, cette espèce est intégrée à cette partie et aux différentes analyses réalisées.

1. Caractéristiques générales

1.1. Des densités ichthyologiques herbivores

L'étude générale des poissons herbivores sur l'ensemble de la façade caraïbe permet de distinguer des variations de densités entre les sites (Figure VII-1). Les différentes densités totales fluctuent entre 267 ± 54 et 782 ± 208 ind. 200m^{-2} , relevées respectivement à Corps de Garde et Pointe Burgos. D'une manière générale, les sites bio-construits semblent avoir des abondances plus faibles et plus homogènes que les sites rocheux, résultats en concordance avec ceux acquis dans les analyses précédentes sur les densités par groupe trophique et par type de récif (Chapitre V, §3.8b). Les forts écart-types obtenus pour les sites rocheux attestent cependant d'une forte hétérogénéité des densités d'herbivores. En comparant les sites par type de récif, les densités semblent plus homogènes sur l'ensemble des sites bio-construits que sur les récifs rocheux. En effet, à l'exception du site Trois Rivières dont les valeurs constatées sont légèrement supérieures à celles des autres sites bio-construits, tous les autres sites présentent des abondances d'herbivores similaires quelque soit leur état de santé (test de Kruskal-Wallis ; $p > 0,05$). Cette observation n'est pas valable pour les sites rocheux, ni en écartant Pointe des Nègres dont le peuplement est souvent proche de celui des sites bio-construit, ni en ôtant Jardins de Salomon dont les effectifs sont faibles (test de Kruskal-Wallis ; $K=16,232$; $p=0,001$).

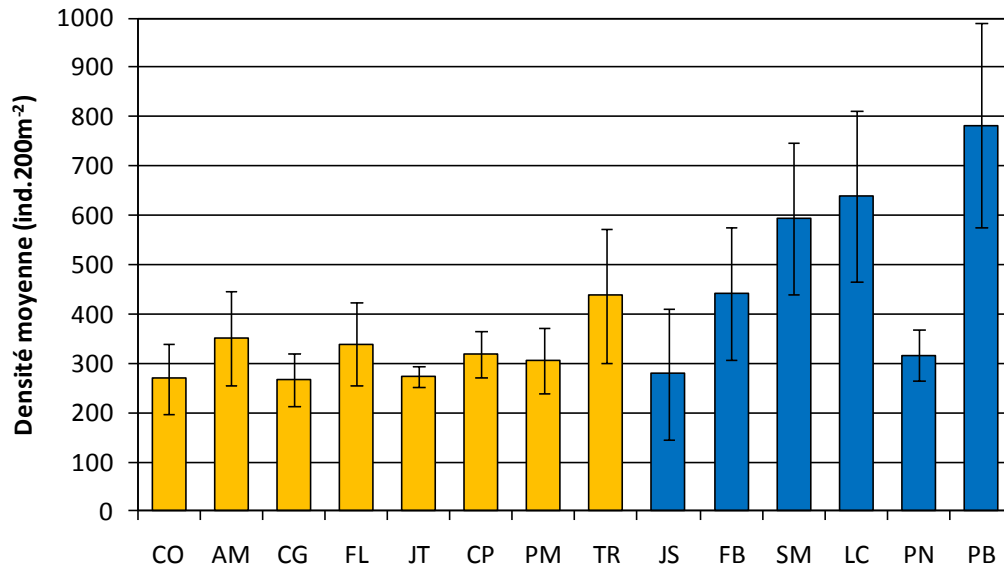


Figure VII-1. Densité moyenne (\pm écart-type) des poissons herbivores par sites d'échantillonnage. Les sites bio-construits figurent en orange et les sites rocheux en bleu. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Une forte hétérogénéité dans les effectifs d'herbivores existe entre les sites rocheux et les sites bio-construits. En analysant l'influence de l'état de santé sur ces fluctuations, les densités des poissons herbivores sont positivement corrélées avec la dégradation des sites rocheux ($\rho=0,487$; $p<0,0001$), surtout après avoir enlevé le site Pointe des Nègres de l'analyse en raison de sa structure ichtyologique très proche de celle des sites bio-construits (chapitres précédents). Les sites rocheux dégradés ont des densités d'herbivores plus élevées que les sites peu dégradés (Kruskal-Wallis ; $K=14,090$; $p=0,001$). Une ou plusieurs espèces peuvent être à l'origine de ces inégalités. Par ailleurs, malgré la relative constance dans l'abondance des poissons herbivores des récifs bio-construits, la population herbivore semble néanmoins se structurer différemment selon l'état de dégradation (chapitre VI - §2). Les parties suivantes ont donc pour objectif d'étudier plus précisément ces différentes observations afin de mieux appréhender la structure des populations herbivores.

1.2. Des densités d'oursins

De fortes variations des densités d'oursins sont visibles entre les sites échantillonnés (Figure VII-2). Avec 605 ± 167 ind.200m⁻², Jardins de Salomon compte 30 fois plus d'oursins que La Citadelle (23 ± 52 ind.200m⁻²). Ces fortes fluctuations sont discernables entre les sites de récifs distincts (test de Kruskal-Wallis ; $K=129,037$; $p<0,0001$), mais également au sein d'un même type de récif (test de Kruskal-Wallis Bio-construits ; $K=50,199$; $p<0,0001$; test de

Kruskal-Wallis _{Rocheux} ; $K=55,266$; $p<0,0001$). Ces différences semblent coïncider uniquement avec l'état de santé des sites rocheux où la dégradation engendrerait une diminution des densités d'oursins. Par ailleurs, les sites bio-construits paraissent avoir globalement des densités supérieures à celles des sites rocheux.

Ces différentes observations restant à confirmer, les données « oursins » seront donc intégrées aux analyses ultérieures des relations « benthos - herbivories » pour une étude plus approfondie.

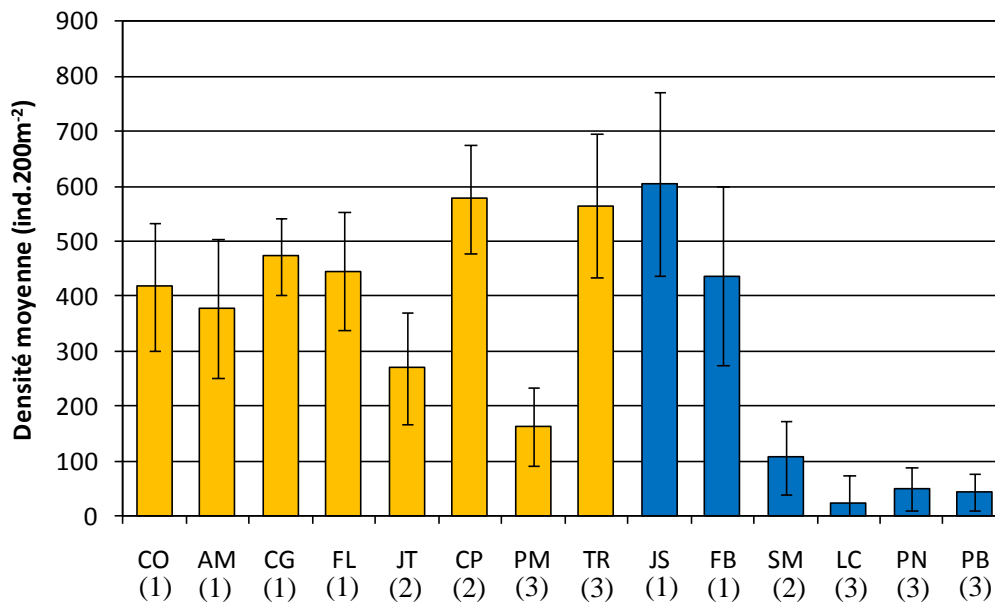


Figure VII-2. Densité moyenne (\pm écart-type) en oursins diadèmes par sites d'échantillonnage. Les sites bio-construits figurent en orange et les sites rocheux en bleu. L'état de santé des sites est indiqué entre parenthèses (1 : peu dégradé – 2 : moyennement dégradé – 3 : dégradé). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

2. Organisation du compartiment herbivore sur la côte Caraïbe

2.1. Structure des communautés herbivores en fonction de l'habitat

La distribution des herbivores sur l'ensemble des sites étudiés a été analysée grâce à une ACR (Figure VII-3). Cette ACR permet une représentation de 89,8% de la variabilité observée dans la relation « variables benthiques – densité des espèces herbivores » (Annexe 24). Hormis la variable « turf », toutes les autres sont significatives et participent à la significativité des axes canoniques. L'axe 1, corrélé positivement avec les variables « éponge » et « macroalgues » et négativement avec « corail », « débris » et « algues calcaires encroûtantes », contribue fortement à l'explication de l'ordination (69,0% de l'inertie) et

permet de différencier les sites rocheux des sites bio-construits (respectivement à droite et à gauche du graphique). L'axe 2, positivement corrélé avec le recouvrement en macroalgues et négativement avec celui en corail, participe à l'organisation des sites selon leur gradient de dégradation, les sites peu dégradés étant en bas de la figure et les sites dégradés en haut.

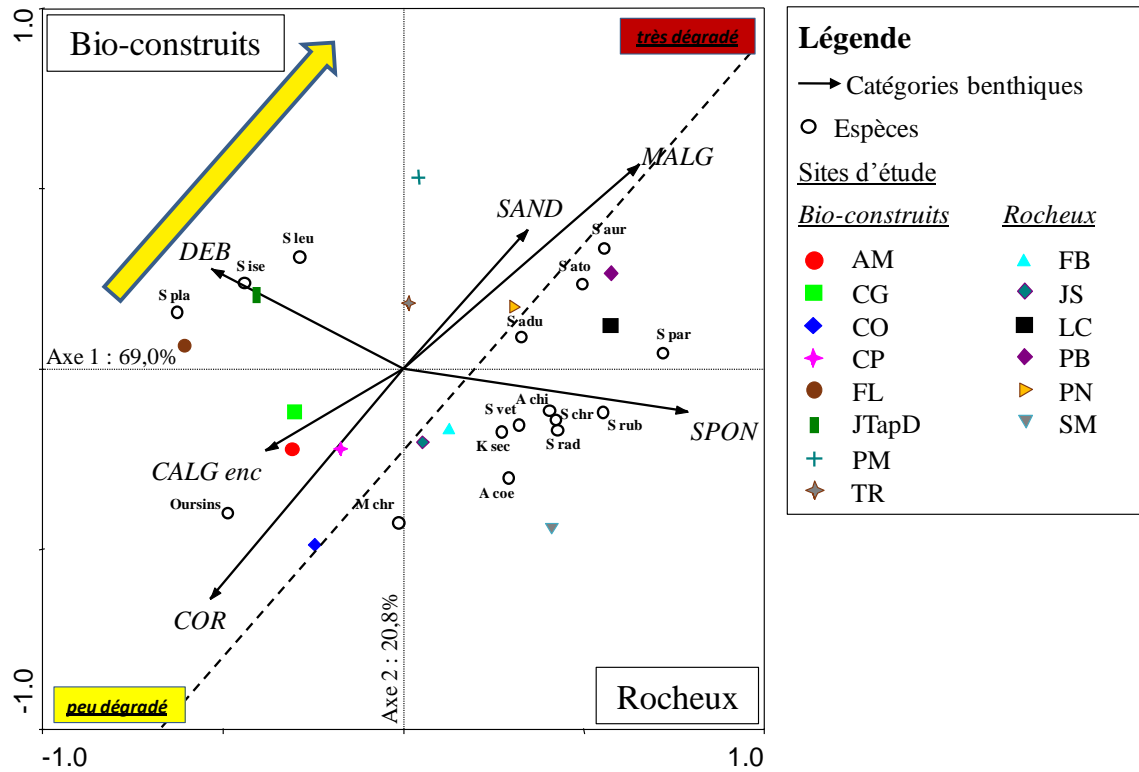


Figure VII-3. Analyse canonique de redondance (ACR) montrant les sites d'études et les densités des espèces herbivores en fonction des principales catégories benthiques. Seules les espèces dont l'ajustement à l'ordination est supérieur à 10% sont affichées. Les noms complets des espèces sont donnés dans l'Annexe 1 et ceux des sites dans la Figure II-1.

Ainsi, la combinaison des deux axes permet de distinguer les populations d'herbivores caractéristiques à la fois du type de récif et de son état de santé selon un axe parallèle aux axes COR-MALG (en pointillé). La juxtaposition des espèces herbivores avec les variables benthiques montre une composition et une structure des populations différentes selon l'habitat. Deux groupements d'espèces se différencient ; le premier constitué de 2 espèces d'herbivores territoriaux et une espèce errante (*Stegastes planifrons*, *Stegastes leucostictus* et *Scarus iseri*) caractérise le récif bio-construit, et le second composé de 7 espèces d'herbivores errants (*Acanthurus coeruleus*, *Kyphosus sectatrix*, *Scarus vetula*, *Sparisoma radians*, *Sparisoma chrysopterum*, *Acanthurus chirurgus* et *Sparisoma rubripinne*) et d'une espèce territoriale (*Stegastes partitus*) caractérise le récif rocheux. Les autres espèces présentes sur l'ordination indiquent leur affinité pour un état de santé du récif indépendamment du type de

récif. Les sites peu dégradés sont plus favorables aux fortes abondances en *Diadema antillarum* et en *Microspathodon chrysurus*, espèce territoriale, alors que les sites dégradés sont plus propices aux densités élevées de deux espèces d'herbivores errants, *Sparisoma aurofrenatum* et *Sparisoma atomarium*.

2.2. Préférence des espèces herbivores pour un habitat : analyse des corrélations

La composition en poissons herbivores diffère selon le type de récif. Le type de récif semble donc caractériser le mode d'herbivorie, l'habitat bio-construit étant mieux représenté par des espèces territoriales que l'habitat rocheux, mieux représenté par des espèces errantes. Cependant, en étudiant les corrélations générales des densités d'herbivores avec les variables benthiques (toutes données confondues de l'ensemble des sites), les analyses montrent une supériorité des abondances d'herbivores territoriaux sur les récifs rocheux (corrélation négative avec « COR » : $\rho=-0.314$; $p<0,01$ et positive avec « SPON » : $\rho=0,403$; $p<0,01$ - Tableau VII-1). Cette supériorité provient de l'espèce *Stegastes partitus*, dont les densités influencent la densité totale d'herbivores territoriaux (« COR » : $\rho=-0.318$; $p<0,01$ et « SPON » : $\rho=0,477$; $p<0,01$). Les fluctuations de densités des populations de *Stegastes partitus*, principale espèce herbivore des sites rocheux en représentant la quasi-totalité des effectifs (Annexe 10), expliquent probablement l'hétérogénéité observée précédemment sur ces sites (Figure V-18).

Parmi les espèces herbivores recensées, 15 espèces (1 oursin et 14 poissons dont 9 errants et 5 territoriaux) présentent au moins une corrélation significative avec une des 7 variables benthiques retenues (Tableau VII-1). Chez les herbivores errants, 4 espèces caractéristiques de l'habitat rocheux selon l'ACR précédente ne présentent pas de corrélation significative avec les variables benthiques (*Kyphosus sectatrix*, *Scarus vetula*, *Sparisoma radians* et *Sparisoma chrysopterum*) probablement en raison de leur faible occurrence. L'analyse de redondance indique ces espèces comme indicatrices des récifs rocheux en raison de leur observation faite en majorité sur ce type de récif. Finalement seules les espèces *Acanthurus chirurgus* et *Sparisoma rubripinne* montrent une forte affinité pour les récifs rocheux, les autres espèces ne possédant qu'une faible corrélation significative pour se prononcer sur un habitat préférentiel. De même, *Stegastes planifrons* et *Scarus iseri* apparaissent comme les seules espèces herbivores ayant une forte préférence pour les récifs bio-construits, confirmant les résultats obtenus auparavant avec l'ACR (Tableau VII-1).

	Variables benthiques						
	CALG enc	COR	DEB	MALG	SAND	SPON	TURF
Corrélations espèces-variables benthiques indépendantes du type d'habitat							
Oursin (<i>Diadema antillarum</i>)	0,453**	0,381**	0,183*	-0,538**	-0,321**	-0,345**	0,556**
Herbivores errants	-0,127	-0,154	0,064	0,198*	-0,172*	-0,134	0,032
<i>A. bahianus</i>	-0,058	0,118	-0,110	0,104	-0,241**	-0,097	-0,020
<i>A. chirurgus</i>	-0,136	-0,137	-0,180*	0,170*	0,156*	0,279**	-0,320**
<i>A. coeruleus</i>	-0,122	0,186*	-0,136	-0,084	0,055	0,079	-0,025
<i>S. atomarium</i>	-0,241**	-0,480**	-0,305**	0,515**	0,013	0,184*	-0,292**
<i>S. aurofrenatum</i>	-0,278**	-0,614**	-0,166	0,337**	0,295**	0,406**	-0,335**
<i>S. iseri</i>	0,037	0,134	0,222**	-0,042	-0,325**	-0,489**	0,302**
<i>S. rubripinne</i>	-0,264**	-0,206**	-0,274**	0,225**	0,156*	0,323**	-0,310**
<i>S. taeniopterus</i>	0,129	0,095	0,277**	-0,158*	-0,022	-0,206**	0,290**
<i>S. viride</i>	0,133	0,078	0,264**	-0,046	-0,050	-0,315**	0,267**
Herbivores territoriaux	-0,264**	-0,314**	-0,269**	0,306**	0,276**	0,403**	-0,356**
<i>M. chrysurus</i>	0,104	0,400**	0,021	-0,252**	-0,217**	-0,184*	0,201*
<i>S. adustus</i>	-0,073	-0,195	0,056	0,172	0,225**	0,082	-0,154
<i>S. leucostictus</i>	0,071	0,007	0,348**	-0,090	0,003	-0,251**	0,198
<i>S. partitus</i>	-0,287**	-0,318**	-0,344**	0,289**	0,273**	0,477**	-0,420**
<i>S. planifrons</i>	0,262**	0,362**	0,432**	-0,260**	-0,241**	-0,628**	0,483**
Corrélations espèces-variables benthiques des sites bio-construits							
Oursin (<i>Diadema antillarum</i>)	-0,048	0,014	-0,322**	-0,188	-0,204	0,115	0,040
Herbivores errants	-0,301**	-0,314**	-0,062	0,325**	-0,090	0,318**	-0,306**
<i>A. bahianus</i>	-0,049	-0,135	-0,023	-0,026	-0,213*	0,164	-0,044
<i>A. chirurgus</i>	0,024	0,030	0,068	-0,106	-0,078	-0,004	0,070
<i>A. coeruleus</i>	-0,025	0,119	-0,325**	-0,214*	0,205	0,125	0,083
<i>S. atomarium</i>	-0,237*	-0,461**	-0,288**	0,475**	-0,126	0,256*	-0,276**
<i>S. aurofrenatum</i>	-0,488**	-0,450**	-0,081	0,257*	0,015	0,496**	-0,386**
<i>S. iseri</i>	-0,271*	-0,237*	-0,069	0,396**	-0,181	0,205	-0,32**
<i>S. rubripinne</i>	-0,070	0,180	-0,107	-0,159	0,104	-0,150	0,074
<i>S. taeniopterus</i>	0,050	-0,067	0,122	0,023	0,109	0,033	0,106
<i>S. viride</i>	0,128	0,074	0,141	0,052	0,132	-0,130	0,014
Herbivores territoriaux	0,047	-0,121	-0,130	-0,070	0,144	0,081	0,098
<i>M. chrysurus</i>	0,078	0,484**	0,012	-0,415**	-0,049	-0,229*	0,254*
<i>S. adustus</i>	-0,274**	-0,311**	0,101	0,286**	0,321**	0,330**	-0,294**
<i>S. leucostictus</i>	0,100	-0,279**	0,244*	0,171	0,193	0,056	0,024
<i>S. partitus</i>	-0,039	0,014	-0,280**	-0,183	0,033	0,138	0,036
<i>S. planifrons</i>	0,281**	-0,103	0,415**	0,147	0,136	-0,290**	0,150
Corrélations espèces-variables benthiques des sites rocheux							
Oursin (<i>Diadema antillarum</i>)	0,636**	0,492**	0,254*	-0,652**	-0,099	0,110	0,503**
Herbivores errants	-0,095	-0,474**	-0,045	0,330**	0,042	0,030	-0,068
<i>A. bahianus</i>	-0,085	0,196	-0,301*	0,284*	-0,255*	-0,116	-0,293*
<i>A. chirurgus</i>	-0,129	0,164	-0,130	0,117	-0,091	-0,181	-0,130
<i>A. coeruleus</i>	-0,147	0,394**	0,050	-0,018	-0,230	-0,036	-0,104
<i>S. atomarium</i>	-0,123	-0,429**	-0,289*	0,537**	-0,189	-0,118	-0,170
<i>S. aurofrenatum</i>	-0,007	-0,661**	-0,112	0,338**	0,163	0,059	0,045
<i>S. iseri</i>	-0,131	-0,529**	0,053	0,188	0,319**	0,090	-0,097
<i>S. rubripinne</i>	-0,252*	-0,064	-0,221	0,165	-0,136	-0,015	-0,069
<i>S. taeniopterus</i>	0,063	-0,083	0,296*	-0,162	0,201	0,152	0,179
<i>S. viride</i>	0,005	-0,478**	0,185	0,141	0,259*	0,096	0,137
Herbivores territoriaux	-0,296*	-0,084	-0,202	0,443**	-0,193	-0,067	-0,187
<i>M. chrysurus</i>	0,143	0,241*	-0,103	-0,039	-0,238*	0,057	-0,027
<i>S. adustus</i>	0,182	-0,077	-0,031	0,059	0,106	-0,065	-0,115
<i>S. leucostictus</i>	-0,094	-0,258*	0,304**	-0,139	0,325**	0,055	-0,070
<i>S. partitus</i>	-0,286*	-0,073	-0,206	0,440**	-0,198	-0,070	-0,178
<i>S. planifrons</i>	-0,065	-0,245*	0,227	-0,098	0,210	0,120	-0,046

Tableau VII-1. Corrélations de Spearman (ρ) entre les principales variables benthiques de l'habitat et les densités des espèces herbivores recensées pendant l'étude. Les corrélations significatives sont indiquées en caractère gras suivi de leur seuil de confiance représenté par * (<5%) ou ** (<1%). Seules les espèces présentant au moins une corrélation significative figurent dans le tableau. Les noms complets des variables et des espèces sont donnés dans le Tableau II-4 et l'Annexe 1.

Quelque soit le type de récif, trois espèces se différencient des autres par leur forte corrélation avec le taux de recouvrement en macroalgues ($\rho > |0.300|$), principale catégorie benthique reflétant l'état de dégradation des récifs. L'oursin *Diadema antillarum* est négativement corrélé avec ce taux de couverture en macroalgues ($\rho = -0,538$), indiquant son attirance pour les sites peu dégradés. En revanche, les densités de *Sparisoma aurofrenatum* ($\rho = 0,337$) et *Sparisoma atomarium* ($\rho = 0,515$) sont positivement corrélées avec la couverture algale, signifiant leur préférence pour les sites plutôt dégradés (Tableau VII-1).

Les corrélations entre les densités des espèces herbivores et les variables benthiques pour chaque type de récif montrent ensuite l'affinité de certaines espèces pour un état de santé du récif. Seules 10 espèces (9 poissons et 1 oursin) ont au moins une corrélation significative sur l'ensemble des récifs ou uniquement avec l'un des deux types de récif (Tableau VII-2). Qu'ils appartiennent à l'habitat bio-construit ou rocheux, les herbivores errants ont des densités positivement corrélées avec la dégradation des récifs, corrélations que ne présentent pas les herbivores territoriaux sur les sites bio-construits. Uniquement deux espèces, *Diadema antillarum* et *Microspathodon chrysurus*, sont plus fréquentes sur les sites peu dégradés. Cette tendance est très marquée pour la première espèce sur les sites rocheux ($\rho = -0,809$), mais pas sur les sites bio-construits, montrant une relative constance des densités sur ce dernier type de récif indépendamment de l'état de santé. En revanche, la seconde espèce présente une plus forte affinité pour les sites peu dégradés du récif bio-construit que ceux du récif rocheux. Parmi les 6 espèces restantes, *Sparisoma atomarium* et *Sparisoma aurofrenatum* présentent les deux plus fortes corrélations positives avec la dégradation de tous types de récif, *Stegastes adustus* uniquement pour les récifs bio-construits et *Scarus iseri* et *Stegastes planifrons* pour les récifs rocheux. *Scarus iseri* est pourtant d'avantage présent et caractéristique de l'habitat bio-construit par ses fortes valeurs de densités (chapitre VI - §1), mais sa présence et son abondance dans les récifs rocheux caractérisent un habitat dégradé. Les résultats obtenus pour *Stegastes planifrons* sont en revanche à considérer avec précaution, cette espèce n'ayant été observée qu'au site rocheux Pointe des Nègres, présentant des caractéristiques ichthyologiques très proches de celles des sites bio-construits.

Les tests non-paramétriques de Kruskal-Wallis effectués sur les densités de ces 8 espèces herbivores confirment les tendances et corrélations observées (Tableau VII-3). Les oursins sont bien plus abondants sur les sites rocheux peu dégradés. Les effectifs d'herbivores errants sont plus importants sur les sites dégradés quelque soit le type d'habitat sauf *Scarus iseri*, plus nombreux sur les sites rocheux dégradés. A l'exception de *Microspathodon chrysurus* qui préfère les sites peu dégradés, les herbivores territoriaux montrent en général

une affinité particulière pour les récifs dégradés. Les fortes densités en *Stegastes partitus* et *Stegastes adustus* caractérisent respectivement un habitat rocheux dégradé et un habitat bio-construit dégradé.

	Corrélation de Spearman (ρ)		
	Indépendant du type de récif	récifs bio-construits	récifs rocheux
Oursin (<i>Diadema antillarum</i>)	-0,557**	-0,035	-0,809**
Herbivores errants	0,259**	0,320**	0,435**
<i>A. bahianus</i>	0,068	0,155	0,014
<i>A. chirurgus</i>	0,112	-0,067	0,011
<i>A. coeruleus</i>	-0,090	-0,115	-0,115
<i>S. atomarium</i>	0,499**	0,456**	0,490**
<i>S. aurofrenatum</i>	0,519**	0,572**	0,444**
<i>S. iseri</i>	0,028	0,165	0,470**
<i>S. rubripinne</i>	0,200*	-0,094	0,120
<i>S. taeniopterus</i>	-0,118	0,075	-0,094
<i>S. viride</i>	-0,077	-0,118	0,203
Herbivores territoriaux	0,335**	0,165	0,312**
<i>M. chrysurus</i>	-0,335**	-0,448**	-0,251*
<i>S. adustus</i>	0,190*	0,355**	-0,031
<i>S. leucostictus</i>	0,067	0,163	0,240*
<i>S. partitus</i>	0,320**	0,101	0,291*
<i>S. planifrons</i>	-0,220**	-0,100	0,340**

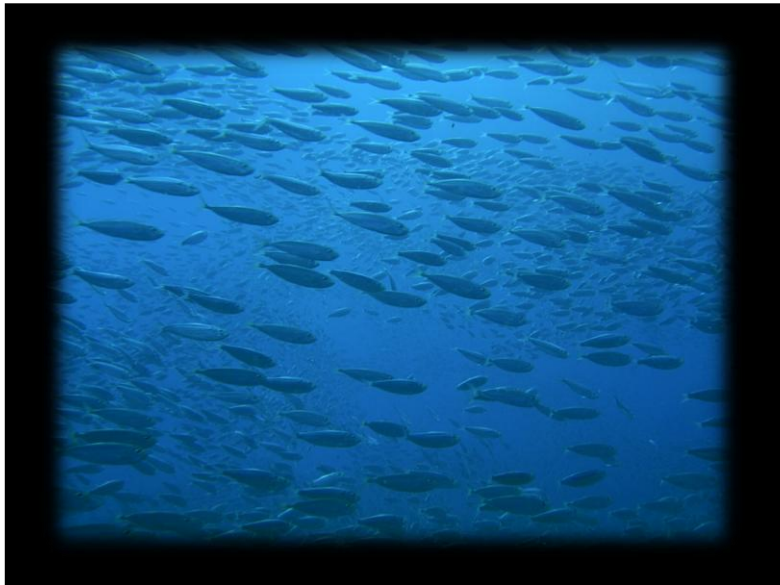
Tableau VII-2. Corrélations de Spearman (ρ) entre l'état de dégradation de l'habitat (défini auparavant selon 3 classes) et les densités des espèces herbivores recensées pendant l'étude. Les corrélations significatives sont indiquées en caractère gras suivi de leur seuil de confiance représenté par * (<5%) ou ** (<1%). Seules les 15 espèces ayant le plus d'affinité avec les variables benthiques figurent dans le tableau. Le nom complet des espèces est donné dans l'Annexe 1.

	Résultats tests Kruskal-Wallis								
	Indépendant du type de récif			récifs bio-construits			récifs rocheux		
	K	p	Comparaisons multiples	K	p	Comparaisons multiples	K	p	Comparaisons multiples
Oursin (<i>Diadema antillarum</i>)	50,336	<0,0001	1>2>3	0,868	0,648	-	47,827	<0,0001	1>2-3
Herbivores errants	11,919	0,003	1<3	10,360	0,006	1<3	16,664	<0,001	1<3
<i>S. atomarium</i>	48,099	<0,0001	1-2<3	24,528	<0,0001	1-2<3	18,794	<0,0001	1-2<3
<i>S. aurofrenatum</i>	56,746	<0,0001	1-2<3	29,908	<0,0001	1<2<3	32,329	<0,0001	1-2<3
<i>S. iseri</i>	0,515	0,773	-	3,852	0,146	-	20,348	<0,0001	1-2<3
Herbivores territoriaux	18,158	<0,001	1<3	4,510	0,105	-	12,451	0,002	1<3
<i>M. chrysurus</i>	19,296	<0,0001	1-2<3	20,520	<0,0001	1>2-3	19,163	<0,0001	1-2>3
<i>S. adustus</i>	8,296	0,016	1<3	17,187	<0,001	1-2<3	0,561	0,761	-
<i>S. partitus</i>	0,515	0,773	-	3,852	0,146	-	20,348	<0,0001	1-2<3
<i>S. planifrons</i>	10,494	0,005	1-2>3	4,493	0,106	-	9,681	0,008	1-2<3

Tableau VII-3. Résultats des tests de Kruskal-Wallis sur les données densités des 8 espèces herbivores ayant montré préalablement une corrélation avec la dégradation de l'habitat (classes de dégradation). La classe de dégradation (1) correspond à un habitat peu dégradé, la classe (2) à un habitat moyennement dégradé et la classe (3) à un habitat dégradé. Le nom complet des espèces est donné dans l'Annexe 1.

La dégradation de l'habitat a un impact sur les communautés d'herbivores. Cependant, les populations de quelques espèces seulement présentent une structure en relation avec les différents états de santé du récif. Les espèces *Microspathodon chrysurus* et l'oursin *Diadema antillarum* vivent préférentiellement dans les récifs peu dégradés. Finalement, seules quelques espèces dont les populations se développent, profitent de la dégradation de l'habitat. Qu'il s'agisse des récifs bio-construits ou rocheux, les populations de *Sparisoma atomarium* et *Sparisoma aurofrenatum* augmentent avec la dégradation du milieu, contrairement aux populations de *Stegastes partitus* et *Stegastes adustus* qui s'accroissent uniquement sur un type d'habitat, respectivement rocheux et bio-construit.

Chapitre VIII. Discussion générale



Un des buts fondamentaux de l'écologie est de déterminer les facteurs influençant la structure des communautés naturelles et leur rôle respectif. La structure des communautés est en étroite relation avec les conditions du milieu, aussi bien physiques que biologiques. Plusieurs études ont examiné les effets des variables du substrat sur la composition des peuplements de poissons récifaux (Luckhurst & Luckhurst 1978, Bell & Galzin 1984, Sale & Douglas 1984, Roberts & Ormond 1987, Chabanet *et al.* 1997, Öhman & Rajasuriya 1998). Dans les récifs coralliens, les coraux forment une structure complexe, abritant une variété de microhabitats favorisant ainsi l'augmentation de la diversité des poissons (Luckhurst & Luckhurst 1978, Carpenter *et al.* 1981) et parfois leur abondance (Chabanet *et al.* 1997). Les récifs artificiels sont notamment utilisés sur ce principe pour créer de la complexité à l'habitat et attirer des poissons dans des zones de faible productivité (Bohnsack *et al.* 1997, Grossman *et al.* 1997). En fonction du type de récif, les différences de structure de l'habitat peuvent donc être à l'origine de communautés ichthyologiques distinctes.

Au cours de ce travail, les récifs de la façade caraïbe martiniquaise ont été étudiés. Les relevés benthiques ont permis de discriminer les deux grands types d'habitat : récifs bio-construits et récifs constitués de communautés coralliennes sur roches (nommé « récif rocheux »). La différenciation a été mise en évidence dans la composition benthique et notamment au travers du compartiment corallien. La mise en parallèle de ces résultats avec la structure du peuplement ichthyologique associé a révélé des correspondances et des divergences entre les deux types d'habitat, et également au sein de chacun des types selon les différents états de santé du récif.

Ce chapitre de discussion se focalise dans un premier temps sur le compartiment benthique en s'attachant à exposer des hypothèses explicatives quant-aux différences rencontrées entre les deux types de récifs, mais également entre les états de santé. Puis, dans un second temps, la structure ichthyologique associée à chaque type d'habitat est abordée dans un cadre général (à l'échelle de l'île), mais aussi selon le type de récif et leur état de dégradation. Des hypothèses sont ensuite formulées afin d'expliquer les différences de structures ichthyologiques observées et la spécificité des espèces caractéristiques pour un état de santé. Une dernière partie traite ensuite des herbivores, compartiment important dans ce contexte de résilience et de dégradation des récifs.

1. Structure de l'habitat

L'analyse de l'habitat au travers des recouvrements des catégories benthiques a permis de classer les 14 sites selon deux critères : le type de récif et l'état de santé du récif. Deux types de récifs ont été identifiés et trois classes d'état de santé. Ainsi, au final, six habitats distincts ont été étudiés durant cette étude. La structure de chaque type de récif étant différente, la dégradation ne se manifeste pas de la même manière sur les récifs. Chaque critère a donc été analysé indépendamment et sera discuté séparément.

1.1. Constitution benthique, reflet du type de récif

a. Au travers des catégories benthiques

Les récifs coralliens de la Martinique présentent des peuplements benthiques aux recouvrements très variables comme de nombreux récifs de la Caraïbe (ex : García-Sais *et al.* 2005, Miller *et al.* 2005). La couverture en corail vivant par exemple, varie très fortement en fonction des sites avec des taux pouvant être très faibles (environ 8%) et d'autres relativement élevés (environ 54%) par rapport à de nombreux récifs caribéens. En effet, alors que de nombreux suivis des récifs coralliens de la Caraïbe montrent une baisse de la couverture corallienne avec des taux inférieurs à 30% en 2008 (maximum de 29% au Panama, 28% au Mexique, 26,1% aux Iles Vierges américaines, 26% au Costa Rica, 24,5% à Anguilla, 24% au Honduras, et inférieur à 20% au Guatemala, Antigua, St Eustache et Trinidad et Tobago - Wilkinson 2008), six des sites d'étude ont un taux de recouvrement en corail supérieur à cette valeur. Même l'île non habitée de Navassa, peu soumise à des pressions anthropiques, a vu sa couverture corallienne diminuer et atteindre 26,1% en 2002 (Miller & Gerstner 2002). Les six sites présentent donc des taux de recouvrement en corail équivalents à ceux des récifs les plus coralliens de la Caraïbe (maximum de 37,5% en Jamaïque ; 38% autour des îles Turks et Caïcos, 38,1% à Grenade, 39% dans le Sud Floride, 40% en République Dominicaine, 50% à Cuba, 51% au Venezuela, 51,9% à Puerto-Rico, et en moyenne 40% à Curaçao et 50% à Bonaire – Wilkinson 2008) à l'exception de ceux de Flower Garden Banks qui présentent les plus forts recouvrements de la Caraïbe (entre 49,55 et 64,13% - Miller *et al.* 2008). De plus, le recouvrement corallien des autres îles des Antilles françaises n'excédant pas les 30% (Bouchon *et al.* 2008), la Martinique posséderait en 2009 les plus fortes couvertures en corail vivant des récifs français caribéens.

Le taux de recouvrement en corail dépend néanmoins du type de récif. L'étude de la composition benthique des 14 sites a permis d'identifier 7 constituants benthiques majeurs des récifs ouest martiniquais. Ces constituants majeurs ont permis de discriminer très nettement deux grands types de récif : le récif bio-construit et le récif rocheux. Cinq catégories benthiques interviennent essentiellement dans cette différenciation en fonction de leur importance : corail, éponge, turf, sable et débris corallien. Bien que tous les sites présentent des quantités variables de ces catégories, de forts pourcentages de recouvrement en corail, turf et débris coralliens sont plutôt caractéristiques de sites bio-construits, alors que de forts pourcentages de recouvrement en éponges et en sable sont plutôt rencontrés sur les sites rocheux. Plusieurs facteurs peuvent expliquer ces différences de structure benthique entre les deux habitats tels que l'âge des récifs, les stratégies de reproduction et de compétition des organismes, et leur réponse face aux différentes pressions environnementales.

La formation et l'âge des récifs peuvent avoir une influence sur la quantité de corail et d'éponge présente sur le récif. Compte tenu des stratégies de reproduction et des vitesses de croissance très contrastées de ces catégories d'« organismes », un substrat rocheux récent sera plus facilement et rapidement colonisé par les éponges (Vermeij 2006). Cependant, avec le temps et dans le cas de conditions environnementales propices au développement corallien, les colonies coralliennes vont se développer et former des édifices plus ou moins grands selon le stade de développement (pâtés, récifs frangeants, barrières, atoll ; Achituv & Dubinsky 1990). Les récifs géologiquement anciens peuvent par conséquent présenter de forts recouvrements coralliens, expliquant les différences observées entre les deux types de récifs. Les récifs bio-construits possèdent donc une plus grande couverture corallienne issue de la croissance lente des coraux sur plusieurs milliers d'années et de leur mode de reproduction asexuée.

Cette évolution et expansion des coraux peuvent également avoir des répercussions sur d'autres catégories benthiques, notamment sur l'espace occupé par le turf ou encore les quantités de sable et de débris coralliens rencontrés. Les taux de recouvrement en débris coralliens sont positivement corrélés avec l'augmentation du recouvrement corallien. Les récifs bio-construits possédant d'avantage de coraux, notamment des espèces digitées très fragiles, ces récifs sont plus sensibles aux diverses pressions mécaniques et sont donc susceptibles de présenter de plus grandes quantités de débris coralliens. La quantité de turf est également positivement corrélée avec le recouvrement corallien pour les récifs bio-construits, mais aussi avec celui en débris coralliens. L'augmentation de ces deux catégories favorise donc la présence de turf, qui après la mort des coraux se développe rapidement leur squelette

calcaire. Un taux minimal de mortalité corallienne naturelle est responsable d'un recouvrement minimal en turf sur tous les sites coralliens très construits. En revanche, sur des sites peu construits où les coraux sont moins nombreux, le turf est présent en moins grande quantité. Bien que la quantité de sable sur les récifs soit en premier lieu dépendante de leur géomorphologie, le développement horizontal des coraux peut aussi contribuer à la diminution des zones sableuses du récif au fil du temps, en comblant les espaces vacants. Cette explication est soutenue en partie par la corrélation négative obtenue entre les taux de recouvrement en corail et en sable et la différence de proportions de sable constatée entre les deux types de récifs.

b. Au travers du compartiment corallien

Les récifs coralliens des Antilles présentent une biodiversité beaucoup moins riche que celle de la région Indo-Pacifique. Seulement 65 à 75 espèces de coraux constructeurs y ont été recensées alors qu'au moins 794 espèces de coraux Scléactiniaires interviennent dans la construction des récifs coralliens mondiaux (Spalding *et al.* 2001). En Martinique, 45 espèces de coraux ont été identifiées à travers différentes études (Bouchon & Laborel 1986, Bouchon *et al.* 1987). Lors de la présente étude, réalisée uniquement entre 8 et 12 m de profondeur sur la façade Caraïbe, 30 espèces ont été observées. La majorité d'entre elles sont ubiquistes puisque 25 sont présentes sur les deux types d'habitats et 19 sur plus de la moitié des sites échantillonnés. Néanmoins, parmi toutes ces espèces, sept se distinguent des autres par leur présence sur l'ensemble des sites : *Agaricia sp.*, *Madracis decactis*, *Porites astreoides*, *Meandrina meandrites*, *Millepora sp.*, *Siderastrea siderea*, et *Montastraea cavernosa*. Ces espèces courantes en Martinique sont également très communes sur l'ensemble des récifs de la région Caraïbe (ex : Waddell & Clarke 2008). Malgré ces similitudes, les sites étudiés montrent une forte hétérogénéité dans la structure de leurs communautés coralliennes.

L'utilisation de différentes analyses a permis de discriminer les sites en fonction des deux types de récifs sur la base de leur composition benthique globale (chapitre IV). L'étude du compartiment corallien a révélé par ailleurs certaines particularités propres à chaque type de récif. En effet, bien que la richesse spécifique totale entre les deux habitats ne soit pas différente, l'habitat bio-construit se distingue par une richesse spécifique moyenne plus élevée ainsi qu'un recouvrement corallien généralement plus important. L'analyse approfondie de la structure du peuplement corallien a également permis d'identifier des espèces caractéristiques du type habitat par leur présence et/ou abondance. Les sites bio-construits sont majoritairement constitués de coraux massifs appartenant aux Faviidae du genre *Montastraea*

(*M. faveolata*, *M. annularis*, *M. cavernosa*) et de coraux digités appartenant aux Pocilloporidae du genre *Madracis* (*M. mirabilis*, *M. decactis*). Les récifs rocheux quant-à eux sont dominés par des coraux encroûtants de la famille des Meandrinidae (*Meandrina meandrites*) et des Milleporidae (*Millepora sp.*). Les espèces dominantes des récifs bio-construits martiniquais sont caractéristiques des récifs coralliens bien développés de la Caraïbe. En effet, depuis la disparition des *Acropora spp.* au début des années 80 (Aronson & Precht 2001), les complexes à *Montastraea spp.* sont les principaux constructeurs des récifs caribéens et dominant de nombreux récifs de la Caraïbe, du Flower Garden Bank au nord dans le Golfe du Mexique (Waddell & Clarke 2008) à Curaçao au sud (Bruckner & Bruckner 2003, Sandin *et al.* 2008a) en passant par les Iles Vierges Américaines (Nemeth *et al.* 2003).

1.2. Structure benthique et état de santé des récifs martiniquais

D'une manière générale, un récif en bon état de santé ou non dégradé est associé à des conditions oligotrophiques des masses d'eau (Smith *et al.* 2001). Ces conditions font qu'un récif en bon état écologique est caractérisé par une couverture en corail vivant élevée, une couverture en macroalgues relativement réduite et de faible hauteur ainsi qu'un fort taux d'herbivorie (McManus & Polsenberg 2004). Cependant, les récifs coralliens sont de plus en plus confrontés à de nombreuses pressions (naturelles et anthropiques – chapitre I - §1.2b) et leur état de santé va dépendre de leur résilience. Cette notion de « résilience » peut se définir comme la capacité d'un écosystème à absorber les chocs, à résister aux phases de changements et se régénérer après des perturbations naturelles ou anthropiques (Nyström *et al.* 2000). Une composante essentielle de la résilience est la capacité d'un écosystème à maintenir ses fonctions et ses processus écologiques « clés » après une perturbation soit en résistant soit en s'adaptant aux changements (Gunderson 2000, Carpenter *et al.* 2001, Nyström & Folke 2001). Pour les récifs coralliens, il s'agit de la capacité des récifs à absorber les perturbations récurrentes et à maintenir des systèmes dominés en coraux plutôt que d'évoluer vers des systèmes dominés par les macroalgues (Hughes *et al.* 2007a). Cependant, la résilience varie en fonction des espèces de coraux et dépend de la nature et la fréquence des sources de pressions (ex : Tomascik & Sander 1987). Au cours de l'étude, les différences de structure benthique entre les sites d'un même type de récif ont pu être reliées à des états de santé distincts des récifs.

a. Détermination de l'état de santé des récifs

Précédemment, nous avons vu que la structure des communautés benthiques des sites pouvait permettre d'identifier et de caractériser un type de récif. Cependant, des différences de structure ont également été observées entre les sites d'un même habitat, reflétant des états de santé différents. En effet, l'étude des pourcentages de recouvrements des catégories benthiques a permis l'élaboration d'une classification selon 3 niveaux de dégradation (site peu dégradé – moyennement dégradé – dégradé) pour chaque type de récif en fonction des proportions de quatre constituants majeurs (corail, turf, macroalgues et éponge ou algues calcaires encroûtantes selon le type de récif, respectivement bio-construit ou rocheux).

La dégradation constatée des sites rocheux et bio-construits se manifeste par une diminution du recouvrement corallien et du turf au profit des macroalgues. La baisse du taux de recouvrement des algues calcaires encroûtantes sur les récifs rocheux est également un critère de classification et signe de dégradation, alors que l'augmentation du taux de couverture en éponges est pris en compte pour les récifs bio-construits. Dans les zones de perturbations récurrentes ou permanentes, la mort des coraux va favoriser l'implantation et le développement des macroalgues (Aronson & Precht 2006). Des phénomènes de compétition intense pour l'espace entre les macroalgues et les colonies coralliennes restantes peuvent ensuite se produire, poursuivant et accentuant le déclin des communautés coralliennes (Littler & Littler 1985, Knowlton 2001, McManus & Polsenberg 2004). Les mêmes processus de compétition entre les macroalgues et les algues calcaires encroûtantes sont probablement responsables de la diminution du taux de recouvrement observée de ces dernières. Parallèlement à l'accroissement de la couverture macroalgale, la dégradation des sites bio-construits est caractérisée par une augmentation du taux de recouvrement en éponges. Ce phénomène a déjà été observé en 2007 en Floride (Lapointe *et al.* 2007). Une prolifération d'éponges perforantes sur des récifs dégradés serait associée à un enrichissement en nutriments (Pastorok & Bilyard 1985, Ward-Paige *et al.* 2005). Les éponges se nourrissent essentiellement d'ultraplancton par filtration. Par conséquent, les apports terrigènes et la pollution organique, dans des concentrations modérées, peuvent profiter indirectement aux éponges en fournissant des nutriments favorisant la prolifération et la croissance des bactéries qu'elles consomment (Rützler 2004). Grâce aux bornes définies pour les recouvrements de chaque catégorie benthique, la composition du peuplement benthique peut donc renseigner sur l'état de santé des récifs et être considérée comme un critère de classification des sites.

A une époque où les récifs sont soumis à une multitude de pressions grandissantes et se dégradent fortement, le suivi de leur condition est devenu une préoccupation majeure. De nombreux scientifiques à travers le monde se sont focalisés sur cette thématique et utilisent pour la plupart des méthodes de suivi quantitatives basées sur l'évolution des compartiments coralliens (pourcentage de couverture, nombre et présence/absence des espèces, colonies malades, colonies cassées,...) et macroalgues (Wilkinson 2008). A partir des diverses données recueillies, certains chercheurs emploient des indices multimétriques qui permettent d'intégrer, de condenser, et de résumer l'information sans en perdre (Jameson *et al.* 1998, Jameson *et al.* 2001). La plupart du temps, les études quantitatives et l'utilisation de ces indices sont souvent contraignantes, principalement en raison du temps nécessaire à l'échantillonnage et aux traitements des données. Afin de faciliter l'identification de l'état de santé des récifs et d'augmenter l'échelle des suivis, des scientifiques ont travaillé sur la mise en place d'indices qualitatifs ou semi-quantitatifs d'évaluation de la dégradation des sites (Jameson *et al.* 1999, Bouchon *et al.* 2004). Bouchon *et al.* (2004) ont ainsi élaboré une méthode visuelle d'estimation rapide de l'état de santé des récifs coralliens selon 4 classes. L'inconvénient d'une telle méthode est lié à son caractère subjectif responsable d'erreurs inhérentes à l'appréciation de l'observateur. Toutes les méthodes d'études présentent donc leurs avantages et leurs inconvénients.

La classification élaborée au cours de ce travail peut être un outil pour l'évaluation et le suivi des récifs martiniquais. Néanmoins, cette méthode quantitative d'évaluation n'a été définie que sur deux grands types d'habitat à une seule profondeur (rocheux et crête récifale bio-construite à 10 m). Un élargissement de l'étude à une plus grande variété d'habitats récifaux devrait donc être envisagé au préalable. Chaque type d'habitat ayant une composition benthique propre, l'étude d'une multitude d'habitats à diverses profondeurs permettrait de suivre efficacement l'évolution des récifs face aux différentes pressions (récif rocheux : 3-5 m, 15-20 m, et >20 m ; récif bio-construit : platier récifal à 3-5 m, 10 m, pente externe à 10 m, 15-20 m et >20 m). Par la suite, une étude sur ces mêmes habitats dans d'autres îles des Antilles permettrait de vérifier la validité de la classification obtenue à plus grande échelle et ainsi de comparer facilement les récifs de la Caraïbe entre eux et leur évolution face aux différents stress environnementaux sur la base de données quantitatives.

Cependant, cette classification des récifs a ses limites. L'échelle de dégradation définie dans l'étude ne comporte que trois classes d'état de santé de récif dont deux clairement distinctes (peu dégradé et dégradé). Entre ces deux états de santé, un seul état appelé « moyennement dégradé » a pu être déterminé, probablement à cause du nombre réduit de sites

d'échantillonnage. Une étude réalisée sur d'avantage de sites aurait peut-être permis d'établir plus de classes ou au contraire n'aurait peut-être pas permis d'en établir facilement. En effet, le passage d'un récif d'un état peu dégradé (1) vers un état dégradé (3) se fait plus ou moins rapidement, par une succession d'étapes et de phases. En multipliant les sites échantillonnés, cette phase intermédiaire serait mieux représentée et pourrait se matérialiser sur des analyses exploratoires par un gradient continu de sites (de phases différentes) entre celui le plus dégradé et celui le moins dégradé. La détermination de classes serait alors difficile. Néanmoins, malgré l'élaboration de cette classification à partir d'un nombre de sites relativement faible, l'échelle de dégradation des deux types de récif mise en place peut servir d'outil (comme dans la présente étude), pour identifier les espèces concernées par la dégradation, en se basant essentiellement sur les classes extrêmes (1 et 3).

b. Les coraux martiniquais face à la dégradation

De nombreuses études ont montré l'impact des pressions naturelles et anthropiques sur les récifs et les organismes associés, notamment sur les coraux. Ces pressions peuvent en effet perturber les colonies coralliennes en agissant sur leur comportement, leur métabolisme et l'association symbiotique avec les zooxanthelles, leur croissance et sur le recrutement larvaire. Cependant, les seuils de tolérance face aux diverses pressions sont différents selon les espèces. Ces variations interspécifiques ont notamment été mises en évidence par de forts stress sédimentaires (Rogers 1990, Fabricius 2005), des activités récréatives (Hawkins & Roberts 1993, Tratalos & Austin 2001), des phénomènes d'eutrophisation (Tomascik & Sander 1987), des stress thermiques et cycloniques (Wilkinson 2008, Rousseau *et al.* 2010) et des polluants toxiques divers (Ramade & Roche 2006, Haapkylä *et al.* 2007). Ainsi, dans la Caraïbe, des scientifiques ont montré par exemple que les espèces *Porites astreoides*, *Porites porites*, *Siderastrea radians* et *Agaricia agaricites*, étaient les plus résistantes à l'eutrophisation (Tomascik & Sander 1987). García *et al.* (2003) ont par ailleurs mis en évidence une tolérance plus élevée à la sédimentation des espèces *Montastraea cavernosa*, *Porites astreoides* et *Diploria strigosa*. Toutes ces études traitent en général d'une seule pression et font souvent abstraction de l'effet des autres perturbations existantes dans le milieu environnant. Dans le milieu naturel, les espèces de coraux doivent endurer l'effet conjugué de plusieurs sources de pressions et donc seules les plus résistantes subsistent.

L'étude comparative des communautés de coraux des sites bio-construits dégradés et peu dégradés a permis de montrer une distinction dans la structure des deux communautés. Le milieu peu dégradé est constitué majoritairement de coraux massifs et digités dont les

principales espèces sont *Montastraea annularis*, *Montastraea faveolata* et *Madracis mirabilis*. Les sites dégradés en revanche sont caractérisés par une espèce encroûtante de Poritidae, *Porites astreoides*, qui semble mieux résister aux différents stress environnementaux et continue à se développer. Cette espèce a été enregistrée comme ayant un fort recrutement depuis les années 1975 dans la Caraïbe (Bak & Engel 1979, Rogers *et al.* 1984) et ses populations récupèrent rapidement après des perturbations (Lirman & Miller 2003). Green *et al.* (2008) ont montré que cette espèce profitait de l'espace laissé vacant après la mort des colonies des autres espèces pour proliférer. Ainsi sa population a considérablement augmenté depuis les années 70 (+30%), pour devenir maintenant une des plus abondantes des récifs caribéens peu profonds (<6m). D'autres chercheurs avaient déjà constaté l'expansion de plusieurs espèces de coraux à la suite des fortes mortalités d'*Acropora spp.* induites par la maladie de la bande blanche dans les années 80, notamment l'expansion de *Porites spp.* (Aronson & Precht 2001).

L'espèce *Porites astreoides* est l'une des espèces édifiant les plus petites colonies coralliennes de la Caraïbe, mais dispose de caractéristiques biologiques pouvant potentiellement contribuer à sa survie face aux pressions. En effet, sa résilience peut être augmentée par son développement encroûtant (Knowlton 2001), sa courte longévité (Soong 1991), sa stratégie de reproduction basée sur l'autofécondation (Brazeau *et al.* 1998), sa fécondité relativement élevée (Chornesky & Peters 1987, McGuire 1998) et sa production et émission directe de larves (« brooders » - McGuire 1998) qui s'installent souvent à fortes densités (Bak & Engel 1979). De plus, *Porites astreoides* se développe dans une multitude d'habitats peu profonds, dont certains sont peu propices à la croissance des autres coraux (Tomascik & Sander 1987). Ainsi, l'espèce est relativement résistante aux hausses des températures (Gates 1990), à l'eutrophisation (Tomascik & Sander 1987) ou encore aux fortes sédimentations (Morelock *et al.* 1983, Gleason 1998), même si cette dernière est controversée (Bak 1978). Cette résistance est probablement le résultat d'une longue évolution. En effet, des analyses sur des récifs datant du Pléistocène ont démontré que *Porites astreoides* était présente dans les récifs caribéens depuis des millénaires (Pandolfi & Jackson 2006) et qu'elle avait été moins affectée que d'autres Scléactiniaires par les conditions défavorables (fortes turbidités, baisse des températures) du début du Miocène ayant favorisé l'expansion des coraux eurytopiques. Toutes ces caractéristiques biologiques et évolutives semblent donc expliquer la dominance de *Porites astreoides* sur les récifs dégradés de Martinique et en général dans la Caraïbe.

2. Structure du peuplement ichthyologique

Plus de 4000 espèces de poissons Téléostéens, soit environ 18% des espèces mondiales, fréquentent les récifs coralliens (Spalding *et al.* 2001). Selon Bellwood (1996, 1998), la définition de « poissons récifaux » pour désigner les poissons des récifs coralliens est ambiguë car la distribution des familles de poissons caractéristiques de cet écosystème n'est pas restreinte à cet habitat. Par conséquent, Bellwood (1998) définit les « poissons récifaux » comme les espèces vivant sur les récifs coralliens. Robertson (1998) ne limite pas les « poissons récifaux » à l'écosystème corallien mais les définit comme les espèces vivant sur le substrat solide que forment les récifs de coraux ou inorganiques. La présente étude traitant des peuplements de poissons de deux types d'habitat récifal, le terme « poisson récifal » fait donc ici référence à la définition de Robertson (1998).

Au cours de ce travail, les peuplements de poissons récifaux ont été étudiés (excepté les blennies, gobies et espèces cryptiques) et des assemblages d'espèces distincts ont été identifiés selon les habitats. Les assemblages de poissons au sein d'un habitat reposent sur différents paramètres. Deux théories ont été proposées pour expliquer ces assemblages. La première est basée sur la théorie du déterminisme, c'est-à-dire que les poissons récifaux ont développé des exigences pour un habitat spécifique, réduisant la compétition pour des ressources limitées et ainsi permettant la coexistence d'un grand nombre d'espèces spécialisées (Smith 1977). A l'inverse, la seconde théorie repose sur celle du chaos présentant les assemblages de poissons récifaux comme hautement variables et imprévisibles au cours du temps (Sale 1974). Les individus et les espèces ayant colonisé avec succès l'espace disponible sont fortement influencés par des processus stochastiques. En résumé, l'hypothèse du déterminisme met l'accent sur la notion de la stabilité, la constance, la similarité et les facteurs déterministes dans la structure des communautés, alors que l'hypothèse du chaos insiste sur l'importance de la variabilité, des différences et des facteurs stochastiques. Des études supportant l'une ou l'autre des théories peuvent être rencontrées, mais pour Bohnsack (1983), les deux théories sont valides, alternativement, pour les communautés de poissons des récifs coralliens.

Les caractéristiques spatiales des habitats côtiers représentent une mosaïque de substrats offrant potentiellement des bénéfices aux poissons en fonction des espèces, de leurs traits de vie, et de leur stade de croissance (Sale 1991, Jones & McCormick 2002). Les patterns de distribution des poissons récifaux dans les mangroves, herbiers et récifs coralliens peu profonds sont le résultat de réponses comportementales à des habitats préférés pour la

disponibilité des ressources (ex : espace, abri, nourriture ; Jones 1991) et pour la reproduction (Robertson 1991) mais aussi d'interactions écologiques, telles que les différences de survie induites par des pressions de prédation ou de compétition différentes entre divers habitats (Hixon 1991, Roberts 1996). Le type d'habitat est donc considéré comme un des facteurs les plus importants, déterminant la variabilité spatiale de l'assemblage des peuplements de poissons côtiers (Aguilar *et al.* 2004, Gratwicke & Speight 2005a, Gratwicke *et al.* 2006). Núñez-Lara *et al.* (2005) ont d'ailleurs constaté que les facteurs géomorphologiques et les pressions anthropiques influencent la composition des peuplements ichthyologiques. Enfin, Feary *et al.* (2007) ont émis l'hypothèse du rôle majeur de l'état de santé de l'habitat dans l'assemblage des espèces de poissons associées aux coraux. La mise en évidence au cours de notre étude de différences de structure des communautés ichthyologiques entre les deux habitats récifaux de la façade caribéenne martiniquaise, mais également en fonction de l'état de santé du récif corrobore par conséquent les travaux de ces chercheurs.

