

CONVENTIONS
SCIENCES DE LA MER
BIOLOGIE MARINE

N° 5

1992

Etude des populations de bivalves intertidaux
sur le littoral sud-ouest de Nouvelle Calédonie

Jérôme Baron
Jaques Clavier

Convention ORSTOM / FIDES

L'INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

CENTRE DE NOUMÉA

ORSTOM

CONVENTIONS
SCIENCES DE LA MER
BIOLOGIE MARINE

N° 5

1992

Etude des populations de bivalves intertidaux
sur le littoral sud-ouest de Nouvelle Calédonie

Jérôme Baron
Jaques Clavier

Convention ORSTOM / FIDES

The logo for ORSTOM, consisting of the word "ORSTOM" in a stylized, bold, sans-serif font. The letters are filled with a halftone dot pattern, giving it a textured appearance.

L'INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

CENTRE DE NOUMÉA

© ORSTOM, Nouméa, 1992

/Baron, J.
/Clavier, J.

Etude des populations de bivalves intertidaux sur le littoral sud-ouest de Nouvelle
Calédonie
Nouméa : ORSTOM. Janvier 1992, 76 p.
Conv : Sci. Mer : Biol. mar. ; 5

Ø34BIOINVØ3

BIOLOGIE MARINE ; ECOLOGIE ; MOLLUSQUE MARIN ; DYNAMIQUE DE POPULATION
/ NOUVELLE CALEDONIE ; LAGON SUD OUEST

Imprimé par le Centre ORSTOM
de Nouméa
Janvier 1992



SOMMAIRE



RESUME.....	3
INTRODUCTION GENERALE	5
1. BIOLOGIE ET ECOLOGIE	8
1.1. Présentation des espèces étudiées, morphologie générale.....	8
1.2. Influence des facteurs du milieu sur la répartition	9
1.2.1. Matériel et méthodes	10
1.2.2. Résultats	13
1.2.3. Discussion et conclusion	17
1.3. Reproduction	21
1.3.1. Matériel et méthodes	21
1.3.2. Résultats	23
1.3.3. Discussion et conclusion	34
1.4. - Croissance	38
1.4.1. Matériel et méthodes	38
1.4.2. Résultats	40
1.4.3. Discussion et conclusion	49
1.5. Mortalité	52
1.5.1. Matériel et méthodes	52
1.5.2. Résultats	53
1.5.3. Discussion et conclusion	55
2. DYNAMIQUE DE POPULATION	57
2.1. Estimation des stocks naturels	57
2.1.1. Matériel et méthodes	57
2.1.2. Résultats	59
2.1.3. Discussion et conclusion	62

2.2. Modélisation	63
2.2.1. Matériel et méthodes	63
2.2.2. Résultats et discussion	64
2.2.3. Conclusion	67
CONCLUSION GENERALE	68
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	71

RESUME

Notre étude porte sur les bivalves des substrats meubles sur la côte du sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie. Trois espèces, *Atactodea striata* (clovisse), *Gafrarium tumidum* (grisetite) et *Anadara scapha* (palourde) ont plus particulièrement retenu notre attention. Ces espèces ont présenté par le passé un intérêt notable dans l'alimentation des populations mélanésienne mais elles ne font plus qu'occasionnellement l'objet d'une pêche à pied récréative aux basses-mers. La finalité de nos travaux est de définir et d'orienter, pour ces bivalves, les premiers termes d'une mise en exploitation rationnelle des stocks. Nous nous sommes attachés en priorité à acquérir des connaissances biologiques et écologiques. La biologie présente en effet des implications directes dans les problèmes d'exploitation. L'écologie, et notamment le rôle de l'environnement dans la distribution des organismes, est importante à considérer dans le cas d'espèces pouvant faire l'objet d'élevage semi-extensif.

A. striata et *G. tumidum* sont des bivalves gonochoriques, aptes à se reproduire à une taille de 20 mm, soit 2 ans d'âge relatif pour *G. tumidum*. *A. scapha* montre un hermaphrodisme successif protandre et peut se reproduire à 1.5 année pour une longueur de 22 mm. Comme la majorité des bivalves tropicaux, *A. striata* et *G. tumidum* ont une activité sexuelle pratiquement continue au cours de l'année; elle se traduit par une succession de pontes partielles et par un apport de juvéniles constant (et faible). La reproduction d'*A. scapha* est plus tranchée : elle présente une activité maximale en saison chaude et une période de repos sexuel en saison fraîche. La ponte la plus massive se produit en janvier mais des pontes partielles interviennent d'octobre à mars. Pour les trois espèces, l'activité sexuelle maximale est observée en saison chaude et nous avons conclu au rôle prépondérant joué par la température sur le cycle sexuel des bivalves. Le fait qu'il existe des pontes pendant l'ensemble de l'année montre que la gamétogénèse est influencée par d'autres paramètres de l'environnement.

La croissance et la mortalité d'*A. striata* n'ont pas été estimées lors de ce travail. La croissance de *G. tumidum* est relativement lente et se maintient à un taux constant au cours de l'année. La croissance d'*A. scapha* est lente mais, à la différence de *G. tumidum*, elle montre une variation saisonnière assez marquée avec un accroissement maximal en saison fraîche, lors de la période de repos sexuel. Les stries d'arrêt de croissance, bien visibles sur les coquilles, sont vraisemblablement formées en début de saison chaude, lors de la reprise de l'activité sexuelle. Ce phénomène ne concerne cependant pas tous les individus à chaque saison de reproduction. La longévité des espèces est de l'ordre de 7 à 8 ans mais l'accroissement annuel est très faible après environ 5 ans. Les mortalités naturelles de *G. tumidum* et d'*A. scapha* sont élevées, de l'ordre de 1.23 an⁻¹ et 1.17 an⁻¹ respectivement.

A. striata est exclusivement trouvé sur la partie médiolittorale des plages de sable, découvrant lors de chaque basse mer. Les densités et les biomasses maximales sont observées dans des sédiments comportant environ 75% de particules de taille comprise entre 2.5 et 0.5 mm et 8% de particules de taille supérieure à 2.5 mm. Les populations sont composées en majorité d'individus jeunes et la structure démographique est similaire sur l'ensemble des plages du sud-ouest. Sur le littoral sud-ouest de la Grande Terre, *G. tumidum* est préférentiellement rencontré en agrégats comportant jusqu'à 6 ind./0.5 m². Les densités et les biomasses maximales sont observées sur des substrats situés à la limite inférieure des zones découvrant lors des basses mers de mortes-eaux. La granulométrie intervient peu sur la répartition de l'espèce qui peut alors être définie comme ubiquiste, du moins à l'état adulte. Une teneur en vase supérieure à 15% est toutefois limitative pour sa répartition, du fait du colmatage des branchies par les particules fines. Les jeunes montrent des exigences plus strictes quant à la bathymétrie et à l'envasement des substrats; ils sont en effet rencontrés à des niveaux bathymétriques inférieurs dans des sédiments comportant 5% de vase; une émigration passive de leur part vers l'habitat des adultes, liée à l'hydrodynamisme, est suggérée. Sur la côte sud-ouest, *A. scapha* est plutôt rencontré en agrégats de moins de 3 ou plus de 7 ind./0.5 m². *A. scapha* est inféodé à la limite inférieure du domaine intertidal, sur des substrats découvrant seulement lors des basses mers de vives-eaux. Les densités et les biomasses maximales sont trouvées dans des sédiments fins, comportant 20% de vase et 40% de particules de tailles comprises entre 0.5 et 0.063 mm. Les sédiments présentent aussi une fraction grossière, nécessaire à la fixation de l'animal. Les jeunes *A. scapha* sont rencontrés à un niveau bathymétrique inférieur dans des sédiments moins vaseux et une migration active de leur part vers l'habitat des adultes est avancée.

La longueur totale des plages de sable de la côte sud-ouest de la Grande Terre est de 46.5 km. La biomasse exploitable du stock d'*A. striata*, évaluée à partir d'un échantillonnage aléatoire simple portant sur 50 unités, est de 3.2 tonnes. En considérant une taille de capture de 24 mm et une densité de bivalves suffisante pour attirer d'éventuels pêcheurs, la biomasse potentiellement exploitable est de 500 kg. Cette faible valeur est le fait, d'une part de la faible longueur de plage du littoral et d'autre part, des poids individuels peu élevés. Dans l'état actuel de nos connaissances, *A. striata* présente donc un intérêt seulement pour la pêche récréative.

La superficie des substrats potentiels à *G. tumidum* et à *A. scapha* a été estimée à 9.85 km² sur le littoral sud-ouest de la Grande Terre. Les biomasses de la fraction vulnérable des populations, calculées à partir d'un échantillonnage aléatoire simple portant sur 100 unités d'échantillonnages, sont de 270 et 418 tonnes respectivement pour *G. tumidum* et *A. scapha*. Ces deux espèces représentent environ 70% de la biomasse totale des bivalves comestibles sur les substrats meubles sablo-vaseux du littoral sud-ouest. Les stocks sont du même ordre de grandeur que ceux estimés en milieu tropical pour d'autres bivalves, si l'on considère une surface similaire de substrat. Pour une taille de capture de 28 mm et un seuil de rentabilité de 6 ind./0.5 m², le stock potentiellement exploitable de *G. tumidum* est de 150 tonnes. La production globale annuelle du stock est de 66 tonnes, pour une taille de capture de 25 mm et un effort de pêche élevé. Le stock potentiellement exploitable d'*A. scapha* est de 250 tonnes, si l'on considère une taille de capture de 32 mm et un seuil de rentabilité de 6 ind./0.5 m². La production globale annuelle du stock est de 98 tonnes, pour une taille de capture de 30 mm et un effort de pêche élevé. Malgré une faible valeur marchande, *G. tumidum* et *A. scapha* constituent donc actuellement une ressource locale de valeur certaine. Les stocks sont capables de supporter une exploitation artisanale qui devrait couvrir les besoins du marché local. Ils comportent néanmoins une importante biomasse accumulée qui sera la cible prioritaire d'éventuels exploitants et la production à l'équilibre d'une pêcherie sera très inférieure à la capture initiale.

INTRODUCTION GENERALE

En Nouvelle-Calédonie, les bivalves de la zone de balancement des marées ont historiquement constitué une ressource alimentaire pour les populations humaines littorales, comme l'atteste la présence d'importants amas de coquilles à proximité d'anciens emplacements de tribus (Gifford & Shutler, 1956). Locard (1896) précise d'ailleurs à ce sujet : "... Si les Néo-Calédoniens ont fait ou font encore entrer dans leur alimentation pour une si large part les mollusques de toutes sortes, c'est, sans doute, plus encore par nécessité que par goût. Avant l'arrivée des européens, ils étaient privés de la plupart des ressources comestibles qui commencent aujourd'hui à se répandre chez eux. L'absence de tout animal domestique ou sauvage devait nécessairement les astreindre à tirer le plus utile parti des faibles ressources que la terre ou la mer pouvaient leur fournir...". Outre leur intérêt dans l'alimentation, les bivalves ont fourni, par l'intermédiaire de leurs coquilles, des outils (racloirs, grattoirs, polissoirs, couteaux), et dans une moindre mesure des objets de parure ou des insignes de pouvoir.

De nos jours, la conjoncture n'est guère favorable aux activités de pêche sur les bivalves des substrats meubles en Nouvelle-Calédonie. Depuis quelques dizaines d'années, l'approvisionnement en produits de substitution est, en effet, devenu de plus en plus facile; par ailleurs, le développement de l'élevage bovin sur la côte ouest de la Grande Terre a impliqué une "privatisation" des terres donc une diminution du libre accès au littoral; enfin, les bivalves des substrats meubles possèdent une faible valeur marchande, par rapport aux autres ressources marines (poissons, trocas ou holothuries), notamment celles des substrats durs (Ostréidés et Tridacnédés). Il existe pourtant en Nouvelle-Calédonie une demande non négligeable pour ce type de produit : en 1989, le territoire a importé 173 tonnes de bivalves dont 115 tonnes d'Ostréidés et 18.1 tonnes de Vénéridés et de Mésodesmatidés (Anonyme, 1990).

Une étude, financée sur fonds FIDES, a donc été entreprise par le Centre ORSTOM de Nouméa pour définir l'importance des stocks des lamellibranches sur les substrats meubles et tenter de définir leurs potentialités d'exploitation. Nous présentons dans le présent document les résultats relatifs à l'écologie, la biologie et la dynamique des populations des principaux bivalves des substrats meubles littoraux. Pour des raisons pratiques, nos travaux ont porté sur le littoral sud-ouest de la Grande Terre. Wantiez (1988) a récemment travaillé sur les bivalves littoraux des substrats meubles de Nouvelle-Calédonie; cet auteur s'est plus particulièrement intéressé à *Atactodea striata* et à *Gafrarium tumidum*. Ces deux espèces font l'objet d'une pêche récréative de la part des Calédoniens et elles sont parfois rencontrées sur les marchés locaux. Nous avons donc entrepris de compléter nos connaissances les concernant. Après quelques observations préliminaires, il est apparu qu'une troisième espèce, *Anadara scapha*, semblait assez abondante sur la zone de balancement des marées; elle a également été étudiée.

Atactodea striata (Gmelin, 1791) localement connu sous la dénomination de "clovisse", est un bivalve Mésodesmatidé. Tout comme les Donacidés, les nombreux membres de cette famille sont inféodés aux plages de sables. Les Mésodesmatidés ont fait l'objet récemment de révisions taxinomiques (Beu, 1972; Beu & de Rooij-Schuiling, 1982). Ainsi, Beu (1972) a défini *Atactodea* comme un sous-genre appartenant au genre *Paphies*. Peu de travaux ont, à notre connaissance, concerné spécifiquement *A. striata* bien que de nombreux auteurs aient signalé *A. glabrata*, ou même *Mesodesma glabrata*. Abbott & Dance (1986) distinguent *A. striata* Gmelin 1791 et *A. striata* forme *glabrata* Gmelin 1791. Nous avons, pour notre part, considéré *A. striata*, *A. glabrata* et *M. glabrata* comme une même espèce. En Nouvelle-Calédonie, Picard *et al.* (1981) et Thomassin (1981) ont signalé *A. striata* sur les plages de sable médiolittorales. Enfin, le travail de Wantiez (1988) a apporté de premières précisions sur la biologie et l'écologie de cette espèce en Nouvelle-Calédonie.

Gafrarium tumidum Röding, 1798, dénommé localement "grisette", est un bivalve Vénéridé. Il a été rencontré dans la zone Indo-Pacifique par de nombreux auteurs mais, à notre connaissance, la seule étude spécifique, due à Alagarswami (1965), rapporte la présence de perles chez cette espèce. De telles inclusions n'ont malheureusement pas été rencontrées chez *G. tumidum* en Nouvelle-Calédonie... Sur la Grande Terre, *G. tumidum* a été récolté par Picard *et al.* (1981) et Thomassin (1981) au niveau des atterrissements littoraux sablo-vaseux. Enfin, Wantiez (1988) a apporté de premières précisions sur les relations de cette espèce avec le substrat.

Anadara scapha Meuschen, 1781 est un bivalve Arcidé dont le nom vernaculaire en Nouvelle-Calédonie est "palourde". Cette espèce a rarement été signalée dans la littérature. Toutefois Lamy (1904) et Rost & Soot-Ryen (1955) précisent qu'*A. scapha* Meuschen pourrait être une variété d'*Anadara antiquata* (Linné, 1758). Nous avons donc considéré *A. scapha* et *A. antiquata* comme synonymes. L'espèce *A. antiquata* a été citée par de nombreux auteurs mais, d'une manière similaire à *A. striata* et à *G. tumidum*, elle n'a fait l'objet que de très peu de travaux. Toral-Barza & Gomez (1985) ont toutefois étudié le cycle reproducteur de ce bivalve aux Philippines. En Nouvelle-Calédonie, Gifford & Shutler (1956) ont signalé *Arca scapha* comme l'espèce la plus abondante dans les anciens amas coquilliers. Plus récemment, Plaziat (1974) a remarqué *A. antiquata* comme habitant les vasières littorales situées devant les mangroves. Enfin, Chardy & Clavier (1988) ont signalé *Anadara sp cf. scapha* comme l'une des espèces pondéralement dominantes des fonds meubles non exondables du lagon.

La répartition géographique mondiale des trois espèces peut être reconstituée à partir de leurs signalisations (Tableau 1). D'une manière générale, *A. striata*, *G. tumidum* et *A. scapha* ont une distribution très similaire, peuplant l'ensemble de la province Indo-Pacifique, des côtes africaines jusqu'au Pacifique sud-ouest (Figure 1). *A. scapha* présente toutefois une plus large dispersion, cette espèce étant rencontrée de la Mer Rouge aux îles Fidji. Les trois espèces sont représentées à la figure 2.

Tableau 1. - Liste des signalisations d'*A. striata*, *G. tumidum* et *A. scapha* dans le monde.

Localisation	Référence
Mer rouge	Lamy, 1904, 1917; Grelet <i>et al.</i> , 1987
atoll d'Aldabra	Hughes & Gamble, 1977
Madagascar	Pichon, 1962; Thomassin, 1978
Seychelles	Roost & Soot-Ryen, 1955
île Maurice	de Baissac <i>et al.</i> , 1962
Sri Lanka	Davy & Graham, 1983
Inde	Alagarwami, 1965; Nayar & Rao, 1985
Thaïlande	Nielsen, 1976
Malaisie	Purchon & Purchon, 1981
Indonésie	Davy & Graham, 1983
Hong Kong	Ansell, 1983
Philippines	Toral-Barza & Gomez, 1985
Papouasie	Swadling & Chowning, 1981
Australie NE	Fischer, 1966; Gibbs, 1978
Nouvelle-Calédonie	Plaziat, 1974; Picard <i>et al.</i> , 1981; Thomassin, 1981; Wantiez, 1988
Vanuatu	Solem, 1959
Fidji	Dougherty, 1988

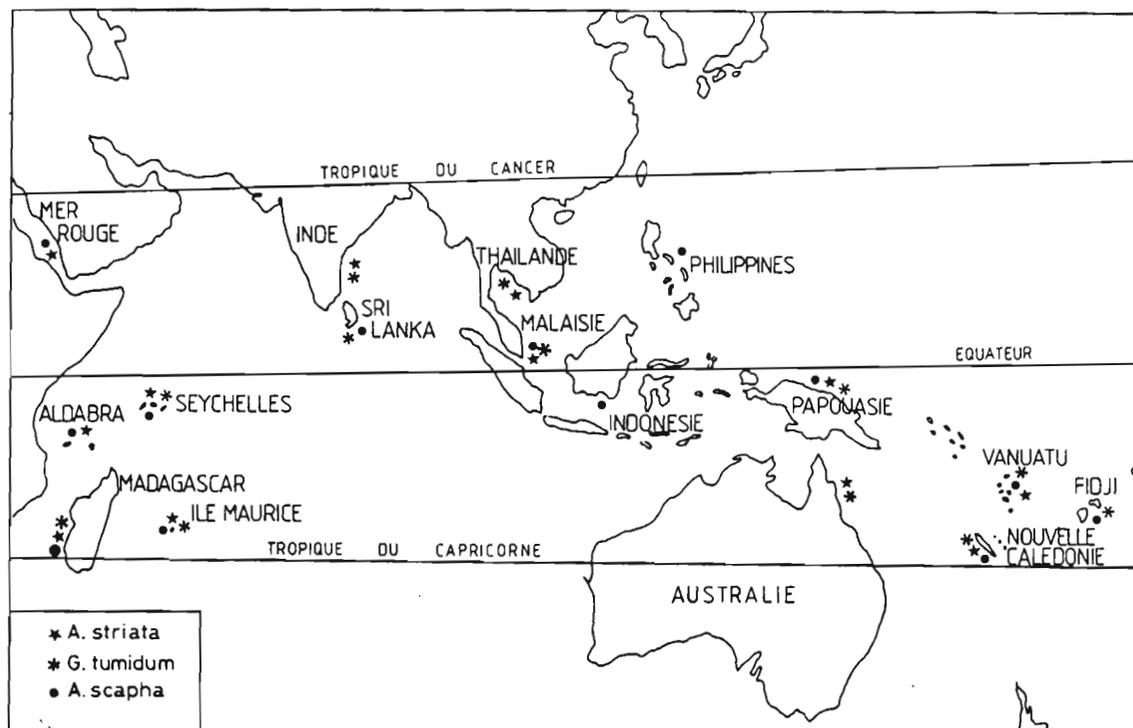


Figure 1. - Distribution géographique de *A. striata*, *G. tumidum* et *A. scapha*

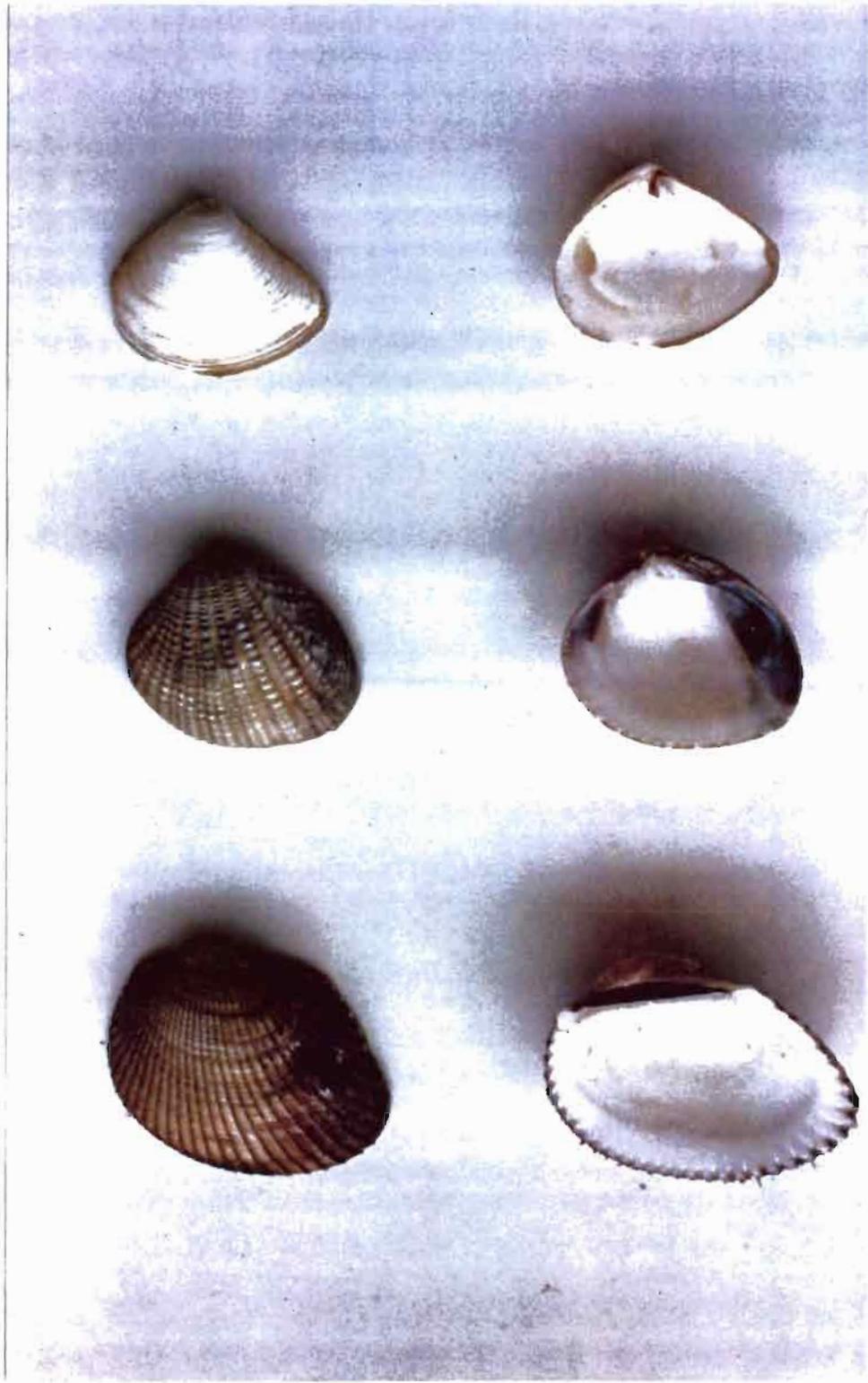


Figure 2. - *Atactodea striata*(Gmelin, 1791) (A), *Gafrarium tumidum* Roding, 1798 (B) et *Anadara scapha* Meuschen, 1781 (C)

1. BIOLOGIE ET ECOLOGIE

1.1. Présentation des espèces étudiées, morphologie générale

L'inventaire des mollusques bivalves dans les lagons de Nouvelle-Calédonie est une oeuvre de longue haleine. Un tel catalogue sera proposé à l'issue du dépouillement des campagnes de dragages entreprises dans les divers lagons du Territoire (Richer de Forges, en préparation) mais il ne nous est pas possible à ce jour de dégager l'importance des différentes familles. Nous nous contenterons donc d'une rapide description des trois principales espèces étudiées dans le présent document.

Atactodea striata appartient à la famille des Mesodesmatidés. Il est caractérisé par une coquille triangulaire avec un côté antérieur arrondi et un côté postérieur plus ou moins caréné. Le test est épais et porte des ornements concentriques bien marquées. La couleur générale est blanche avec un périostracum brun surtout visible ventralement. Le sinus palléal est peu marqué. Le pied triangulaire est bien développé. La taille maximale (longueur antéro-postérieure) relevée pour l'espèce est de 34 mm.

Gafrarium tumidum appartient à la vaste famille des Vénéridés. Sa coquille assez épaisse, ovale et globuleuse est marquée de crêtes radiales plus ou moins marquées, régulièrement fractionnées par des sillons concentriques qui lui confèrent un aspect gaufré. Le bord de la coquille est dentelé. Le sinus palléal est pratiquement absent. La coquille présente extérieurement une coloration brun clair; l'intérieur est blanc avec la bordure postérieure marron foncé. Elle atteint une taille maximale de 48 mm.

Anadara scapha, comme tous les membres de la famille des Arcidae, possède une coquille non nacrée, équivalve, ornée de nombreuses côtes radiales finement marquées de stries concentriques. Sa charnière taxodonte caractéristique, très peu arquée, porte de nombreuses dents. La face externe de la coquille est brune et l'intérieur blanc. L'espèce atteint une taille de 70 mm.

1.2. Influence des facteurs du milieu sur la répartition

La connaissance des paramètres qui déterminent la distribution spatiale des espèces macrobenthiques présente un intérêt certain pour leur mise en valeur rationnelle, notamment par élevage semi-extensif (Davy & Graham, 1983). De nombreux stocks de bivalves sont exploités sur les zones intertidales du Pacifique sud-ouest (Broom, 1985) mais les travaux concernant leur écologie restent rares. A l'occasion des sorties nécessaires aux estimations de stocks, nous avons collecté de nombreuses informations sur les caractéristiques des populations d'*Atactodea striata*, de *Gafrarium tumidum* et d'*Anadara scapha*, ainsi que sur leurs environnements respectifs. Nous allons dégager et hiérarchiser les principaux paramètres responsables de la répartition de ces espèces.

Nous nous sommes particulièrement intéressés à la granulométrie du substrat. L'importance de ce paramètre sur la répartition des organismes benthiques a été démontrée par de nombreux auteurs (Sanders, 1958; Rhoads & Young, 1970; Bloom *et al.*, 1972; Thomassin, 1978). Les effets de la profondeur, de la teneur en carbonates des sédiments et d'une présence éventuelle de phanérogames ont aussi été évalués. Les influences des différents facteurs ont été appréciées par des analyses factorielles des correspondances. Nous considérerons successivement *A. striata*, *G. tumidum* et *A. scapha*.

1.2.1 Matériel et méthodes

A. striata

Les facteurs de répartition d'*A. striata* ont été étudiés en s'appuyant sur le plan d'échantillonnage mis en oeuvre pour notre estimation de stock (cf. § 2.1). Les plages de sable de la côte sud-ouest de la Grande Terre, considérées comme des ensembles linéaires, ont fait l'objet d'un échantillonnage aléatoire simple. Au total, 50 unités ont été étudiées; chacune a été définie comme une bande de sable de 0.5 m de large, perpendiculaire à la ligne de rivage et couvrant toute la hauteur de la plage. Les bivalves ont été collectés après tamisage du sédiment sur une maille de 5 mm.

Les caractéristiques d'*A. striata* ont été décrites par deux catégories de paramètres : des paramètres globaux (densité et biomasse) et des paramètres démographiques (densités des jeunes et des adultes). La longueur antéro-postérieure de chaque coquille (L) a été mesurée au pied à coulisse avec une précision de 0.5 mm; les biomasses correspondantes (B) ont été ensuite calculées à partir de la relation allométrique $B = 4.5646 \cdot 10^{-4} L^{2.8124}$. L'information disponible comprend donc la densité (N) et la biomasse (B) des individus pour chaque unité de 0.5 m, ainsi que leur répartition en classes de tailles. Les distributions des fréquences des longueurs, qui fournissent une représentation de la structure démographique de la population, ont été simplifiées; pour cela, les individus ont été regroupés en deux grandes classes correspondant d'une part aux jeunes sexuellement immatures (Je) et d'autre part aux adultes de taille supérieure à 20 mm (Ad).

En ce qui concerne les paramètres du milieu, une étude granulométrique a été réalisée sur un échantillon de sédiment prélevé à 2 m au-dessus du bas de la plage. Le substrat a été collecté sur environ 10 cm d'épaisseur, *A. striata* n'étant pas rencontré à des profondeurs supérieures (Purchon & Purchon, 1981; Narayanan & Sivadas, 1986). Les fractions sédimentaires de chaque échantillon, définies à partir de la classification de Wentworth (1922), ont été regroupées en trois grandes classes : les "Graviers" (Gv), particules de taille supérieure à 2.5 mm; les "Sables grossiers et moyens" (Sm), particules de taille comprise entre 2.5 et 0.5 mm; les "Sables fins" (Sf), particules de taille comprise entre 0.5 et 0.063 mm. Afin d'affiner l'interprétation des résultats, l'indice granulométrique "central" correspondant à la taille moyenne des grains ($T_m(\phi)$), a été calculé. Le taux de matière organique (Mo) et le pourcentage de carbonates totaux (Ca) ont par ailleurs été évalués pour chaque unité d'échantillonnage. La teneur en fraction fine n'a pas été considérée comme importante pour la répartition des bivalves étudiés; en effet, les pourcentages de vase de nos prélèvements ont toujours été très faibles, de l'ordre de 1 à 2%. Nous avons également relevé sur chaque unité d'échantillonnage la largeur totale de la plage (La), c'est à dire la longueur de plage tamisée.

Les variables de différentes natures (quantitatives et qualitatives) dont nous disposons ont été rendues homogènes. Pour cela, chaque paramètre a été codé en quatre classes définies de manière à obtenir, dans la mesure du possible, une représentation équilibrée de chacune. Les limites de classes concernant les paramètres de la population et ceux du milieu sont présentées aux tableaux 2 et 3.

La technique d'analyse que nous avons retenue est l'analyse des correspondances (Benzecri *et al.*, 1973) ou analyse factorielle des correspondances (Escofier-Cordier, 1969) appliquée à un tableau de contingence multivariable "population-milieu". Chaque paramètre est décrit par autant de descripteurs qu'il comporte de classes. Un tableau de contingence se rapportant à un couple de paramètres est défini par le nombre de concordances observées pour chaque paire de descripteurs.

Tableau 2. - Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de la population d'*A. striata*. Par exemple, Je3 correspond aux unités d'échantillonnage où l'effectif des individus d'une longueur inférieure à 20 mm est plus grand que 29. N: densité; B: biomasse; Je: jeunes; Ad: adultes.

Code	N (n/0.5 m)	B (g/0.5 m)	Je (n/0.5 m)	Ad (n/0.5 m)
0	0-5	0-10	0-2	0-2
1	5-13	10-20	2-10	2-4
2	13-35	20-40	10-30	4-9
3	≥35	≥40	≥30	≥9

Tableau 3. - Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de l'environnement d'*A. striata*. Gv: Graviers; Sm: Sables grossiers et moyens; Sf: Sables fins; Ca: Carbonates; Mo: Matière organique; La: Largeur; Tm(ϕ): Taille moyenne.

Code	Gv (%)	Sm (%)	Sf (%)	Ca (%)	Mo (%)	La (m)	Tm (ϕ)
0	0-2	0-50	0-15	0-10	0-3.5	0-8	-1.32-0
1	2-3	50-65	15-25	10-15	3.5-4.0	8-10	0-1
2	3-8	65-75	25-40	15-20	4.0-5.0	10-11	>1
3	≥8	≥75	≥40	≥20	≥5.0	≥11	-

G. tumidum et *A. scapha*

Les facteurs déterminant les répartitions spatiales de *G. tumidum* et d'*A. scapha* ont également été étudiés à partir du plan d'échantillonnage mis en oeuvre pour notre estimation de stock (cf. § 2.1). Les substrats meubles intertidaux sablo-vaseux de la côte sud-ouest de la Grande Terre ont fait l'objet d'un échantillonnage aléatoire simple. Au total, 100 unités d'échantillonnage de 0.5 m² ont été examinées. Les bivalves ont été récoltés par tamisage du sédiment sur une maille de 5 mm.

Sur chaque unité d'échantillonnage, en analogie avec *A. striata*, divers paramètres concernant à la fois les populations de bivalves et la nature de leur environnement, ont été relevés. Les longueurs des bivalves (L) ont été estimées avec une précision de 0.5 mm et les biomasses correspondantes (B) ont été calculées à partir des relations allométriques $B = 1.8502 \cdot 10^{-4} L^{3.1966}$ pour *G. tumidum* et $B = 3.4862 \times 10^{-4} L^{2.9621}$ pour *A. scapha*. L'information disponible sur chaque échantillon comprend la densité (N) et la biomasse (B) de chaque espèce par unité de 0.5 m². Les effectifs des individus jeunes sexuellement immatures (de taille inférieure à 20 mm pour *G. tumidum* et 22 mm pour *A. scapha*) et des adultes, ont été considérés séparément.

Les paramètres du milieu étudiés sont principalement de nature granulométrique. Les teneurs en "graviers", "sables grossiers et moyens", "sables fins" et vases ont été définies comme précédemment sur chaque unité d'échantillonnage, à partir d'un échantillon prélevé sur environ 10 cm de profondeur. La quantité de carbonates a été déterminée sur la fraction fine des sédiments. Le niveau bathymétrique (Ba) de chaque unité a été relevé. Enfin, l'existence d'un herbier de phanérogames et le cas échéant, la nature des espèces végétales le composant, ont été notées.

Pour les deux espèces étudiées, chaque paramètre a été codé en deux, trois ou quatre classes à représentations équilibrées. Les limites de classes concernant les paramètres des populations et ceux du milieu sont présentées aux tableaux 4 et 5.

Tableau 4. - Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de la population de *G. tumidum* et d'*A. scapha* N: densité; B: biomasse; Je: jeunes; Ad: adultes.

	Code	N (n/0.5 m ²)	B (g/0.5 m ²)	Je (n/0.5 m ²)	Ad (n/0.5 m ²)
<i>G. tumidum</i>	0	1-2	0-15	0	0-2
	1	2-6	15-50	1	2-6
	2	> 6	> 50	> 1	> 6
<i>A. scapha</i>	0	1	0-30	0	0-2
	1	2-4	30-100	> 0	> 2
	2	> 4	> 100	-	-

Les bivalves étudiés étaient absents sur la majeure partie des unités d'échantillonnage; ainsi, *G. tumidum* n'a été repéré que sur 26 unités et *A. scapha* sur 19. Nous n'avons donc retenu pour les calculs que les unités d'échantillonnage où les bivalves étaient présents pour éviter l'apparition d'un axe "trivial". L'interprétation des structures portera plus sur les facteurs induisant l'abondance relative des espèces que sur ceux qui déterminent leur répartition spatiale.

Tableau 5. - Tableau à double entrée utilisé pour le codage des paramètres de l'environnement de *G. tumidum* et d'*A. scapha*. Gv: Gravier; Sm: Sables grossiers et moyens; Sf: Sables fins; Va: Vase; Ca: Carbonates; Ba: Bathymétrie; He: Herbier (Simple (1): *Halophila ovalis*; Simple (2): *Halodule uninervis* ou *H. pinifolia*; Simple (3): *Cymodocea rotundata*, *Halophila ovalis* ou *Thalassia hemprichii*).

	Code	Gv (%)	Sm (%)	Sf (%)	Va (%)	Ca (%)	Ba (m)	He
<i>G. tumidum</i>	0	0-5	0-28	0-35	0-3.5	0-3	0.00-0.35	Nul
	1	5-15	28-40	35-50	3.5-7	3-20	0.35-0.45	Simple (1)
	2	>15	>40	>50	>7	>20	0.45-0.55	Simple (2)
	3	-	-	-	-	-	>0.55	Mixe
<i>A. scapha</i>	0	0-5	0-25	0-35	0-10	0-25	0.00-0.10	Nul
	1	5-10	25-35	35-45	10-15	25-50	0.10-0.25	Simple (2)
	2	>10	>35	>45	>15	>50	0.25	Simple (3)
	3	-	-	-	-	-	>0.25	Mixe

1.2.2. Résultats

L'analyse des correspondances permet la projection simultanée des descripteurs des lignes (paramètres de l'environnement) et des colonnes (paramètres des populations). Par souci de clarté, les deux types de descripteurs ont été projetés séparément mais les commentaires s'attacheront à décrire les liens entre ces deux structures. Pour chacune des espèces étudiées, la liaison entre les paramètres de l'environnement et les attributs de la population a été estimée d'après la distance séparant leurs projections respectives sur les plans examinés.

A. striata

Les trois premiers axes d'inertie (Figure 3) extraient 84.08% de la variance totale, avec respectivement 40.39%, 30.62% et 13.07% pour les axes 1, 2 et 3. Nous appliquerons nos commentaires au seul plan 1-2, en raison de la faible part de variance expliquée par l'axe 3. La position des attributs de la population (Figure 3A) suggère l'existence d'un gradient d'abondance matérialisé par l'axe 1. Les valeurs nulles ou faibles de la densité et de la biomasse se projettent du côté négatif de l'axe 1, contrairement aux valeurs moyennes ou fortes qui apparaissent sur les deux quadrants opposés. L'axe 2 permet de séparer les fortes densités et biomasses du côté négatif, des valeurs intermédiaires du côté positif. La proximité des descripteurs relatifs aux densités et aux biomasses montre la forte relation entre ces deux paramètres et suggère une constance de la structure démographique dans nos prélèvements. Cette hypothèse est confortée par le relatif voisinage des paramètres démographiques de code équivalent.

Les paramètres les plus contributifs aux axes 1 et 2 sont les teneurs en "sables grossiers et moyens", en "sables fins" et en "gravier" (Figure 3B). L'absence d'*A. striata* (N0, B0) correspond à des faibles teneurs en "gravier" (Gv0) et en "sables grossiers et moyens" (Sm0), et des fortes teneurs en "sables fins" (Sf3). Inversement, l'augmentation des valeurs des paramètres de la population selon l'axe 2 est liée à des valeurs croissantes en "gravier" (Gv1 à Gv2) et en "sables fins" (Sf0 à Sf1), et décroissantes en "sables grossiers et moyens" (Sm3, Sm1 et Sm2).

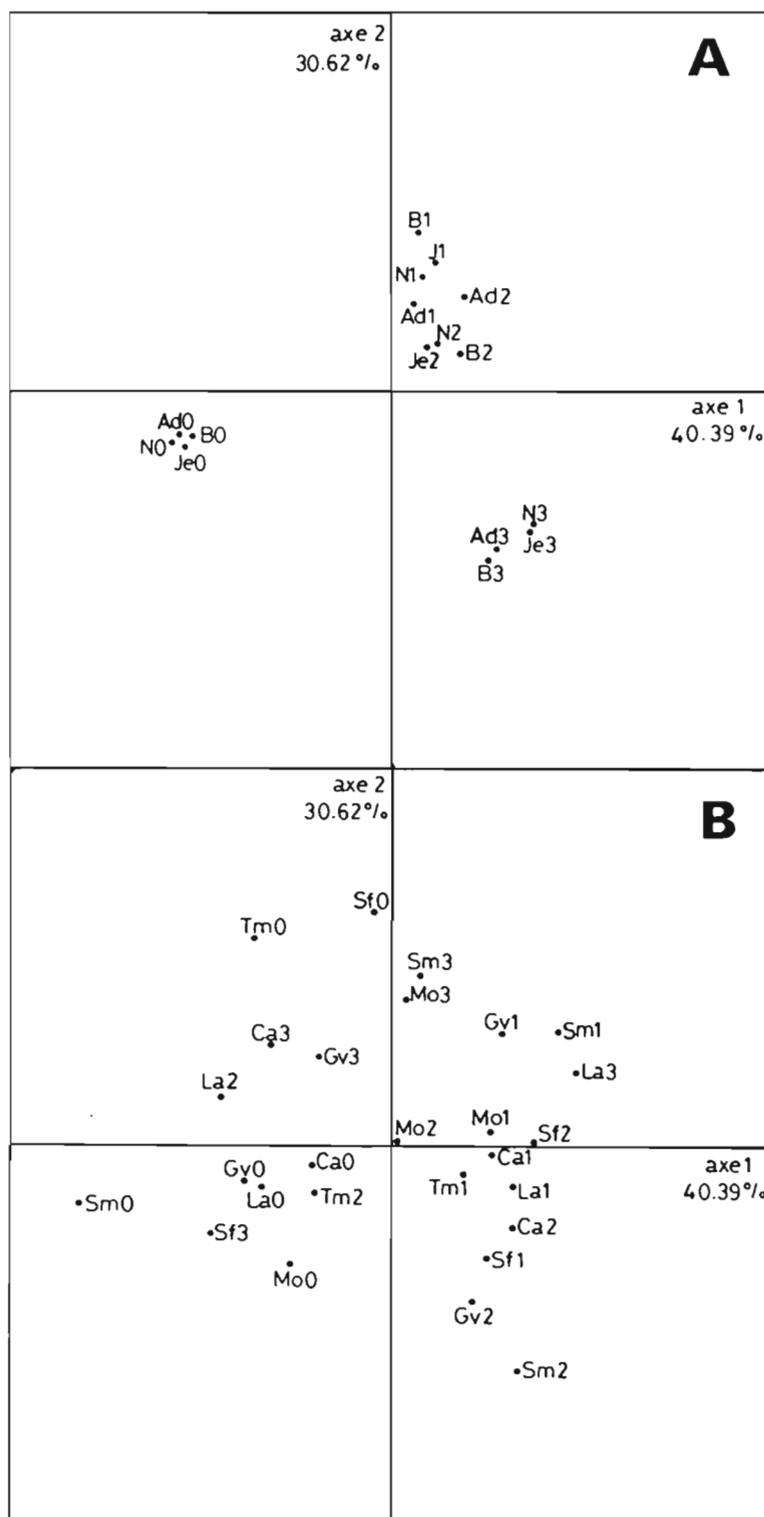


Figure 3. - *Atactodea striata*. Analyse des correspondances. Ordination des attributs de la population (A) et des paramètres de l'environnement (B) dans le plan 1-2.

Les plus fortes densités et biomasses sont rencontrées dans un sédiment comportant de 14 à 19% de carbonates, composé respectivement de 65 à 75% de "sables grossiers et moyens", 2 à 7% de "graviers" et 15 à 25% de "sables fins". *A. striata* paraît relativement indépendant des teneurs en matière organique des sédiments, à partir d'un certain seuil (3.5%). Par ailleurs, l'absence d'*A. striata* semble liée à une faible largeur de plage (jusqu'à 7 m), bien qu'une largeur plus importante n'explique pas l'augmentation des densités et des biomasses.

G. tumidum

L'inertie totale extraite par les trois premiers axes (Figure 4 A et B) est de 80.91%, les axes 1, 2 et 3 expliquant respectivement 46.49%, 20.67% et 13.75% de la variance totale. Nous appliquerons nos commentaires au seul plan 1-2. L'axe 1 semble représenter un gradient d'abondance pour les attributs de la population (Figure 4A). Les densités et les biomasses faibles se projettent du côté négatif de l'axe contrairement aux autres valeurs matérialisées sur les deux quadrants opposés. Les densités et les biomasses moyennes et fortes sont elles-mêmes ordonnées selon l'axe 2, les valeurs moyennes du côté négatif et les valeurs élevées du côté positif de l'axe. D'une manière similaire à *A. striata*, la structure démographique présente une certaine constance dans nos prélèvements. Les densités des jeunes individus (Je) montrent cependant un décalage par rapport aux autres paramètres de code équivalent et concordent moins avec le schéma général.

Les paramètres les plus contributifs à l'axe 1 sont la bathymétrie, les carbonates, les "sables grossiers et moyens" et le type d'herbier (Figure 4B). Les plus faibles densités et biomasses de *G. tumidum* (N0, B0) correspondent à un sédiment de haut niveau bathymétrique (>+0.55 m), à une teneur faible en carbonates (3 à 20%) et une teneur élevée en "sables grossiers et moyens" (>40%), et comportant un herbier simple d'*Halodule spp.* (He2). D'une manière similaire, le facteur général d'abondance est, selon l'axe 2, intimement lié à une augmentation du niveau bathymétrique entre les bornes +0.35 et +0.55 m (Ba1 à Ba2), et des teneurs en vases de 3.5 à 7% (Va1 à Va2). Les densités et les biomasses maximales de *G. tumidum* sont rencontrées dans un sédiment de niveau bathymétrique élevé (+0.45 à +0.55 m), à teneur faible en carbonates (0 à 3%) et comportant un herbier simple d'*Halophila ovalis*. Sur le plan granulométrique, les préférences de *G. tumidum* tendent vers une teneur élevée en "sables fins" (>50%) et en vases (>7%) et intermédiaire en "graviers" (5 à 15%).

Les projections des paramètres démographiques de la population montrent un décalage de l'abondance des jeunes individus par rapport à celle des adultes. L'absence des jeunes (Je0), contrairement à celle des adultes, est influencée par les faibles teneurs en vases (Va0) et en "graviers" (Gv0). Les abondances plus fortes en jeunes individus (Je1 et Je2) sont essentiellement fonction de deux paramètres : un niveau bathymétrique de +0.35 à +0.40 m et une teneur intermédiaire en "sables grossiers et moyens" (28 à 40%).

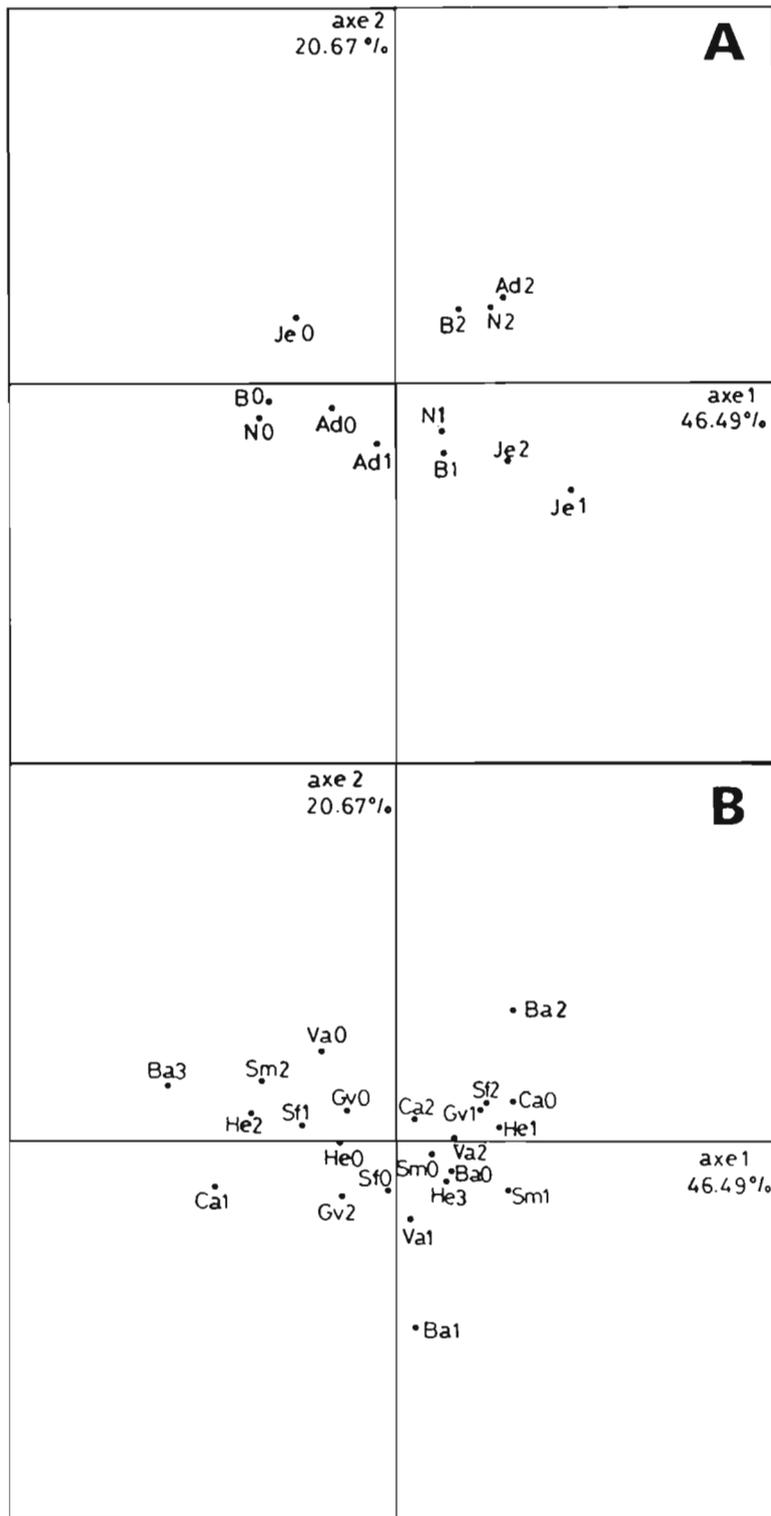


Figure 4. - *Gafrarium tumidum*. Analyse des correspondances. Ordination des attributs de la population (A) et des paramètres de l'environnement (B) dans le plan 1-2.

A. scapha

Les trois premiers axes d'inertie (Figure 5 A et B) extraient 96.38% de la variance totale, avec respectivement 68.35%, 16.96% et 11.07% pour les axes 1, 2 et 3. Les faibles parts de variance expliquées par les axes 2 et 3, nous ont conduit à appliquer nos commentaires au seul axe 1; par souci de clarté, nous avons toutefois montré le plan 1-2 sur nos figures. D'une manière similaire à ce qui a été décrit pour les deux espèces précédemment étudiées, l'axe 1 représente un gradient d'abondance pour les attributs de la population (Figure 5A). Les valeurs faibles de la densité et de la biomasse se projettent du côté négatif de l'axe 1, contrairement aux valeurs moyennes en position centrale et aux valeurs élevées du côté positif. Les densités faibles (N0) présentent une position intermédiaire entre les biomasses faibles et moyennes, en raison des poids individuels élevés atteints par *A. scapha*. Les densités moyennes (N1) montrent un décalage vers le pôle positif de l'axe 2 et ne correspondent pas au schéma général. Les projections des densités des jeunes (Je0 et Je1) sont inversées par rapport à l'axe d'abondance. Une ségrégation entre les jeunes et les adultes semble donc être mise en évidence dans la population. L'axe 2 n'explique qu'une faible part d'inertie; il intervient tout de même en discriminant les faibles et les moyennes densités.

Les paramètres de l'environnement les plus contributifs à l'axe 1 sont : la bathymétrie, les "sables grossiers et moyens", les "sables fins" et les "graviers" (Figure 5B). Les faibles biomasses d'*A. scapha* (B0) s'observent pour un sédiment de niveau bathymétrique élevé (>+0.25 m), à teneurs extrêmes en "sables fins" (>45% et <35%) et faibles pour les autres paramètres sédimentaires (Sm0, Va0, Ca0 et Gv0). Les sédiments de ce type abritent les jeunes *A. scapha* (Je1), ainsi qu'un herbier simple de phanérogames (He2). Les valeurs maximales de densité et de biomasse sont rencontrées dans des substrats à teneurs intermédiaires en "sables grossiers et moyens" (25 à 35%), "sables fins" (35 à 45%) et "graviers" (5 à 10%). Dans une moindre mesure, ces substrats sont caractérisés par des niveaux bathymétriques faibles et intermédiaires (<+0.05 m et +0.25 m), des teneurs moyennes en carbonates (25 à 50%) et élevées en vases (>15%) et un herbier mixte de phanérogames composé de (1) *Halodule uninervis* et *Thalassia hemprichii* seules ou avec *Cymodocea rotundata* ou (2) *T. hemprichii*, *C. rotundata* et *Halophila ovalis*. L'analyse permet de mettre en évidence l'absence de jeunes individus sur ces sédiments.

1.2.3. Discussion et conclusions

Les facteurs influençant la répartition spatiale des espèces benthiques sont complexes et d'une approche difficile. L'importance de la granulométrie des substrats sur la répartition des organismes benthiques a été démontrée par de nombreux auteurs (Sanders, 1958; Rhoads & Young, 1970; Bloom et al., 1972; Thomassin, 1978; Chardy *et al.*, 1988). Nous nous sommes donc particulièrement intéressés à ce paramètre. Les trois bivalves étudiés ont, au moins au stade adulte, un comportement sédentaire. Leur présence est donc déterminée par le recrutement larvaire puis par la survie des juvéniles sur les gisements. Le présent travail décrit les préférences des espèces vis à vis de la nature du substrat mais il n'autorise pas une approche directe des facteurs déterminant la fixation des larves. Il offre d'autre part une vision instantanée du milieu sans appréhender les effets des fluctuations temporelles des paramètres de l'environnement, comme la salinité, qui peuvent être appréciables en zone intertidale.

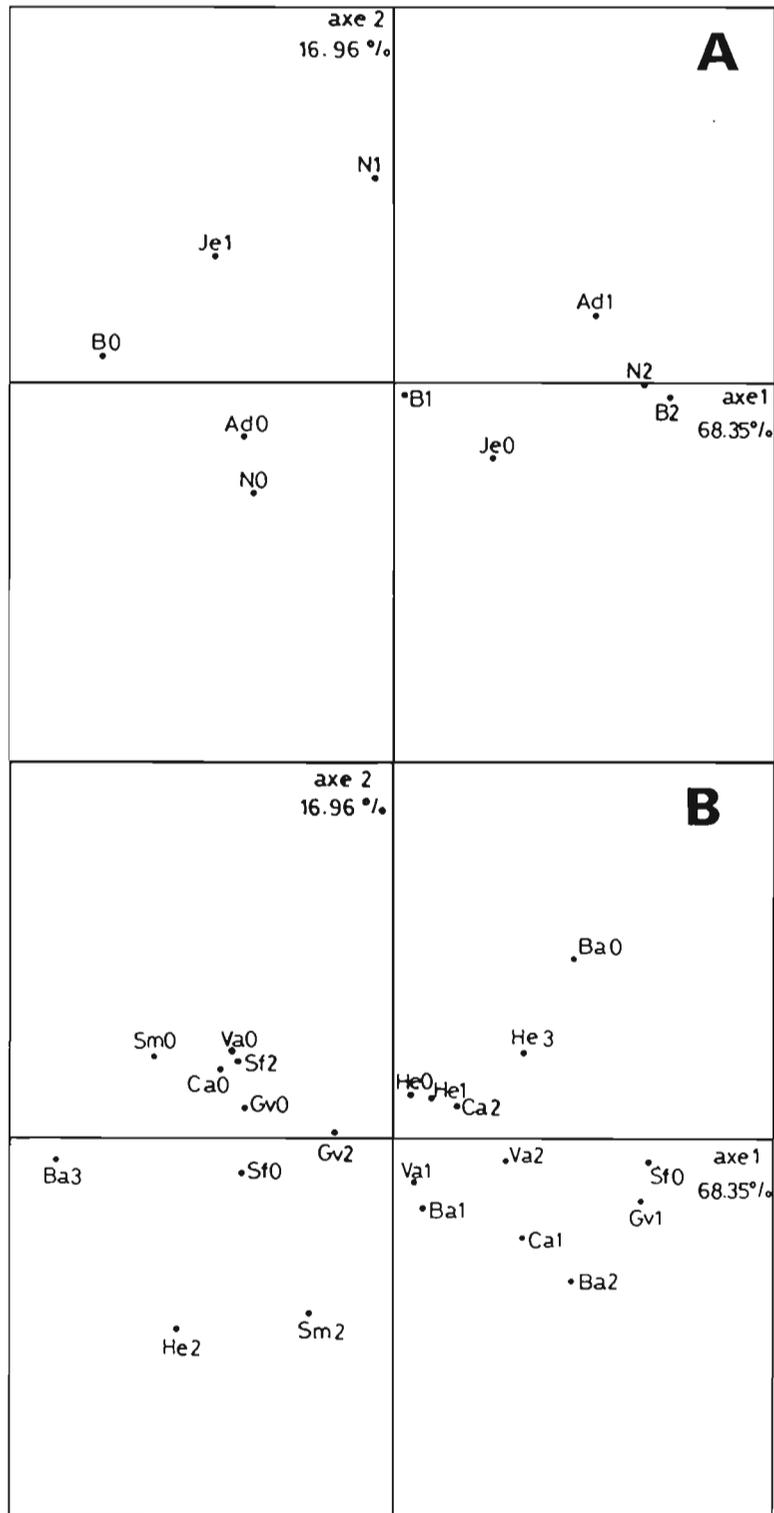


Figure 5. - *Anadara scapha*. Analyse des correspondances. Ordination des attributs de la population (A) et des paramètres de l'environnement (B) dans le plan 1-2.

A. striata

La majorité des plages du littoral de Nouvelle-Calédonie présente une pente de 5 à 8%, une orientation sud-ouest et un hydrodynamisme faible ou moyen. *A. striata* est réparti sur une bande de sédiment relativement étroite, de l'ordre de 4 à 7 m, ce qui explique le faible rapport unissant la largeur totale des plages et la densité ou la biomasse de l'espèce. Sur le plan granulométrique, *A. striata* a été rencontré, dans la province Indo-Pacifique, sur des plages de sables grossiers coralliens (Gibbs, 1978) ou non coralliens (Purchon & Purchon, 1981), sur des sables moyens carbonatés ou terrigènes (Pichon, 1967; Thomassin, 1978), dans un sable relativement fin (Fischer, 1966) et dans du sédiment fin bien classé d'une taille moyenne de 0.4 mm (Narayanan & Sivadas, 1986). Ces données suggèrent une relative indifférence d'*A. striata* vis à vis de la granulométrie du substrat. Nos résultats montrent cependant une liaison entre les teneurs en sables fins et très fins, sables moyens et graviers, et la densité du bivalve : les densités maximales sont associées à des sédiments possédant un pourcentage élevé en sables grossiers + moyens et en graviers, et intermédiaires en sables fins à très fins, le rapport (Sm+Gv)/Sf variant de 2.7 à 5.5. La projection des tailles moyennes des grains permet de préciser que la quantité de sables moyens vrais, de taille comprise entre 0 et 1 ϕ (Tm1) est prépondérante.

G. tumidum

Nos résultats soulignent l'influence de la bathymétrie sur l'abondance de *G. tumidum*. Les densités et les biomasses maximales ont été rencontrées entre les niveaux +0.40 et +0.50 m, c'est-à-dire sur des substrats situés à la limite inférieure des zones découvertes lors des basses mers de grandes mortes-eaux. Le niveau bathymétrique relevé sur chaque unité d'échantillonnage a été estimé à partir de coefficients de marée définis pour des conditions atmosphériques moyennes, soit une absence de vent et une pression atmosphérique de 1013 Hpa. Ces deux facteurs peuvent être à l'origine de certaines fluctuations dans les hauteurs d'eau réellement observées sur le littoral (Rougerie, 1986).

Contrairement à *A. striata*, l'influence de la granulométrie sur l'abondance de *G. tumidum* n'a pas été clairement mise en évidence. Les substrats abritant de faibles densités et biomasses sont caractérisés par un pourcentage de sables moyens supérieur à 40% et par une teneur en carbonates intermédiaire (de 3.1 à 20%). *G. tumidum* apparaît pourtant relativement indépendant vis à vis de ce dernier paramètre, les fortes densités et biomasses du bivalve s'observant à la fois pour les teneurs très faibles (0 à 3%) et élevées (20 à 68%) en carbonates. Gibbs (1978) signale *G. tumidum* dans du sable fin envasé et Swadling & Showning (1981) précisent que ce bivalve est ramassé en Nouvelle-Guinée dans des poches de sédiment vaseux sur le platier corallien. En revanche, Purchon & Purchon (1981) ont rencontré *G. tumidum* dans des zones de sables propres protégées des vagues et des courants de marée. Nous n'avons pas constaté d'affinité de l'espèce pour les milieux envasés. D'une manière générale, les biomasses maximales ont été rencontrées sur des substrats comportant plus de 50% de sables fins à très fins, de 4 à 15% de graviers et au maximum 15% de vase. *G. tumidum* est un suspensivore à siphons très courts, se nourrissant des particules en suspension près du fond. La teneur en fraction fine des sédiments, à partir d'un seuil d'environ 20%, paraît donc être un facteur limitant la répartition de ce bivalve, du fait du colmatage des branchies par les particules fines.

Les plus fortes densités de juvéniles ont été rencontrées sur des substrats de bas niveau bathymétrique (+0.35 à +0.40 m), composés d'environ 35% de graviers et de 5% de vases. Le pourcentage de vases apparaît plus limitatif pour les jeunes que pour les adultes. En revanche, ces derniers sont absents des zones riches en graviers, c'est-à-dire en particules de taille supérieure à 2.5 mm, qui peuvent gêner leur enfouissement. Nous n'avons pas mis en évidence de véritable ségrégation des tailles; les différences de répartition observées suggèrent cependant une certaine mobilité des petits individus. Globalement, nous avons remarqué une large variation des caractéristiques des substrats peuplés par *G. tumidum*. Cette espèce est ubiquiste mais elle n'atteint des densités et des biomasses élevées que dans certaines conditions de milieu.

A. scapha

Les espèces du genre *Anadara* sont intertidales (Boonruang & Janekarn, 1983; Borrero, 1986; Wolff *et al.*, 1987) ou peuplent les zones côtières peu profondes (Yankson, 1982; Narasimham, 1985). En Nouvelle-Calédonie, ces bivalves ont toutefois été rencontrés jusqu'à une profondeur d'environ 20 m (Chardy & Clavier, 1988). Toral-Barza & Gomez (1985) ont récolté *A. scapha* sur des herbiers d'une profondeur moyenne de 0.5 m à marée basse tandis que Broom (1985) a signalé l'espèce dans la zone non exondable. A Madagascar, Thomassin (1978) précise qu'*A. scapha* est plus abondant dans les herbiers récifaux que dans les herbiers littoraux. D'après nos données, l'abondance d'*A. scapha*, notamment celle des jeunes individus, est liée au niveau bathymétrique. L'espèce n'a été rencontrée qu'une seule fois à des niveaux supérieurs à +0.40 m; elle est répartie préférentiellement dans la partie inférieure de la zone intertidale, découvrant seulement lors des basses mers de vives-eaux.