2.1. Le peuplement ichthyologique récifal de la côte ouest de la Martinique

a. La richesse ichthyologique en Martinique

La diversité ichthyologique du bassin caribéen comprend près de 1400 espèces de poissons (Spalding *et al.* 2001). En considérant toutes les espèces benthiques et pélagiques des trois écosystèmes marins côtiers, environ 300 espèces fréquentent les côtes martiniquaises (Bouchon & Laborel 1986, Bouchon-Navaro *et al.* 1992, Louis *et al.* 1995 ; OMMM données non publiées). Lors d'une étude sur les Petites Antilles, Bouchon-Navaro *et al.* (2005) ont recensé 228 espèces dont 150 en Martinique, toutes espèces confondues (gobies, blennies et espèces cryptiques), sur 10 habitats (dont des zones d'herbiers), de 0 à 55 m de profondeur. Les 136 espèces recensées pendant la présente étude semblent donc être un total relativement élevé puisqu'un nombre d'habitats bien inférieur a été échantillonné et de plus, à une seule profondeur. Néanmoins, de nombreux travaux effectués dans la Caraïbe relèvent une richesse spécifique totale similaire : par exemple au Mexique, Núñez-Lara & Arias-González (1998) ont recensé 134 espèces, et Loreto *et al.* (2003) 136 espèces. En revanche, des richesses totales plus faibles ont été comptabilisées en Guadeloupe (121 espèces) et à Saint Barthélémy (101 espèces) par Bouchon *et al.* (2008). Ces derniers résultats se rapprochent d'avantage du recensement réalisé à l'échelle de nos transects (123 espèces) et non des sites. Par conséquent, le nombre d'espèces observées va dépendre des habitats inventoriés, mais également de

l'effort d'échantillonnage, la richesse spécifique augmentant avec ce dernier (jusqu'à un seuil).

Les résultats obtenus pendant ce travail sont donc difficilement comparables avec d'autres études en raison de la diversité des techniques d'échantillonnage (méthode des points fixes ou linéaire, longueur et largeur variable des transects...) et des unités géomorphologiques existantes (platier récifal, pente externe, récif entier, pâtés dispersés...). Certaines études peuvent prendre en compte l'intégralité du peuplement (avec ou sans les espèces cryptiques – Garpe & Öhman 2003, Aguilar-Perera & Appeldoorn 2008), alors que d'autres se focalisent uniquement sur quelques familles ou espèces cibles (Chiappone *et al.* 2000, Beets *et al.* 2003, Ashworth & Ormond 2005). La discussion et la comparaison de nos résultats avec d'autres travaux seront donc réalisées avec des données appropriées, en utilisant par exemple préférentiellement les proportions relatives plutôt que les effectifs ou biomasses absolues des sites/familles/ espèces ou groupes trophiques.

b. Dominance, richesse spécifique et composition en espèces

De nombreuses espèces de poissons rencontrées pendant l'étude sont ubiquistes. Néanmoins, cette notion d'ubiquité des espèces varie en fonction de l'échelle considérée. En effet, la présence de la majorité des espèces sur les deux types de récifs (108 espèces) leur confère le statut d'ubiquiste à l'échelle de la façade Caraïbe. Cependant, en considérant le fractionnement des récifs engendré par les différents états de santé déterminés auparavant (6 habitats), seulement 46 espèces sont réellement ubiquistes. Parmi ces espèces, 28 présentent une large répartition par leur présence sur l'ensemble des sites prospectés. Les fréquences d'occurrence des espèces inventoriées ont également mis en évidence un faible nombre d'espèces permanentes (11 espèces - >75%) et un grand nombre d'espèces rares (84 espèces < 25%). Ce nombre important d'espèces rares est typique des récifs coralliens et régulièrement constaté (ex : Aguilar *et al.* 2004, Fariña *et al.* 2005, Núñez-Lara *et al.* 2005). Ces espèces rares sont probablement à l'origine en partie de la supériorité des richesses spécifiques sur les sites rocheux. Néanmoins une certaine stabilité du peuplement dans ces occurrences a été démontrée car les mêmes proportions d'espèces permanentes, fréquentes, peu fréquentes et rares constituant le peuplement de chacun des sites étudiés ont été observées (peu importe l'habitat). Une certaine stabilité est également rencontrée dans la richesse spécifique à l'échelle du transect. En effet, une richesse spécifique moyenne constante est relevée sur les transects de l'ensemble de la façade caribéenne, quelque soit le type d'habitat et son état de santé.

Ce dernier résultat d'une richesse spécifique moyenne constante sur l'ensemble de la façade caribéenne va à l'encontre de nombreuses études qui montrent des différences de richesses spécifiques entre différents biotopes (Arias-González 1998, Nagelkerken *et al.* 2000a, Nagelkerken *et al.* 2001, Mateo & Tobias 2007), et notamment une diminution du nombre d'espèces avec la dégradation de l'habitat (Bell & Galzin 1984, 1988, Wilson *et al.* 2006). Cependant, Dominici-Arosemena & Wolff (2005) ont montré que la richesse spécifique était finalement plus fonction de la complexité structurelle de l'habitat que du type de substrat. Cette notion de complexité est définie dans le dictionnaire Larousse comme « caractère de ce qui est complexe, qui comporte des éléments divers qu'il est difficile de démêler ». L'étude de la complexité est donc un problème multivarié qui doit faire référence à plusieurs aspects de la structure et de la composition de l'habitat. De nombreux travaux se sont focalisés sur les relations entre la richesse spécifique en poissons et la complexité de l'habitat à des échelles locales (Risk 1972, Luckhurst & Luckhurst 1978, Roberts & Ormond 1987, McClanahan 1994, Caley & John 1996, Beukers & Jones 1997, Ferreira *et al.* 2001, Gratwicke & Speight 2005a, b, Lingo & Szedlmayer 2006). Toutes ces études ont employé une multitude de méthodes pour étudier la complexité de l'habitat, rendant difficile l'extrapolation des résultats à des conclusions générales. Cependant, la plupart des scientifiques examinent simplement une ou deux variables parmi les six principales reconnues comme définissant la complexité de l'habitat. Ces six variables sont (1) la complexité topographique ou rugosité du substrat (Risk 1972, Luckhurst & Luckhurst 1978, Roberts & Ormond 1987, Jennings *et al.* 1996, Chabanet *et al.* 1997, Öhman & Rajasuriya 1998), (2) la diversité du substrat (Roberts & Ormond 1987, Öhman & Rajasuriya 1998), (3) la diversité de la taille des anfractuosités pour le refuge de la faune (Roberts & Ormond 1987), (4) le relief vertical ou hauteur de l'architecture du substrat (Luckhurst & Luckhurst 1978, Molles 1978), (5) le pourcentage de corail vivant (Carpenter *et al.* 1981, Bell & Galzin 1984, Sano *et al.* 1984) et (6) le pourcentage de substrat dur (Khalaf & Kochzius 2002). Si dans la plupart des travaux la rugosité apparaît positivement corrélée avec la richesse spécifique en poissons observée, les relations entre cette dernière et les autres variables de complexité sont moins évidentes. La couverture en corail vivant est un exemple particulièrement controversé ; de nombreux scientifiques présentant des données soutenant la relation positive entre la richesse spécifique en poissons observée et la couverture corallienne vivante (Carpenter *et al.* 1981, Bell & Galzin 1984, Sano *et al.* 1984, Lewis 1997) alors que d'autres ne relèvent aucune relation significative (Sale & Dybdahl 1975, Luckhurst & Luckhurst 1978, Roberts & Ormond 1987). La relation positive entre la richesse spécifique ichthyologique et la couverture

en corail ne faisant pas l'unanimité au sein du consortium scientifique, la stabilité du nombre d'espèces à l'échelle des transects constatée dans notre étude pourrait néanmoins refléter l'homogénéité de la rugosité entre les différents sites échantillonnés. En revanche, à l'échelle du type de récif, une explication possible de la supériorité du nombre total d'espèces observées sur les récifs rocheux est la proximité d'autres biotopes (herbiers, algueraies, milieu pélagique). La connectivité entre les différents biotopes pourrait ainsi expliquer la présence d'espèces considérées comme rares (de passage) pour ces récifs rocheux. A l'échelle du paysage, ces récifs révéleraient probablement une plus grande mosaïque de micro-habitats. Un élargissement de l'échelle d'étude permettrait de répondre à cette question avec précision.

Comme bien souvent dans les écosystèmes récifaux (Aguilar *et al.* 2004, Fariña *et al.* 2005, Floeter *et al.* 2007), les espèces dominantes sur l'ensemble de l'île constituent la majeure partie des effectifs du peuplement ichtyologique (13 espèces totalisent plus de 90% des effectifs). Ainsi, plusieurs espèces de Pomacentridae contribuent à la forte dominance de cette famille (entre 55 à 74% des effectifs) sur les récifs de Martinique. De nombreuses études ont montré la dominance de cette famille en termes d'effectifs dans les récifs coralliens mondiaux : au Japon (Lecchini *et al.* 2003), en Colombie (Mejía & Garzón-Ferreira 2000), au Venezuela (Fariña *et al.* 2005), dans le Golfe de Mexique (Rooker *et al.* 1997) ou encore à Porto Rico (Aguilar-Perera & Appeldoorn 2008). En nombre d'espèces, la famille des Serranidae est en revanche de loin la plus riche, comme observé dans d'autres études de la Caraïbe (Jones & Thompson 1978, Bouchon *et al.* 1987, Pattengill-Semmens 1998, Floeter & Gasparini 2000, González-Gándara 2003). Les espèces dominantes des récifs de Martinique (*Stegastes partitus*, *Chromis multilineata*, *Thalassoma bifasciatum*, *Chromis cyanea*, *Halichoeres garnoti*, *Stegastes planifrons*, *Clepticus parrae*) sont typiquement les plus fréquemment rencontrées dans le reste de la Caraïbe (Rooker *et al.* 1997, Mejía & Garzón-Ferreira 2000, Loreto *et al.* 2003, Fariña *et al.* 2005, González-Sansón *et al.* 2009b), mais ne sont pas forcément dans le même ordre d'importance que d'autres études. La majorité de ces espèces étant de petite taille, leur abondance a donc une répercussion importante sur le spectre de taille du peuplement et explique la dominance des individus inférieurs à 15 cm. La prépondérance d'individus de petites tailles est d'ailleurs aussi une caractéristique des récifs coralliens en relation avec la présence des nombreux trous servant de refuges sur ces édifices (Floeter *et al.* 2004).

c. Densités et biomasses ichtyologiques des récifs martiniquais

Les densités et les biomasses ichtyologiques totales relevées pendant l'étude sont très hétérogènes entre les différents sites de la façade caribéenne. Les espèces dominantes constituant l'essentiel du peuplement, les fluctuations de leurs densités se répercutent sur les densités du peuplement entier. De telles variations sont donc fréquentes dans ce genre d'étude, comme le montrent de nombreux autres travaux dans la Caraïbe (ex : Nagelkerken *et al.* 2000a, Núñez-Lara *et al.* 2005, Waddell & Clarke 2008). Dans les Antilles françaises, les densités ichtyologiques recensées par Bouchon *et al.* (2008) sont très variables selon les sites et les îles d'étude (entre 400 et 1400 ind.200m⁻²), mais néanmoins comparables à celles obtenues dans notre étude malgré des protocoles d'échantillonnage distincts. En Martinique, Bouchon *et al.* (1987) avaient déjà observé de fortes fluctuations des densités de poissons entre les sites (entre 100 et 1322 ind.200m⁻²), équivalentes voire légèrement supérieures aux nôtres. Cette même équipe avait également constaté la forte dominance d'espèces de petites tailles dans le peuplement ichtyologique martiniquais se répercutant sur les biomasses. L'hypothèse avancée pour expliquer les faibles biomasses rencontrées dans notre étude rejoint donc celle proposée par Bouchon *et al.* (1987) supposant un impact important de la pêche sur la structure des peuplements observés.

d. Structure trophique des peuplements de poissons

Les caractéristiques fonctionnelles et notamment trophiques du peuplement des différents sites découlent de la composition spécifique et des densités et biomasses respectives des espèces au sein de chaque site. En général, les structures trophiques des peuplements de poissons restent relativement constantes dans une zone géographique donnée (Kulbicki 1988, Nagelkerken *et al.* 2001). En Martinique, la richesse spécifique par groupe trophique exprimée en pourcentage relatif apparaît relativement homogène entre les sites et les habitats étudiés. Les carnivores sont majoritairement représentés dans le peuplement (entre 62 et 75% des espèces totales recensées), alors que les herbivores constituent entre 18 et 35% des espèces et les omnivores entre 1 et 8%. Ces résultats sont en accord avec ceux observés dans d'autres récifs coralliens du monde : Mexique (Díaz-Ruiz *et al.* 1998), Brésil (Floeter *et al.* 2007), Réunion (Chabanet 1994), Geyser and Zélée (Chabanet *et al.* 2002), Moorea (Galzin 1985), et Nouvelle-Calédonie (Kulbicki 1988). Ceci suggère que les relations fonctionnelles entre les communautés de poissons récifaux sont presque les mêmes pour tous les récifs du monde, malgré des différences dans la composition en espèces et la localisation géographique

(Letourneur *et al.* 1997). En revanche, le nombre relatif d'individus par groupe trophique diffère fortement entre les sites. Les herbivores et les carnivores se partagent la quasi-totalité des effectifs (omnivores < 2%), l'un dominant l'autre selon les sites. De fortes variations sont également rencontrées dans la littérature mais généralement entre des îles ou habitats distincts (ex : Parrish 1989, Arias-González 1998, Chabanet *et al.* 2002). Cependant, en étudiant la signature trophique des peuplements de poissons des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie comme indicateur potentiel de perturbation de l'écosystème, Bozec *et al.* (2005) ont observé des résultats similaires montrant une structure trophique identique entre deux baies, mais des abondances différentes en raison de divers niveaux de dégradation de l'habitat. Les différences de constitutions trophiques observées au sein d'un même type de récif semblent par conséquent être le reflet des différents états de santé des sites ayant des conséquences plus ou moins importantes sur les peuplements.

2.2. Structure du peuplement ichthyologique, reflet du type de récif

A travers la succession des différentes analyses effectuées lors de cette étude, une distinction dans la structure globale du peuplement ichthyologique est apparue entre les deux types de formation récifale étudiés, mais également au niveau spécifique, certaines espèces étant caractéristiques d'un type de récif par leur présence, densité et/ou biomasse.

Malgré des richesses spécifiques moyennes équivalentes entre tous les sites à l'échelle des transects, les récifs rocheux présentent une richesse totale plus élevée à l'échelle des sites. Bouchon *et al.* (1987) avaient déjà obtenu des résultats similaires en Martinique, leurs sites rocheux Cap Salomon et Caye Vétiver présentant les richesses spécifiques les plus élevées. Une explication de cette supériorité a été formulée précédemment, en rapport avec la proximité d'autres biotopes. Des dissemblances dans la structure et l'assemblage des espèces sont également apparues en analysant les indices de diversité et de régularité et les courbes de dominance ; les espèces dominantes des sites rocheux, souvent de petite taille, représentant une plus grande partie du peuplement. Ces espèces ont d'ailleurs une répercussion directe sur les densités totales du site et la distribution des classes de taille, expliquant la supériorité des densités sur les récifs rocheux et la plus forte abondance d'individus de petite taille (<5cm).

La comparaison de la distribution des espèces sur l'ensemble des sites a montré que trois espèces de faible occurrence semblaient plutôt inféodées à l'habitat rocheux : *Sparisoma rubripinne*, *Holocentrus adsensionis* et *Pomacanthus paru*. Cependant, seule la distribution de l'espèce *Pomacanthus paru* peut être expliquée par son écologie et la structure benthique de l'habitat rocheux. En effet, cette espèce omnivore est, comme de nombreuses espèces de

Pomacanthidae, une grande consommatrice d'éponges (Floeter *et al.* 2007). Les récifs rocheux possédant un recouvrement en éponges plus élevé, la distribution de cette espèce pourrait donc être influencée par la disponibilité de leur ressource alimentaire. Des corrélations positives entre les densités de Pomacanthidae et les quantités d'éponges mises en évidence par Floeter *et al.* (2007) au Brésil corroborent cette hypothèse. L'explication de la présence des deux autres espèces repose en revanche sur des suppositions. *Sparisoma rubripinne* (Scaridae) étant une espèce herbivore préférant les zones peu profondes couvertes de sédiments coralliens et d'herbiers (Humann & Deloach 2003), sa présence constatée uniquement sur les sites rocheux est probablement occasionnelle et due à la proximité de zones d'herbiers autour de ces récifs. L'espèce *Holocentrus adscensionis* (Holocentridae) est une consommatrice d'invertébrés mobiles plutôt nocturne qui se réfugie le jour dans les zones ombragées près du fond et dans les anfractuosités (Humann & Deloach 2003). Ménard *et al.* (2008) ayant montré l'influence de la disponibilité et des caractéristiques des trous dans les récifs sur la présence et l'abondance d'une espèce proche (*Holocentrus rufus*), des différences entre les types de récifs concernant ce paramètre de complexité de l'habitat (non étudié ici) pourraient permettre d'expliquer la présence de *Holocentrus adscensionis* sur les récifs rocheux. En effet, l'étude de la complexité structurale par l'analyse de la complexité topographique ou rugosité dans cette étude n'a pas permis de montrer de distinctions dans le nombre et la taille des anfractuosités. Cet indice très utilisé par la communauté scientifique pour appréhender la complexité des récifs peut se révéler inefficace sur cet aspect de la structure de l'habitat, des récifs structurellement différents dans la taille et le nombre d'anfractuosités pouvant avoir le même indice de rugosité dans certains cas (Annexe 25). Afin d'améliorer la compréhension des liens entre les peuplements de poissons et leur habitat, la mesure de la complexité topographique doit être associée à d'autres relevés tels que la hauteur de l'architecture et le nombre et la taille des trous (refuges).

Par ailleurs, l'étude approfondie de la structure en espèces du peuplement a permis de mettre en évidence des espèces caractéristiques par leur présence, densité et/ou biomasse de chaque type de récif. Ainsi, cinq espèces principales sont ressorties des analyses comme caractéristiques d'un récif ; *Stegastes planifrons*, *Scarus iseri*, *Clepticus parrae* et *Haemulon chrysargyreum* pour les récifs bio-construits et *Abudefduf saxatilis* pour les récifs rocheux. D'autres espèces participent à la différenciation de la structure du peuplement ichthyologique entre les récifs mais dans une moindre mesure. Les récifs bio-construits semblent plus favorables au développement des populations de *Stegastes leucostictus*, *Myripristis jacobus*, *Haemulon flavolineatum* et *Microspathodon chrysurus* alors que les récifs rocheux sont plus

propices aux populations de *Cephalopholis fulva*, *Halichoeres maculipinna*, *Pseudupeneus maculatus*, *Ocyurus chrysurus*, *Aulostomus maculatus*, *Lutjanus mahogoni* et *Acanthurus coeruleus*.

Toutes ces divergences de composition en espèces entre les récifs se répercutent sur la structure trophique. Les différences majeures rencontrées concernent essentiellement le groupe des herbivores, des omnivores et des piscivores. Une plus grande proportion d'herbivores en termes de biomasses (surtout territoriaux) constituent le peuplement des sites bio-construits alors que les sites rocheux sont mieux représentés en omnivores et en piscivores (densités et biomasses). La supériorité des biomasses d'herbivores du récif bio-construit provient des biomasses des deux espèces de Pomacentridae caractéristiques de ce récif précédemment identifiées : *Stegastes planifrons* et *Stegastes leucostictus*. La prédominance en omnivores et en piscivores des sites rocheux peut également être attribuée aux espèces caractéristiques de ce récif : *Abudefduf saxatilis* pour le compartiment omnivore et *Aulostomus maculatus* pour le compartiment piscivore.

La constitution ichtyologique permet ainsi de discriminer les sites selon leur appartenance à un habitat. Néanmoins, au cours des diverses analyses effectuées pendant l'étude, le site Pointe des Nègres s'est toujours distingué comme une exception à cette discrimination. L'analyse benthique du site a révélé son appartenance au type de récif rocheux alors que les analyses ichtyologiques montrent plutôt son appartenance au type bio-construit. L'explication probable de cette opposition est en rapport avec l'évolution benthique du site. En effet, la cartographie de la nature physique des fonds de la baie de Fort-de-France identifie le substrat du site Pointe des Nègres comme bio-construit (Legrand *et al.* 2010). Cette baie étant l'un des secteurs de l'île les plus fortement impactés par les pressions anthropiques (Legrand 2010), les sites coralliens de la zone subissent des stress importants et se dégradent fortement depuis de nombreuses années (Bouchon *et al.* 1987). La constitution benthique relevée pendant l'étude correspondant à celle des récifs rocheux, la structure benthique du site a du évoluer, vraisemblablement avec la dégradation du site, d'un système caractéristique de récif bio-construit à celui de récif rocheux. A la suite de cette modification de l'habitat, le peuplement ichtyologique aurait conservé ses caractéristiques générales initiales, peut-être grâce à une faculté d'adaptation des espèces typiques des récifs bio-construits. Toutefois, en l'absence d'une amélioration des conditions environnementales et d'un retour vers l'état initial de l'habitat, cette capacité de résilience est certainement limitée dans le temps.

2.3. Le peuplement ichthyologique martiniquais face à la dégradation

La dégradation des récifs coralliens peut entraîner une multitude de modifications de l'habitat et des compartiments benthiques (Norström *et al.* 2009). Néanmoins, la majorité des changements observés en réponse aux différentes perturbations se traduisent par un remplacement des coraux par des macroalgues (Norström *et al.* 2009). Cette évolution vers une dominance des macroalgues est communément appelée « changement d'état » (ou « phase-shift » - McManus & Polsenberg 2004) et correspond à un remplacement durable (pendant au moins 5 ans) et difficilement réversible de la couverture corallienne par une importante couverture en macroalgues (Norström *et al.* 2009). Dans la Caraïbe, ce phénomène s'est accentué depuis les années 80 avec l'anthropisation grandissante et des épizooties successives des *Acropora spp.* et des oursins diadèmes (Lessios 1988, Hughes 1994, Aronson & Precht 2001, Mumby *et al.* 2007b). Malgré cela, seulement 4% des récifs caribéens seraient dominés par les macroalgues (>50% de couverture) selon Bruno *et al.* (2009). Plusieurs paramètres peuvent ralentir la colonisation et le développement des macroalgues et expliquer ce faible pourcentage : la résilience naturelle des coraux face aux pressions (vu précédemment - §1.1.b) mais également les phénomènes de compétition et de prédation sur les algues.

De nombreuses études ont montré le rôle essentiel des poissons herbivores des récifs coralliens dans les interactions de compétition entre les coraux et les macroalgues (Lewis 1986, Lirman 2001, Williams & Polunin 2001, Mumby *et al.* 2006a, Hughes *et al.* 2007b, Mumby *et al.* 2007a). Par prédation, les organismes herbivores vont réguler les quantités d'algues (processus du type « top-down » - Smith *et al.* 2001, Norström *et al.* 2009) et favoriser la croissance et l'occupation de l'espace par les coraux (McManus & Polsenberg 2004, Wismer *et al.* 2009), participant ainsi à la résilience des récifs (Nyström & Folke 2001, Bellwood *et al.* 2004). Beaucoup de ces études ont montré une forte corrélation négative entre l'intensité de l'herbivorie et la couverture macroalgale (Lewis 1986, Williams & Polunin 2001, Fox & Bellwood 2007, Wismer *et al.* 2009, Mumby *et al.* 2006a, Mumby *et al.* 2007a). Toutefois, l'herbivorie peut dans certains cas, avoir des effets préjudiciables sur la résilience des récifs coralliens. En effet, lors du broutage des algues, certains herbivores (notamment des Scaridae) peuvent consommer involontairement du corail vivant, provoquant une mortalité corallienne et favorisant l'érosion du récif (Bellwood & Choat 1990, McClanahan *et al.* 2005, Rotjan & Lewis 2005, 2006). D'autres espèces herbivores, les Pomacentridae du genre *Stegastes*, peuvent contribuer et faciliter la colonisation et l'expansion des macroalgues en cultivant des champs d'algues spécifiques (Ceccarelli *et al.* 2001), en expulsant les autres

poissons de leur territoire (Jones 2005) et en empêchant d'autres organismes de s'installer sur leur habitat, y compris les coraux (Kaufman 1977, Montgomery 1980, Hata & Kato 2003). Un récif en bon état de santé suppose donc un parfait équilibre de chaque niveau du réseau trophique récifal.

Dans la présente étude, la mise en relation des descripteurs ichthyologiques avec l'état de santé des récifs a permis d'identifier des différences de la structure ichthyologique entre les récifs dégradés et peu dégradés de chaque type d'habitat. Des divergences aussi bien dans la présence, les densités et les biomasses d'espèces que dans leur structure de taille et leur composition trophique ont pu être mises en évidence, témoignant d'une évolution du peuplement face à la détérioration de l'habitat.

a. Impact de la dégradation des récifs sur la structure globale des peuplements de poissons

(1) Richesse et diversité spécifiques des poissons

Au cours de l'étude, des différences dans la composition spécifique en poissons sont apparues entre les sites, amplifiées entre les sites d'états de santé différents. Néanmoins, contre toute attente, aucune corrélation n'a pu être montrée entre la richesse spécifique et l'état de dégradation des récifs martiniquais. Le nombre d'espèces ne semble donc pas affecté par les modifications de l'habitat. Ce résultat s'oppose à ceux obtenus dans plusieurs études, montrant une diminution de la diversité en poissons liée à une dégradation du milieu récifal (Bell & Galzin 1984, Sano *et al.* 1987, Bell & Galzin 1988, Jones *et al.* 2004, Wilson *et al.* 2006). La constitution en espèces des sites variant avec l'état de dégradation du récif mais pas le nombre d'espèces, une substitution d'espèces semble se produire au fur et à mesure que l'habitat s'altère. Certaines espèces ayant des exigences écologiques précises, elles vont fuir un environnement devenu peu propice à leur survie et être remplacées par d'autres espèces. L'implantation de ces nouvelles espèces est rendu possible grâce à la libération et évolution benthique de la niche écologique de l'ancienne espèce, à la disponibilité de ressources (nourriture, refuges...), à une plus forte tolérance face aux perturbations et/ou à la diminution de la prédation.

(2) Abondance et biomasse des poissons

Depuis une trentaine d'années, de nombreux travaux à travers le monde ont étudié les répercussions de la dégradation des récifs sur les peuplements ichthyologiques. Certaines de

ces études ont montré un effet négatif sur la richesse spécifique (vu précédemment), mais également une diminution des densités et biomasses de poissons avec la baisse de la couverture corallienne (Sano *et al.* 1984, 1987, Chabanet *et al.* 1995, Letourneur 1996, Letourneur *et al.* 1999, Sano 2000, Spalding & Jarvis 2002, Loreto *et al.* 2003, Halford *et al.* 2004, Sano 2004). Au cours de l'étude, cette tendance n'a pas été observée sur les densités totales des sites, mais apparaît pour quelques espèces de poissons, influençant en conséquence les groupes trophiques. La tendance inverse semble même plutôt se produire pour certaines espèces, notamment herbivores, leur population augmentant et prenant une place plus importante dans le peuplement. En revanche, une diminution de la biomasse totale des sites a été constatée avec le degré de dégradation. La densité totale des sites n'étant pas affectée par l'état de santé du récif, cette baisse de biomasse signifie par conséquent que les individus des sites dégradés sont de taille plus réduite.

(3) Répercussion sur les classes de taille et les groupes trophiques

Les modifications de la composition, des densités et des biomasses des espèces suite à la dégradation des récifs se répercutent sur la structure trophique et la distribution des classes de taille du peuplement. En effet, l'étude de la structure trophique des peuplements de poissons a montré des variations avec le degré d'altération des récifs, la dégradation ayant pour effet de réduire le poids des carnivores dans le peuplement (présence, densité, biomasse) et d'augmenter celui des herbivores, surtout sur les récifs rocheux. Des résultats similaires sur l'augmentation de l'importance des herbivores dans la structure ichthyologique en corrélation avec la croissance de la couverture macroalgale ont été mis en évidence par plusieurs travaux (Carpenter 1988, Hart & Russ 1996, Russ & McCook 1999, Sandin *et al.* 2008a). Ainsi, au fur et à mesure que le récif se dégrade, les abondances de poissons de relativement grande taille (souvent des prédateurs) diminuent, ayant pour conséquence l'augmentation des proportions d'individus de petite taille dans le peuplement. Par ailleurs, la majorité des espèces herbivores étant de taille inférieure à la plupart des espèces carnivores de notre étude, le compartiment herbivore est donc moins impacté par la réduction du nombre de grands individus et prend parallèlement de plus en plus d'importance. La dégradation des récifs va donc se manifester de manière inégale sur les compartiments trophiques, mais également différemment selon le type de récif. La dégradation des récifs bio-construits va essentiellement avoir un impact négatif sur les consommateurs d'invertébrés mobiles, et des répercussions plutôt positives sur les herbivores errants. La dégradation des récifs rocheux va

en revanche avoir une influence positive sur les herbivores (errants et territoriaux) mais négative sur les omnivores.

(4) Hypothèses explicatives des modifications ichtyologiques observées

Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer toutes ces modifications du peuplement ichtyologique.

Tout d'abord, la présence et l'abondance de certaines espèces, familles et groupes trophiques sont généralement corrélées avec la disponibilité de la nourriture et des refuges (Hixon & Beets 1989, Caley & John 1996, Öhman & Rajasuriya 1998, Steele 1999, Gratwicke & Speight 2005a, Ménard *et al.* 2008). Or, la dégradation engendrant des modifications de l'habitat (composition et structure – chapitre IV), ces deux paramètres vont s'en trouver affectés. La prolifération algale va combler les anfractuosités du récif, diminuant le nombre et la taille des refuges, mais va également réduire la présence et l'abondance d'autres organismes sessiles et mobiles, sources de nourriture de nombreuses espèces associées au récif dont certaines espèces de poissons carnivores. Face à l'appauvrissement des ressources alimentaires et des refuges, les espèces carnivores migrent vers des endroits plus propices, entraînant une diminution de la biomasse des sites dégradés ainsi qu'une augmentation de l'importance des individus de petites tailles dans le peuplement.

Une autre hypothèse explicative des différences observées dans le spectre de taille et de la structure trophique en fonction de l'état de santé des récifs repose sur l'impact de la pêche. En effet, les résultats obtenus sont typiquement ceux rencontrés dans les zones de pêche intensive. En comparant les peuplements ichtyologiques de zones pêchées et protégées, de nombreuses études ont effectivement montré une diminution de la biomasse et une dominance des espèces et des individus de petite taille dans les secteurs exploités, expliquées par la baisse du nombre et de la taille des « top-prédateurs » (Russ & Alcala 1989, Roberts & Polunin 1992, Polunin & Roberts 1993, Jennings *et al.* 1995, Rakitin & Kramer 1996, Chapman & Kramer 1999, Chiappone *et al.* 2000, McClanahan & Arthur 2001, Friedlander & DeMartini 2002, Dulvy *et al.* 2004b, Hawkins & Roberts 2004, Chateau & Wantiez 2005, Abesamis *et al.* 2006, Floeter *et al.* 2006, Hawkins *et al.* 2006). Pour certains scientifiques, de telles modifications ne proviennent pas uniquement de la surpêche, mais plutôt de la combinaison de cette activité et de divers facteurs naturels et anthropiques agissant sur le milieu récifal (Rogers & Beets 2001, Sandin *et al.* 2008b, González-Sansón *et al.* 2009a), comme le suggèrent également les résultats de ce travail.

b. Recherche d'espèces caractéristiques ou indicatrices de l'état de santé des récifs

Face aux pressions croissantes s'exerçant sur les écosystèmes marins et terrestres déjà très perturbés, la communauté scientifique s'est orientée vers la recherche d'indicateurs écologiques. Ces indicateurs ont pour objectif de révéler et d'évaluer l'importance des changements écologiques provoqués par des perturbations diverses (Niemi & McDonald 2004), en synthétisant l'état écologique d'un système par la caractérisation des peuplements, des populations, des processus biologiques et de la qualité de l'habitat. L'état de l'écosystème est évalué par comparaison avec un écosystème analogue mais préservé de toute pression humaine.

Dans un contexte de gestion environnementale, ces indicateurs écologiques sont utilisés dans la surveillance de l'environnement (jouant un rôle de signal d'alarme pour la détection de changements écologiques) et dans l'identification de l'état d'un écosystème à la suite de perturbations (Dale & Beyeler 2001, Niemi & McDonald 2004). Leur qualité et leur fiabilité repose sur différents critères (Noss 1990, Jackson *et al.* 2000, Dale & Beyeler 2001), tels que leur sensibilité aux changements, leur capacité à répondre graduellement à l'intensité d'un stress, leur facilité d'utilisation (financièrement et opérationnellement), leur relative stabilité face aux variations naturelles, et leur pertinence écologique. Cependant, malgré de nombreuses recherches, les indicateurs écologiques actuels réunissent rarement l'ensemble de ces critères (Niemi & McDonald 2004).

Ces indicateurs écologiques sont de plusieurs types. Dans un premier temps, leur recherche s'est focalisée sur l'identification d'espèces indicatrices (Noss 1990, Niemi & McDonald 2004). Ils se sont ensuite complexifiés par la prise en compte de la composition, de la structure et du fonctionnement des communautés (Noss 1990, Angermeier & Karr 1994, Niemi & McDonald 2004) en reposant sur des descripteurs simples des communautés (diversité spécifique, abondance totale...) ou sur l'intégration de multiples mesures (physiologiques, biologiques et écologiques) dans un indice unique, tel l'indice d'intégrité biotique introduit par Karr (1981). L'utilisation d'analyses multivariées avec leurs qualités typologiques permet la comparaison des peuplements par l'association de différents indicateurs (Kremen 1992, Dufrière & Legendre 1997).

La mise en évidence d'espèces indicatrices de la dégradation des récifs a déjà été réalisée avec succès pour les récifs coralliens de la zone Indo-Pacifique et en Mer Rouge. En effet, les espèces appartenant à la famille des Chaetodontidae étant strictement corallivores

dans cette région et donc reliées à la disponibilité de leur nourriture, leur présence atteste de la bonne santé du récif (Bouchon-Navaro & Bouchon 1985, Williams 1986, Bouchon-Navaro & Bouchon 1989). Malheureusement, dans la région Caraïbe, les espèces de poissons corallivores strictes sont absentes. L'identification d'espèces indicatrices ne peut donc pas reposer sur ce critère. Cependant, les différentes analyses multivariées réalisées sur les descripteurs ichthyologiques choisis ont tout de même permis de discerner des espèces caractéristiques de l'état de santé des récifs. Ainsi, la présence de *Lutjanus mahogoni* ou de fortes densités et biomasses en *Myripristis jacobus* sont favorisées sur les récifs peu dégradés aussi bien rocheux que bio-construits. L'écologie de ces espèces donne des éléments pour expliquer ces interactions espèce/habitat.

(1) Espèces caractéristiques d'un habitat peu dégradé pour tous types de récif

- *Myripristis jacobus*

L'espèce *Myripristis jacobus* appartient à la famille des Holocentridae (Figure VIII-1). Les espèces de cette famille sont généralement ubiquistes et abondantes dans les récifs coralliens (Wyatt 1983). Cette espèce planctonophage se rencontre sur les récifs tropicaux peu profonds de l'Atlantique, vivant sous les structures et dans les trous pendant la journée et se déplaçant dans les habitats environnants pour se nourrir la nuit (Woods & Greenfield 1978, Randall 1996). Comme cité précédemment en expliquant la répartition de l'espèce *Holocentrus adscensionis*, Ménard *et al.* (2008) ont montré que l'abondance et les caractéristiques des trous dans le récif pouvaient influencer la densité d'un autre Holocentridae (*Holocentrus rufus*) dans les récifs. Auparavant, Hixon & Beets (1989) avaient déjà mis en évidence l'effet des trous sur la présence de poissons de différentes tailles. La dégradation des récifs pouvant potentiellement engendrer une réduction de la taille et du nombre de trous (par le déclin des coraux digités et massifs – chapitre IV), une diminution des refuges pourrait expliquer l'absence de cette espèce des sites dégradés. Enfin, la disponibilité de sa nourriture pourrait être un autre facteur explicatif de sa répartition. Des perturbations sur les sites dégradés affectent probablement la distribution et l'abondance du zooplancton dont il se nourrit.



Lutjanus mahogoni



Myripristis jacobus



Pseudupeneus maculatus



Sparisoma atomarium



Sparisoma aurofrenatum
Phase initiale (A) et phase terminale (B)



Scarus iseri
Phase initiale (A) et phase terminale (B)

Figure VIII-1. Photographies des principales espèces ressortant des différentes analyses comme caractéristiques d'un état de santé des récifs martiniquais.

- *Lutjanus mahogoni*

Cette espèce de Lutjanidae côtoie les eaux claires et peu profondes des récifs coralliens et des fonds rocheux (moins fréquemment sur les zones sableuses et les herbiers – Humann & Deloach 2003 ; Figure VIII-1). Les individus dérivent seuls ou en bancs le jour, souvent dans l'ombre des gorgones et des massifs. Ce carnivore se nourrit principalement la nuit de proies très variées (crevettes, crabes, céphalopodes et quelques poissons – Allen 1985). *Lutjanus mahogoni* est probablement absent des sites dégradés pour les mêmes raisons que l'espèce précédente, c'est-à-dire pour le manque de refuges et de nourriture. La dégradation du milieu doit en effet avoir aussi des répercussions négatives sur la disponibilité et la quantité des proies, engendrant une diminution des prédateurs (migration). De plus, sur les sites dégradés, les abris étant moins nombreux, les individus de cette espèce sont donc plus exposés à la pression de pêche, même si l'activité utilise essentiellement le casier.

La baisse des espèces caractéristiques des sites non dégradés proviendrait donc principalement d'une modification de l'habitat, notamment à travers la diminution des refuges et des ressources alimentaires de ces espèces. La pêche reste néanmoins un facteur non négligeable, au même titre que d'autres stress s'ils sont permanents (pollution, forte turbidité...).

(2) Espèces caractéristiques d'un habitat dégradé pour tous types de récif

- *Pseudupeneus maculatus*

Pseudupeneus maculatus est une espèce de Mullidae vivant sur les fonds sableux, vaseux et rocheux des récifs de l'atlantique ouest (Starck & Davis 1966 ; Figure VIII-1). Comme tous les Mullidae, il possède des barbillons dont il se sert pour fouiller les fonds sédimentaires et trouver sa nourriture, seul ou en groupe (Starck & Davis 1966, Munro 1976). Cependant, contrairement à son congénère *Mulloidichthys martinicus* spécialisé dans les substrats meubles, *Pseudupeneus maculatus* fréquente des substrats très variés aussi divers que le sable, les débris et les roches recouvertes de sables et d'algues (Randall 1967, Krajewski *et al.* 2006). La fréquentation de cette diversité de substrats provient d'une particularité de son mode d'alimentation (non observée chez d'autres espèces de rouget) qui consiste à capturer aussi ses proies en les pourchassant ou en embuscade (Gosline 1984, McCormick 1995, Lukoschek & McCormick 2001). Lors d'une embuscade, *Pseudupeneus maculatus* assortit sa couleur à celle du substrat pour se camoufler (et probablement aussi pour se cacher des prédateurs). Les livrées les plus fréquemment employées (marron clair

avec du jaune et des taches marron foncé) sont similaires à celles d'une majorité d'algues brunes du substrat, facilitant ainsi son camouflage pour accroître son succès de chasse. *Pseudupeneus maculatus* est donc caractérisé comme un prédateur démersal polyvalent (Krajewski *et al.* 2006). Toutes ces particularités lui procurent un avantage pour la survie sur les récifs dégradés fortement recouverts d'algues et expliquent probablement la raison de sa présence et forte abondance. Grâce à son mode de vie et ses diverses techniques d'alimentation, cette espèce doit avoir une faculté d'adaptation relativement élevée face aux changements environnementaux.

- *Scarus iseri*, *Sparisoma aurofrenatum*, *Sparisoma atomarium*

Les espèces suivantes, *Sparisoma aurofrenatum*, *Scarus iseri* et *Sparisoma atomarium*, sont trois espèces herbivores appartenant à la famille des Scaridae. *Scarus iseri* et *Sparisoma aurofrenatum* font partie des espèces herbivores les plus communes des récifs de la Caraïbe (Lewis & Wainwright 1985 ; Figure VIII-1). Les individus de *Scarus iseri* (longueur maximum de 21,2 cm - Froese & Pauly 2010) passent la majorité de leur temps à brouter les films d'algues épilithiques et les diatomées benthiques des substrats inorganiques (Randall 1967). L'augmentation de leurs densités sur les sites dégradés est probablement, comme pour les deux autres espèces, en relation avec l'augmentation de la disponibilité de la ressource alimentaire, d'autant plus que *Sparisoma aurofrenatum* possède une grande adaptation à l'herbivorie, consommant une très large variété d'espèces d'algues (Horn 1989). La présence de *Sparisoma aurofrenatum* en forte densité sur les récifs peut néanmoins avoir des conséquences indirectes sur la résilience de l'écosystème. En effet, Burkepile & Hay (2010) ont mis en évidence que le mode de consommation algale des *Sparisoma aurofrenatum* sur les nouveaux substrats nus, favorisait l'accumulation de longs filaments algaux puis de macroalgues, pouvant ainsi empêcher la croissance des coraux. Un lien de cause à effet pourrait donc expliquer les résultats (des densités et des biomasses) obtenus pour cette espèce. En revanche, *Sparisoma atomarium* est une espèce de petite taille (10,5 cm maximum - Randall 1996), généralement rencontrée dans les herbiers ou sur les récifs recouverts d'une fine couverture algale (Randall 1996), notamment le long de tombants abrupts (Humann & Deloach 2003). Les mâles, solitaires, possèdent de grands territoires qu'ils partagent parfois, alors que les femelles errent et se nourrissent en groupes de 3 à 8 individus (Ferreira *et al.* 1998). Cette espèce herbivore s'alimente aussi bien dans les zones peu profondes, lorsque les demoiselles territoriales (*Stegastes sp.*) ne sont pas trop

abondantes, que dans les zones profondes (García-Sais 2010). Les individus observés sur les sites fortement enalgués profitent de leur petite taille pour évoluer dans les tapis algaux et s'y dissimuler (Obs. pers.). Cet herbivore s'est donc révélé comme caractéristique des récifs dégradés, probablement en raison de son régime alimentaire, mais également par sa petite taille, représentant un atout pour se cacher des prédateurs entre les thalles des algues.

(3) Espèces caractéristiques selon le type de récif

Les six espèces précédentes sont des espèces indicatrices intéressantes de par leur caractérisation d'un état de santé, indépendamment du type de récif. Cependant, les différentes espèces ichthyologiques ne répondant pas aux mêmes exigences écologiques, les structures de population diffèrent selon l'habitat. Certaines espèces ont donc été identifiées comme caractéristiques d'un état de dégradation pour un seul type de récif. Ainsi, sur les sites bio-construits, la structure des populations des espèces *Haemulon sciurus*, *Haemulon carbonarium*, *Heteropriacanthus cruentatus* reflète un état peu dégradé alors que celle de *Thalassoma bifasciatum* et *Serranus tigrinus* un état dégradé. Sur les sites rocheux, les populations de *Abudefduf saxatilis*, *Lutjanus griseus* et *Neoniphon marianus* traduisent un récif peu dégradé tandis que celle de *Stegastes partitus* suggère un récif dégradé.

Les espèces caractéristiques des sites peu dégradés (Haemulidae, Lutjanidae, Priacanthidae) sont des espèces qui vivent généralement en étroite relation avec la structure des formations récifales et des coraux (Starnes 1988, Humann & Deloach 2003, Ménard *et al.* 2008) et qui se nourrissent principalement de grands invertébrés mobiles (Randall 1967, Floeter *et al.* 2004, Froese & Pauly 2010). La dégradation de l'habitat affectant ces paramètres, leur disparition des sites dégradés peut donc se justifier ainsi. En revanche, les espèces identifiées comme caractéristiques de la dégradation de l'habitat rocheux (*Stegastes partitus*) ou bio-construit (*Thalassoma bifasciatum* et *Stegastes tigrinus*) sont aussi couramment observées sur les sites peu dégradés, mais en plus faible abondance. Ces espèces, probablement opportunistes, doivent profiter des niches laissées vacantes par les autres espèces pour coloniser ces nouveaux espaces. Randall (1967) a effectivement décrit *Thalassoma bifasciatum* comme une espèce opportuniste, principalement planctonophage, mais pouvant également se nourrir de petits organismes benthiques et d'ectoparasites d'autres poissons. Cette espèce de Labridae, une des plus courantes et abondantes de la Caraïbe et de l'Atlantique ouest (ex : Randall 1967, Toller 2002, Grorud-Colvert & Sponaugle 2006), est caractéristique par ses fortes abondances de l'état dégradé des sites bio-construits uniquement, vraisemblablement en raison de phénomènes de compétition avec l'espèce typique des sites

rocheux dégradés, *Stegastes partitus*. En effet, cette espèce herbivore également opportuniste (peut aussi consommer des petits invertébrés benthiques – Froese & Pauly 2010), peut fortement influencer la distribution des espèces de Labridae en les repoussant, notamment *Thalassoma bifasciatum*, espèce la plus chassée (Jones 2007). Concernant la troisième espèce caractéristique d'un récif dégradé, *Serranus tigrinus*, peu d'informations sont disponibles dans la littérature. Néanmoins, ce Serranidae, consommateur d'invertébrés mobiles (surtout crustacés) a été observé sur l'intégralité des sites, suggérant son opportunisme. Par ailleurs, leur préférence pour les sites dégradés bio-construits concordent avec les travaux de Dominici-Arosemena & Wolff (2005) qui définissent les espèces du genre *Serranus* comme typiques des zones de sable et de débris. Toutes ces espèces doivent donc leur présence et leurs fortes abondances sur les sites dégradés à leur faculté d'adaptation et leur opportunisme. Toutefois, Aguilar *et al.* (2004) ont obtenu des résultats inverses à Cuba ; les densités de *Thalassoma bifasciatum* et *Stegastes partitus* diminuant avec le degré de dégradation pendant que celles d'une autre espèce de Labridae (*Halichoeres bivittatus*) augmentaient. La variabilité de la distribution de *Thalassoma bifasciatum* et *Stegastes partitus* d'un site ou d'une île à l'autre (peut-être en raison de stress environnementaux différents), semble indiquer que ces deux espèces ne sont pas de très bons indicateurs écologiques.

2.4. Rôle de l'herbivorie dans la dégradation des récifs

Pour comprendre les liens entre la biodiversité et les fonctionnalités de l'écosystème, une place importante est aujourd'hui accordée à l'identification du rôle des espèces herbivores, notamment au travers de la richesse et de la diversité, dans la dynamique des communautés des récifs (Bellwood *et al.* 2003, Bellwood *et al.* 2006, Mantyka & Bellwood 2007, Burkepile & Hay 2008).

Sur les récifs coralliens, les herbivores tels que les poissons ou les oursins peuvent consommer 90% de la production d'algues quotidienne et maintenir un niveau en turf relativement bas et hautement productif, assurant une grande part de la production secondaire des récifs (Hatcher & Larkum 1983, Carpenter 1986, Carpenter 1988). Cependant, lorsque les taux de broutage sont diminués par le prélèvement d'herbivores ou l'apparition de nouveaux substrats suite à la mortalité corallienne, les algues deviennent souvent abondantes (Carpenter 1986, Lewis 1986, Lirman 2001, Williams *et al.* 2001, Burkepile & Hay 2006, Hughes *et al.* 2007b). Cette expansion algale peut être néfaste pour les coraux, diminuant leur croissance, leur fécondité et leur survie (Lewis 1986, Tanner 1995, Jompa & McCook 2002, Hughes *et al.* 2007b), mais aussi limitant fortement le recrutement et la survie des juvéniles (McCook *et al.*

2001, Kuffner *et al.* 2006) et en augmentant la fréquence des maladies (Nugues *et al.* 2004). Par conséquent, des taux élevés de broutage sont importants pour minimiser les impacts négatifs des macroalgues sur le compartiment corallien et faciliter la récupération des populations de coraux dans les secteurs où ils ont décliné (Edmunds & Carpenter 2001, Hughes *et al.* 2007b, Mumby *et al.* 2007a).

Par ailleurs, une diversité élevée en herbivores doit théoriquement bénéficier aux récifs, la présence de différentes stratégies d'herbivorie selon les espèces permettant de diminuer la probabilité qu'une espèce donnée de macroalgues ne soit pas consommée (Lubchenco & Gaines 1981, Duffy 2002). Une augmentation de la diversité en herbivores devrait donc limiter plus efficacement le développement des populations de macroalgues et induire des effets positifs indirects sur le recrutement, la croissance et la reproduction des coraux. Cependant, la diversité en herbivores des récifs coralliens caribéens est relativement faible comparé à de nombreux autres récifs du monde (Bellwood *et al.* 2004). De plus, ces espèces sont fortement exploitées dans la majorité des régions de la Caraïbe (Hawkins & Roberts 2003, 2004). Il paraît donc essentiel de comprendre comment la dégradation de l'habitat agit sur ce compartiment trophique et inversement, comment les modifications de diversité et d'abondance en herbivores peuvent impacter l'organisation et la fonction des récifs.

Au cours de ce travail, des différences dans la structure des communautés herbivores ont été mises en évidence entre les types de récifs et entre les états de dégradation. D'une manière générale, une augmentation des biomasses d'herbivores (territoriaux et/ou errants selon le type de récif) avec un degré croissant de dégradation des sites a été constatée. Ces résultats peuvent probablement s'expliquer par l'augmentation de la quantité de nourriture disponible, des expérimentations réalisées en Australie ou dans la Caraïbe ayant mis en évidence une augmentation du taux de croissance des herbivores en réponse à une hausse de la biomasse algale sur les récifs (Carpenter 1988, Hart & Russ 1996, Russ & McCook 1999). Par ailleurs, la plupart des études scientifiques ont montré une forte relation négative entre l'intensité de broutage et la couverture macroalgale (Lewis 1986, Williams & Polunin 2001, McClanahan *et al.* 2003, Mumby *et al.* 2006a, Newman *et al.* 2006, Fox & Bellwood 2007, Mumby *et al.* 2007b, Wismer *et al.* 2009). De fortes biomasses devraient donc avoir un effet négatif sur les recouvrements en macroalgues des sites dégradés. Néanmoins, dans notre étude, aucune réduction du taux d'algues ne semble se produire. Une étude sur les récifs de Bonaire et Curaçao a également obtenu des résultats similaires (Sandin *et al.* 2008a). Selon Sandin *et al.* (2008a), une des explications possible de la disparité des résultats suivant les

études provient des différences d'échelle spatiale, leur étude comme la notre étant conduites sur une région restreinte (une île ou deux îles accolées) alors que les autres études ont généralement été réalisées à travers des régions éloignées (îles distinctes). Cette hypothèse est confortée par une analyse approfondie présentée par Williams & Polunin (2001) de l'effet des herbivores à différentes échelles spatiales par l'utilisation de corrélations.

Cependant, d'autres explications de l'absence de diminution du recouvrement algal sur les sites dégradés sont possibles, notamment concernant les densités d'herbivores, leur préférence alimentaire ou leur composition spécifique. En effet, malgré un taux d'herbivorie plus élevé sur les sites dégradés, les densités observées peuvent encore être insuffisantes pour provoquer le déclin des macroalgues. Selon les espèces d'herbivores, des espèces d'algues sont préférentiellement consommées, notamment les algues filamenteuses et le turf (Ferreira & Gonçalves 2006, Ledlie *et al.* 2007). Par conséquent, les biomasses de macroalgues molles d'un site fortement colonisé diminueront difficilement, ces espèces ne constituant qu'une source alimentaire secondaire. Un effectif suffisamment important d'herbivores sera donc nécessaire pour amorcer une baisse du recouvrement algal. A ces différentes explications vient s'ajouter le problème de la constitution du peuplement herbivore et des interactions de compétition entre les espèces. Les espèces herbivores peuvent être classées selon leur comportement alimentaire ; les herbivores errants et les herbivores territoriaux. Alors que les premiers errent à la recherche de leur nourriture et favorisent plutôt la réduction de la couverture algale, les seconds défendent un territoire sur lequel ils « cultivent » un champ d'algues distinctes de celles aux alentours, participant ainsi d'avantage à la dégradation des récifs (Ceccarelli *et al.* 2005). La dominance d'un type d'herbivorie dans la constitution du peuplement peut donc potentiellement influencer sur l'amélioration, le maintien ou la détérioration de l'état de santé du récif.

2.5. Les espèces herbivores, signes de dégradation des récifs ?

Les résultats précédemment exposés ont montré une augmentation des herbivores avec la dégradation de l'habitat. Selon le type et l'état de dégradation du récif, la structure des communautés algales varie. Toutes les espèces herbivores n'ayant pas les mêmes préférences alimentaires, la structure des communautés herbivores va par conséquent également fluctuer. Une étude approfondie de ce compartiment trophique a en effet révélé des différences dans sa structure en fonction du type et de l'état de santé du récif mais aussi qu'un faible nombre d'espèces seulement tirait profit de la dégradation des récifs. En effet, pour la majorité des espèces, aucun lien n'a pu être établi entre la dégradation et leur structure de population,

suggérant l'absence de répercussion. Chez l'espèce *Microspathodon chrysurus* et l'oursin *Diadema antillarum*, une corrélation inverse a même pu être notée, signifiant leur préférence pour les récifs peu dégradés. Finalement, sur les 19 espèces herbivores recensées, une forte corrélation positive avec des récifs dégradés a été obtenue uniquement pour 7 espèces. Parmi ces espèces, les populations de *Sparisoma atomarium* et *Sparisoma aurofrenatum* augmentent avec la dégradation des deux habitats récifaux. En revanche, les populations de *Stegastes partitus* et *Stegastes adustus* se développent uniquement sur les récifs rocheux et bio-construits respectivement.

Lors de l'analyse du compartiment herbivore, les deux espèces *Diadema antillarum* et *Microspathodon chrysurus* n'ont pas montré d'attraction pour les sites dégradés, mais plutôt une préférence pour les récifs peu dégradés.

D'une manière générale, les oursins sont considérés pour de nombreux scientifiques comme des herbivores importants, jouant un rôle crucial dans les cascades trophiques des écosystèmes marins benthiques (Pinnegar *et al.* 2000). Le rôle essentiel de l'oursin *Diadema antillarum* a clairement été démontré dans les récifs coralliens de la Caraïbe lorsque leurs populations ont été décimées par une épidémie au début des années 80. Les densités de cet herbivore ont diminué de plus de 93% à travers toute la Caraïbe (Lessios 1988). A la suite de cette mortalité, la réduction de la pression de broutage a été à l'origine de fortes répercussions sur les récifs, augmentant la biomasse des macroalgues et changeant la composition des communautés algales diminuant la production primaire (Carpenter 1990a). Cette espèce contribue donc indirectement à la résilience des récifs (avec de nombreuses espèces de poissons herbivores - Mumby *et al.* 2006b, Mumby *et al.* 2007b). Depuis l'épidémie, les densités d'oursin diadème sont très variables dans la Caraïbe, comme en témoignent les résultats de l'étude de Carpenter & Edmunds (2006) réalisée sur les récifs de 6 pays et dont les valeurs s'échelonnent entre 1,7 et 8,9 ind.m⁻² (soit entre 340 et 1780 ind.200m⁻²). En recensant 12 ind.m⁻² en Jamaïque (soit 2400 ind.200m⁻²), Edmunds & Carpenter (2001) ont observé des densités identiques, voire supérieures, à celles rencontrées avant l'épidémie (environ 10 ind.m⁻², soit 2000 ind.200m⁻² – Hughes 1994). Les densités relevées sur nos sites d'étude sont donc dans la gamme inférieure des amplitudes de densités observées dans la Caraïbe (transect maximum de 800 ind.200m⁻² soit 4 ind.m⁻²). Cependant, le type de récif semble influencer différemment les densités d'oursins avec la dégradation. Aucune tendance ne s'est dégagée des densités mesurées sur les récifs bio-construits alors que celles-ci diminuent avec le degré croissant de dégradation des sites rocheux. Bien que certains travaux montrent pourtant une évolution inverse et émettent l'hypothèse que les densités élevées

obtenues sur les sites dégradés pourraient avoir un lien avec les perturbations anthropiques (Bak 1990, Bozec 2006), l'étude de Tuya *et al.* (2004) présente des corrélations négatives entre les densités d'oursins et les recouvrements d'algues corroborant nos résultats. La préférence de *Diadema antillarum* pour les sites peu dégradés pourrait être en relation avec leur préférence alimentaire, la disponibilité de refuges et les phénomènes de compétition. Comme évoqué précédemment, tous les herbivores y compris les oursins ont une source de nourriture favorite (Ferreira & Gonçalves 2006, Ledlie *et al.* 2007). La dégradation des récifs engendrant une diminution de la diversité algale, les espèces d'algues ciblées peuvent avoir disparu ou être présentes en faible quantité sur les sites dégradés. Par ailleurs, Carpenter (1984) a mis en évidence une relation entre l'abondance du nombre de refuges (trous et crevasses) et les fortes densités des diadèmes. La dégradation de l'habitat diminuant souvent la complexité topographique (Wilson *et al.* 2008, James & Crabbe 2010) notamment le nombre de trous, les oursins s'en trouvent donc affectés et leurs densités réduites. Les herbivores étant également mieux représentés sur les sites dégradés (chapitre VII), des phénomènes de compétition peuvent se produire et se répercuter sur les populations d'oursins. Ce phénomène peut même être amplifié par l'augmentation des herbivores territoriaux tels que *Stegastes sp.* sur les sites dégradés, dont certaines espèces peuvent chasser les oursins (Williams 1981, Eakin 1987).

Microspathodon chrysurus étant une espèce de Pomacentridae territoriale, sa préférence pour les sites peu dégradés semble plutôt contradictoire à la vue des résultats obtenus concernant les autres espèces territoriales de la même famille, typiques des sites dégradés. Cette particularité pourrait encore une fois être expliquée par la présence de sa ressource alimentaire sur les sites peu dégradés. En effet, alors que la plupart des espèces de demoiselles territoriales cultivent et maintiennent un gazon algal d'une grande diversité, *Microspathodon chrysurus* conserve un tapis caractérisé par une faible diversité, presque monospécifique (Montgomery 1980), qui peut disparaître avec la dégradation de l'habitat. Par ailleurs, sa présence peut être bénéfique pour les récifs et favoriser leur résilience, en maintenant une faible biomasse algale sur son territoire (Branch *et al.* 1992) et ainsi évitant la prolifération des macroalgues (Ceccarelli *et al.* 2001), mais aussi en empêchant l'installation d'autres espèces de Pomacentridae territoriales (Waldner & Robertson 1980) qui peuvent être néfastes pour le récif (Kaufman 1977, Hixon & Brostoff 1983).