D'une manière générale, les bivalves du genre *Anadara* tendent à occuper les substrats vaseux (Broom, 1985). Ces bivalves suspensivores à siphons très courts se nourrissent des matières en suspension près de l'interface eau-sédiment; ils ont développé des structures ciliaires pour éviter le colmatage de leurs branchies par les particules fines (Yoloye, 1975). Les suspensivores des milieux vaseux sont généralement rencontrés dans des zones où la resuspension des éléments fins est limitée (Rhoads & Young, 1970). La présence d'un herbier de phanérogames, par sa capacité à stabiliser le sédiment, est donc importante pour le maintien des populations. Chaque espèce peut toutefois présenter des exigences distinctes. *A. granosa* vit ainsi dans les zones où 50 à 90% du substrat sont constitués de grains d'un diamètre inférieur à 0.125 mm (Pathansali, 1966; Narasimham, 1985); de même, Boonruang & Janekarn (1983) signalent la présence de cette espèce sur des sédiments composés de 70 à 80% de particules de taille supérieure à 0.063 mm. D'après Broom (1985), *A. subcrenata* peut se rencontrer sur des fonds sablo-vaseux mais les plus fortes densités sont relevées dans des sédiments comportant plus de 80% de particules fines. Certains Arcidés préfèrent toutefois des substrats moins vaseux. Ainsi, Thomassin (1978) mentionne *A. scapha* dans des herbiers à sédiment riche en sables moyens et Toral-Barza & Gomez (1985) signalent cette espèce dans des herbiers à substrat sablo-vaseux mélangé à des débris de coraux. Broom (1985) précise par ailleurs qu'*A. scapha* est généralement rencontré dans des crevasses rocheuses. Dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, Chardy & Clavier (1988) ont trouvé *Anadara sp. cf. scapha* dans les fonds de sables gris, à teneur en vases de l'ordre de 7%. Au cours de la présente étude, les valeurs maximales de densités et biomasses d'*A. scapha* ont été relevées sur des substrats composés d'environ 7% de particules de taille supérieure à 2.5 mm, 30% de particules comprises entre 2.5 et 0.5 mm, 40% de particules de taille comprises entre 0.5 et 0.063 mm et 20% de vases. Broom (1985) a observé la présence d'un byssus chez quelques espèces d'*Anadara*, dont *A. scapha*. La présence d'une fraction grossière (débris de coraux ou de coquilles) dans le sédiment peut donc favoriser la fixation des individus.

Borrero (1986) a établi une répartition différentielle des jeunes et des adultes chez *Anadara tuberculosa* et *A. similis*. Les juvéniles se métamorphosent en zone non exondable peu profonde puis migrent vers les vasières intertidales bordant les mangroves. Yoloye (1975) a par ailleurs observé le déplacement en milieu naturel des jeunes d'*A. senilis*, alors que les adultes de cette espèce sont sédentaires. Nos résultats suggèrent une relation du même type pour *A. scapha*. Rhoads & Young (1970) ont montré la plus grande sensibilité des juvéniles de suspensivores vis à vis de la teneur en fraction fine des sédiments. Leur fixation sur des substrats relativement peu envasés, puis leur migration progressive vers l'habitat des adultes, permet le maintien des suspensivores endogées dans des milieux à fortes teneurs en vases, dans lesquels les dépositivores (Sanders, 1958; Bloom *et al.*, 1972) ou les suspensivores épibenthiques (Chardy & Clavier, 1988) sont généralement dominants.

1.3. Reproduction

La compréhension de la biologie de la reproduction est une aide importante pour la connaissance des renouvellements de stocks naturels et pour l'interprétation des rythmes de croissance, notamment dans le cas d'organismes soumis à une exploitation. La reproduction d'*A. striata* et de *G. tumidum* n'a pas jusqu'à présent fait l'objet de travail spécifique, contrairement à *Anadara scapha* (ou *A. antiquata*) dont le cycle reproducteur a été étudié aux Philippines (Toral-Barza & Gomez, 1985). Pour chacune des espèces, nous allons définir la taille à la sexualisation, la sex-ratio et le déroulement de la gamétogénèse au cours d'un cycle annuel. Après avoir estimé la fécondité de *G. tumidum*, nous rechercherons les relations entre le cycle reproducteur et les facteurs de l'environnement.

1.3.1. Matériel et méthodes

Les cycles reproducteurs d'*A. striata*, de *G. tumidum* et d'*A. scapha* ont été étudiés à partir de prélèvements mensuels d'une trentaine d'individus de grande taille sur trois sites de la côte sud-ouest de la Grande-Terre : la plage de Karikaté pour *A. striata* et les herbiers de Tomo et de Térémba respectivement pour *G. tumidum* et *A. scapha*. Au laboratoire, chaque bivalve a été mesuré avec une précision de 0.5 mm parallèlement à la charnière. La gonade, qui se développe de manière diffuse dans le corps, a été observée à la loupe binoculaire. Son aspect extérieur a été noté et classé selon quatre catégories (Tableau 6A). Après cet examen, chaque gonade a été sectionnée; le sexe des individus, qui ne peut être distingué macroscopiquement, a été précisé puis les éventuels produits génitaux, récupérés à la pipette, ont été caractérisés en microscopie optique et la gonade a fait l'objet d'une seconde classification (Tableau 6B).

Les résultats obtenus par les deux types d'observations ont été regroupés; quatre stades de développement, communs à chaque espèce, ont ensuite été reconnus en fonction de l'apparence de la gonade et des produits génitaux :

- 0) indifférenciation sexuelle : pas de gonade ni de produits génitaux ;
- 1) maturation sexuelle : gonade ne couvrant pas complètement l'hépatopancréas, spermatozoïdes peu mobiles ou ovocytes pédonculés de diamètre intermédiaire, à noyau plus sombre que le cytoplasme;
- 2) maturité sexuelle : gonade renflée couvrant la totalité de l'hépatopancréas, spermatozoïdes très mobiles ou ovocytes de fort diamètre à petit pédoncule et noyau plus clair que le cytoplasme;
- 3) régression sexuelle : gonade flasque, produits génitaux en faible quantité, spermatozoïdes très actifs ou ovocytes en cours de dégradation ;

Tableau 6. - Echelles d'observation à la loupe binoculaire (A), et au microscope (B), utilisées pour décrire le stade de maturation sexuelle des bivalves (M=mâles, F=femelles).

Stade sexuel	Observation (A)
0	Gonade non visible.
1	Gonade peu épaisse ou moyennement épaisse.
2	Gonade très renflée.
3	Gonade flasque.
Stade sexuel	Observation (B)
0	Produits génitaux non visibles.
1M	Sperme en faible ou moyenne quantité. Spermatozoïdes non mobiles ou faiblement mobiles.
1F	Ovocytes de diamètre faible, à grand pédoncule.
2M	Sperme en grande quantité. Spermatozoïdes mobiles ou très mobiles.
2F	Ovocytes de fort diamètre, à petit pédoncule. Noyau plus clair que le cytoplasme.
3M	Sperme en faible quantité. Spermatozoïdes très mobiles.
3F	Ovocytes en voie de dégradation.

Pour *A. scapha*, l'état de maturation n'a pu être apprécié à la loupe binoculaire, du fait de l'épaisseur du tégument recouvrant le pied et l'hépatopancréas. Seule la classification concernant la quantité et la structure des produits génitaux a donc été utilisée pour décrire le cycle de maturation sexuelle de ce bivalve.

G. tumidum a fait l'objet d'études complémentaires. Tout d'abord, la fécondité des femelles a été étudiée de novembre 1989 à janvier 1990 : chaque mois, les gonades de 3 femelles matures de grande taille ont été disséquées et les oeufs ont été conservés dans du formol pur. Pour chaque bivalve, 15 comptages d'oeufs ont été effectués dans une cuve de Dolfius, après dilution au 1/200. Les échantillons présentant des effectifs de taille égale, nous avons utilisé une analyse de variance à un facteur fixe (ANOVA) pour préciser l'effet de la date sur la fécondité. Le test *a posteriori* de Welsch (Welsch, 1977) a été employé pour séparer les groupes de mois homogènes car il s'est avéré, d'après Sokal & Rohlf (1981), le mieux adapté à nos données.

Durant cette même période, de novembre à janvier, la taille des oeufs de femelles matures a été étudiée chaque mois; la gonade de cinq bivalves a été sectionnée et les produits génitaux s'en écoulant ont été récupérés à la pipette. Après homogénéisation, les 100 premiers oeufs observés ont été mesurés suivant leur plus grand diamètre, en utilisant un micromètre oculaire, avec une précision d'environ 5 μm .

1.3.2. Résultats

A. striata

La figure 6 montre les répartitions en classes de tailles de la population examinée, d'une part et des individus sexués, d'autre part. Les bivalves indifférenciés, représentés par la différence entre les valeurs des deux histogrammes, sont présents quelle que soit la longueur. Le stade d'indifférenciation constitue donc une période déterminée du cycle sexuel d'*A. striata*. La première différenciation apparaît à une longueur d'environ 20 mm. Sur la figure 7 sont présentées les répartitions en classes de tailles des individus récoltés aux stades 2 (A) et 3 (B). Pour les bivalves de 20 mm, la maturation des gamètes se déroule très rapidement, la première ponte intervenant pour une longueur comprise entre 20 et 22 mm.

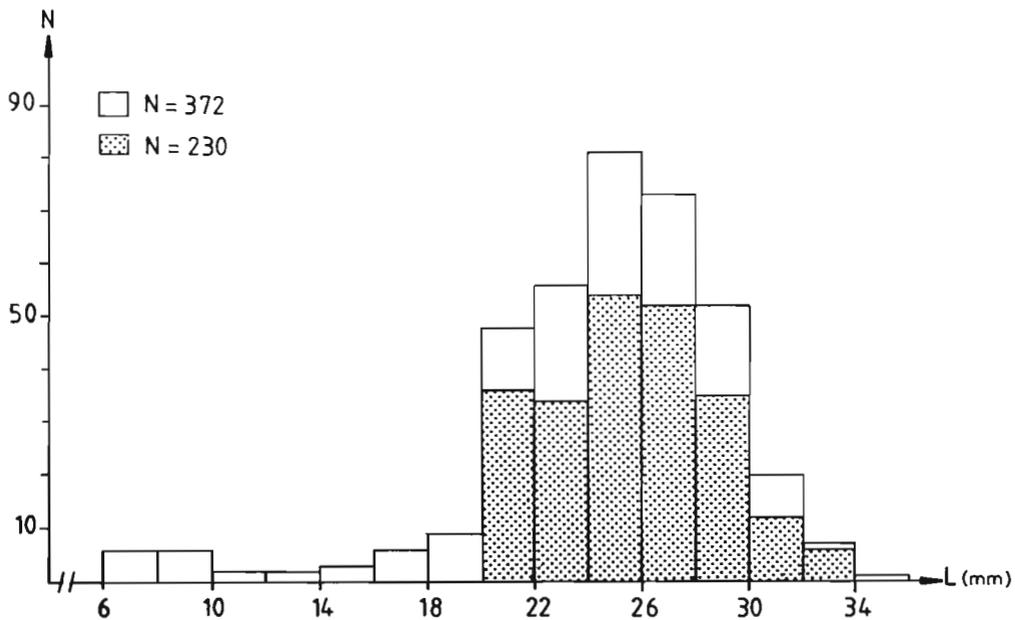


Figure 6. - Distribution de fréquence de tailles de la population totale et des individus sexués (en pointillés), chez *A. striata*.

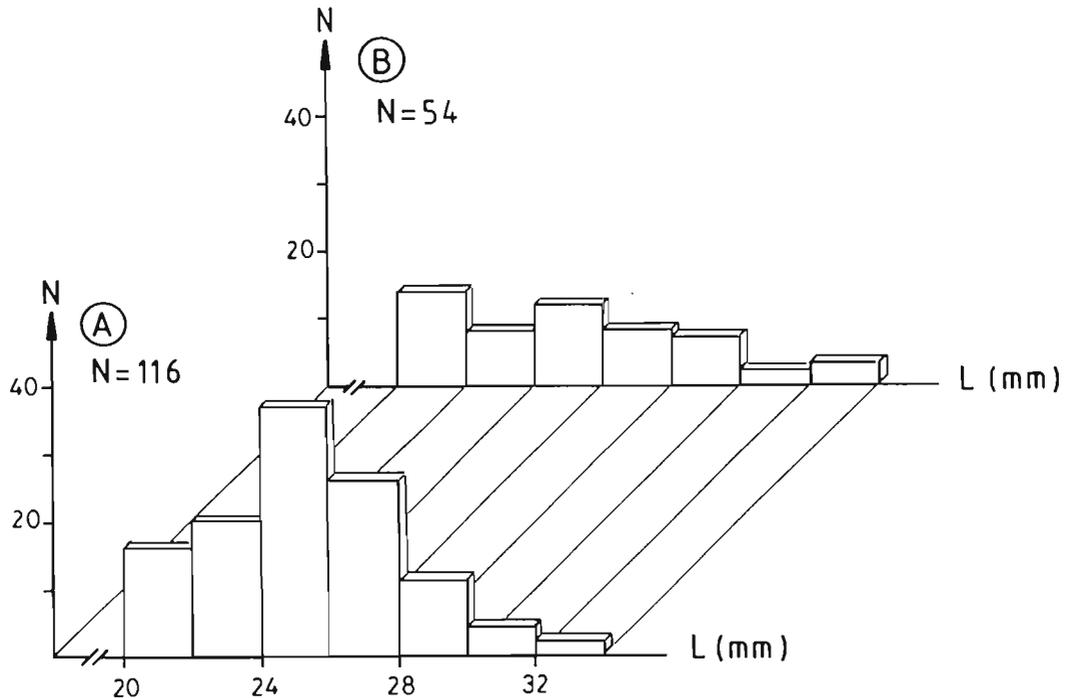


Figure 7. - Distribution de fréquence de longueur des individus au stade 2 (A) et 3 (B), chez *A. striata*.

La sex-ratio globale a été estimée à partir de la totalité des prélèvements. Sur les 230 individus sexués récoltés, aucun cas d'hermaphroditisme simultané n'a été relevé pour *A. striata*. Le rapport mâles/femelles est de 0.92 et l'hypothèse d'égalité des sexes ne peut être rejetée ($\chi^2=0.43$, $\alpha>0.05$). L'échantillon pris dans son ensemble est donc conforme à la loi théorique d'égalité des sexes. Les distributions de longueurs des mâles et des femelles d'*A. striata* récoltés pendant notre étude, sont représentées sur la figure 8 (A et B). L'hypothèse nulle d'indépendance entre le sexe et la taille des individus ne peut être rejetée ($\chi^2=9.39$, $\alpha>0.05$, $dl=5$). Sur la plage de Karikaté, *A. striata* est donc un bivalve gonochorique.

Les sexes ont été aisément reconnus tout au long de l'année, à l'exception du mois de juillet, pendant l'hiver austral (Figure 9). Le cycle reproducteur d'*A. striata* (Figure 10) a été divisé en trois grandes périodes : (1) une période de maturation sexuelle d'août à octobre, (2) une période de maturité sexuelle et/ou de restauration des gonades de novembre à avril (été austral) et (3) une période de repos sexuel de mai à juillet. Toutefois, la distinction entre les périodes de maturation, d'une part et de maturité, d'autre part, doit être modulée; en effet, à l'exception des mois de septembre et de février, la population a présenté d'août à avril un pourcentage variable d'individus à chacun des trois stades sexuels. Il existe donc, durant cette partie de l'année, des pontes successives touchant des pourcentages variables d'individus. Deux pontes plus massives ont tout de même été rencontrées début mars et début mai.

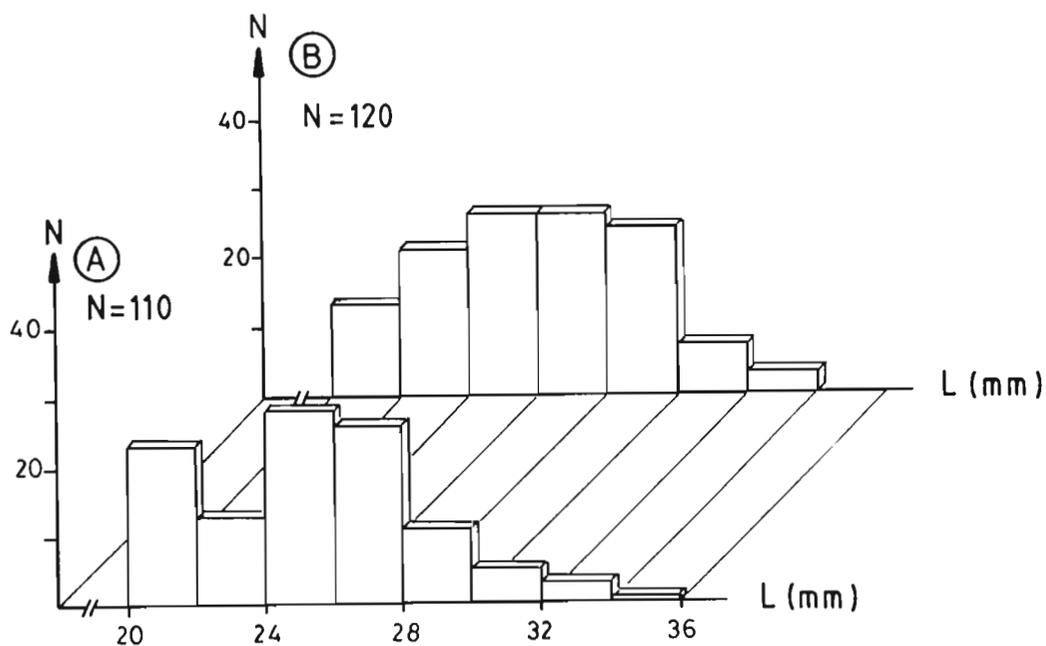


Figure 8. - Distributions de fréquences de longueur des mâles (A) et des femelles (B) d'*A. striata*.

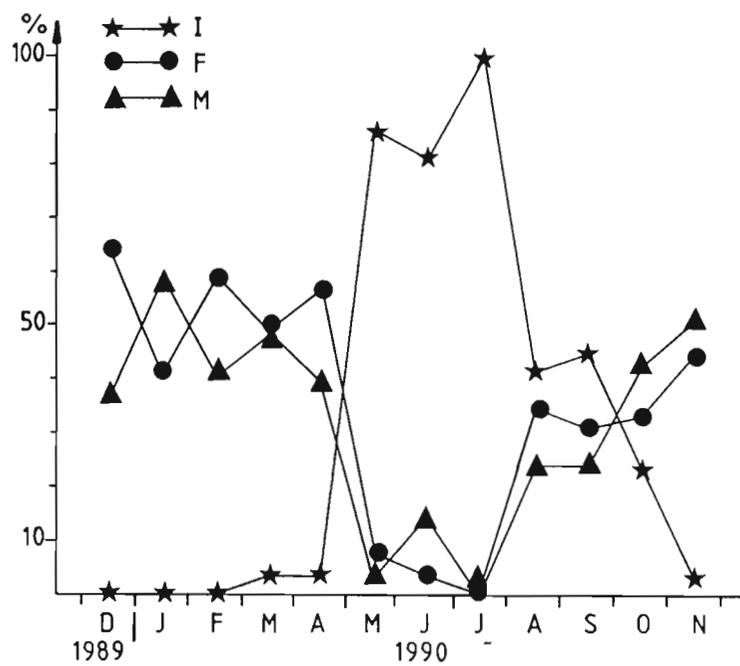


Figure 9. - Evolution de la sex-ratio d'*A. striata*, au cours de l'année. M : mâles, F : femelles; I : indifférenciés.

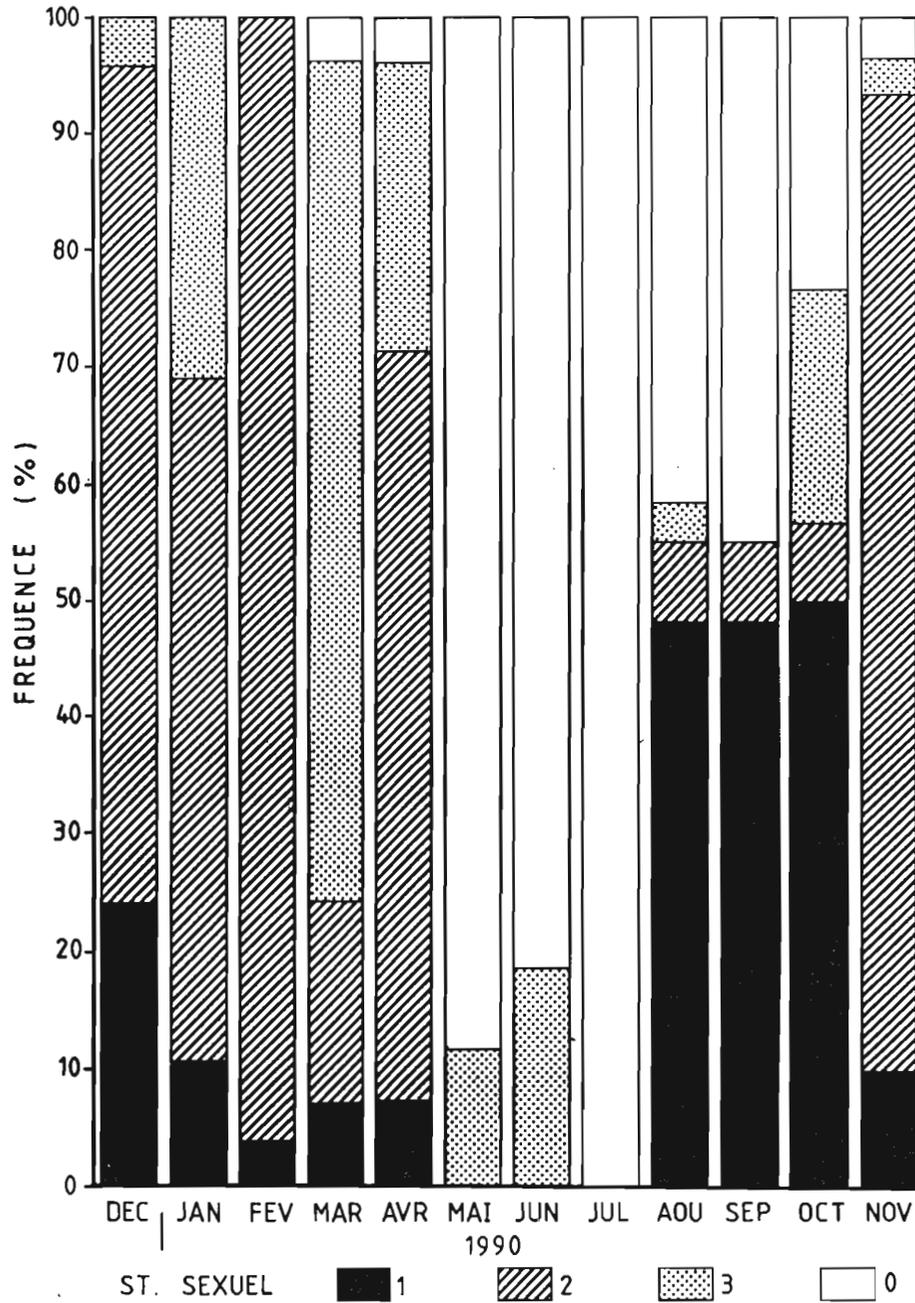


Figure 10. - Evolution au cours de l'année des proportions des différents stades sexuels pour *A. striata*.

G. tumidum

Des individus indifférenciés peuvent être observés à toutes les longueurs chez *G. tumidum* (Figure 11). La différenciation apparaît à 20 mm, ce qui correspond à un âge relatif d'environ 2 ans. Dès cette taille acquise, le développement des gamètes est très rapide : des individus différenciés ont en effet été récoltés à une longueur de 22 mm (Figure 12A), les premières pontes intervenant, elles, à partir de 24 mm (Figure 12B).

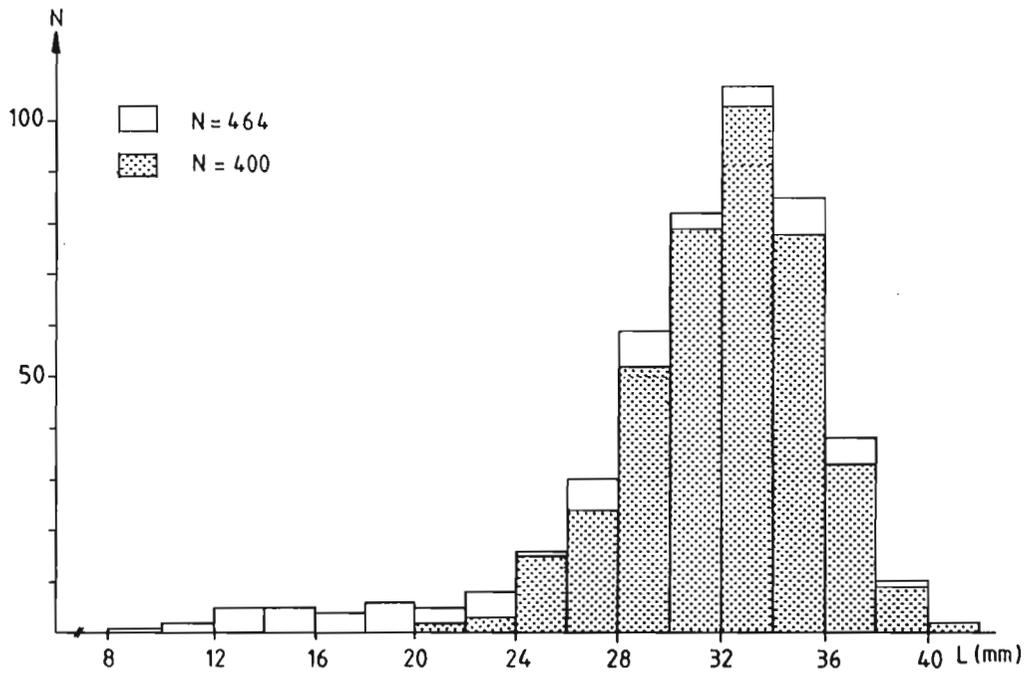


Figure 11. - Distribution de fréquence de longueurs de la population et des individus différenciés sexuellement (en pointillés) pour *G. tumidum*.

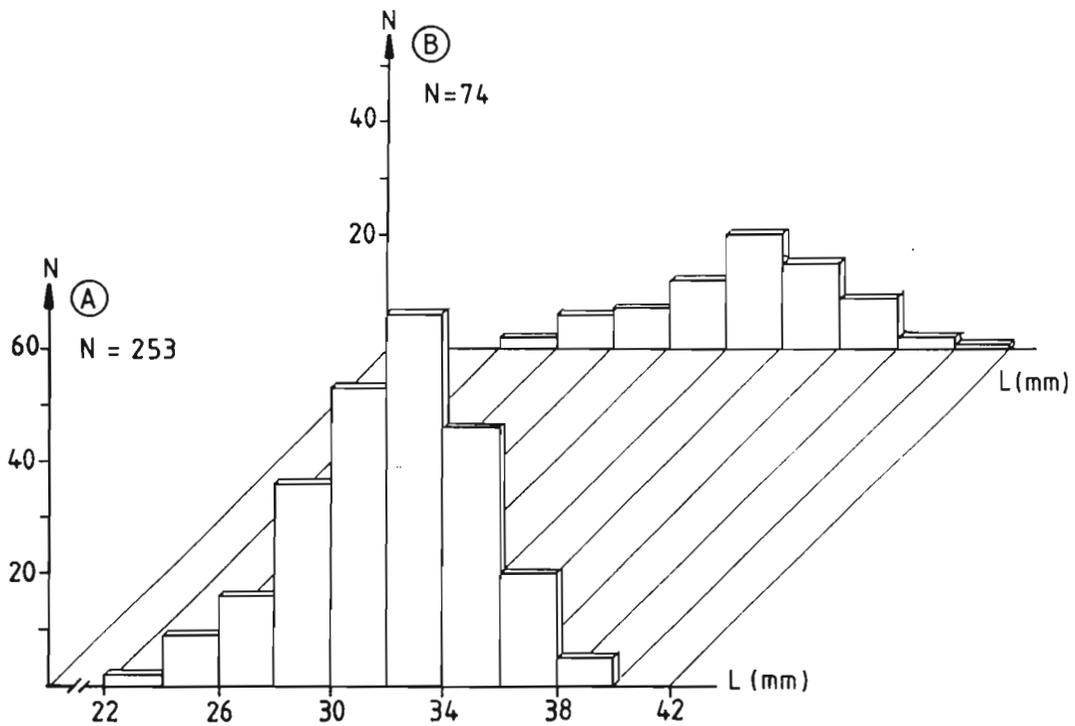


Figure 12 - Distributions de fréquences de longueurs des individus au stade 2 (A) et 3 (B) pour *G. tumidum*.

La sex-ratio globale a été estimée à partir de l'ensemble de nos données. Sur les 398 individus sexués récoltés, aucun cas d'hermaphrodisme simultané n'a été mis en évidence. Le rapport mâles/femelles est de 1.13 et la sex-ratio est significativement différente de 1 ($\chi^2=6.28$, $\alpha<0.05$).

Les histogrammes de distributions de longueurs des mâles et des femelles de *G. tumidum* sont représentés à la figure 13 (A et B). L'hypothèse nulle d'indépendance entre la taille et le sexe doit être rejetée ($\chi^2=15.70$, $\alpha<0.05$, dl=8); le calcul des χ^2 partiels permet simplement de conclure à un nombre de femelles significativement supérieur aux mâles pour une longueur de 30 à 32 mm ($\chi^2=4.17$, $\alpha<0.05$) et inversement, un nombre de mâles supérieur pour une longueur de 38 à 40 mm ($\chi^2=6.98$, $\alpha<0.01$). Pour les autres tailles, l'égalité entre mâles et femelles ne peut être rejetée. Sur la plage de Tomo, *G. tumidum* est donc un bivalve gonochorique.

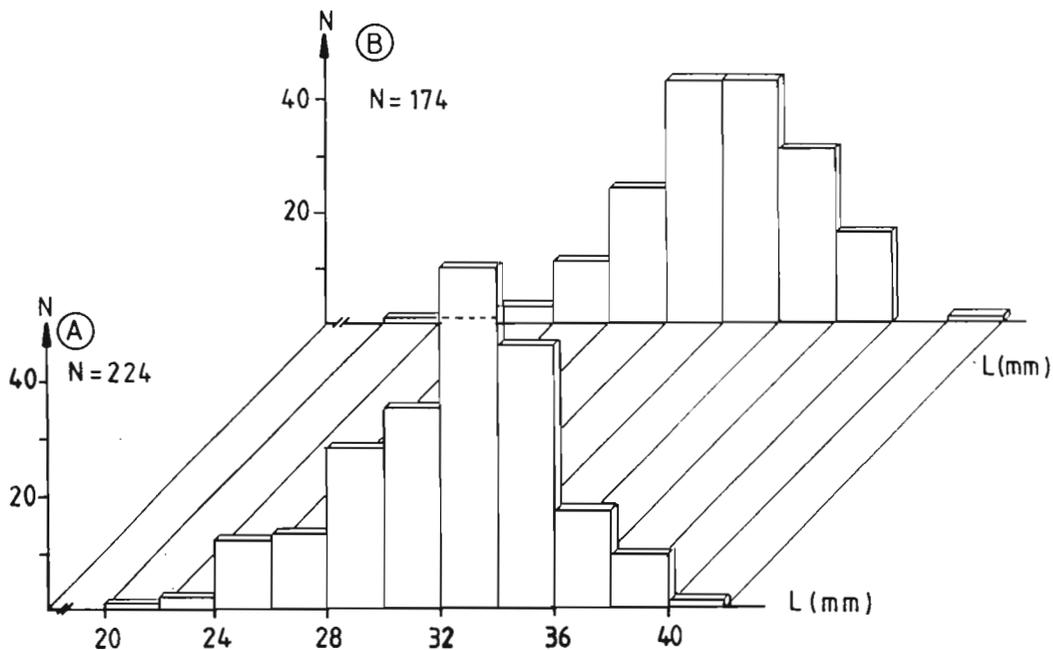


Figure 13. - Distributions de fréquences de longueur des mâles (A) et des femelles (B) de *G. tumidum*.