Les deux premières espèces bénéficiant de la dégradation des récifs (*Sparisoma atomarium* et *Sparisoma aurofrenatum*) appartiennent à la famille des Scaridae alors que les deux secondes (*Stegastes partitus* et *Stegastes adustus*) font partie de la famille des

Pomacentridae. En plus de profiter de la dégradation de l'habitat, ces quatre espèces peuvent participer à cette dégradation et l'accentuer. En effet, alors que l'herbivorie est généralement considérée comme favorisant la résilience des récifs coralliens, certains herbivores comme des Scaridae peuvent à l'inverse avoir des effets préjudiciables sur cette capacité de l'écosystème à résister aux perturbations. En se nourrissant d'algues, certaines espèces de cette famille consomment en même temps du corail vivant (Bruckner & Bruckner 1998, Rotjan & Lewis 2005, Rotjan *et al.* 2006). Les Pomacentridae territoriaux aussi peuvent être nuisibles aux coraux, en favorisant le développement et l'entretien de champs d'algues (Hixon & Beets 1993, Ceccarelli *et al.* 2001).

De nombreuses études ont montré le rôle essentiel des poissons herbivores des récifs coralliens dans les interactions de compétition entre les coraux et les macroalgues (Lewis 1986, Lirman 2001, Williams & Polunin 2001, Mumby *et al.* 2006a, Hughes *et al.* 2007b, Mumby *et al.* 2007a), et donc sur la résilience des récifs (Nyström & Folke 2001, Bellwood *et al.* 2004). En Martinique, quelques espèces (l'oursin *Diadema antillarum* et les espèces de poisson d'herbivores en faible abondance) semblent jouer ce rôle primordial au développement des coraux. Cependant, l'herbivorie sur les récifs dégradés paraît influencée par un faible nombre d'espèces dominantes (*Sparisoma aurofrenatum*, *Stegastes partitus* et *Stegastes adustus*) qui auraient plutôt tendance à accentuer leur dégradation par leur comportement alimentaire et territorial. Cependant, aucune espèce indicatrice de la dégradation des récifs aussi précise que les Chaetodontidae dans la région Indo-Pacifique n'a été identifiée en Martinique. Peut-être faudrait-il se rabattre sur la recherche d'espèces indicatrices appartenant à d'autres groupes taxonomiques...

Chapitre IX. Conclusions générales et perspectives



La grande diversité des récifs coralliens en font des écosystèmes extrêmement complexes. Les relations entre les communautés benthiques, structurant l'habitat récifal, et les peuplements ichthyologiques ont été étudiées, en faisant le lien avec la dégradation de cet habitat.

1. Synthèse des résultats

Cette étude était basée sur 3 hypothèses de travail qui ont été abordées et vérifiées tout au long de ce projet.

Les structures de peuplements de poissons sont corrélées à la géomorphologie de l'habitat et à la nature biologique du substrat.

L'étude de la composition benthique des sites a permis de caractériser chaque site selon sa structure récifale : rocheuse ou bio-construite. Les récifs rocheux et bio-construits n'offrant pas les mêmes ressources pour la faune (alimentation, reproduction, protection...), l'analyse en parallèle des peuplements ichthyologiques à travers différents descripteurs a permis de révéler certaines particularités d'ordre structurel et fonctionnel, propres à chaque type de récif.

Ainsi, les sites rocheux présentent globalement un peuplement avec des richesses spécifiques et des densités plus élevées, constitué d'une plus forte proportion d'individus de petite taille (<5 cm). Les sites bio-construits ont révélé une meilleure répartition des densités au sein des espèces présentes, mais des effectifs très faibles d'individus de grandes tailles (>30 cm).

Malgré une stabilité du nombre relatif d'espèces composant chaque groupe trophique quelque soit le type de récif, des différences ont cependant été mises en évidence dans les densités et les biomasses de certaines catégories. Les principales divergences concernent les compartiments omnivores, piscivores et herbivores territoriaux ; les deux premiers sont apparus mieux représentés en nombre d'espèces, en densité et en biomasse sur les récifs rocheux alors que le troisième a montré des biomasses relatives plus fortes sur les sites bio-construits.

Des différences dans la structure des peuplements de poissons ont été observées et les diverses analyses des descripteurs utilisés ont ainsi permis d'identifier des espèces caractéristiques des sites rocheux et des sites bio-construits. La présence, les densités et les

biomasses d'*Abudefduf saxatilis*, *Sparisoma rubripinne*, *Sparisoma atomarium* et de *Pseudupeneus maculatus* ont montré la préférence de ces espèces pour les sites rocheux. En revanche, ces mêmes descripteurs ont mis en évidence une attirance des espèces *Stegastes planifrons*, *Stegastes leucostictus*, *Chromis cyanea* et *Hypoplectrus puella* pour les sites bio-construits. D'autres espèces semblent également être caractéristiques d'un type de récif, mais dans une moindre mesure.

La dégradation de l'habitat récifal a des répercussions sur la structure des peuplements de poissons.

L'état de santé des deux types de récif étudiés a pu être déterminé selon une échelle de dégradation établie à partir des principaux groupes benthiques présents sur les récifs. Les résultats obtenus suivent les tendances générales du concept de changement d'état d'un récif (« phase shift »), les couvertures en corail vivant et en macroalgues reflétant fortement l'état du récif (synthétisé par Bruno *et al.* 2009 ; Figure IX-1). Néanmoins, d'autres variables ont été identifiées, selon le type de récif, comme intervenant dans la caractérisation du degré de dégradation (Figure IX-2). Par ailleurs, l'analyse du compartiment corallien des récifs bio-construits a pu mettre en évidence des changements de constitution en espèces, familles et morphotypes selon l'état du récif. La dégradation se traduit par une évolution des récifs dominés par des coraux massifs et digités vers des récifs encroûtants, induisant une réduction de la complexité structurelle de l'habitat. A partir de cette caractérisation benthique des sites, des tendances se dégagent dans la structure des peuplements ichthyologiques en fonction du degré de dégradation des récifs à l'échelle de l'île, mais également suivant le type de récif.

La structure des peuplements benthiques et ichthyologiques observée au cours de cette étude est issue d'un enchaînement de processus évolutifs, favorisant l'implantation de certaines espèces aux dépens d'autres en fonction des conditions environnementales. Au niveau benthique, les processus de contrôle dits « bottom-up » et « top-down » interviennent dans la régulation des phénomènes de compétition entre les algues et les coraux des récifs, influençant ainsi la résilience des récifs. Un parfait équilibre des deux mécanismes est donc essentiel pour le maintien d'un écosystème récifal en bon état. De nombreux facteurs environnementaux, auxquels viennent s'ajouter des perturbations de diverses natures, agissent cependant sur ces processus de compétition spatiale, favorisant l'un ou l'autre des compétiteurs selon le contexte (Figure IX-3) et pouvant entraîner le remplacement des coraux

hermatypiques par des macroalgues (Figure IX-1 & Figure IX-2). Les différents états de santé des récifs observés résultent donc de la présence et de l'action combinée de ces facteurs. Les divergences d'organisation des peuplements ichthyologiques mises en évidence dans cette étude selon les sites d'un même type de récif révèlent donc les répercussions de la dégradation de l'habitat sur la structure des communautés.

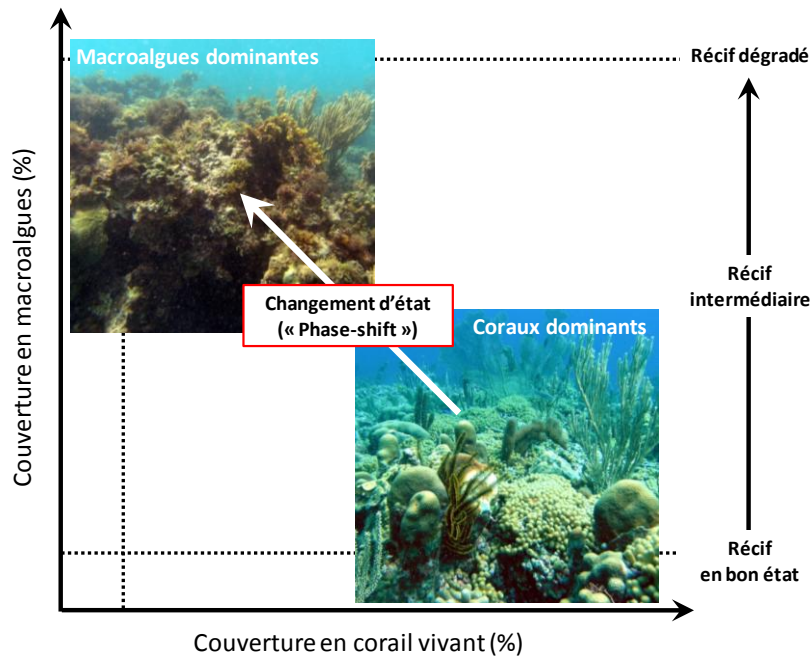


Figure IX-1. Schéma adapté de Bruno *et al.* (2009) sur les différents degrés de dégradation ou états écologiques d'un récif corallien, en fonction de la couverture relative en corail vivant et en macroalgues.

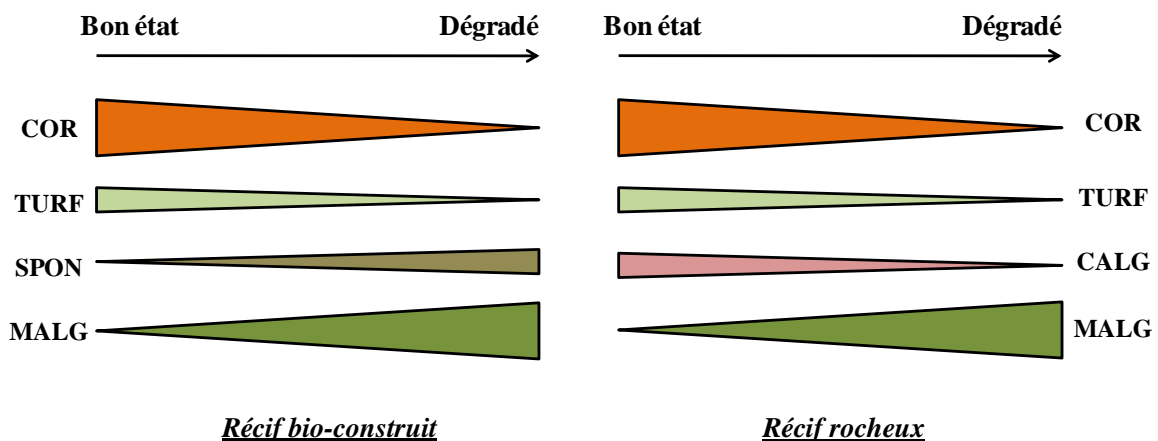


Figure IX-2. Evolution des couvertures des principales catégories benthiques (%) permettant de caractériser l'état du récif en fonction du degré de dégradation des récifs bio-construits et rocheux.

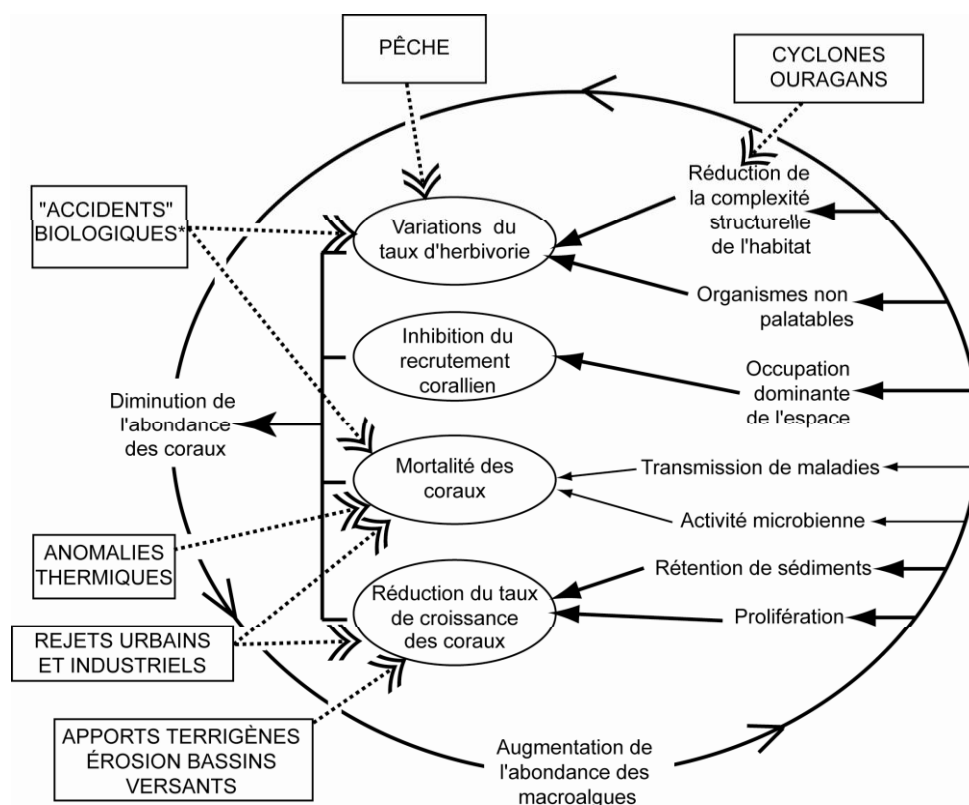


Figure IX-3. Boucle de rétroaction représentant l'ensemble des facteurs et processus régulant les relations de compétition entre les macroalgues et les coraux sur les récifs coralliens. L'action de perturbations accidentelles ou chroniques, d'origine naturelle ou anthropique, sur les relations algues/coraux est représentée par des flèches en pointillés. Les processus bioécologiques jouant un rôle dans la relation de compétition algues/coraux sont représentés par des flèches noires, dont l'épaisseur représente l'importance relative de chaque processus. Les « accidents » biologiques comprennent des phénomènes majeurs ponctuels comme des maladies ou des explosions démographiques d'espèces invasives et destructrices. Les algues non palatables sont des algues non consommables par les organismes herbivores. Schéma tiré de Carassou *et al.* (2009) initialement adapté de Norström *et al.* (2009).

Avec les différentes analyses réalisées, cette étude indique un enchaînement en cascade des répercussions de la dégradation sur différents niveaux d'organisation des peuplements ichthyologiques (Figure IX-4). Les espèces n'ayant pas les mêmes exigences écologiques, les espèces moins tolérantes aux modifications de l'habitat (disponibilité des ressources) liées à la dégradation vont migrer vers des récifs plus propices et disparaître des récifs dégradés. Leur migration va libérer des niches qui seront ensuite occupées principalement par les espèces ubiquistes et opportunistes. Les densités des espèces présentes sur les sites vont donc évoluer et entraîner des changements des biomasses et de la structure de taille des individus du peuplement (augmentation de petits individus). Parallèlement, les structures trophiques vont également se trouver modifiées, les herbivores prenant de l'importance sur les sites dégradés aux dépens des carnivores et omnivores (Figure IX-4).

Tous ces changements vont ensuite se répercuter sur le compartiment benthique et alimenter le cycle.

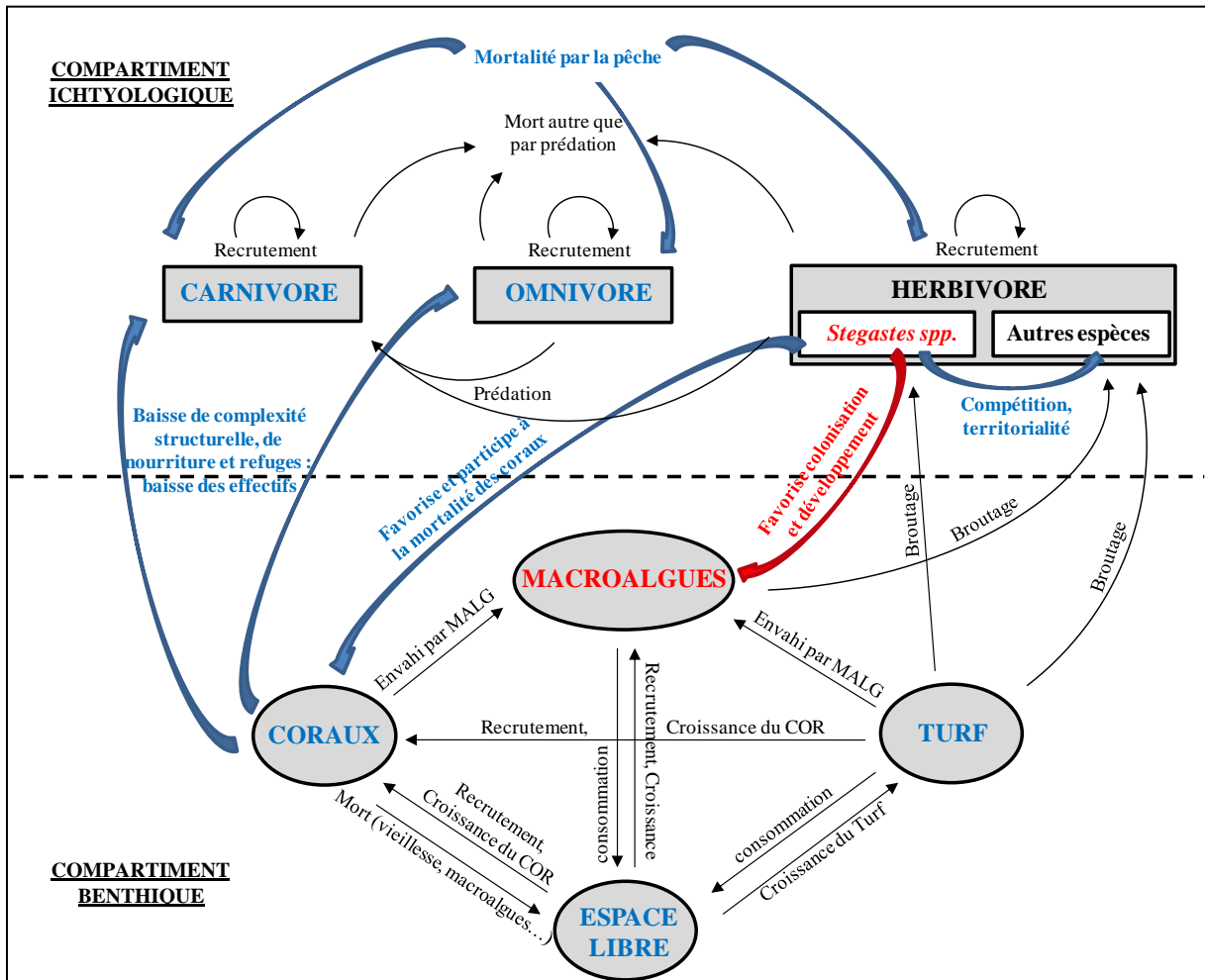


Figure IX-4. Schéma synthétique des conséquences de la dégradation des récifs coralliens (en couleur) sur les principales interactions entre les catégories benthiques et les catégories trophiques ichthyologiques (flèches noires). Les impacts négatifs sur un compartiment sont indiqués en bleu et les impacts positifs en rouge.

Cependant, malgré les modifications constatées avec la dégradation de l'habitat, une certaine stabilité du peuplement semble subsister dans la richesse spécifique et dans les densités totales. En effet, un nombre relativement constant d'espèces et d'individus a pu être observé entre les sites d'un même type de récif, indépendamment de l'état de santé de l'écosystème. Seules les biomasses semblent affectées par la dégradation des sites, la migration des espèces « top prédatrices » vers les sites moins dégradés pouvant notamment expliquer les variations relevées.

L'envahissement des écosystèmes récifaux par les macroalgues favorise le développement des communautés de poissons herbivores.

L'étude approfondie du compartiment herbivore a permis de confirmer globalement l'augmentation de l'importance des herbivores au sein du peuplement ichthyologique avec une dégradation croissante de l'écosystème récifal. Ces modifications de l'habitat ne profitent cependant pas à toutes les espèces herbivores (Figure IX-4). En effet, si les espèces de poissons-perroquets *Sparisoma atomarium* et *Sparisoma aurofrenatum* bénéficient de la dégradation du récif pour accroître leur population, certaines espèces telles que *Diadema antillarum* et *Microspathodon chrysurus* semblent préférer les sites peu dégradés. La structure du peuplement ichthyologique ayant des particularités propres au type de récif et la dégradation ne se manifestant pas de la même manière selon l'habitat, des divergences dans l'évolution des populations d'herbivores ont également été observées, notamment chez des Pomacentridae territoriaux. Ainsi, confrontés à une dégradation croissante, *Stegastes partitus* se développe sur les récifs rocheux et *Stegastes adustus* sur les récifs bio-construits. L'augmentation de ces espèces territoriales de *Stegastes* est donc susceptible de jouer un rôle important dans la diminution de la résilience des récifs martiniquais, notamment en favorisant l'installation et la prolifération d'algues (Figure IX-4).

2. perspectives

Plusieurs perspectives à ce travail pourraient permettre de mieux interpréter les résultats obtenus dans cette étude et mieux comprendre les interactions entre les différents compartiments de l'écosystème côtier martiniquais.

De nombreuses espèces de poissons récifaux vivent en étroite relation avec les habitats essentiels environnants (récifs, mangroves, herbiers... ; voir pour synthèse Claro *et al.* 2001), effectuant des migrations régulières entre le récif et ces habitats pour différents besoins (reproduction, alimentation, protection). Dans la Caraïbe, les herbiers sont notamment reconnus comme étant le biotope de nurserie principal pour les juvéniles de plusieurs espèces de poissons à forte valeur commerciale (Nagelkerken *et al.* 2000b, Nagelkerken *et al.* 2002, Cocheret de la Morinière *et al.* 2003). A l'échelle de la Martinique, les habitats essentiels sont présents tout autour de l'île (Legrand *et al.* 2010), subissant une influence variable de différentes pressions. Nous avons vu au cours de cette étude que les fortes divergences existant dans la structure des peuplements benthiques et ichthyologiques récifaux reflétaient

des états de santé distincts de l'écosystème. La présence de variations similaires au sein des autres habitats essentiels est donc vraisemblable. Il semblerait par conséquent intéressant, dans un premier temps, d'étudier la structure des peuplements benthiques et ichtyologiques en fonction de la qualité de tous ces habitats. Ainsi, les modifications engendrées par la dégradation sur les structures benthiques et ichtyologiques pourraient être appréhendées à l'échelle de l'île.

Dans un second temps, une étude sur la connectivité des espèces récifales communes aux différents habitats pourrait ensuite être envisagée afin de mieux appréhender les relations et les échanges entre les différents écosystèmes. Ces deux études permettraient ainsi de vérifier si les résultats obtenus lors de ce travail de thèse sont influencés par les habitats environnants. Un projet de thèse sur la connectivité de certaines espèces a débuté en 2009 et devrait permettre de mieux comprendre l'éthologie de ces espèces, leur espace vital, les distances de migration et la périodicité de ces migrations entre les habitats (Garcia En cours).

Un autre aspect de l'impact de la dégradation de l'habitat sur les peuplements ichtyologiques pourrait aussi être abordé à travers l'étude du recrutement des poissons. Le recrutement est un paramètre primordial dans l'explication de la structure observée du peuplement actuel. En effet, un faible recrutement pourrait intervenir dans l'explication des résultats obtenus dans l'étude quant-aux faibles biomasses relevées. La dégradation de l'habitat pourrait en être la cause puisque celle-ci est susceptible d'avoir des répercussions sur le comportement d'installation des larves de poissons, leur survie et le recrutement (Osenberg *et al.* 2006). Compte tenu des phénomènes migratoires ontogéniques de nombreuses espèces de poissons récifaux entre les différents habitats essentiels, il apparaît important d'étudier le recrutement ichtyologique sur ces différents habitats en relation avec leur qualité. Ainsi, un parallèle pourrait peut-être être établi entre le peuplement ichtyologique observé et le recrutement. Cette étude permettrait également d'identifier les meilleures zones de nurseries pouvant faire l'objet de zones de protection prioritaires dans la mise en place de plans de gestion de l'environnement marin en Martinique.

Des réflexions et des actions pour la préservation et le développement durable des écosystèmes marins et des ressources associées ont déjà été engagées par les différents organismes compétents en Martinique. Néanmoins, en 2010, seules des zones de cantonnement de pêche, mises en place sur des habitats essentiels depuis une dizaine d'années pour reconstituer les stocks de poissons et pérenniser la pêche côtière, sont présentes en matière de protection. Ces zones ne constituent qu'un système de protection partiel, en contrôlant uniquement la pression de pêche, mais également temporaire puisqu'elles sont

soumises à des périodes d'ouverture à la pêche établies aléatoirement, sans suivi préalable des ressources. Afin de préserver plus efficacement l'ensemble des écosystèmes marins côtiers, la mise en place de mesures de protection plus adaptées devrait être envisagée, notamment avec l'instauration d'une réserve marine intégrale. L'établissement d'un tel dispositif sur le secteur méridional de l'île (de Caye d'Olbian à Jardin Tropical par exemple), englobant ainsi tous les habitats essentiels dont notamment le récif bio-construit le plus développé de la Martinique, assurerait la protection des peuplements benthiques et ichtyologiques du secteur. Cet outil participerait par la même occasion à la protection des ressources, au maintien et à la gestion durable des pêcheries. Par ailleurs, les différentes études évoquées précédemment en perspectives permettraient d'apporter des éléments supplémentaires pour une identification précise des zones les plus pertinentes à la création de ces réserves.

Outre la protection de l'environnement, la mise en réserve peut également avoir un objectif de restauration des récifs. Cependant, si la restructuration des stocks d'espèces commerciales grâce à ces mesures est avérée, le retour à un état initial du récif, dominé par des coraux, est très long et souvent peu concluant. Pour optimiser les chances de restauration de l'écosystème, tous les facteurs intervenant dans la dégradation des récifs doivent être considérés et maîtrisés. En Martinique, la présente étude a montré que les caractéristiques des populations de Pomacentridae appartenant au genre *Stegastes* reflétaient relativement bien l'état de santé des récifs, avec des densités et biomasses plus élevées sur les sites dégradés. Ces demoiselles territoriales pouvant être impliquées et favoriser la dégradation des récifs, la mise en réserve de secteurs fortement colonisés permettrait-elle une amélioration de l'habitat ? Un récif peut-il redevenir en bon état lorsqu'il a atteint un certain seuil de dégradation et de densité de *Stegastes* ? Les *Stegastes* vont-elles freiner ou empêcher le retour vers un récif à couverture corallienne dominante ? Le retour des prédateurs suite à la mise en place du dispositif de protection peut-il entraîner une réduction des populations de *Stegastes* ? Ou en revanche, l'occupation de l'espace par ces herbivores territoriaux limite-t-il fortement toute recolonisation par les coraux et autres poissons ? Toutes ces interrogations sont autant de points qu'il serait nécessaire d'étudier afin d'optimiser la restauration des récifs martiniquais. Une investigation sur l'évolution de ces populations de demoiselles pourrait donc ainsi être menée sur les zones à fortes densités lors de la mise en place d'une réserve.

Enfin, des travaux sur l'élaboration de modèles pourraient également être envisagés à partir des résultats de toutes ces études complémentaires. La modélisation des récifs coralliens est certes complexe mais des modèles simples et interactifs, tels que ceux réalisés par Perez *et al.* (2009) au Mexique, permettraient de mieux comprendre les interactions entre les facteurs

locaux et régionaux influençant fortement l'état des récifs (Figure IX-5). Ce type de modèle permet d'intégrer tous les principaux facteurs qui interagissent sur les récifs coralliens, aussi bien biologiques, physiques que socio-économiques, constituant ainsi un outil de gestion privilégié pour l'aide à la décision et le choix des zones à protéger.

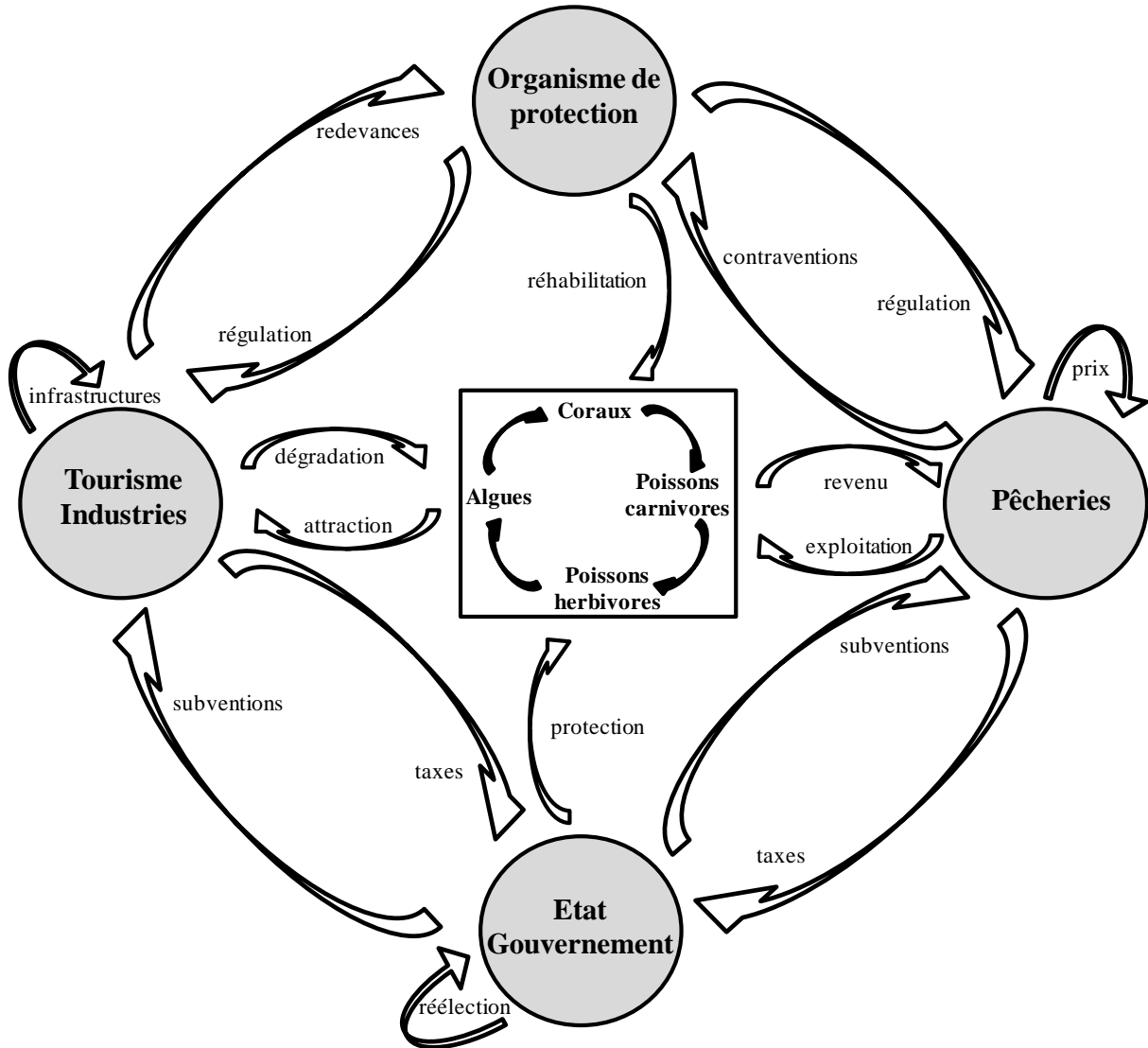


Figure IX-5. Schéma traduit de Perez *et al.* (2009) du réseau de causes à effets de l'écosystème récifal et des activités anthropiques. Les flèches indiquent la direction des relations. Les cercles gris représentent les facteurs socio-économiques majeurs.

Localisée dans l'archipel des Petites Antilles où les îles sont relativement proches les unes des autres, la Martinique ne constitue pas un système isolé. Des échanges et des interactions doivent très probablement exister entre les communautés marines des différentes îles, certaines îles pouvant présenter des habitats essentiels susceptibles de profiter aux îles à proximité. Toutes les perspectives énoncées auparavant à l'échelle de la Martinique sur les habitats essentiels, la connectivité des espèces, le recrutement des poissons, la préservation et

la modélisation des écosystèmes marins sont donc également transposables à une échelle spatiale plus large. De telles études à l'échelle de l'arc antillais, voire du bassin caribéen, permettraient de mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème marin côtier de toute la zone géographique, et d'avoir une vision à grande échelle de la dégradation des habitats et de leur impact sur les communautés benthiques et ichtyologiques. La connaissance de tous ces mécanismes à grande échelle permettrait aussi de mieux appréhender la situation actuelle de l'environnement marin martiniquais et le devenir du peuplement ichtyologique.

Une dernière remarque dans cette conclusion concerne l'échelle de temps du travail et la capacité de résilience des récifs. Tous les résultats obtenus et les interprétations réalisées dans cette étude proviennent de l'analyse des récifs sur une courte période de temps (2 ans). Par conséquent, seule l'étude des récifs à l'instant « t » a été abordée, négligeant tous les aspects de résilience, phénomènes fondamentaux intervenant dans l'explication de la situation actuelle des récifs et leur évolution. Certes, les récifs de la Martinique, comme pour la plupart de ceux de la Caraïbe, semblent se dégrader continuellement depuis plusieurs décennies, sans montrer de signe significatif d'amélioration. Pourtant, certaines études réalisées dans le Pacifique sembleraient indiquer une évolution cyclique des récifs sur 25-30 ans (Galzin, comm. Pers.). Cette cyclicité dans les phases de dominance benthique se produit peut-être également dans la Caraïbe, malgré l'impact souvent plus élevé des pressions anthropiques. Par conséquent, il serait intéressant d'étudier cet aspect de la résilience des récifs caribéens en analysant sur de longues périodes la structure benthique et ichtyologique des récifs.

Bibliographie

- Abesamis RA, Russ GR, Alcala AC (2006) Gradients of abundance of fish across no-take marine reserve boundaries: Evidence from Philippine coral reefs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **16**(4):349-371
- Achituv Y, Dubinsky Z (1990) Evolution and zoogeography of coral reefs. In: Dubinsky (ed) *Ecosystems of the World*, Vol **25: Coral Reefs**. Elsevier, Amsterdam, p 1-9
- Adey WH, Adey PJ, Burke R, Kaufmann L (1977) The Holocene reef systems of Eastern Martinique, French West Indies. *Atoll Research Bulletin* **218**:1-40
- Adjeroud M, Michonneau F, Edmunds P, Chancerelle Y, de Loma T, Penin L, Thibaut L, Vidal-Dupiol J, Salvat B, Galzin R (2009) Recurrent disturbances, recovery trajectories, and resilience of coral assemblages on a South Central Pacific reef. *Coral Reefs* **28**(3):775-780
- Aguilar-Perera A, Appeldoorn RS (2008) Spatial distribution of marine fishes along a cross-shelf gradient containing a continuum of mangrove-seagrass-coral reefs off southwestern Puerto Rico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **76**(2):378-394
- Aguilar C, Gonzáles-Sansón G, Munkittrick KR, MacLatchy DL (2004) Fish assemblages on fringe coral reefs of the northern coast of Cuba near Havana Harbor. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **58**(1):126-138
- Al-Masroori H, Al-Oufi H, McIlwain JL, McLean E (2004) Catches of lost fish traps (ghost fishing) from fishing grounds near Muscat, Sultanate of Oman. *Fisheries Research* **69**(3):407-414
- Albert S, Udy J, Tibbetts I (2008) Responses of algal communities to gradients in herbivore biomass and water quality in Marovo Lagoon, Solomon Islands. *Coral Reefs* **27**(1):73-82
- Alevizon WS, Brooks MJ (1975) The comparative structure of two western atlantic reef-fish assemblages. *Bulletin of Marine Science* **25**(4):482-490
- Allen GR (1985) FAO species catalogue. Vol. 6. Snappers of the world. An annotated and illustrated catalogue of lutjanid species known to date. FAO, Rome
- Allison WR (1996) Snorkeler damage to reef corals in the Maldivian Islands. *Coral Reefs* **15**(4):215-218
- Almany GR (2004) Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juvenile and adult coral reef fishes. *Oecologia* **141**(1):105-113
- Alvarez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Côté IM, Watkinson AR (2009) Flattening of Caribbean coral reefs: Region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**(1669):3019-3025
- Anderson MJ, Millar RB (2004) Spatial variation and effects of habitat on temperate reef fish assemblages in northeastern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **305**(2):191-221
- Angermeier PL, Karr JR (1994) Biological integrity versus biological diversity as policy directives: Protecting biotic resources. *Bioscience* **44**(10):690-697
- Anthony KRN, Hoogenboom MO, Maynard JA, Grottoli AG, Middlebrook R (2009) Energetics approach to predicting mortality risk from environmental stress: a case study of coral bleaching. *Functional Ecology* **23**(3):539-550
- Arias-González JE (1998) Trophic models of protected and unprotected coral reef ecosystems in the South of the Mexican Caribbean. *Journal of Fish Biology* **53**(SUPPL. A):236-255

- Aronson RB, Macintyre IG, Wapnick CM, O'Neill MW (2004) Phase shifts, alternative states, and the unprecedented convergence of two reef systems. *Ecology* **85**(7):1876-1891
- Aronson RB, Precht WF (2001) White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia* **460**:25-38
- Aronson RB, Precht WF (2006) Conservation, precaution, and Caribbean reefs. *Coral Reefs* **25**(3):441-450
- Ashworth JS, Ormond RFG (2005) Effects of fishing pressure and trophic group on abundance and spillover across boundaries of a no-take zone. *Biological Conservation* **121**(3):333-344
- Ateweberhan M, Bruggemann J, Breeman A (2006) Effects of extreme seasonality on community structure and functional group dynamics of coral reef algae in the southern Red Sea (Eritrea). *Coral Reefs* **25**(3):391-406
- Augris C, Durand F, Chauvaud S, Mazé J-P (2000) Carte des formations superficielles du plateau insulaire de la Martinique. Editions IFREMER
- Ault TR, Johnson CR (1998) Spatially and Temporally Predictable Fish Communities on Coral Reefs. *Ecological Monographs* **68**(1):25-50
- Bak RPM (1978) Lethal and sublethal effects of dredging on reef corals. *Marine Pollution Bulletin* **9**:14-16
- Bak RPM (1990) Patterns of echinoid bioerosion in two Pacific coral reef lagoons. *Marine Ecology Progress Series* **66**:267-272
- Bak RPM, Engel MS (1979) Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the parent coral community. *Marine Biology* **54**(4):341-352
- Baker AC, Glynn PW, Riegl B (2008) Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **80**(4):435-471
- Battistini R (1978) Les récifs coralliens de la Martinique. Comparaison avec ceux du sud-ouest de l'océan Indien. *Cahiers ORSTOM, Série Oceanographie* **16**(2):155-177
- Beets J, Muehlstein L, Haught K, Schmitges H (2003) Habitat connectivity in coastal environments : patterns and movements of Caribbean coral reef fishes with emphasis on bluestripped grunt, *Haemulon sciurus*. *Gulf and Caribbean Research* **14**(2):29-42
- Bell JD, Galzin R (1984) Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* **15**(3):265-274
- Bell JD, Galzin R (1988) Distribution of coral and fish in the lagoon at Mataiva : Potential for increase through mining ? *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* **2**:347-352
- Bellwood DR (1996) The Eocene fishes of Monte Bolca: the earliest coral reef fish assemblage. *Coral Reefs* **15**(1):11-19
- Bellwood DR (1998) What are reef fishes? - Comment on the report by D. R. Robertson: Do coral-reef fish faunas have a distinctive taxonomic structure? (*Coral Reefs* 17: 179-186). *Coral Reefs* **17**(2):187-189
- Bellwood DR, Choat JH (1990) A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. *Environmental Biology of Fishes* **28**(1):189-214
- Bellwood DR, Fulton CJ (2008) Sediment-mediated suppression of herbivory on coral reefs: Decreasing resilience to rising sea levels and climate change? *Limnology and Oceanography* **53**(6):2695-2701
- Bellwood DR, Hoey AS, Choat JH (2003) Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters* **6**:281-285
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature* **429**(6994):827-833

- Bellwood DR, Hughes TP, Hoey AS (2006) Sleeping Functional Group Drives Coral-Reef Recovery. *Current Biology* **16**(24):2434-2439
- Beukers JS, Jones GP (1997) Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia* **114**(1):50-59
- Bianchi G, Gislason H, Graham K, Hill L, Jin X, Koranteng K, Manickchand-Heileman S, Paya I, Sainsbury K, Sanchez F, Zwanenburg K (2000) Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES Journal of Marine Science* **57**(3):558-571
- Blanchon P (1997) Architectural variation in submerged shelf-edge reefs: The hurricane-control hypothesis. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* **1**:547-554
- Bohnsack JA (1983) Species turnover and the order versus chaos controversy concerning reef fish community structure. *Coral Reefs* **1**(4):223-228
- Bohnsack JA, Eklund AM, Szmant AM (1997) Artificial reef research: Is there more than the attraction-production issue? *Fisheries* **22**(4):14-16
- Bohnsack JA, Harper DE (1988) Length-weight relationships of selected marine reef fishes from the southeastern United States and the Caribbean. *NOAA Technical Memoir NMFS-SEFC* **215**:31p.
- Bouchon-Navaro Y (1997) Les peuplements ichtyologiques récifaux des Antilles. Distribution spatiale et dynamique temporelle. Thèse de doctorat, Université des Antilles et de la Guyane 242p.
- Bouchon-Navaro Y, Bouchon C (1985) Impact of Coral Degradation on a Chaetodontid Fish Assemblage (Moorea, French Polynesia). *Proceedings of the 5th International Coral Reef Symposium* **5**:427-432
- Bouchon-Navaro Y, Bouchon C (1989) Correlations between chaetodontid fishes and coral communities of the Gulf of Aqaba (Red Sea). *Environmental Biology of Fishes* **25**(1-3):47-60
- Bouchon-Navaro Y, Bouchon C, Kopp D, Louis M (2006) Weight-length relationships for 50 fish species collected in seagrass beds of the Lesser Antilles. *Journal of Applied Ichthyology* **22**(4):322-324
- Bouchon-Navaro Y, Bouchon C, Louis M (1992) L'ichtyofaune des herbiers de phanérogames marines de la Baie de Fort-de-France. (Martinique, Antilles Françaises). *Cybium* **16**:307-330
- Bouchon-Navaro Y, Bouchon C, Louis M, Legendre P (2005) Biogeographic patterns of coastal fish assemblages in the West Indies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **315**(1):31-47
- Bouchon-Navaro Y, Louis M (1986) Les poissons des formations coralliennes de la Martinique. *Annales de l'Institut Océanographique* **62**:251-270
- Bouchon-Navaro Y, Louis M, Bouchon C (1997a) Les peuplements ichtyologiques côtiers des Antilles. *Cybium* **21**(1, suppl.):107-127
- Bouchon-Navaro Y, Louis M, Bouchon C (1997b) Trends in fish species distribution in the West Indies. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* **1**:987-992
- Bouchon C (1998) La Martinique. In: *L'état des récifs coralliens en France Outre-Mer*. Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement / Secrétariat d'Etat à l'Outre-Mer - Rapport IFRECOR
- Bouchon C, Bouchon-Navaro Y, Brugneaux S, Mazeas F (2002) L'état des récifs coralliens dans les Antilles françaises : Martinique, Guadeloupe, Saint-Barthélemy et Saint-Martin. In: *Rapport de l'Initiative Française pour les Récifs Coralliens*, p 1-31

- Bouchon C, Bouchon-Navaro Y, Louis M (2004) Critères d'évaluation de la dégradation des communautés coralliennes dans la région Caraïbe. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **59**:113-121
- Bouchon C, Bouchon-Navaro Y, Louis M, Laborel J (1987) Influence of the degradation of coral assemblages on the fish communities of Martinique (French West Indies). *Proceedings of the 38th Gulf and Caribbean Fisheries Institute* **38**:452-468
- Bouchon C, Laborel J (1986) Les peuplements coralliens des côtes de la Martinique. *Annales de l'Institut Oceanographique* **62**(2):199-238
- Bouchon C, Portillo P, Louis M, Mazeas F, Bouchon-Navaro Y (2008) Evolution récente des récifs coralliens des îles de la Guadeloupe et de Saint-Barthélemy. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **63**:45-65
- Bozec YM (2006) Les poissons des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie : estimation d'abondance, relation habitat-poissons, interactions trophiques et indicateurs écologiques. Thèse de doctorat, Université de Paris VI324p.
- Bozec YM, Kulbicki M, Chassot E, Gascuel D (2005) Trophic signature of coral reef fish assemblages: Towards a potential indicator of ecosystem disturbance. *Aquatic Living Resources* **18**(2):103-109
- Branch GM, Harris JM, Parkins C, Bustamante RH, Eakhout S (1992) Algal gardening by marine grazers: a comparison of the ecological effects of territorial fish and limpets. In: John DM, Hawkins SJ, Price JH (eds) *Plant-animal interactions in the marine benthos*. Clarendon, Oxford, England, p 405-424
- Brazeau DA, Gleason DF, Morgan ME (1998) Self-fertilization in brooding hermaphroditic Caribbean corals: Evidence from molecular markers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **231**(2):225-238
- Bries JM, Debrot AO, Meyer DL (2004) Damage to the leeward reefs of Curaçao and Bonaire, Netherlands Antilles from a rare storm event: Hurricane Lenny, November 1999. *Coral Reefs* **23**(2):297-307
- Brock VE (1954) A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *Journal of Wildlife Management* **18**(3):297-308
- Brokovich E, Baranes A, Goren M (2006) Habitat structure determines coral reef fish assemblages at the northern tip of the Red Sea. *Ecological Indicators* **6**(3):494-507
- Brossard M, Imbert D, Menard S, Cuny P (1991) La mangrove de la baie de Fort-de-France : relations sols-végétation et dynamique actuelle. Rapport PNUE
- Brown BE (1997) Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs* **16**, **Suppl.**:129-138
- Bruckner A, Buja K, Fairey L, Gleason K, Harmon M, Heron S, Hourigan T, Jeffrey C, Kellner J, Kelty R, Leeworthy B, Liu G, Pittman S, Shapiro A, Strong A, Waddell J, Wiley P (2005) Threats and Stressors to U.S. Coral Reef Ecosystems. In: Waddell JE (ed) *The State of Coral Reef Ecosystems of the United States and Pacific Freely Associated States: 2005*, Vol **NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS 11**. NOAA/NCCOS Center for Coastal Monitoring and Assessment's Biogeography Team, Silver Spring, MD, p 12-44
- Bruckner AW, Bruckner RJ (1998) Destruction of coral by *Sparisoma viride*. *Coral Reefs* **17**(4):350-350
- Bruckner AW, Bruckner RJ (2003) Condition of coral reefs off less developed coastlines of Curacao (part 1: stony corals and algae). *Atoll Research Bulletin* **496**:370-393
- Bruckner AW, Hill RL (2009) Ten years of change to coral communities off Mona and Desecheo Islands, Puerto Rico, from disease and bleaching. *Diseases of Aquatic Organisms* **87**(1-2):19-31

- Brugneaux S, Peres C, Bouchon C, Bouchon-Navaro Y (2006) Contributions aux Inventaires floristiques et faunistiques de Martinique - Programme ZNIEFF Mer - Le récif méridional de Martinique - Synthèse, Observatoire du Milieu Marin Martiniquais
- Bruno JF, Petes LE, Harvell CD, Hettinger A (2003) Nutrient enrichment can increase the severity of coral diseases. *Ecology Letters* **6**(12):1056-1061
- Bruno JF, Selig ER, Casey KS, Page CA, Willis BL, Harvell CD, Sweatman H, Melendy AM (2007) Thermal stress and coral cover as drivers of coral disease outbreaks. *PLoS Biology* **5**(6)
- Bruno JF, Sweatman H, Precht WF, Selig ER, Schutte VGW (2009) Assessing evidence of phase shifts from coral to macroalgal dominance on coral reefs. *Ecology* **90**(6):1478-1484
- Bryant D, Burke L, McManus JW, Spalding MD (1998) Reefs at risk : A map-based indicator of threats to the world 's coral reefs. World Resources Institute, Washington, D.C.
- Burke L, Maidens J (2004) Reefs at Risk in the Caribbean. World Resources Institute (WRI), Washington, D.C.
- Burkepile DE, Hay ME (2006) Herbivore vs. nutrient control of marine primary producers: context-dependent effects. *Ecology* **87**(12):3128-3139
- Burkepile DE, Hay ME (2008) Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**(42):16201-16206
- Burkepile DE, Hay ME (2010) Impact of Herbivore Identity on Algal Succession and Coral Growth on a Caribbean Reef. *PLoS ONE* **5**(1):e8963
- Bythell JC, Hillis-Starr ZM, Rogers CS (2000) Local variability but landscape stability in coral reef communities following repeated hurricane impacts. *Marine Ecology Progress Series* **204**:93-100
- Caley MJ, John JS (1996) Refuge availability structures assemblages of tropical reef fishes. *Journal of Animal Ecology* **65**(4):414-428
- Campbell SJ, Pardede ST (2006) Reef fish structure and cascading effects in response to artisanal fishing pressure. *Fisheries Research* **79**(1-2):75-83
- Carassou L, Leopold M, Guillemot N, Wantiez L (2009) Impacts potentiels de la pêche des poissons herbivores sur le maintien de la structure des communautés coralliennes et algales en Nouvelle-Calédonie. Synthèse des connaissances bibliographiques disponibles. Analyse du contexte néo-calédonien. Rapport final IRD/IFRECOR/UNC
- Carpenter KE, Miclat RI, Albaladejo VD, Corpuz VT (1981) The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium* **2**:497-502
- Carpenter RC (1984) Predator and population density control of homing behavior in the Caribbean echinoid *Diadema antillarum*. *Marine Biology* **82**(1):101-108
- Carpenter RC (1986) Partitioning Herbivory and Its Effects on Coral Reef Algal Communities. *Ecological Monographs* **56**(4):345-364
- Carpenter RC (1988) Mass mortality of a Caribbean sea urchin: Immediate effects on community metabolism and other herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **85**(2):511-514
- Carpenter RC (1990a) Mass mortality of *Diadema antillarum*. I. Long-term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities. *Marine Biology* **104**(1):67-77
- Carpenter RC (1990b) Mass mortality of *Diadema antillarum*. II. Effects on population densities and grazing intensity of parrotfishes and surgeonfishes. *Marine Biology* **104**(1):79-86

- Carpenter RC, Edmunds PJ (2006) Local and regional scale recovery of *Diadema* promotes recruitment of scleractinian corals. *Ecology Letters* **9**(3):271-280
- Carpenter S, Walker B, Anderies JM, Abel N (2001) From Metaphor to Measurement: Resilience of What to What? *Ecosystems* **4**(8):765-781
- Ceccarelli D, Jones G, McCook L (2001) Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* **39**:355-389
- Ceccarelli D, Jones G, McCook L (2005) Foragers versus farmers: contrasting effects of two behavioural groups of herbivores on coral reefs. *Oecologia* **145**(3):445-453
- Cesar H, Burke L, Pet-Soede L (2003) The Economics of Worldwide coral reef Degradation. Cesar Environmental Economics Consulting, Arnhem, Netherlands
- Chabanet P (1994) Etude des relations entre les peuplements benthiques et les peuplements ichtyologiques sur le complexe récifal de St-Gilles/ La Saline (Ile de la Réunion). Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille III 235p.
- Chabanet P, Adjeroud M, Andréfouët S, Bozec YM, Ferraris J, García-Charton JA, Schrimm M (2005) Human-induced physical disturbances and their indicators on coral reef habitats: A multi-scale approach. *Aquatic Living Resources* **18**(3):215-230
- Chabanet P, Dufour V, Galzin R (1995) Disturbance impact on reef fish communities in Reunion Island (Indian Ocean). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **18**:29-48
- Chabanet P, Ralambondrainy H, Amanieu M, Faure G, Galzin R (1997) Relationships between coral reef substrata and fish. *Coral Reefs* **16**(2):93-102
- Chabanet P, Tessier E, Durville P, Mulochau T, René F (2002) Peuplement ichtyologique des bancs de Geysier et Zélée (Océan Indian Occidental). *Cybium* **26**(1):11-26
- Chapman MR, Kramer DL (1999) Gradients in coral reef fish density and size across the Barbados Marine Reserve boundary: effects of reserve protection and habitat characteristics. *Marine Ecology Progress Series* **181**:81-96
- Chassaing JP, Delplanque A, Laborel J (1978) Coraux des Antilles françaises. *Revue Française d'Aquariologie* **5**:57-84
- Chateau O, Wantiez L (2005) Comparison of coral reef fish communities between two fished and one protected reefs in New Caledonia South Lagoon Marine Park. *Cybium* **29**(2):159-174
- Chauvaud S (1997) Cartographie par télédétection à haute résolution des biocénoses marines côtières de la Guadeloupe et de la Martinique. Estimation de la biomasse et de la production primaire des herbiers à *Thalassia testudinum*. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale 257p.
- Cheal AJ, Thompson AA (1997) Comparing visual counts of coral reef fish: implications of transect width and species selection. *Marine Ecology Progress Series* **158**:241-248
- Chiappone M, Sluka R, Sealey KS (2000) Groupers (Pisces: Serranidae) in fished and protected areas of the Florida Keys, Bahamas and northern Caribbean. *Marine Ecology Progress Series* **198**:261-272
- Chittaro PM (2004) Fish-habitat associations across multiple spatial scales. *Coral Reefs* **23**(2):235-244
- Chornesky EA, Peters EC (1987) Sexual reproduction and colony growth in the scleractinian coral *Porites Astreoides*. *The Biological Bulletin* **172**(2):161-177
- Clarke KR, Ainsworth M (1993) A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* **92**(3):205-219
- Clarke KR, Warwick RM, Brown BE (1993) An index showing breakdown of seriation, related to disturbance, in a coral-reef assemblage. *Marine Ecology Progress Series* **102**(1-2):153-160

- Claro R, Lindeman KC, Parenti LR (eds) (2001) Ecology of the Marine Fishes of Cuba. Smithsonian Institution Press, Washington, DC
- Coat S, Bocquené G, Godard E (2006) Contamination of some aquatic species with the organochlorine pesticide chlordecone in Martinique. *Aquatic Living Resources* **19**:181-187
- Cocheret de la Morinière E, Pollux BJA, Nagelkerken I, Van Der Velde G (2003) Diet shifts of Caribbean grunts (Haemulidae) and snappers (Lutjanidae) and the relation with nursery-to-coral reef migrations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **57**(5-6):1079-1089
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* **199**(4335):1302-1310
- Connell JH, Hughes TP, Wallace CC (1997) A 30-year study of coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales in space and time. *Ecological Monographs* **67**(4):461-488
- Connell SD, Kingsford J (1998) Spatial, temporal and habitat-related variation in the abundance of large predatory fish at One Tree Reef, Australia. *Coral Reefs* **17**(1):49-57
- Connell SD, Samoily MA, Lincoln Smith MP, Leqata J (1998) Comparisons of abundance of coral-reef fish: Catch and effort surveys vs visual census. *Austral Ecology* **23**(6):579-586
- Criquet G (2009) Variabilité spatiale et temporelle de la structure des peuplements ichtyques exploités à la Martinique : Impact des réserves marines de pêche. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris, 158p.
- Dahl AL (1985) Status and conservation of South Pacific coral reefs. *Proceedings of the 5th International Coral Reef Symposium* **6**:509-513
- Dale VH, Beyeler SC (2001) Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* **1**(1):3-10
- Díaz-Ruiz S, Aguirre-León A, Arias-González JE (1998) Habitat interdependence in coral reef ecosystems : a case study in a Mexican Caribbean reef. *Aquatic Ecosystem Health and Management* **1**(3):387-397
- Dinsdale EA, Harriott VJ (2004) Assessing Anchor Damage on Coral Reefs: A Case Study in Selection of Environmental Indicators. *Environmental Management* **33**(1):126-139
- Dominici-Arosemena A, Wolff M (2005) Reef fish community structure in Bocas del Toro (Caribbean, Panama): Gradients in habitat complexity and exposure. *Caribbean Journal of Science* **41**(3):613-637
- Done TJ, Ogden JC, Wiebe WJ, Rosen BR (1996) Biodiversity and ecosystem function of coral reefs. In: Mooney HA, Cushman JH, Medina E, Sala OE, Schultze E-D (eds) *Functional Roles of Biodiversity: A Global Perspective*, Chichester, UK, p 393-449
- Douglas AE (2003) Coral bleaching - how and why? *Marine Pollution Bulletin* **46**:385-392
- DRAM (2001) Monographie des pêches maritimes et des cultures marines à la Martinique (années 2000 et 2001). Direction Régionale et Départementale des Affaires Maritimes de la Martinique
- DRAM (2005) Monographie des pêches maritimes et des élevages marins de la Martinique : année 2004. Direction Régionale et Départementale des Affaires Maritimes de la Martinique
- Duarte LO, García CB, Sandoval N, von Schiller D, Melo G, Navajas P (1999) Length-weight relationships of demersal fishes from the Gulf of Salamanca, Colombia. *Naga, The ICLARM Quarterly* **22**(1):34-36
- Duffy JE (2002) Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* **99**(2):201-219

- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67**(3):345-366
- Dulvy NK, Freckleton RP, Polunin NVC (2004a) Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation. *Ecology Letters* **7**(5):410-416
- Dulvy NK, Polunin NVC, Mill AC, Graham NAJ (2004b) Size structural change in lightly exploited coral reef fish communities: Evidence for weak indirect effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**(3):466-475
- Eakin CM (1987) Damselfishes and their algal lawns: a case of plural mutualism. *Symbiosis* **4**(1-3):275-288
- Edgar GJ, Barrett NS, Morton AJ (2004) Biases associated with the use of underwater visual census techniques to quantify the density and size-structure of fish populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **308**(2):269-290
- Edmunds PJ, Carpenter RC (2001) Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**(9):5067-5071
- Elsner JB, Kossin JP, Jagger TH (2008) The increasing intensity of the strongest tropical cyclones. *Nature* **455**(7209):92-95
- Fabricius KE (2005) Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: Review and synthesis. *Marine Pollution Bulletin* **50**(2):125-146
- Fabricius KE, McCorry D (2006) Changes in octocoral communities and benthic cover along a water quality gradient in the reefs of Hong Kong. *Marine Pollution Bulletin* **52**(1):22-33
- Fariña A, Bellorín A, Sant S, Méndez E (2005) Structure of the fish community at a reef in Los Monjes Archipelago, Venezuela. *Estructura de la comunidad de peces en un arrecife del Archipiélago Los Monjes, Venezuela* **31**(3):585-591
- Feary DA, Almany GR, Jones GP, McCormick MI (2007) Coral degradation and the structure of tropical reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* **333**:243-248
- Fenner DP (1991) Effects of hurricane Gilbert on coral reefs, fishes and sponges at Cozumel, Mexico. *Bulletin of Marine Science* **48**:719-730
- Ferreira CEL, Gonçalves JEA (2006) Community structure and diet of roving herbivorous reef fishes in the Abrolhos Archipelago, south-western Atlantic. *Journal of Fish Biology* **69**(5):1533-1551
- Ferreira CEL, Gonçalves JEA, Coutinho R (2001) Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes* **61**(4):353-369
- Ferreira CEL, Peret AC, Coutinho R (1998) Seasonal grazing rates and food processing by tropical herbivorous fishes. *Journal of Fish Biology* **53**(SUPPL. A):222-235
- Floeter SR, Ferreira CEL, Dominici-Arosemena A, Zalmon IR (2004) Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: Trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology* **64**(6):1680-1699
- Floeter SR, Gasparini JL (2000) The southwestern Atlantic reef fish fauna: Composition and zoogeographic patterns. *Journal of Fish Biology* **56**(5):1099-1114
- Floeter SR, Halpern BS, Ferreira CEL (2006) Effects of fishing and protection on Brazilian reef fishes. *Biological Conservation* **128**(3):391-402
- Floeter SR, Krohling W, Gasparini JL, Ferreira CEL, Zalmon IR (2007) Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: The influence of exposure and benthic cover. *Environmental Biology of Fishes* **78**(2):147-160
- Fox JR, Bellwood DR (2007) Quantifying herbivory across a coral reef depth gradient. *Marine Ecology Progress Series* **339**:49-59
- Fretey J (1990) Les tortues marines. In: Sanoli (ed) *La Grande Encyclopédie de la Caraïbe*, Vol **5 : le monde marin**, p 182-187

- Friedlander AM, DeMartini EE (2002) Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. *Marine Ecology Progress Series* **230**:253-264
- Friedlander AM, Parrish JD (1998) Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **224**(1):1-30
- Froese R, Pauly D (eds) (2010) FishBase. World Wide Web electronic publication, www.fishbase.org, version (05/2010)
- Frota LO, Costa PAS, Braga AC (2004) Length-weight relationships of marine fishes from the central Brazilian coast. *NAGA, WorldFish Center Quarterly* **27**:20-26
- Galzin R (1985) Ecologie des poissons récifaux de Polynésie Française. Thèse de doctorat, Université de Montpellier 170p.
- Galzin R (1987a) Structure of fish communities of French Polynesian coral reef. II. Temporal scales. *Marine Ecology Progress Series* **41**:137-145
- Galzin R (1987b) Structure of fish communities of French Polynesian coral reefs. I. Spatial scales. *Marine Ecology Progress Series* **41**:129-136
- Galzin R, Legendre P (1988) The fish communities of a coral reef transect. *Pacific Science* **41**(1-4):158-165
- García-Sais J, Appeldoorn R, Bruckner A, Caldwell C, Christensen JD, Lilyestrom C, Monaco ME, Sabater J, Williams E, Diaz E (2005) The State of Coral Reef Ecosystems of Puerto Rico. In: Waddell J (ed) *The State of Coral Reef Ecosystems of the United States and Pacific Freely Associated States: 2005*, Vol **NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS 11**. NOAA/NCCOS Center for Coastal Monitoring and Assessment's Biogeography Team, Silver Spring, MD, p 91-134
- García-Sais JR (2010) Reef habitats and associated sessile-benthic and fish assemblages across a euphotic-mesophotic depth gradient in Isla Desecheo, Puerto Rico. *Coral Reefs* **29**(2):277-288
- García CB, Duarte LO, Sandoval N, Von Schiller D, Melo G, Navajas P (1998) Length-weight relationships of demersal fishes from the Gulf of Salamanca, Colombia. *Naga, The ICLARM Quarterly* **21**(3):30-32
- García J (En cours) Capacité de migrations des poissons et conséquences sur la connectivité des Aires Marines Protégées (AMPs). Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris
- García JR, Morelock J, Castro R, Goenaga C, Hernandez Delgado E (2003) Puertorican reefs: research synthesis, present threats and management perspectives. In: Cortes J (ed) *Latin American Coral Reefs*. Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands, p 111-130
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR (2003) Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* **301**:958-960
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR (2005) Hurricanes and Caribbean coral reefs: Impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology* **86**(1):174-184
- Garpe KC, Öhman MC (2003) Coral and fish distribution patterns in Mafia Island Marine Park, Tanzania : Fish-habitat interactions. *Hydrobiologia* **498**:191-211
- Garzón-Ferreira J, Gil-Agudelo DL, Barrios LM, Zea S (2001) Stony coral diseases observed in southwestern Caribbean reefs. *Hydrobiologia* **460**(1):65-69
- Gates RD (1990) Seawater temperature and sublethal coral bleaching in Jamaica. *Coral Reefs* **8**(4):193-197
- Gleason DF (1998) Sedimentation and distributions of green and brown morphs of the Caribbean coral *Porites astreoides* Lamarck. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **230**(1):73-89

- Glynn PW (1984) Widespread coral mortality and the 1982/83 El Niño warming event. *Environmental Conservation* **11**:133-146
- Glynn PW, Lirman D, Baker AC, Leyte Morales GE (1998) First documented hurricane strikes on eastern Pacific coral reefs reveal only slight damage. *Coral Reefs* **17**(4):368-368
- Gobert B (1989) Effort de pêche et production des pêcheries artisanales martiniquaises. Document Scientifique n° 22
- Gobert B (1990) Production relative des pêcheries côtières en Martinique. *Aquatic Living Resources* **3**:181-191
- Gobert B (1991) Elément d'évaluation de l'état des ressources en poissons du plateau insulaire martiniquais. Document n° 31
- Gobert B (1994) Size structure of demersal catches in a multispecies multigear tropical fishery. *Fisheries Research* **19**:87-104
- Gobert B (2000) Comparative assessment of multispecies reef fish resources in the Lesser Antilles. *Fisheries Research* **44**:247-260
- González-Gándara C (2003) Ictiofauna de los arrecifes coralinos del norte de Veracruz. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* **74**(2):163-177
- González-Gándara C, Pérez-Díaz E, Santos-Rodríguez L, Arias González E (2003) Length-Weight relationships of coral reef fishes from the Alacran Reef, Yucatan, Mexico. *NAGA, WorldFish Center Quarterly* **26**(1):14-16
- González-Sansón G, Aguilar C, Hernández I, Cabrera Y, Suarez-Montes N, Bretos F, Guggenheim D (2009a) Natural and human-induced variability in the composition of fish assemblages in the Northwestern Cuban shelf. *Revista de Biología Tropical* **57**(3):721-740
- González-Sansón G, Aguilar C, Hernández I, Cabrera Y (2009b) Effects of depth and bottom communities on the distribution of highly territorial reef fish in the northwestern region of Cuba. *Journal of Applied Ichthyology* **25**(6):652-660
- Gosline WA (1984) Structure, function, and ecology in the goatfishes (family Mullidae). *Pacific Science* **38**:312-323
- Graham NAJ, Dulvy NK, Jennings S, Polunin NVC (2005) Size-spectra as indicators of the effects of fishing on coral reef fish assemblages. *Coral Reefs* **24**(1):118-124
- Graham NAJ, McClanahan TR, MacNeil MA, Wilson SK, Polunin NVC, Jennings S, Chabanet P, Clarke S, Spalding MD, Letourneur Y, Bigot L, Galzin R, Öhman MC, Garpe KC, Edwards AJ, Sheppard CRC (2008) Climate warming, marine protected areas and the ocean-scale integrity of coral reef ecosystems. *PLoS ONE* **3**(8):e3039
- Gratwicke B, Petrovic C, Speight MR (2006) Fish distribution and ontogenetic habitat preferences in non-estuarine lagoons and adjacent reefs. *Environmental Biology of Fishes* **76**(2-4):191-210
- Gratwicke B, Speight MR (2005a) Effects of habitat complexity on Caribbean marine fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series* **292**:301-310
- Gratwicke B, Speight MR (2005b) The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology* **66**(3):650-667
- Green DH, Edmunds PJ, Carpenter RC (2008) Increasing relative abundance of *Porites astreoides* on Caribbean reefs mediated by an overall decline in coral cover. *Marine Ecology Progress Series* **359**:1-10
- Grigg RW, Dollar SJ (1990) Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs. In: Dubinsky (ed) *Ecosystems of the World*, Vol **25: Coral Reefs**. Elsevier, Amsterdam, p 439-452

- Grimaud J, Kulbicki M (1998) Influence of reef to ocean distance on coral reef fish assemblages in New Caledonia. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Serie III Sciences de la Vie* **321**(11):923-931
- Grorud-Colvert K, Sponaugle S (2006) Influence of condition on behavior and survival potential of a newly settled coral reef fish, the bluehead wrasse *Thalassoma bifasciatum*. *Marine Ecology Progress Series* **327**:279-288
- Grossman GD, Jones GP, Seaman Jr WJ (1997) Do artificial reefs increase regional fish production? A review of existing data. *Fisheries* **22**(4):17-23
- Guillou A, Lagin A (1997) Engins et techniques de pêche en Martinique. Rapport IFREMER, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1120/>
- Gunderson LH (2000) Ecological resilience - in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**(1):425-439
- Haapkylä J, Ramade F, Salvat B (2007) Oil pollution on coral reefs: A review of the state of knowledge and management needs. *Vie et Milieu* **57**(1-2):95-111
- Halford A, Cheal AJ, Ryan D, Williams DM (2004) Resilience to Large-Scale Disturbance in Coral and Fish Assemblages on the Great Barrier Reef. *Ecology* **85**(7):1892-1905
- Harmelin-Vivien M (1992) Impact des activités humaines sur les peuplements ichthyologiques des récifs coralliens de Polynésie Française. *Cybium* **16**(4):279-289
- Harmelin-Vivien M, Bouchon-Navaro Y (1983) Feeding diets and significance of coral feeding among Chaetodontid fishes in Moorea (French Polynesia). *Coral Reefs* **2**(2):119-127
- Harmelin-Vivien ML (1994) The effects of storms and cyclones on coral reefs : A review. *Journal of Coastal Research Special Issue* **12**:211-231
- Harmelin-Vivien ML, Harmelin JG, Chauvet C, Duval C, Galzin R, Lejeune P, Barnabé G, Blanc F, Chevalier R, Duclerc J, Lasserre G (1985) Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons : méthodes et problèmes. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **40**:467-539
- Harmelin-Vivien ML, Laboute P (1986) Catastrophic impact of hurricanes on atoll outer reef slopes in the Tuamotu (French Polynesia). *Coral Reefs* **5**(2):55-62
- Hart AM, Russ GR (1996) Response of herbivorous fish to crown-of-thorns starfish outbreaks. III. Age, growth, mortality and maturity indices of *Acanthurus nigrofuscus*. *Marine Ecology Progress Series* **136**:25-35
- Harvell CD, Jordan-Dahlgren E, Merkel S, Rosenberg E, Raymundo L, Smith G, Weil E, Willis B (2007) Coral disease, environmental drivers and the balance between coral and microbial associates. *Oceanography* **20**:58-81
- Harvell CD, Kim K, Burkholder JM, Colwell RR, Epstein PR, Grimes DJ, Hofmann EE, Lipp EK, Osterhaus AD, Overstreet RM, Porter JW, Smith GW, Vasta GR (1999) Emerging Marine Diseases-Climate Links and Anthropogenic Factors. *Science* **285**(5433):1505-1510
- Hata H, Kato M (2003) Demise of monocultural algal farms by exclusion of territorial damselfish. *Marine Ecology Progress Series* **263**:159-167
- Hatcher BG, Larkum AWD (1983) An experimental analysis of factors controlling the standing crop of the epilithic algal community on a coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **69**(1):61-84
- Hawkins JP, Roberts CM (1993) Effects of Recreational Scuba Diving on Coral Reefs: Trampling on Reef-Flat Communities. *Journal of Applied Ecology* **30**(1):25-30
- Hawkins JP, Roberts CM (1994) The growth of coastal tourism in the Red Sea: Present and future effects on coral reefs. *Ambio* **23**(8):503-508
- Hawkins JP, Roberts CM (1997) Estimating the carrying capacity of coral reefs for SCUBA diving. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* **2**:1923-1926

- Hawkins JP, Roberts CM (2003) Effects of fishing on sex-changing Caribbean parrotfishes. *Biological Conservation* **115**(2):213-226
- Hawkins JP, Roberts CM (2004) Effects of Artisanal Fishing on Caribbean Coral Reefs. *Conservation Biology* **18**(1):215-226
- Hawkins JP, Roberts CM, Dytham C, Schelten C, Nugues MM (2006) Effects of habitat characteristics and sedimentation on performance of marine reserves in St. Lucia. *Biological Conservation* **127**(4):487-499
- Hawkins JP, Roberts CM, Van't Hof T, De Meyer K, Tratalos J, Aldam C (1999) Effects of recreational scuba diving on Caribbean coral and fish communities. *Conservation Biology* **13**(4):888-897
- Hixon MA (1991) Predation as a process structuring coral reef fish communities. In: Sale PF (ed) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego, p 475-500
- Hixon MA, Beets JP (1989) Shelter Characteristics and Caribbean Fish Assemblages: Experiments with Artificial Reefs. *Bulletin of Marine Science* **44**:666-680
- Hixon MA, Beets JP (1993) Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecological Monographs* **63**(1):77-101
- Hixon MA, Brostoff WN (1983) Damselfish as Keystone Species in Reverse: Intermediate Disturbance and Diversity of Reef Algae, p 511-513
- Hodgson G (1999) A global assessment of human effects on coral reefs. *Marine Pollution Bulletin* **38**(5):345-355
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell CD, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A, Hatziolos ME (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* **318**(5857):1737-1742
- Holbrook SJ, Forrester GE, Schmitt RJ (2000) Spatial patterns in abundance of a damselfish reflect availability of suitable habitat. *Oecologia* **122**(1):109-120
- Horinouchi M, Nakamura Y, Sano M (2005) Comparative analysis of visual censuses using different width strip-transects for a fish assemblage in a seagrass bed. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **65**(1-2):53-60
- Horn MH (1989) Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review* **27**:127-272
- Hughes L (2003) Climate change and Australia: Trends, projections and impacts. *Austral Ecology* **28**(4):423-443
- Hughes TP (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* **265**(5178):1547-1551
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O, Jackson JBC, Kleypas J, Lough JM, Marshall P, Nyström M, Palumbi SR, Pandolfi JM, Rosen B, Roughgarden J (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* **301**(5635):929-933
- Hughes TP, Bellwood DR, Folke CS, McCook LJ, Pandolfi JM (2007a) No-take areas, herbivory and coral reef resilience. *Trends in Ecology and Evolution* **22**(1):1-3
- Hughes TP, Connell JH (1999) Multiple stressors on coral reefs: A long-term perspective. *Limnology and Oceanography* **44**(3 II):932-940
- Hughes TP, Reed DC, Boyle M-J (1987) Herbivory on coral reefs: community structure following mass mortalities of sea urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **113**(1):39-59
- Hughes TP, Rodrigues MJ, Bellwood DR, Ceccarelli D, Hoegh-Guldberg O, McCook L, Moltschanivskyj NA, Pratchett MS, Steneck RS, Willis B (2007b) Phase shifts, herbivory, and resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology* **17**:360-365

- Humann P, Deloach N (2003) Poissons Coralliens. Identification. Floride Caraïbes Bahamas, Abymes, Guadeloupe
- Iborra MJ (2007) La pêche en Martinique. Rapport du Département thématiques Politiques structurelles et de Cohésion, Parlement Européen
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* **293**(5530):629-637
- Jackson LE, Kurtz JC, Fisher WS (2000) Evaluation guidelines for ecological indicators, Office of Research and Development, Research Triangle Park, North Caroline. USA
- James M, Crabbe C (2010) Coral ecosystem resilience, conservation and management on the reefs of Jamaica in the face of anthropogenic activities and climate change. *Diversity*:881-896
- Jameson SC, Ammar MSA, Saadalla E, Mostafa HM, Riegl B (1999) A coral damage index and its application to diving sites in the Egyptian Red Sea. *Coral Reefs* **18**(4):333-339
- Jameson SC, Erdmann MV, Gibson Jr GR, Potts KW (1998) Development of biological criteria for coral reef ecosystem assessment. *Atoll Research Bulletin* **450**:1-102
- Jameson SC, Erdmann MV, Karr JR, Potts KW (2001) Charting a course toward diagnostic monitoring: A continuing review of coral reef attributes and a research strategy for creating coral reef indexes of biotic integrity. *Bulletin of Marine Science* **69**:701-744
- Jennings S, Bouille DP, Polunin NVC (1996) Habitat correlates of the distribution and biomass of Seychelles' reef fishes. *Environmental Biology of Fishes* **46**(1):15-25
- Jennings S, Grandcourt EM, Polunin NVC (1995) The effects of fishing on the diversity, biomass and trophic structure of Seychelles' reef fish communities. *Coral Reefs* **14**(4):225-235
- Jennings S, Polunin NVC (1995) Biased underwater visual census biomass estimates for target-species in tropical reef fisheries. *Journal of Fish Biology* **47**:733-736
- Jennings S, Polunin NVC (1997) Impacts of predators depletion by fishing on the biomass and diversity of non-target reef fish communities. *Coral Reefs* **16**:71-82
- Jompa J, McCook LJ (2002) The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrica*) and a brown alga (*Lobophora variegata*). *Limnology and Oceanography* **47**(2):527-534
- Jones GP (1991) Postrecruitment processes in the ecology of coral reef fish populations: a multifactorial perspective. In: Sale PF (ed) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego, p 294-328
- Jones GP, McCormick MI (2002) Numerical and energetic processes in the ecology of coral reef fishes. In: Sale PF (ed) *Coral reef fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press, San Diego, p 221-242
- Jones GP, McCormick MI, Srinivasan M, Eagle JV (2004) Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**(21):8251-8253
- Jones GP, Syms C (1998) Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Australian Journal of Ecology* **23**(3):287-297
- Jones K (2007) Distribution of behaviours and species interactions within home range contours in five Caribbean reef fish species (Family Labridae). *Environmental Biology of Fishes* **80**(1):35-49
- Jones KMM (2005) The effect of territorial damselfish (family Pomacentridae) on the space use and behaviour of the coral reef fish, *Halichoeres bivittatus* (Bloch, 1791) (family Labridae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **324**(2):99-111

- Jones R (2008) Coral bleaching, bleaching-induced mortality, and the adaptive significance of the bleaching response. *Marine Biology* **154**(1):65-80
- Jones RS, Thompson MJ (1978) Comparison of Florida Reef Fish Assemblages Using a Rapid Visual Technique. *Bulletin of Marine Science* **28**:159-172
- Karr JR (1981) Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* **6**:21-27
- Kaufman L (1977) The three spot damselfish: effects on benthic biota of Caribbean coral reefs. In: Taylor DL (ed) Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, Miami, Florida, p 559-564
- Khalaf MA, Kochzius M (2002) Community structure and biogeography of shore fishes in the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Helgoland Marine Research* **55**(4):252-284
- Knowlton N (2001) The future of coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**(10):5419-5425
- Koslow JA, Hanley F, Wicklund R (1988) Effects of fishing on reef fish communities at Pedro Bank and Port Royal Cays, Jamaica. *Marine Ecology Progress Series* **43**:201-212
- Krajewski J, Bonaldo R, Sazima C, Sazima I (2006) Foraging activity and behaviour of two goatfish species (Perciformes: Mullidae) at Fernando de Noronha Archipelago, tropical West Atlantic. *Environmental Biology of Fishes* **77**(1):1-8
- Kremen C (1992) Assessing the Indicator Properties of Species Assemblages for Natural Areas Monitoring. *Ecological Applications* **2**(2):203-217
- Kuffner IB, Brock JC, Grober-Dunsmore R, Bonito VE, Hickey TD, Wright CW (2007) Relationships between reef fish communities and remotely sensed rugosity measurements in Biscayne National Park, Florida, USA. *Environmental Biology of Fishes* **78**(1):71-82
- Kuffner IB, Walters LJ, Becerro MA, Paul VJ, Ritson-Williams R, Beach KS (2006) Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine Ecology Progress Series* **323**:107-117
- Kulbicki M (1988) Patterns in the trophic structure of fish populations across the SW lagoon of New Caledonia. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* **2**:89-94
- Kuta KG, Richardson LL (2002) Ecological aspects of black band disease of corals: relationships between disease incidence and environmental factors. *Coral Reefs* **21**(4):393-398
- Laborel J, Laborel-Deguen F, Vacelet J, Bouchon C, Bouchon - Navaro Y, Philippot V, Louis M, Lamy D (1984) Mission CORANTILLES II sur les côtes de la Martinique, du 18 décembre 1983 au 6 janvier 1984. COREMA, UAG, Université de Aix-Marseille II
- Lamy D, Pointier J-P, Éraville MJ (1984) La faune malacologique marine de la Martinique (Antilles françaises). *Xenophora* **23**:9-17
- Lapointe B, Bedford B, Littler M, Littler D (2007) Shifts in coral overgrowth by sponges and algae. *Coral Reefs* **26**(3):515-515
- Lapointe BE (1997) Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnology and Oceanography* **42**(5 II):1119-1131
- Lapointe BE, Barile PJ, Littler MM, Littler DS (2005) Macroalgal blooms on southeast Florida coral reefs: II. Cross-shelf discrimination of nitrogen sources indicates widespread assimilation of sewage nitrogen. *Harmful Algae* **4**(6):1106-1122
- Lapointe BE, Barile PJ, Matzie WR (2004) Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: Discrimination of local versus regional nitrogen sources. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **308**(1):23-58

- Lapointe BE, Bedford BJ (2007) Drift rhodophyte blooms emerge in Lee County, Florida, USA: Evidence of escalating coastal eutrophication. *Harmful Algae* **6**(3):421-437
- Lecchini D, Adjeroud M, Pratchett MS, Cadoret L, Galzin R (2003) Spatial structure of coral reef fish communities in the Ryukyu Islands, southern Japan. *Oceanologica Acta* **26**(5-6):537-547
- Ledlie MH, Graham NAJ, Bythell JC, Wilson SK, Jennings S, Polunin NVC, Hardcastle J (2007) Phase shifts and the role of herbivory in the resilience of coral reefs. *Coral Reefs* **26**(3):641-653
- Legendre P, Galzin R, Harmelin-Vivien ML (1997) Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* **78**(2):547-562
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam
- Legrand H (2010) Cartographie des biocénoses marines du littoral martiniquais et eutrophisation en zone côtière. Thèse de doctorat, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris
- Legrand H, Lenfant P, Sotheran IS, Foster-Smith RL, Galzin R, Maréchal J-P (2010) Mapping marine benthic habitats in Martinique (French West Indies). *Caribbean Journal of Science* **42**
- Legrand H, Rousseau Y, Pérès C, Maréchal J-P (2008) Suivi Ecologique des Récifs Coralliens des Stations IFRECOR en Martinique de 2001 à 2006. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **63**:67-84
- Leps J, Smilauer P (2003) Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press
- Lessios HA (1988) Mass Mortality of *Diadema Antillarum* in the Caribbean: What Have We Learned? *Annual Review of Ecology and Systematics* **19**(1):371-393
- Lessios HA (2005) *Diadema antillarum* populations in Panama twenty years following mass mortality. *Coral Reefs* **24**(1):125-127
- Lessios HA, Robertson DR, Cubit JD (1984) Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science* **226**(4672):335-337
- Letourneur Y (1996) Dynamics of fish communities on Reunion fringing reefs, Indian Ocean. I. Patterns of spatial distribution. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **195**(1):1-30
- Letourneur Y, Kulbicki M, Galzin R, Harmelin-Vivien M (1997) Comparaison des peuplements de poissons marins des récifs frangeants de trois îles océaniques de l'Indopacifique (La Réunion, Moorea et la Nouvelle Calédonie). *Cybium* **21**(1 suppl.):129-145
- Letourneur Y, Labrosse P, Kulbicki M (1999) Commercial fish assemblages on New Caledonian fringing reefs submitted to different levels of ground erosion. *Oceanologica Acta* **22**(6):609-622
- Lewis CF, Slade SL, Maxwell KE, Matthews TR (2009) Lobster trap impact on coral reefs: Effects of wind-driven trap movement. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **43**(1):271-282
- Lewis RL (1997) Effects of experimental coral disturbance on the structure of fish communities on large patch reefs. *Marine Ecology Progress Series* **161**:37-50
- Lewis SM (1986) The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs* **56**(3):183-200
- Lewis SM, Wainwright PC (1985) Herbivore abundance and grazing intensity on a Caribbean coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **87**(3):215-228
- Lincoln Smith MP (1988) Effects of observer swimming speed on sample counts of temperate rocky reef fish assemblages *Marine Ecology Progress Series* **43**:223-231

- Lingo ME, Szedlmayer ST (2006) The influence of habitat complexity on reef fish communities in the northeastern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes* **76**(1):71-80
- Lirman D (2001) Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs* **19**(4):392-399
- Lirman D, Biber P (2000) Seasonal dynamics of macroalgal communities of the Northern Florida Reef Tract. *Botanica Marina* **43**(4):305-314
- Lirman D, Miller MW (2003) Modeling and Monitoring Tools to Assess Recovery Status and Convergence Rates between Restored and Undisturbed Coral Reef Habitats. *Restoration Ecology* **11**:448-456
- Littler MM, Littler DS (1985) Factors controlling relative dominance of primary producers on biotic reefs. *Proceedings of the 5th International Coral Reef Symposium* **4**:35-39
- Littler MM, Littler DS, Lapointe BE (1993) Modification of tropical reef community structure due to cultural eutrophication: the southwest coast of Martinique. *Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium* **1**:335-343
- Loreto RM, Lara M, Schmitter-Soto JJ (2003) Coral reef fish assemblages at Banco Chinchorro, Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* **73**(1):153-170
- Louis-Jean L (En cours) Impact de la pêche artisanale côtière sur les populations de tortues marines aux Antilles françaises. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris
- Louis M, Bouchon C, Bouchon - Navaro Y (1995) Spatial and temporal variations of mangrove fish assemblages in Martinique (French West-Indies). *Hydrobiologia* **295**:275-284
- Loya Y (1978) Plotless and transect methods. In: Stoddart DR, Johannes RE (eds) *Monographs on Oceanic Methodology Coral Reefs: Research Methods*, Vol **5**. UNESCO Press, p 197-218
- Loya Y, Lubinevsky H, Rosenfeld M, Kramarsky-Winter E (2004) Nutrient enrichment caused by in situ fish farms at Eilat, Red Sea is detrimental to coral reproduction. *Marine Pollution Bulletin* **49**:344-353
- Lubchenco J, Gaines SD (1981) A Unified Approach to Marine Plant-Herbivore Interactions. I. Populations and Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**(1):405-437
- Luckhurst BE, Luckhurst K (1978) Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology* **49**(4):317-323
- Lukoschek V, McCormick MI (2001) Ontogeny of diet changes in a tropical benthic carnivorous fish, *Parupeneus barberinus* (Mullidae): Relationship between foraging behaviour, habitat use, jaw size, and prey selection. *Marine Biology* **128**:1099-1113
- Mah AJ, Stearn CW (1986) The effect of hurricane Allen on the Bellairs fringing reef, Barbados. *Coral Reefs* **4**(3):169-176
- Mantyka CS, Bellwood DR (2007) Macroalgal grazing selectivity among herbivorous coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* **352**:177-185
- Manzello DP, Brandt M, Smith TB, Lirman D, Hendee JC, Nemeth RS (2007) Hurricanes benefit bleached corals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**(29):12035-12039
- Mateo I, Tobias WJ (2007) A comparison of fish assemblages among five habitat types within a caribbean lagoonal system. *Gulf and Caribbean Research* **19**:21-31
- Matsuda S (1989) Succession and growth rates of encrusting crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales) in the upper fore-reef environment off Ishigaki Island, Ryukyu Islands. *Coral Reefs* **7**(4):185-195

- McClanahan TR (1994) Kenyan coral reef lagoon fish: effects of fishing, substrate complexity, and sea urchins. *Coral Reefs* **13**:231-241
- McClanahan TR (1995) A coral reef ecosystem-fisheries model: impacts of fishing intensity and catch selection on reef structure and processes. *Ecological Modelling* **80**:1-19
- McClanahan TR (1997) Primary succession of coral-reef algae: Differing patterns on fished versus unfished reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **218**(1):77-102
- McClanahan TR (2000) Bleaching Damage and Recovery Potential of Maldivian Coral Reefs. *Marine Pollution Bulletin* **40**(7):587-597
- McClanahan TR, Arthur R (2001) The effect of marine reserves and habitat on populations of East African coral reef fishes. *Ecological Applications* **11**(2):559-569
- McClanahan TR, Maina J, Starger CJ, Herron-Perez P, Dusek E (2005) Detriments to post-bleaching recovery of corals. *Coral Reefs* **24**(2):230-246
- McClanahan TR, Obura D (1997) Sedimentation effects on shallow coral communities in Kenya. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **209**(1-2):103-122
- McClanahan TR, Sala E, Stickels PA, Cokos BA, Baker AC, Starger CJ, Jones Iv SH (2003) Interaction between nutrients and herbivory in controlling algal communities and coral condition on Glover's Reef, Belize. *Marine Ecology Progress Series* **261**:135-147
- McCook L, Jompa J, Diaz-Pulido G (2001) Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* **19**(4):400-417
- McCook LJ (1996) Effects of herbivores and water quality on Sargassum distribution on the central Great Barrier Reef: cross-shelf transplants. *Marine Ecology Progress Series* **139**:179-192
- McCook LJ (1999) Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* **18**(4):357-367
- McCormick MI (1995) Fish feeding on mobile benthic invertebrates: influence of variability in habitat associations. *Marine Biology* **121**:627-637
- McGuire MP (1998) Timing of larval release by *Porites astreoides* in the northern Florida Keys. *Coral Reefs* **17**(4):369-375
- McManus JW, Menez LAB, Kesner-Reyes KN, Vergara SG, Ablan MC (2000) Coral reef fishing and coral-algal phase shifts : Implications for global reef status. *ICES Journal of Marine Science* **57**(3):572-578
- McManus JW, Polsenberg JF (2004) Coral-algal phase shifts on coral reefs: Ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography* **60**(2-4):263-279
- Mejía LS, Garzón-Ferreira J (2000) Estructura de comunidades de peces arrecifales en cuatro atolones del Archipiélago de San Andrés y Providencia (Caribe sur occidental). *Revista de Biología Tropical* **48**(4):883-896
- Ménard A, Turgeon K, Kramer DL (2008) Selection of diurnal refuges by the nocturnal squirrelfish, *Holocentrus rufus*. *Environmental Biology of Fishes* **82**(1):59-70
- Miller M, Schwagerl J, McClellan D, Vermeij M, Williams D (2005) The State of Coral Reef Ecosystems of Navassa. pp 135-149. In: Waddell J (ed) *The State of Coral Reef Ecosystems of the United States and Pacific Freely Associated States: 2005*, Vol **NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS 11**. NOAA/NCCOS Center for Coastal Monitoring and Assessment's Biogeography Team, Silver Spring, MD, p 522
- Miller MW, Gerstner CL (2002) Reefs of an uninhabited Caribbean island: Fishes, benthic habitat, and opportunities to discern reef fishery impact. *Biological Conservation* **106**(1):37-44
- Miller MW, Gleason A, McClellan D, Piniak G, Williams D, Wiener JW, Gude A, Schwagerl J (2008) The State of Coral Reef Ecosystems of Navassa Island. pp. 117-129. In: Waddell JE, Clarke AM (eds) *The State of Coral Reef Ecosystems of the United States*

- and Pacific Freely Associated States: 2008*, Vol **NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS 73**. NOAA/NCCOS Center for Coastal Monitoring and Assessment's Biogeography Team, Silver Spring, MD, p 569
- Miller RJ, Adams AJ, Ogden NB, Ogden JC, Ebersole JP (2003) *Diadema antillarum* 17 years after mass mortality: is recovery beginning on St. Croix? *Coral Reefs* **22**(2):181-187
- Moberg F, Folke C (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics* **29**(2):215-233
- Molles MC, Jr. (1978) Fish species Diversity on Model and Natural Reef Patches: Experimental Insular Biogeography. *Ecological Monographs* **48**(3):289-305
- Montgomery WL (1980) The impact of non-selective grazing by the giant blue damselfish, *Microspathodon dorsalis*, on algal communities in the Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science* **30**:290-303
- Morelock J, Grove K, Hernandez ML (1983) Oceanography and patterns of shelf sediments, Mayaguez, Puerto Rico. *Journal of Sedimentary Petrology* **53**(2):371-381
- Mumby PJ, Dahlgren CP, Harborne AR, Kappel CV, Micheli F, Brumbaugh DR, Holmes KE, Mendes JM, Broad K, Sanchirico JN, Buch K, Box S, Stoffle RW, Gill AB (2006a) Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science* **311**:98-101
- Mumby PJ, Edwards AJ, Arias-Gonzalez JE, Lindeman KC, Blackwell PG, Gall A, Gorczyńska MI, Harborne AR, Pescod CL, Renken H, Wabnitz CCC, Llewelyn G (2004) Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* **427**(6974):533-536
- Mumby PJ, Harborne AR, Williams J, Kappel CV, Brumbaugh DR, Micheli F, Holmes KE, Dahlgren CP, Paris CB, Blackwell PG (2007a) Trophic cascade facilitates coral recruitment in a marine reserve. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**(20):8362-8367
- Mumby PJ, Hastings A, Edwards HJ (2007b) Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature* **450**(7166):98-101
- Mumby PJ, Hedley JD, Zychaluk K, Harborne AR, Blackwell PG (2006b) Revisiting the catastrophic die-off of the urchin *Diadema antillarum* on Caribbean coral reefs: Fresh insights on resilience from a simulation model. *Ecological Modelling* **196**(1-2):131-148
- Munday PL (2000) Interactions between habitat use and patterns of abundance in coral-dwelling fishes of the genus *Gobiodon*. *Environmental Biology of Fishes* **58**(4):355-369
- Munday PL, Jones GP, Caley MJ (1997) Habitat specialisation and the distribution and abundance of coral-dwelling gobies. *Marine Ecology Progress Series* **152**(1-3):227-239
- Munro JL (1976) Aspects of the biology and ecology of Caribbean reef fishes: Mullidae (goat-fishes). *Journal of Fish Biology* **9**(1):79-97
- Myers RA, Worm B (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* **423**:280-283
- Nagelkerken I, Dorenbosch M, Verberk WCEP, Cocheret de la Morinière E, Van der Velde G (2000a) Importance of shallow-water biotopes of a Caribbean bay for juvenile coral reef fishes: Patterns in biotope association, community structure and spatial distribution. *Marine Ecology Progress Series* **202**:175-192
- Nagelkerken I, Roberts CM, Van der Velde G, Dorenbosch M, Van Riel MC, Cocheret de la Morinière E, Nienhuis PH (2002) How important are mangroves and seagrass beds for coral-reef fish? The nursery hypothesis tested on an island scale. *Marine Ecology Progress Series* **244**:299-305

- Nagelkerken I, Van der Velde G, Cocheret de la Morinière E (2001) Fish feeding guilds along a gradient of bay biotopes and coral reef depth zones. *Aquatic Ecology* **35**(1):73-86
- Nagelkerken I, Van der Velde G, Gorissen MW, Meijer GJ, Van't Hof T, Den Hartog C (2000b) Importance of mangroves, seagrass beds and the shallow coral reef as a nursery for important coral reef fishes, using a visual census technique. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **51**(1):31-44
- Naim O (1993) Seasonal responses of a fringing reef community to eutrophication (Reunion Island, Western Indian Ocean) *Marine Ecology Progress Series* **99**:137-151
- Nanami A, Nishihira M (2002) The structures and dynamics of fish communities in an Okinawan coral reef: Effects of coral-based habitat structures at sites with rocky and sandy sea bottoms. *Environmental Biology of Fishes* **63**(4):353-372
- Nemeth RS, Quandt A, Requa L, Rothenberger JP, Taylor M (2003) A rapid assessment of coral reefs in the Virgin Islands (Part 1 : stony corals and algae). *Atoll Research Bulletin* **496**:544-565
- Newman MJH, Paredes GA, Sala E, Jackson JBC (2006) Structure of Caribbean coral reef communities across a large gradient of fish biomass. *Ecology Letters* **9**(11):1216-1227
- Newton LC, Parkes EVH, Thompson RC (1993) The effects of shell collecting on the abundance of gastropods on Tanzanian shores. *Biological Conservation* **63**(3):241-245
- Niemi GJ, McDonald ME (2004) Application of ecological indicators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**(1):89-111
- Norström AV, Nyström M, Lokrantz J, Folke C (2009) Alternative states on coral reefs: beyond coral-macroalgal phase shifts. *Marine Ecology Progress Series* **376**:295-306
- Noss RF (1990) Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology* **4**:355-364
- Nugues MM, Smith GW, Hooidek R, Seabra MI, Bak RPM (2004) Algal contact as a trigger for coral disease. *Ecology Letters* **7**(10):919-923
- Núñez-Lara E, Arias-González E (1998) The relationship between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. *Journal of Fish Biology* **53**(SUPPL. A):209-221
- Núñez-Lara E, Arias-González JE, Legendre P (2005) Spatial patterns of Yucatan reef fish communities: Testing models using a multi-scale survey design. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **324**(2):157-169
- Nyström M, Folke C (2001) Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems* **4**(5):406-417
- Nyström M, Folke C, Moberg F (2000) Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology and Evolution* **15**(10):413-417
- Ody D, Harmelin JG (1994) Influence de l'architecture et de la localisation de récifs artificiels sur leurs peuplements de poissons en Méditerranée. *Cybium* **18**(1):57-70
- Öhman MC, Rajasuriya A (1998) Relationships between habitat structure and fish communities on coral and sandstone reefs. *Environmental Biology of Fishes* **53**(1):19-31
- OMMM (2004a) Etude de la fréquentation des sites de plongée de Martinique. Observatoire du Milieu Marin Martiniquais, Fort-de-France
- OMMM (2004b) Les agressions d'origine anthropique sur le milieu marin côtier et leurs effets sur les écosystèmes coralliens et associés de la Martinique. Observatoire du Milieu Marin Martiniquais, Fort-de-France
- OMMM (2007) Suivi de l'état de santé des récifs coralliens de la Martinique - Campagnes 2007. Observatoire du Milieu Marin Martiniquais, Fort-de-France
- Osenberg CW, Shima JS, St. Mary CM (2006) Habitat degradation and settlement behavior : effects on fish settlement, survival, and recruitment. *Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium* **1**:257-263

- Pandolfi JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TP, Bjorndal KA, Cooke RG, McArdle D, McClenachan L, Newman MJH, Paredes G, Warner RR, Jackson JBC (2003) Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* **301**(5635):955-958
- Pandolfi JM, Jackson JBC (2006) Ecological persistence interrupted in Caribbean coral reefs. *Ecology Letters* **9**(7):818-826
- Parrish JD (1989) Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Marine Ecology Progress Series* **58**:143-160
- Pastorok RA, Bilyard GR (1985) Effects of sewage pollution on coral-reef communities. *Marine Ecology Progress Series* **21**:175-189
- Pattengill-Semmens CV (1998) The reef fish assemblage of Bonaire Marine Park: an analysis of REEF fish survey data. *Proceedings of the 52nd Gulf and Caribbean Fisheries Institute* **53**:591-605
- Perez P, Dray A, Cheland D, Arias-González JE (2009) An agent-based model to address coastal management issues in the Yucatan peninsula, Mexico. In: Anderssen RS, Braddock RD, Newham LTH (eds) *18th World IMACS Congress and MODSIM09 International Congress on Modelling and Simulation*. Modelling and Simulation Society of Australia and New Zealand and International Association for Mathematics and Computers in Simulation, Cairns, Australie, p 72-79
- Philippot V (1986) Les gorgones des côtes de l'île de la Martinique (Antilles françaises). *Annales de l'Institut Océanographique* **62**:239-250
- Pickett STA, White PS (eds) (1985) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, FL
- Pielou EC (1966a) The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* **13**:131-144
- Pielou EC (1966b) Shannon's Formula as a Measure of Specific Diversity: Its Use and Misuse. *The American Naturalist* **100**(914):463-465
- Pinnegar JK, Polunin NVC, Francour P, Badalamenti F, Chemello R, Harmelin-Vivien ML, Hereu B, Milazzo M, Zabala M, D'Anna G, Pipitone C (2000) Trophic cascades in benthic marine ecosystems: Lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation* **27**(2):179-200
- Polunin NVC, Roberts CM (1993) Greater biomass and value of target coral-reef fishes in two small Caribbean marine reserves. *Marine Ecology Progress Series* **100**(1-2):167-176
- Porter JW (1972) Patterns of Species Diversity in Caribbean Reef Corals. *Ecology* **53**(4):745-748
- Porter JW, Dustan P, Jaap WC, Patterson KL, Kosmynin V, Meier OW, Patterson ME, Parsons M (2001) Patterns of spread of coral disease in the Florida Keys. *Hydrobiologia* **460**(1):1-24
- Rakitin A, Kramer DL (1996) Effect of a marine reserve on the distribution of coral reef fishes in Barbados. *Marine Ecology Progress Series* **131**(1-3):97-113
- Ramade F, Roche H (2006) Effets des polluants sur les écosystèmes récifaux. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **61**:3-33
- Randall JE (1967) Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* **5**:665-847
- Randall JE (1996) *Caribbean reef fishes*. Third edition - revised and enlarged. T.F.H. Publications, Inc. Ltd., Hong Kong
- Reaka-Kudla ML (1996) In: Reaka-Kudla ML, Wilson DE, Wilson EO (eds) *Biodiversity II: Understanding and Protecting Our Natural Resources*. National Academy Press, Washington, D.C., p 83-108

- Reynal L, Berthou P, Guyader O, Demanèche S, Jean-François M, Lagin A, Merrien C, Guegan F, Lespagnol P, Bermell S, Daurès F, Leblond E (2008) Système d'Informations relatif aux activités de pêche maritime en Martinique (SIHM). Rapport intermédiaire du projet pilote 2007-2008, Ifremer
- Richardson LL, Aronson RB (2000) Infectious diseases of reef corals. *Proceedings 9th International Coral Reef Symposium* **2**:1225-1230
- Risk MJ (1972) Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin* **153**:1-6
- Roberts CM (1995) Effects of fishing on the ecosystem structure of coral reefs. *Conservation Biology* **9**(5):988-995
- Roberts CM (1996) Settlement and beyond: population regulation and community structure of reef fishes. In: Polunin NVC, Roberts CM (eds) *Reef fisheries*. Chapman & Hall, London, p 85-112
- Roberts CM, Ormond RFG (1987) Habitat complexity and coral reef fish diversity & abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series* **41**:1-8
- Roberts CM, Polunin NVC (1992) Effects of Marine Reserve Protection on Northern Red Sea Fish Populations. *Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium* **2**:969-977
- Robertson DR (1991) The role of adult biology in the timing of spawning of tropical reef fishes. In: Sale PF (ed) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego, p 356-386
- Robertson DR (1998) Do coral-reef fish faunas have a distinctive taxonomic structure? *Coral Reefs* **17**(2):179-186
- Rogers CS (1990) Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series* **62**:185-202
- Rogers CS (1993) Hurricanes and coral reefs: The intermediate disturbance hypothesis revisited. *Coral Reefs* **12**(3):127-137
- Rogers CS, Beets J (2001) Degradation of marine ecosystems and decline of fishery resources in marine protected areas in the US Virgin Islands. *Environmental Conservation* **28**(4):312-322
- Rogers CS, Fitz HC, Gilnack M, Beets J, Hardin J (1984) Scleractinian coral recruitment patterns at Salt River submarine canyon, St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Coral Reefs* **3**(2):69-76
- Rogers CS, McLain L, Zullo E (1988) Damage to coral reefs in Virgin Islands national park and biosphere reserve from recreational activities. *Proc 6th Int Coral Reef Symp, Australia* **2**:405-410
- Rogers CS, Suchanek TH, Pecora FA (1982) Effects of hurricanes David and Frederic (1979) on shallow *Acropora palmata* reef communities: St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bulletin of Marine Science* **32**:532-548
- Rooker JR, Dokken QR, Pattengill CV, Holt GJ (1997) Fish assemblages on artificial and natural reefs in the Flower Garden Banks National Marine Sanctuary, USA. *Coral Reefs* **16**(2):83-92
- Rotjan R, Dimond J, Thornhill D, Leichter J, Helmuth B, Kemp D, Lewis S (2006) Chronic parrotfish grazing impedes coral recovery after bleaching. *Coral Reefs* **25**(3):361-368
- Rotjan RD, Lewis SM (2005) Selective predation by parrotfishes on the reef coral *Porites astreoides*. *Marine Ecology Progress Series* **305**:193-201
- Rotjan RD, Lewis SM (2006) Parrotfish abundance and selective corallivory on a Belizean coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **335**(2):292-301
- Rousseau Y, Galzin R, Maréchal J-P (2010) Impact of hurricane Dean on coral reef benthic and fish structure of Martinique, French West Indies. *Cybium* **34**(3):243-256

- Russ GR, Alcala AC (1989) Effects of intense fishing pressure on an assemblage of coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* **56**:13-27
- Russ GR, McCook LJ (1999) Potential effects of a cyclone on benthic algal production and yield to grazers on coral reefs across the central Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **235**(2):237-254
- Rützler K (2004) Sponges on coral reefs: A community shaped by competitive cooperation. *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell Università di Genova* **68**:85-148
- Sacchi J, Lagin A (1983) Expérimentation de dispositifs de concentration de poissons en Martinique. Document interne ISTPM, Le Robert, Martinique
- Saffache P, Jandia J, Marc JV (2004) Pour une gestion raisonnée du littoral martiniquais. *La Géographie (Acta Geographica)* **1513**:64-70
- Sale PF (1974) Mechanisms of co-existence in a guild of territorial fishes at Heron Island. *Proceedings of the 2nd International Coral Reefs Symposium* **1**:193-206
- Sale PF (1991) Reef fish communities: open nonequilibrium systems. pp. 564-598. In: Sale PF (ed) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego
- Sale PF, Douglas WA (1984) Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology* **65**(2):409-422
- Sale PF, Dybdahl R (1975) Determinants of Community Structure for Coral Reef Fishes in an Experimental Habitat. *Ecology* **56**(6):1343-1355
- Salvat B (1992) Coral reefs - a challenging ecosystem for human societies. *Global Environmental Change* **2**(1):12-18
- Samoilys MA, Carlos G (2000) Determining methods of underwater visual census for estimating the abundance of coral reef fishes. *Environmental Biology of Fishes* **57**(3):289-304
- Sandin SA, Sampayo EM, Vermeij MJA (2008a) Coral reef fish and benthic community structure of Bonaire and Curaçao, Netherlands Antilles. *Caribbean Journal of Science* **44**(2):137-144
- Sandin SA, Smith JE, DeMartini EE, Dinsdale EA, Donner SD, Friedlander AM, Konotchick T, Malay M, Maragos JE, Obura D, Pantos O, Paulay G, Richie M, Rohwer F, Schroeder RE, Walsh S, Jackson JBC, Knowlton N, Sala E (2008b) Baselines and degradation of coral reefs in the Northern Line Islands. *PLoS ONE* **3**(2):e1548
- Sano M (2000) Stability of reef fish assemblages: responses to coral recovery after catastrophic predation by *Acanthaster planci*. *Marine Ecology Progress Series* **198**:121-130
- Sano M (2004) Short-term effects of a mass coral bleaching event on a reef fish assemblage at Iriomote Island, Japan. *Fisheries Science* **70**(1):41-46
- Sano M, Shimizu M, Nose Y (1984) Changes in structure of coral reef fish communities by destruction of hermatypic corals: observational and experimental views. *Pacific Science* **38**(1):51-79
- Sano M, Shimizu M, Nose Y (1987) Long-term effects of destruction of hermatypic corals by *Acanthaster planci* infestation on reef fish communities at Iriomote Island, Japan. *Marine Ecology Progress Series* **37**:191-199
- Santavy DL, Peters EC, Quirolo C, Porter JW, Bianchi CN (1999) Yellow-blotch disease outbreak on reefs of the San Blas Islands, Panama. *Coral Reefs* **18**(1):97-97
- SEPANMAR (2003) Échantillonnage visuel et acoustique des populations de Cétacés et de l'avifaune marine dans les eaux territoriales à la Martinique : mars – avril 2003. Estimation de l'abondance et distribution en début de saison sèche (Carême)
- Smith CL (1977) Coral reef fish communities - Order and chaos. *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium* **1**:XXI-XXII

- Smith J, Smith C, Hunter C (2001) An experimental analysis of the effects of herbivory and nutrient enrichment on benthic community dynamics on a Hawaiian reef. *Coral Reefs* **19**(4):332-342
- Smith TB, Nemeth RS, Blondeau J, Calnan JM, Kadison E, Herzlieb S (2008) Assessing coral reef health across onshore to offshore stress gradients in the US Virgin Islands. *Marine Pollution Bulletin* **56**(12):1983-1991
- Soong K (1991) Sexual Reproductive Patterns of Shallow-water Reef Corals in Panama. *Bulletin of Marine Science* **49**:832-846
- Spalding MD, Jarvis GE (2002) The impact of the 1998 coral mortality on reef fish communities in the Seychelles. *Marine Pollution Bulletin* **44**(4):309-321
- Spalding MD, Ravilious C, Green EP (2001) World atlas of coral reefs. University of California Press, Berkeley, USA
- Starck WA, Davis WP (1966) Night habits of fishes of Alligator Reef, Florida. *Ichthyologica* **38**:313-356
- Starmuhlner F, Th  rezien Y (1982) R  sultats de la mission hydrobiologique austro-fran  aise de 1979 aux   les de la Guadeloupe, de la Dominique et de la Martinique (Petites Antilles). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* **15**(4):325-345
- Starnes WC (1988) Revision, Phylogeny and Biogeographic Comments on the Circumtropical Marine Percoid Fish Family Priacanthidae. *Bulletin of Marine Science* **43**:117-203
- Steele MA (1999) Effects of shelter and predators on reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **233**(1):65-79
- Steneck RS, Dethier MN (1994) A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* **69**(3):476-498
- Sutherland KP, Porter JW, Torres C (2004) Disease and immunity in Caribbean and Indo-Pacific zooxanthellate corals. *Marine Ecology Progress Series* **266**:273-302
- Talbot FH, Russell BC, Anderson GRV (1978) Coral Reef Fish Communities: Unstable, High-Diversity Systems? *Ecological Monographs* **48**(4):425-440
- Tanner JE (1995) Competition between scleractinian corals and macroalgae: An experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **190**(2):151-168
- Ter Braak CJF (1986) Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**(5):1167-1179
- Ter Braak CJF (1994) Canonical community ordination. Part I: basic theory and linear methods. *Ecoscience* **1**(2):127-140
- Ter Braak CJF (1996) Unimodal models to relate species to environment. DLO–Agricultural Mathematics Group, Wageningen, The Netherlands
- Tessier E, Chabanet P, Pothin K, Soria M, Lasserre G (2005) Visual censuses of tropical fish aggregations on artificial reefs: Slate versus video recording techniques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **315**(1):17-30
- Tolimieri N (1995) Effects of microhabitat characteristics on the settlement and recruitment of a coral reef fish at two spatial scales. *Oecologia* **102**(1):52-63
- Tolimieri N (1998a) Contrasting effects of microhabitat use on large-scale adult abundance in two families of Caribbean reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* **167**:227-239
- Tolimieri N (1998b) Effects of substrata, resident conspecifics and damselfish on the settlement and recruitment of the stoplight parrotfish, *Sparisoma viride*. *Environmental Biology of Fishes* **53**(4):393-404
- Toller W (2002) Quantitative estimates of species composition and abundance of fishes and fish species/habitat associations in St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Final Report: Patterns of Habitat Utilization by Reef Fish on St Croix* **F-7-17**

- Tomascik T (1990) Growth rates of two morphotypes of *Montastrea annularis* along an eutrophication gradient, Barbados, W.I. *Marine Pollution Bulletin* **21**:376-381
- Tomascik T (1991) Settlement patterns of Caribbean scleractinian corals on artificial substrata along a eutrophication gradient, Barbados, West Indies. *Marine Ecology Progress Series* **77**:261-269
- Tomascik T, Sander F (1987) Effects of eutrophication on reef-building corals: II. Structure of scleractinian coral communities on fringing reefs, Barbados, West Indies. *Marine Biology* **94**(1):53-75
- Tratalos JA, Austin TJ (2001) Impacts of recreational SCUBA diving on coral communities of the Caribbean island of Grand Cayman. *Biological Conservation* **102**(1):67-75
- Tuya F, Boyra A, Sanchez-Jerez P, Barbera C, Haroun RJ (2004) Relationships between rocky-reef fish assemblages, the sea urchin *Diadema antillarum* and macroalgae throughout the Canarian Archipelago. *Marine Ecology Progress Series* **278**:157-169
- Vacelet J (1984) Etude préliminaire des Spongiaires de Martinique. In: Laborel J (ed) *Mission Corantilles II sur les côtes de la Martinique*, p 5
- Vermeij MJA (2006) Early life-history dynamics of Caribbean coral species on artificial substratum: the importance of competition, growth and variation in life-history strategy. *Coral Reefs* **25**(1):59-71
- Waddell J, Clarke AM (eds) (2008) The State of Coral Reef Ecosystems of the United States and Pacific Freely Associated States: 2008, **NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS 73**. NOAA/NCCOS Center for Coastal Monitoring and Assessment's Biogeography Team, Silver Spring, MD
- Waldner RE, Robertson DR (1980) Patterns of Habitat Partitioning by Eight Species of Territorial Caribbean Damsel Fishes (Pisces: Pomacentridae). *Bulletin of Marine Science* **30**:171-186
- Walsh KJE, Ryan BF (2000) Tropical cyclone intensity increase near Australia as a result of climate change. *Journal of Climate* **13**(16):3029-3036
- Ward-Paige CA, Risk MJ, Sherwood OA, Jaap WC (2005) Clionid sponge surveys on the Florida Reef Tract suggest land-based nutrient inputs. *Marine Pollution Bulletin* **51**(5-7):570-579
- Warwick RM (1986) A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology* **92**(4):557-562
- Watson RA, Quinn TJ (1997) Performance of transect and point count underwater visual census methods. *Ecological Modelling* **104**(1):103-112
- Webster PJ, Holland GJ, Curry JA, Chang HR (2005) Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science* **309**(5742):1844-1846
- Wells SM, Alcalá AC (1987) Collecting of corals and shells. In: Salvat B (ed) *Human impacts on coral reefs: facts and recommendations*. Antenne Museum EPHE, French Polynesia, p 13-27
- Westercamp D, Tazieff H (1980) Martinique, Guadeloupe, Saint-Martin, la Désirade. Guides géologiques régionaux. Masson, Paris
- Wielgus J, Glassom D, Fishelson L (2003) Long-term persistence of low coral cover and abundance on a disturbed coral reef flat in the northern Red Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **297**(1):31-41
- Wilkinson C (2008) Status of Coral Reefs of the World: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia
- Wilkinson C, Souter D (2008) Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville

- Williams AH (1981) An analysis of competitive interactions in a patchy back-reef environment. *Ecology* **62**:1107-1120
- Williams DM (1986) Temporal variation in the structure of reef slope fish communities (central Great Barrier Reef): short-term effects of *Acanthaster planci* infestation. *Marine Ecology Progress Series* **28**:157-164
- Williams ID, Polunin NVC (2001) Large-scale associations between macroalgal cover and grazer biomass on mid-depth reefs in the Caribbean. *Coral Reefs* **19**(4):358-366
- Williams ID, Polunin NVC, Hendrick VJ (2001) Limits to grazing by herbivorous fishes and the impact of low coral cover on macroalgal abundance on a coral reef in Belize. *Marine Ecology Progress Series* **222**:187-196
- Willis TJ (2001) Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology* **59**(5):1408-1411
- Wilson SK, Fisher R, Pratchett MS, Graham NAJ, Dulvy NK, Turner RA, Cakacaka A, Polunin NVC, Rushton SP (2008) Exploitation and habitat degradation as agents of change within coral reef fish communities. *Global Change Biology* **14**(12):2796-2809
- Wilson SK, Graham NAJ, Pratchett MS, Jones GP, Polunin NVC (2006) Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs: Are reef fishes at risk or resilient? *Global Change Biology* **12**(11):2220-2234
- Wismer S, Hoey AS, Bellwood DR (2009) Cross-shelf benthic community structure on the Great Barrier Reef: relationships between macroalgal cover and herbivore biomass. *Marine Ecology Progress Series* **376**:45-54
- Woodley JD, Chornesky EA, Clifford PA, Jackson JBC, Kaufman LS, Knowlton N, Lang JC, Pearson MP, Porter JW, Rooney MC, Rylaarsdam KW, Tunnicliffe VJ, Wahle CM, Wulff JL, Curtis ASG, Dallmeyer MD, Jupp BP, Koehl MAR, Neigel J, Sides EM (1981) Hurricane Allen's impact on Jamaican coral reefs. *Science* **214**(4522):749-755
- Woods LP, Greenfield DW (1978) Holocentridae. In: Fisher W (ed) *Western Central Atlantic Fishing Area 31 (FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes, Vol III Bony fishes: Holocentridae to Pomacanthidae)*, Vol **3**. FAO, Rome
- Work TM, Aeby GS, Maragos JE (2008) Phase Shift from a Coral to a Corallimorph-Dominated Reef Associated with a Shipwreck on Palmyra Atoll. *PLoS ONE* **3**(8):e2989
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R (2006) Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* **5800**:787-790
- Wyatt JR (1983) The biology, ecology and bionomics of the squirrelfishes, Holocentridae. In: Munro JL (ed) *Caribbean Coral Reef Fishery Resources*, Vol **ICLARM Studies and Reviews 7**. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines, p 50-58
- Yoshikawa T, Asoh K (2004) Entanglement of monofilament fishing lines and coral death. *Biological Conservation* **117**(5):557-560
- Zakai D, Chadwick-Furman NE (2002) Impacts of intensive recreational diving on reef corals at Eilat, northern Red Sea. *Biological Conservation* **105**(2):179-187

Annexes

Liste des annexes

Annexe 1. Liste des espèces de poissons recensées pendant l'étude. Lors de l'échantillonnage sur chaque transect, le passage où l'espèce considérée est prise en compte est indiqué (1 ^{er} ou 2 ^{ème}). Les codes utilisés pour désigner chacune des espèces dans les différentes analyses de l'étude sont notés ainsi que la correspondance à chaque groupe trophique (Pk : planctonophage, RH : herbivore errant, TH : herbivore territorial, O : omnivore, SI : consommateur d'invertébrés sessiles, MI : consommateur d'invertébrés mobiles, C : carnivore, Pi : Piscivores).	257
Annexe 2. Rugosité moyenne (\pm écart-type) des sites d'étude. Les sites bio-construits figurent en orange et les sites rocheux en bleu. Les différences significatives ($p < 5\%$) entre les sites sont indiqués (*). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	261
Annexe 3. Morphotypes de coraux rencontrés lors de l'étude.	262
Annexe 4. Analyse canonique de redondance effectuée sur les données ichtyologiques des paramètres présence/absence (A), densités (B) et biomasses (C).	263
Annexe 5. Tableau récapitulatif des espèces de coraux recensées sur les différents sites d'étude avec leur morphotype correspondant. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	264
Annexe 6. MDS réalisées à partir des données présence-absence des espèces de coraux présentes sur chaque site d'étude. Les sites rocheux sont illustrés en bleu et les sites bio-construits en vert. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	265
Annexe 7. Résultats des tests globaux et des tests appariés issus de l'ANOSIM appliquée aux données de recouvrements et de recouvrements relatifs des espèces, familles et morphotypes de coraux de l'ensemble des transects. n.s. : différence non significative.	265
Annexe 8. Liste des espèces de poissons recensées sur transect (T) ou hors transect (H) pour chacun des sites d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	266
Annexe 9. Densités moyennes sur 200m ² (\pm écart-type) des familles de poissons relevées sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	269
Annexe 10. Densités moyennes sur 200m ² (\pm écart-type) des espèces de poissons relevées sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	270
Annexe 11. MDS réalisées à partir des données (A) de densités et (B) de biomasses de toutes les espèces présentes sur chaque transect de l'ensemble des sites d'étude. Pour chaque analyse, la différenciation des transects en fonction du type d'habitat (1) et des sites (2) sont étudiées. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	273
Annexe 12. Biomasses moyennes sur 200m ² (\pm écart-type) des familles de poissons estimées sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	274
Annexe 13. Biomasses moyennes sur 200m ² (\pm écart-type) des espèces de poissons relevées sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	275
Annexe 14. Nombre et pourcentage du nombre d'espèces des différents groupes trophiques présents sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	278
Annexe 15. Nombre moyen et pourcentage du nombre moyen d'espèces des différents groupes trophiques présents sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	279
Annexe 16. Abondances relatives des différents groupes trophiques présents sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	280
Annexe 17. Biomasses relatives des différents groupes trophiques présents sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	280
Annexe 18. Courbes k-dominance des différents sites d'étude. Les sites rocheux sont présentés ci-dessous et les sites bio-construits sur la page suivante. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.	281
Annexe 19. Résultats des deux ACR croisant les données benthiques et les descripteurs ichtyologiques synthétiques des sites bio-construits (1) et des sites rocheux (2). La corrélation axe-variable est précisée uniquement pour les variables intervenant significativement dans l'explication de l'analyse.	283

Annexe 20. Résultats des deux ACR croisant les données benthiques et les données présence/absence des espèces de poissons recensées sur les sites bio-construits (1) et les sites rocheux (2). La corrélation axe-variable est précisée uniquement pour les variables intervenant significativement dans l'explication de l'analyse. _____	283
Annexe 21. Résultats des deux ACR croisant les données benthiques et les données de densités des espèces de poissons recensées sur les sites bio-construits (1) et les sites rocheux (2). La corrélation axe-variable est précisée uniquement pour les variables intervenant significativement dans l'explication de l'analyse. _____	284
Annexe 22. Résultats des deux ACR croisant les données benthiques et les données de biomasses des espèces de poissons recensées sur les sites bio-construits (1) et les sites rocheux (2). La corrélation axe-variable est précisée uniquement pour les variables intervenant significativement dans l'explication de l'analyse. _____	284
Annexe 23. Résultats des deux ACR croisant les données benthiques et les données de densités de poissons par classes de taille sur les sites bio-construits (1) et les sites rocheux (2). La corrélation axe-variable est précisée uniquement pour les variables intervenant significativement dans l'explication de l'analyse. _____	285
Annexe 24. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les données de densités des espèces herbivores (<i>D. antillarum</i> inclus) recensées sur l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude. _____	285
Annexe 25. Démonstration des limites de l'indice de complexité topographique dans la représentation des anfractuosités et de la hauteur des récifs. _____	286
Annexe 26. Publication de l'impact du cyclone Dean sur la structure benthique et ichtyologique récifale de Martinique. _____	287

Annexe 1. Liste des espèces de poissons recensées pendant l'étude. Lors de l'échantillonnage sur chaque transect, le passage où l'espèce considérée est prise en compte est indiqué (1^{er} ou 2^{ème}). Les codes utilisés pour désigner chacune des espèces dans les différentes analyses de l'étude sont notés ainsi que la correspondance à chaque groupe trophique (Pk : planctonophage, RH : herbivore errant, TH : herbivore territorial, O : omnivore, SI : consommateur d'invertébrés sessiles, MI : consommateur d'invertébrés mobiles, C : carnivore, Pi : Piscivores).