Les sexes ont été facilement reconnus tout au long de l'année (Figure 14). Les variations annuelles des pourcentages des différents stades sexuels dans la population de *G. tumidum* sont présentées à la figure 15. Trois périodes ont été mises en évidence : (1) une période de maturation sexuelle en juillet et en août (hiver austral), (2) une période de maturité sexuelle de septembre à mars et (3) une période de régression sexuelle d'avril à juin. Cette division schématique s'est toutefois avérée peu conforme à la réalité; en effet, un certain nombre d'individus pleinement matures et, à trois exceptions près, des individus en voie de régression sexuelle, ont été rencontrés tout au long de l'année. A partir du mois de septembre, la population est donc caractérisée par l'existence quasi-continue de pontes partielles, qui ne touchent simultanément un nombre important d'individus qu'au mois de mars, à la fin de l'hiver austral.

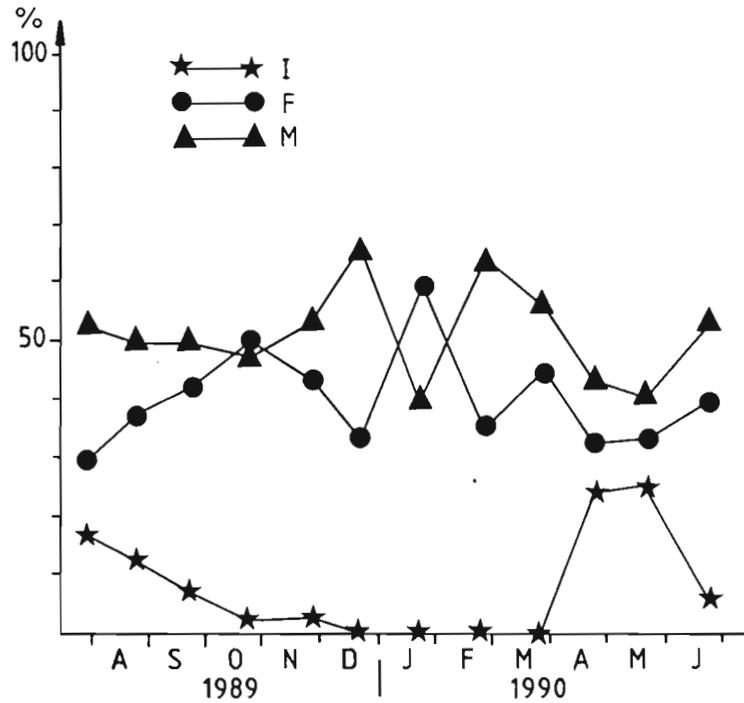


Figure 14 - Evolution de la sex-ratio de *G. tumidum*, au cours de l'année. M : mâles, F : femelles; I : indifférenciés.

Les histogrammes de distribution des diamètres des oeufs des femelles matures sont présentés à la figure 16 (A, B et C). Durant la période considérée, les gonades présentent des gamètes de toutes tailles, avec toutefois une nette prépondérance des diamètres de 55 à 70 μm . Le nombre d'oeufs de cette taille est significativement plus faible à la fin décembre qu'en novembre ($t=3.94$, $\alpha<0.01$). En revanche, les tailles comprises entre 35 et 55 μm sont plus nombreuses fin décembre ($t=5.79$, $\alpha<0.01$). Enfin, les oeufs de diamètre inférieur à 35 μm sont également représentés entre les deux prélèvements ($t=0.7$, $\alpha>0.05$). La période d'activité sexuelle maximale des femelles de *G. tumidum*, durant laquelle ont été effectuées ces mesures, se traduit donc par une formation d'oeufs continue mais d'intensité variable.

Le nombre moyen d'oeufs par gonade mature, estimé à partir de l'ensemble de nos données, est de 206×10^3 (ES=11000, $n=135$). La figure 17 présente l'évolution de la fécondité en fonction de la date de prélèvement. Le nombre d'oeufs varie de façon significative en fonction du temps ($F=3.68$, $\alpha<0.05$), le test *a posteriori* de Welsh permettant seulement de conclure à un nombre d'oeufs significativement plus élevé en novembre qu'à la fin décembre.

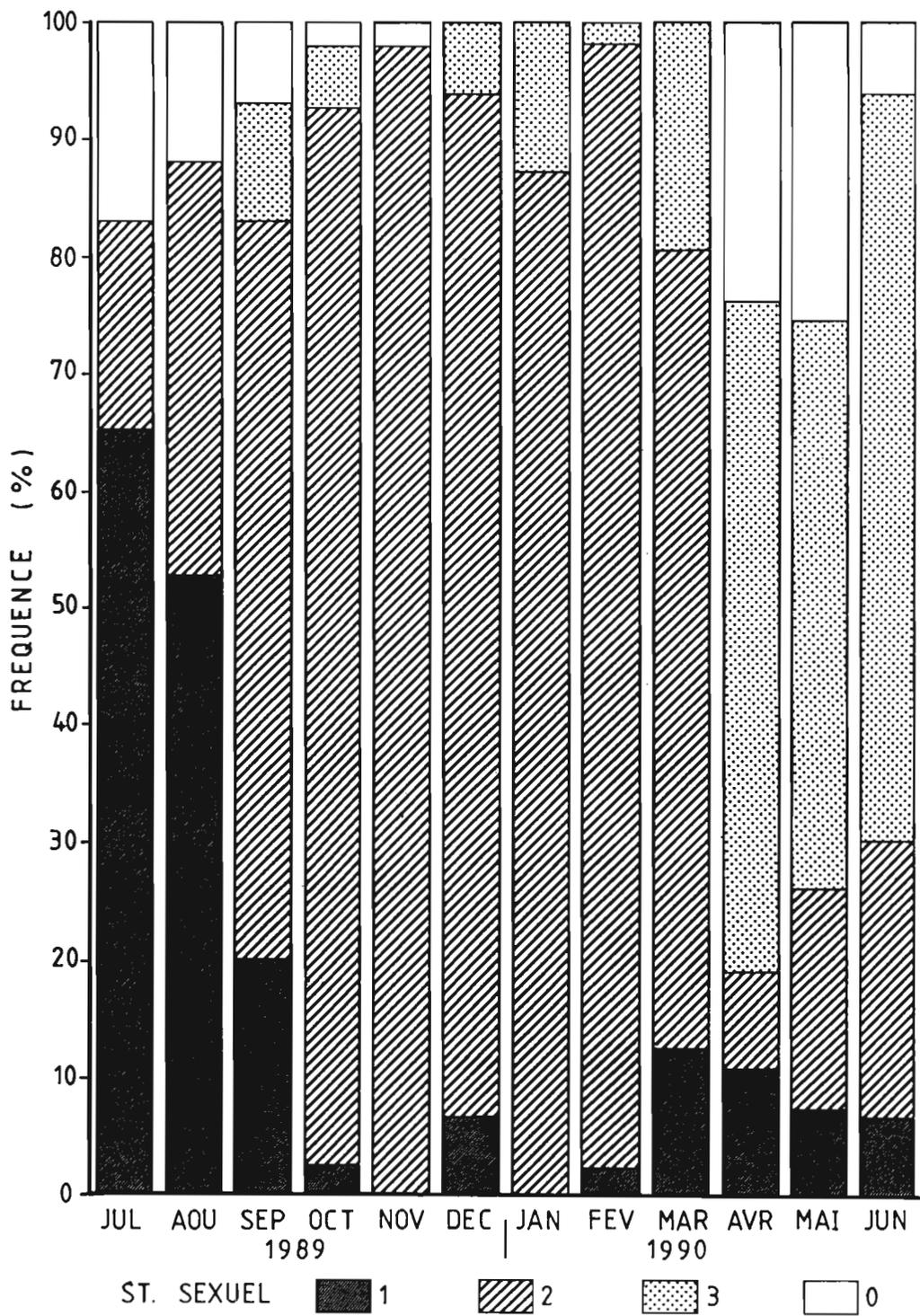


Figure 15. - Evolution au cours de l'année des proportions des différents stades sexuels pour *G. tumidum*.

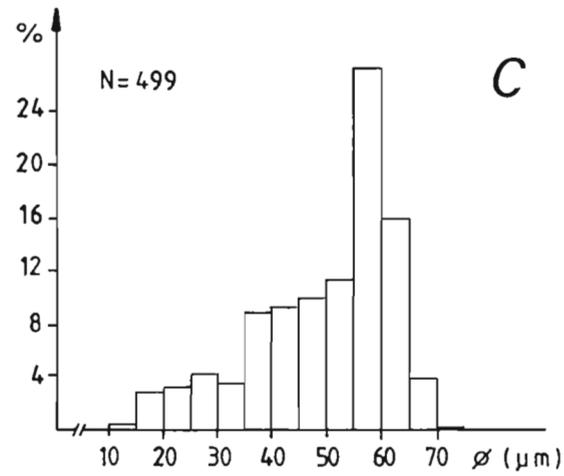
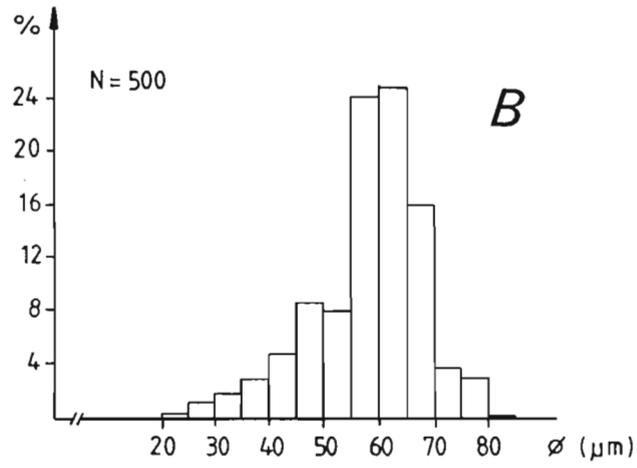
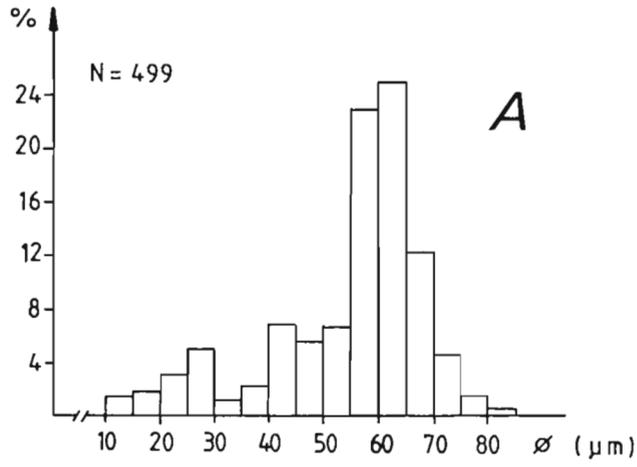


Figure 16. Histogrammes de fréquences des diamètres des oeufs de *G. tumidum*, en novembre (A) et en décembre 1989 (B et C)

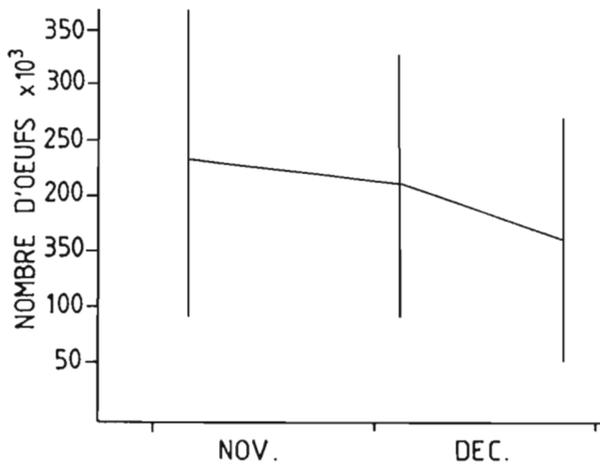


Figure 17. - Nombre moyen d'ovocytes dans les gonades de *G. tumidum* à différentes périodes.

A. scapha

De manière équivalente aux deux espèces précédemment étudiées, le stade d'indifférenciation constitue une phase à part entière du cycle sexuel (Figure 18). La sexualisation apparaît chez *A. scapha* à une taille de 22 mm, ce qui correspond à un âge d'environ 1 an. Dès cette longueur atteinte, la gamétogénèse est très rapide, les individus de 22 mm pouvant être matures (Figure 19). Les premières pontes ont été mises en évidence à une longueur de 30 mm.

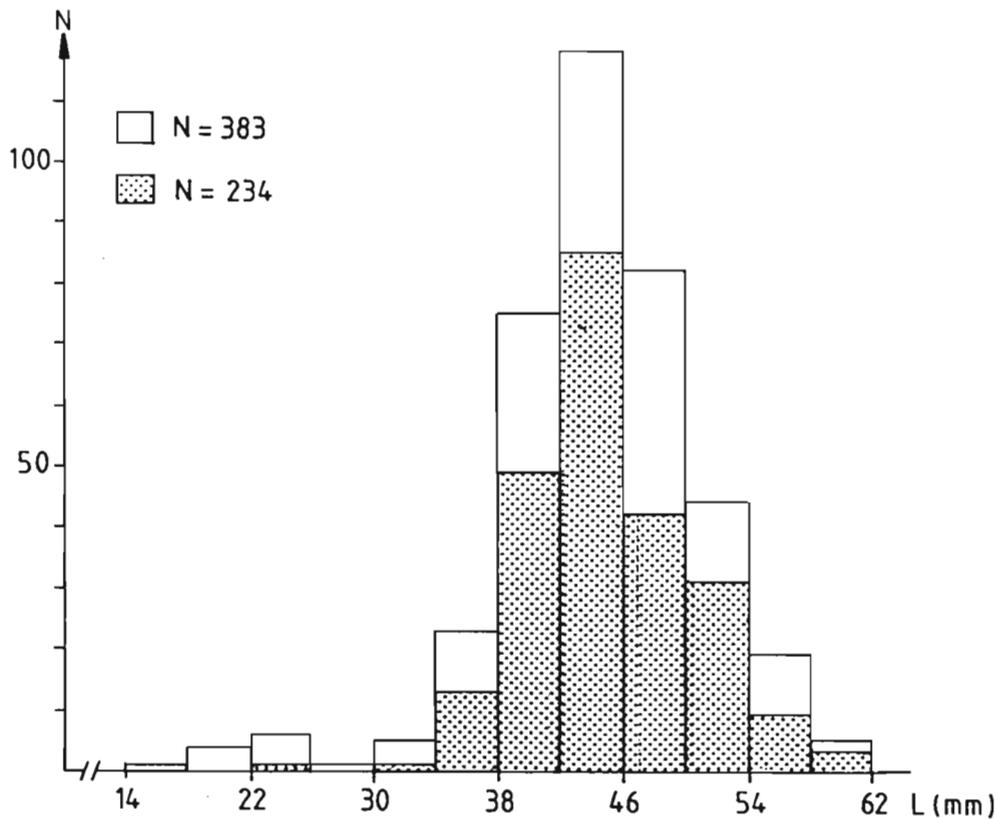


Figure 18. - Distribution de fréquence de longueurs de la population et pour les individus différenciés sexuellement (en pointillés) pour *A. scapha*.

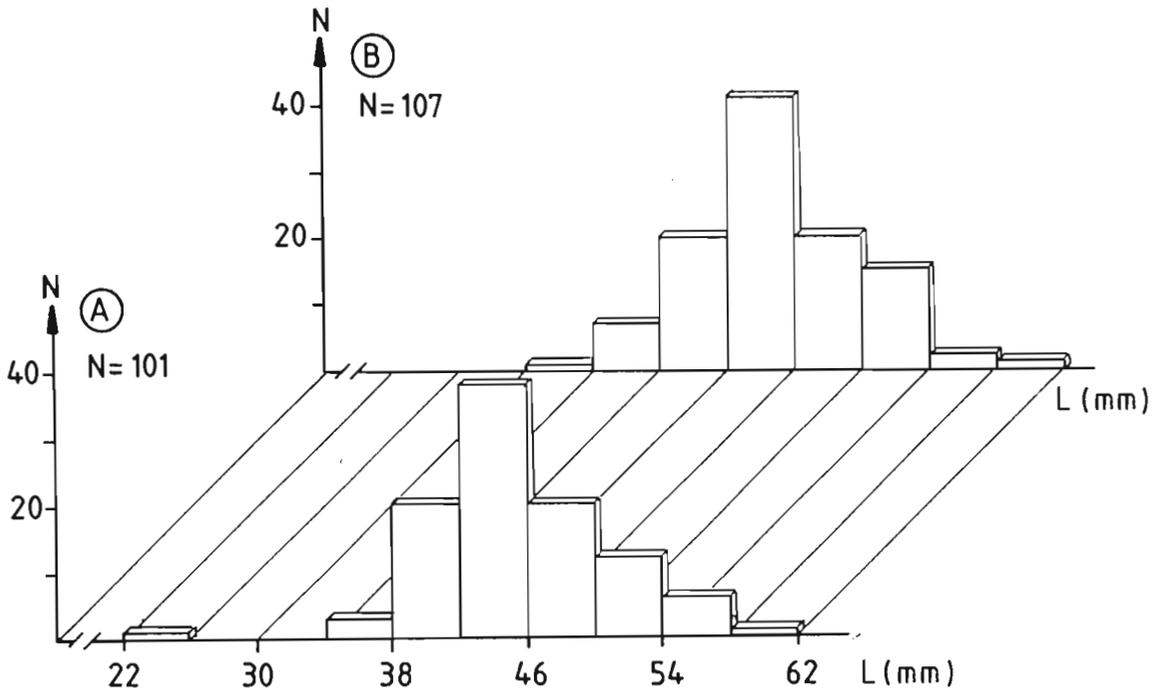


Figure 19 - Distributions de fréquences de longueurs des individus au stade 2 (A) et 3 (B) pour *A. scapha*

La sex-ratio globale a été déterminée à partir de l'ensemble de nos données, soit 234 *A. scapha*. Aucun cas d'hermaphrodisme simultané n'a été observé. Le rapport mâles/femelles est de 1.47, l'échantillon pris dans son ensemble s'éloigne significativement de la loi théorique d'égalité des sexes ($\chi^2=8.62$, $\alpha<0.05$). Le nombre de mâles est significativement supérieur au nombre de femelles.

Les distributions des longueurs des mâles et des femelles d'*A. scapha* sont présentées à la figure 20. L'hypothèse d'indépendance entre le sexe et la taille peut être rejetée ($\chi^2=38.01$, $\alpha<0.001$, $dl=5$). Le calcul des χ^2 partiels permet de préciser les points suivants : la proportion de mâles est significativement supérieure entre 34 et 42 mm, l'hypothèse d'égalité des sexes ne peut être rejetée entre 42 et 46 mm, et le nombre de femelles est significativement supérieur entre 46 et 54 mm. Dans l'herbier de Térémba, *A. scapha* présente donc une inversion de sexe traduisant un hermaphrodisme successif protandre.

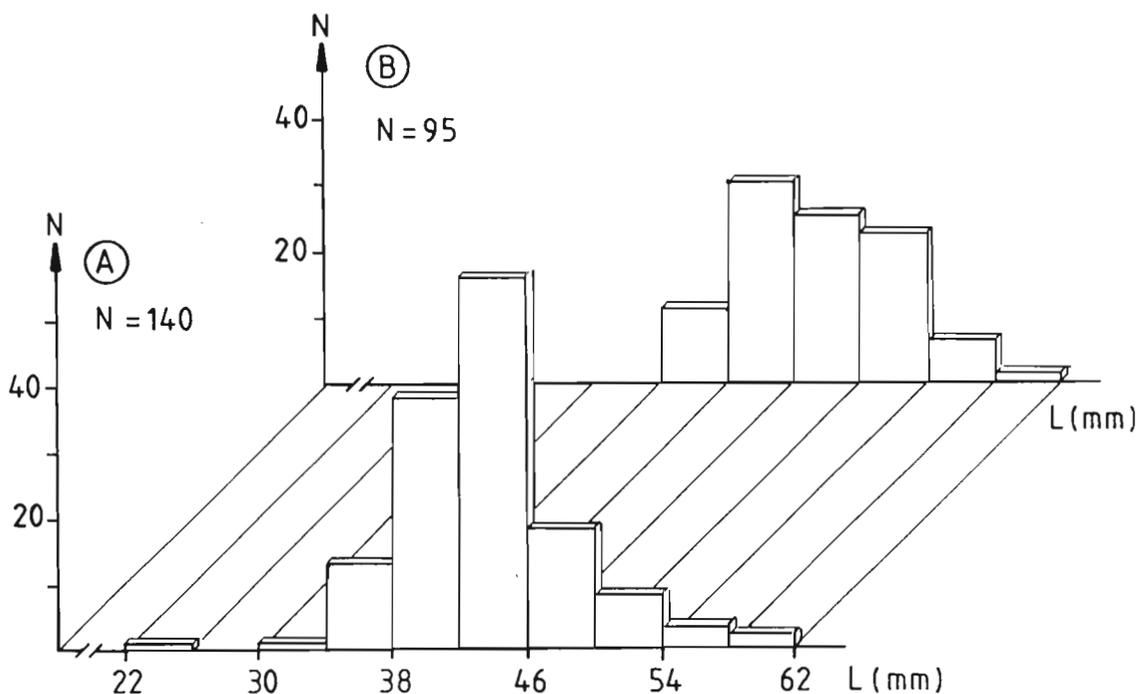


Figure 20. - Distributions de fréquences de longueur des mâles (A) et des femelles (B) d'*A. scapha*.

Les sexes ont été facilement reconnus du mois de septembre au mois de mai (Figure 21). L'évolution annuelle du pourcentage des différents stades sexuels (Figure 22), montre l'existence de trois périodes : (1) une période de maturation et/ou de maturité sexuelle du mois de septembre au mois de décembre, (2) une période de régression sexuelle et/ou d'indifférenciation de janvier à mai et (3) une période d'indifférenciation de juin à août. Une ponte importante intervient dans la population entre décembre et janvier, au début de l'été austral; la présence d'individus en régression sexuelle à partir du mois de septembre est le reflet de pontes partielles ne touchant qu'un petit nombre de bivalves durant la période précédant la ponte massive.

1.3.3. Discussion et conclusion

Nos résultats concernant le cycle sexuel des bivalves sont basés sur une estimation visuelle du stade de développement, à la loupe binoculaire et au microscope. Cette technique est d'un emploi facile, contrairement aux méthodes plus précises de suivi du poids de matière sèche des individus ou d'examens histologiques mensuels d'une partie de la population. L'étude histologique de la gamétogénèse de *Pinctada albinata* a permis à Tranter (1958) de définir pour cette espèce neuf stades, dont cinq stades de développement, trois stades de régression et un stade d'indifférenciation. Lubet (1959) a séparé macroscopiquement sept stades pour décrire le cycle sexuel de *Chlamys varia*. Dans la présente étude, quatre stades ont été utilisés. Le regroupement des individus n'a donc pas permis une analyse très fine des phénomènes reproducteurs et seules les grandes tendances ont été dégagées.

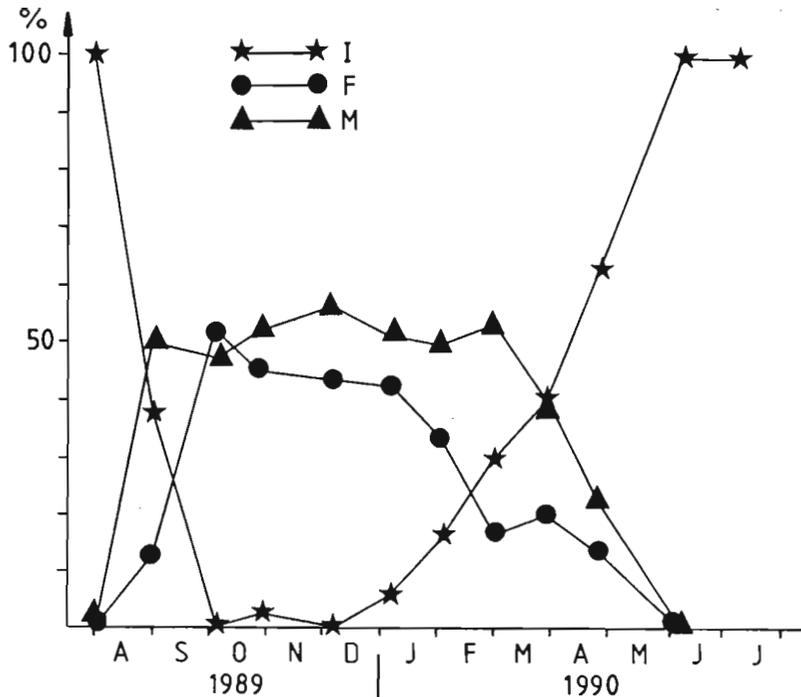


Figure 21- Evolution de la sex-ratio d'*A. scapha*, au cours de l'année. M : mâles, F : femelles; I : indifférenciés.

Par ailleurs, nos résultats sont limités, dans le temps et dans l'espace; leur généralisation à l'ensemble de la Nouvelle-Calédonie doit donc être abordée avec prudence, de nombreux travaux ayant montré les variations temporelles (Toral-Barza & Gomez, 1985; Hadfield & Anderson, 1988; Harvey & Vincent; 1989) ou spatiales (Mc Lusky *et al.*, 1975; Nagabhushanam & Talikhedkar, 1977; Harvey & Vincent, 1989) de la reproduction des bivalves.

Coe (1943) et Bacci (1951) ont montré l'existence, dans le groupe des bivalves, de nombreux types de changements de sexe. L'hermaphrodisme successif protandre a été mis en évidence chez quelques espèces dont *Pinctada fucata* (Tranter, 1959), *Chlamys varia* (Lubet, 1959; Lucas, 1965) et *Argopecten irradians* (Sastry, 1968). Coe (1943), Tranter (1958) et Sastry (1968) ont par ailleurs précisé que la détermination génétique du sexe des bivalves était très labile et qu'elle pouvait être modifiée par les conditions nutritives environnantes. Ces auteurs ont ainsi conclu à une relation entre la protandrie et les faibles quantités de nourriture disponible, le développement en mâle demandant moins d'énergie que le développement en femelle. Yankson (1982) a trouvé une relation de ce type chez *Anadara senilis*, la proportion de mâles chez les individus de petite taille de cette espèce étant plus importante dans une lagune fermée à faible capacité nutritive que dans une lagune voisine, ouverte sur le milieu marin environnant. La protandrie que nous avons mise en évidence chez *A. scapha* ne semble pas liée aux conditions nutritives, les teneurs en chlorophylle "a" fonctionnelle de l'herbier de Téremba, nourriture probable du bivalve, étant très élevées tout au long de l'année.

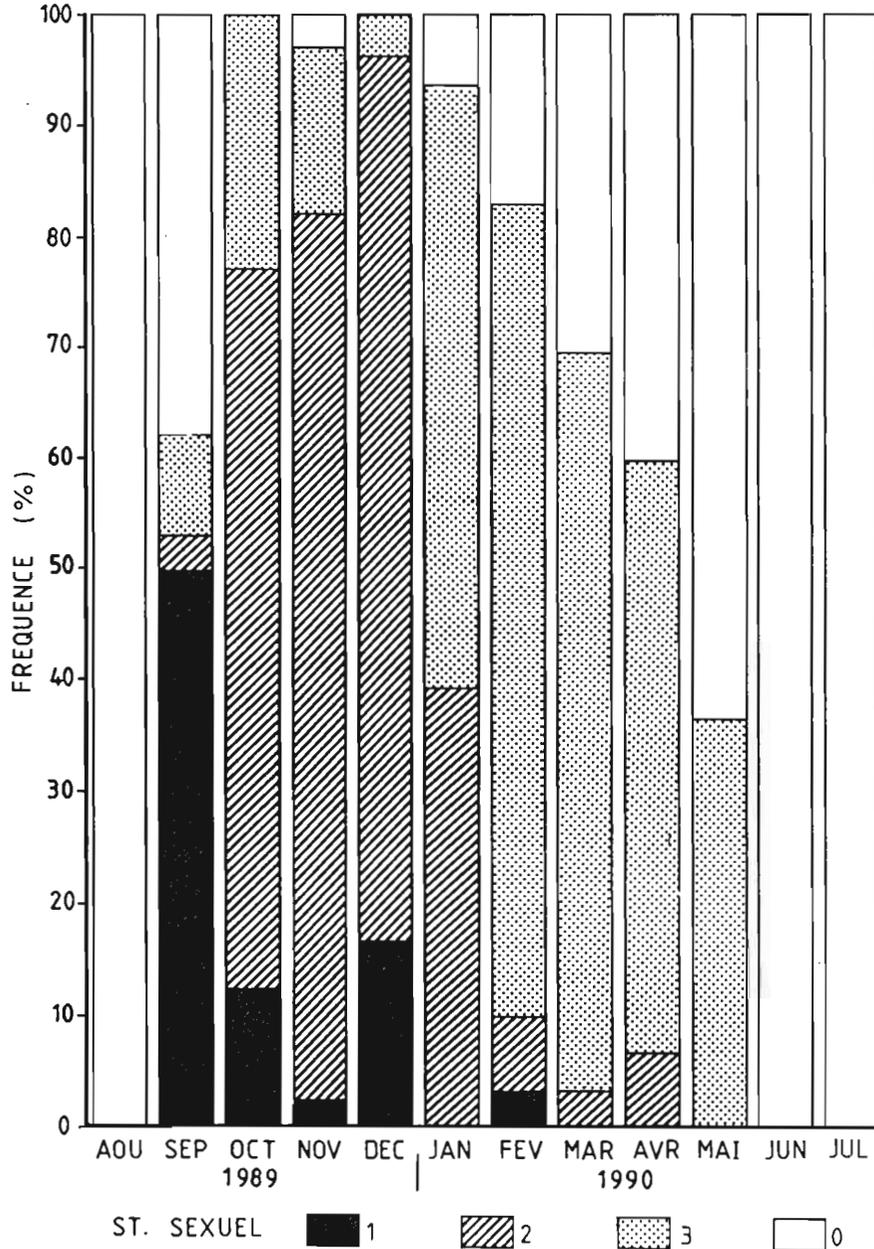


Figure 22 - Evolution au cours de l'année des proportions des différents stades sexuels pour *A. scapha*.

Le déroulement et la chronologie des événements composant le cycle reproducteur des invertébrés sont fortement influencés par un ensemble de variables physiques et biologiques de l'environnement. D'une manière générale, les bivalves des basses latitudes présentent une activité de reproduction prolongée (Giese, 1959). Cet étalement se traduit par la présence constante dans les populations de chacun des stades de développement sexuel. La vitesse de croissance des produits génitaux est donc variable selon les individus, ce qui implique une réponse spécifique de leur part aux facteurs de l'environnement. L'existence de pontes individuelles successives a été par ailleurs mise en relation avec la présence, dans les gonades, de gamètes à tous les stades de maturité (Tranter, 1958; Shafee & Lucas, 1980). Dans la présente étude, un chevauchement similaire des différentes générations de produits génitaux a été remarqué pour les femelles d'*A. striata*, de *G. tumidum* et d'*A. scapha*.

En milieu tempéré, la température joue un rôle très important dans le déclenchement d'une part de la gamétogénèse et d'autre part de la ponte des bivalves (Seed & Brown, 1975; Mann, 1979; Shafee & Lucas, 1980; Griffiths, 1981; Mackie, 1984; Hadfield & Anderson, 1988; Harvey & Vincent, 1989). En milieu tropical, les variations annuelles des températures sont moins tranchées; en revanche, les variations de salinité peuvent être importantes et périodiques, notamment dans les pays soumis à l'influence de la mousson. Aussi, de nombreux auteurs (Rao, 1967; Nagabhushanam & Talikhedkar, 1977; Natarajan & John, 1983; Broom, 1983a; Jayabal & Kalyani, 1987) ont montré l'importance de l'action conjuguée de ces deux paramètres sur le cycle sexuel des mollusques. Sur les côtes de Nouvelle-Calédonie, les variations de la salinité sont relativement faibles. L'influence de ce paramètre sur le déclenchement et la vitesse de la gamétogénèse d'*A. striata*, de *G. tumidum* et d'*A. scapha* a donc été considérée comme négligeable, les courtes oscillations de la salinité à la suite de pluies abondantes pouvant toutefois être à l'origine du déclenchement de la ponte.

L'étalement de la reproduction observé chez les bivalves tropicaux se traduit souvent par la présence, au cours de l'année, d'une ou de deux périodes d'activité reproductrice maximale (Alagarwami, 1966; Squires *et al.*, 1973; Mane & Nagabhushanam, 1979; Broom, 1983a; Toral-Barza & Gomez, 1985; Borrero *et al.*, 1986). L'existence, dans une population, d'un phénomène de ce type permet alors de mieux cerner les paramètres jouant un rôle dans le déterminisme de la reproduction. La saisonnalité observée est en effet le résultat d'une réponse similaire d'un grand nombre d'individus qui, auparavant, réagissaient de façon plus ou moins indépendante aux facteurs de l'environnement. Une telle saisonnalité a été montrée pour les trois espèces de bivalves que nous avons étudiées : les activités sexuelles maximales de *G. tumidum* et d'*A. scapha* et dans une moindre mesure d'*A. striata*, ont été rencontrées durant les mois de novembre à mars et inversement, la régression sexuelle observée chez ces mollusques a été mise en évidence lors des baisses de température, à l'approche de la saison fraîche. Aux Philippines, la période de reproduction maximale d'*A. scapha* se produit également pendant l'époque des plus hautes températures (Toral-Barza & Gomez, 1985). La température semble donc bien interférer dans la reproduction des bivalves étudiés, du moins pendant la saison chaude. Les fluctuations quotidiennes de la température auxquelles sont soumis les organismes intertidaux sont beaucoup plus importantes en saison chaude, en raison du fort ensoleillement. Ces fluctuations d'amplitude variable pourraient être à l'origine du déclenchement de la ponte chez les bivalves. L'existence d'autres pontes au cours de l'année montre toutefois que la gamétogénèse n'est pas seulement influencée par la température.

La relation entre le cycle sexuel des bivalves et la nourriture disponible a été démontrée en milieu tempéré par plusieurs auteurs dont récemment Hadfield & Anderson (1988) et Shafee (1989). Les estimations de chlorophylle "a" fonctionnelle que nous avons effectuées n'ont pas montré de saisonnalité marquée au niveau des peuplements algaux microphytobenthiques. La quantité de nourriture disponible peut donc ne pas être en relation avec l'activité reproductrice des bivalves. Le maintien d'une teneur en chlorophylle suffisante à la maturation des gamètes peut aussi être considéré comme un élément important permettant justement l'existence d'une activité sexuelle prolongée ou continue. Les différences que nous avons observées entre les cycles reproducteurs de trois espèces soumises à des conditions similaires de température et de salinité montrent toutefois l'importance des facteurs endogènes sur la reproduction des bivalves, comme cela a été remarqué récemment par Hadfield & Anderson (1988).

1.4. Croissance

La croissance, comme la reproduction et la mortalité, est un facteur important à considérer pour l'étude dynamique d'une population. Pour des espèces peu ou pas exploitées telles que celles qui nous intéressent, la connaissance de ce paramètre est indispensable à la mise en place d'une gestion des stocks. Richard (1982) fournit une revue détaillée de l'abondante littérature concernant la croissance des mollusques. Il précise toutefois que les travaux consacrés aux espèces tropicales sont assez rares. Le propos du présent chapitre est de décrire la croissance en longueur d'*Atactodea striata*, de *Gafrarium tumidum* et d'*Anadara scapha*, espèces qui n'ont jusqu'à présent pas fait l'objet de recherches de ce type. Avant d'aborder ce travail, la relation d'allométrie liant, pour chaque espèce, la longueur des individus à leur poids de matière fraîche sera établie.

1.4.1. Matériel et méthodes

Les relations d'allométrie liant le poids total de matière fraîche à la plus grande dimension des coquilles (longueur) d'*A. striata*, de *G. tumidum* et d'*A. scapha*, ont été recherchées. Ces relations nous ont notamment permis, lors des estimations des stocks naturels, de calculer rapidement les biomasses individuelles sans peser les individus. Les mollusques, prélevés à différentes dates et en différents lieux de la côte sud-ouest de la Grande Terre, ont été mesurés au pied à coulisse parallèlement à la charnière, suivant leur plus grande dimension, avec une précision de 0.5 mm. Les poids de matière fraîche ont été évalués par pesée avec une précision de 0.01 g, après égouttage de la chair et de la coquille de chaque individu sur papier filtre pendant environ 20 secondes. En ce qui concerne *A. scapha*, le repli du manteau contenant l'hémolymphe a systématiquement été percé avant l'égouttage.

La croissance en longueur de *G. tumidum* et d'*A. scapha* a été étudiée par la technique des marquages, à partir de suivis *in situ* effectués à Tomo pour *G. tumidum* et à Téremba pour *A. scapha*. Au début de l'expérimentation, de nombreux individus de toutes tailles appartenant à chaque espèce ont été prélevés dans le milieu naturel, puis marqués à l'aide d'étiquettes en matière plastique "Dymo" collées à la colle cyanocrylate. Ils ont ensuite été mesurés au pied à coulisse parallèlement à la charnière, suivant leur plus grande dimension, avec une précision de 0.5 mm. Afin de faciliter le repérage ultérieur et de prévenir une éventuelle perte par migration, les populations expérimentales ont été placées dans un enclos grillagé d'une superficie d'environ 10 m², aménagé dans l'herbier et préalablement débarrassé des bivalves qu'il abritait. Le grillage, d'une hauteur de 40 cm, a rapidement été détruit par les pêcheurs locaux, vraisemblablement parce qu'il constituait un obstacle pour leurs filets. L'enclos a par la suite été matérialisé par ses 4 piquets de coin. D'autres séries de marquages concernant surtout des jeunes individus ont été effectuées durant l'expérience.

Tous les deux mois après la mise initiale et pendant une année, les bivalves ont été ramassés à la main dans l'enclos, en essayant de perturber le moins possible le sédiment. La durée de la recapture a été constante, de l'ordre de 90 mn. Les mollusques recapturés ont été mesurés, puis replacés dans le parc expérimental. Lors du dernier prélèvement, la totalité du sédiment de l'enclos a été tamisée sur un tamis de vide de mailles de 1 cm, de manière à récupérer l'ensemble des bivalves s'y trouvant encore.

La saisonnalité de la croissance des bivalves a été étudiée par le calcul d'un taux de croissance instantané G (ou K), défini comme suit (Ricker, 1958; Shafee, 1980) :

$$G = \text{Log}(b+1) \quad \text{avec} \quad b = \frac{(L_{t+1} - L_t) \cdot 30}{L_t \cdot N}$$

où L_t est la longueur lors d'un relevé, L_{t+1} la longueur lors du relevé suivant et N le nombre de jours séparant les deux mesures.

D'éventuelles variations temporelles de G ont été recherchées à l'aide d'une ANOVA. Lorsque les échantillons à comparer étaient d'effectif inférieur à 30, la normalité des distributions et l'homogénéité des variances ont été préalablement vérifiées à l'aide des tests de Shapiro & Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) et de Hartley (Hartley, 1962) respectivement. Pour des distributions non normales, une transformation Log des données a été utilisée. Dans le cas de différences significatives entre les périodes de l'année, le test *a posteriori* de Tukey (Tukey, 1977) a été utilisé pour rechercher d'éventuels groupes de mois homogènes; il s'est avéré le mieux adapté à nos données (Sokal & Rohlf, 1981).

La modélisation de la croissance des bivalves a été réalisée selon l'équation de Von Bertalanffy (VBL), de formulation :

$$L_t = L^\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})$$

où L_t est la longueur à un instant t , L^∞ la longueur théorique moyenne maximale, K le coefficient traduisant la diminution de la croissance quand la taille augmente, et t_0 l'âge théorique pour lequel la taille est nulle.

Le modèle répondant à l'équation de VBL et qui s'adaptait le mieux à nos données a été recherché directement à l'aide d'une régression multiple curvilinéaire. Les calculs ont été effectués selon la méthode de Newton en utilisant le logiciel SAS (Statistical Analysis System).

Nous nous sommes d'autre part attachés à définir des couples âge-longueur concernant *G. tumidum* et *A. scapha*, notamment afin d'estimer le paramètre t_0 de l'équation de Von Bertalanffy. Un suivi de distribution de fréquences de longueurs a donc été effectué pour chaque espèce. Pour cela, quatre et six échantillons de 0.25 m² de substrat ont été prélevés mensuellement pendant un cycle annuel, respectivement à Tomo et à Téremba. Le sédiment a été tamisé sur un tamis de vide de mailles de 3 mm. L'ensemble des bivalves présents a été récolté; ils ont été mesurés au pied à coulisse avec une précision de 0.5 mm. Nous avons utilisé la méthode de Bhattacharya (Bhattacharya, 1967) pour séparer les composantes normales, c'est-à-dire les différentes cohortes, de la distribution globale.

Par ailleurs, la présence de stries d'arrêt de croissance sur les coquilles d'*A. scapha* ayant été remarquée, nous avons mesuré au pied à coulisse les longueurs aux stries successives les plus visibles. La distribution globale des longueurs a été décomposée par la méthode de Bhattacharya. L'évolution annuelle du taux de croissance instantané a été recherchée pour les bivalves susceptibles de présenter des stries, afin de préciser la période de l'arrêt de leur croissance, c'est-à-dire la période de formation des stries.

Enfin, nous avons tenté de suivre la croissance d'*A. striata* à l'aide de la méthode de décomposition d'histogrammes de fréquences de longueurs. La croissance de ce bivalve n'a en effet pas été étudiée par marquages, en raison de l'impossibilité de construire un enclos fermé sur la plage d'une part et d'une certaine mobilité des individus, d'autre part. Les prélèvements ont été effectués sur la plage de Karikaté. De décembre 1989 à novembre 1990, un transect de 0.5 m de large perpendiculaire à la ligne de rivage a été échantillonné sur toute la hauteur de plage abritant des bivalves (zone médiolittorale), soit une distance d'environ 5 m. Le sédiment a été prélevé à la pelle sur une profondeur de 10 cm et passé sur deux tamis superposés de vide de mailles de 3 et de 1 mm. La fraction de taille supérieure ou égale à 3 mm a été triée à vue sur le terrain et les bivalves récoltés. La fraction de taille comprise entre 3 et 1 mm, présente en importante quantité (de 20 à 30 l de sédiment), a fait l'objet d'un sous-échantillonnage. Le sédiment, conservé dans un grand bac en plastique, a été homogénéisé et son volume total a été évalué. Un échantillon de 6 l a été prélevé et conservé dans de l'eau de mer formolée à 10%. Au laboratoire, ce sédiment a été trié à la loupe binoculaire. Les bivalves de taille comprise entre 1 et 3 mm ont été récoltés et leur nombre total a été estimé, connaissant le rapport volume trié/volume total.

Comme nous le verrons par la suite, cet échantillonnage s'est avéré insuffisant et les méthodes classiques d'estimations des paramètres de l'équation de VBL n'ont pu être employées.

1.4.2. Résultats

Les relations d'allométrie liant, pour chaque espèce, la longueur des individus à leur poids total de matière fraîche sont présentées au tableau 7. Les coefficients d'allométrie sont significativement différents de 3 (test t, $\alpha < 0.001$) pour *A. striata* et *G. tumidum*. La relation globale entre la longueur et le poids de matière fraîche ne peut donc être considérée comme isométrique pour ces espèces. Pour *A. scapha*, le test t n'a pas permis de conclure à une relation non isométrique entre la longueur et le poids total du bivalve.

Tableau 7. - Relations allométriques longueur-poids caractérisant *A. striata*, *G. tumidum* et *A. scapha*. Les résultats sont de la forme $Pt = aL^b$ (Pt=poids total de matière fraîche en g, Lt=longueur totale en mm).

Espèce	a	b	r	N
<i>A. striata</i>	$4.5646 \cdot 10^{-4}$	2.8124	0.99	364
<i>G. tumidum</i>	1.8502×10^{-4}	3.1966	0.99	379
<i>A. scapha</i>	3.4862×10^{-4}	2.9621	0.95	273

Les équations d'allométrie ont été établies, pour chaque espèce, à partir de données obtenues à différentes dates et en divers endroits de la côte sud-ouest de la Grande Terre. Nous avons donc admis qu'elles caractérisaient globalement les bivalves étudiés, en considérant l'ensemble de notre période d'étude d'une part et l'ensemble de notre zone d'étude d'autre part.

Croissance en longueur de *G. tumidum*

Le taux de croissance instantané moyen est de 2.31 (ES=0.09, n=324). Les variations annuelles de G sont présentées à la figure 23. L'ANOVA montre globalement une différence significative entre les périodes de l'année (F=11.07, $\alpha < 0.001$). Le test de Tukey ne permet toutefois pas de mettre en évidence une claire saisonnalité de la croissance. Les résultats du test sont présentés dans le schéma ci-dessous, dans lequel les taux de croissance moyens sont classés par ordre décroissant (les moyennes ayant une lettre similaire ne sont pas significativement différentes) :

G mesuré lors de la période 6 5 3 4 1 2 (cf. Figure. 23)

A A A
B B B B
C C C

Nous retiendrons pour notre part que 4 groupes ont été séparés (groupes 6, 5-3, 4-1 et 2), mais le fait que ces groupes ne soient pas disjonctifs complique les interprétations. Ainsi, la croissance de *G. tumidum* observée pendant la période 6 est significativement supérieure à celles des périodes 4, 1 et 2 mais, compte-tenu de la taille de notre échantillon, nous n'avons pu conclure à une différence significative avec les périodes 5 et 3. Par ailleurs, les croissances au cours des périodes 5 et 3 ne sont pas significativement différentes de celles des périodes 4 et 1 mais sont supérieures à la croissance de la période 2.

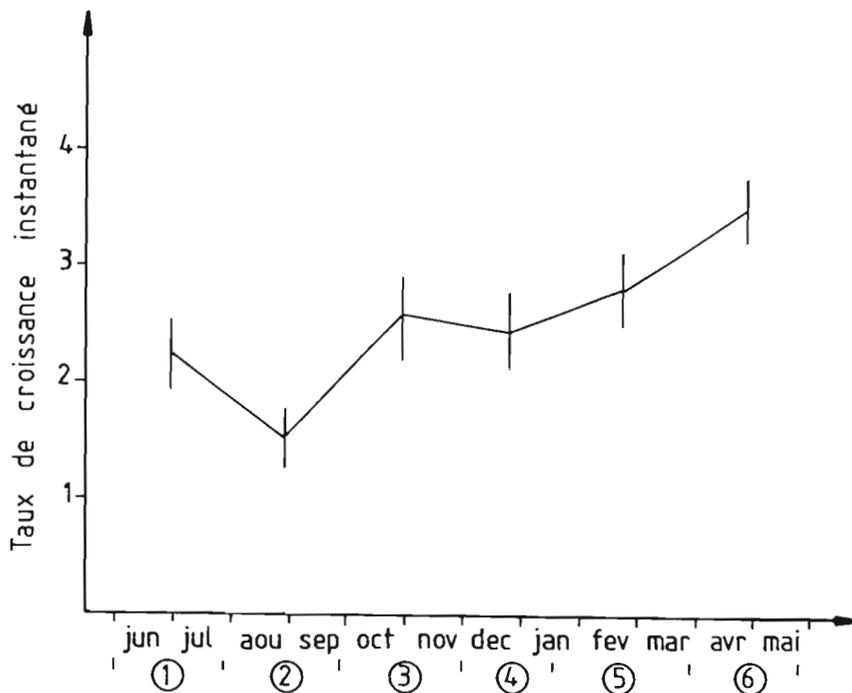


Figure 23. - Variations du taux de croissance instantané moyen de *G. tumidum* durant notre étude.

Les paramètres L_{∞} et K de l'équation de Von Bertalanffy, estimés à l'aide de la régression multiple curvilinéaire, sont respectivement de 33.83 mm ($ES=0.21$) et 0.53 an^{-1} ($ES=0.02$). Les relations liant l'âge des individus à leur longueur, nécessaires à la détermination précise du paramètre t_0 , n'ont pu être estimées à l'aide de la méthode de Bhattacharya. En effet, la séparation des différents modes s'est avérée problématique, du fait d'un nombre très faible d'individus par classe de longueur et d'un recrutement très étalé sur l'année (Figure 24).

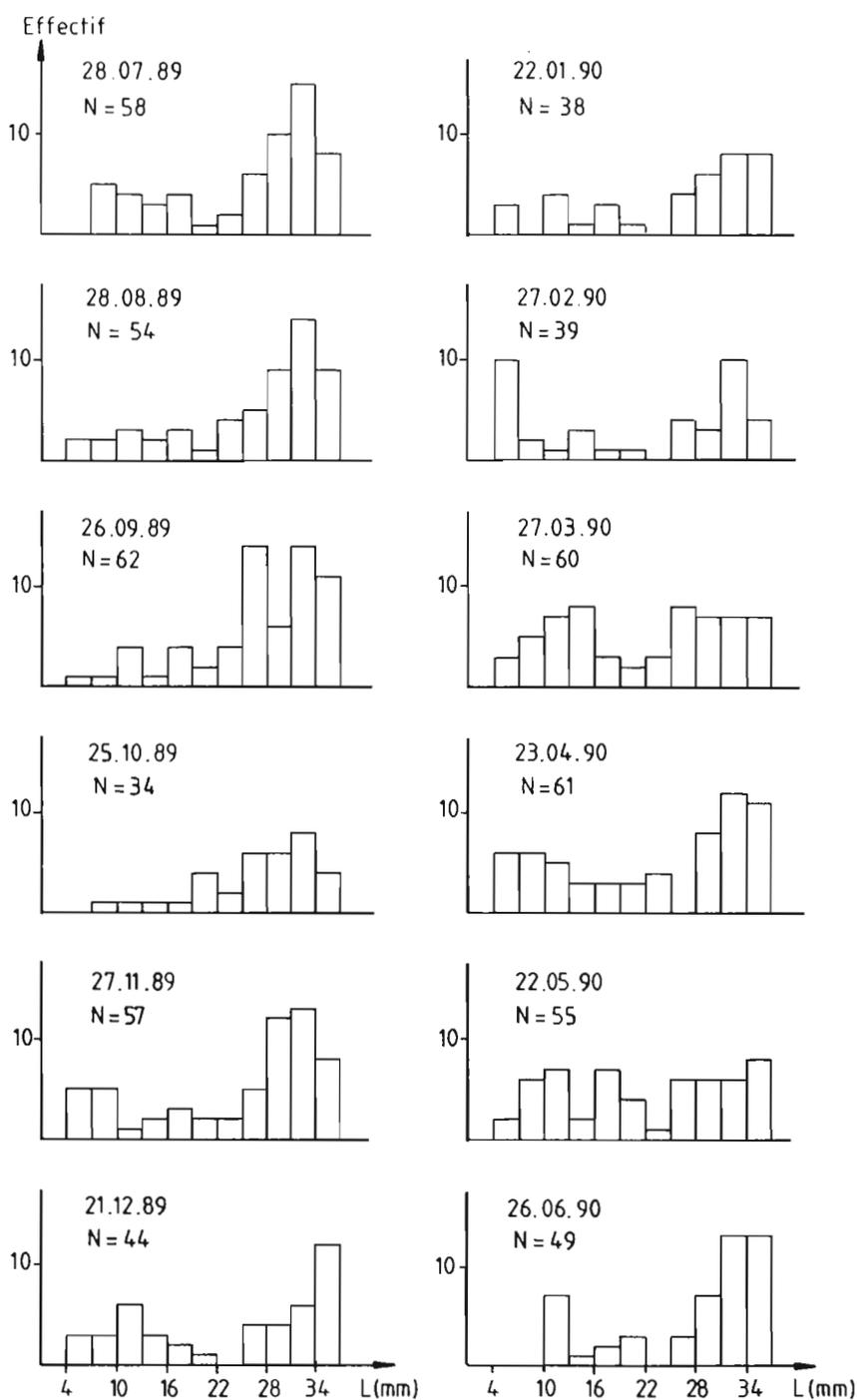


Figure 24. - Histogrammes de distributions de fréquences des tailles de *G. tumidum*.

L'absence de stries d'arrêt de croissance sur les coquilles de *G. tumidum* n'a pas non plus permis une estimation de couples âge-longueur. La valeur de t_0 a donc été fixée arbitrairement à 0, ce qui ne permet d'obtenir que des âges relatifs. L'équation du modèle de Von Bertalanffy pour *G. tumidum* est donc la suivante :

$$L_t = 33.83 (1 - e^{-0.53t})$$

La courbe correspondant à cette équation est tracée à la figure 25A. Nous avons porté à la figure 25B la courbe de croissance pondérale obtenue après transformation des tailles par la relation longueur-poids définie au début de ce chapitre. Un individu de 1 an d'âge relatif présente donc une taille moyenne de 13.9 mm et un poids moyen de 0.84 g; une longueur de 31.4 mm et un poids de 11.28 g sont atteints à l'âge relatif de 5 ans.

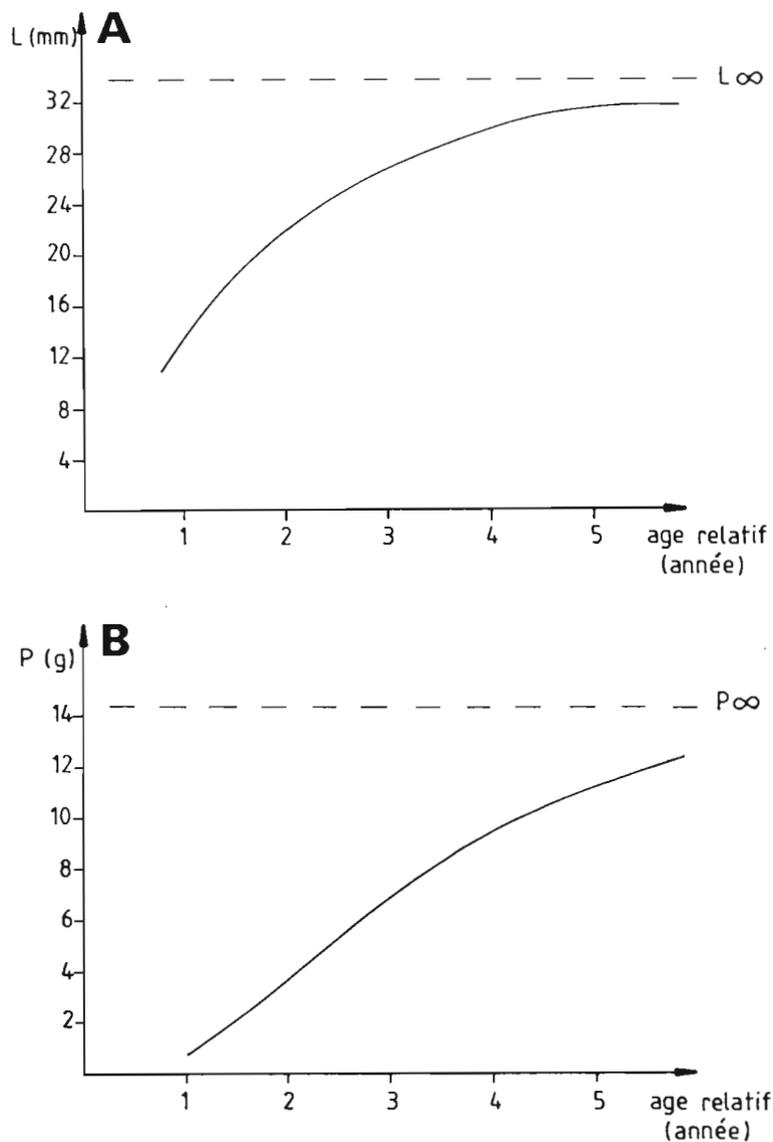


Figure 25. - Courbes de croissance en longueur (A) et en poids (B) de *G. tumidum*.

Croissance en longueur d'*A. scapha*

Le taux de croissance instantané moyen, calculé à partir de l'ensemble de nos données, est de 1.70 (ES=0.09, n=373). En ce qui concerne les variations temporelles de G (Figure 26), l'ANOVA montre globalement une différence significative entre les périodes de l'année (F=15.34, $\alpha < 0.001$). Les résultats du test de Tukey sont présentés dans le schéma ci-dessous, dans lequel les taux de croissance moyens sont classés par ordre décroissant (les moyennes ayant une lettre similaire ne sont pas significativement différentes) :

G mesuré lors de la période 6 5 4 1 2 3 (cf. Figure 26)

A
B B B B B

Le taux de croissance d'*A. scapha* observé pendant les mois de mars à juin 1990 (période 6 correspondant à l'automne austral) est donc significativement supérieur aux croissances enregistrées durant le reste de l'année.

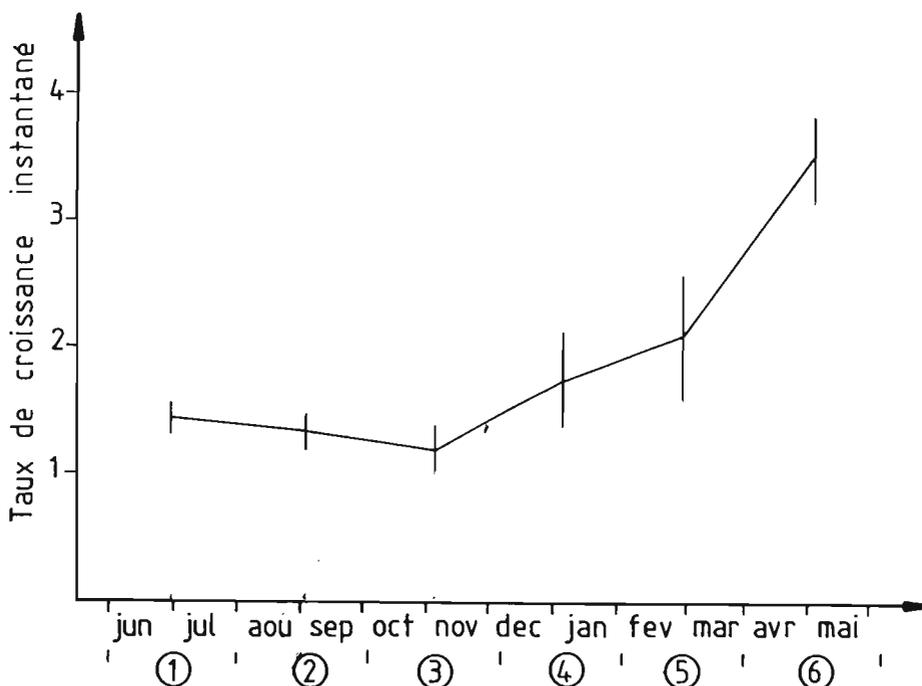


Figure 26. - Variations du taux de croissance instantané moyen d'*A. scapha* durant notre étude. Les barres verticales représentent l'erreur standard.

Les paramètres L^∞ et K de l'équation de Von Bertalanffy sont respectivement de 51.70 mm (ES=0.4) et 0.29 an^{-1} (ES=0.01). D'une manière similaire à ce qui a été décrit précédemment au sujet de *G. tumidum*, des couples âge-longueur caractérisant *A. scapha* n'ont pu être estimés à partir des distributions de fréquences des tailles (Figure 27). En effet, celles-ci n'ont pas porté sur un nombre suffisant d'individus pour être décomposées de manière satisfaisante.

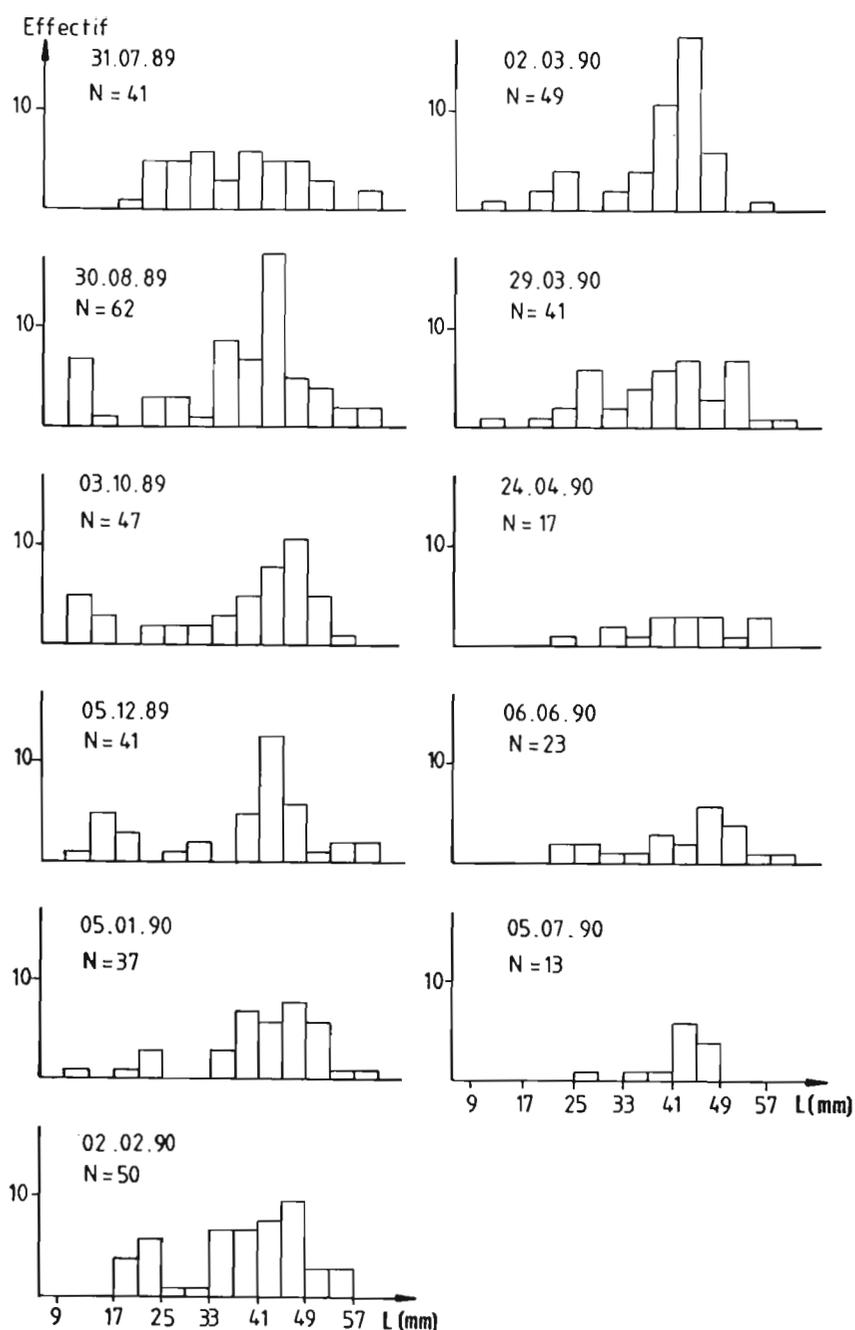


Figure 27. - Histogrammes de distributions de fréquences des tailles d'*A. scapha*.