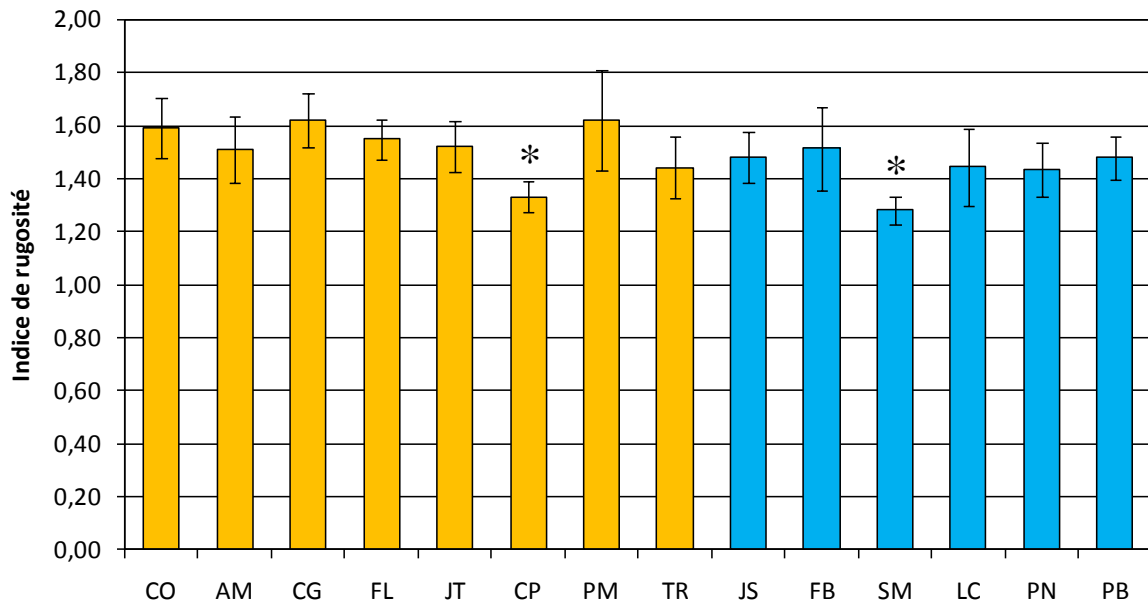
Familles/Espèces	Recensement	Code "espèce"	Groupe trophique
Acanthuridae			
<i>Acanthurus bahianus</i> Castelnau, 1855	1er	A bah	RH
<i>Acanthurus chirurgus</i> (Bloch, 1787)	1er	A chi	RH
<i>Acanthurus coeruleus</i> Bloch & Schneider, 1801	1er	A coe	RH
Aulostomidae			
<i>Aulostomus maculatus</i> Valenciennes, 1841	1er	A mac	Pi
Balistidae			
<i>Balistes vetula</i> Linné, 1758	1er	B vet	MI
<i>Melichthys niger</i> (Bloch, 1786)	1er	M nig	O
<i>Xanthichthys ringens</i> (Linné, 1758)			
Bothidae			
<i>Bothus lunatus</i> (Linné, 1758)	1er	B lun	C
Carangidae			
<i>Carangoides ruber</i> (Bloch, 1793)	1er	C rub	Pi
<i>Caranx crysos</i> (Mitchill, 1815)	1er	C cry	Pi
<i>Caranx latus</i> Agassiz, 1831	1er	C lat	Pi
<i>Decapterus punctatus</i> (Cuvier, 1829)	1er	D pun	C
<i>Elagatis bipinnulata</i> (Quoy & Gaimard, 1825)			
<i>Selar crumenophthalmus</i> (Bloch, 1793)			
Chaetodontidae			
<i>Chaetodon capistratus</i> Linné, 1758	1er	C cap	SI
<i>Chaetodon ocellatus</i> Bloch, 1787	1er	C oce	SI
<i>Chaetodon striatus</i> Linné, 1758	1er	C str	SI
<i>Prognathodes aculeatus</i> (Poey, 1860)	1er	P acul	SI
Cirrhitidae			
<i>Amblycirrhitus pinos</i> (Mowbray, 1927)	2ème	A pin	MI
Clupeiformes			
Clupeiformes indéterminés	1er	Clup	Pi
Diodontidae			
<i>Diodon holocanthus</i> Linné, 1758	1er	D hol	MI
<i>Diodon hystrix</i> Linné, 1758	1er	D hys	MI
Ephippidae			
<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)	1er	C fab	MI
Fistulariidae			
<i>Fistularia tabacaria</i> Linné, 1758	1er	F tab	Pi
Gerreidae			
<i>Gerres cinereus</i> (Walbaum, 1792)			
Grammatidae			
<i>Gramma loreto</i> Poey, 1868	1er	G lor	MI
Haemulidae			
<i>Anisotremus surinamensis</i> (Bloch, 1791)	1er	A sur	MI
<i>Haemulon aurolineatum</i> Cuvier, 1830	1er	H aur	MI
<i>Haemulon bonariense</i> Cuvier, 1830	1er	H bon	MI

<i>Haemulon carbonarium</i> Poey, 1860	1er	H car	MI
<i>Haemulon chrysargyreum</i> Günther, 1859	1er	H chr	MI
<i>Haemulon flavolineatum</i> (Desmarest, 1823)	1er	H fla	MI
<i>Haemulon parra</i> (Desmarest, 1823)	1er	H par	MI
<i>Haemulon plumierii</i> (Lacepède, 1801)	1er	H plu	MI
<i>Haemulon sciurus</i> (Shaw, 1803)	1er	H sci	MI
Holocentridae			
<i>Holocentrus adscensionis</i> (Osbeck, 1765)	1er	H ads	MI
<i>Holocentrus rufus</i> (Walbaum, 1792)	1er	H ruf	MI
<i>Myripristis jacobus</i> Cuvier, 1829	1er	M jac	PI
<i>Neoniphon marianus</i> (Cuvier, 1829)	1er	N mar	MI
<i>Plectrypops retrospinis</i> (Guichenot, 1853)			
<i>Sargocentron vexillarium</i> (Poey, 1860)	1er	S vex	MI
Inermiidae			
<i>Inermia vittata</i> Poey, 1860	1er	I vit	PI
Kyphosidae			
<i>Kyphosus sectator</i> (Linné, 1758)	1er	K sec	RH
Labridae			
<i>Bodianus rufus</i> (Linné, 1758)	1er	B ruf	MI
<i>Clepticus parrae</i> (Bloch & Schneider, 1801)	2ème	C par	PI
<i>Halichoeres bivittatus</i> (Bloch, 1791)	2ème	H biv	MI
<i>Halichoeres cyanocephalus</i> (Bloch, 1791)	2ème	H cya	MI
<i>Halichoeres garnoti</i> (Valenciennes, 1839)	2ème	H gar	MI
<i>Halichoeres maculipinna</i> (Müller & Troschel, 1848)	2ème	H mac	MI
<i>Halichoeres pictus</i> (Poey, 1860)	2ème	H pic	MI
<i>Halichoeres poeyi</i> (Steindachner, 1867)	2ème	H poe	MI
<i>Halichoeres radiatus</i> (Linné, 1758)	1er	H rad	MI
<i>Thalassoma bifasciatum</i> (Bloch, 1791)	2ème	T bif	PI
Lutjanidae			
<i>Lutjanus analis</i> (Cuvier, 1828)			
<i>Lutjanus apodus</i> (Walbaum, 1792)	1er	L apo	C
<i>Lutjanus griseus</i> (Linné, 1758)	1er	L gri	C
<i>Lutjanus jocu</i> (Bloch & Schneider, 1801)	1er	L joc	C
<i>Lutjanus mahogoni</i> (Cuvier, 1828)	1er	L mah	C
<i>Lutjanus synagris</i> (Linné, 1758)	1er	L syn	C
<i>Ocyurus chrysurus</i> (Bloch, 1791)	1er	O chr	C
Malacanthidae			
<i>Malacanthus plumieri</i> (Bloch, 1786)	1er	M plu	C
Monacanthidae			
<i>Aluterus scriptus</i> (Osbeck, 1765)	1er	A scr	O
<i>Cantherhines macrocerus</i> (Hollard, 1853)	1er	C mac	O
<i>Cantherhines pullus</i> (Ranzani, 1842)	1er	C pul	O
<i>Monacanthus tuckeri</i> Bean, 1906	1er	M tuc	O
Mullidae			
<i>Mulloidichthys martinicus</i> (Cuvier, 1829)	1er	M mar	MI
<i>Pseudupeneus maculatus</i> (Bloch, 1793)	1er	P mac	MI
Muraenidae			
<i>Channomuraena vittata</i> (Richardson, 1845)			
<i>Echidna catenata</i> (Bloch, 1795)	1er	E cat	C
<i>Gymnothorax funebris</i> Ranzani, 1839	1er	G fun	C

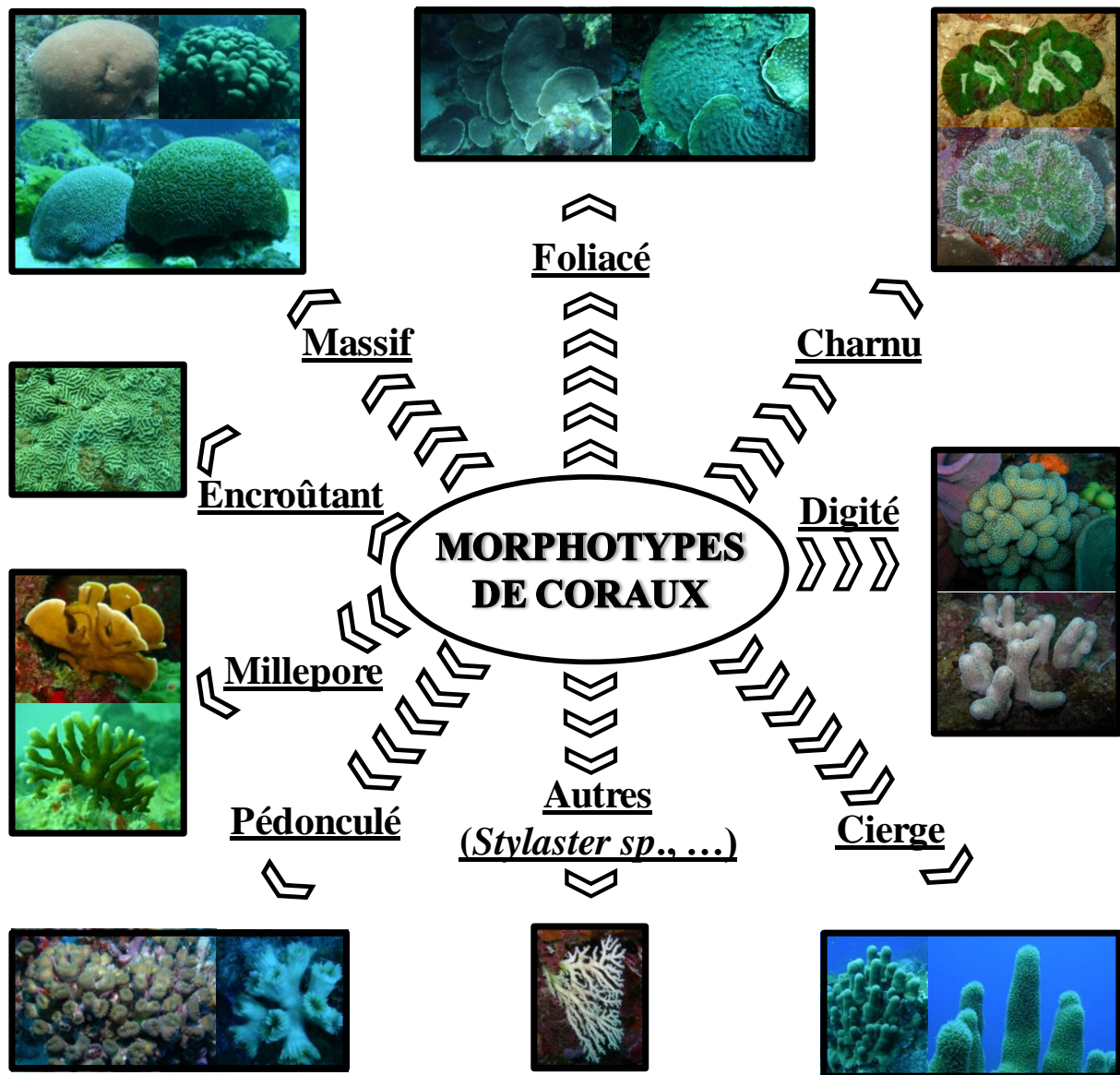
<i>Gymnothorax miliaris</i> (Kaup, 1856)	1er	G mil	C
<i>Gymnothorax moringa</i> (Cuvier, 1829)	1er	G mor	Pi
Ophichthidae			
<i>Myrichthys breviceps</i> (Richardson, 1848)	1er	M bre	MI
Opistognathidae			
<i>Opistognathus aurifrons</i> (Jordan & Thompson, 1905)	1er	O aur	PI
Ostraciidae			
<i>Acanthostracion polygonius</i> Poey, 1876	1er	A pol	O
<i>Lactophrys bicaudalis</i> (Linné, 1758)	1er	L bic	SI
<i>Lactophrys trigonus</i> (Linné, 1758)			
<i>Lactophrys triqueter</i> (Linné, 1758)	1er	L tri	O
Pomacanthidae			
<i>Centropyge argi</i> Woods & Kanazawa, 1951	1er	C arg	O
<i>Holacanthus ciliaris</i> (Linné, 1758)	1er	H cil	SI
<i>Holacanthus tricolor</i> (Bloch, 1795)	1er	H tri	SI
<i>Pomacanthus arcuatus</i> (Linné, 1758)			
<i>Pomacanthus paru</i> (Bloch, 1787)	1er	P par	O
Pomacentridae			
<i>Abudefduf saxatilis</i> (Linné, 1758)	1er	A sax	O
<i>Chromis cyanea</i> (Poey, 1860)	2ème	C cya	PI
<i>Chromis multilineata</i> (Guichenot, 1853)	2ème	C mul	PI
<i>Microspathodon chrysurus</i> (Cuvier, 1830)	2ème	M chr	TH
<i>Stegastes adustus</i> (Troschel, 1865)	2ème	S adu	TH
<i>Stegastes leucostictus</i> (Müller & Troschel, 1848)	2ème	S leu	TH
<i>Stegastes partitus</i> (Poey, 1868)	2ème	S par	TH
<i>Stegastes planifrons</i> (Cuvier, 1830)	2ème	S pla	TH
<i>Stegastes variabilis</i> (Castelnau, 1855)	2ème	S var	TH
Priacanthidae			
<i>Heteropriacanthus cruentatus</i> (Lacepède, 1801)	1er	H cru	MI
Scaridae			
<i>Scarus iseri</i> (Bloch, 1789)	1er	S ise	RH
<i>Scarus taeniopterus</i> Desmarest, 1831	1er	S tae	RH
<i>Scarus vetula</i> Bloch & Schneider, 1801	1er	S vet	RH
<i>Sparisoma atomarium</i> (Poey, 1861)	1er	S ato	RH
<i>Sparisoma aurofrenatum</i> (Valenciennes, 1840)	1er	S aur	RH
<i>Sparisoma chrysopterum</i> (Bloch & Schneider, 1801)	1er	S chr	RH
<i>Sparisoma radians</i> (Valenciennes, 1840)	1er	S rad	RH
<i>Sparisoma rubripinne</i> (Valenciennes, 1840)	1er	S rub	RH
<i>Sparisoma viride</i> (Bonnaterre, 1788)	1er	S vir	RH
Sciaenidae			
<i>Equetus lanceolatus</i> (Linné, 1758)			
<i>Equetus punctatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	1er	E pun	MI
<i>Odontoscion dentex</i> (Cuvier, 1830)	1er	O den	C
<i>Pareques acuminatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	1er	P acum	MI
Scombridae			
<i>Scomberomorus regalis</i> (Bloch, 1793)	1er	S reg	Pi
Scorpaenidae			
<i>Scorpaena plumieri</i> Bloch, 1789	1er	S plu	C
Serranidae			
<i>Alphestes afer</i> (Bloch, 1793)	1er	A afe	C

<i>Cephalopholis cruentata</i> (Lacepède, 1802)	1er	C cru	C
<i>Cephalopholis fulva</i> (Linné, 1758)	1er	C ful	C
<i>Epinephelus adscensionis</i> (Osbeck, 1765)	1er	E ads	C
<i>Epinephelus guttatus</i> (Linné, 1758)	1er	E gut	C
<i>Epinephelus striatus</i> (Bloch, 1792)			
<i>Hypoplectrus aberrans</i> Poey, 1868	2ème	H abe	C
<i>Hypoplectrus chlorurus</i> (Cuvier, 1828)	2ème	H chl	C
<i>Hypoplectrus guttavarius</i> (Poey, 1852)	2ème	H gut	C
<i>Hypoplectrus nigricans</i> (Poey, 1852)	2ème	H nig	C
<i>Hypoplectrus puella</i> (Cuvier, 1828)	2ème	H pue	C
<i>Hypoplectrus sp.</i>	2ème	H sp.	C
<i>Hypoplectrus unicolor</i> (Walbaum, 1792)	2ème	H uni	C
<i>Liopropoma rubre</i> Poey, 1861	1er	L rub	MI
<i>Mycteroperca interstitialis</i> (Poey, 1860)	1er	M int	Pi
<i>Paranthias furcifer</i> (Valenciennes, 1828)	1er	P fur	PI
<i>Rypticus saponaceus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	1er	R sap	C
<i>Serranus tabacarius</i> (Cuvier, 1829)	1er	S tab	MI
<i>Serranus tigrinus</i> (Bloch, 1790)	2ème	S tig	MI
Sparidae			
<i>Calamus calamus</i> (Valenciennes, 1830)	1er	C cal	MI
Sphyraenidae			
<i>Sphyraena barracuda</i> (Edwards, 1771)	1er	S bar	Pi
<i>Sphyraena picudilla</i> Poey, 1860	1er	S pic	Pi
Syngnathidae			
<i>Micrognathus crinitus</i> (Jenyns, 1842)			
Synodontidae			
<i>Synodus intermedius</i> (Spix & Agassiz, 1829)	1er	S int	Pi
Tetraodontidae			
<i>Canthigaster rostrata</i> (Bloch, 1786)	2ème	C ros	SI
<i>Canthigaster sp.</i>	2ème	C sp.	SI
<i>Sphoeroides spengleri</i> (Bloch, 1785)	1er	S spe	O
<i>Sphoeroides testudineus</i> (Linné, 1758)			

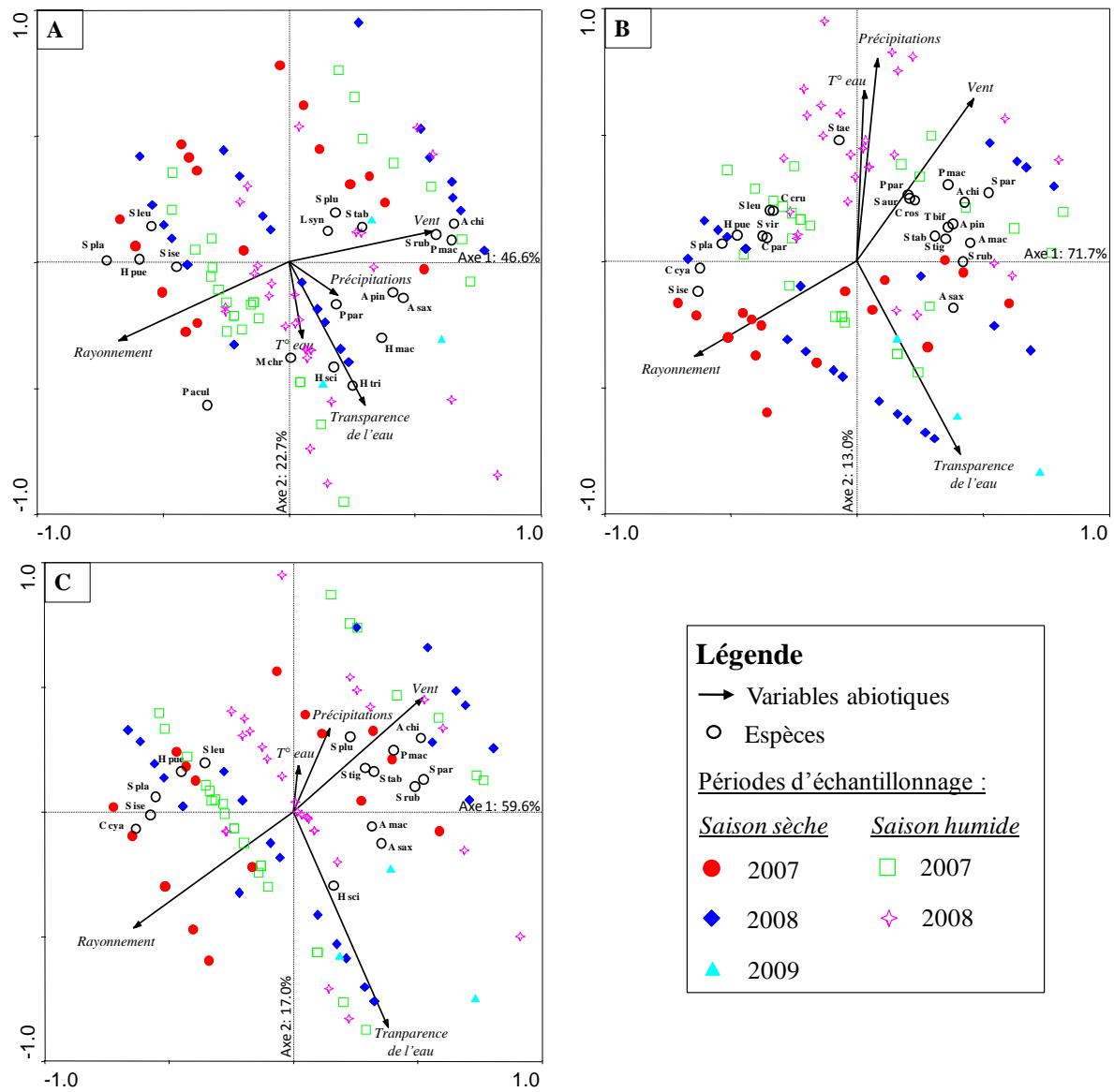
Annexe 2. Rugosité moyenne (\pm écart-type) des sites d'étude. Les sites bio-construits figurent en orange et les sites rocheux en bleu. Les différences significatives ($p < 5\%$) entre les sites sont indiqués (*). Le nom complet des sites est donné Figure II-1.



Annexe 3. Morphotypes de coraux rencontrés lors de l'étude.



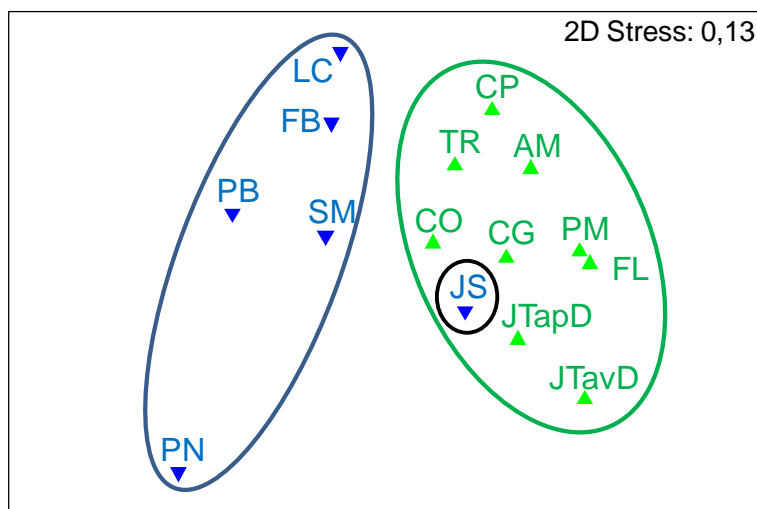
Annexe 4. Analyse canonique de redondance effectuée sur les données ichthyologiques des paramètres présence/absence (A), densités (B) et biomasses (C).



Annexe 5. Tableau récapitulatif des espèces de coraux recensées sur les différents sites d'étude avec leur morphotype correspondant. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Famille/espèce de corail	Morphotype	SITES														
		CO	AM	CG	FL	JT (avD)	CP	JT (apD)	PM	TR	JS	FB	SM	LC	PN	PB
Agariciidae																
<i>Agaricia</i> sp. Lamarck, 1801	Foliacé	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Astrocoeniidae																
<i>Stephanocoenia michelinii</i> Milne Edwards and Haime, 1848	Massif						X			X		X		X		X
Caryophylliidae																
<i>Eusmilia fastigiata</i> (Pallas, 1766)	Pédonculé	X	X	X	X		X		X	X	X	X	X			
Faviidae																
<i>Colpophyllia natans</i> (Houttuyn, 1772)	Massif	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X
<i>Diploria clivosa</i> (Ellis & Solander, 1786)	Encroutant	X	X	X	X		X	X	X	X	X		X		X	X
<i>Diploria labyrinthiformis</i> (Linné, 1758)	Massif	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X					
<i>Diploria strigosa</i> (Dana, 1846)	Massif	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			X
<i>Favia fragum</i> (Esper, 1793)	Encroutant				X	X	X				X	X				
<i>Manicina areolata</i> (Linné, 1758)	Autre		X		X		X		X							
<i>Montastraea annularis</i> (Ellis and Solander, 1786)	Massif	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X			
<i>Montastraea cavernosa</i> (Linné 1767)	Massif	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Montastraea faveolata</i> (Ellis and Solander, 1786)	Massif	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X
<i>Montastraea franksi</i> (Gregory, 1895)	Massif	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
<i>Solenastrea bournoni</i> Milne Edwards and Haime, 1849	Massif	X					X					X	X		X	X
Meandrinidae																
<i>Dendrogyra cylindrus</i> Ehrenberg, 1834	Cierge		X	X			X			X	X		X			
<i>Dichocoenia stokesii</i> Milne Edwards and Haime, 1848	Massif		X	X			X			X	X	X	X	X		X
<i>Meandrina meandrites</i> (Linné 1767)	Encroutant	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Milleporidae																
<i>Millepora</i> sp. Linné, 1758	Millepore	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Mussidae																
<i>Isophyllia sinuosa</i> (Ellis et Solander, 1786)	Charnu			X			X								X	
<i>Mussa angulosa</i> (Pallas, 1766)	Charnu				X		X		X							
<i>Mycetophyllia</i> sp. Milne Edwards and Haime, 1848	Charnu		X	X	X					X					X	
<i>Scolymia</i> sp. Haime, 1852	Charnu		X				X						X			
Pocilloporidae																
<i>Madracis decactis</i> (Lyman, 1859)	Digité	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Madracis formosa</i> Wells, 1973	Digité										X					
<i>Madracis mirabilis</i> (Duchassaing and Michelotti, 1860)	Digité	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X
Poritidae																
<i>Porites astreoides</i> Lamarck 1816	Encroutant	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Porites porites</i> (Pallas 1766)	Digité	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Siderastreidae																
<i>Siderastrea radians</i> (Pallas, 1766)	Encroutant	X	X				X			X		X	X	X	X	X
<i>Siderastrea siderea</i> (Ellis and Solander, 1786)	Massif	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Stylasteridae																
<i>Stylaster roseus</i> (Pallas, 1766)	Autre															X

Annexe 6. MDS réalisées à partir des données présence-absence des espèces de coraux présentes sur chaque site d'étude. Les sites rocheux sont illustrés en bleu et les sites bio-construits en vert. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.



Annexe 7. Résultats des tests globaux et des tests appariés issus de l'ANOSIM appliquée aux données de recouvrements et de recouvrements relatifs des espèces, familles et morphotypes de coraux de l'ensemble des transects. n.s. : différence non significative.

	Recouvrements		Recouvrements relatifs	
	R	p	R	p
ESPECES				
Test global	R=0,192	p=0,001	R=0,159	p=0,001
Test apparié 1 vs 2	R=-0,026	n.s.	R=-0,04	n.s.
1 vs 3	R=0,902	p=0,001	R=0,855	p=0,001
2 vs 3	R=0,474	p=0,001	R=0,408	p=0,001
FAMILLES				
Test global	R=0,223	p=0,001	R=0,103	p=0,006
Test apparié 1 vs 2	R=0,020	n.s.	R=-0,015	n.s.
1 vs 3	R=0,889	p=0,001	R=0,510	p=0,001
2 vs 3	R=0,485	p=0,001	R=0,275	p=0,001
MORPHOTYPES				
Test global	R=0,255	p=0,001	R=0,109	p=0,003
Test apparié 1 vs 2	R=0,066	p=0,047	R=0,031	n.s.
1 vs 3	R=0,927	p=0,001	R=0,439	p=0,001
2 vs 3	R=0,471	p=0,001	R=0,196	p=0,004

Annexe 8. Liste des espèces de poissons recensées sur transect (T) ou hors transect (H) pour chacun des sites d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Familles/Espèces	Sites bio-construits									Sites rocheux					
	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	SM	JS	FB	LC	PN	PB
Acanthuridae															
<i>Acanthurus bahianus</i> Castelnau, 1855	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	H	T
<i>Acanthurus chirurgus</i> (Bloch, 1787)	T	T	H	T		H		T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Acanthurus coeruleus</i> Bloch & Schneider, 1801	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Aulostomidae															
<i>Aulostomus maculatus</i> Valenciennes, 1841	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Balistidae															
<i>Balistes vetula</i> Linné, 1758															T
<i>Melichthys niger</i> (Bloch, 1786)	T		T	T		T		T			H		T		
<i>Xanthichthys ringens</i> (Linné, 1758)	H		H												
Bothidae															
<i>Bothus lunatus</i> (Linné, 1758)		T	T		T	H	T		T			T	H	T	
Carangidae															
<i>Carangoides ruber</i> (Bloch, 1793)	T	T	H	T		T	T	T	H	T	T	T	H		T
<i>Caranx crysos</i> (Mitchill, 1815)										H		T			T
<i>Caranx latus</i> Agassiz, 1831										H	H	H		H	T
<i>Decapterus punctatus</i> (Cuvier, 1829)	T	H	H			H			T	T	H		H		H
<i>Elagatis bipinnulata</i> (Quoy & Gaimard, 1825)								H							H
<i>Selar crumenophthalmus</i> (Bloch, 1793)		H												H	
Chaetodontidae															
<i>Chaetodon capistratus</i> Linné, 1758	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Chaetodon ocellatus</i> Bloch, 1787								T		T					
<i>Chaetodon striatus</i> Linné, 1758	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Prognathodes aculeatus</i> (Poey, 1860)	T	T	T	T		T	T	T	T		T	H	T		T
Cirrhitidae															
<i>Amblycirrhitus pinos</i> (Mowbray, 1927)	T	T	T	T		T	T	H	T	T	T	T	T	T	T
Clupeidae															
Clupeidae indéterminés	H	H	H			H		T	T	T	H	H		H	H
Diodontidae															
<i>Diodon holocanthus</i> Linné, 1758	T					T		T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Diodon hystrix</i> Linné, 1758	H	H	H		T	H				H	T	H	T	T	T
Ephippidae															
<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)								T				H			
Fistulariidae															
<i>Fistularia tabacaria</i> Linné, 1758	T	H	H	H		T			T		T	H	T	H	T
Gerreidae															
<i>Gerres cinereus</i> (Walbaum, 1792)										H					
Grammatidae															
<i>Gamma loreto</i> Poey, 1868											T				
Haemulidae															
<i>Anisotremus surinamensis</i> (Bloch, 1791)							H			H		T			T
<i>Haemulon aurolineatum</i> Cuvier, 1830	T							T		T		H	H		
<i>Haemulon bonariense</i> Cuvier, 1830												T			
<i>Haemulon carbonarium</i> Poey, 1860	T	T	H	T	T		T	T	H	H	T	T	T	T	T
<i>Haemulon chrysargyreum</i> Günther, 1859	T	T	H	T		T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Haemulon flavolineatum</i> (Desmarest, 1823)	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Haemulon parra</i> (Desmarest, 1823)												T			
<i>Haemulon plumierii</i> (Lacepède, 1801)	T						T	T	H	H	T	T	T	T	T
<i>Haemulon sciurus</i> (Shaw, 1803)	T			T	T	H	T	H	H	H	T	T	H		T
Holocentridae															
<i>Holocentrus adscensionis</i> (Osbeck, 1765)									T	T	H	T	T	T	T
<i>Holocentrus rufus</i> (Walbaum, 1792)	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Myripristis jacobus</i> Cuvier, 1829	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Neoniphon marianus</i> (Cuvier, 1829)	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Plectrypops retrospinis</i> (Guichenot, 1853)	H														
<i>Sargocentron vexillarium</i> (Poey, 1860)	T			T		T	T	T						T	T
Inermiidae															
<i>Inermia vittata</i> Poey, 1860	T	H	T	T		H	T		H		T	H	H		
Kyphosidae															
<i>Kyphosus sectator</i> (Linné, 1758)	T									T	T	H	T	H	
Labridae															
<i>Bodianus rufus</i> (Linné, 1758)	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Clepticus parrae</i> (Bloch & Schneider, 1801)	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Halichoeres bivittatus</i> (Bloch, 1791)				T								T			H
<i>Halichoeres cyanocephalus</i> (Bloch, 1791)	T								T			H	T		
<i>Halichoeres garnoti</i> (Valenciennes, 1839)	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Halichoeres maculipinna</i> (Müller & Troschel, 1848)	T	T	T	T		T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Halichoeres pictus</i> (Poey, 1860)	H	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Halichoeres poeyi</i> (Steindachner, 1867)									T	H					
<i>Halichoeres radiatus</i> (Linné, 1758)	T	T	H			T	T		T	T	T	T	T	T	T
<i>Thalassoma bifasciatum</i> (Bloch, 1791)	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T

Annexe 8. (Suite)

Familles/Espèces	Sites bio-construits									Sites rocheux					
	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	SM	JS	FB	LC	PN	PB
Lutjanidae															
<i>Lutjanus analis</i> (Cuvier, 1828)								H					H		
<i>Lutjanus apodus</i> (Walbaum, 1792)	T	T	T	T	T	T	H			H	T	T		T	
<i>Lutjanus griseus</i> (Linné, 1758)	T	T	H	T	T	H	T		T		T	T	T		T
<i>Lutjanus jocu</i> (Bloch & Schneider, 1801)		H		T							T				
<i>Lutjanus mahogoni</i> (Cuvier, 1828)	T	T	T	T	T	T	T	T	H		T	T	T	T	T
<i>Lutjanus synagris</i> (Linné, 1758)										H			T	T	H
<i>Ocyurus chrysurus</i> (Bloch, 1791)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
Malacanthidae															
<i>Malacanthus plumieri</i> (Bloch, 1786)	H										T				
Monacanthidae															
<i>Aluterus scriptus</i> (Osbeck, 1765)															T
<i>Cantherhines macrocerus</i> (Hollard, 1853)				H		H	T			T		T	T		
<i>Cantherhines pullus</i> (Ranzani, 1842)	T	T	T	H		T	T		T		T	T	T	T	T
<i>Monacanthus tuckeri</i> Bean, 1906											T				
Mullidae															
<i>Mulloidichthys martinicus</i> (Cuvier, 1829)	T	T	H	T		T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Pseudupeneus maculatus</i> (Bloch, 1793)	T	T	T	T		T	H	T	T		T	T	T	T	T
Muraenidae															
<i>Channomuraena vittata</i> (Richardson, 1845)											H				
<i>Echidna catenata</i> (Bloch, 1795)				T											
<i>Gymnothorax funebris</i> Ranzani, 1839								T							
<i>Gymnothorax miliaris</i> (Kaup, 1856)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Gymnothorax moringa</i> (Cuvier, 1829)	T	T	T	T		T	T	T	T		T	T	T	T	T
Ophichthidae															
<i>Myrichthys breviceps</i> (Richardson, 1848)	H								T			H		T	T
Opistognathidae															
<i>Opistognathus aurifrons</i> (Jordan & Thompson, 1905)												T		T	
Ostraciidae															
<i>Acanthostracion polygonius</i> Poey, 1876			H										T	H	
<i>Lactophrys bicaudalis</i> (Linné, 1758)	T	T	T	T	H	T	T		T		H	T		T	
<i>Lactophrys trigonus</i> (Linné, 1758)															H
<i>Lactophrys triquetter</i> (Linné, 1758)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
Pomacanthidae															
<i>Centropyge argi</i> Woods & Kanazawa, 1951		T				H			T		T	T			T
<i>Holacanthus ciliaris</i> (Linné, 1758)	H			T			T		T			H			H
<i>Holacanthus tricolor</i> (Bloch, 1795)	T	T	T	T		T		H	T		T	T	H	T	T
<i>Pomacanthus arcuatus</i> (Linné, 1758)							H								
<i>Pomacanthus paru</i> (Bloch, 1787)	H								T		T	H	T	T	T
Pomacentridae															
<i>Abudefduf saxatilis</i> (Linné, 1758)	T	T	T	H	T	T	T		T		T	T	T	H	T
<i>Chromis cyanea</i> (Poey, 1860)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Chromis multilineata</i> (Guichenot, 1853)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Microspathodon chrysurus</i> (Cuvier, 1830)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Stegastes adustus</i> (Troschel, 1865)	T		H		T	H					H	T	T	T	T
<i>Stegastes leucostictus</i> (Müller & Troschel, 1848)		T	T	T	T	T	T	T	T		T	T		T	H
<i>Stegastes partitus</i> (Poey, 1868)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Stegastes planifrons</i> (Cuvier, 1830)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T		T	T
<i>Stegastes variabilis</i> (Castelnau, 1855)									T						
Priacanthidae															
<i>Heteropriacanthus cruentatus</i> (Lacepède, 1801)	T	T	T	T		T	T	T			T	T	T	T	T
Scaridae															
<i>Scarus iseri</i> (Bloch, 1789)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Scarus taeniopterus</i> Desmarest, 1831	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Scarus vetula</i> Bloch & Schneider, 1801	T	H	T	T	T		T	T			T	T	H	T	T
<i>Sparisoma atomarium</i> (Poey, 1861)								T	T	T		H	T	T	T
<i>Sparisoma aurofrenatum</i> (Valenciennes, 1840)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Sparisoma chrysopterygum</i> (Bloch & Schneider, 1801)	T	H									H	T	H	H	T
<i>Sparisoma radians</i> (Valenciennes, 1840)									T						T
<i>Sparisoma rubripinne</i> (Valenciennes, 1840)	T				T						T	T	T	T	T
<i>Sparisoma viride</i> (Bonnaterre, 1788)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
Sciaenidae															
<i>Equetus lanceolatus</i> (Linné, 1758)													H		
<i>Equetus punctatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	T	T	T	T	T	T	H	T	T		H	T	T	T	T
<i>Odontoscion dentex</i> (Cuvier, 1830)	T														T
<i>Pareques acuminatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	T	T	T			T		T	T		H		T		T
Scombridae															
<i>Scomberomorus regalis</i> (Bloch, 1793)	T	T	T	T	H	H	T	T	T		T	T	H	H	T
Scorpaenidae															
<i>Scorpaena plumieri</i> Bloch, 1789												T	H		T
Serranidae															
<i>Alphesthes afer</i> (Bloch, 1793)									T						
<i>Cephalopholis cruentata</i> (Lacepède, 1802)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Cephalopholis fulva</i> (Linné, 1758)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T

Annexe 8. (Suite)

Familles/Espèces	Sites bio-construits									Sites rocheux					
	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	SM	JS	FB	LC	PN	PB
Serranidae (suite)															
<i>Epinephelus adscensionis</i> (Osbeck, 1765)									H	T			T		
<i>Epinephelus guttatus</i> (Linné, 1758)		T		T		T	T	T	T				H	T	T
<i>Epinephelus striatus</i> (Bloch, 1792)												H			
<i>Hypoplectrus aberrans</i> Poey, 1868	T	T					T	T	T					T	
<i>Hypoplectrus chlorurus</i> (Cuvier, 1828)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Hypoplectrus guttavarius</i> (Poey, 1852)	H	T	T			H	T	T	T		T			T	
<i>Hypoplectrus nigricans</i> (Poey, 1852)	T	T	T	T		T	T	T	T		T	T		T	T
<i>Hypoplectrus puella</i> (Cuvier, 1828)	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Hypoplectrus sp.</i> - Hydride	T	T	T	T	T	T	T	T	T		T	T	T	T	T
<i>Hypoplectrus unicolor</i> (Walbaum, 1792)	T	T						T			T		T		
<i>Liopropoma rubre</i> Poey, 1861	T						T								
<i>Mycteroperca interstitialis</i> (Poey, 1860)											H	T			
<i>Paranthias furcifer</i> (Valenciennes, 1828)	T	H	T						T	T	T				T
<i>Rypticus saponaceus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	T			T		T			T	T	T	T	H	H	T
<i>Serranus tabacarius</i> (Cuvier, 1829)		T				T		T			H	T	T	H	T
<i>Serranus tigrinus</i> (Bloch, 1790)	T	T	T	T	H	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Sparidae															
<i>Calamus calamus</i> (Valenciennes, 1830)												T	H		
Sphyraenidae															
<i>Sphyraena barracuda</i> (Edwards, 1771)								T		T			H	T	
<i>Sphyraena picudilla</i> Poey, 1860	H									H	T	T	T		
Synnathidae															
<i>Micrognathus crinitus</i> (Jenyns, 1842)	H							H							
Synodontidae															
<i>Synodus intermedius</i> (Spix & Agassiz, 1829)	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
Tetraodontidae															
<i>Canthigaster rostrata</i> (Bloch, 1786)	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
<i>Canthigaster sp.</i>	T			T				T	T					T	T
<i>Sphoeroides spengleri</i> (Bloch, 1785)		T	T	T							H			T	
<i>Sphoeroides testudineus</i> (Linné, 1758)														H	
NOMBRE TOTAL D'ESPECES OBSERVEES	94	78	74	73	51	76	74	78	80	84	90	96	90	88	89
NOMBRE D'ESPECES OBSERVEES SUR TRANSECT	78	66	58	67	46	61	66	71	71	63	76	77	74	74	79

Annexe 9. Densités moyennes sur 200m² (\pm écart-type) des familles de poissons relevées sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

FAMILLES	CO	AM	CG	FL	JTapD	CP	JTapD	PM	TR	JS	FB	SM	LC	PN	PB
Acanthuridae	2,4 \pm 1,6	3,3 \pm 2,5	2,5 \pm 1,3	2,0 \pm 1,4	1,8 \pm 1,5	4,4 \pm 2,9	1,8 \pm 1,5	1,2 \pm 1,7	6,0 \pm 3,9	1,5 \pm 1,5	2,0 \pm 1,7	13,3 \pm 9,7	5,9 \pm 5,3	0,3 \pm 0,8	3,7 \pm 2,7
Aulostomidae	1,0 \pm 1,0	0,7 \pm 0,8	0,8 \pm 0,9	0,9 \pm 0,7	1,4 \pm 1,3	0,4 \pm 0,7	1,4 \pm 1,3	0,8 \pm 0,9	0,3 \pm 0,6	2,3 \pm 1,6	3,1 \pm 1,7	1,4 \pm 1,6	2,0 \pm 1,1	0,8 \pm 0,9	2,3 \pm 1,3
Balistidae	0,0 \pm 0,2		0,5 \pm 1,1	0,3 \pm 0,9		0,0 \pm 0,2			0,0 \pm 0,2				0,0 \pm 0,2	0,1 \pm 0,4	
Bothidae		0,0 \pm 0,2	0,0 \pm 0,2		0,1 \pm 0,2		0,1 \pm 0,2		0,2 \pm 0,4		0,0 \pm 0,2			0,1 \pm 0,3	
Carangidae	0,5 \pm 1,6	0,5 \pm 2,0		0,0 \pm 0,2	0,2 \pm 0,4	0,1 \pm 0,4	0,2 \pm 0,4	0,1 \pm 0,3	1,3 \pm 4,5	0,2 \pm 0,5	0,5 \pm 1,7	1,9 \pm 5,4			0,7 \pm 2,2
Chaetodontidae	2,0 \pm 1,4	0,8 \pm 1,0	1,2 \pm 1,0	0,8 \pm 0,8	1,2 \pm 0,9	1,8 \pm 1,2	1,2 \pm 0,9	0,7 \pm 1,0	2,0 \pm 1,2	1,8 \pm 1,6	0,4 \pm 0,6		1,7 \pm 1,2	0,3 \pm 0,7	1,0 \pm 1,4
Cirrhitidae	0,9 \pm 1,2	1,4 \pm 1,8	0,9 \pm 1,2	1,5 \pm 2,0	0,3 \pm 1,0	1,5 \pm 1,6	0,3 \pm 1,0		3,8 \pm 3,9	2,1 \pm 1,7	2,8 \pm 2,5	4,8 \pm 4,1	1,9 \pm 1,9	0,8 \pm 1,2	2,3 \pm 2,1
Clupeidae								0,6 \pm 3,1	0,4 \pm 2,0			1,7 \pm 5,0			
Diodontidae	0,0 \pm 0,2				0,0 \pm 0,0	0,2 \pm 0,4	0,0 \pm 0,0	0,0 \pm 0,2	0,1 \pm 0,3	0,2 \pm 0,5	0,3 \pm 0,5	0,1 \pm 0,3	0,3 \pm 0,6	0,1 \pm 0,4	0,1 \pm 0,3
Ephippidae					0,2 \pm 0,5		0,2 \pm 0,5								
Fistulariidae	0,2 \pm 0,5					0,0 \pm 0,2			0,1 \pm 0,3	0,0 \pm 0,2			0,1 \pm 0,4		0,2 \pm 0,4
Haemulidae	146,4 \pm 69,5	4,3 \pm 4,0	0,3 \pm 0,5	26,3 \pm 21,0	2,1 \pm 1,4	1,9 \pm 2,3	2,1 \pm 1,4	17,9 \pm 19,8	1,8 \pm 3,3	3,1 \pm 3,0	15,8 \pm 13,9	1,3 \pm 1,5	9,4 \pm 28,4	13,0 \pm 9,3	10,8 \pm 14,2
Holocentridae	18,7 \pm 7,3	14,5 \pm 8,0	32,8 \pm 11,3	3,0 \pm 3,0	33,2 \pm 17,5	3,2 \pm 4,4	33,2 \pm 17,5	4,8 \pm 4,8	7,2 \pm 7,7	5,3 \pm 3,1	51,6 \pm 31,5	6,2 \pm 5,0	0,9 \pm 2,7	90,4 \pm 44,3	1,7 \pm 1,5
Inermiidae	1,9 \pm 6,4		13,3 \pm 46,7	1,3 \pm 6,1	0,6 \pm 2,4		0,6 \pm 2,4			3,8 \pm 12,8					
Kyphosidae	0,5 \pm 2,2									0,3 \pm 1,6		0,1 \pm 0,6	0,1 \pm 0,4		
Labridae	101,7 \pm 48,5	108,9 \pm 89,8	180,2 \pm 67,9	93,1 \pm 44,8	106,1 \pm 76,6	223,6 \pm 91,5	106,1 \pm 76,6	105,9 \pm 39,8	244,0 \pm 88,0	163,6 \pm 74,4	117,5 \pm 78,9	438,1 \pm 321,5	263,6 \pm 132,0	59,0 \pm 25,5	216,3 \pm 117,9
Lutjanidae	10,4 \pm 8,0	2,0 \pm 2,9	0,9 \pm 1,6	3,8 \pm 5,6	1,1 \pm 1,1	1,3 \pm 2,1	1,1 \pm 1,1	1,6 \pm 1,5	0,9 \pm 1,9	9,5 \pm 12,5	1,2 \pm 1,5	2,1 \pm 2,1	2,1 \pm 2,0	2,0 \pm 2,0	3,4 \pm 8,6
Malacanthidae												0,0 \pm 0,2			
Monacanthidae	0,1 \pm 0,3	0,1 \pm 0,3	0,2 \pm 0,6		0,2 \pm 0,4	0,2 \pm 0,4	0,2 \pm 0,4		0,0 \pm 0,2	0,1 \pm 0,3	0,4 \pm 0,5	0,2 \pm 0,5	0,2 \pm 0,5	0,2 \pm 0,5	0,0 \pm 0,2
Mullidae	3,4 \pm 5,0	0,3 \pm 1,0	0,1 \pm 0,3	4,9 \pm 8,1	0,1 \pm 0,3	0,6 \pm 1,3	0,1 \pm 0,3	7,3 \pm 11,0	1,2 \pm 1,5	5,4 \pm 8,9	4,4 \pm 2,9	1,7 \pm 2,5	2,3 \pm 2,9	4,4 \pm 2,5	2,7 \pm 2,9
Muraenidae	0,3 \pm 0,6	0,2 \pm 0,5	0,2 \pm 0,4	0,2 \pm 0,7	0,2 \pm 0,4	0,3 \pm 0,5	0,2 \pm 0,4	0,2 \pm 0,5	0,2 \pm 0,5	0,6 \pm 0,8	0,5 \pm 0,8	0,3 \pm 0,4	0,7 \pm 0,9	0,4 \pm 0,7	0,6 \pm 0,6
Ophichthidae								0,1 \pm 0,3					0,0 \pm 0,2	0,1 \pm 0,4	0,1 \pm 0,3
Opistognathidae										0,0 \pm 0,2			0,2 \pm 0,6		
Ostraciidae	0,8 \pm 0,7	0,7 \pm 0,8	0,7 \pm 0,9	0,8 \pm 0,9	0,2 \pm 0,5	0,7 \pm 0,9	0,2 \pm 0,5	0,1 \pm 0,3	0,8 \pm 0,8	1,4 \pm 0,9	2,1 \pm 1,4	0,5 \pm 0,6	0,4 \pm 0,7	0,5 \pm 0,7	0,7 \pm 0,8
Pomacanthidae	0,3 \pm 0,5	0,2 \pm 0,4	0,1 \pm 0,3	0,2 \pm 0,4	0,1 \pm 0,2	0,3 \pm 0,6	0,1 \pm 0,2	0,1 \pm 0,3	0,7 \pm 1,0	0,5 \pm 1,0	0,2 \pm 0,5	0,9 \pm 1,9	0,4 \pm 0,7	0,1 \pm 0,3	0,5 \pm 0,8
Pomacentridae	675,4 \pm 272,6	415,0 \pm 109,8	418,6 \pm 111,5	532,7 \pm 127,6	386,2 \pm 77,3	364,9 \pm 72,7	386,2 \pm 77,3	457,0 \pm 104,2	596,6 \pm 194,1	692,2 \pm 174,0	550,8 \pm 261,1	752,4 \pm 256,5	882,8 \pm 272,0	340,2 \pm 84,3	856,3 \pm 173,0
Priacanthidae	5,2 \pm 4,7	0,0 \pm 0,2	0,6 \pm 0,8	0,3 \pm 0,6	0,3 \pm 0,5	0,1 \pm 0,3	0,3 \pm 0,5	0,1 \pm 0,3		0,3 \pm 0,9	0,3 \pm 0,6		0,1 \pm 0,3	0,1 \pm 0,4	0,1 \pm 0,3
Scaridae	23,4 \pm 12,6	59,6 \pm 26,3	49,9 \pm 27,1	29,7 \pm 10,5	39,2 \pm 10,7	45,3 \pm 16,0	39,2 \pm 10,7	42,6 \pm 15,8	69,9 \pm 31,1	14,9 \pm 8,3	23,5 \pm 9,1	10,2 \pm 4,3	23,2 \pm 13,0	41,0 \pm 13,6	46,5 \pm 19,0
Sciaenidae	2,3 \pm 6,0	0,6 \pm 1,5	0,1 \pm 0,3	0,1 \pm 0,3	0,0 \pm 0,0	0,9 \pm 2,2	0,0 \pm 0,0	0,6 \pm 0,9	1,0 \pm 1,5	0,1 \pm 0,3	0,7 \pm 1,2		0,1 \pm 0,3	1,0 \pm 1,5	0,1 \pm 0,3
Scombriidae	0,2 \pm 0,4	0,0 \pm 0,2	0,3 \pm 0,4	0,0 \pm 0,2	0,1 \pm 0,2		0,1 \pm 0,2	0,0 \pm 0,2	0,1 \pm 0,3	0,1 \pm 0,3					0,0 \pm 0,2
Scorpaenidae												0,0 \pm 0,2	0,1 \pm 0,3	0,3 \pm 0,5	
Serranidae	10,3 \pm 4,6	10,2 \pm 1,9	9,9 \pm 3,1	9,0 \pm 3,1	12,0 \pm 4,6	11,6 \pm 4,0	12,0 \pm 4,6	21,3 \pm 7,0	13,9 \pm 4,5	8,3 \pm 4,8	9,5 \pm 4,8	7,2 \pm 3,1	14,1 \pm 6,0	16,3 \pm 6,2	15,3 \pm 8,0
Sparidae											0,0 \pm 0,2				
Sphyraenidae								0,0 \pm 0,2		0,9 \pm 4,1	0,2 \pm 0,7	0,0 \pm 0,2	1,3 \pm 6,1	0,3 \pm 1,3	
Synodontidae	0,4 \pm 0,5	0,3 \pm 0,6	0,5 \pm 0,6	0,4 \pm 0,6	0,3 \pm 0,5	0,3 \pm 0,6	0,3 \pm 0,5	0,4 \pm 0,6	0,5 \pm 0,6	0,5 \pm 0,8	0,4 \pm 0,6	0,3 \pm 0,6	0,4 \pm 0,6	0,5 \pm 0,7	0,7 \pm 0,9
Tetraodontidae	7,1 \pm 4,9	6,5 \pm 5,0	6,5 \pm 4,0	5,7 \pm 3,8	7,8 \pm 4,8	5,0 \pm 2,5	7,8 \pm 4,8	11,5 \pm 4,8	5,7 \pm 4,6	12,5 \pm 5,7	20,3 \pm 10,1	3,2 \pm 2,4	5,3 \pm 3,9	21,3 \pm 7,1	9,7 \pm 4,9