Les distributions des longueurs des coquilles aux stries d'arrêt de croissance successives ainsi que la distribution globale correspondante sont présentées à la figure 28 (A et B). Les longueurs modales, estimées pour chaque distribution, sont indiquées au tableau 8. Le taux de croissance instantané moyen (G), calculé pour les individus susceptibles de présenter des stries, est de 2.53 (ES=0.16, n=126). En ce qui concerne les variations annuelles de ce G (Figure 29), l'ANOVA montre globalement une différence significative entre les périodes de l'année (F=4.65, $\alpha < 0.01$). Les résultats du test de Tukey sont présentés dans le schéma ci-dessous :

G mesuré lors de la période 6 5 4 3 2 1 (cf. Figure 29)

A A A

B B B B

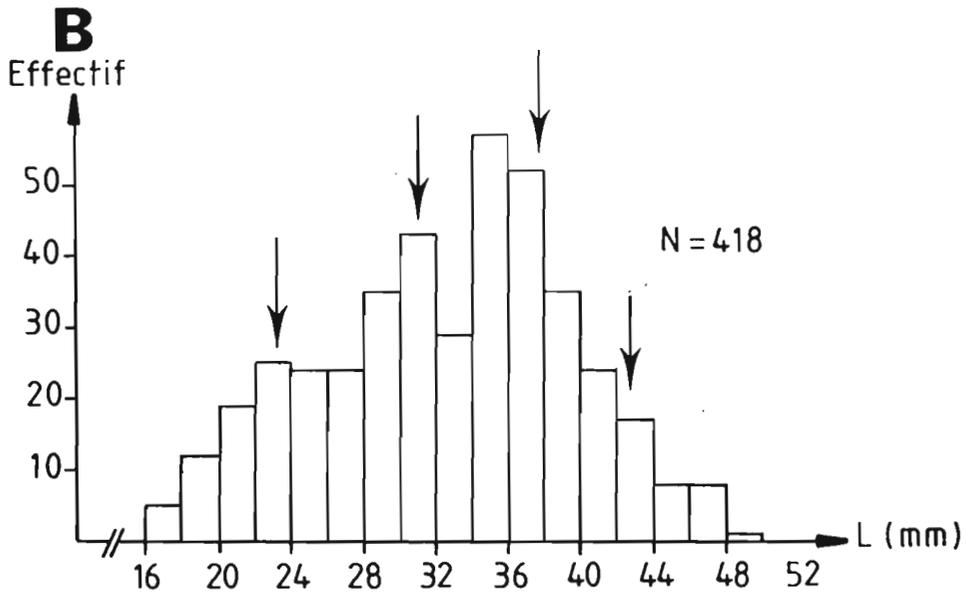
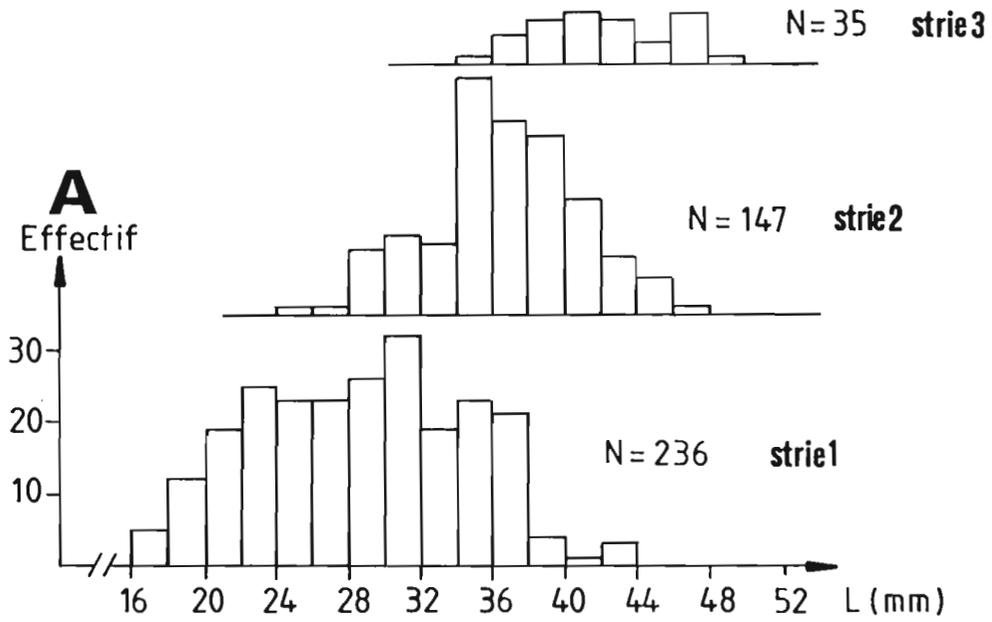


Figure 28. - Histogrammes de distribution des tailles de la coquille d'*A. scapha* pour les stries d'accroissement successives (A) et distribution globale correspondante (B), dans laquelle les flèches montrent les modes de la distribution déterminés par la méthode de Bhattacharya.

Tableau 8.- valeurs modales des distributions de fréquences de longueurs de la coquille d'*A. scapha* pour les stries d'arrêt de croissance successives (erreur standard). La lettre A désigne le premier anneau repéré sans préjuger de l'âge auquel il correspond.

N° de la strie	A	B	C	D
Longueur (mm)	23.67 (0.34)	30.94 (0.17)	36.92 (0.14)	42.67 (0.23)

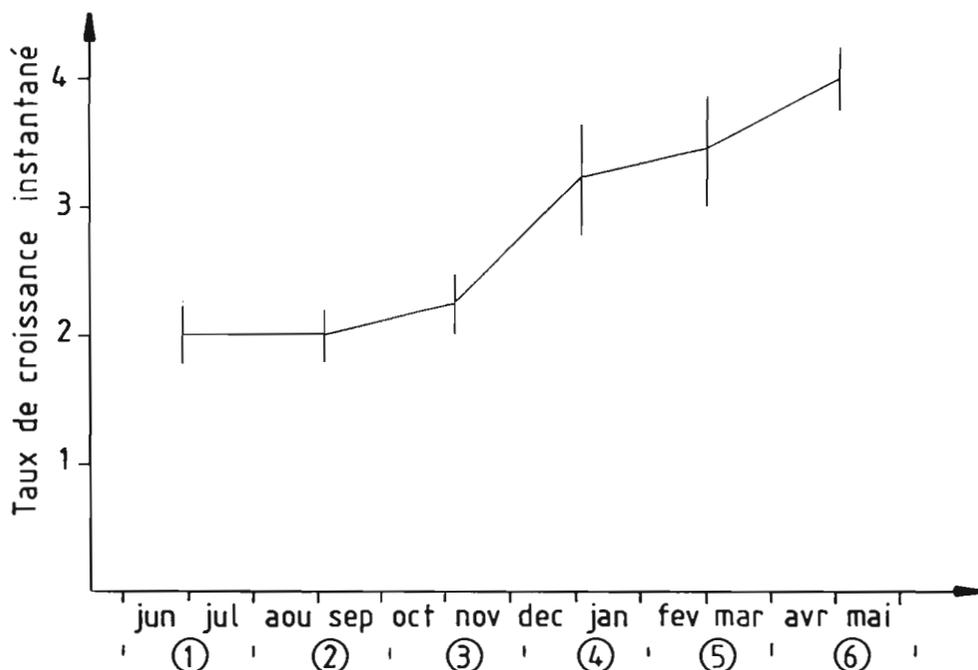


Figure 29. - Variations du taux de croissance instantané des individus d'*A. scapha* présentant des stries d'accroissement bien marquées.

Le taux de croissance d'*A. scapha* pour les tailles comprise entre 22 et 40 mm est donc significativement plus faible durant les trois premières périodes de l'expérience que pendant la période 6. Une claire saisonnalité de la croissance n'a malgré tout pas été mise en évidence par le test de Tukey. Toutefois, le rapprochement entre la taille modale d'apparition de la première strie et la taille de première maturité sexuelle a été remarqué. Considérant un recrutement des juvéniles approximativement au mois d'avril, les âges aux anneaux de croissance successifs ont ainsi été estimés (Tableau 9). Le recours aux 4 couples âge-longueur permet de calculer une valeur moyenne pour t_0 (Gulland, 1969); elle est de -0.9 année. L'équation du modèle de Von Bertalanffy s'appliquant à *A. scapha* peut donc s'écrire :

$$L_t = 51.70 (1 - e^{-0.29(t+0.9)})$$

Tableau 9.- Longueurs estimées des diverses générations d'*A. scapha*, selon l'hypothèse d'un arrêt de croissance lié à la reproduction.

Longueur (mm)	23.7	30.9	36.9	42.7
Age (année)	1.5	2.5	3.5	4.5

La courbe correspondant à cette équation est tracée à la figure 30 A. La courbe de croissance pondérale d'*A. scapha*, calculée à l'aide de la relation allométrique liant la longueur à la biomasse de cette espèce, a été représentée sur la figure 30 B. Ainsi, un individu d'1 an présente une longueur moyenne de 21.9 mm et un poids moyen de 3.26 g, une taille de 42.4 mm et un poids de 23 g étant atteints à un âge de 5 ans.

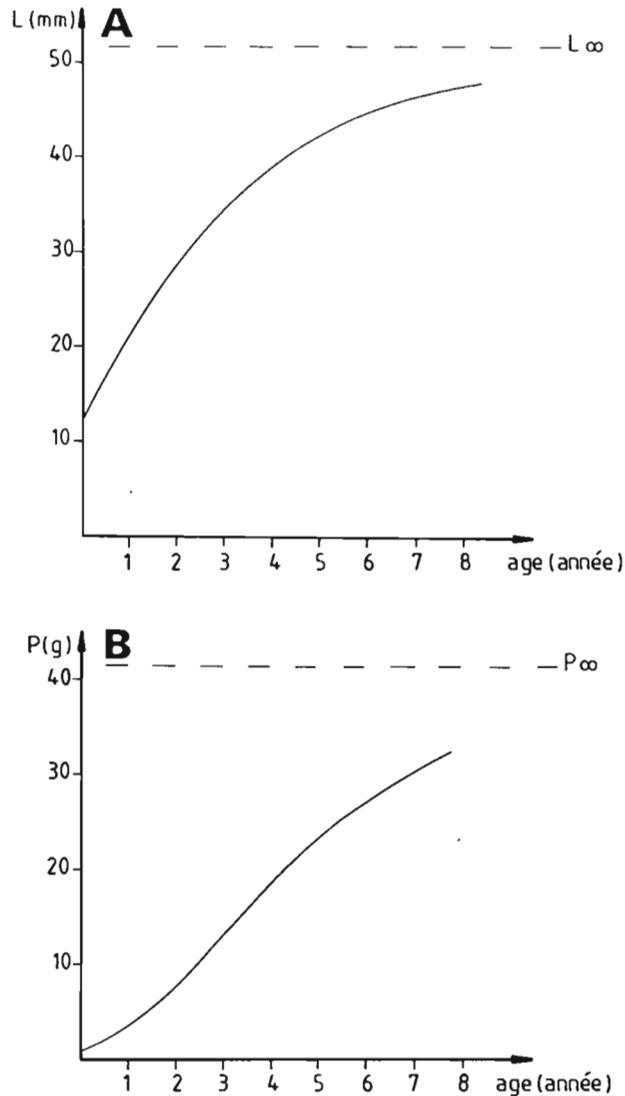


Figure 30. - Courbes de croissance en longueur (A) et en poids (B) d'*A. scapha*.

Croissance en longueur d'A. striata

Les distributions de fréquences des longueurs d'*A. striata* sont présentées sur la figure 31. Sur la plage de Karikaté, ces histogrammes montrent une domination constante des classes de très petites tailles d'une part et une quasi absence des classes de tailles supérieures d'autre part. Une telle structure laisse présager d'une forte mortalité et ne permet pas un calcul de croissance. Les coquilles d'*A. striata* sont relativement lisses et d'aspect uniforme, sans strie bien marquée; elles n'ont donc pas permis une estimation de la croissance à partir de l'examen de la distribution d'éventuelles stries d'arrêt de croissance.

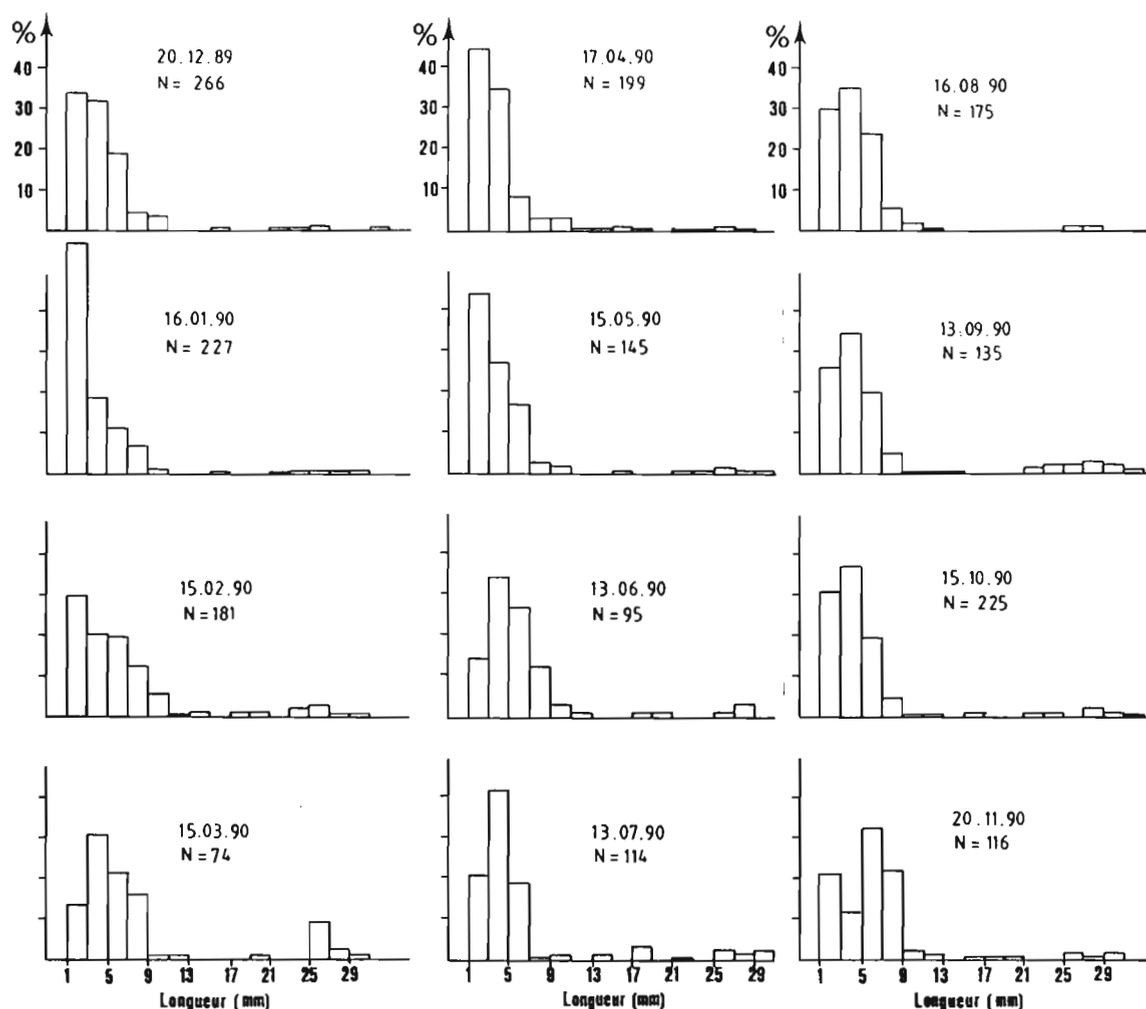


Figure 31. - Histogrammes de distributions de fréquences des tailles d'*A. striata*.

1.4.3. Discussion et conclusion

La connaissance précise de la croissance d'une espèce implique l'utilisation conjuguée de plusieurs techniques, chacune fournissant une vision différente des phénomènes étudiés (Clavier, 1987). Dans le présent travail, seul le suivi des accroissements individuels de longueur a donné des résultats véritablement satisfaisants; les conclusions exposées doivent donc être considérées avec prudence, cette méthode conduisant généralement à une sous-estimation des valeurs des paramètres de croissance (Dredge, 1985). L'efficacité de capture augmente en effet généralement avec la taille des individus. Par ailleurs, le stress occasionné par l'opération de marquage peut être important et ainsi ralentir la croissance des organismes pendant une période plus ou moins longue. Enfin, dans le cas d'espèces endogées, l'installation d'un enclos en milieu naturel et le suivi des organismes qui y sont placés ont une action perturbatrice sur la structure du sédiment. Ainsi, dans les herbiers de Tomo et de Téremba, une déstabilisation des phanérogames à la suite du piétinement du sédiment a été remarquée, lors de la construction de l'enclos d'une part et lors de chaque recapture, d'autre part.

Le recours aux méthodes de décomposition d'histogrammes de fréquences de tailles nécessite un effectif important pour chaque cohorte. Dans ce cas, pour une même cohorte, les variations individuelles de longueur sont lissées et les méthodes classiques permettent un suivi relativement aisé des différentes classes de tailles. A Karikaté, la croissance d'*A. striata* n'a pu être étudiée par marquages. La superficie de plage étudiée mensuellement (2.5 m²) a été choisie à partir de contraintes d'échantillonnage, cette surface pouvant être tamisée entièrement pendant la durée d'une basse mer. L'échantillonnage n'a pas permis l'estimation des paramètres de croissance d'*A. striata*. En effet, contrairement aux individus de taille inférieure à 10 mm qui ont été bien échantillonnés, les densités pour des tailles supérieures se sont révélées trop faibles. Castro & Erzini (1988) signalent toutefois l'inadéquation des méthodes actuelles de décomposition des histogrammes de fréquences de longueurs pour des espèces à multiples recrutements annuels. Dans notre cas, seul *A. scapha* aurait donc pu faire l'objet d'une étude de ce type; cette espèce présente en effet une période d'activité reproductrice relativement courte qui devrait se traduire par une période préférentielle de recrutement. En revanche, *G. tumidum* et *A. striata* montrent une reproduction très étalée pendant l'année, comme le prouve la présence quasi-continue de juvéniles dans les populations de ces deux espèces.

En milieu tempéré, la saisonnalité de la croissance des bivalves est un phénomène maintenant bien connu. De très nombreux auteurs dont Ansell & Bodoy (1979), Bachelet (1980), Shafee (1980), Bodoy (1982), ont ainsi mis en évidence la forte relation unissant la croissance des bivalves à la température. Le recours à un taux instantané permet de considérer la croissance comme un phénomène discontinu et donc de préciser l'existence d'éventuelle périodes d'accroissement maximal et minimal (Shafee, 1980). Le taux de croissance est le plus souvent calculé pour chaque classe d'âge dans la population, bien que les variations annuelles des différents G présentent généralement des profils similaires (Shafee, 1980). L'examen des variations annuelles d'un taux moyen peut en effet conduire à des interprétations erronées, dans la mesure où les individus âgés, à faibles accroissements de taille, sont plus facilement repérés. En ce qui concerne *G. tumidum*, l'interprétation des variations temporelles de G s'est révélée délicate; nous avons malgré tout conclu à une croissance relativement constante durant notre période d'étude ou du moins à une absence de saisonnalité marquée. La croissance maximale de l'ensemble des individus d'*A. scapha* a été observée de mai à juillet 1990, en début de saison fraîche. Les résultats obtenus n'ont toutefois pas permis de conclure à une croissance maximale lors des basses températures, un fort taux instantané n'ayant pas été rencontré durant la saison fraîche précédente, d'août à septembre 1989, peut-être en raison d'un stress post-marquage.

Les autres facteurs connus pour avoir une influence sur la croissance des invertébrés marins sont la nourriture disponible et la reproduction. *G. tumidum* et *A. scapha* ont été considérés comme des bivalves suspensivores, se nourrissant à partir des particules en suspension près du fond. Les estimations de chlorophylle "a" fonctionnelle effectuées à Tomo et à Téremba n'ont pas montré de saisonnalité au niveau des peuplements algaux microphytobenthiques. La nourriture disponible ne semble donc pas représenter un facteur limitant pour la croissance des deux bivalves étudiés.

En milieu tempéré, la vitesse de croissance des adultes diminue généralement lors des périodes d'intense activité reproductrice (Gabbott, 1982), probablement en raison du détournement de l'énergie depuis la production des tissus vers la production des gamètes. *G. tumidum* est caractérisé par une activité sexuelle continue sur l'année et le maintien du taux de croissance de cette espèce à un niveau constant n'est pas surprenant. En revanche, *A. scapha* présente de mai à septembre une période de repos sexuel. A Téremba, la teneur en chlorophylle "a" fonctionnelle du premier cm de substrat ne varie pas significativement pendant l'année; la quantité d'énergie disponible pour la croissance des individus est donc plus importante lorsque *A. scapha* ne présente pas d'activité reproductrice, dans la mesure où les dépenses énergétiques de maintenance ne varient pas. Pour l'ensemble des individus, le G observé a effectivement été supérieur de mai à juillet 1990 par rapport au reste de l'année. En ce qui concerne *A. scapha*, pour les individus de taille comprise entre 22 et 40 mm, les résultats ont été moins nets. Une valeur élevée de G n'a de toute manière pas été retrouvée durant la saison de repos sexuel précédente, d'août à septembre 1989, peut-être en raison du stress lié au marquage. Nous n'avons donc pu conclure à une saisonnalité de la croissance, bien que les variations temporelles du taux de croissance soient plus marquées pour *A. scapha* que pour *G. tumidum*.

En milieu tempéré, les bivalves subissent généralement un arrêt de croissance en période froide, se traduisant par la formation sur les coquilles d'une strie bien marquée. Certaines espèces présentent une seconde strie annuelle liée à la diminution de la croissance lors des périodes d'intense activité reproductrice. En milieu tropical, des baisses importantes de salinité sont souvent observées dans certaines régions, durant la saison des pluies. Elles peuvent être à l'origine de la formation de stries annuelles d'arrêt de croissance, comme l'a signalé Okera (1976) pour *Anadara senilis*. L'absence de saisonnalité dans la croissance et dans la reproduction s'est traduite par un défaut de stries bien visibles sur les coquilles de *G. tumidum*. *A. scapha* a en revanche présenté un certain nombre de stries bien marquées, impliquant l'existence de périodes de ralentissement ou d'arrêt de croissance. La distribution des longueurs aux stries les plus évidentes a révélé des résultats intéressants pour cette espèce, dans la mesure où leur formation a effectivement été annuelle, liée au stress du début de la reproduction. Toutefois, la distribution des longueurs à la première strie a présenté un important étalement. La formation de cette strie ne semble donc pas intervenir chez tous les individus, à chaque saison de reproduction. Ce fait a par ailleurs été mis en évidence par l'absence de fléchissement marqué du taux de croissance instantané, durant la gamétogénèse. D'une manière générale, le manque de précision de la méthode a vraisemblablement été le fait de la présence de nombreuses stries sur les coquilles d'*A. scapha*, rendant la définition des stries "annuelles" assez subjective. Richardson (1988) précise d'ailleurs à ce sujet qu'en milieu tropical, seule l'étude du rythme de dépôt des microstries de croissance est susceptible de fournir des estimations précises de la croissance des bivalves.

Le paramètre K de l'équation de Von Bertalanffy a été estimé à 0.53 an^{-1} pour *G. tumidum*. En Polynésie française, Richard (1982) a trouvé, pour *Cardium fragum*, une espèce endogée de dimension maximale similaire, un K de 0.48 an^{-1} . Par ailleurs, Broom (1985) précise qu'en milieu tropical les *Anadara* sont dans l'ensemble des espèces à croissance rapide. Les valeurs de K concernant *A. granosa* varient selon les auteurs de 0.55 an^{-1} (Oon, 1986) à 4.18 an^{-1} (Pathansali, 1966). La valeur de K évaluée pour *A. scapha*, 0.29 an^{-1} , semble donc anormalement faible. Elle est du même ordre de grandeur que celles trouvées pour des espèces tempérées présentant un arrêt hivernal de croissance comme *A. granosa bisenensis* (Kusukabe, 1959). Broom (1982) a indiqué que la densité des bivalves et la profondeur sont les facteurs ayant le plus d'influence sur la croissance d'*A. granosa*. Cet auteur a montré que certaines combinaisons de ces deux paramètres peuvent être à l'origine d'une forte diminution des performances de croissance. Dans notre cas, la densité dans le parc a toujours été très faible. Par ailleurs, les expérimentations ont été menées à un niveau bathymétrique de +0.3 m, considéré comme favorable au maintien de populations importantes de cette espèce. Les deux facteurs incriminés n'ont donc pas été considérés comme limitatifs pour la croissance d'*A. scapha*. Les faibles performances de croissance de cette espèce ont vraisemblablement été le résultat d'un stress dû au marquage et/ou d'une perturbation du sédiment de l'enclos limitant les possibilités de filtration.

1.5. Mortalité

Ce chapitre traite des processus de disparition ou mortalité, c'est-à-dire des aspects négatifs de la dynamique d'un stock. D'une manière similaire à la croissance, les processus de disparition sont décrits à l'aide d'un modèle et de certains estimateurs, les taux de mortalité. Dans le cas de populations exploitées, la mortalité est un paramètre composite (Ricker, 1980) : elle intègre tout d'abord la mortalité des individus par pêche, résultat de l'action de l'homme; par ailleurs, elle traduit la mortalité dite naturelle, à la suite de la prédation, des maladies et du grand âge. L'objet du présent travail est de définir l'ordre de grandeur des taux de mortalité naturelle applicables à *Gafrarium tumidum* et à *Anadara scapha*, sur un site précis de la côte sud-ouest de la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie.

1.5.1. Matériel et méthodes

Les paramètres de mortalité de *G. tumidum* et d'*A. scapha* ont été estimés respectivement à Tomo et à Téremba, à partir des expériences de marquages exposées au chapitre précédent. Nous rappellerons simplement qu'un grand nombre d'individus de chaque espèce a été marqué à l'aide d'étiquettes en matière plastique, puis replacé dans le milieu naturel dans des enclos expérimentaux. Ceux-ci ont fait l'objet d'un échantillonnage bimensuel durant 1 an. A chaque échantillonnage, le sédiment a été doucement fouillé à la main pendant environ 90 mn pour récolter les bivalves marqués. Lors du dernier prélèvement, la totalité du sédiment de l'enclos a été prélevée à la pelle et tamisée sur mailles de 1 cm.

Les paramètres de mortalité ont été définis classiquement comme des coefficients instantanés; ils présentent l'avantage d'être additifs et de conduire à des intégrales calculables lors de leur incorporation dans les équations de production (Le Campion, com. pers.). La rapidité avec laquelle l'effectif d'une population décroît est proportionnelle au nombre d'individus encore présents et à un facteur Z, défini comme le coefficient instantané de mortalité totale (Beverton & Holt, 1957). On peut donc écrire l'égalité suivante :

$$dN/d_t = -ZN \quad \text{d'où} \quad N_t = N_0 \cdot e^{-Zt}$$

si N_0 est l'effectif au temps $t=0$.

Toutefois, lors d'opérations de marquages-recaptures, la baisse des effectifs au cours du temps est le reflet d'une part de la mortalité naturelle M propre à l'espèce et d'autre part d'un certain nombre de causes liées à l'expérimentation : une mauvaise efficacité de capture de l'expérimentateur, une mortalité due au marquage et une disparition à la suite d'une perte de marques ou d'une émigration des organismes. Les effets de ces phénomènes sur la diminution observée des effectifs ont donc été préalablement précisés avant de procéder au calcul de Z .

Les effectifs de *G. tumidum* et d'*A. scapha* récoltés à chaque prélèvement P_t ont tout d'abord été modifiés par addition des individus non retrouvés au temps t mais capturés ultérieurement. L'efficacité de capture a été définie, pour chaque prélèvement, comme le rapport entre le nombre d'individus capturés et le nombre calculé après correction. L'efficacité de capture de l'expérimentateur a été fixée à 100% pour la dernière recapture.

La mortalité due au marquage a été mise en évidence à la suite de la découverte, lors de la première recapture de *G. tumidum*, d'un certain nombre de spécimens avec les deux valves collées. La coquille de *G. tumidum* présente en effet de nombreuses côtes, entre lesquelles la colle cyanocrylate peut s'écouler facilement. Les bivalves morts de cette manière ressemblent fortement aux individus vivants; leur nombre a donc été corrigé en fonction de l'efficacité de capture calculée lors du premier prélèvement puis il a été retranché de la densité initiale de *G. tumidum*. A Téremba, de telles mortalités n'ont pas été remarquées. *A. scapha* présente en effet, à la différence de *G. tumidum*, une coquille relativement lisse sans côtes saillantes. Une absence de mortalité à la suite du collage des étiquettes a donc été admise pour *A. scapha*.

Par ailleurs, la perte de marques a été évaluée par un double marquage, pratiqué au début de l'expérience sur 20 individus de chaque espèce. Le pourcentage de disparition des étiquettes a été estimé après 1 an, à partir du rapport entre le nombre d'individus marqués 2 fois recapturés avec une seule marque et le nombre d'individus présentant encore 2 marques. Les corrections concernant les densités observées ont été effectuées en considérant la perte des marques comme un phénomène régulier au cours du temps.

G. tumidum et *A. scapha* sont des espèces peu ou pas mobiles, tout au moins à l'état adulte. Toutefois, afin d'empêcher une émigration éventuelle, les enclos expérimentaux ont été entourés d'un grillage de 20 cm de hauteur et de vide de mailles de 1 cm. Le grillage a été détruit par les pêcheurs locaux après un peu plus de 2 mois, c'est à dire postérieurement à la première recapture. Le pourcentage de disparitions entre chaque prélèvement a donc été calculé et dans la mesure où une modification importante des disparitions était remarquée après la perte du grillage, un pourcentage d'émigration bimensuelle a été estimé.

A la suite de ces diverses corrections, nous avons calculé le coefficient de mortalité totale à l'aide de la méthode semi-logarithmique, dans laquelle Z est la pente du modèle linéaire entre le logarithme de l'abondance au temps t (N_t) et le temps t . On peut donc écrire :

$$\text{Log}(N_t) = -Zt + \text{Log}(N_0)$$

Z étant la somme de la mortalité naturelle M et de la mortalité par pêche F (Beverton & Holt, 1957).

Nous avons considéré pour *G. tumidum* et *A. scapha* une mortalité par pêche nulle. Les estimations de Z ont donc concerné directement la mortalité naturelle M, c'est-à-dire la mortalité liée à la prédation, aux maladies et au grand âge.

1.5.2. Résultats

G. tumidum

Les abondances de *G. tumidum* récolté dans l'enclos de Tomo lors des diverses recaptures sont présentées dans le tableau 10. Dans ce tableau sont aussi portées les abondances corrigées et les efficacités de capture calculées pour chaque prélèvement. L'efficacité de capture moyenne est de 0.64 (ES=0.10).

Tableau 10.- Récapitulatif des étapes menant au calcul du coefficient instantané de mortalité naturelle de *G. tumidum* [(1) : abondance corrigée des effets du marquage; (2) : abondance corrigée des pertes de marques; (3) : abondance corrigée des pertes par émigration].

Prélèvement	0	1	2	3	4	5	6
% d'année cumulée	0	0.154	0.327	0.500	0.635	0.827	0.981
Abondance	186	88	75	43	39	30	27
Abondance modifiée	186	145	117	87	61	37	27
Efficacité de capture	0.61	0.64	0.49	0.64	0.81		
Abondance corrigée (1)	169.61	145	117	87	61	37	27
Abondance corrigée (2)	169.61	153.87	126.05	94.41	65.33	41.27	29.16
Nombre de pertes	15.74	27.82	31.64	29.08	24.06	12.11	
% de pertes	9.28	18.08	25.09	30.80	36.83	29.14	
Abondance corrigée (3)	169.61	153.87	139.59	116.85	91.14	65.59	52.25

Lors de la première recapture, 10 individus ont été retrouvés les deux valves collées. En considérant une efficacité de capture de 0.61, le nombre de bivalves morts de cette manière après les deux premiers mois d'expérience a été estimé à 16.39, valeur qui a été retranchée de l'abondance initiale de *G. tumidum*. Par ailleurs, après 1 an, 6 des 20 individus doublement marqués ont été retrouvés. Parmi ces 6 bivalves, 2 n'ont présenté qu'une seule marque. Nous avons donc admis une perte globale de marques sur l'année de l'ordre de 33.34%. L'ensemble des densités observées a alors été corrigé en conséquence (Tableau 10).

Une augmentation du nombre d'individus disparus entre prélèvements successifs a été remarquée après la première recapture, après la disparition du grillage (Tableau 10). Compte-tenu de nos connaissances sur l'éthologie de *G. tumidum*, nous avons admis l'existence pour cette espèce d'une migration passive liée à l'hydrodynamisme. Ne possédant pas de donnée permettant de chiffrer ce phénomène, nous avons considéré une émigration bimensuelle égale au surplus de pertes enregistré après la disparition du grillage, soit 8.8% des individus. Les abondances de *G. tumidum* une nouvelle fois corrigées sont portées à la fin du tableau 10. Le coefficient de mortalité naturelle de *G. tumidum* est de 1.23 an⁻¹ (ES=0.12, r=0.98).

A. *scapha*

Les abondances d'*A. scapha* récolté dans l'enclos de Térémba lors des diverses recaptures sont présentées dans le tableau 11, ainsi que les abondances corrigées et les efficacités de capture calculées pour chaque prélèvement. L'efficacité de capture moyenne est de 0.70 (ES=0.14).

Tableau 11.- récapitulatif des étapes menant au calcul du coefficient instantané de mortalité naturelle d'*A. scapha* [(1A) : pas de perte de marques; (1B) : abondance corrigée des pertes de marques].

Prélèvement	0	1	2	3	4	5	6
% d'année cumulée	0	0.173	0.346	0.519	0.683	0.836	1.030
Abondance	151	96	82	59	26	37	46
Abondance modifiée	151	126	96	77	59	56	46
Efficacité de capture	0.76	0.85	0.77	0.44	0.66		
Abondance corrigée (1A)	151	126	96	77	59	56	46
Nombre de pertes	25	30	19	18	3	10	
% de pertes	16.56	23.81	19.79	23.38	5.08	17.86	
Abondance corrigée (1B)	151	134.71	103.77	82.99	63.54	59.25	49.82
Nombre de pertes	16.29	30.94	20.78	19.45	4.29	9.43	
% de pertes	10.79	22.97	20.03	23.44	6.75	15.92	

Après 1 an, aucun individu doublement marqué n'a été retrouvé. Aussi, les deux cas consistant en une perte de marques nulle et en une perte similaire à celle de *G. tumidum* ont été considérés. Les abondances d'*A. scapha* corrigées en conséquence sont présentées dans le tableau 11.

A partir de l'examen du nombre d'individus disparus entre les prélèvements pris deux à deux avant et après la disparition du grillage (Tableau 11) et compte-tenu de nos connaissances concernant l'éthologie d'*A. scapha*, l'hypothèse d'une absence d'émigration de cette espèce hors de la zone d'étude a été retenue. Les coefficients instantanés de mortalité naturelle M d'*A. scapha*, estimés à partir de ces données, sont de 1.19 an^{-1} (ES=0.07, $r=0.99$) dans le cas d'une absence de pertes de marques ou de 1.15 an^{-1} (ES=0.07, $r=0.99$) dans le cas d'une perte de 33.34% répartie de façon régulière sur l'année. Une valeur de 1.17 an^{-1} pour M a été retenue dans la suite de notre travail.

1.5.3. Discussion et conclusion

De par la méthode de calcul utilisée, les estimations de M ont vraisemblablement été sur estimées. Ne disposant pas de donnée précise sur le déplacement à long terme des bivalves, nous avons en effet considéré une émigration constante de 8.8 % des individus pour *G. tumidum* et une absence de migration pour *A. scapha*. En ce qui concerne *G. tumidum*, le nombre de disparitions entre prélèvements successifs augmente au cours du temps. La disparition d'*A. scapha* est, elle aussi, plus élevée après la perte du grillage. Ces deux considérations laissent supposer l'existence d'une émigration passive supérieure à celle qui a été considérée.

Nous avons aussi admis l'absence de mortalité par pêche sur notre site d'étude. La présence d'un enclos grillagé sur une zone littorale, même peu accessible, attire obligatoirement les curieux. D'autre part, lors de la destruction des parcs, ceux-ci ont sûrement été examinés et des bivalves ont pu être prélevés.

Les coefficients instantanés qui ont été calculés intègrent, outre la mortalité due au grand âge ou à certains stress physiologiques, la disparition du fait de maladies et de la prédation. Nous n'avons jamais rencontré de bivalves présentant un quelconque parasitisme. En ce qui concerne la prédation, Broom (1985) précise que les prédateurs benthiques d'*Anadara granosa* sont l'étoile de mer *Asterias amurensis* et les gastéropodes carnivores *Natica maculosa* et *Thais carinifera*. Des étoiles de mer de grande taille n'ont pas été récoltées à Tomo ou à Térémba. Sur ces deux sites, des naticidés ont été repérés mais toujours en densités très faibles. Broom (1985) signale toutefois que l'activité de prédation de ces gastéropodes ne s'exerce que sur des bivalves d'une taille inférieure à 22 mm; ce type de prédation ne peut donc expliquer la forte baisse des effectifs de *G. tumidum* et d'*A. scapha*. Certains crustacés décapodes de grande taille tels *Scylla serrata*, *Charybdis charybdis* ou *Portunus pelagicus* ont été observés sur les herbiers étudiés. Pourtant, au vu de la diversité de la faune des deux sites, nous n'avons pas considéré *G. tumidum* et *A. scapha* comme des proies préférentielles pour ces crabes.

De nombreux poissons exercent une activité de prédation sur les bivalves entiers et/ou sur leurs parties molles accessibles, c'est-à-dire les siphons. Des pêches ponctuelles effectuées à Tomo et à Térémba n'ont fourni qu'une vision partielle de la faune ichtyologique susceptible de se nourrir sur ces sites. Nous avons tout de même pu conclure qu'à Tomo, les prédateurs des bivalves sont *Sillago ciliata*, *S. sihama*, *Acanthopagrus berda* et *Lethrinus nebulosus*. A Térémba, de nombreux bivalves ont été rencontrés dans les estomacs d'*Upeneus vittatus*, *Leiognathus eculus* et *Lethrinus nebulosus*. Toutefois, l'examen des contenus stomacaux a mis en évidence l'absence de prédation exercée sur les bivalves de grande taille d'une part et la faible prédation exercée sur les jeunes des deux espèces considérées d'autre part. En effet, à Tomo et à Térémba, les bivalves les plus couramment consommés sont des espèces de petite taille à coquille fine tels *Tellina sp.*, *Macoma sp.* et *Fragum seruposum*. Les seuls organismes susceptibles d'exercer une prédation importante sur les bivalves de grande taille sont donc les raies (*Dasyatis spp.*, *Urogymnus spp.*), qui sont parfois assez abondantes au niveau des herbiers littoraux (Kulbicki, com. pers.). Nous n'avons pu estimer la prédation exercée sur les siphons des bivalves. Pourtant *G. tumidum* et *A. scapha* ont des siphons très courts, ce qui limite vraisemblablement la mortalité par prédation exercée de cette manière par les poissons.

Les coefficients de mortalité naturelle calculés dans la présente étude, 1.23 an⁻¹ et 1.17 an⁻¹ respectivement pour *G. tumidum* et *A. scapha*, paraissent particulièrement élevés pour des espèces à longue durée de vie comme celles qui nous intéressent. Broom (1983b) propose de forts taux de mortalité pour *A. granosa*, de 1.17 an⁻¹ à 2.30 an⁻¹. Cette espèce est toutefois caractérisée par un coefficient K de croissance supérieur et une longueur maximale théorique inférieure à ceux d'*A. scapha*. A titre de comparaison, nous avons estimé la mortalité naturelle de *G. tumidum* et d'*A. scapha* à partir de la relation empirique de Pauly (1980). Bien qu'elle ait été calculée à partir de données concernant les poissons tropicaux, cette relation a fourni une estimation de mortalité naturelle correcte pour le Pectinidé *Amusium balloti* (Clavier, 1991). L'équation de Pauly s'écrit sous la forme :

$$\text{Log } M = -0.0152 - 0.279 \text{ Log } L_{\infty} + 0.6543 \text{ Log } K + 0.463 \text{ Log } T,$$

M étant le coefficient instantané de mortalité naturelle, L^∞ et K les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy (cf. chapitre sur la croissance) et T la température moyenne de l'eau. Pour une température moyenne de 24 °C (données ORSTOM Nouméa, non publiées), nous obtenons des valeurs de $M=0.95 \text{ an}^{-1}$ pour *G. tumidum* et $M=0.63 \text{ an}^{-1}$ pour *A. scapha*. Ces valeurs sont assez faibles et semblent plus conformes à la réalité. Elles montrent que nos résultats ont vraisemblablement été sur estimés, du fait d'une mauvaise estimation de l'émigration des organismes allée à une perte à la suite de prélèvements incontrôlés.

2. DYNAMIQUE DE POPULATION

2.1. Estimation des stocks naturels

Dans ce chapitre, nous allons définir l'ordre de grandeur de la biomasse des bivalves sur les substrats meubles intertidaux de la côte sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie. Nous avons considéré plus particulièrement les espèces suivantes : *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* et *Anadara scapha*. Ces espèces ont présenté, par le passé, un intérêt notable dans l'alimentation des populations mélanésiennes; de nos jours, elles font occasionnellement l'objet d'une pêche à pied récréative aux basses-mers et elles peuvent à ce titre être considérées comme une ressource marine de subsistance. Par ailleurs, il existe en Nouvelle-Calédonie une demande non négligeable concernant ces produits de la mer. Ainsi, en 1989, le Territoire a importé de Nouvelle-Zélande 18.1 tonnes de bivalves Vénéridés et Mésodesmatidés (Anonyme, 1990).

Il est donc apparu intéressant de définir les potentialités d'exploitation des stocks locaux afin de les mettre en valeur; en l'absence de statistique de pêche, nous avons entrepris en priorité d'estimer la biomasse des différentes espèces, pour savoir si les stocks naturels trouvés sur le littoral du sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie sont suffisants pour autoriser l'ouverture d'une pêcherie artisanale.

2.1.1. Matériel et méthodes

La Grande Terre de Nouvelle-Calédonie s'étire sur 400 km et possède un littoral très étendu. Nous avons limité notre étude à une zone témoin comprenant toute la partie sud-ouest de l'île, de l'extrême sud à la rivière du Cap, soit environ 250 km de côtes (Figure 32). Les travaux ont été menés au cours de l'année 1990.

Une enquête préliminaire a d'abord été effectuée. Les zones intertidales ont été reconnues à marée basse sur toute la zone d'étude. Cette première phase a permis d'éliminer de notre échantillonnage certains secteurs sans bivalve. Toute la côte située au sud de Nouméa est ainsi apparue pratiquement dénuée de substrat meuble intertidal et elle a été exclue. La zone de balancement des marées a été séparée en deux ensembles correspondant aux plages de sables d'une part et aux zones sablo-vaseuses colonisées ou non par des herbiers de phanérogame d'autre part. Les surfaces de ces deux ensembles constituent les populations statistiques étudiées; chacune a fait l'objet d'un échantillonnage aléatoire simple (EAS). Cette technique a été choisie car la préparation du protocole de sélection des unités d'échantillonnage n'exige *a priori* aucune information sur la taille, la structure et le comportement de la population (Scherrer, 1983).

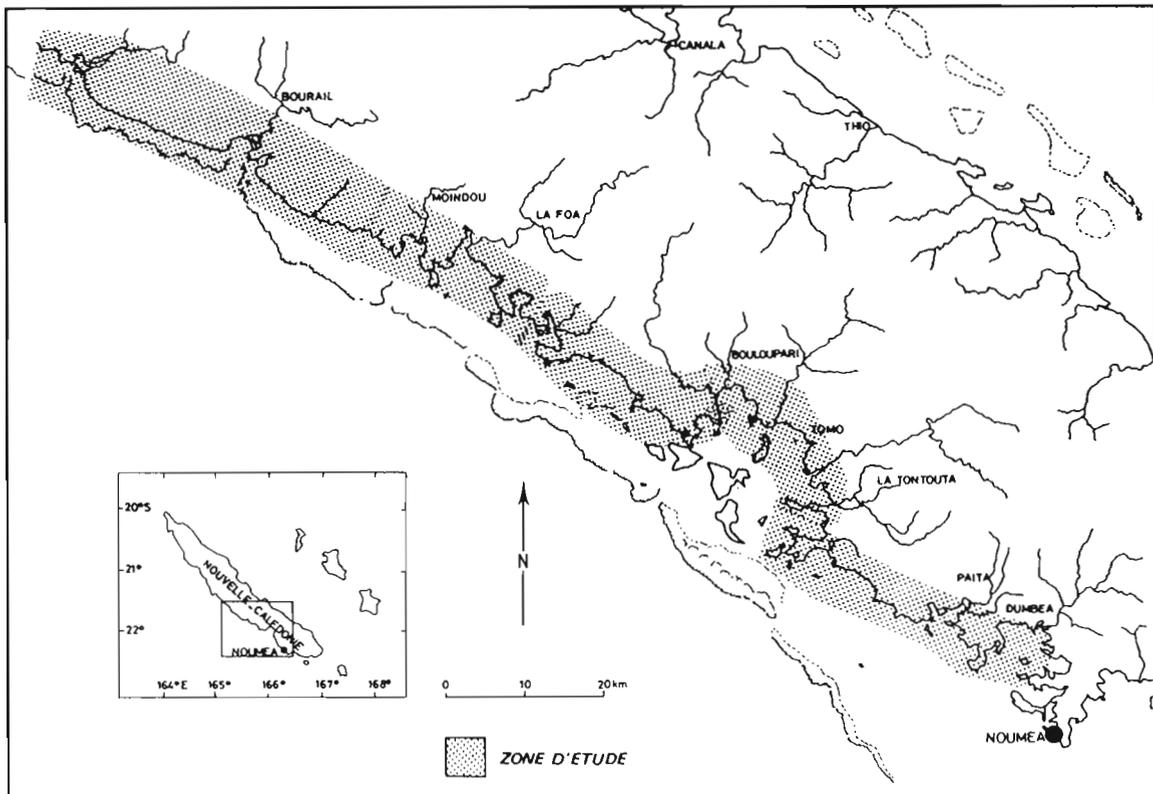


Figure 32. Zone d'étude des stocks de bivalves.

La cartographie des populations statistiques a été réalisée à partir de photographies aériennes en couleur au 1/40000 prises par l'Institut Géographique National (mission d'octobre 1982). Sur ces documents, les plages de sables sont apparues comme des traits peu épais dont la largeur et, *a fortiori*, la superficie ne pouvaient être calculées; elles ont donc été considérées comme des unités linéaires et subdivisées en tronçons de 80 m. Un tirage aléatoire a permis de sélectionner 50 tronçons au sein desquels une unité d'échantillonnage a été positionnée aléatoirement. Cette dernière correspond à une bande de sable de 0.5 m de large disposée perpendiculairement à la ligne de rivage et couvrant toute la hauteur de la plage. Le sédiment a été prélevé à l'aide d'une pelle sur environ 10 cm de profondeur et les bivalves ont été récoltés après passage sur un tamis à mailles carrées de 5 mm. Les zones sablo-vaseuses ont été décalquées directement sur les photographies aériennes et quadrillées selon une maille correspondant à 120x120 m. Notre échantillonnage a porté sur 100 carrés sélectionnés par tirage aléatoire. L'unité d'échantillonnage a été matérialisée par un cadre de 0.5 m²; le sédiment a été prélevé sur une profondeur d'environ 10 cm puis passé sur un tamis de 5 mm de vide de mailles avant la collecte des bivalves. Sur chaque unité d'échantillonnage, les spécimens appartenant aux trois espèces principales ont été mesurés au pied à coulisse parallèlement à la charnière, avec une précision de 0.5 mm. Les poids frais totaux (chair et coquille) ont ensuite été estimés à partir des relations allométriques définies dans le chapitre traitant de la croissance. En ce qui concerne les autres bivalves, les poids de matière fraîche ont été mesurés après égouttage sur du papier filtre.

Nos résultats portent sur la densité et la biomasse, exprimées respectivement en nombre d'individus et en grammes de matière fraîche par 0.5 m de plage ou 0.5 m² de substrat sablo-vaseux. Le faible poids des petits spécimens a été négligé; nous avons admis que nos estimations de biomasse concernent la population globale. Nous avons déterminé pour chaque population statistique la moyenne (\bar{y}_i) et l'écart-type (s_i) des variables, puis nous avons calculé les paramètres relatifs à l'ensemble de la zone d'étude (Cochran, 1963). La variable biomasse a ensuite été rapportée à la fraction potentiellement exploitable du stock. Cette dernière a été définie en considérant deux valeurs limites (Clavier & Richard, 1986). La première, Tc, correspond à la longueur minimale de capture. Nous avons admis que Tc est compris entre la taille de maturité sexuelle, soit 20 mm pour *A. striata* et *G. tumidum*, 22 mm pour *A. scapha* et la longueur maximale atteinte par chaque espèce dans nos prélèvements. La seconde limite, S, est un seuil de capture (ou seuil de rentabilité) lié à l'activité des exploitants. Ce seuil correspond au nombre minimal de bivalves à collecter sur une surface donnée, pour qu'une activité de pêche puisse être considérée comme rentable; la pêche sera donc effective si et seulement si la densité des bivalves est supérieure à cette densité minimale. Le seuil de capture a été rapporté à une longueur de plage ou à une surface de zone sablo-vaseuse correspondant à notre unité d'échantillonnage; nous l'avons fait varier sur les intervalles [0-30] dans le cas d'*A. striata*, [0-15] pour *G. tumidum* et [0-12] pour *A. scapha*. Pour chaque couple S-Tc, une biomasse globale potentiellement exploitable a été estimée, ainsi que son intervalle de confiance pour un risque statistique de 5%.

2.1.2. Résultats

La longueur totale des plages de sables sur la zone d'étude est estimée à 46.5 km et la superficie des zones sablo-vaseuses à 9.85 km². La liste taxinomique des bivalves collectés au cours de l'échantillonnage est indiquée au Tableau 12; sur les 30 espèces répertoriées, 17 sont couramment consommées (Anonyme, 1990). Les paramètres calculés pour les densités et les biomasses, ainsi que les bornes des estimateurs pour un risque statistique de 5% sont présentés au tableau 13. La biomasse totale des bivalves est légèrement supérieure à 1000 tonnes; *G. tumidum* et *A. scapha* représentent ensemble près de 70% du total.

Tableau 12. - Liste taxinomique des bivalves des substrats meubles littoraux, classés par ordre alphabétique. (*) indique les espèces comestibles

<i>Anadara scapha</i> (L., 1758) (*)	<i>Mactra sp. cf. luronica</i>
<i>Anadara sp. cf. troscheli</i> (*)	<i>Marcia japonica</i> (Gmelin, 1791) (*)
<i>Anodontia sp.</i>	<i>Modiolus aratus</i> (Dunker, 1857) (*)
<i>Atactodea striata</i> (Gmelin, 1791) (*)	<i>Modiolus philippinarum</i> Hanley, 1843 (*)
<i>Callista sp.</i>	<i>Pinctada maculata</i> (Gould, 1950) (*)
<i>Chama sp.</i>	<i>Pinna sp.</i>
<i>Codakia tigrina</i> (L., 1758) (*)	<i>Pitar citrinus</i> (Lamarck, 1818) (*)
<i>Ctena sp.</i>	<i>Pitar striatus</i> (Gray, 1838) (*)
<i>Donax faba</i> Gmelin, 1791 (*)	<i>Psammotrea sp.</i>
<i>Fimbria fimbriata</i> (L., 1758) (*)	<i>Tapes literatus</i> Röding, 1798 (*)
<i>Fragum sp.</i>	<i>Tapes variegatus</i> (Sowerby, 1852) (*)
<i>Gafrarium pectinatum</i> (L., 1758) (*)	<i>Tellina palatam</i> (Iredale, 1929)
<i>Gafrarium tumidum</i> Röding, 1798 (*)	<i>Tellina sp.</i>
<i>Lioconcha sp.</i>	<i>Tellina staurella</i> (Sowerby, 1840)
<i>Macoma sp.</i>	<i>Trachycardium rugosum</i> (Sowerby, 1840) (*)

Tableau 13. - Moyenne et intervalle de confiance estimés pour les échantillons (y) et les populations (Y) (seuil : $\alpha = 0.05$). Les valeurs (y) relatives à *A. striata* sont exprimées pour des unités d'échantillonnage de 0.5 m; pour les deux autres espèces, les valeurs de y sont exprimées pour des unités d'échantillonnage de 0.5 m².

	Nombre		Biomasse (g)	
	y	Y ($\times 10^6$)	y	Y ($\times 10^7$)
<i>Atactodea striata</i>	30.5 \pm 12.6	2.84 \pm 1.15	34.7 \pm 12.6	0.32 \pm 0.17
<i>Anadara scapha</i>	0.6 \pm 0.4	12.6 \pm 8.01	21.2 \pm 15.6	41.77 \pm 30.82
<i>Gafrarium tumidum</i>	1.1 \pm 0.5	21.3 \pm 9.70	13.7 \pm 6.7	27.05 \pm 13.22

Les courbes d'isobiomasses moyennes pour *A. striata* sont présentées à la figure 33. Pour un seuil S fixé, un accroissement de Tc de 2 mm provoque une diminution de la biomasse exploitable de l'ordre de 30%. La population d' *A. striata* est en effet composée en majorité d'individus jeunes, les classes de tailles comprises entre 20 et 26 mm ayant des effectifs similaires. Une diminution analogue de la biomasse est mise en évidence lorsque, pour Tc fixé, S augmente de 5 en 5 individus sur l'intervalle [0-20], ce qui suggère une répartition uniforme des individus de grande taille sur notre zone d'étude.

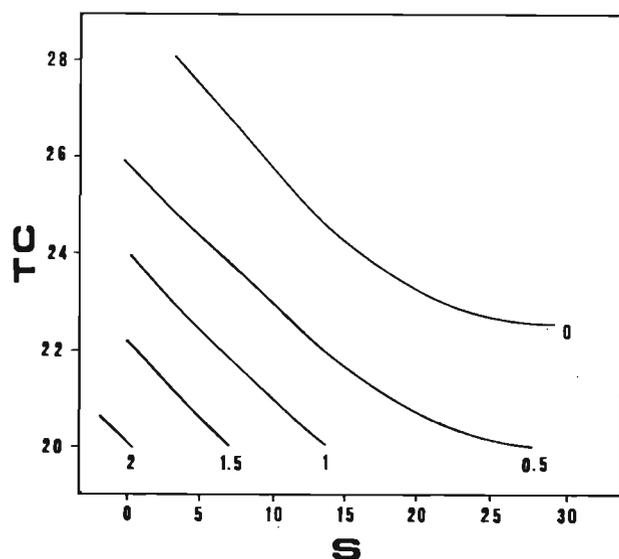


Figure 33. - Courbes d'isobiomasses moyennes (tonnes) pour le stock d'*A. striata* en fonction de Tc (mm) et de S (N/0.5 m)

Pour un seuil S fixé, un accroissement de 20 à 28 mm de la taille de capture de *G. tumidum* ne provoque pas de diminution notable de la biomasse exploitable (Figure 34). De même, pour un seuil de capture inférieur à 4, le passage de Tc de 28 à 32 mm n'induit qu'une faible diminution de la biomasse, la quantité exploitable passant alors de 250 à 200 tonnes environ. La population comporte en effet une majorité de grands individus qui induit dans la population une importante biomasse accumulée. Pour Tc fixé, une augmentation de S d'environ 2 individus sur l'intervalle [0-6] provoque une baisse de biomasse constante de l'ordre de 25%. Cette diminution est ensuite très rapide lorsque S augmente. *G. tumidum* est donc réparti préférentiellement en agrégats jusqu'à 6 individus par 0.5 m². Si l'on considère un seuil S de 6 individus par 0.5 m², la biomasse exploitable de *G. tumidum* serait de l'ordre de 150 tonnes.

En ce qui concerne *A. scapha*, pour un seuil *S* fixé, une augmentation de *Tc* de 22 à 42 mm ne provoque pas de diminution notable de la biomasse (Figure 35). Au-dessus de 42 mm et pour les faibles valeurs de *S*, la diminution de la biomasse est régulière et atteint environ 50 tonnes pour une augmentation de *Tc* de 2 mm. La population possède, là encore, une majorité d'individus de grande taille; ces derniers constituent également une importante biomasse accumulée vraisemblablement peu productive. Pour *Tc* inférieur à 50 mm, une augmentation du seuil *S* sur l'intervalle [3-7] ne provoque qu'une faible diminution de la biomasse exploitable (15% environ). Lorsqu'il est présent, *A. scapha* est donc réparti préférentiellement en agrégats contenant soit moins de 3, soit plus de 7 individus par 0.5 m². Pour un seuil *S* de 6 individus par 0.5 m² et une taille de première capture de 32 mm, la biomasse potentiellement exploitable d'*A. scapha* serait de l'ordre de 250 tonnes.

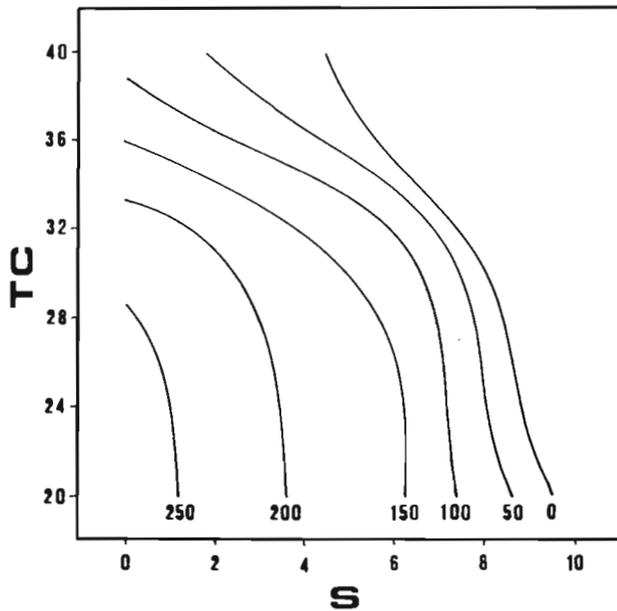


Figure 34. - Courbes d'isobiomasses moyennes (tonnes) pour le stock de *G. tumidum* en fonction de *Tc* (mm) et de *S* (N/0.5 m²)

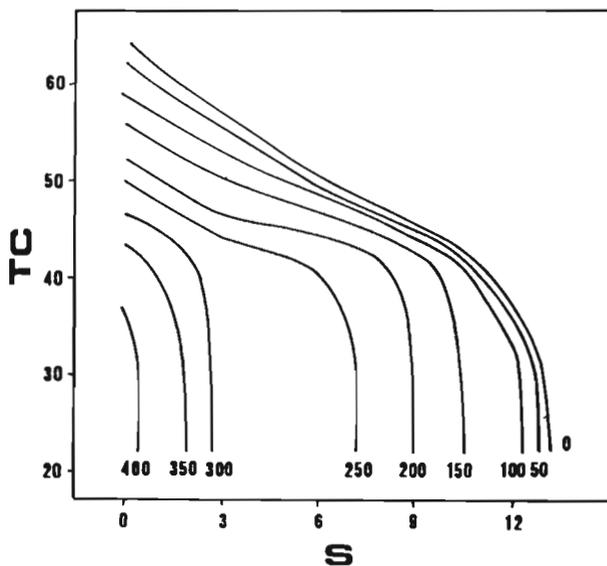


Figure 35. - Courbes d'isobiomasses moyennes (tonnes) pour le stock d'*A. scapha* en fonction de *Tc* (mm) et de *S* (N/0.5 m²)

2.1.3. Discussion et conclusion

Les photographies aériennes utilisées pour la cartographie des populations statistiques sont à l'échelle 1/40000^{ème}; elles ont été prises à mi-marée. Le contour exact des fonds est donc difficile à apprécier et des imprécisions sont vraisemblablement intervenues lors du dessin des secteurs exondables. Notamment, une sous-évaluation de la taille de notre population statistique résulte du positionnement approximatif de la limite inférieure de la zone intertidale sur les zones sablo-vaseuses. Par ailleurs, certains secteurs plus ou moins masqués par un reflet de soleil à la surface de l'eau n'ont pu être cartographiés avec précision; leur étendue exacte a été vérifiée *a posteriori* sur le terrain. Enfin, au vu de l'enquête préliminaire, nous avons éliminé de vastes zones sablo-vaseuses considérées comme dépourvues de bivalves et il est probable que certains gisements d'étendue limitée ont ainsi été écartés. Cette démarche s'apparente à une stratification de notre échantillonnage; elle permet de diminuer la variance des estimateurs mais provoque sans doute leur sous-évaluation.

Les estimations de biomasses des stocks de bivalves sur les substrats meubles intertidaux sont rares dans la littérature. D'une manière générale, ce type d'étude permet essentiellement de vérifier si la biomasse d'un stock est suffisante pour justifier sa mise en exploitation. Dans le cas d'espèces cultivées, elle permet également de connaître la quantité en élevage et ainsi d'éviter de dépasser la capacité biotique du milieu (Bodoy & Geairon, 1988). Pour les espèces déjà pêchées, l'évaluation des stocks ne revêt qu'un intérêt secondaire par rapport à l'examen des statistiques de pêche qui permet un contrôle de l'état de la ressource. Lewis (1988) signale cependant que les pays dont les ressources marines sont sur exploitées tireraient profit d'une estimation quantitative de leurs stocks.

En ce qui concerne les stocks des bivalves des plages de sables dans le Pacifique sud-ouest, nous n'avons connaissance que des travaux de Cassie (1955) et Redfearn (1974) portant sur les pêcheries d'*Amphidesma ventricosum* de Nouvelle-Zélande. Sur la côte sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, la biomasse potentiellement exploitable d'*A. striata* est d'environ 500 kg. Cette faible valeur s'explique par les poids individuels peu élevés de ce bivalve, ainsi que par la faible étendue des plages sur le littoral. *A. striata* est aussi présent sur les plages de sables des îlots coralliens du lagon sud-ouest (Wantiez, 1988) et une étude intégrant ces sites mettrait vraisemblablement en évidence un stock plus important. Dans l'état actuel de nos connaissances *A. striata* ne présente d'intérêt que pour une cueillette à caractère récréatif.