Annexe 10. Densités moyennes sur 200m² (± écart-type) des espèces de poissons relevées sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

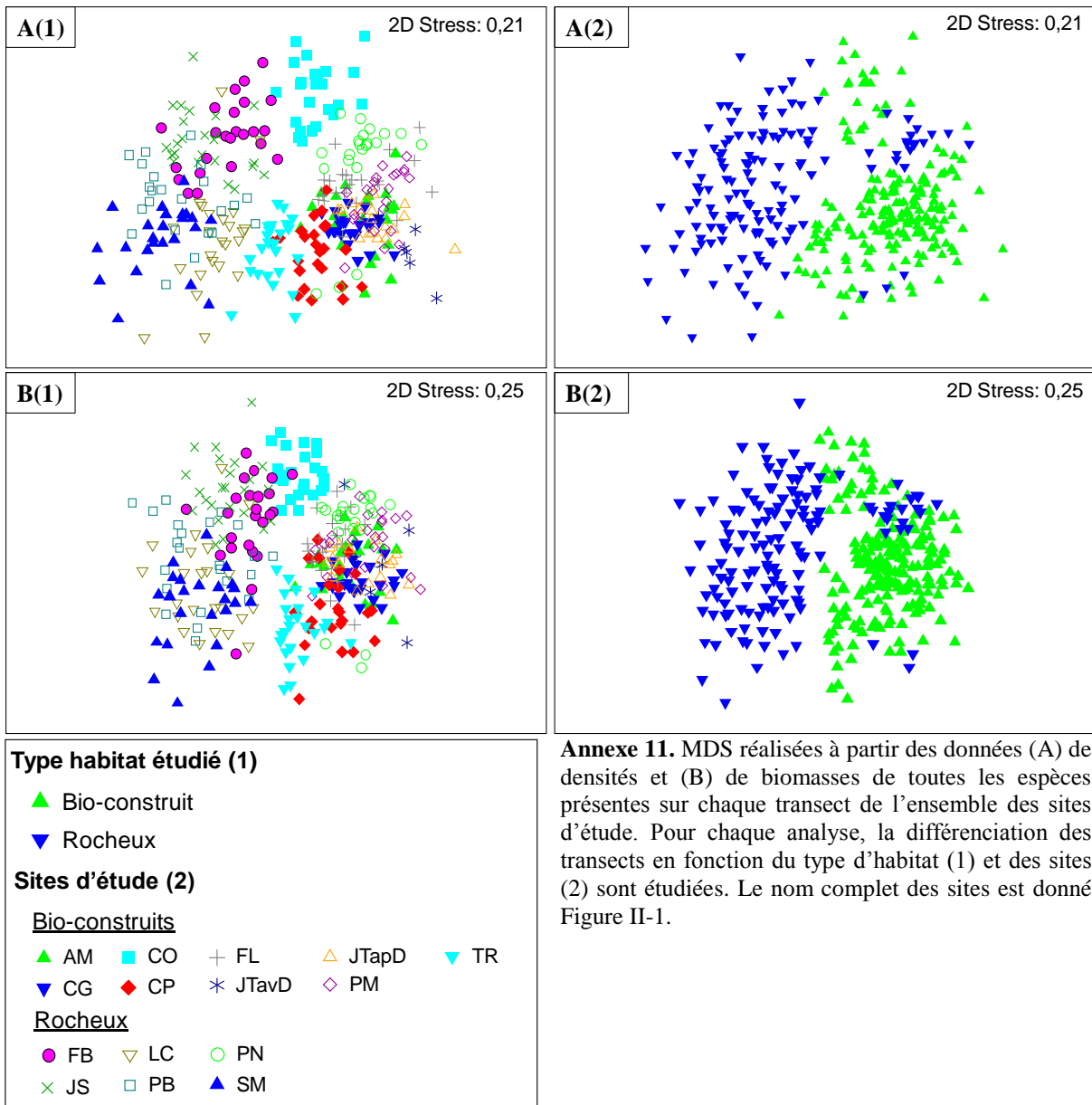
Espèces	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	JS	FB	SM	LC	PN	PB
<i>Abudefduf saxatilis</i>	1,1 ± 1,4	0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,4		1,3 ± 3,3	1,0 ± 2,7	0,3 ± 0,7		0,0 ± 0,2	15,1 ± 11,0	3,8 ± 3,9	10,9 ± 21,4	2,6 ± 4,7		4,4 ± 4,1
<i>Acanthostracion polygonius</i>											0,0 ± 0,2				
<i>Acanthurus bahianus</i>	0,6 ± 0,8	2,3 ± 2,0	1,0 ± 0,9	1,2 ± 1,2	0,8 ± 1,3	3,0 ± 2,3	1,5 ± 1,0	0,6 ± 1,7	4,6 ± 4,3	0,3 ± 0,6	1,0 ± 1,4	6,3 ± 3,6	1,4 ± 1,8		2,6 ± 2,5
<i>Acanthurus chirurgus</i>	0,0 ± 0,2	0,2 ± 1,0		0,0 ± 0,2					0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,4	0,3 ± 0,6	3,3 ± 7,0	2,3 ± 3,1	0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3
<i>Acanthurus coeruleus</i>	1,7 ± 1,3	0,8 ± 0,8	1,6 ± 0,8	0,8 ± 0,8	1,5 ± 0,5	1,4 ± 1,1	0,3 ± 0,6	0,6 ± 0,6		1,1 ± 1,5	0,6 ± 0,8	3,8 ± 3,2	2,2 ± 2,1	0,3 ± 0,6	1,0 ± 1,1
<i>Alphestes afer</i>									0,1 ± 0,3						
<i>Aluterus scriptus</i>														0,0 ± 0,2	
<i>Amblycirrhitus pinos</i>	0,9 ± 1,2	1,4 ± 1,8	0,9 ± 1,2	1,5 ± 2,0		1,5 ± 1,6	0,3 ± 1,0		3,8 ± 3,9	2,1 ± 1,7	2,8 ± 2,5	4,8 ± 4,1	1,9 ± 1,9	0,8 ± 1,2	2,3 ± 2,1
<i>Anisotremus surinamensis</i>											0,0 ± 0,2				1,7 ± 7,5
<i>Aulostomus maculatus</i>	1,0 ± 1,0	0,7 ± 0,8	0,8 ± 0,9	0,9 ± 0,7	0,7 ± 0,8	0,4 ± 0,7	1,4 ± 1,3	0,8 ± 0,9	0,3 ± 0,6	2,3 ± 1,6	3,1 ± 1,7	1,4 ± 1,6	2,0 ± 1,1	0,8 ± 0,9	2,3 ± 1,3
<i>Balistes vetula</i>														0,1 ± 0,4	
<i>Bodianus rufus</i>	0,8 ± 0,8	0,5 ± 0,8	0,2 ± 0,4	0,2 ± 0,4	0,5 ± 0,8	0,3 ± 0,6	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	1,5 ± 1,4	0,5 ± 0,9	0,0 ± 0,2	0,8 ± 0,8	0,2 ± 0,5	1,3 ± 1,1	1,2 ± 2,3
<i>Bothus lunatus</i>		0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,2		0,3 ± 0,5				0,2 ± 0,4		0,0 ± 0,2			0,1 ± 0,3	
<i>Calamus calamus</i>											0,0 ± 0,2				
<i>Cantherhines macrocerus</i>								0,1 ± 0,2			0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,2		
<i>Cantherhines pullus</i>	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,2 ± 0,6			0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,3		0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3	0,4 ± 0,5	0,0 ± 0,2	0,2 ± 0,5	0,2 ± 0,5	0,0 ± 0,2
<i>Canthigaster rostrata</i>	7,0 ± 4,7	6,5 ± 5,0	6,3 ± 4,0	5,6 ± 3,8	3,7 ± 3,2	5,0 ± 2,5	7,8 ± 4,8	11,4 ± 5,0	5,5 ± 4,3	12,5 ± 5,7	20,3 ± 10,1	3,2 ± 2,4	5,3 ± 3,9	21,1 ± 7,1	9,7 ± 4,8
<i>Canthigaster sp.</i>	0,1 ± 0,4			0,1 ± 0,4				0,1 ± 0,4	0,2 ± 0,8					0,1 ± 0,4	0,1 ± 0,4
<i>Carangoides ruber</i>	0,3 ± 0,7	0,5 ± 2,0		0,0 ± 0,2		0,1 ± 0,4	0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,3		0,2 ± 0,5	0,3 ± 0,7	0,5 ± 1,3			0,1 ± 0,6
<i>Caranx crysos</i>											0,3 ± 1,2				0,4 ± 2,1
<i>Caranx latus</i>															0,1 ± 0,6
<i>Centropyge argi</i>		0,0 ± 0,2							0,1 ± 0,3	0,2 ± 0,6		0,4 ± 1,1	0,2 ± 0,6		0,2 ± 0,7
<i>Cephalopholis cruentata</i>	2,2 ± 1,4	3,3 ± 1,5	5,8 ± 2,3	3,2 ± 1,4	3,3 ± 1,2	4,3 ± 2,7	3,7 ± 1,6	4,2 ± 2,8	3,2 ± 2,1	1,7 ± 1,1	1,9 ± 1,5	0,9 ± 1,1	2,3 ± 1,6	2,6 ± 1,7	1,0 ± 1,3
<i>Cephalopholis fulva</i>	2,7 ± 3,1	0,5 ± 0,8	0,0 ± 0,2	0,9 ± 1,2	0,5 ± 1,2	1,0 ± 1,1	0,3 ± 0,5	0,5 ± 1,3	1,1 ± 1,0	1,3 ± 1,2	0,4 ± 0,6	3,1 ± 1,7	2,1 ± 1,9	0,1 ± 0,4	5,0 ± 3,3
<i>Chaetodipterus faber</i>							0,2 ± 0,5								
<i>Chaetodon capistratus</i>	1,1 ± 1,2	0,3 ± 0,6	0,4 ± 0,6	0,3 ± 0,8	0,5 ± 0,8	1,2 ± 1,1	0,8 ± 0,9	0,5 ± 0,9	0,5 ± 0,7	0,5 ± 0,9	0,2 ± 0,5	0,3 ± 0,7	0,4 ± 0,6	0,3 ± 0,6	0,0 ± 0,2
<i>Chaetodon ocellatus</i>								0,0 ± 0,2				0,2 ± 0,5			
<i>Chaetodon striatus</i>	0,1 ± 0,3	0,0 ± 0,2	0,3 ± 0,6	0,1 ± 0,3	0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,4	0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,3	0,2 ± 0,5	0,3 ± 0,5	0,2 ± 0,5	0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,5
<i>Chromis cyanea</i>	49,8 ± 43,4	49,2 ± 32,2	101,4 ± 64,9	107,4 ± 75,7	102,7 ± 103,1	63,3 ± 39,8	56,1 ± 48,7	86,6 ± 52,4	33,8 ± 23,0	10,3 ± 20,0	3,7 ± 7,5	5,3 ± 20,2	24,1 ± 23,5	10,0 ± 14,7	5,9 ± 16,6
<i>Chromis multilineata</i>	393,7 ± 269,1	86,2 ± 81,5	105,8 ± 60,0	166,4 ± 78,7	64,3 ± 76,9	40,8 ± 38,1	107,4 ± 57,6	124,0 ± 55,1	242,6 ± 134,6	407,3 ± 148,7	199,0 ± 150,4	206,4 ± 187,2	183,9 ± 135,9	80,1 ± 53,0	179,7 ± 109,6
<i>Clepticus parrae</i>	14,8 ± 32,5	34,7 ± 55,9	38,6 ± 35,6	34,9 ± 40,6	15,7 ± 31,9	20,5 ± 29,4	38,1 ± 62,9	33,6 ± 27,5	37,4 ± 34,9	9,7 ± 17,9	2,7 ± 6,3	13,5 ± 27,9	10,5 ± 21,7	13,0 ± 18,4	17,8 ± 42,6
<i>Clupeidae</i>								0,6 ± 3,1	0,4 ± 2,0			1,7 ± 5,0			
<i>Decapterus punctatus</i>	0,3 ± 1,4								1,3 ± 4,5			1,5 ± 5,4			
<i>Diodon holocanthus</i>	0,0 ± 0,2					0,2 ± 0,4		0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3	0,0 ± 0,2	0,3 ± 0,5	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,0 ± 0,2
<i>Diodon hystrix</i>					0,2 ± 0,4					0,1 ± 0,3			0,2 ± 0,4	0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,2
<i>Echidna catenata</i>				0,0 ± 0,2											
<i>Epinephelus adscensionis</i>												0,1 ± 0,3	0,0 ± 0,2		
<i>Epinephelus guttatus</i>		0,1 ± 0,4		0,1 ± 0,3		0,2 ± 0,6	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,3 ± 0,8		0,0 ± 0,2			0,1 ± 0,4	0,0 ± 0,2
<i>Equetus punctatus</i>	0,8 ± 1,0	0,3 ± 0,6	0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3	0,2 ± 0,4	0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,2	0,5 ± 0,7	0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3	0,5 ± 0,8		0,1 ± 0,3	0,4 ± 0,5	0,1 ± 0,3
<i>Fistularia tabacaria</i>	0,2 ± 0,5					0,0 ± 0,2			0,1 ± 0,3	0,0 ± 0,2			0,1 ± 0,4		0,2 ± 0,4
<i>Gramma loreto</i>											0,4 ± 0,6				
<i>Gymnothorax funebris</i>								0,0 ± 0,2							
<i>Gymnothorax miliaris</i>	0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,4	0,2 ± 0,4	0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3	0,3 ± 0,5	0,4 ± 0,7	0,1 ± 0,3	0,3 ± 0,4	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3
<i>Gymnothorax moringa</i>	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3		0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,3 ± 0,6	0,1 ± 0,3	0,2 ± 0,4	0,4 ± 0,6	0,3 ± 0,6	0,5 ± 0,6
<i>Haemulon aurolineatum</i>	0,0 ± 0,2							0,1 ± 0,3				0,1 ± 0,3			
<i>Haemulon bonariense</i>											0,4 ± 1,4				
<i>Haemulon carbonarium</i>	7,1 ± 11,0	0,2 ± 0,5		0,8 ± 1,4	0,3 ± 0,5		0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,3		0,3 ± 1,3	6,7 ± 10,9		0,1 ± 0,6	0,4 ± 1,1	2,7 ± 5,3
<i>Haemulon chrysargyreum</i>	48,3 ± 40,0	2,2 ± 2,3		13,9 ± 11,8		0,4 ± 0,9	0,3 ± 0,7	11,0 ± 12,2	0,7 ± 1,2	1,5 ± 2,4	2,8 ± 5,3	0,3 ± 0,7	6,0 ± 23,6	2,8 ± 2,6	1,9 ± 3,6
<i>Haemulon flavolineatum</i>	87,4 ± 32,2	1,9 ± 3,2	0,3 ± 0,5	11,6 ± 9,7	0,2 ± 0,4	1,5 ± 1,8	1,4 ± 1,0	6,5 ± 8,6	1,1 ± 2,3	0,6 ± 0,7	2,8 ± 2,1	0,8 ± 1,0	3,2 ± 9,5	9,9 ± 7,6	2,0 ± 2,1

Annexe 10. (Suite).

Espèces	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	JS	FB	SM	LC	PN	PB
<i>Haemulon parra</i>											0,6 ± 3,1				
<i>Haemulon plumierii</i>	0,9 ± 2,2						0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,6		0,1 ± 0,3	0,2 ± 0,5		0,2 ± 0,6	0,0 ± 0,2	1,4 ± 2,8
<i>Haemulon sciurus</i>	2,7 ± 2,5			0,0 ± 0,2	0,7 ± 1,2		0,2 ± 0,5			0,6 ± 1,1	2,2 ± 3,7				1,0 ± 3,5
<i>Halichoeres bivittatus</i>				0,3 ± 1,2							0,2 ± 0,8				
<i>Halichoeres cyanocephalus</i>	0,1 ± 0,4								0,1 ± 0,4				0,1 ± 0,4		
<i>Halichoeres garnoti</i>	47,2 ± 19,0	33,8 ± 16,9	61,3 ± 25,2	29,3 ± 12,8	24,0 ± 7,0	43,8 ± 27,0	21,7 ± 9,2	26,9 ± 8,8	45,6 ± 21,2	37,4 ± 18,4	20,4 ± 10,6	19,8 ± 9,9	30,4 ± 13,3	14,3 ± 7,0	46,1 ± 22,2
<i>Halichoeres maculipinna</i>	1,7 ± 2,3	1,3 ± 2,8	1,2 ± 1,3	0,6 ± 1,7		2,3 ± 3,4	2,6 ± 2,5	0,1 ± 0,4	3,3 ± 4,2	6,3 ± 6,8	1,8 ± 2,4	3,1 ± 3,1	2,1 ± 2,2	0,4 ± 1,7	4,6 ± 3,7
<i>Halichoeres pictus</i>		1,2 ± 4,1	2,8 ± 5,5	0,4 ± 1,3	0,7 ± 1,0	2,8 ± 8,6	4,1 ± 8,4	1,2 ± 4,3	8,8 ± 16,9	0,3 ± 1,2	0,3 ± 1,1	0,1 ± 0,4	0,6 ± 2,5	0,7 ± 2,3	0,7 ± 1,3
<i>Halichoeres poeyi</i>									0,3 ± 0,7						0,5 ± 1,5
<i>Halichoeres radiatus</i>	0,4 ± 0,6	0,0 ± 0,2				0,5 ± 0,6	0,2 ± 0,5		0,8 ± 1,0	0,7 ± 0,8	0,1 ± 0,3	0,3 ± 0,7	0,3 ± 0,5	0,2 ± 0,5	0,2 ± 0,5
<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>	5,2 ± 4,7	0,0 ± 0,2	0,6 ± 0,8	0,3 ± 0,6		0,1 ± 0,3	0,3 ± 0,5	0,1 ± 0,3		0,3 ± 0,9	0,3 ± 0,6		0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,4	0,1 ± 0,3
<i>Holacanthus ciliaris</i>				0,1 ± 0,3			0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,2							
<i>Holacanthus tricolor</i>	0,3 ± 0,5	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3		0,3 ± 0,6			0,6 ± 0,9	0,4 ± 0,6		0,4 ± 0,9	0,2 ± 0,4	0,0 ± 0,2	0,2 ± 0,5
<i>Holocentrus adscensionis</i>									0,0 ± 0,2		0,2 ± 0,6	0,1 ± 0,3	0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3
<i>Holocentrus rufus</i>	4,3 ± 3,3	1,0 ± 1,9	0,5 ± 0,8	1,1 ± 2,2	0,7 ± 1,0	0,3 ± 0,4	0,4 ± 0,6	0,3 ± 0,7	3,1 ± 3,3	0,3 ± 0,5	0,5 ± 0,7	1,0 ± 1,1	0,1 ± 0,4	0,9 ± 0,9	1,0 ± 1,0
<i>Hypoplectrus aberrans</i>	0,2 ± 0,6	0,1 ± 0,4					0,8 ± 1,7	0,3 ± 0,7	0,1 ± 0,4					0,2 ± 0,6	
<i>Hypoplectrus chlorurus</i>	0,8 ± 1,4	0,6 ± 1,1	0,3 ± 0,8	0,3 ± 0,8	1,3 ± 2,1	0,2 ± 0,6	1,4 ± 1,5	2,5 ± 1,8	0,7 ± 1,3	0,3 ± 0,7	0,1 ± 0,4		0,3 ± 0,7	1,0 ± 2,0	0,1 ± 0,4
<i>Hypoplectrus guttavarius</i>		0,1 ± 0,4	0,1 ± 0,4				0,3 ± 0,8	0,2 ± 0,6	0,3 ± 1,0	0,2 ± 0,6				0,5 ± 1,1	
<i>Hypoplectrus nigricans</i>	0,1 ± 0,4	0,1 ± 0,4	0,2 ± 0,6	0,1 ± 0,4		0,2 ± 0,6	0,6 ± 0,9	0,9 ± 1,4	0,3 ± 0,7	0,2 ± 0,6	0,2 ± 0,6			0,2 ± 0,9	0,3 ± 1,0
<i>Hypoplectrus puella</i>	0,8 ± 1,2	1,9 ± 1,7	1,4 ± 1,7	1,7 ± 1,6	2,0 ± 1,8	2,7 ± 1,9	1,3 ± 1,4	4,0 ± 2,9	1,4 ± 1,7	0,3 ± 0,8	0,8 ± 1,4		0,3 ± 0,9	3,0 ± 2,8	0,3 ± 0,8
<i>Hypoplectrus sp.</i>	0,8 ± 1,3	1,7 ± 1,9	0,9 ± 1,4	0,2 ± 0,8	0,7 ± 1,6	0,2 ± 0,6	1,2 ± 1,4	5,8 ± 2,6	0,7 ± 1,3	1,0 ± 1,8	0,5 ± 1,1		0,3 ± 0,9	4,7 ± 3,4	0,9 ± 1,9
<i>Hypoplectrus unicolor</i>	0,3 ± 0,7	0,1 ± 0,4						0,3 ± 0,8		0,1 ± 0,4			0,1 ± 0,4		
<i>Inermia vittata</i>	1,9 ± 6,4		13,3 ± 46,7	1,3 ± 6,1			0,6 ± 2,4			3,8 ± 12,8					
<i>Kyphosus sectator</i>	0,5 ± 2,2									0,3 ± 1,6		0,1 ± 0,6	0,1 ± 0,4		
<i>Lactophrys bicaudalis</i>	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,4 ± 0,5	0,1 ± 0,3		0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,2		0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3	0,2 ± 0,5			0,1 ± 0,3	
<i>Lactophrys triquetet</i>	0,7 ± 0,6	0,5 ± 0,7	0,3 ± 0,6	0,7 ± 0,8	0,3 ± 0,5	0,6 ± 0,9	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,8 ± 0,8	1,3 ± 0,9	1,8 ± 1,4	0,5 ± 0,6	0,4 ± 0,7	0,4 ± 0,7	0,7 ± 0,8
<i>Liopropoma rubre</i>	0,0 ± 0,2						0,1 ± 0,3								
<i>Lutjanus apodus</i>	2,5 ± 4,3	0,3 ± 0,6	0,0 ± 0,2	0,9 ± 2,2	0,5 ± 0,8	0,8 ± 1,6				0,6 ± 2,0	0,0 ± 0,2			0,1 ± 0,3	
<i>Lutjanus griseus</i>	0,5 ± 2,4	0,1 ± 0,3		0,8 ± 2,6	0,3 ± 0,8					0,1 ± 0,4					2,5 ± 8,4
<i>Lutjanus jocu</i>				0,0 ± 0,2						1,0 ± 1,0					
<i>Lutjanus mahogoni</i>	7,0 ± 5,1	1,5 ± 2,6	0,7 ± 1,4	1,8 ± 3,6	1,0 ± 0,9	0,1 ± 0,4	0,4 ± 0,7	0,5 ± 1,0		1,0 ± 1,0	0,6 ± 1,1	0,4 ± 1,3	1,2 ± 1,8	0,9 ± 1,4	0,1 ± 0,3
<i>Lutjanus synagris</i>													0,2 ± 0,4	0,0 ± 0,2	
<i>Malacanthus plumieri</i>												0,0 ± 0,2			
<i>Melichthys niger</i>	0,0 ± 0,2		0,5 ± 1,1	0,3 ± 0,9		0,0 ± 0,2			0,0 ± 0,2				0,0 ± 0,2		
<i>Microspathodon chrysurus</i>	7,5 ± 4,9	1,8 ± 1,8	2,6 ± 2,0	3,1 ± 2,6	1,0 ± 1,7	1,6 ± 1,8	0,8 ± 1,0	0,3 ± 1,0	1,1 ± 1,4	0,4 ± 0,8	3,0 ± 2,4	8,2 ± 6,4	0,7 ± 1,3		2,0 ± 2,3
<i>Monacanthus tuckeri</i>												0,1 ± 0,4			
<i>Mulloidichthys martinicus</i>	3,3 ± 5,0	0,2 ± 1,0		4,8 ± 8,2		0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	6,7 ± 10,4	0,3 ± 1,0	4,9 ± 8,8	1,3 ± 1,3	1,3 ± 2,6	1,1 ± 2,0	0,3 ± 0,6	1,4 ± 2,1
<i>Myceteropercia interstitialis</i>											0,0 ± 0,2				
<i>Myrichthys breviceps</i>								0,1 ± 0,3					0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,4	0,1 ± 0,3
<i>Myripristis jacobus</i>	14,0 ± 7,6	12,8 ± 7,9	31,4 ± 11,1	1,0 ± 1,2	11,7 ± 8,6	2,4 ± 4,0	32,1 ± 16,9	2,8 ± 3,1	4,0 ± 4,8	3,6 ± 2,5	50,2 ± 30,7	5,1 ± 4,9	0,7 ± 2,3	87,9 ± 43,4	0,3 ± 0,6
<i>Neoniphon marianus</i>	0,5 ± 0,7	0,8 ± 0,9	0,9 ± 0,9	0,3 ± 0,4	0,3 ± 0,5	0,4 ± 0,6	0,7 ± 0,7	0,6 ± 1,3	0,0 ± 0,2	1,5 ± 1,0	0,8 ± 1,2		0,1 ± 0,4	1,2 ± 1,3	0,2 ± 0,5
<i>Ocyurus chrysurus</i>	0,4 ± 0,7	0,1 ± 0,3	0,2 ± 0,6	0,3 ± 0,5	1,0 ± 1,1	0,5 ± 1,1	0,5 ± 0,7	1,1 ± 1,0	0,9 ± 1,8	0,5 ± 1,0	0,2 ± 0,4	1,7 ± 1,4	0,6 ± 1,3	0,9 ± 1,4	0,8 ± 1,5
<i>Odontoscion dentex</i>	0,0 ± 0,2													0,0 ± 0,2	
<i>Opistognathus aurifrons</i>										0,0 ± 0,2			0,2 ± 0,6		
<i>Paranthias furcifer</i>	0,3 ± 0,8		0,1 ± 0,3						0,3 ± 0,5	0,5 ± 1,8		0,0 ± 0,2			0,0 ± 0,2
<i>Pareques acuminatus</i>	1,5 ± 5,5	0,3 ± 1,4	0,0 ± 0,2			0,8 ± 2,2		0,1 ± 0,4	0,9 ± 1,4		0,2 ± 0,5			0,6 ± 1,5	
<i>Pomacanthus paru</i>								0,0 ± 0,2			0,2 ± 0,5	0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3
<i>Prognathodes aculeatus</i>	0,8 ± 0,9	0,4 ± 0,7	0,5 ± 0,6	0,4 ± 0,6		0,5 ± 0,7	0,3 ± 0,5	0,1 ± 0,4	1,4 ± 0,8	1,2 ± 1,1			1,1 ± 0,9		0,8 ± 1,3
<i>Pseudupeneus maculatus</i>	0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,4		0,5 ± 1,3		0,7 ± 1,1	0,9 ± 1,1	0,5 ± 0,9	3,1 ± 2,5	0,4 ± 0,6	1,2 ± 1,6	4,1 ± 2,3	1,3 ± 1,4

Annexe 10. (Suite).

Espèces	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	JS	FB	SM	LC	PN	PB
<i>Rypiticus saponaceus</i>	0,0 ± 0,2			0,0 ± 0,2		0,0 ± 0,2		0,1 ± 0,3	1,2 ± 2,5	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,2		0,0 ± 0,2
<i>Sargocentron vexillarium</i>	0,0 ± 0,2			0,6 ± 1,1		0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,2							0,4 ± 0,6	0,0 ± 0,2
<i>Scarus iseri</i>	9,2 ± 7,4	34,0 ± 19,4	28,6 ± 24,5	13,3 ± 8,7	22,0 ± 7,6	24,6 ± 18,0	17,7 ± 10,2	19,4 ± 12,7	42,7 ± 32,6	0,1 ± 0,3	1,9 ± 2,9	0,3 ± 1,2	1,6 ± 2,6	14,4 ± 9,3	1,6 ± 2,3
<i>Scarus taeniopterus</i>	6,9 ± 9,2	12,3 ± 10,2	12,3 ± 10,6	7,5 ± 8,4	3,0 ± 4,4	7,9 ± 5,9	11,4 ± 9,9	6,9 ± 8,6	10,8 ± 10,2	6,5 ± 6,1	7,9 ± 5,7	2,7 ± 3,3	7,1 ± 6,8	9,6 ± 5,5	5,3 ± 5,3
<i>Scarus vetula</i>	0,1 ± 0,3		0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,2	0,3 ± 0,8		0,4 ± 0,8	0,0 ± 0,2		0,0 ± 0,2	0,0 ± 0,2			0,1 ± 0,4	0,2 ± 0,4
<i>Scomberomorus regalis</i>	0,2 ± 0,4	0,0 ± 0,2	0,3 ± 0,4	0,0 ± 0,2			0,1 ± 0,2	0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3			0,0 ± 0,2			0,0 ± 0,2
<i>Scorpaena plumieri</i>												0,1 ± 0,3	0,3 ± 0,5		
<i>Serranus tabacarius</i>		0,0 ± 0,2				0,0 ± 0,2		0,1 ± 0,3			0,1 ± 0,3		0,4 ± 0,6		0,0 ± 0,2
<i>Serranus tigrinus</i>	2,1 ± 1,9	1,8 ± 2,4	1,1 ± 1,4	2,5 ± 2,0		2,8 ± 2,4	2,1 ± 2,6	2,5 ± 2,2	5,5 ± 3,2	2,3 ± 2,0	5,4 ± 3,5	3,0 ± 2,3	8,3 ± 4,4	3,9 ± 3,2	7,5 ± 4,1
<i>Sparisoma atomarium</i>							0,2 ± 0,5	0,4 ± 0,8	1,2 ± 1,6		0,1 ± 0,4		1,4 ± 2,6	0,1 ± 0,3	13,7 ± 9,6
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	4,2 ± 2,3	5,9 ± 2,8	3,7 ± 2,1	4,7 ± 1,7	2,2 ± 0,8	9,4 ± 3,8	3,3 ± 2,5	12,7 ± 6,3	11,1 ± 3,5	6,3 ± 3,0	10,1 ± 4,5	5,2 ± 2,1	10,5 ± 4,5	13,5 ± 4,0	20,3 ± 10,4
<i>Sparisoma chrysopterum</i>	0,0 ± 0,2									0,0 ± 0,2					0,3 ± 0,7
<i>Sparisoma radians</i>								0,0 ± 0,2							0,0 ± 0,2
<i>Sparisoma rubripinne</i>	0,0 ± 0,2				0,2 ± 0,4					0,1 ± 0,3	0,3 ± 0,5	0,8 ± 0,8	0,4 ± 0,6	0,3 ± 0,6	1,0 ± 1,2
<i>Sparisoma viride</i>	3,0 ± 1,5	7,5 ± 3,0	5,3 ± 2,6	4,2 ± 2,2	4,3 ± 2,1	3,4 ± 1,6	6,2 ± 2,4	3,2 ± 1,7	4,1 ± 2,5	1,8 ± 1,3	3,2 ± 2,5	1,2 ± 1,2	2,2 ± 2,0	3,0 ± 2,4	4,0 ± 2,3
<i>Sphoeroides spengleri</i>		0,0 ± 0,2	0,1 ± 0,3	0,0 ± 0,2										0,1 ± 0,3	
<i>Sphyaena barracuda</i>								0,0 ± 0,2				0,0 ± 0,2		0,0 ± 0,2	
<i>Sphyaena picudilla</i>										0,9 ± 4,1	0,2 ± 0,7		1,3 ± 6,1	0,3 ± 1,3	
<i>Stegastes adustus</i>	0,1 ± 0,4				0,7 ± 1,6			2,3 ± 2,5			0,2 ± 0,6		0,1 ± 0,4	0,3 ± 0,7	0,1 ± 0,4
<i>Stegastes leucostictus</i>		3,5 ± 4,3	4,8 ± 3,8	3,3 ± 3,4	3,3 ± 2,7	3,1 ± 2,9	12,8 ± 4,7	8,8 ± 4,4	0,1 ± 0,4	0,3 ± 0,9	0,3 ± 1,0			8,0 ± 5,2	
<i>Stegastes partitus</i>	221,3 ± 63,8	231,5 ± 64,2	160,9 ± 48,8	201,8 ± 77,6	103,3 ± 50,9	242,6 ± 44,2	125,3 ± 32,3	167,1 ± 56,2	318,8 ± 115,3	258,7 ± 102,0	340,8 ± 150,6	521,5 ± 169,5	671,3 ± 191,1	231,9 ± 55,7	664,1 ± 163,7
<i>Stegastes planifrons</i>	1,8 ± 1,9	42,8 ± 17,6	43,0 ± 14,9	50,7 ± 17,0	62,7 ± 13,1	12,6 ± 8,8	83,4 ± 13,5	67,9 ± 25,1	0,3 ± 0,9	0,2 ± 0,6		0,1 ± 0,4	0,1 ± 0,4	9,9 ± 9,9	0,1 ± 0,4
<i>Stegastes variabilis</i>								0,2 ± 0,8							
<i>Synodus intermedius</i>	0,4 ± 0,5	0,3 ± 0,6	0,5 ± 0,6	0,4 ± 0,6	0,3 ± 0,5	0,3 ± 0,6	0,3 ± 0,5	0,4 ± 0,6	0,5 ± 0,6	0,5 ± 0,8	0,4 ± 0,6	0,3 ± 0,6	0,4 ± 0,6	0,5 ± 0,7	0,7 ± 0,9
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	36,8 ± 21,2	37,5 ± 38,1	76,2 ± 39,7	27,4 ± 16,8	31,0 ± 21,5	153,5 ± 80,3	39,3 ± 18,1	44,0 ± 26,6	146,2 ± 56,6	108,8 ± 73,9	92,0 ± 74,6	400,6 ± 325,5	219,4 ± 134,1	29,0 ± 17,1	145,1 ± 97,5



Annexe 11. MDS réalisées à partir des données (A) de densités et (B) de biomasses de toutes les espèces présentes sur chaque transect de l'ensemble des sites d'étude. Pour chaque analyse, la différenciation des transects en fonction du type d'habitat (1) et des sites (2) sont étudiées. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Annexe 12. Biomasses moyennes sur 200m² (\pm écart-type) des familles de poissons estimées sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Familles	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	JS	FB	SM	LC	PN	PB
Acanthuridae	75 ± 63	137 ± 140	115 ± 68	81 ± 48	172 ± 106	146 ± 95	74 ± 68	49 ± 69	242 ± 182	67 ± 104	134 ± 132	1804 ± 1718	841 ± 633	30 ± 90	353 ± 366
Aulostomidae	103 ± 138	59 ± 67	82 ± 91	107 ± 150	108 ± 137	42 ± 64	191 ± 226	87 ± 127	20 ± 43	301 ± 226	307 ± 196	139 ± 152	193 ± 125	84 ± 112	345 ± 196
Balistidae	6 ± 31		115 ± 268	77 ± 190		6 ± 31			6 ± 31				6 ± 31	23 ± 105	
Bothidae		12 ± 58	12 ± 58		185 ± 334		46 ± 195		31 ± 81		34 ± 168			27 ± 85	
Carangidae	76 ± 261	18 ± 72		4 ± 19	0 ± 0	73 ± 307	45 ± 104	23 ± 77	77 ± 278	18 ± 59	80 ± 244	311 ± 950			188 ± 655
Chaetodontidae	14 ± 18	8 ± 22	14 ± 28	12 ± 31	26 ± 31	16 ± 19	15 ± 20	8 ± 12	15 ± 19	12 ± 24	12 ± 35	14 ± 19	12 ± 19	4 ± 9	3 ± 7
Cirrhitidae	0 ± 1	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0		0 ± 0	0 ± 0	0 ± 1	1 ± 2	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
Clupeidae								0 ± 0	62 ± 306			85 ± 258			
Diodontidae	15 ± 73				165 ± 403	60 ± 137	0 ± 0	15 ± 73	63 ± 188	234 ± 778	78 ± 178	48 ± 177	245 ± 426	75 ± 228	59 ± 216
Ephippidae					0 ± 0		163 ± 576								
Fistulariidae	11 ± 34					4 ± 21			8 ± 29	4 ± 21			8 ± 41		23 ± 54
Haemulidae	11517 ± 6234	390 ± 658	19 ± 41	2017 ± 2096	310 ± 514	224 ± 437	263 ± 338	823 ± 742	78 ± 106	610 ± 752	5460 ± 6718	100 ± 120	603 ± 1729	917 ± 682	3834 ± 12633
Holocentridae	799 ± 271	545 ± 290	1209 ± 413	125 ± 132	583 ± 369	121 ± 155	1209 ± 639	167 ± 157	350 ± 363	191 ± 126	1883 ± 1140	252 ± 186	36 ± 94	3276 ± 1598	82 ± 71
Inermiidae	161 ± 548		1143 ± 4003	313 ± 1531	0 ± 0		48 ± 202			322 ± 1097					
Kyphosidae	84 ± 410									154 ± 753		58 ± 283	111 ± 457		
Labridae	285 ± 378	1123 ± 1756	893 ± 1555	482 ± 687	1002 ± 1552	359 ± 381	1052 ± 1331	2156 ± 3265	1252 ± 2028	433 ± 446	261 ± 244	442 ± 769	439 ± 391	258 ± 181	208 ± 163
Lutjanidae	2034 ± 2971	345 ± 586	183 ± 353	705 ± 1023	689 ± 565	265 ± 389	499 ± 809	173 ± 174	115 ± 251	5668 ± 10104	302 ± 426	1261 ± 1265	679 ± 791	432 ± 459	1860 ± 5010
Malacanthidae												13 ± 63			
Monacanthidae	6 ± 15	4 ± 13	22 ± 62		0 ± 0	10 ± 25	28 ± 73		4 ± 21	11 ± 30	24 ± 40	14 ± 59	18 ± 51	55 ± 182	2 ± 9
Mullidae	419 ± 546	44 ± 151	10 ± 38	459 ± 675	0 ± 0	87 ± 219	13 ± 41	549 ± 812	126 ± 220	685 ± 961	404 ± 318	274 ± 545	353 ± 523	376 ± 319	361 ± 438
Muraenidae	51 ± 149	7 ± 19	37 ± 124	28 ± 81	16 ± 40	28 ± 90	19 ± 51	307 ± 1367	42 ± 124	90 ± 159	46 ± 81	38 ± 83	230 ± 698	61 ± 113	182 ± 265
Ophichthidae								14 ± 47					17 ± 84	55 ± 168	22 ± 57
Opistognathidae										0 ± 0			1 ± 3		
Ostraciidae	22 ± 36	21 ± 45	37 ± 52	32 ± 50	45 ± 76	29 ± 73	6 ± 24	4 ± 18	14 ± 25	52 ± 59	81 ± 90	18 ± 32	22 ± 48	14 ± 43	38 ± 64
Pomacanthidae	6 ± 17	1 ± 4	25 ± 90	23 ± 81	0 ± 0	11 ± 33	1 ± 3	26 ± 100	24 ± 59	1 ± 4	53 ± 145	22 ± 97	8 ± 19	10 ± 36	4 ± 12
Pomacentridae	702 ± 270	1993 ± 627	2239 ± 658	2252 ± 596	3136 ± 787	857 ± 636	3741 ± 621	2811 ± 936	261 ± 125	1202 ± 694	599 ± 314	1415 ± 1730	574 ± 527	561 ± 364	623 ± 277
Priacanthidae	652 ± 573	4 ± 18	74 ± 117	41 ± 93	0 ± 0	11 ± 30	39 ± 85	22 ± 73		26 ± 77	47 ± 111		22 ± 73	9 ± 39	34 ± 100
Scaridae	796 ± 444	3211 ± 2109	3155 ± 1032	1857 ± 1103	2565 ± 1813	2505 ± 1213	2390 ± 1062	1908 ± 800	2466 ± 852	777 ± 450	1364 ± 698	1000 ± 709	1499 ± 790	2360 ± 894	1482 ± 596
Sciaenidae	67 ± 184	14 ± 43	4 ± 14	5 ± 18	11 ± 27	40 ± 113	0 ± 0	29 ± 57	47 ± 73	3 ± 14	26 ± 63		3 ± 14	40 ± 64	4 ± 14
Scorbridae	89 ± 218	36 ± 175	553 ± 1312	36 ± 175	0 ± 0		48 ± 203	18 ± 87	107 ± 290	159 ± 622		335 ± 1642			187 ± 898
Scorpaenidae												18 ± 69	85 ± 142		
Serranidae	818 ± 569	710 ± 444	1303 ± 553	1146 ± 656	611 ± 473	1201 ± 751	891 ± 594	1200 ± 764	911 ± 534	759 ± 696	386 ± 246	870 ± 460	888 ± 561	601 ± 342	1043 ± 885
Sparidae											5 ± 27				
Sphyraenidae								153 ± 750		247 ± 1150	59 ± 203	37 ± 182	141 ± 692	691 ± 2804	
Synodontidae	56 ± 73	46 ± 133	85 ± 133	71 ± 114	52 ± 80	92 ± 177	82 ± 162	99 ± 202	84 ± 114	116 ± 217	81 ± 147	68 ± 147	69 ± 124	144 ± 258	125 ± 198
Tetraodontidae	10 ± 13	9 ± 10	8 ± 9	7 ± 10	10 ± 10	6 ± 10	9 ± 9	10 ± 6	12 ± 26	9 ± 4	17 ± 9	3 ± 4	4 ± 3	28 ± 25	7 ± 4

Annexe 13. Biomasses moyennes sur 200m² (\pm écart-type) des espèces de poissons relevées sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Espèces	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	JS	FB	SM	LC	PN	PB
<i>Abudefduf saxatilis</i>	101 \pm 119	3 \pm 13	5 \pm 26		85 +/- 207	131 \pm 481	21 +/- 44		3 \pm 13	957 \pm 697	236 \pm 248	916 \pm 1748	248 \pm 528		279 \pm 262
<i>Acanthostracion polygonius</i>											12 \pm 59				
<i>Acanthurus bahianus</i>	18 \pm 26	79 \pm 67	39 \pm 41	41 \pm 44	42 +/- 66	101 \pm 75	54 +/- 38	21 \pm 54	177 \pm 170	10 \pm 24	60 \pm 98	469 \pm 283	154 \pm 218		159 \pm 249
<i>Acanthurus chirurgus</i>	2 \pm 9	23 \pm 112		5 \pm 22					2 \pm 9	5 \pm 19	20 \pm 39	506 \pm 1101	362 \pm 383	5 \pm 24	10 \pm 32
<i>Acanthurus coeruleus</i>	56 \pm 60	36 \pm 41	76 \pm 47	35 \pm 41	130 +/- 60	44 \pm 39	20 +/- 41	29 \pm 44	63 \pm 108	52 \pm 105	54 \pm 82	829 \pm 1096	325 \pm 298	25 \pm 69	185 \pm 288
<i>Alphestes afer</i>									20 \pm 68						
<i>Aluterus scriptus</i>														39 \pm 179	
<i>Amblycirrhitus pinos</i>	0 \pm 1	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0		0 \pm 0	0 +/- 0		0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 1	1 \pm 2	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0
<i>Anisotremus surinamensis</i>											5 \pm 26				1998 \pm 8157
<i>Aulostomus maculatus</i>	103 \pm 138	59 \pm 67	82 \pm 91	107 \pm 150	108 +/- 137	42 \pm 64	191 +/- 226	87 \pm 127	20 \pm 43	301 \pm 226	307 \pm 196	139 \pm 152	193 \pm 125	84 \pm 112	345 \pm 196
<i>Balistes vetula</i>														23 \pm 105	
<i>Bodianus rufus</i>	25 \pm 59	51 \pm 101	1 \pm 7	39 \pm 153	74 +/- 143	26 \pm 62	5 +/- 21	0 \pm 1	50 \pm 102	1 \pm 2	0 \pm 0	25 \pm 57	1 \pm 2	74 \pm 89	46 \pm 162
<i>Bothus lunatus</i>		12 \pm 58	12 \pm 58		185 +/- 334		46 +/- 195		31 \pm 81		34 \pm 168			27 \pm 85	
<i>Calamus calamus</i>											5 \pm 27				
<i>Cantherhines macrocerus</i>							16 +/- 68				5 \pm 23	12 \pm 59	5 \pm 23		
<i>Cantherhines pullus</i>	6 \pm 15	4 \pm 13	22 \pm 62			10 \pm 25	12 +/- 34		4 \pm 21	11 \pm 30	20 \pm 36	2 \pm 9	14 \pm 47	16 \pm 50	2 \pm 9
<i>Canthigaster rostrata</i>	10 \pm 12	7 \pm 9	6 \pm 6	5 \pm 5	10 +/- 10	6 \pm 10	9 +/- 9	10 \pm 6	11 \pm 26	9 \pm 4	17 \pm 9	3 \pm 4	4 \pm 3	26 \pm 25	7 \pm 3
<i>Canthigaster sp.</i>	0 \pm 0			1 \pm 5				0 \pm 0	1 \pm 5					0 \pm 0	0 \pm 0
<i>Carangoides ruber</i>	23 \pm 68	18 \pm 72		4 \pm 19		73 \pm 307	45 +/- 104	23 \pm 77		18 \pm 59	51 \pm 176	221 \pm 912			12 \pm 59
<i>Caranx crysos</i>											29 \pm 142				131 \pm 631
<i>Caranx latus</i>															44 \pm 213
<i>Centropyge argi</i>		0 \pm 0							0 \pm 0	0 \pm 0		0 \pm 0	0 \pm 0		0 \pm 2
<i>Cephalopholis cruentata</i>	504 \pm 479	492 \pm 408	1232 \pm 554	779 \pm 478	495 +/- 475	952 \pm 732	746 +/- 594	862 \pm 682	596 \pm 579	434 \pm 485	263 \pm 187	208 \pm 316	447 \pm 350	434 \pm 359	260 \pm 445
<i>Cephalopholis fulva</i>	249 \pm 308	120 \pm 244	4 \pm 18	295 \pm 515	73 +/- 179	128 \pm 223	28 +/- 65	113 \pm 294	108 \pm 125	243 \pm 318	60 \pm 100	597 \pm 378	310 \pm 374	12 \pm 31	720 \pm 628
<i>Chaetodipterus faber</i>							163 +/- 576								
<i>Chaetodon capistratus</i>	10 \pm 15	5 \pm 15	4 \pm 8	8 \pm 30	16 +/- 27	14 \pm 18	10 +/- 14	6 \pm 12	6 \pm 11	8 \pm 22	6 \pm 26	4 \pm 10	3 \pm 8	4 \pm 9	1 \pm 3
<i>Chaetodon ocellatus</i>								1 \pm 3				4 \pm 13			
<i>Chaetodon striatus</i>	3 \pm 13	3 \pm 13	9 \pm 28	3 \pm 13	10 +/- 25	1 \pm 4	4 +/- 15	2 \pm 6	7 \pm 17	2 \pm 4	6 \pm 25	5 \pm 14	7 \pm 18	1 \pm 3	2 \pm 6
<i>Chromis cyanea</i>	18 \pm 16	18 \pm 12	36 \pm 23	39 \pm 27	37 +/- 37	23 \pm 14	20 +/- 17	31 \pm 19	12 \pm 8	4 \pm 7	1 \pm 3	2 \pm 7	9 \pm 8	4 \pm 5	2 \pm 6
<i>Chromis multilineata</i>	142 \pm 97	31 \pm 29	38 \pm 22	60 \pm 28	23 +/- 28	15 \pm 14	39 +/- 21	45 \pm 20	87 \pm 48	146 \pm 53	77 \pm 54	74 \pm 67	66 \pm 49	29 \pm 19	65 \pm 39
<i>Clepticus parrae</i>	96 \pm 258	841 \pm 1695	777 \pm 1539	348 \pm 643	763 +/- 1319	182 \pm 381	828 +/- 1358	2034 \pm 3248	1093 \pm 1961	236 \pm 389	41 \pm 99	279 \pm 740	184 \pm 397	26 \pm 59	11 \pm 32
<i>Clupeidae</i>								0 \pm 0	62 \pm 306			85 \pm 258			
<i>Decapterus punctatus</i>	53 \pm 257								77 \pm 278			90 \pm 335			
<i>Diodon holocanthus</i>	15 \pm 73					60 \pm 137		15 \pm 73	63 \pm 188	61 \pm 300	78 \pm 178	48 \pm 177	39 \pm 108	28 \pm 90	16 \pm 75
<i>Diodon hystrix</i>					165 +/- 403					173 \pm 509			206 \pm 410	47 \pm 215	43 \pm 206
<i>Echidna catenata</i>				8 \pm 38											
<i>Epinephelus adscensionis</i>												37 \pm 124	50 \pm 243		
<i>Epinephelus guttatus</i>		9 \pm 33		11 \pm 47		25 \pm 95	8 +/- 24	20 \pm 65	71 \pm 210		3 \pm 15			7 \pm 32	10 \pm 48
<i>Equetus punctatus</i>	24 \pm 41	6 \pm 18	3 \pm 13	5 \pm 18	11 +/- 27	1 \pm 4		19 \pm 29	3 \pm 13	3 \pm 14	19 \pm 44		3 \pm 14	16 \pm 28	4 \pm 14
<i>Fistularia tabacaria</i>	11 \pm 34					4 \pm 21			8 \pm 29	4 \pm 21			8 \pm 41		23 \pm 54
<i>Gramma loreto</i>										0 \pm 0					
<i>Gymnothorax funebris</i>								280 \pm 1369							
<i>Gymnothorax miliaris</i>	12 \pm 44	1 \pm 3	2 \pm 7	2 \pm 9	16 +/- 40	21 \pm 85	2 +/- 8	4 \pm 20	6 \pm 21	16 \pm 42	33 \pm 64	6 \pm 21	119 \pm 524	6 \pm 22	22 \pm 97
<i>Gymnothorax moringa</i>	38 \pm 145	6 \pm 19	35 \pm 125	18 \pm 65		7 \pm 32	17 +/- 51	24 \pm 81	36 \pm 119	74 \pm 145	13 \pm 44	32 \pm 83	111 \pm 223	54 \pm 111	161 \pm 261
<i>Haemulon aurolineatum</i>	3 \pm 14							4 \pm 15				9 \pm 23			
<i>Haemulon bonariense</i>											89 \pm 342				
<i>Haemulon carbonarium</i>	662 \pm 953	31 \pm 114		106 \pm 187	34 +/- 53		15 +/- 64	9 \pm 29		91 \pm 348	3199 \pm 6656		20 \pm 98	26 \pm 60	393 \pm 1149
<i>Haemulon chrysgaryreum</i>	2746 \pm 2593	126 \pm 143		852 \pm 767		28 \pm 88	18 +/- 44	485 \pm 484	30 \pm 53	76 \pm 120	145 \pm 204	20 \pm 45	388 \pm 1536	166 \pm 147	124 \pm 233
<i>Haemulon flavolineatum</i>	5777 \pm 2711	233 \pm 626	19 \pm 41	1046 \pm 1410	5 +/- 11	196 \pm 376	81 +/- 74	301 \pm 297	49 \pm 89	43 \pm 55	256 \pm 175	71 \pm 93	153 \pm 312	721 \pm 572	138 \pm 130

Annexe 13. (Suite).

Espèces	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	JS	FB	SM	LC	PN	PB
<i>Haemulon parra</i>											264 ± 1291				
<i>Haemulon plumierii</i>	347 ± 790						14 +/- 59	25 ± 121		48 ± 144	24 ± 71		42 ± 160	4 ± 19	377 ± 1428
<i>Haemulon sciurus</i>	1982 ± 2765			13 ± 66	271 +/- 522		135 +/- 346			353 ± 619	1477 ± 2633				804 ± 2997
<i>Halichoeres bivittatus</i>				0 ± 0							0 ± 2				
<i>Halichoeres cyanocephalus</i>	0 ± 0								0 ± 0				0 ± 2		
<i>Halichoeres garnoti</i>	82 ± 71	209 ± 148	87 ± 81	82 ± 101	142 +/- 128	91 ± 117	137 +/- 112	103 ± 75	57 ± 87	95 ± 103	157 ± 158	59 ± 48	178 ± 121	84 ± 77	93 ± 83
<i>Halichoeres maculipinna</i>	5 ± 9	2 ± 5	6 ± 15	1 ± 4		9 ± 18	28 +/- 55	0 ± 2	14 ± 48	30 ± 53	28 ± 64	4 ± 8	19 ± 59	4 ± 20	8 ± 14
<i>Halichoeres pictus</i>		2 ± 7	2 ± 3	1 ± 4	3 +/- 4	4 ± 11	10 +/- 21	0 ± 1	3 ± 5	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	1 ± 5	1 ± 5	0 ± 0
<i>Halichoeres poeyi</i>									1 ± 4						4 ± 13
<i>Halichoeres radiatus</i>	67 ± 283	1 ± 6				7 ± 17	30 +/- 88		1 ± 3	41 ± 57	7 ± 22	0 ± 1	4 ± 16	58 ± 167	11 ± 48
<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>	652 ± 573	4 ± 18	74 ± 117	41 ± 93		11 ± 30	39 +/- 85	22 ± 73		26 ± 77	47 ± 111		22 ± 73	9 ± 39	34 ± 100
<i>Holacanthus ciliaris</i>				22 ± 82			1 +/- 3	6 ± 28							
<i>Holacanthus tricolor</i>	6 ± 17	1 ± 4	25 ± 90	1 ± 4		11 ± 33			24 ± 59	1 ± 4		2 ± 5	6 ± 17	3 ± 13	1 ± 3
<i>Holocentrus adscensionis</i>									7 ± 32		5 ± 19	5 ± 17	3 ± 12	3 ± 13	5 ± 17
<i>Holocentrus rufus</i>	245 ± 189	54 ± 116	39 ± 80	62 ± 123	36 +/- 56	14 ± 24	21 +/- 33	19 ± 43	176 ± 183	14 ± 29	27 ± 39	61 ± 74	7 ± 25	45 ± 45	60 ± 61
<i>Hypoplectrus aberrans</i>	1 ± 2	2 ± 8					15 +/- 33	5 ± 13	2 ± 8					4 ± 12	
<i>Hypoplectrus chlorurus</i>	9 ± 20	11 ± 21	6 ± 15	6 ± 15	26 +/- 40	3 ± 11	28 +/- 29	45 ± 34	9 ± 20	4 ± 11	2 ± 8		2 ± 8	20 ± 38	2 ± 8
<i>Hypoplectrus guttavarius</i>		2 ± 8	2 ± 8				6 +/- 15	3 ± 11	6 ± 19	2 ± 8				9 ± 21	
<i>Hypoplectrus nigricans</i>	2 ± 8	2 ± 8	3 ± 11	0 ± 2		3 ± 11	11 +/- 18	17 ± 26	5 ± 13	2 ± 8	3 ± 11			2 ± 10	5 ± 14
<i>Hypoplectrus puella</i>	10 ± 16	31 ± 30	25 ± 32	30 ± 31	13 +/- 15	44 ± 38	24 +/- 27	68 ± 59	22 ± 30	4 ± 11	10 ± 17		5 ± 17	43 ± 40	4 ± 11
<i>Hypoplectrus sp.</i>	5 ± 11	31 ± 36	12 ± 21	2 ± 10	3 +/- 7	2 ± 8	16 +/- 24	53 ± 56	10 ± 17	11 ± 22	6 ± 17		5 ± 17	49 ± 29	4 ± 9
<i>Hypoplectrus unicolor</i>	8 ± 23	3 ± 14						6 ± 19		1 ± 3			3 ± 14		
<i>Inermia vittata</i>	161 ± 548		1143 ± 4003	313 ± 1531			48 +/- 202			322 ± 1097					
<i>Kyphosus sectator</i>	84 ± 410									154 ± 753		58 ± 283	111 ± 457		
<i>Lactophrys bicaudalis</i>	1 ± 3	12 ± 41	24 ± 39	11 ± 41		0 ± 0	5 +/- 21		1 ± 3	8 ± 37	12 ± 32			1 ± 3	
<i>Lactophrys triqueter</i>	21 ± 35	9 ± 21	13 ± 31	21 ± 35	45 +/- 76	28 ± 73	1 +/- 4	4 ± 18	13 ± 26	44 ± 51	57 ± 72	18 ± 32	22 ± 48	13 ± 43	38 ± 64
<i>Liopropoma rubre</i>	0 ± 1						0 +/- 0								
<i>Lutjanus apodus</i>	344 ± 690	51 ± 128	4 ± 19	213 ± 566	130 +/- 217	160 ± 330				173 ± 590	4 ± 19			25 ± 78	
<i>Lutjanus griseus</i>	315 ± 1544	22 ± 64		153 ± 488	75 +/- 183		82 +/- 350		9 ± 46	4890 ± 10025	91 ± 259	9 ± 46	28 ± 76		1499 ± 4988
<i>Lutjanus jocu</i>				11 ± 52						32 ± 113					
<i>Lutjanus mahogoni</i>	1129 ± 1114	242 ± 425	157 ± 342	227 ± 339	283 +/- 288	23 ± 111	93 +/- 156	64 ± 140		387 ± 380	154 ± 318	130 ± 378	425 ± 726	249 ± 367	24 ± 78
<i>Lutjanus synagris</i>													93 ± 212	34 ± 156	
<i>Malacanthus plumieri</i>												13 ± 63			
<i>Melichthys niger</i>	6 ± 31		115 ± 268	77 ± 190		6 ± 31			6 ± 31				6 ± 31		
<i>Microspathodon chrysurus</i>	316 ± 232	146 ± 171	210 ± 254	177 ± 165	58 +/- 96	92 ± 134	45 +/- 85	19 ± 55	54 ± 75	7 ± 24	165 ± 154	252 ± 233	31 ± 63		60 ± 80
<i>Monacanthus tuckeri</i>												0 ± 2			
<i>Mulloidichthys martinicus</i>	418 ± 547	30 ± 148		446 ± 678		12 ± 38	13 +/- 41	466 ± 756	40 ± 168	619 ± 888	134 ± 195	230 ± 553	239 ± 511	47 ± 93	194 ± 303
<i>Mycteroperca interstitialis</i>											4 ± 19				
<i>Myrichthys breviceps</i>								14 ± 47					17 ± 84	55 ± 168	22 ± 57
<i>Myripristis jacobus</i>	537 ± 289	465 ± 286	1140 ± 404	40 ± 45	527 +/- 322	92 ± 147	1167 +/- 614	105 ± 113	166 ± 183	130 ± 92	1822 ± 1115	186 ± 177	24 ± 83	3185 ± 1566	11 ± 23
<i>Neoniphon marianus</i>	15 ± 28	27 ± 43	31 ± 34	6 ± 11	20 +/- 31	13 ± 20	20 +/- 24	19 ± 36	1 ± 5	47 ± 43	28 ± 44		2 ± 10	35 ± 40	4 ± 12
<i>Ocyurus chrysurus</i>	246 ± 490	30 ± 130	21 ± 74	102 ± 301	201 +/- 253	82 ± 181	324 +/- 727	108 ± 100	105 ± 226	187 ± 441	52 ± 138	1122 ± 1190	134 ± 240	124 ± 182	337 ± 925
<i>Odontoscion dentex</i>	1 ± 4													1 ± 5	
<i>Opistognathus aurifrons</i>													1 ± 3		
<i>Paranthias furcifer</i>	21 ± 61		13 ± 51						18 ± 42	49 ± 156		3 ± 17			4 ± 17
<i>Pareques acuminatus</i>	43 ± 156	8 ± 40	1 ± 6			40 ± 112		10 ± 37	44 ± 69		7 ± 21			23 ± 54	
<i>Pomacanthus paru</i>								20 ± 97			53 ± 145	20 ± 97	2 ± 11	7 ± 34	2 ± 11
<i>Prognathodes aculeatus</i>	2 ± 4	1 ± 3	0 ± 0	1 ± 3		1 ± 3	1 +/- 3	0 ± 0	3 ± 6	3 ± 8			2 ± 4		1 ± 3
<i>Pseudupeneus maculatus</i>	1 ± 5	14 ± 40	10 ± 38	14 ± 46		75 ± 221		83 ± 129	86 ± 148	66 ± 131	269 ± 266	44 ± 69	114 ± 124	329 ± 301	167 ± 202

Annexe 13. (Suite).

Espèces	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	JS	FB	SM	LC	PN	PB
<i>Rypiticus saponaceus</i>	0 ± 1			10 ± 49		28 ± 136			11 ± 50	1 ± 2	6 ± 18	10 ± 49	10 ± 49		1 ± 6
<i>Sargocentron vexillarium</i>	1 ± 5			16 ± 27		2 ± 7	1 +/- 6	24 ± 53						9 ± 14	1 ± 5
<i>Scarus iseri</i>	275 ± 213	1738 ± 1630	1620 ± 805	819 ± 768	598 +/- 281	1418 ± 770	699 +/- 267	655 ± 390	1104 ± 542	13 ± 35	62 ± 111	26 ± 77	60 ± 126	676 ± 345	95 ± 181
<i>Scarus taeniopterus</i>	82 ± 182	323 ± 415	366 ± 378	210 ± 276	13 +/- 19	168 ± 257	159 +/- 173	51 ± 161	118 ± 215	288 ± 277	210 ± 249	52 ± 89	244 ± 257	395 ± 371	62 ± 102
<i>Scarus vetula</i>	2 ± 8		4 ± 22	2 ± 8	186 +/- 455		49 +/- 137	13 ± 62		4 ± 22	34 ± 165			18 ± 66	17 ± 37
<i>Scomberomorus regalis</i>	89 ± 218	36 ± 175	553 ± 1312	36 ± 175			48 +/- 203	18 ± 87	107 ± 290	159 ± 622		335 ± 1642			187 ± 898
<i>Scorpaena plumieri</i>												18 ± 69	85 ± 142		
<i>Serranus tabacarius</i>		0 ± 1				0 ± 0		0 ± 0			0 ± 0		18 ± 28		0 ± 0
<i>Serranus tigrinus</i>	9 ± 10	8 ± 13	6 ± 10	13 ± 18		15 ± 18	9 +/- 17	9 ± 10	33 ± 27	9 ± 10	30 ± 19	15 ± 15	39 ± 24	21 ± 17	34 ± 21
<i>Sparisoma atomarium</i>							0 +/- 1	1 ± 2	11 ± 20		2 ± 10		1 ± 3	1 ± 6	10 ± 11
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	186 ± 126	427 ± 279	360 ± 289	314 ± 212	321 +/- 182	584 ± 487	248 +/- 186	687 ± 396	583 ± 364	338 ± 171	546 ± 315	312 ± 247	714 ± 373	734 ± 324	516 ± 256
<i>Sparisoma chrysopterum</i>	4 ± 19									4 ± 19					86 ± 230
<i>Sparisoma radians</i>								0 ± 0							0 ± 0
<i>Sparisoma rubripinne</i>	13 ± 62				51 +/- 124					17 ± 65	96 ± 344	395 ± 469	224 ± 427	112 ± 232	382 ± 518
<i>Sparisoma viride</i>	235 ± 303	722 ± 513	805 ± 477	512 ± 458	1398 +/- 1226	335 ± 314	1235 +/- 888	502 ± 466	651 ± 530	112 ± 141	415 ± 343	214 ± 370	256 ± 393	425 ± 443	313 ± 426
<i>Sphoeroides spengleri</i>		1 ± 7	2 ± 7	1 ± 7										2 ± 7	
<i>Sphyaena barracuda</i>								153 ± 750				37 ± 182		611 ± 2799	
<i>Sphyaena picudilla</i>										247 ± 1150	59 ± 203		141 ± 692	81 ± 369	
<i>Stegastes adustus</i>	1 ± 5				21 +/- 52			106 ± 134			5 ± 21		1 ± 5	15 ± 37	0 ± 0
<i>Stegastes leucostictus</i>		34 ± 41	48 ± 38	31 ± 33	34 +/- 28	29 ± 26	121 +/- 42	80 ± 42	0 ± 0	2 ± 8	3 ± 10			76 ± 48	
<i>Stegastes partitus</i>	72 ± 21	76 ± 21	53 ± 16	66 ± 25	34 +/- 17	79 ± 14	41 +/- 11	55 ± 18	104 ± 38	84 ± 33	111 ± 49	170 ± 55	219 ± 62	76 ± 18	217 ± 53
<i>Stegastes planifrons</i>	53 ± 67	1687 ± 652	1849 ± 705	1879 ± 619	2845 +/- 725	489 ± 331	3454 +/- 589	2468 ± 884	1 ± 5	1 ± 5		0 ± 0	0 ± 0	362 ± 368	1 ± 5
<i>Stegastes variabilis</i>								7 ± 34							
<i>Synodus intermedius</i>	56 ± 73	46 ± 133	85 ± 133	71 ± 114	52 +/- 80	92 ± 177	82 +/- 162	99 ± 202	84 ± 114	116 ± 217	81 ± 147	68 ± 147	69 ± 124	144 ± 258	125 ± 198
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	9 ± 7	16 ± 12	20 ± 15	10 ± 9	19 +/- 10	39 ± 16	14 +/- 10	17 ± 11	31 ± 11	30 ± 18	28 ± 19	75 ± 51	51 ± 22	10 ± 8	35 ± 20

Annexe 14. Nombre et pourcentage du nombre d'espèces des différents groupes trophiques présents sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Groupes trophiques	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	SM	JS	FB	LC	PN	PB
<i>Nombre d'espèces de chaque catégorie trophique</i>															
Herbivore	15	13	13	12	13	12	12	15	12	13	17	16	16	16	17
Herbivore Errant	11	9	8	8	8	7	8	9	8	10	12	12	12	12	12
Herbivore Territorial	4	4	5	4	5	5	4	6	4	3	5	4	4	4	5
Omnivore	6	5	7	6	2	6	5	2	5	7	6	7	8	6	6
Carnivore	69	58	52	53	34	56	55	59	61	60	65	71	64	64	64
Planctonophage	8	9	8	6	5	7	6	6	8	7	9	7	7	7	7
Conso. Inv. Sessiles	8	6	6	8	4	6	6	8	7	6	6	7	5	6	7
Conso. Inv. Mobiles	28	19	18	18	11	21	22	24	22	24	24	32	26	26	27
Carnivore "autre"	18	18	14	15	11	16	16	14	18	14	17	15	18	17	14
Piscivore	7	6	6	6	3	6	5	7	6	9	9	10	8	8	9
<i>Pourcentage du nombre d'espèces de chaque groupe trophique</i>															
Herbivore	16,7	17,1	18,1	16,9	26,5	16,2	16,7	19,7	15,4	16,3	19,3	17,0	18,2	18,6	19,5
Herbivore Errant	12,2	11,8	11,1	11,3	16,3	9,5	11,1	11,8	10,3	12,5	13,6	12,8	13,6	14,0	13,8
Herbivore Territorial	4,4	5,3	6,9	5,6	10,2	6,8	5,6	7,9	5,1	3,8	5,7	4,3	4,5	4,7	5,7
Omnivore	6,7	6,6	9,7	8,5	4,1	8,1	6,9	2,6	6,4	8,8	6,8	7,4	9,1	7,0	6,9
Carnivore	76,7	76,3	72,2	74,6	69,4	75,7	76,4	77,6	78,2	75,0	73,9	75,5	72,7	74,4	73,6
Planctonophage	8,9	11,8	11,1	8,5	10,2	9,5	8,3	7,9	10,3	8,8	10,2	7,4	8,0	8,1	8,0
Conso. Inv. Sessiles	8,9	7,9	8,3	11,3	8,2	8,1	8,3	10,5	9,0	7,5	6,8	7,4	5,7	7,0	8,0
Conso. Inv. Mobiles	31,1	25,0	25,0	25,4	22,4	28,4	30,6	31,6	28,2	30,0	27,3	34,0	29,5	30,2	31,0
Carnivore "autre"	20,0	23,7	19,4	21,1	22,4	21,6	22,2	18,4	23,1	17,5	19,3	16,0	20,5	19,8	16,1
Piscivore	7,8	7,9	8,3	8,5	6,1	8,1	6,9	9,2	7,7	11,3	10,2	10,6	9,1	9,3	10,3

Annexe 15. Nombre moyen et pourcentage du nombre moyen d'espèces des différents groupes trophiques présents sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Groupes trophiques	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	SM	JS	FB	LC	PN	PB
<i>Nombre moyen d'espèces de chaque catégorie trophique par transect</i>															
Herbivore	7,7 ± 1,3	8,6 ± 1,2	9 ± 1,1	8,5 ± 1	8,3 ± 0,8	8,6 ± 1,4	8,6 ± 1,3	8,6 ± 0,9	7,5 ± 1,1	7,5 ± 1,1	5,2 ± 1	6,9 ± 1,4	7,4 ± 1,4	7,5 ± 1,3	8,5 ± 1
Herbivore Errant	5,1 ± 1	5,3 ± 0,9	5,5 ± 0,7	5,2 ± 0,8	5,2 ± 0,8	5,5 ± 0,7	5,2 ± 1,1	4,8 ± 0,8	6 ± 0,8	5,5 ± 1	3,8 ± 0,8	4,9 ± 1,3	6,1 ± 1,2	4,6 ± 1,2	6,8 ± 0,9
Herbivore Territorial	2,6 ± 0,6	3,3 ± 0,8	3,5 ± 0,7	3,4 ± 0,6	3,2 ± 0,8	3,1 ± 0,9	3,4 ± 0,5	3,8 ± 0,6	1,5 ± 0,7	1,9 ± 0,4	1,4 ± 0,6	2 ± 0,5	1,3 ± 0,6	2,9 ± 0,6	1,7 ± 0,5
Omnivore	1,3 ± 0,6	0,6 ± 0,6	0,8 ± 0,8	0,7 ± 0,7	0,5 ± 0,8	1 ± 0,8	0,5 ± 0,7	0,2 ± 0,4	0,8 ± 0,6	1,4 ± 0,6	2 ± 0,7	2,3 ± 0,6	1,2 ± 0,9	0,6 ± 0,7	1,6 ± 0,7
Carnivore	24,8 ± 3,2	16,7 ± 3,1	16,1 ± 2,3	18,1 ± 3,5	14,8 ± 3,8	16,8 ± 3,5	18,4 ± 2,4	19,7 ± 3,4	20,4 ± 3,6	16,1 ± 2,7	22 ± 3,5	19,6 ± 3,8	18,3 ± 3,1	20,9 ± 3,5	19,5 ± 3,3
Planctonophage	4,6 ± 0,7	4,5 ± 0,6	5 ± 0,6	4,3 ± 0,7	4,3 ± 0,8	3,9 ± 0,8	4,7 ± 0,7	4,7 ± 0,6	4,7 ± 0,8	3,7 ± 1,2	4,4 ± 1	3,6 ± 0,8	3,6 ± 0,6	4,4 ± 0,6	3,1 ± 1
Conso. Inv. Sessiles	2,8 ± 1	1,7 ± 1	2,4 ± 1,1	1,8 ± 0,9	1,5 ± 0,5	2,4 ± 0,9	2 ± 0,7	1,5 ± 0,7	2,8 ± 1,1	1,6 ± 0,8	2,6 ± 0,9	1,5 ± 0,6	2,4 ± 0,8	1,4 ± 0,5	1,8 ± 0,8
Conso. Inv. Mobiles	11 ± 2	5,6 ± 1,7	4,7 ± 1,2	7,1 ± 2,3	3,5 ± 1,9	6,3 ± 2,2	5,8 ± 1,6	6,6 ± 2,4	8 ± 1,9	6,5 ± 1,4	8,6 ± 2,1	9,7 ± 2,2	6,8 ± 1,9	9 ± 1,8	9,5 ± 2,2
Carnivore "autre"	4,8 ± 1,3	4 ± 1,5	2,7 ± 1,2	3,6 ± 1,7	4,7 ± 1,6	3,5 ± 1,2	4,6 ± 1,2	5,8 ± 1,3	3,9 ± 1,5	3 ± 1,1	4,5 ± 1,6	3,2 ± 1,3	3,8 ± 1,2	4,7 ± 1,3	3 ± 1,8
Piscivore	1,6 ± 1,1	1 ± 0,9	1,3 ± 0,9	1,3 ± 0,9	0,8 ± 0,8	0,8 ± 0,7	1,3 ± 0,9	1,1 ± 0,7	1 ± 0,8	1,3 ± 0,6	1,9 ± 0,9	1,7 ± 1	1,7 ± 1	1,3 ± 0,9	2,2 ± 1
<i>Pourcentage du nombre moyen d'espèces de chaque catégorie trophique</i>															
Herbivore	22,8 ± 3,8	33,2 ± 4,8	34,8 ± 4,2	31,2 ± 3,7	35,2 ± 3,4	32,8 ± 5,3	31,1 ± 4,7	30,2 ± 3,1	26,2 ± 3,7	29,9 ± 4,3	17,9 ± 3,4	23,9 ± 4,7	27,6 ± 5,2	25,8 ± 4,5	28,8 ± 3,5
Herbivore Errant	15,2 ± 2,9	20,5 ± 3,3	21,2 ± 2,5	18,9 ± 3	21,8 ± 3,2	20,9 ± 2,7	18,8 ± 4	17 ± 2,7	20,9 ± 2,7	22,2 ± 3,9	13,1 ± 2,6	16,9 ± 4,5	22,6 ± 4,5	16 ± 4	22,9 ± 3
Herbivore Territorial	7,6 ± 1,7	12,7 ± 3,1	13,6 ± 2,5	12,3 ± 2,4	13,4 ± 3,2	11,9 ± 3,6	12,3 ± 1,8	13,2 ± 2,1	5,4 ± 2,3	7,7 ± 1,6	4,7 ± 2	6,9 ± 1,8	5 ± 2,4	9,9 ± 2	5,9 ± 1,8
Omnivore	3,9 ± 1,7	2,4 ± 2,2	3,0 ± 3,0	2,6 ± 2,5	2,1 ± 3,5	3,6 ± 3,1	1,8 ± 2,6	0,6 ± 1,3	2,9 ± 2,2	5,5 ± 2,6	6,9 ± 2,3	8,0 ± 2,2	4,5 ± 3,5	2,1 ± 2,6	5,3 ± 2,2
Carnivore	73,2 ± 9,5	64,4 ± 11,9	62,1 ± 8,7	66,2 ± 12,8	62,7 ± 15,9	63,6 ± 13,2	67,1 ± 8,8	69,3 ± 11,8	70,9 ± 12,6	64,6 ± 10,8	75,3 ± 12,1	68,2 ± 13	68 ± 11,4	72 ± 12,2	65,9 ± 11,1
Planctonophage	13,6 ± 1,9	17,2 ± 2,3	19,3 ± 2,3	15,8 ± 2,6	18,3 ± 3,4	14,7 ± 3	17,2 ± 2,4	16,5 ± 1,9	16,4 ± 2,8	14,7 ± 4,7	15,1 ± 3,5	12,6 ± 2,7	13,5 ± 2,4	15,1 ± 2	10,6 ± 3,3
Conso. Inv. Sessiles	8,3 ± 2,9	6,4 ± 3,9	9,1 ± 4,4	6,5 ± 3,2	6,3 ± 2,3	9 ± 3,5	7,3 ± 2,5	5,3 ± 2,5	9,7 ± 4	6,5 ± 3,3	8,9 ± 3,2	5,1 ± 2	9 ± 2,9	4,9 ± 1,8	6 ± 2,7
Conso. Inv. Mobiles	32,6 ± 5,9	21,5 ± 6,7	18,1 ± 4,5	26,0 ± 8,2	14,8 ± 7,9	23,7 ± 8,2	21 ± 5,8	23,3 ± 8,5	27,7 ± 6,5	26,2 ± 5,4	29,4 ± 7,2	33,6 ± 7,6	25,1 ± 7,2	31,1 ± 6,1	32 ± 7,4
Carnivore "autre"	14,1 ± 3,9	15,4 ± 5,7	10,4 ± 4,6	13,1 ± 6,2	19,7 ± 6,9	13,1 ± 4,5	16,8 ± 4,3	20,2 ± 4,4	13,5 ± 5,1	11,9 ± 4,3	15,3 ± 5,5	11 ± 4,4	14,2 ± 4,6	16,3 ± 4,5	10 ± 6
Piscivore	4,8 ± 3,1	3,9 ± 3,4	5,1 ± 3,3	4,7 ± 3,3	3,5 ± 3,2	3 ± 2,7	4,8 ± 3,3	4,0 ± 2,4	3,6 ± 2,6	5,3 ± 2,6	6,6 ± 3	5,9 ± 3,6	6,2 ± 3,6	4,6 ± 3	7,3 ± 3,3

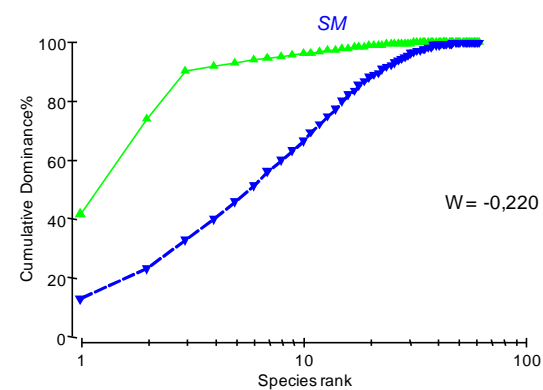
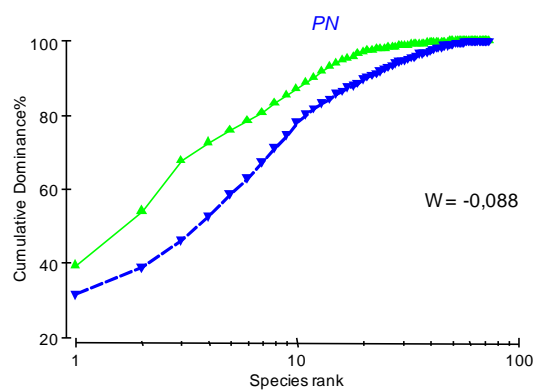
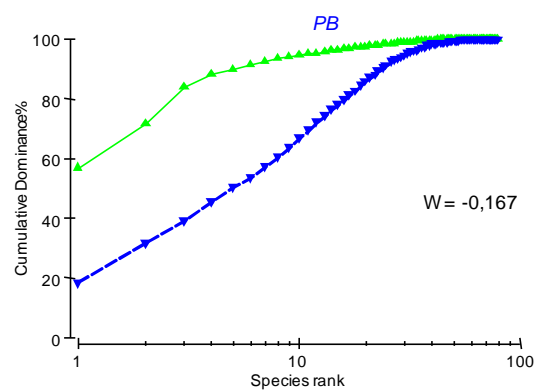
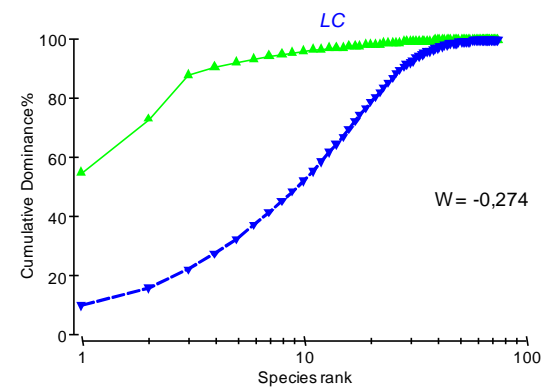
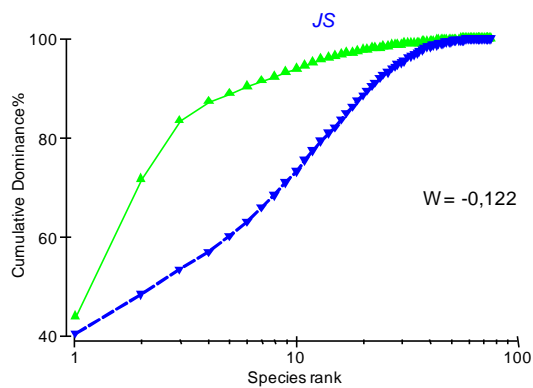
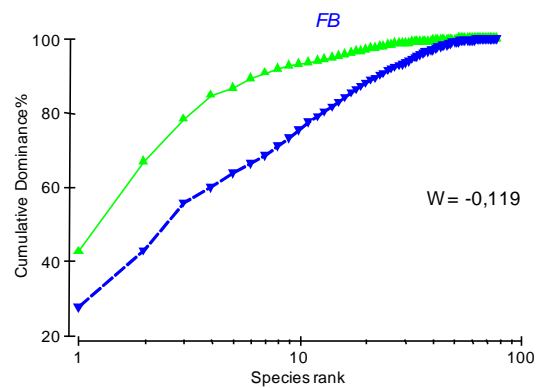
Annexe 16. Abondances relatives des différents groupes trophiques présents sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

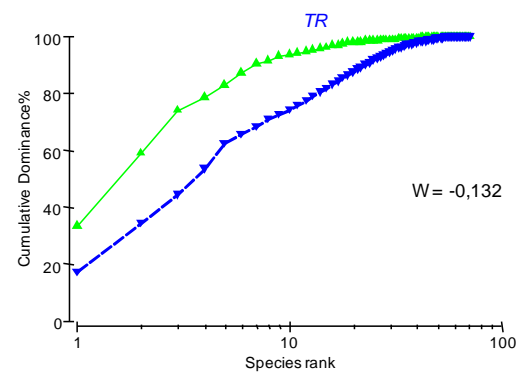
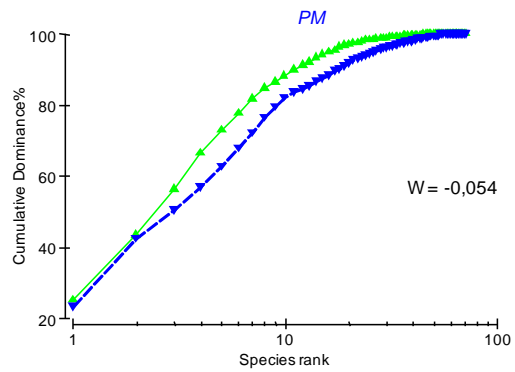
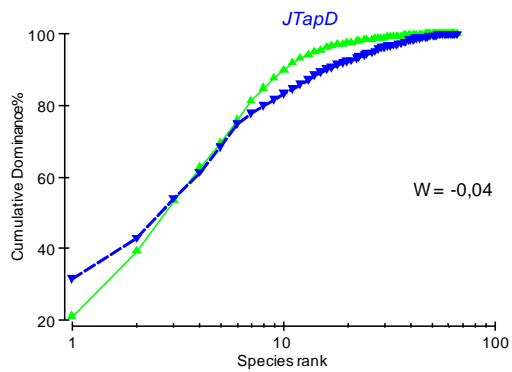
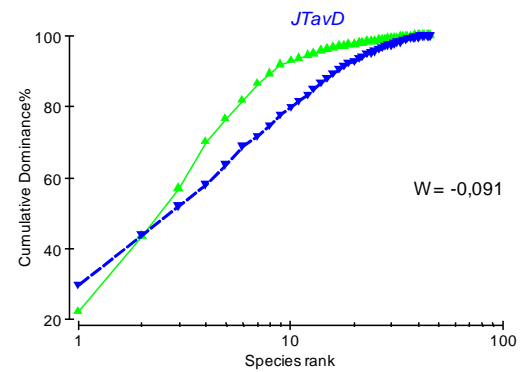
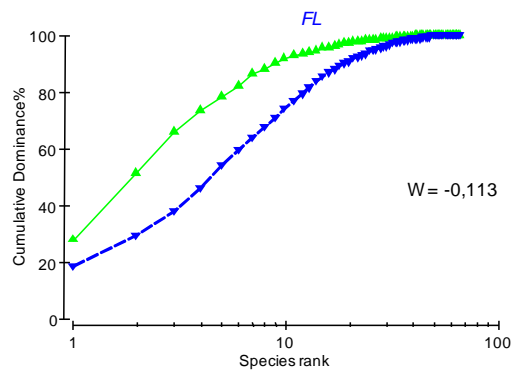
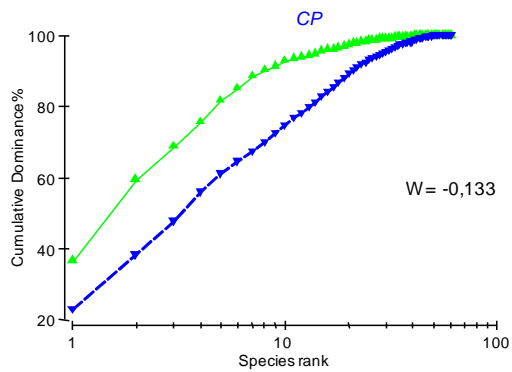
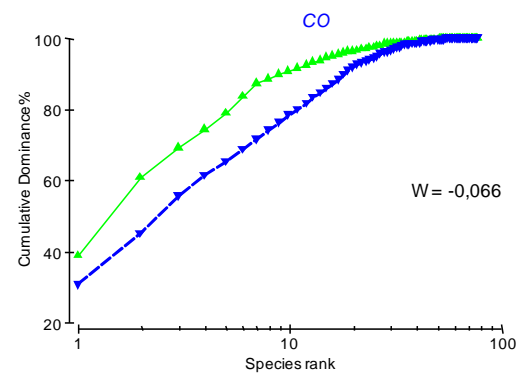
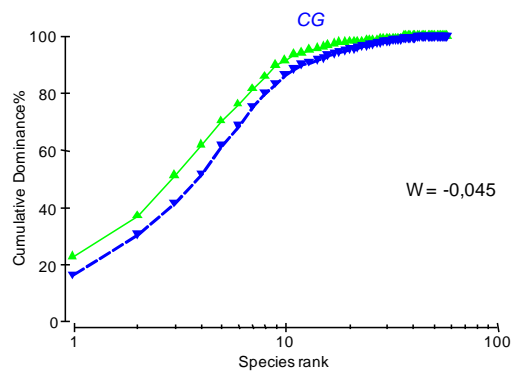
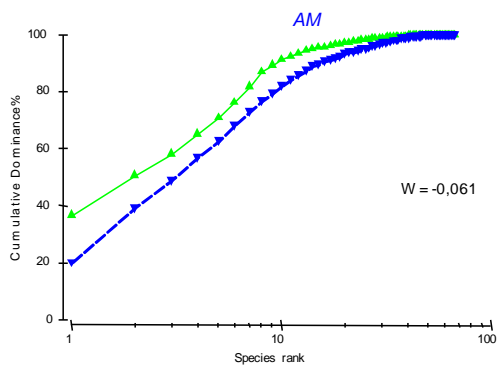
Groupes trophiques	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	SM	JS	FB	LC	PN	PB
Herbivore	25,3 ± 7,1	54,4 ± 12,1	36,6 ± 6,7	40,5 ± 11,5	43,1 ± 9	46,3 ± 6,5	44,3 ± 5,4	43 ± 7,8	41,3 ± 11,9	44,3 ± 13,3	29,7 ± 11,2	45,7 ± 18,9	57,5 ± 16,2	49,1 ± 10,7	60,9 ± 14,1
Herbivore Errant	2,6 ± 1,3	10 ± 4,4	7,3 ± 3,8	4,4 ± 1,5	7,2 ± 1,8	7,4 ± 2,3	6,9 ± 2	6,5 ± 2,5	7,9 ± 3,3	1,9 ± 0,9	1,8 ± 0,8	3,2 ± 1,2	2,4 ± 1,1	7 ± 2,3	4,3 ± 1,6
Herbivore Territorial	22,7 ± 6,4	44,4 ± 10,7	29,3 ± 6,5	36,1 ± 11,6	35,9 ± 9	38,9 ± 7,1	37,4 ± 4,9	36,5 ± 6,7	33,4 ± 12	42,4 ± 13,4	27,9 ± 11	42,6 ± 18,7	55,1 ± 15,6	42,1 ± 10,1	56,7 ± 13,9
Omnivore	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,2	0,3 ± 0,8	0,3 ± 0,4	0,1 ± 0,2	0 ± 0,1	0,1 ± 0,1	1 ± 1,7	1,8 ± 1,2	0,8 ± 0,6	0,3 ± 0,4	0,1 ± 0,2	0,5 ± 0,4
Carnivore	74,5 ± 26	45,5 ± 22,1	63,3 ± 19	59,3 ± 15,8	56,6 ± 31,6	53,4 ± 16,2	55,6 ± 25	57 ± 16,4	58,6 ± 19,4	54,7 ± 31,4	68,6 ± 16,6	53,5 ± 26,2	42,2 ± 15,2	50,8 ± 15	38,6 ± 16,7
Planctonophage	50,3 ± 27,7	34,9 ± 20,2	50,9 ± 18,9	47,2 ± 15,2	47,3 ± 31,9	41,9 ± 14,8	46 ± 24	43,2 ± 14,7	48,5 ± 18,3	50,7 ± 31,5	58,4 ± 15,7	43 ± 23,3	36 ± 15,2	37,1 ± 13	29,7 ± 15,7
Conso. Inv. Sessiles	0,9 ± 0,5	1,2 ± 0,8	1,1 ± 0,6	0,9 ± 0,5	0,9 ± 0,8	1,1 ± 0,4	1,5 ± 0,8	1,8 ± 0,7	0,9 ± 0,5	0,3 ± 0,2	1,6 ± 0,6	2,6 ± 1,3	0,6 ± 0,3	3,7 ± 1,2	0,9 ± 0,5
Conso. Inv. Mobiles	21,2 ± 7,6	7,5 ± 3	9,7 ± 4	9,5 ± 3,7	5,8 ± 1,2	8,7 ± 4,3	5,9 ± 2,4	8,7 ± 4,1	8 ± 3,6	2,9 ± 1,1	6,5 ± 2,4	6,7 ± 3	4,7 ± 2,1	7,2 ± 2	6,7 ± 2,2
Carnivore "autre"	1,8 ± 0,9	1,7 ± 0,6	1,4 ± 0,4	1,4 ± 0,9	2,3 ± 0,9	1,5 ± 0,8	1,8 ± 0,6	3 ± 0,9	1,1 ± 0,7	0,6 ± 0,5	1,6 ± 1,4	0,7 ± 0,4	0,7 ± 0,3	2,5 ± 1	1 ± 0,8
Piscivore	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,3	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,1	0,3 ± 0,3	0,2 ± 0,2	0,1 ± 0,1	0,2 ± 0,2	0,5 ± 0,5	0,5 ± 0,3	0,3 ± 0,5	0,3 ± 0,3	0,4 ± 0,2

Annexe 17. Biomasses relatives des différents groupes trophiques présents sur chaque site d'étude. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.

Groupes trophiques	CO	AM	CG	FL	JTavD	CP	JTapD	PM	TR	SM	JS	FB	LC	PN	PB
Herbivore	7,4 ± 3,5	60,6 ± 25,1	47,9 ± 9,8	41,4 ± 12,6	59,2 ± 22,3	53,9 ± 21,1	56,3 ± 11,6	44,1 ± 10,4	44,7 ± 13,5	38 ± 27,8	9 ± 6	15,2 ± 6,5	38 ± 15,4	28,8 ± 10,4	19,1 ± 7,1
Herbivore Errant	5,1 ± 2,8	38,3 ± 25,1	28,8 ± 9,2	19,6 ± 11,4	28,3 ± 18,9	42,8 ± 20	22,7 ± 9,9	18,4 ± 7,7	42,2 ± 13,2	33,1 ± 27,7	8,2 ± 6	12,8 ± 6,2	34,5 ± 15	23,6 ± 9,1	16,6 ± 7
Herbivore Territorial	2,3 ± 1,2	22,2 ± 7,3	19 ± 5,9	21,8 ± 6	30,9 ± 7,7	11,1 ± 6,4	33,7 ± 5,4	25,7 ± 8,7	2,5 ± 1,3	4,9 ± 2,5	0,8 ± 0,3	2,4 ± 1,4	3,5 ± 1	5,2 ± 3,6	2,5 ± 0,6
Omnivore	0,7 ± 0,7	0,2 ± 0,3	1,4 ± 2,4	1 ± 1,9	1,3 ± 2,9	2,8 ± 7,7	0,5 ± 0,9	0,2 ± 0,9	0,4 ± 0,9	11,2 ± 20	8,3 ± 5,9	3,3 ± 2,5	4,2 ± 7,3	0,8 ± 1,8	2,9 ± 2,3
Carnivore	91,9 ± 42,2	39,3 ± 21,4	50,7 ± 35,3	57,6 ± 40,7	39,5 ± 27,6	43,2 ± 23,3	43,2 ± 21,8	55,7 ± 43,8	54,9 ± 39,5	50,8 ± 35,8	82,7 ± 91,5	81,6 ± 63,9	57,8 ± 28,3	70,4 ± 46,3	78 ± 155
Planctonophage	5,2 ± 4,1	15,7 ± 19	27,9 ± 36,1	8,2 ± 17,9	14,1 ± 15	5,7 ± 6,6	19,5 ± 16	21 ± 30,5	22,9 ± 31,8	8,2 ± 11,4	7,5 ± 9,6	16,8 ± 9,9	4,7 ± 5,7	32,1 ± 15,7	1,2 ± 0,6
Conso. Inv. Sessiles	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,5	0,6 ± 0,9	0,5 ± 0,9	0,4 ± 0,3	0,5 ± 0,6	0,3 ± 0,2	0,2 ± 0,3	0,8 ± 1,1	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,3	0,4 ± 0,4	0,3 ± 0,3	0,3 ± 0,3	0,1 ± 0,1
Conso. Inv. Mobiles	69,5 ± 38	9,2 ± 9,4	2,5 ± 1,7	27,8 ± 25,3	7,9 ± 6,8	9,7 ± 8	6,8 ± 5,7	15,3 ± 11,2	10,3 ± 6	6,9 ± 6,4	14,8 ± 14,6	53,7 ± 58,3	21,3 ± 24,5	18 ± 9,7	41,4 ± 113,7
Carnivore "autre"	15,3 ± 16,5	12,1 ± 7,7	13,1 ± 5,3	18,7 ± 12,1	15,5 ± 12,2	23,8 ± 16	13,1 ± 8,9	15,5 ± 14,9	17 ± 10,6	25,9 ± 17,1	52,5 ± 84,3	6,1 ± 5	24,1 ± 15,1	10,3 ± 7	26,1 ± 46,2
Piscivore	1,7 ± 2	1,9 ± 2,9	6,7 ± 12,1	2,4 ± 3,3	1,7 ± 1,8	3,5 ± 6,4	3,5 ± 3,4	3,8 ± 7,3	4 ± 4,8	9,6 ± 21,6	7,6 ± 10,2	4,6 ± 3,7	7,4 ± 10,3	9,6 ± 27,3	9,3 ± 10,8

Annexe 18. Courbes k-dominance des différents sites d'étude. Les sites rocheux sont présentés ci-dessous et les sites bio-construits sur la page suivante. Le nom complet des sites est donné Figure II-1.





Annexe 19. Résultats des deux ACR croisant les données benthiques et les descripteurs ichthyologiques synthétiques des sites bio-construits (1) et des sites rocheux (2). La corrélation axe-variable est précisée uniquement pour les variables intervenant significativement dans l'explication de l'analyse.

	Récif bio-construit		Récif rocheux	
	Axe 1	Axe 2	Axe 1	Axe 2
Valeurs propres	0.060	0.037	0.104	0.057
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.623	0.548	0.706	0.590
Pourcentage cumulatif de variance des catégories benthiques	6.0	9.7	10.4	16.1
Pourcentage cumulatif de la relation espèces-variables abiotiques	47.6	76.9	56.2	86.7
Corrélation Axe - Variable				
CALG enc	0.1506	-0.1026	0.5385	-0.0332
COR	-0.1106	-0.4763	0.1542	0.5219
DEB	0.4661	-0.0377	-	-
MALG	-0.0411	0.2411	-0.6443	-0.1027
SAND	0.1966	0.1098	-	-
SPON	-	-	-	-
TURF	0.0561	-0.1821	0.5060	0.1530
Tests de Monte Carlo (999 permutations)				
	F	P-value	F	P-value
Signification du premier axe canonique	11.874	0.001	15.706	0.001
Signification de tous les axes canoniques	4.469	0.001	7.690	0.001

Annexe 20. Résultats des deux ACR croisant les données benthiques et les données présence/absence des espèces de poissons recensées sur les sites bio-construits (1) et les sites rocheux (2). La corrélation axe-variable est précisée uniquement pour les variables intervenant significativement dans l'explication de l'analyse.

	Récif bio-construit		Récif rocheux	
	Axe 1	Axe 2	Axe 1	Axe 2
Valeurs propres	0.039	0.026	0.054	0.036
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.805	0.586	0.742	0.809
Pourcentage cumulatif de variance des catégories benthiques	3.9	6.6	5.4	9.0
Pourcentage cumulatif de la relation espèces-variables abiotiques	35.6	59.6	40.6	68.0
Corrélation Axe - Variable				
CALG enc	-0.2475	-0.0419	0.1150	0.5659
COR	-0.7758	-0.0754	-0.4814	0.4360
DEB	-0.1421	0.3308	0.2267	0.4547
MALG	0.5812	-0.0584	-0.1751	-0.7001
SAND	0.2847	0.3918	-	-
SPON	0.5883	0.0319	0.1428	0.0414
TURF	-0.3933	-0.0437	0.0499	0.6057
Tests de Monte Carlo (999 permutations)				
	F	P-value	F	P-value
Signification du premier axe canonique	7.507	0.001	7.530	0.001
Signification de tous les axes canoniques	3.256	0.001	3.366	0.001

Annexe 21. Résultats des deux ACR croisant les données benthiques et les données de densités des espèces de poissons recensées sur les sites bio-construits (1) et les sites rocheux (2). La corrélation axe-variable est précisée uniquement pour les variables intervenant significativement dans l'explication de l'analyse.

	Récif bio-construit		Récif rocheux	
	Axe 1	Axe 2	Axe 1	Axe 2
Valeurs propres	0.082	0.049	0.085	0.054
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.758	0.580	0.659	0.819
Pourcentage cumulatif de variance des catégories benthiques	8.2	13.0	8.5	13.9
Pourcentage cumulatif de la relation espèces-variables abiotiques	44.1	70.5	46.5	76.3
Corrélation Axe - Variable				
CALG enc	-0.2167	0.1850	0.0937	-0.5618
COR	-0.6560	-0.1075	-0.4077	-0.5004
DEB	-0.1674	0.4184	-	-
MALG	0.3869	-0.1704	-0.1764	0.7632
SAND	0.1680	0.1248	-	-
SPON	0.5403	-0.0950	0.2125	-0.0854
TURF	-0.2717	0.1606	-0.0133	-0.5350
Tests de Monte Carlo (999 permutations)				
	F	P-value	F	P-value
Signification du premier axe canonique	16.329	0.001	12.450	0.001
Signification de tous les axes canoniques	5.968	0.001	5.993	0.001

Annexe 22. Résultats des deux ACR croisant les données benthiques et les données de biomasses des espèces de poissons recensées sur les sites bio-construits (1) et les sites rocheux (2). La corrélation axe-variable est précisée uniquement pour les variables intervenant significativement dans l'explication de l'analyse.

	Récif bio-construit		Récif rocheux	
	Axe 1	Axe 2	Axe 1	Axe 2
Valeurs propres	0.060	0.025	0.063	0.042
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.765	0.589	0.717	0.785
Pourcentage cumulatif de variance des catégories benthiques	6.0	8.5	6.3	10.4
Pourcentage cumulatif de la relation espèces-variables abiotiques	46.9	66.4	42.6	71.1
Corrélation Axe - Variable				
CALG enc	-0.2310	0.1721	0.2628	0.5459
COR	-0.7099	-0.0437	-0.3964	0.3775
DEB	-0.1023	0.4074	0.2637	0.3375
MALG	0.4440	-0.2516	-0.2960	-0.4955
SAND	0.2142	0.1629	-	-
SPON	0.5373	-0.0933	0.1660	-0.1022
TURF	-0.2819	0.1646	0.1677	0.6670
Tests de Monte Carlo (999 permutations)				
	F	P-value	F	P-value
Signification du premier axe canonique	11.808	0.001	8.875	0.001
Signification de tous les axes canoniques	3.875	0.001	3.815	0.001

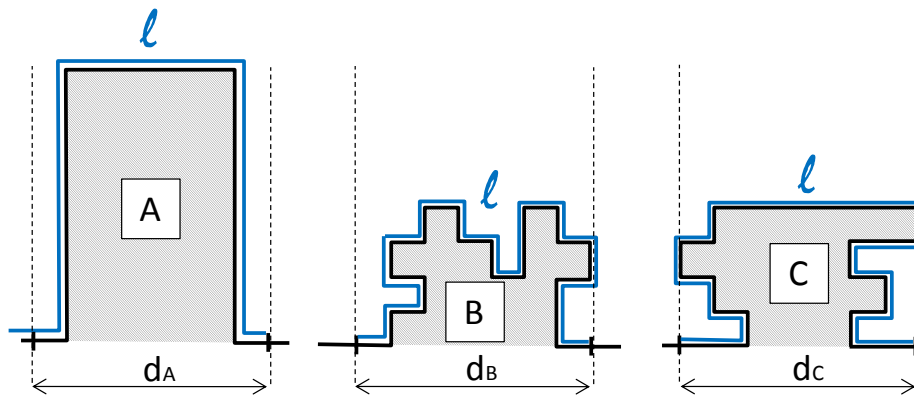
Annexe 23. Résultats des deux ACR croisant les données benthiques et les données de densités de poissons par classes de taille sur les sites bio-construits (1) et les sites rocheux (2). La corrélation axe-variable est précisée uniquement pour les variables intervenant significativement dans l'explication de l'analyse.

	Récif bio-construit		Récif rocheux	
	Axe 1	Axe 2	Axe 1	Axe 2
Valeurs propres	0.082	0.026	0.094	0.044
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.452	0.443	0.515	0.456
Pourcentage cumulatif de variance des catégories benthiques	8.2	10.9	9.4	13.9
Pourcentage cumulatif de la relation espèces-variables abiotiques	70.4	92.9	64.1	94.2
Corrélation Axe - Variable				
CALG enc	-0.0560	0.1993	-	-
COR	0.3567	0.2572	-0.1555	0.2919
DEB	-0.2087	0.2900	-	-
MALG	-0.2081	-0.1640	-0.3075	-0.3439
SAND	-	-	-	-
SPON	-	-	-	-
TURF	-	-	0.0239	0.3791
Tests de Monte Carlo (999 permutations)				
	F	P-value	F	P-value
Signification du premier axe canonique	16.759	0.001	14.178	0.001
Signification de tous les axes canoniques	6.189	0.001	7.835	0.001

Annexe 24. Résultats de l'ACR croisant les données benthiques et les données de densités des espèces herbivores (oursin *D. antillarum* inclus) recensées sur l'ensemble des transects échantillonnés pendant l'étude.

	Axe 1	Axe 2
Valeurs propres	0.238	0.072
Corrélation catégories benthiques-variables abiotiques	0.766	0.602
Pourcentage cumulatif de variance des catégories benthiques	23.8	30.9
Pourcentage cumulatif de la relation espèces-variables abiotiques	69.0	89.8
Corrélation Axe - Variable		
CALG enc	-0.2916	-0.1369
COR	-0.4109	-0.3851
DEB	-0.4083	0.1664
MALG	0.5020	0.3410
SAND	0.2657	0.2323
SPON	0.6053	-0.0707
TURF	-	-
Tests de Monte Carlo (999 permutations)		
	F	P-value
Signification du premier axe canonique	48.378	0.001
Signification de tous les axes canoniques	13.582	0.001

Annexe 25. Démonstration des limites de l'indice de complexité topographique dans la représentation des anfractuosités et de la hauteur des récifs.



- Soit A, B et C trois récifs de hauteur différente et présentant un nombre variable d'anfractuosités.

- L'indice de rugosité R de chacun des récifs correspond à : $R = d/l$

avec l la longueur fixe de la chaîne

et d la distance de projection de la chaîne sur un transect linéaire.

- Si : $d_A = d_B = d_C$ comme illustré ci-dessus,

alors $R_A = R_B = R_C$

→ Malgré une structure différente, ces trois récifs possèdent un indice de rugosité identique. La représentation de la complexité structurale ne peut donc pas reposer uniquement sur l'indice de rugosité mais doit être accompagnée par d'autres paramètres (ex : hauteur de l'architecture, nombre et taille des trous du récifs...).

Impact of hurricane Dean on coral reef benthic and fish structure of Martinique, French West Indies

by

Yann ROUSSEAU* (1, 2), René GALZIN (1) & Jean-Philippe MARÉCHAL (2)

ABSTRACT. - The impact of hurricane Dean was assessed on the Caribbean southern reef of Martinique (French West Indies). A line-intercept transect method was used to assess benthic communities and an underwater visual census technique was employed on a 50 m long transect to evaluate fish assemblages. Univariate and multivariate statistical tools were used for data analysis. Correlated changes of benthic and fish communities were found along the 15 months post-hurricane. The effects of hurricane Dean can be divided into (1) immediate and rapid effects and (2) gradual effects. The former has been linked to the rapid destruction and reorganization of the reef habitat. A significant decline of the mean coral cover (from 37% to 23%) associated with a rapid colonization by macroalgae communities was recorded. The significant benthic community modifications changed fish species richness, abundance and community structure. The second effect relates to the ability of reef species to adapt to new environmental conditions. Populations of two damselfish species (Pomacentridae) have taken advantage of reef destruction to expand their territory and favoured the spread of the macroalgae community. As a result, the fish community was significantly modified while the habitat complexity was considerably reduced due to digitate coral destruction.

RÉSUMÉ. - Impact du cyclone Dean sur la structure benthique et ichthyologique récifale de Martinique (Antilles françaises).

L'impact du cyclone Dean a été étudié sur le récif sud de la Martinique (Antilles françaises). Les communautés benthiques ont été étudiées grâce à la méthode du "ligne-intercept" et le peuplement de poissons analysé à partir de recensements visuels. Le traitement des données a été réalisé à l'aide d'outils statistiques univariés et multivariés. Les résultats ont montré des modifications des communautés benthiques et ichthyologiques jusqu'à 15 mois après le passage du cyclone. Cet événement climatique a eu un impact en deux temps avec (1) des effets rapides et immédiats et (2) des effets progressifs à moyen terme. Le premier impact est lié à la destruction rapide et la réorganisation de l'habitat récifal. Une baisse significative de la couverture corallienne moyenne (de 37% à 23%) associée à une colonisation rapide par les communautés algales a été observée. Les changements significatifs des communautés benthiques se sont accompagnés de modifications de la richesse spécifique, des densités et de la structure ichthyologiques. Le second impact provient de la capacité des espèces récifales à s'adapter à de nouvelles conditions environnementales. La restructuration de l'habitat récifal a eu un impact significatif sur le peuplement de poissons, notamment sur deux espèces de demoiselles (Pomacentridae).

Key words. - Pomacentridae - French West Indies - Martinique - Coral damage - Algae bloom - Fish community - Hurricane Dean.

The decline of coral reefs worldwide has dramatically increased over the past 30 years (Wilkinson, 2008). Storms, rainfall and terrestrial run-off, sedimentation, disease, eutrophication, destructive fishing practices and overfishing, coral mining, and physical damages from anchoring are important natural and anthropogenic disturbances affecting coral community structure (Grigg and Dollar, 1990; Connell *et al.*, 1997; Lapointe, 1997; Hodgson, 1999; Nyström *et al.*, 2000; Nyström and Folke, 2001; Bellwood *et al.*, 2004; Lapointe *et al.*, 2004; Chabanet *et al.*, 2005; Wilson *et al.*, 2006), and positively or negatively impact the associated fish and invertebrate populations. Most of the Caribbean coral reefs have shifted from their initial coral dominant status to macroalgae or algal turf (McCook, 1999; McManus and Polsenberg, 2004) due to the cumulative impacts of these

disturbances. The island of Martinique has been continuously subjected to these perturbations and the coastal marine ecosystems have significantly degraded since the 80's (Bouchon and Laborel, 1986). The mass mortality of *Acropora* spp. during the 70's and the plague of *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) in 1982-1984 were also observed in Martinique (Gladfelter, 1982; Bythell and Sheppard, 1993; Hughes, 1994; Aronson and Precht, 2001) modifying the ecology of the reefs in the area.

The status of coral reef health in Martinique varies from location to location and ranges from healthy to highly degraded (Legrand, unpubl. data). The demographic increase in Martinique (346 hab.km²) and the subsequent urbanization are probably important factors. Agricultural practices and industrial discharge promote eutrophication and hyper

(1) USR 3278 CNRS-EPHE CRIOBE, Avenue Paul Alduy, Université de Perpignan, 66860 Perpignan CEDEX, FRANCE. [yann_rousseau@yahoo.fr] [galzin@univ-perp.fr]

(2) Observatoire du milieu marin martiniquais, Fort-de-France, Martinique, FRANCE. [marechal.jean@gmail.com]

* Corresponding author

sedimentation, principally in the bays. The consequence on shallow waters communities is the fast colonization of dead coral by macroalgae (Littler and Littler, 1984; Littler *et al.*, 1992), which can in turn prevent the settlement of coral larvae (Titlyanov *et al.*, 2005; Box and Mumby, 2007). During the summer and fall of 2005, elevated sea surface temperatures ($> 30^{\circ}\text{C}$, NOAA, 2009) in the Caribbean caused a mass coral bleaching episode which resulted in 15% coral loss in Martinique (Legrand *et al.*, 2008) followed by a disease outbreak, resulting in another 15% loss by June 2006 (Maréchal, unpubl. data).

Martinique is hit by hurricanes every 15 years on average, which is low compared to other Caribbean islands. The rarity of such events has never provided an opportunity to study their effect on Martinique reefs. The impacts of hurricanes on coral reefs can be different according to the storm path, strength, velocity, and the wave height and direction (e.g., Bythell *et al.*, 2000; Gardner *et al.*, 2005). Damages to coral reefs vary consequently (Wilkinson and Souter, 2008) with cases of minimal impact (e.g., Fenner, 1991; Glynn *et al.*, 1998) and cases of major degradation (e.g., Harmelin-Vivien and Laboute, 1986; Bries *et al.*, 2004). However, while the number of hurricanes has remained relatively constant, it is suggested that their strength has increased in recent years due to global climate change (Walsh and Ryan, 2000; Webster *et al.*, 2005). Hurricane Dean hit Martinique on the 18th of August, 2007 and severely damaged the island. The event generated a strong South-South East swell (7 m amplitude in the Ste-Lucia Channel) that impacted the Caribbean southern reefs of Martinique, usually protected from

the eastern dominant swell. The objectives of this first study on the hurricane impacts in Martinique were (1) to assess the immediate effect of hurricane Dean on benthic and fish assemblages and (2) to track the changes of the reef communities after one year.

MATERIALS AND METHODS

Study site

Monitoring on several sites on the Southern Caribbean reef of Martinique showed that only one was heavily impacted by hurricane Dean. Therefore, the survey was conducted at this site, Jardin Tropical ($14^{\circ}27'18.7''\text{N}$; $60^{\circ}55'30.7''\text{W}$; Fig. 1). The study was carried out over 20 months, beginning 3 months before hurricane Dean (April 2007), followed by three other campaigns in November 2007, April 2008 and November 2008. The survey was conducted on the reef crest (8 to 12 m depth) where the swell had the highest impact.

Experimental design

Benthic community structure

Benthic community composition was described using a line-intercept transect method (LIT). Six linear transects (50 m) were deployed at random along the reef crest at 8-12 m depth with 10 m between each transect. Habitat variables, including live coral, dead coral (bare dead coral substrate and fragments), sessile invertebrates (soft coral, sponges, zoanths), algae (macroalgae, turf, cyanophyceae, encrusting and erected calcareous algae) and sand, were

Figure 1. - Map of the study site, showing the location of Martinique in the Caribbean and the path of hurricane Dean. The detailed map indicates the location of the survey station (Jardin Tropical). The dotted lines represent the limits of the eye of the hurricane and the arrows indicate the swell direction.

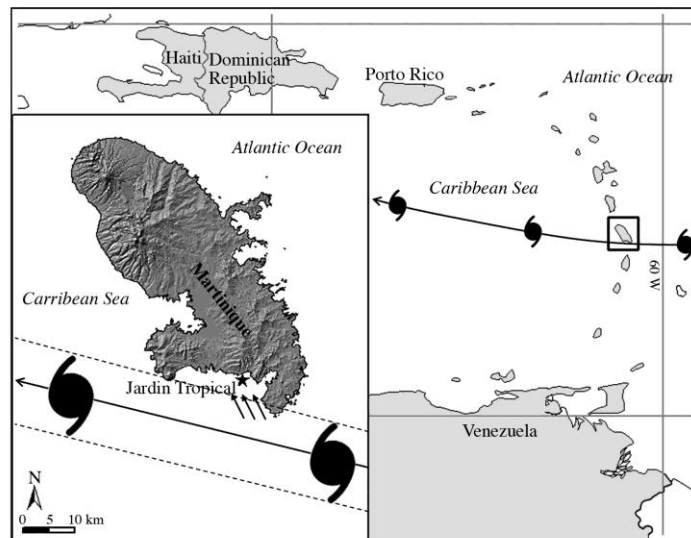


Table I. - Benthic variables considered for the study and corresponding codes used for the different statistical analyses.

Benthic variables	Codes
Coral species (live coral)	COR
<i>Agaricia</i> sp. Lamarck, 1801	<i>Agaricia</i> sp.
<i>Colpophyllia natans</i> (Houttuyn, 1772)	<i>C. natans</i>
<i>Diploria clivosa</i> (Ellis & Solander, 1786)	<i>D. clivosa</i>
<i>Diploria labyrinthiformis</i> (Linnaeus, 1758)	<i>D. labyrinthiformis</i>
<i>Diploria strigosa</i> (Dana, 1846)	<i>D. strigosa</i>
<i>Favia fragum</i> (Esper, 1793)	<i>F. fragum</i>
<i>Madracis decactis</i> (Lyman, 1859)	<i>M. decactis</i>
<i>Madracis mirabilis</i> (Duchassaing & Michelotti, 1860)	<i>M. mirabilis</i>
<i>Meandrina meandrites</i> (Linnaeus, 1767)	<i>M. meandrites</i>
<i>Millepora</i> sp. Linnaeus, 1758	<i>Millepora</i> sp.
<i>Montastraea annularis</i> (Ellis & Solander, 1786)	<i>M. annularis</i>
<i>Montastraea cavernosa</i> (Linnaeus, 1767)	<i>M. cavernosa</i>
<i>Montastraea faveolata</i> (Ellis & Solander, 1786)	<i>M. faveolata</i>
<i>Montastraea franksi</i> (Gregory, 1895)	<i>M. franksi</i>
<i>Porites astreoides</i> Lamarck, 1816	<i>P. astreoides</i>
<i>Porites porites</i> (Pallas, 1766)	<i>P. porites</i>
<i>Siderastrea siderea</i> (Ellis & Solander, 1786)	<i>S. siderea</i>
Bare dead coral	SUB
Rubble	RUB
Macroalgae	MALG
Turf	TURF
Encrusting calcareous algae	CALGenc
Erected calcareous algae	CALGere
Cyanophyceae	CYANO
Sponges	SPON
Gorgonia	GORG
Zoanthids	ZOAN
Other invertebrates	INV

recorded every 0.50 m along the transect (100 points per transect) (Tab. I). The percentage occurrence of each benthic group, considered as percentage cover in this study, was calculated from these records.

Fish censuses

Fish community structure was surveyed using an underwater visual census technique adapted from the belt-transect method (Brock, 1954). Fish were censused over a four metre wide belt transect (50 x 4 m) at the same location as the benthos transect (e.g., Jones *et al.*, 2004; Berumen and Pratchett, 2006) covering an area of 200 m². Individuals of all recognizable, non-cryptic (with some exceptions, Gram-

matidae, Holocentridae), and diurnally active species were recorded. Fishes were quantified by counting individuals of each species.

Six transect surveys were conducted during the daytime between 10:00 and 16:00, over two days to minimize daily variability of fish structure with environmental conditions.

Data analysis

Data transects were expressed as percentage cover of each benthic variable and the species richness of corals was evaluated. Fish densities were calculated as the total number of individuals per species divided by the total area surveyed and expressed per 200 m². Fish species were divided into trophic groups (planktivore, roving herbivore, territorial herbivore, sessile invertebrate feeder, mobile invertebrate, omnivore, carnivore and piscivore) on published information (Floeter *et al.*, 2004; Dominici-Arosemena and Wolff, 2005). Correlations between (1) benthic variables and (2) fish densities and benthic covers were calculated using the Spearman Rank Correlation Coefficient.

Statistical analyses were conducted to compare temporal trends in fish composition and benthic cover before and after the hurricane, and to identify which fish species, or habitat variables, were driving any observed differences. This approach employed univariate (ANOVA and Fisher's post-hoc testing, Kruskal-Wallis tests) and multivariate (CA, PCA, RDA) tools.

The effects of the hurricane on benthic composition and fish assemblage features (e.g., species richness, fish abundances and trophic group abundance) were tested using one-way analysis of variance (ANOVA). If the ANOVA results indicated significant differences between the four sampling dates (probability level 0.05), the Tukey multiple comparison test was used to identify the significant differences. Prior to the analyses, data were tested for homogeneity of variance using Shapiro-Wilk's test and transformed when heterogeneous (Log₁₀ (x+1) for fish data; arcsine square-root for benthic cover data). If data were not homogeneous, non-parametric analysis of variance (Kruskal-Wallis test) was used to detect significant differences.

The potential shift in benthic composition was examined using a principal component analysis (PCA). All values of benthic group covers were arcsine square-root transformed and standardized to equal mean and standard deviation. In the figures, only the centroid of each sampling period has been shown (each one relates to 6 transects). A correspond-

ence analysis (CA) was conducted using transect-densities of the fish species to study community structure changes. A $\log_{10}(x+1)$ transformation was applied to simplify the projections of the objects (transects) and the descriptors (species) on the factor axis. As for the benthic variables the centroid of each period of sampling has been shown in the figures (each one relates to 6 transects). To investigate the temporal changes within the fish communities in relation to the impacted habitats, an ordination analysis was performed. A preliminary detrended correspondence analysis applied to fish species abundance data revealed a slight gradient length (< 1 SD) suggesting that the species did not show a unimodal response to environmental gradients. According to the direct gradient technique (Ter Braak, 1996), a constrained linear ordination method, a redundancy analysis (RDA) was thus used (Ter Braak, 1986). Pre- and post-impact changes in fish species assemblages were investigated using Monte Carlo permutation tests within the framework of canonical correspondence analysis (Ter Braak, 1986).

Univariate analyses were performed using XLSTAT (version 2008.4.01) and multivariate analyses and figures using CANOCO and CANODRAW (version 4.51; Ter Braak and Smilauer, 2003).

RESULTS

Benthic communities

The percent cover of the major benthic categories obtained from the four sampling campaigns was analysed using PCA (Fig. 2). The first two dimensions described 41.5% of benthic group variability. The centroid of the date of the six transects for each sampling period pointed out a change in benthic cover with time according to the first axis (30.0% of the variability) with a stable transition phase between 3 and 8 months. This first axis is characterized by four vector loadings suggesting that live coral and rubble are inversely correlated to encrusting calcareous algae and macroalgae cover. The PCA results also revealed those coral species most impacted by the hurricane (left side of the graph) and those not affected (right side of the graph). Variability in live coral and macroalgae is orthogonal to the variability of turf and *Montastraea faveolata* (Ellis and Solander, 1786), indicating that these benthic components were not correlated.

Among all the benthic groups, only four categories of the PCA were significantly impacted by hurricane Dean: live coral, rubble, macroalgae and encrusting calcareous algae (Fig. 3). Live coral cover declined significantly from $37.3 \pm 10.0\%$ prior to the hurricane to $23.2 \pm 4.7\%$ in November 2008 (Kruskal-Wallis test, $p = 0.003$), resulting in 38% coral loss over the entire study period (Fig. 3). A rapid drop in coral cover was noticed in November 2007 (Mann-Whitney, $U = 32.0$, $p = 0.024$) showing the immedi-

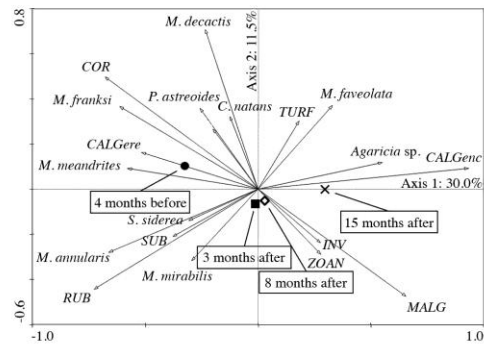


Figure 2. - Principal component analysis for transformed and standardized benthic cover data (arcsine, square-root). Variable loadings along the first two axes are presented as labelled vectors. Only species with absolute or relative contributions higher than 10% on one of the two first axes are displayed. Full names of each benthic category are given in table I.

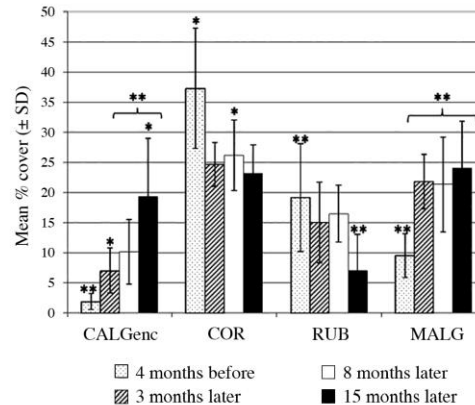


Figure 3. - Mean percent encrusting calcareous algae (CALGenc), coral (COR), rubble (RUB) and macroalgae (MALG) cover (%) at Jardin Tropical, Martinique (FWI), in surveys conducted 4 months before hurricane Dean (April 2007) and 3-8-15 months after hurricane Dean (November 2007-April 2008-November 2008). Error bars indicate one standard deviation. Significant results of pairwise comparison between sampling periods are noted (*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$).

ate impact of the hurricane. Thereafter, coral cover remained relatively stable. Rubble also significantly decreased gradually between the first and last samplings (ANOVA, $F = 4.186$, $p = 0.019$; Fig. 3). The decrease in coral cover was associated with a significant macroalgal bloom (doubled cover) in November 2007 (ANOVA, $F = 7.724$, $p = 0.001$). The coral/macroalgae balance became stable by April 2008 (Fig. 3). Live coral cover was negatively correlated to total cover of macroalgae and encrusting calcareous algae groups (Spear-

man correlation coefficient: -0.758 , $R^2 = 0.575$, $p < 0.0001$) but the weak R^2 value implies other explanatory confounding factors. The encrusting calcareous algae cover (Fig. 3)

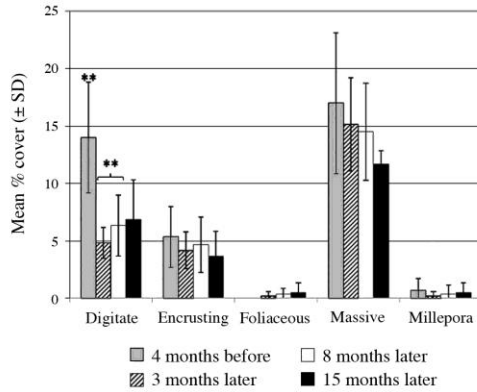


Figure 4. - Mean percent cover of the five coral morphological groups present at Jardin Tropical, Martinique, during surveys conducted 4 months (November 2007) before hurricane Dean and 3-8-15 months after hurricane Dean (November 2007-April 2008-November 2008). Error bars indicate one standard deviation. Significant results of pairwise comparison between sampling periods are noted (**: $p < 0.01$).

increased significantly (Kruskal-Wallis test, $p = 0.003$) and progressively during the study period.

Seventeen coral species were identified during the study with a constant number of species of 13 to 15 for each sampling campaign. Species richness ranged from 6.8 ± 1.5 to 9.0 ± 1.3 species per transect according to the sampling periods but did not vary significantly with time (ANOVA, $F = 2.794$, $p = 0.067$).

The PCA results showed that many coral species were impacted by the hurricane (Fig. 2), except *M. faveolata* and *Agaricia sp.* Lamarck, 1801, but no significant difference was found when species-specific cover values were compared (Kruskal-Wallis test; $p > 0.05$).

To avoid species variability, coral species were clustered into growth-form groups (Fig. 4). The category most impacted by hurricane Dean was the digitate corals (ANOVA, $F = 7.604$, $p = 0.001$), which decreased by over 50% in November 2007. Massive coral cover decreased progressively during the study period, but not significantly (Kruskal-Wallis test, $p > 0.05$). No marked differences were observed for the other coral classes.

Fish communities

A total of 13,562 fishes were recorded during the study, belonging to 71 species (Tab. II). Species richness was identical in April and November 2007 (46 species) whereas it had increased up to 54 species by November 2008 (15

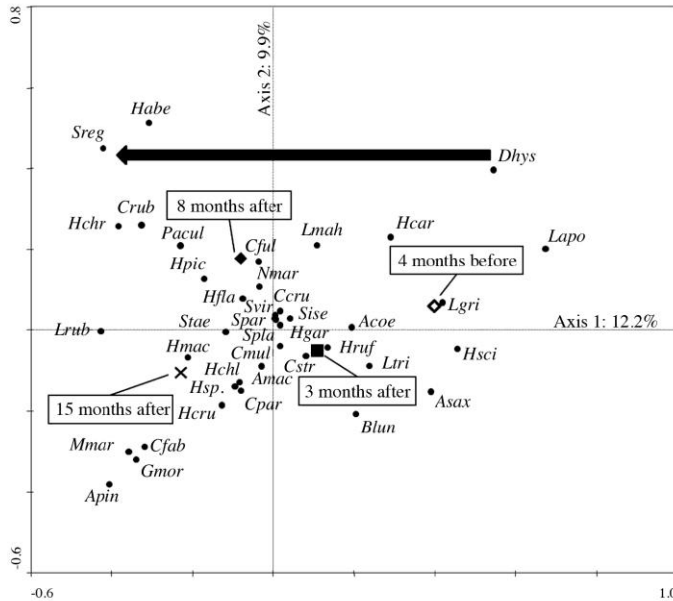


Figure 5. - Projection of transects on the first two axes determined by correspondence analysis. Only the barycenters of all transects of the same sampling period are shown (◊: transects sampled 4 months before hurricane Dean - April 2007, ■: transects sampled 3 months after - November 2007, ◆: transects sampled 8 months after - April 2008, ×: transects sampled 15 months after - November 2008). The percentages of total variance explained by the axes are given. Only species with absolute or relative contributions $> 10\%$ on one of the two first axes are shown. The arrow shows the direction of the fish community structure evolution. Full names of fishes are given in table II.

Table II. - Mean fish density ($N.m^{-2} \pm SD$) for each sampling period, before and after hurricane Dean, in the survey site Jardin tropical, Martinique. The codes used in the multivariate analysis for each species and trophic group are indicated (Pk: Planktivore; RH: Roving Herbivore; TH: Territorial Herbivore; SI: Sessile Invertebrate Feeder; MI: Mobile Invertivore; O: Omnivore; C: Carnivore; Pi: Piscivore).

Family/Species	Codes		Mean densities \pm one standard deviation			
	Species	Trophic groups	April 2007 (4 months before)	November 2007 (3 months after)	April 2008 (8 months after)	November 2008 (15 months after)
Acanthuridae						
<i>Acanthurus bahianus</i> Castelnau, 1855	A bah	RH	0.8 \pm 1.3	1.8 \pm 1.5	1.2 \pm 0.8	1.5 \pm 0.8
<i>Acanthurus coeruleus</i> Bloch & Schneider, 1801	A coe	RH	1.5 \pm 0.5	0.3 \pm 0.5	0.3 \pm 0.8	0.3 \pm 0.5
Aulostomidae						
<i>Aulostomus maculatus</i> Valenciennes, 1837	A mac	Pi	0.7 \pm 0.8	1.3 \pm 1.4	1.3 \pm 1.4	1.7 \pm 1.4
Bothidae						
<i>Bothus lunatus</i> (Linnaeus, 1758)	B lun	C	0.3 \pm 0.5	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4
Carangidae						
<i>Carangoides ruber</i> (Bloch, 1793)	C rub	Pi	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4	0.3 \pm 0.5
Chaetodontidae						
<i>Chaetodon capistratus</i> Linnaeus, 1758	C cap	SI	0.5 \pm 0.8	1.0 \pm 1.1	0.8 \pm 1.2	0.5 \pm 0.5
<i>Chaetodon striatus</i> Linnaeus, 1758	C str	SI	0.2 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4	0.2 \pm 0.4
<i>Prognathodes aculeatus</i> (Poey, 1860)	P acul	SI	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4	0.3 \pm 0.5	0.3 \pm 0.5
Cirrhitidae						
<i>Amblycirrhitus pinos</i> (Mowbray, 1927)	A pin	MI	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	1.0 \pm 1.7
Diodontidae						
<i>Diodon hystrix</i> Linnaeus, 1758	D hys	MI	0.2 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
Ephippidae						
<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)	C fab	MI	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.5 \pm 0.8
Haemulidae						
<i>Haemulon carbonarium</i> Poey, 1860	H car	MI	0.3 \pm 0.5	0.2 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
<i>Haemulon chrysargyreum</i> Günther, 1859	H chr	MI	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.8	0.5 \pm 0.8
<i>Haemulon flavolineatum</i> (Desmarest, 1823)	H fla	MI	0.2 \pm 0.4	1.2 \pm 0.4	2.0 \pm 1.1	1.2 \pm 1.2
<i>Haemulon plumieri</i> (Lacepède, 1801)	H plu	MI	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0
<i>Haemulon sciurus</i> (Shaw, 1803)	H sci	MI	0.7 \pm 1.2	0.5 \pm 0.8	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4
Holocentridae						
<i>Holocentrus rufus</i> (Walbaum, 1792)	H ruf	MI	0.7 \pm 1.0	0.7 \pm 0.8	0.3 \pm 0.5	0.2 \pm 0.4
<i>Myripristis jacobus</i> Cuvier, 1829	M jac	Pk	11.7 \pm 8.6	42.7 \pm 18.2	30.2 \pm 17.4	23.5 \pm 10.5
<i>Neoniphon marianus</i> (Cuvier, 1829)	N mar	MI	0.3 \pm 0.5	0.5 \pm 0.5	1.0 \pm 0.9	0.5 \pm 0.5
<i>Sargocentron vexillarium</i> (Poey, 1860)	S vex	MI	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4
Inermiidae						
<i>Inermia vittata</i> Poey, 1860	I vit	Pk	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	1.7 \pm 4.1	0.0 \pm 0.0
Labridae						
<i>Bodianus rufus</i> (Linnaeus, 1758)	B ruf	MI	0.5 \pm 0.8	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4	0.2 \pm 0.4
<i>Clepticus parrae</i> (Bloch & Schneider, 1801)	C par	Pk	15.7 \pm 31.9	10.0 \pm 7.3	31.7 \pm 68.2	72.7 \pm 79.3
<i>Halichoeres garnoti</i> (Val. in Cuv. and Val., 1839)	H gar	MI	24.0 \pm 7.0	20.3 \pm 7.9	20.3 \pm 7.4	24.3 \pm 12.5
<i>Halichoeres maculipinna</i> (Müller & Troschel, 1848)	H mac	MI	0.0 \pm 0.0	2.0 \pm 1.8	1.0 \pm 1.7	4.7 \pm 2.4
<i>Halichoeres pictus</i> (Poey, 1860)	H pic	MI	0.7 \pm 1.0	0.3 \pm 0.8	4.7 \pm 6.4	7.3 \pm 13.0
<i>Halichoeres radiatus</i> (Linnaeus, 1758)	H rad	MI	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.8	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4
<i>Thalassoma bifasciatum</i> (Bloch, 1791)	T bif	Pk	31.0 \pm 21.5	45.3 \pm 14.5	36.0 \pm 19.7	36.7 \pm 21.2
Lutjanidae						
<i>Lutjanus apodus</i> (Walbaum, 1792)	L apo	C	0.5 \pm 0.8	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0

Table II. - Continued.

Family/Species	Codes		Mean densities \pm one standard deviation			
	Species	Trophic groups	April 2007 (4 months before)	November 2007 (3 months after)	April 2008 (8 months after)	November 2008 (15 months after)
<i>Lutjanus griseus</i> (Linnaeus, 1758)	L gri	C	0.3 \pm 0.8	0.5 \pm 1.2	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
<i>Lutjanus mahogoni</i> (Cuvier, 1828)	L mah	C	1.0 \pm 0.9	0.3 \pm 0.5	0.8 \pm 1.0	0.2 \pm 0.4
<i>Ocyurus chrysurus</i> (Bloch, 1791)	O chr	C	1.0 \pm 1.1	0.5 \pm 0.5	0.3 \pm 0.8	0.7 \pm 0.8
Monacanthidae						
<i>Cantherhines macrocerus</i> (Hollard, 1853)	C mac	O	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4
<i>Cantherhines pullus</i> (Ranzani, 1842)	C pul	O	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.5	0.0 \pm 0.0
Mullidae						
<i>Mulloidichthys martinicus</i> (Cuvier, 1829)	M mar	MI	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.5
Muraenidae						
<i>Gymnothorax miliaris</i> (Kaup, 1856)	G mil	C	0.2 \pm 0.4	0.2 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
<i>Gymnothorax moringa</i> (Cuvier, 1829)	G mor	Pi	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.5
Ostraciidae						
<i>Lactophrys bicaudalis</i> (Linnaeus, 1758)	L bic	SI	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4
<i>Lactophrys triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	L tri	O	0.3 \pm 0.5	0.2 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4
Pomacanthidae						
<i>Holacanthus ciliaris</i> (Linnaeus, 1758)	H cil	SI	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
Pomacentridae						
<i>Abudefduf saxatilis</i> (Linnaeus, 1758)	A sax	O	1.3 \pm 3.3	0.3 \pm 0.8	0.3 \pm 0.8	0.3 \pm 0.5
<i>Chromis cyanea</i> (Poey, 1860)	C cya	Pk	102.7 \pm 103.1	38.0 \pm 31.0	44.7 \pm 55.0	85.7 \pm 49.6
<i>Chromis multilineata</i> (Guichenot, 1853)	C mul	Pk	64.3 \pm 76.9	124.3 \pm 47.6	120.7 \pm 76.4	77.3 \pm 39.4
<i>Microspathodon chrysurus</i> (Cuvier, 1830)	M chr	TH	1.0 \pm 1.7	1.3 \pm 1.0	0.7 \pm 1.0	0.3 \pm 0.8
<i>Stegastes adustus</i> (Troschel, 1865)	S adu	TH	0.7 \pm 1.6	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
<i>Stegastes leucostictus</i> (Müller & Troschel, 1848)	S leu	TH	3.3 \pm 2.7	11.7 \pm 5.9	12.0 \pm 2.2	14.7 \pm 5.3
<i>Stegastes partitus</i> (Poey, 1868)	S par	TH	103.3 \pm 50.9	109.7 \pm 48.0	133.0 \pm 20.7	133.3 \pm 19.6
<i>Stegastes planifrons</i> (Cuvier, 1830)	S pla	TH	62.7 \pm 13.1	76.3 \pm 13.9	91.3 \pm 15.4	82.7 \pm 7.2
Priacanthidae						
<i>Heteropriacanthus cruentatus</i> (Lacepède, 1801)	H cru	MI	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4	0.3 \pm 0.5	0.3 \pm 0.5
Scaridae						
<i>Scarus iseri</i> (Bloch, 1789)	S ise	RH	22.0 \pm 7.6	27.0 \pm 11.1	16.2 \pm 6.5	10.0 \pm 3.0
<i>Scarus taeniopterus</i> Desmarest, 1831	S taе	RH	3.0 \pm 4.4	5.8 \pm 8.0	10.2 \pm 11.1	18.2 \pm 7.3
<i>Scarus vetula</i> Bloch & Schneider, 1801	S vet	RH	0.3 \pm 0.8	0.5 \pm 0.8	0.7 \pm 1.2	0.0 \pm 0.0
<i>Sparisoma atomarium</i> (Poey, 1861)	S ato	RH	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.5 \pm 0.8	0.0 \pm 0.0
<i>Sparisoma aurofrenatum</i> (Val. in Cuv. and Val., 1840)	S aur	RH	2.2 \pm 0.8	2.2 \pm 1.6	1.7 \pm 1.0	6.0 \pm 2.1
<i>Sparisoma rubripinne</i> (Val. in Cuv. and Val., 1840)	S rub	RH	0.2 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
<i>Sparisoma viride</i> (Bonmatte, 1788)	S vir	RH	4.3 \pm 2.1	6.8 \pm 3.6	6.0 \pm 1.4	5.8 \pm 2.1
Sciaenidae						
<i>Equetus punctatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	E pun	MI	0.2 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
Scombridae						
<i>Scomberomorus regalis</i> (Bloch, 1793)	S reg	Pi	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4
Serranidae						
<i>Cephalopholis cruentata</i> (Lacepède, 1802)	C cru	C	3.3 \pm 1.2	3.3 \pm 1.0	3.8 \pm 1.2	3.8 \pm 2.4
<i>Cephalopholis fulva</i> (Linnaeus, 1758)	C ful	C	0.5 \pm 1.2	0.5 \pm 0.5	0.3 \pm 0.5	0.2 \pm 0.4
<i>Epinephelus guttatus</i> (Linnaeus, 1758)	E gut	C	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.5	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0

Table II. - Continued.

Family/Species	Codes		Mean densities \pm one standard deviation			
	Species	Trophic groups	April 2007 (4 months before)	November 2007 (3 months after)	April 2008 (8 months after)	November 2008 (15 months after)
<i>Hypoplectrus aberrans</i> Poey, 1868	H abe	C	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	1.3 \pm 2.4	1.0 \pm 1.7
<i>Hypoplectrus chlorurus</i> (Cuvier, 1828)	H chl	C	1.3 \pm 2.1	1.3 \pm 1.6	1.0 \pm 1.1	2.0 \pm 1.8
<i>Hypoplectrus guttavarius</i> (Poey, 1852)	H gut	C	0.0 \pm 0.0	0.7 \pm 1.0	0.3 \pm 0.8	0.0 \pm 0.0
<i>Hypoplectrus nigricans</i> (Poey, 1852)	H nig	C	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.8	1.3 \pm 1.0	0.0 \pm 0.0
<i>Hypoplectrus puella</i> (Cuvier, 1828)	H pue	C	2.0 \pm 1.8	1.3 \pm 1.6	1.3 \pm 1.6	1.3 \pm 1.0
<i>Hypoplectrus sp.</i> - Hybrid	H sp.	C	0.7 \pm 1.6	1.3 \pm 1.6	0.7 \pm 1.0	1.7 \pm 1.5
<i>Liopropoma rubre</i> Poey, 1861	L rub	MI	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.5
<i>Serranus tigrinus</i> (Bloch, 1790)	S tig	MI	0.0 \pm 0.0	1.7 \pm 1.5	1.3 \pm 1.6	3.3 \pm 3.9
Synodontidae						
<i>Synodus intermedius</i> (Spix & Agassiz, 1829)	S int	Pi	0.3 \pm 0.5	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.5	0.5 \pm 0.5
Tetraodontidae						
<i>Canthigaster rostrata</i> (Bloch, 1786)	C ros	SI	3.7 \pm 3.2	9.0 \pm 6.5	7.3 \pm 4.7	7.0 \pm 3.5

months later). This trend was noticed for the mean species richness values per transect, which varied significantly from 23.7 ± 4.4 species (4 months before-event-April 2007) to 29.7 ± 2.9 species (15 months post-event-November 2008) (Kruskal-Wallis test, $p = 0.017$).

The mean fish density calculated in April 2007 before the hurricane was 477 ± 157 ind./200 m² and compared to 637 ± 186 ind./200 m² in November 2008, but this difference was not significant (ANOVA, $F = 1.196$, $p > 0.05$) due to large fluctuations in planktivorous species densities (between 10 and 66% of the total number of fishes). These species were then removed from the data set and a one-way ANOVA was performed revealing a significant increase in mean fish density with time ($F = 7.963$, $p = 0.001$).

A correspondence analysis was performed on fish density for each transect before and after the hurricane to investigate a possible impact on fish community structure (Fig. 5). The projection of the transects on the first two axes (axes 1 and 2: 22.1% of the total inertia) isolated the four sampling periods (April-November 2007; April-November 2008) along the first axis, from right to left, showing a change in community structure during the 20 months of the study. While globally a large part of the population was not affected by the hurricane (centre of figure 5), some species such as *Lutjanus apodus* (Walbaum, 1792), *L. griseus* (Linnaeus, 1758), *Diodon hystrix* Linnaeus, 1758 and *Haemulon sciurus* (Shaw, 1803) decreased in number of individuals and/or disappeared from the surveys entirely (species on the right side of axis 1). Conversely, other species that were absent or present in few numbers in April 2007 before the hurricane, such as *Haemulon chrysargyreum* Günther, 1859, *Mulloidichthys martinicus* (Cuvier, 1829) and *Amblycirrhites pinos* (Mowbray, 1927), were well established and/or their number increased

after the hurricane in November 2008 (species on left side of axis 1).

A redundancy analysis was performed on the species-transects matrix to investigate the correlation between damages to the benthic community and fish assemblages (Fig. 6). According to the RDA, the species-environment correlation values were 0.868 and 0.843 for the two first axes, respectively. The first two eigenvalues displayed 24.0% of the total inertia (total variance in fish community composition), and 56.7% of the variance in the weighted average of species with the environmental variables. The Monte Carlo test results for the first and all canonical axes were significant ($p = 0.02$) demonstrating that coral cover significantly explains variability in fish structure (Monte Carlo test, $p = 0.012$). Similarly to the results found from PCA for benthic variables (Fig. 2), benthic composition changed with time along the axis MALG-COR, from right to left on axis 1 (Fig. 6). Fish species community changed along the same ecological gradient from 4 months before (April 2007) to 15 months after hurricane Dean (November 2008) (correlation coefficient = 0.51 and -0.48 with the RDA axis 1 for COR and MALG respectively). A negative slope in coral cover against time appears on the ordination plane and is inversely correlated to macroalgae cover (correlation coefficient = -0.74). The second axis differentiated the fish community from each sampling period according to other habitat characteristics i.e., the gorgonian and the encrusting calcareous algae (RDA correlation coefficients on axis 2 = 0.54 and 0.41 respectively).

When looking at the fish densities by trophic groups, it appears that only the territorial herbivores experienced a significant population change after hurricane Dean (ANOVA, $F = 5.981$, $p = 0.004$). Abundance increased by a third

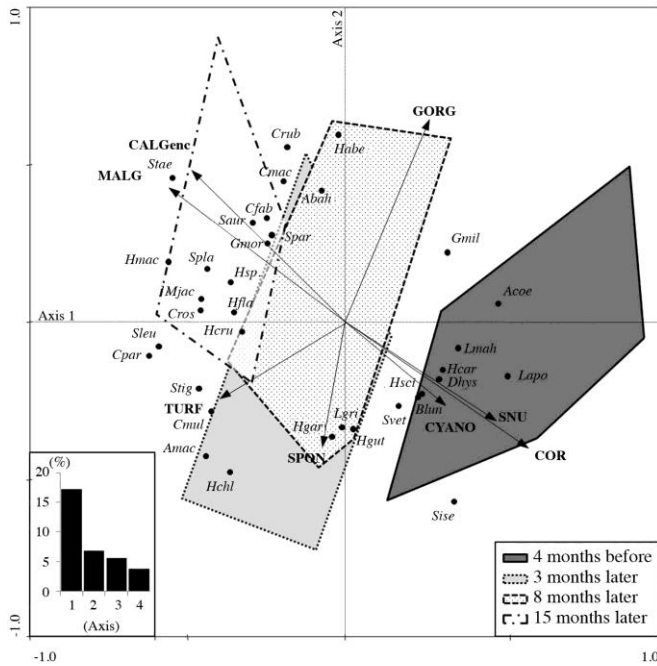


Figure 6. - Redundancy analysis (RDA) showing sample date scores grouped according to sampling periods by different polygons and fish species scores (full circles) along principal environmental gradients (arrows) (CALG enc = encrusting calcareous algae, COR = live coral, CYANO = cyanophyceae, GORG = gorgonia, MALG = macroalgae, SPON = sponge, SNU = all types of bare substrate). Full names of fishes are given in table II. Histogram bars display eigenvalues (% of the variance in the weighted averages of the species with respect to each of the environmental variables) for the four first axes of the analysis.

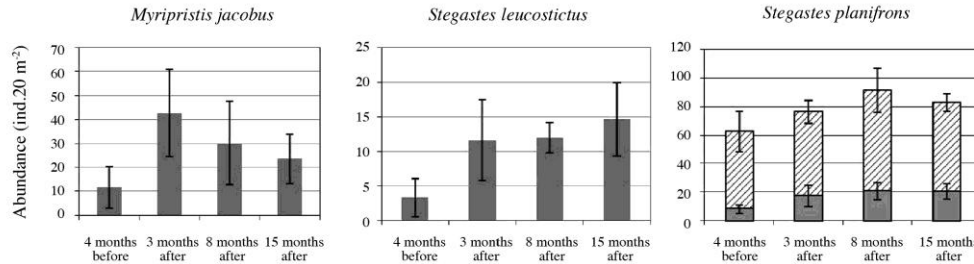


Figure 7. - Changes in the abundance values of *Myripristis jacobus*, *Stegastes leucostictus* and *S. planifrons*, before and after the hurricane Dean at the Jardin Tropical site, Martinique. A distinction is made between juveniles (solid) and adults (hatched) of *S. planifrons*.

(+35.1%). This increase was positively correlated to the rise in macroalgae and encrusting algae cover (Spearman correlation coefficient: 0.528, $R^2 = 0.279$, $p = 0.009$) while it was negatively correlated to live coral cover (Spearman correlation coefficient: -0.500, $R^2 = 0.250$, $p = 0.014$). Within this group, the densities of *Stegastes leucostictus* (Müller & Trotschel, 1848) were low in April 2007 (3.3 ± 2.7 ind./200 m²; Fig. 7) and increased significantly by a factor of 3 in November 2008 (14.7 ± 5.3 ind./200 m²; Kruskal-Wallis test, $p = 0.008$). The abundance values of *Stegastes planifrons* (Cuvier, 1830) (Fig. 7) were significantly increased by 30%

for the same period (Kruskal-Wallis test, $p = 0.014$) due to a rise in juvenile abundance (Kruskal-Wallis test, $p = 0.006$). The macroalgae and encrusting algae covers positively affected *S. leucostictus* abundance (Spearman correlation coefficient: 0.639, $R^2 = 0.409$, $p = 0.001$), while live coral cover was negatively correlated to abundance (Spearman correlation coefficient: -0.636, $R^2 = 0.405$, $p = 0.001$).

Although no significant differences between density values could be found for the planktivorous trophic group, *Myripristis jacobus* Cuvier, 1829 underwent strong density fluctuations between April 2007 and November 2008 start-

ing from a value of 11.7 ± 8.6 ind./200 m² in April 2007, increasing to 42.7 ± 18.2 ind./200 m² in November 2007, and finally decreasing to 23.5 ± 10.5 ind./200 m² by November 2008 (Fig. 7).

All these significant results were only found at Jardin Tropical. No similar changes were observed on any other monitored site.

DISCUSSION

Hurricane damage to coral reefs can be highly variable according to many parameters (e.g., Harmelin-Vivien and Laboute, 1986; Bythell *et al.*, 2000; Gardner *et al.*, 2005; Álvarez-Filip and Gil, 2006). Hurricane Dean was the strongest tropical hurricane of the 2007 Atlantic season (Category 5 storm). Although it was only a Category 2 when it impacted Martinique, the associated swells critically affected the Southern Caribbean reefs. Only 3 months after this event, a 38% coral cover decline was observed while macroalgae cover had doubled. A gradual increase in encrusting calcareous algae cover was also observed over time. Fifteen months after the hurricane the structure and composition of the studied reef sites did not show any sign of recovery. The opportunistic benthic organisms associated with reef degradation persisted and have continued to colonize the site under the current environmental conditions. Similar algal cover development resulting from a hurricane event has been documented by Cheal *et al.* (2002) in Australia, suggesting that this colonization is the consequence of an increase in suitable substrate once corals have died. According to Gardner *et al.* (2005), coral cover is reduced, on average, by 17% following a Caribbean hurricane event. A 38% coral cover loss was observed throughout our study period, highlighting the strength and devastating effect of hurricane Dean on this site of Martinique's southern reefs.

However, the decrease in coral cover was not statistically significant at the species level, due to low cover values and large variance among transects. Consequently, only trends could be drawn at the species level and different coral species were impacted in different ways by the hurricane. Nevertheless, significant differences were noticed among coral growth-form groups. Major damage was observed in digitate corals (*Madracis mirabilis*, *M. decactis*), whereas massive corals such as *M. faveolata* were less impacted. These results agree with other studies, which show that the tolerance of hard corals to storms varies according to their form with branching and digitate forms being more susceptible to damage than massive forms (Woodley *et al.*, 1981; Rogers, 1993; Harmelin-Vivien, 1994). However, a delayed effect of the hurricane was observed in the massive coral species, *M. annularis*, in November 2008. This phenomenon has previously been observed in the Caribbean (Knowlton

et al., 1981). Colonies of *M. annularis* grow vertically and develop a vast number of columns where only the top of columns are alive and the base is composed of dead coral skeleton. These relatively unsteady compacted structures have been destroyed by swells and entire blocks have been transported by strong water movement. Displacement of these large pieces has caused substantial mechanical damage to smaller surrounding corals (Woodley *et al.*, 1981; Edmunds and Witman, 1991; Cheal *et al.*, 2002) and has reconfigured live parts of the reef edifice. This new structural organization might have been the cause of delayed mortality as living parts of the coral are exposed to abrasion and smothering, are more accessible to predators and are more susceptible to disease, fragmentation and stress (Knowlton *et al.*, 1981).

Despite this rapid decrease in coral cover, no species completely disappeared from the site as a result of the climatic event. Half of the coral species surveyed in Martinique by Bouchon and Laborel (1986) were recorded during this study. The hurricane did not have a negative effect on either species richness or digitate species, such as *M. mirabilis*, which already seems to be growing and recolonizing the reef (Martinique IFRECOR coral reef monitoring program, unpubl. data). The relatively rapid growth of this species, varying between 6 and 12 mm according to site conditions (Nagelkerken *et al.*, 2000), could explain the slight increase in digitate coral cover 15 months after the hurricane.

While many studies have shown an important increase in rubble after a hurricane (Harmelin-Vivien and Laboute, 1986; Adams and Ebersole, 2004; Álvarez-Filip and Gil, 2006), a decrease in the percent cover of rubble was observed after hurricane Dean, which intensified after several months. The initial rubble decline (3 months after the hurricane) could be attributed to hurricane wave action, removing loose material. Whereas subsequent rubble decrease could be related to the progressive increase in encrusting calcareous algae that slowly colonized rubble and recently dead coral.

Hurricane Dean affected coral reef fish assemblages soon after its impact, as seen in changes in the total abundance, assemblage structure, species richness, and abundance of selected species over the study period. The number of non-cryptic fish species rose from 46 to 54 species. Several rare species (*L. apodus* and *D. hystrix*) that were observed during pre-hurricane surveys were not recorded in the post-hurricane counts and species that had never been seen before hurricane Dean were observed following its impact. Kaufman (1983) and Walsh (1983) had already noticed that certain fish species, which leave a site during a storm, return a few months later. In this study, some species may have temporarily disappeared however they were not observed in the last survey at "Jardin Tropical". These species have not yet reappeared and may have relocated to adjacent reefs, but confirmation is required. Other opportunistic species, such as *Stegastes planifrons* and *S. leucostictus*, have permanently

settled at "Jardin Tropical", taking advantage of the habitat's reorganization and its loss of coral reef complexity by colonizing new spaces and reproducing. The trend of increased Pomacentridae abundance was already observed in previous studies evaluating the effects of hurricanes on reef fish populations (Letourneur *et al.*, 1993; Lewis, 1998). McClanahan *et al.* (1999) showed that under certain disturbances, such as intense fishing resulting in a decline in predators, small fishes such as damselfish, can benefit and colonize new habitats. Other disturbances such as hurricanes could generate a similar response and could explain the density changes observed for the Pomacentridae. The two species of the genus *Stegastes*, *S. leucostictus* and *S. planifrons*, are dominant, territorial and solitary damselfishes, abundant in Martinique crest reefs at a depth of 10 m (Lawson *et al.*, 1999; Haley and Müller, 2002). Individuals of these species maintain their territory by farming and displaying aggression toward other fishes (Ceccarelli *et al.*, 2001). Damselfishes bite the substrate to prevent other organisms and algae from growing over their habitat, including live coral (Kaufman, 1977; Montgomery, 1980; Hata and Kato, 2003). Damselfishes are so aggressive that they can affect the spatial distribution of fish species (Jones, 2005) in such a way that other species, such as Acanthuridae, avoid the damselfish territories (Risk, 1998). Our study confirms this effect as *Acanthurus coeruleus* Bloch & Schneider, 1801 was no longer present in the post-hurricane survey at "Jardin Tropical".

Lewis (1986) and Morrison (1988) reported a rapid reduction in the biomass and diversity of algal assemblages due to intense grazing by other herbivores after they had removed damselfish from their territories. The increase in damselfish populations at "Jardin Tropical" could explain the absence of previously observed species that would have normally reappeared after the hurricane. It has also been stated that individuals establish territories very early during post-settlement and early adulthood (Doherty, 1983; Kaufman *et al.*, 1992; Letourneur, 2000). In Martinique, the settlement phase of these two species occurs in September-October (McGehee, 1995), which is about one month after hurricane Dean hit in August 2007. This timing would explain the increase in their abundance and the rapid spread of macroalgae communities.

The profound modification of the reef habitat structure caused by hurricane Dean also impacted soldierfish, *M. jacobus*, which is a ubiquitous species among Martinique's shallow reefs. This planktivorous species resides in the shelter of coral edifices during the day and has a predominantly nocturnal feeding behavior (Wyatt, 1983). When coral structures were destroyed during the hurricane, numerous individuals were dislodged from their shelters, which may explain their increase in density in November 2007. The decrease in density values thereafter could be the result of both predation and new available shelters.

Hurricanes rarely result in direct fish mortality (Walsh,

1983; Bell and Hall, 1994; Nagelkerken *et al.*, 2005) but most fishes depend on coral reef habitat for vital resources such as food, shelter and living space, all of which are essential to their survival and reproduction (Jones and Syms, 1998; Öhman and Rajasuriya, 1998; Steele, 1999). As shown in our study and those by other authors, fish species richness and fish abundance were positively correlated with habitat complexity, microhabitat type and live coral cover (Carpenter *et al.*, 1981; Hixon and Beets, 1993; Friedlander and Parrish, 1998; Holbrook *et al.*, 2002; Wilson *et al.*, 2007). The decline in coral cover negatively affected species that live in close contact with coral colonies (*M. jacobus* in Martinique), but positively affected herbivorous species that benefit from shifts to macroalgae (Lewis, 1998). Following such a disturbance, reef fish communities often reorganize themselves due to the ensuing competition for food and space. During this reorganization some genera, such as *Stegastes* in our case, increase in density (Williams, 1984; McClanahan *et al.*, 1999) and accentuate the hurricane's impact on coral mortality by supporting the settlement and development of algae (Hixon and Beets, 1993; Ceccarelli *et al.*, 2001).

The scientific community is divided when it comes to the main factors involved in coral reef degradation. While some authors suggest that catastrophic physical disturbances such as hurricanes constitute the major factor inducing massive coral death (Bak and Luckhurst, 1980), others impute reef degradation to coral disease, bleaching (Bythell *et al.*, 1993; Hughes *et al.*, 2003) and overfishing (Pandolfi *et al.*, 2003). Other authors attribute this decline to eutrophication and nutrient enrichment (Lapointe *et al.*, 2004). Aronson *et al.* (2003) proposes that the causes vary with geographical location and that disease and hurricanes are the main forces of degradation in the Caribbean. In 2005, Gardner *et al.* specified that while hurricanes contribute to Caribbean reef degradation, there are other stressors that have more considerable consequences on coral reefs. Obviously, long-term coral reef degradation is caused by the successive and cumulative effects of many factors. Today, it is acknowledged that combined natural and human pressures encourage the decline of coral reefs throughout the world (Hughes, 1994; Hodgson, 1999; Hughes *et al.*, 2003; Bellwood *et al.*, 2004; Chabanet *et al.*, 2005). In general, reefs with few anthropogenic stressors can recover after a hurricane (Connell *et al.*, 1997). When marine pollution is as significant as it is in Martinique (e.g., Littler *et al.*, 1992; Bocquené and Franco, 2005; Coat *et al.*, 2006) and most of the Caribbean islands, complete recovery of coral reefs to their untouched state becomes unrealistic. The rapid spread of macroalgae observed in this study (cover rose from 9.5% to 21.8% in 3 months) could be explained by marine coastal eutrophication and/or by insufficient control of macroalgal growth by grazers (Lirman, 2001; Mantyka and Bellwood, 2007), highlighting the coastal overfishing problem in Martinique.

An annual monitoring of the "Jardin Tropical" site, using the same protocol, will evaluate the ability of the reef to recover from the damages caused by hurricane Dean.

Acknowledgements. - The authors thank Rémi Bonjean for diving assistance; H el ene Legrand, Gillian Smelick and Suzanne Mills for comments on first drafts. This research was financially supported by the minist ere de l' Ecologie, de l' Energie, du D veloppement durable et de la Mer (IFRECOR program), minist ere de l'Outre-Mer, the European Community (FEDER) and the Regional Council of Martinique.

REFERENCES

- ADAMS A.J. & EBERSOLE J.P., 2004. - Resistance of coral reef fishes in back reef and lagoon habitats to a hurricane. *Bull. Mar. Sci.*, 75: 101-113.
-  LVAREZ-FILIP L. & GIL I., 2006. - Effects of hurricanes Emily and Wilma on coral reefs in Cozumel, Mexico. *Coral Reefs*, 25: 583-583.
- ARONSON R.B. & PRECHT W.F., 2001. - White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia*, 460: 25-38.
- ARONSON R.B., BRUNO J.F., PRECHT W.F. *et al.* (32 authors), 2003. - Causes of coral reef degradation. *Science*, 302: 1502-1504.
- BAK R.P.M. & LUCKHURST B.E., 1980. - Constancy and change in coral reef habitats along depth gradients at Cura ao. *Oecologia*, 47: 145-155.
- BELL M. & HALL W.J., 1994. - Effects of hurricane Hugo on South Carolina's marine artificial reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 55: 836-847.
- BELLWOOD D.R., HUGHES T.P., FOLKE C. & NYSTR OM M., 2004. - Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429: 827-833.
- BERUMEN M. & PRATCHETT M., 2006. - Recovery without resilience: persistent disturbance and long-term shifts in the structure of fish and coral communities at Tiahura Reef, Moorea. *Coral Reefs*, 25: 647-653.
- BOCQUEN  G. & FRANCO A., 2005. - Pesticide contamination of the coastline of Martinique. *Mar. Poll. Bull.*, 51: 612-619.
- BOUCHON C. & LABOREL J., 1986. - Les peuplements coralliens des c tes de la Martinique. *Ann. Inst. Oceanogr.*, 62: 199-238.
- BOX S.J. & MUMBY P.J., 2007. - Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 342: 139-149.
- BRIES J.M., DEBROT A.O. & MEYER D.L., 2004. - Damage to the leeward reefs of Cura ao and Bonaire, Netherlands Antilles from a rare storm event: Hurricane Lenny, November 1999. *Coral Reefs*, 23: 297-307.
- BROCK V.E., 1954. - A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *J. Wildl. Manage.*, 18: 297-308.
- BYTHELL J.C. & SHEPPARD C., 1993. - Mass mortality of Caribbean shallow corals. *Mar. Poll. Bull.*, 26: 296-297.
- BYTHELL J.C., GLADFELTER E.H. & BYTHELL M., 1993. - Chronic and catastrophic natural mortality of three common Caribbean reef corals. *Coral Reefs*, 12: 143-152.
- BYTHELL J.C., HILLIS-STARR Z.M. & ROGERS C.S., 2000. - Local variability but landscape stability in coral reef communities following repeated hurricane impacts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 204: 93-100.
- CARPENTER K.E., MICLAT R.I., ALBALADEJO V.D. & CORPUZ V.T., 1981. - The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. *In: Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.*, Vol. 2 (Gomez E.D., Birkeland C.E., Buddemeier R.W. *et al.*, eds), pp. 497-502. Manila, Philippines: Marine Science Center.
- CECCARELLI D., JONES G. & MCCOOK L., 2001. - Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 39: 355-389.
- CHABANET P., ADJEROUD M., ANDR FOU T S., BOZEC Y.M., FERRARIS J., GARC A-CHARTON J.A. & SCHRIMM M., 2005. - Human-induced physical disturbances and their indicators on coral reef habitats: a multi-scale approach. *Aquat. Living Resour.*, 18: 215-230.
- CHEAL A.J., COLEMAN G., DELEAN S., MILLER I., OSBORNE K. & SWEATMAN H., 2002. - Responses of coral and fish assemblages to a severe but short-lived tropical cyclone on the Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs*, 21: 131-142.
- COAT S., BOCQUEN  G. & GODARDE E., 2006. - Contamination of some aquatic species with the organochlorine pesticide chlordane in Martinique. *Aquat. Living Resour.*, 19: 181-187.
- CONNELL J.H., HUGHES T.P. & WALLACE C.C., 1997. - A 30-year study of coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales in space and time. *Ecol. Monogr.*, 67: 461-488.
- DOHERTY P.J., 1983. - Tropical territorial damselfishes: is density limited by aggression or recruitment? *Ecology*, 64: 176-190.
- DOMINICI-ROSEMENA A. & WOLFF M., 2005. - Reef fish community structure in Bocas del Toro (Caribbean, Panama): Gradients in habitat complexity and exposure. *Caribb. J. Sci.*, 41: 613-637.
- EDMUNDS P.J. & WITMAN J.D., 1991. - Effect of hurricane Hugo on the primary framework of a reef along the south shore of St. John, US Virgin Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 78: 201-204.
- FENNER D.P., 1991. - Effects of hurricane Gilbert on coral reefs, fishes and sponges at Cozumel, Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 48: 719-730.
- FLOETER S.R., FERREIRA C.E.L., DOMINICI-ROSEMENA A. & ZALMON I.R., 2004. - Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: Trophic structure and spatial use patterns. *J. Fish Biol.*, 64: 1680-1699.
- FRIEDLANDER A.M. & PARRISH J.D., 1998. - Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 224: 1-30.
- GARDNER T.A., C T  I.M., GILL J.A., GRANT A. & WATKINSON A.R., 2005. - Hurricanes and Caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology*, 86: 174-184.
- GLADFELTER W.B., 1982. - White-band disease in *Acropora palmata*: implications for the structure and growth of shallow reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 32: 639-643.
- GLYNN P.W., LIRMAN D., BAKER A.C. & LEYTE MORALES G.E., 1998. - First documented hurricane strikes on eastern Pacific coral reefs reveal only slight damage. *Coral Reefs*, 17: 368-368.

- GRIGG R.W. & DOLLAR S.J., 1990. - Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs. In: *Ecosystems of the World: Coral Reefs*, Vol. 25 (Dubinsky, ed.), pp. 439-452. Amsterdam: Elsevier.
- HALEY M.P. & MÜLLER C.R., 2002. - Territorial behaviour of beaugregory damselfish (*Stegastes leucostictus*) in response to egg predators. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 273: 151-159.
- HARMELIN-VIVIEN M.L., 1994. - The effects of storms and cyclones on coral reefs: A review. *J. Coast. Res. Spec. Issue*, 12: 211-231.
- HARMELIN-VIVIEN M.L. & LABOUTE P., 1986. - Catastrophic impact of hurricanes on atoll outer reef slopes in the Tuamotu (French Polynesia). *Coral Reefs*, 5: 55-62.
- HATA H. & KATO M., 2003. - Demise of monocultural algal farms by exclusion of territorial damselfish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 263: 159-167.
- HIXON M.A. & BEETS J.P., 1993. - Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecol. Monogr.*, 63: 77-101.
- HODGSON G., 1999. - A global assessment of human effects on coral reefs. *Mar. Poll. Bull.*, 38: 345-355.
- HOLBROOK S.J., BROOKS A.J. & SCHMITT R.J., 2002. - Variation in structural attributes of patch-forming corals and in patterns of abundance of associated fishes. *Mar. Freshw. Res.*, 53: 1045-1053.
- HUGHES T.P., 1994. - Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265: 1547-1551.
- HUGHES T.P., BAIRD A.H., BELLWOOD D.R. *et al.* (14 authors), 2003. - Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301: 929-933.
- JONES G.P. & SYMS C., 1998. - Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Aust. J. Ecol.*, 23: 287-297.
- JONES G.P., MCCORMICK M.I., SRINIVASAN M. & EAGLE J.V., 2004. - Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101: 8251-8253.
- JONES K.M.M., 2005. - The effect of territorial damselfish (family Pomacentridae) on the space use and behaviour of the coral reef fish, *Halichoeres bivittatus* (Bloch, 1791) (family Labridae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 324: 99-111.
- KAUFMAN L., 1977. - The three spot damselfish: effects on benthic biota of Caribbean coral reefs. In: *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.*, Vol. 1 (Taylor D.L., ed.), pp. 559-564. Miami, Florida: Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science.
- KAUFMAN L., EBERSOLE J., BEETS J. & MCIVOR C.C., 1992. - A key phase in the recruitment dynamics of coral reef fishes: post-settlement transition. *Environ. Biol. Fish.*, 34: 109-118.
- KAUFMAN L.S., 1983. - Effects of hurricane Allen on reef fish assemblages near Discovery Bay, Jamaica. *Coral Reefs*, 2: 43-47.
- KNOWLTON N., LANG J.C., CHRISTINE ROONEY M. & CLIFFORD P., 1981. - Evidence for delayed mortality in hurricane-damaged Jamaican staghorn corals. *Nature*, 294: 251-252.
- LAPOINTE B.E., 1997. - Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1119-1131.
- LAPOINTE B.E., BARILE P.J. & MATZIE W.R., 2004. - Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: discrimination of local versus regional nitrogen sources. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 308: 23-58.
- LAWSON G.L., KRAMER D.L. & HUNTE W., 1999. - Size-related habitat use and schooling behavior in two species of surgeonfish (*Acanthurus bahianus* and *A. coeruleus*) on a fringing reef in Barbados, West Indies. *Environ. Biol. Fish.*, 54: 19-33.
- LEGRAND H., ROUSSEAU Y., PÉRÈS C. & MARÉCHAL J.-P., 2008. - Suivi écologique des récifs coralliens des stations IFRECOR en Martinique de 2001 à 2006. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 63: 67-84.
- LETOURNEUR Y., 2000. - Spatial and temporal variability in territoriality of a tropical benthic damselfish on a coral reef (Reunion Island). *Environ. Biol. Fish.*, 57: 377-391.
- LETOURNEUR Y., HARMELIN-VIVIEN M. & GALZIN R., 1993. - Impact of hurricane Firinga on fish community structure on fringing reefs of Reunion Island, S.W. Indian Ocean. *Environ. Biol. Fish.*, 37: 109-120.
- LEWIS A.R., 1998. - Effects of experimental coral disturbance on the population dynamics of fishes on large patch reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 230: 91-110.
- LEWIS S.M., 1986. - The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecol. Monogr.*, 56: 183-200.
- LIRMAN D., 2001. - Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs*, 19: 392-399.
- LITTLER M.M. & LITTLER D.S., 1984. - Models of tropical reef biogenesis: the contribution of algae. *Prog. Phycol. Res.*, 3: 323-364.
- LITTLER M.M., LITTLER D.S. & LAPOINTE B.E., 1992. - Modification of tropical reef community structure due to cultural eutrophication: the southwest coast of Martinique. In: *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp.*, Vol. 1 (Richmond R.H., ed.), pp. 335-343. Guam: Univ. of Guam Press.
- MANTYKA C. & BELLWOOD D., 2007. - Direct evaluation of macroalgal removal by herbivorous coral reef fishes. *Coral Reefs*, 26: 435-442.
- McCLANAHAN T.R., MUTHIGA N.A., KAMUKURU A.T., MACHANO H. & KIAMBO R.W., 1999. - The effects of marine parks and fishing on coral reefs of northern Tanzania. *Biol. Conserv.*, 89: 161-182.
- McCOOK L.J., 1999. - Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 18: 357-367.
- McGEHEE M., 1995. - Juvenile settlement, survivorship and in situ growth rates of four species of Caribbean damselfishes in the genus *Stegastes*. *Environ. Biol. Fish.*, 44: 393-401.
- McMANUS J.W. & POLSENBERG J.F., 2004. - Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. *Prog. Oceanogr.*, 60: 263-279.
- MONTGOMERY W.L., 1980. - The impact of non-selective grazing by the giant blue damselfish, *Microspathodon dorsalis*, on algal communities in the Gulf of California, Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 30: 290-303.
- MORRISON D., 1988. - Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. *Ecology*, 69: 1367-1382.
- NAGELKERKEN I., BOUMA S., VAN DEN AKKER S. & BAK R.P.M., 2000. - Growth and survival of unattached *Madracis mirabilis* fragments transplanted to different reef sites, and the implication for reef rehabilitation. *Bull. Mar. Sci.*, 66: 497-505.

- NAGELKERKEN I., VERMONDEN K., MORAES O.C.C., DEBROT A.O. & NAGELKERKEN W.P., 2005. - Changes in coral reef communities and an associated reef fish species, *Cephalopholis cruentata* (Lacépède), after 30 years on Curaçao (Netherlands Antilles). *Hydrobiologia*, 549: 145-154.
- NOAA, 2009. - Coral Reef Watch. Online: <http://coralreefwatch.noaa.gov/satellite/index.html>. 24 Nov. 2009.
- NYSTRÖM M. & FOLKE C., 2001. - Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems*, 4: 406-417.
- NYSTRÖM M., FOLKE C. & MOBERG F., 2000. - Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends Ecol. Evol.*, 15: 413-417.
- ÖHMAN M.C. & RAJASURIYA A., 1998. - Relationships between habitat structure and fish communities on coral and sandstone reefs. *Environ. Biol. Fish.*, 53: 19-31.
- PANDOLFI J.M., BRADBURY R.H., SALA E. *et al.* (12 authors), 2003. - Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, 301: 955-958.
- RISK A., 1998. - The effects of interactions with reef residents on the settlement. *Environ. Biol. Fish.*, 51: 377-389.
- ROGERS C.S., 1993. - Hurricanes and coral reefs: the intermediate disturbance hypothesis revisited. *Coral Reefs*, 12: 127-137.
- STEELE M.A., 1999. - Effects of shelter and predators on reef fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 233: 65-79.
- TER BRAAK C.J.F., 1986. - Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.
- TER BRAAK C.J.F., 1996. - Unimodal Models to Relate Species to Environment. (Rev., ed.) 266 p. Wageningen, The Netherlands: DLO-Agricultural Mathematics Group.
- TER BRAAK C.J.F. & SMILAUER P., 2003. - CANOCO for Windows 4.51. Biometris. Wageningen, The Netherlands: Plant Research International.
- TITLYANOV E.A., TITLYANOVA T.V., YAKOVLEVA I.M., NAKANO Y. & BHAGOOLIR., 2005. - Regeneration of artificial injuries on scleractinian corals and coral/algal competition for newly formed substrate. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 323: 27-42.
- WALSH K.J.E. & RYAN B.F., 2000. - Tropical cyclone intensity increase near Australia as a result of climate change. *J. Clim.*, 13: 3029-3036.
- WALSH W.J., 1983. - Stability of a coral reef fish community following a catastrophic storm. *Coral Reefs*, 2: 49-63.
- WEBSTER P.J., HOLLAND G.J., CURRY J.A. & CHANG H.R., 2005. - Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science*, 309: 1844-1846.
- WILKINSON C., 2008. - Status of Coral Reefs of the World. 296 p. Townsville, Australia: Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre.
- WILKINSON C. & SOUTER D., 2008. - Status of Caribbean Coral Reefs after Bleaching and Hurricanes in 2005. 152 p. Townsville, Australia: Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforest Research Centre.
- WILLIAMS A.H., 1984. - The effects of hurricane Allen on back reef populations of Discovery Bay, Jamaica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 75: 233-243.
- WILSON S.K., GRAHAM N.A.J., PRATCHETT M.S., JONES G.P. & POLUNIN N.V.C., 2006. - Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs: Are reef fishes at risk or resilient? *Global Change Biol.*, 12: 2220-2234.
- WILSON S.K., GRAHAM N.A.J. & POLUNIN N.V.C., 2007. - Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Mar. Biol.*, 151: 1069-1076.
- WOODLEY J.D., CHORNESKY E.A., CLIFFORD P.A. *et al.* (20 authors), 1981. - Hurricane Allen's impact on Jamaican coral reefs. *Science*, 214: 749-755.
- WYATT J.R., 1983. - The biology, ecology and bionomics of the squirrelfishes, Holocentridae. *In: Caribbean Coral Reef Fishery Resources*, Vol. *ICLARM Studies and Reviews* 7 (Munro J.L., ed.), pp. 50-58. Manila, Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management.

Reçu le 14 décembre 2009.

Accepté pour publication le 14 avril 2010.

RESUME

Une analyse des relations entre les peuplements ichthyologiques et leur habitat sur les structures récifales de la Martinique est proposée à travers cette étude. Les données benthiques et ichthyologiques de 14 sites ont été recueillies en plongée à l'aide de transects. Les analyses univariées et multivariées réalisées sur les données benthiques ont permis de différencier les sites selon le type de récif et le degré de dégradation. A partir des pourcentages de recouvrement des principales catégories benthiques de chaque site, une échelle de dégradation des sites a été établie. Selon l'état de santé du récif, la structure du peuplement corallien varie dans sa composition en espèces, familles et morphotypes. Les analyses croisant de manière directe ou indirecte les matrices benthiques et ichthyologiques ont également permis de mettre en évidence des spécificités du peuplement de poissons propres au type de récif et à son état de santé. Certaines espèces se sont avérées typiques des récifs bio-construits et d'autres des récifs rocheux. Ces dissemblances sont à l'origine des différences de densités, de spectre de taille et de la structure trophique observées. L'étude de la structure ichthyologique en fonction de la dégradation des récifs a révélé des différences dans la présence, les densités et les biomasses des espèces, se répercutant ensuite sur le spectre de taille du peuplement et la structure trophique. Certaines espèces indicatrices d'un récif dégradé ou non dégradé ont été identifiées. Cette dégradation profite souvent à des espèces ubiquistes et opportunistes telles que des herbivores qui vont prendre de l'importance aux dépens des carnivores et des omnivores.

Mots-clés : Martinique, Récifs coralliens, Structure benthique, Peuplement ichthyologique, Indices de dégradation de l'habitat, Analyses canoniques de redondance, Espèces indicatrices, Herbivores.

ABSTRACT

Fish assemblages of coral reefs of Martinique (French West Indies): variability with habitat structure and quality. The main aim of this work was to study the relationship between coral reef fish assemblages and their habitat in Martinique. Benthic and fish data of 14 sites were collected using the scuba diving transects method. Different univariate and multivariate analyses performed on the benthic data permitted to characterize sites according to the reef type and degradation level. A degradation scale was defined based on the cover percentage of major benthic categories on each site. The structure of coral assemblages varied in species, families and morphotypes composition depending on the degradation level of the reef. Direct or indirect cross analyses between benthic and fish matrices also permitted to show that fish assemblages' specific characteristics are related to the reef type and its health status. Some species appeared to be typical of bio-constructive reefs while other characteristic of rocky reefs. Moreover, these dissimilarities are the cause of the observed differences in densities, size spectra, and trophic structure. The study of fish structure in relation to reef degradation revealed differences in presence, densities and biomasses of species which in turn affected assemblages' size spectra and trophic structure. Finally, indicator species of degraded and non degraded reefs were identified. This degradation frequently benefits ubiquitous and opportunistic fish species like herbivores which develop over carnivores and omnivores.

Keywords: Martinique, coral reefs, benthic structure, fish assemblages, health reef index, redundancy analysis, indicator species, herbivores.