Les bivalves du genre *Anadara* sont présents en grandes quantités dans la région Indo-Pacifique et plus particulièrement dans les vasières intertidales de l'Asie du sud-est. Broom (1982) estime ainsi à environ 63000 tonnes la quantité d'*Anadara granosa* commercialisée en 1979 en Malaisie. La même année, la production d'*A. granosa* était de 32000 tonnes en Indonésie (Unar *et al.*, 1982). Ces chiffres très élevés laissent présager l'existence de stocks importants bien qu'ils intègrent les productions aquacoles. Ils traduisent également la vaste superficie des zones intertidales qui bordent ces pays. Sur la côte sud-ouest de la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie, notre estimation de stock a porté sur seulement 10 km² de substrats. Les biomasses sont du même ordre de grandeur que celles d'autres rivages. Ainsi, sur 30 km² de vasières colombiennes, Squires *et al.* (1973) ont évalué le stock d'*Anadara tuberculosa* à 1500 tonnes pour une production annuelle d'environ 250 tonnes. De même, en Inde, Narasimham *et al.* (1984) ont estimé la biomasse du stock des bivalves de la baie de Kakinada à environ 21000 tonnes dont 7000 tonnes d'*A. granosa*, pour une superficie de 146 km². Si l'on considère les possibilités du marché local, les biomasses potentiellement exploitables de *G.tumidum* et d'*A. scapha* (respectivement 150 et 250 tonnes) ne sont cependant pas négligeables.

Au cours de nos travaux, *G. tumidum* et, dans une moindre mesure, *A. scapha*, ont été rencontrés en grandes quantités sur des sites peu étendus. La présence de milieux analogues sur l'ensemble du littoral de la Grande Terre laisse supposer l'existence d'autres gisements. Pour ces deux espèces, nous avons mis en évidence un fort pourcentage d'individus âgés à croissance faible. Cette biomasse accumulée, peu productive, devra être éliminée en priorité lors d'une éventuelle mise en exploitation des stocks. La production à l'équilibre d'une pêcherie est certainement très inférieure à nos estimations de biomasses. En conséquence, les stocks de bivalves des côtes de Nouvelle-Calédonie ne permettent d'envisager qu'une exploitation à caractère artisanal; elle serait cependant susceptible de couvrir les besoins du marché local.

2.2. Modélisation

Beaucoup d'études ont montré les graves répercussions que pouvait avoir une pêche non réglementée, sur les stocks d'une part et sur l'industrie de la pêche qui en dépend, d'autre part (Le Campion, com. pers.). En revanche, les nombreux intérêts d'un aménagement rationnel et d'une réglementation judicieuse de la pêche ont été maintes fois mis en évidence. Aménager une pêcherie et l'exploiter rationnellement revient à lui permettre de fournir, de façon continue, le maximum de captures. L'objet du présent travail est de préciser l'ordre de grandeur de la biomasse exploitable de *Gafrarium tumidum* et d'*Anadara scapha* sur la côte sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, à l'équilibre d'une pêcherie et selon divers protocoles d'exploitation.

L'étude de la dynamique d'une population nécessite l'emploi de modèles mathématiques, c'est à dire "d'entités mathématiques que l'on substitue à la réalité" (Laurec & Le Guen, 1981). Nous avons classiquement appréhendé le problème d'une manière analytique, en tentant d'explicitier les mécanismes régissant la dynamique des populations.

2.2.1. Matériel et méthodes

L'emploi des modèles de dynamique de population, particulièrement lorsque ceux-ci sont d'approche analytique, demande une connaissance de valeurs caractéristiques de l'espèce étudiée. Les paramètres de croissance et de mortalité ont ainsi été préalablement précisés pour *G. tumidum* et *A. scapha*. L'âge au recrutement (t_r), défini d'après Laurec & Le Guen (1981) comme "un âge seuil à partir duquel les études suivent de façon détaillée le devenir des animaux", a ensuite été estimé. En ce qui concerne *G. tumidum*, t_r a été évalué à partir des études de marquages; l'efficacité de capture, explicitée précédemment lors des estimations de mortalité, a été calculée pour différentes classes de tailles. L'âge au recrutement a été par la suite défini comme l'âge à partir duquel l'efficacité de capture des bivalves s'est révélée constante. L'âge au recrutement d'*A. scapha* a été plus simplement estimé à partir des connaissances acquises concernant l'éthologie de cette espèce.

Compte-tenu de la précision de nos estimations de croissance et de mortalité naturelle, nous avons eu recours au modèle de rendement par recrues de Beverton et Holt (Beverton & Holt, 1957). D'une manière générale, ce modèle permet d'évaluer le rendement par individu entrant dans la pêcherie, en fonction de deux paramètres : l'intensité de la pêche appliquée au stock (F) d'une part et l'âge à la première capture (t_c), ou taille minimale des mailles de l'engin de pêche utilisé, d'autre part. Le modèle permet également de prévoir l'évolution du rendement lorsque varient ces deux paramètres. Le but d'une telle approche est de définir les valeurs de F et de t_c pour lesquelles correspond le rendement maximal, c'est-à-dire la production maximale du stock.

Ce modèle est basé sur l'équation :

$$Y/R = F e^{-M(tc-tr)} W_{\infty} \sum_{n=0}^3 U_n \frac{e^{-nK(tc-t_0)}}{F+M+nK}$$

Les paramètres F et t_c peuvent théoriquement varier à volonté. Pour t_c fixé, chaque valeur de F procure une estimation de Y/R et, de même, pour F fixé, les différents t_c amènent à des Y/R distincts. Un même rendement par recrue peut être obtenu pour différents couples de F et de t_c . Les points de même valeur sont alors disposés sur des lignes nommées isoplèthes de rendement par recrues, tracées par interpolation. Ces lignes d'égale production permettent d'envisager sur une seule figure les effets de différents scénarios d'exploitation. Dans le présent travail, nous établirons de telles courbes pour les populations de *G. tumidum* et d'*A. scapha*.

Nous définirons à la suite de ces travaux la production globale annuelle des populations de *G. tumidum* et d'*A. scapha*. D'une manière théorique, la production globale à l'équilibre (Y) est définie comme le produit du rendement par recrues par le recrutement, dans la mesure où ce dernier paramètre est identique à l'équilibre d'une pêcherie et au moment de l'étude. Malheureusement, le recrutement est un paramètre d'accès difficile et vraisemblablement très variable. La production des stocks sera donc en première approche précisée à partir de la formule empirique de Gulland (1971) modifiée par Sparre *et al.* (1989) :

$$Y = 0.2 M B_v$$

Y étant la biomasse exploitable, M le coefficient instantané de mortalité naturelle et B_v la biomasse du stock vierge.

2.2.2. Résultats et discussion

G. tumidum

La figure 36 présente l'évolution de notre efficacité de capture moyenne en fonction de la taille de *G. tumidum*. L'ANOVA ne montre pas de différence significative entre les tailles ($F=0.31$, $\alpha>0.05$). Nous avons donc considéré comme pleinement recrutés les individus présentant une taille de 17 mm. Par ailleurs, une telle longueur correspond à la limite inférieure des tailles à partir desquelles les modèles de croissance et les estimations de mortalité ont été calculés. Compte-tenu de la précision de nos estimations de croissance, nous avons retenu un âge de 1.5 années comme âge au recrutement.

La relation de croissance isométrique caractérisant *G. tumidum* est la suivante :

$$W_t = 3.65 \cdot 10^{-4} L_t^3 \quad (n=379, r=0.96)$$

L'équation de la courbe de croissance pondérale, exprimée selon le modèle de Von Bertalanffy, peut donc s'écrire :

$$W_t = 14.13 (1 - e^{-0.53t})$$

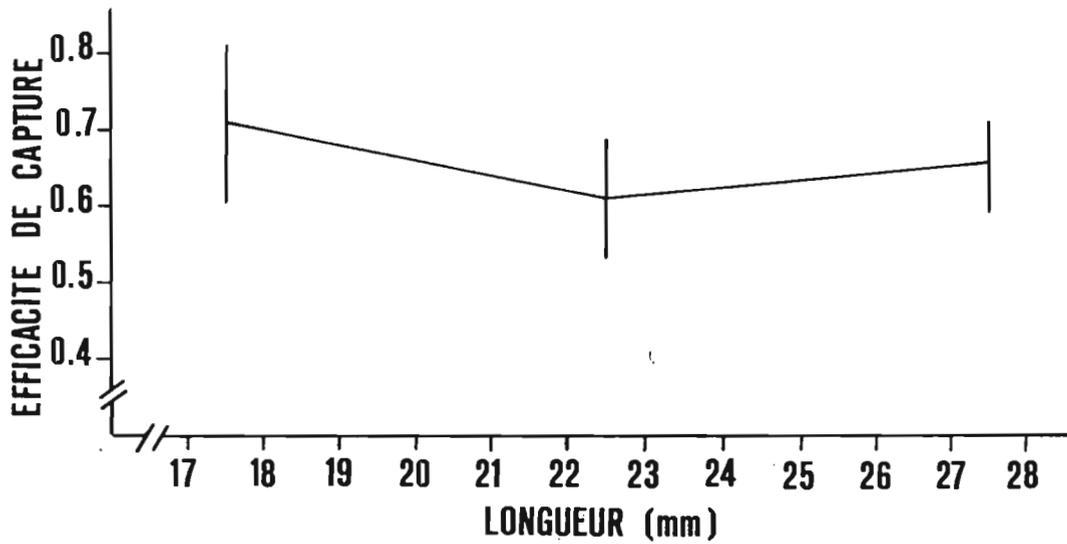


Figure 36. Evolution de l'efficacité de capture en fonction de la taille pour *G. tumidum*

Les isoplèthes de rendement par recrues, calculées pour *G. tumidum* à partir des paramètres $W_{\infty}=14.13$ g, $K=0.53$ an⁻¹, $M=1.23$ an⁻¹, $t_0=0$ année et $t_r=1.5$ année, sont présentées à la figure 37.

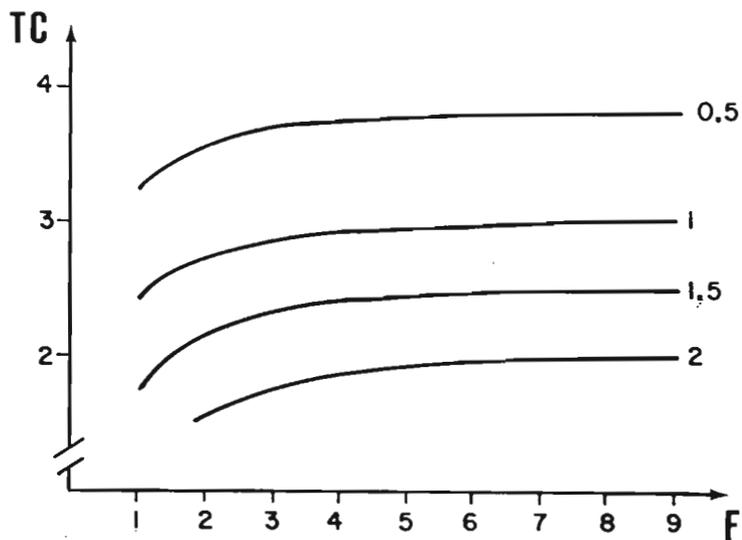


Figure 37. Isoplèthes de rendement par recrues (en grammes) pour *G. tumidum*

Pour l'intervalle d'âge considéré et pour toute valeur de t_c , la production par recrue croît continuellement lorsque F augmente et tend vers une asymptote qui correspond à la biomasse de la cohorte à l'instant t_c . Les rendements les plus élevés sont obtenus pour $t_c=1.5$ années. Cette valeur de t_c est donc supérieure à l'âge critique (t_{cri}) pour lequel la biomasse est maximale. D'après ces données, l'espèce doit donc être pêchée avec une forte intensité et avec une taille de capture aussi proche que possible de celle qui correspond à un âge de recrutement de 1.5 années, soit 17 mm. Toutefois, les résultats concernant la biologie de la reproduction de *G. tumidum* ont mis en évidence pour cette espèce une taille à la sexualisation de l'ordre de 20 mm, ce qui correspond à un âge d'environ 2 ans. Une taille minimale de capture de 25 mm, soit un âge de 2.5 années, peut donc être proposée pour *G. tumidum*. Dans ce cas et pour une forte intensité de pêche, le rendement par recrues sera de l'ordre de 1.5 g.

La production globale du stock de *G. tumidum* sur la côte sud-ouest de la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie est d'environ 66 tonnes, pour une biomasse du stock vierge de 270 tonnes et un coefficient instantané de mortalité naturelle de 1.23 an^{-1} . Compte-tenu de l'erreur relative à l'estimation de la biomasse du stock vierge, la production globale annuelle du stock est, pour un risque de 5%, comprise entre 30 et 100 tonnes.

A. scapha

L'étude du rôle des facteurs de l'environnement sur la répartition spatiale d'*A. scapha* a montré l'existence d'une ségrégation des tailles entre les jeunes non sexués de taille inférieure à 22 mm, c'est-à-dire un âge d'environ 1 an, et les adultes. Compte-tenu de la précision de nos estimations de croissance, nous avons admis un âge de 1.5 années pour l'âge au recrutement t_r .

La relation de croissance isométrique caractérisant *A. scapha* est la suivante :

$$W_t = 3.01 \cdot 10^{-4} L_t^3 \quad (n=273, r=0.93)$$

L'équation de croissance pondérale, exprimée selon la formulation de Von Bertalanffy, peut donc s'écrire :

$$W_t = 41.59 (1 - e^{-0.29(t+0.9)})$$

Les isoplèthes de rendement par recrues, calculées à partir des paramètres $W_\infty=41.59 \text{ g}$, $K=0.29 \text{ an}^{-1}$, $M=1.17 \text{ an}^{-1}$, $t_0=-0.9$ année et $t_r=1.5$ année, sont présentées à la figure 38.

D'une manière similaire à *G. tumidum*, la production par recrue d'*A. scapha* augmente continuellement lorsque F augmente, pour t_c fixé. Les valeurs maximales des rendements sont obtenues pour $t_c=1.5$ année. L'âge au recrutement tel qu'il a été défini est donc supérieur à l'âge critique t_{cri} pour lequel la biomasse est maximale. L'espèce doit donc être pêchée avec une intensité élevée. La taille à la sexualisation d'*A. scapha* est de 22 mm, ce qui correspond à un âge d'environ 1 an. Une taille minimale de capture de l'ordre de 30 mm, soit un âge de 2 ans, peut donc être proposée pour *A. scapha*. Dans ce cas et pour une forte intensité de pêche, la production par recrue sera de 4 g.

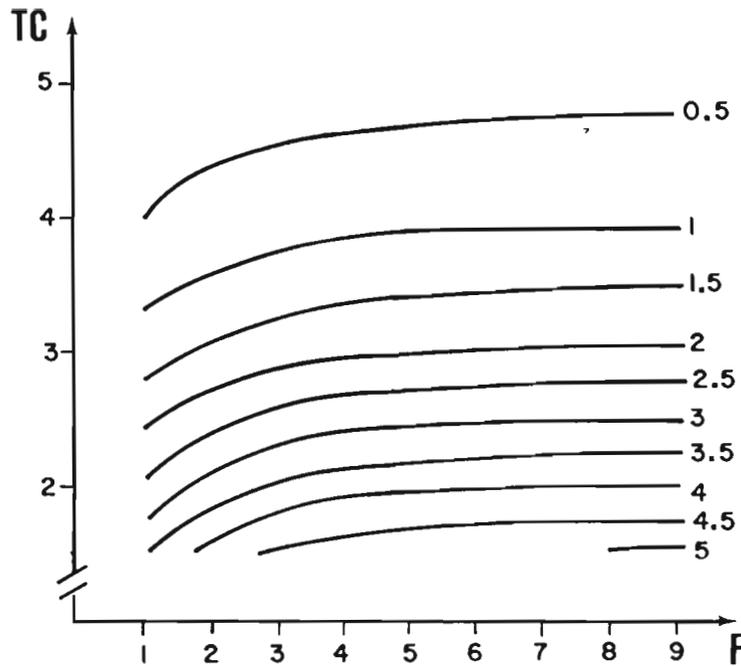


Figure 38. Isoplèthes de rendement par recrues (en grammes) pour *A. scapha*.

La production globale du stock d'*A. scapha* à l'équilibre de la pêcherie est de 98 tonnes, pour une biomasse du stock vierge de 417 tonnes et un coefficient de mortalité naturelle de 1.17 an^{-1} . Pour un risque de 5%, cette production globale est comprise entre 25 et 170 tonnes.

2.2.3. Conclusion

En ce qui concerne la dynamique des populations de *G. tumidum* et d'*A. scapha*, les chiffres obtenus par modélisation mathématique en l'absence de statistiques de pêches permettent simplement de dégager des considérations d'ordre général. Ainsi, les rendements par recrue montrent que les espèces doivent être pêchées avec une forte intensité, les rendements maxima étant atteints pour des tailles inférieures aux tailles de recrutement estimées. Pour des tailles de capture de 25 et de 30 mm, les rendements maxima sont de 1.5 et 4 g respectivement pour *G. tumidum* et *A. scapha*. Pour ces deux bivalves, les productions moyennes annuelles à l'équilibre peuvent être estimées à 66 et 98 tonnes.

CONCLUSION GENERALE

Notre étude a concerné les bivalves des substrats meubles sur la côte du sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie. Trois espèces, *Atactodea striata*, *Gafrarium tumidum* et *Anadara scapha* ont plus particulièrement retenu notre attention. Ces espèces ont présenté par le passé un intérêt notable dans l'alimentation des populations mélanésiennes mais elles ne font plus qu'occasionnellement l'objet d'une pêche à pied récréative aux basses-mers. La finalité de nos travaux a été de définir et d'orienter, pour ces bivalves, les premiers termes d'une mise en exploitation rationnelle des stocks.

Nous nous sommes attachés en priorité à acquérir des connaissances biologiques et écologiques sur les espèces étudiées. La biologie présente en effet des implications directes dans les problèmes d'exploitation. L'écologie et plus particulièrement le rôle de l'environnement dans la distribution des organismes, est importante à considérer dans le cas d'espèces pouvant faire l'objet d'élevage semi-extensif.

A. striata et *G. tumidum* sont des bivalves gonochoriques, aptes à se reproduire à une taille de 20 mm (soit 2 ans d'âge relatif pour *G. tumidum*). *A. scapha* est mature à une longueur similaire (22 mm, soit un âge de 1.5 année) mais cette espèce montre un hermaphroditisme successif protandre. Comme la majorité des bivalves tropicaux, *A. striata* et *G. tumidum* ont une activité sexuelle pratiquement continue au cours de l'année. Celle-ci se traduit par une succession de pontes partielles dans les populations et par un constant (et faible) recrutement de juvéniles. La disponibilité permanente de nourriture est, semble-t-il, l'un des facteurs permettant l'existence d'une telle activité sexuelle prolongée. La reproduction d'*A. scapha* est plus tranchée; elle présente une activité maximale en saison chaude et une période de repos sexuel en saison fraîche. La ponte la plus massive se produit en janvier mais des pontes partielles interviennent d'octobre à mars dans la population. Pour les trois espèces, l'activité sexuelle maximale est observée en saison chaude et nous avons conclu au rôle prépondérant joué par la température sur le cycle sexuel des bivalves. Le fait qu'il existe des pontes pendant l'ensemble de l'année montre que la gamétogénèse est influencée par d'autres paramètres de l'environnement.

La croissance et la mortalité d'*A. striata* n'ont pas été estimées lors de ce travail. La croissance de *G. tumidum* est relativement lente et se maintient à un taux constant au cours de l'année. Ce dernier phénomène n'est pas étonnant compte-tenu de l'activité sexuelle prolongée du bivalve. La croissance d'*A. scapha* est lente mais à la différence de *G. tumidum*, elle montre une variation saisonnière plus marquée. Celle-ci se traduit par un accroissement plus rapide en saison fraîche, lors de la période de repos sexuel. Les stries d'arrêt de croissance bien visibles sur les coquilles sont vraisemblablement formées en début de saison chaude, lors de la reprise de l'activité sexuelle. La formation des stries n'intervient toutefois pas pour l'ensemble des individus, à chaque saison de reproduction. La longévité des espèces est de l'ordre de 7 à 8 ans mais l'accroissement annuel est très faible après environ 5 ans. Sur les deux sites de Tomo et de Téremba, les mortalités naturelles de *G. tumidum* et d'*A. scapha* sont élevées, de l'ordre de 1.23 an⁻¹ et 1.17 an⁻¹ respectivement.

En ce qui concerne la distribution des bivalves, *A. striata* est exclusivement trouvé sur la partie médiolittorale des plages de sable, découvrant lors de chaque basse mer. Les densités et les biomasses maximales sont observées dans des sédiments comportant environ 75% de particules de taille comprise entre 2.5 et 0.5 mm et 8% de particules de taille supérieure à 2.5 mm. Les populations sont composées en majorité d'individus jeunes et la structure démographique est similaire sur l'ensemble des plages du sud-ouest.

Sur le littoral sud-ouest de la Grande Terre, *G. tumidum* est préférentiellement rencontré en agrégats comportant jusqu'à 6 ind./0.5 m². Les densités et les biomasses maximales sont mises en évidence sur des substrats situés à la limite inférieure des zones découvrant lors des basses mers de mortes-eaux. La granulométrie intervient peu sur la répartition de l'espèce qui peut alors être définie comme ubiquiste, du moins à l'état adulte. Une teneur en vase supérieure à 15% est toutefois limitative pour sa répartition, du fait du colmatage des branchies par les particules fines. Les jeunes montrent des exigences plus strictes quand à la bathymétrie et à l'envasement des substrats; ils sont en effet rencontrés à des niveaux bathymétriques inférieurs dans des sédiments comportant 5% de vase, et une émigration passive de leur part vers l'habitat des adultes, liée à l'hydrodynamisme, est suggérée.

Sur la côte sud-ouest, *A. scapha* est plutôt rencontré en agrégats de moins de 3 ou plus de 7 ind./0.5 m². *A. scapha* est inféodé à la limite inférieure du domaine intertidal, sur des substrats découvrant seulement lors des basses mers de vives-eaux. Les densités et les biomasses maximales sont trouvées dans des sédiments fins, comportant 20% de vase et 40% de particules de tailles comprises entre 0.5 et 0.063 mm. Les sédiments présentent aussi une fraction grossière, nécessaire à la fixation de l'animal. Les jeunes *A. scapha* sont rencontrés à un niveau bathymétrique inférieur dans des sédiments moins vaseux et une migration active de leur part vers l'habitat des adultes est avancée.

La longueur totale des plages de sable de la côte sud-ouest de la Grande Terre est de 46.5 km. La biomasse exploitable du stock d'*A. striata*, évaluée à partir d'un échantillonnage aléatoire simple portant sur 50 unités d'échantillonnage, est de 3.2 tonnes. En considérant une taille de capture de 24 mm et une densité de bivalves suffisante pour attirer d'éventuels pêcheurs, la biomasse potentiellement exploitable est de 500 kg. Cette faible valeur est le fait, d'une part de la faible longueur de plage du littoral et, d'autre part, des poids individuels peu élevés d'*A. striata*. Dans l'état actuel de nos connaissances, *A. striata* présente donc un intérêt seulement pour la pêche récréative.

La superficie des substrats potentiels à *G. tumidum* et à *A. scapha* a été estimée à 9.85 km² sur le littoral sud-ouest de la Grande Terre. Les biomasses de la fraction vulnérable des populations, calculées à partir d'un échantillonnage aléatoire simple portant sur 100 unités d'échantillonnage, sont de 270 et 418 tonnes respectivement pour *G. tumidum* et *Anadara scapha*. Ces deux espèces représentent environ 70% de la biomasse totale des bivalves comestibles sur les substrats meubles sablo-vaseux du littoral sud-ouest. Les stocks sont du même ordre de grandeur que ceux estimés en milieu tropical pour d'autres bivalves, si l'on considère une surface similaire de substrat. Pour une taille de capture de 28 mm et un seuil de rentabilité de 6 ind/0.5 m², le stock potentiellement exploitable de *G. tumidum* est de 150 tonnes. La production globale annuelle du stock est de 66 tonnes, pour une taille de capture de 25 mm et un effort de pêche élevé. Le stock potentiellement exploitable d'*A. scapha* est de 250 tonnes, si l'on considère une taille de capture de 32 mm et un seuil de rentabilité de 6 ind./0.5 m². La production globale annuelle du stock est de 98 tonnes, pour une taille de capture de 30

mm et un effort de pêche élevé. Malgré une faible valeur marchande, *G. tumidum* et *A. scapha* constituent donc actuellement une ressource locale de valeur certaine. Les stocks sont capables de supporter une exploitation artisanale qui devrait couvrir les besoins du marché local. Ils comportent néanmoins une importante biomasse accumulée qui sera la cible prioritaire d'éventuels exploitants et la production à l'équilibre d'une pêcherie sera très inférieure à la capture initiale.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbott, R.T., Dance, S.P., 1986. Compendium of seashells. *American Malacologists, INC*, Melbourne, Florida, 411 p.
- Alagarwami, K., 1965. On pearl formation in the Venerid Bivalve *Gafrarium tumidum* Röding. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 7(2) : 345-347.
- Alagarwami, K., 1966. Studies on some aspects of biology of the wedge-clam, *Donax faba* Gmelin from mandapam coast in the gulf of Mannar. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 8(1): 56-75.
- Anonyme, 1990. Statistiques des pêches maritimes et de l'aquaculture (1990). *Serv. Territorial Marine Marchande Pêches Mar.*, Nouvelle-Calédonie, 13 p.
- Ansell, A.D., 1983. Species of *Donax* from Hong Kong : morphology, distribution behavior and metabolism. *Proceed. IInd Int. Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China*, B. Morton & D. Dudgeon eds., Hong Kong Univ. Press., 19-47.
- Ansell, A.D., Bodoy, A., 1979. Comparison of events in the seasonal cycle for *Donax vittatus* and *Donax trunculus*. *Proc. 13th Eur. mar. Biol. Symp.* E. Naylor and R.G. Hartnoll eds., Oxford, Pergamon Press : 191-198.
- Bacci, G., 1951. Ermafroditismo ed intersessualita nei Gastropodi e Lamellibranchi. *Arch. Zool. Ital.*, Suppl. 7: 57-151.
- Bachelet, G., 1980. Growth and recruitment of the Tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde estuary (SW France). *Mar. Biol.*, 59 : 105-117.
- Baissac, J. De B., Lubet, P.E., Michel, C.M., 1962. Les biocoenoses benthiques littorales de l'île Maurice. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 25 : 253-291.
- Beu, A.G., 1972. Genera of the bivalve family Mesodesmatidae, with comments on some australasian species. *J. malac. Soc. Aust.*, 2 : 113-131.
- Beu, A.G., Rooij-Schuilin, L.A. de R, 1982. Subgeneric classification of New Zealand and Australian species of *Paphies* Lesson (Bivalvia : Mesodesmatidae), and names for the two species of tuatua in New Zealand. *New Zeal. J. Zool.*, 9 : 211-230.
- Beverton, R.J.H., Holt, S.J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *U.K. Minist. Agric. Fish., Fish. Invest. (sér. 2)*, 19 : 533 p.
- Bhattacharya, C.G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23 : 115-129.
- Bloom, S.A., Simon, J.L., Hunter, V.D., 1972. Animal-sediment relations in community analysis of a Florida estuary. *Mar. Biol.*, 13 : 43-56.
- Bodoy, A., 1982. Croissance saisonnière du bivalve *Donax trunculus* (L.) en Méditerranée nord-occidentale (France). *Malacologia*, 22(1/2) : 353-358.
- Bodoy, A., Geairon, P., 1988. L'élevage de l'huître creuse à Marennes-Oléron en 1987 : estimation des stocks cultivés. *Rapport interne IFREMER, DRV-88-011-RA/TREM*, 35 p.
- Boonruang, P., Janekarn, V., 1983. Distribution, density, biomass, and population bionomics of *Anadara granosa* (L.) in relation to environmental factors at Sapum bay on the east coast of Phuket island. *Thai Fish. Gaz.*, 36 : 461-468.

- Borrero, F.J., 1986. The collection of early juveniles of *Anadara* spp. as a potential source of seed for culturing mangrove cockles on the pacific coast of Colombia. *Aquaculture*, 59: 61-69.
- Broom, M.J., 1982. Analysis of the growth of *Anadara granosa* (Bivalvia : Arcidae) in natural, artificially seeded and experimental populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9 : 69-79.
- Broom, M.J., 1983a. Gonad development and spawning in *Anadara granosa* (L.) (Bivalvia: Arcidae). *Aquaculture*, 30: 211-219.
- Broom, M.J., 1983b. Mortality and production in natural, artificially-seeded and experimental populations of *Anadara granosa* (Bivalvia : Arcidae). *Oecologia* (Berlin), 58 : 389-397.
- Broom, M.J., 1985. The biology and culture of marine bivalve molluscs of the genus *Anadara*. *ICLARM Studies and Reviews*, 12 : 37 p.
- Cassie, R.M., 1955. Population studies on the Toheroa, *Amphidesma ventricosum* Gray (Eulamellibranchiata). *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 6 : 348-391.
- Castro, M., Ersini, K., 1988. Comparison of two length-frequency based packages for estimating growth and mortality parameters using simulated samples with varying recruitment patterns. *Fish. Bull.*, 86(4) : 645-653.
- Chardy, P., Clavier, J., 1988. Biomass and trophic structure of the macrobenthos in the south-west lagoon of New Caledonia. *Mar. Biol.*, 99 : 195-202.
- Clavier, J., 1987. Contribution à la mise en valeur des populations d'ormeaux (*Haliotis tuberculata* L.). Thèse Doct., Univ. Paris VI, 319 p.
- Clavier, J., 1991. Etat des connaissances sur *Amusium balloti* (Bivalve, Pectinidé) dans les lagons de Nouvelle-Calédonie. *Conv. : Sci. Mer : Biol. mar.*, ORSTOM, Nouméa, 4 : 54 p.
- Clavier, J. & Richard, O., 1986. Estimation du stock naturel d'ormeaux (*Haliotis tuberculata* L.) dans la région de Saint-Malo. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 48 : 95-105.
- Cochran, W.G., 1963. Sampling techniques. J. Wiley & Sons, inc., New York, London, Sydney, 413 p.
- Coe, W.R., 1943. Sexual differentiation in mollusks. I. Pelecypods. *Q. Rev. Biol.*, 18 : 154-164.
- Davy, F.B., Graham, M., 1983. Bivalve culture in Asia and the Pacific. *Proc. Singapore Workshop, 16-19 Feb. 1982, Ottawa, Ont. IDRC, 1983* : 8-18.
- Dougherty, G., 1988. Heavy metal concentrations in bivalves from Fidji's coastal waters. *Mar. Poll. Bull.*, 19(2) : 81-84.
- Dredge, M.C.L., 1985. Growth and mortality in an isolated bed of saucer scallop *Amusium japonicum balloti* (Bernardi). *Queensland J. Agric. Animal Sci.*, 42 : 11-21.
- Fischer, P.H., 1966. Observations écologiques sur *Mesodesma (Atactodea) striata* Gmelin. *J. Conchyl.*, 105 : 104-106.
- Gabbott, P.A., 1982. Developmental and seasonal metabolic activities in marine molluscs. In : P.W. Hochachka (ed.), *The Mollusca*, Vol.2. Academic Press, New York, NY : 165-217.
- Gibbs, P.E., 1978. Macrofauna of the intertidal sand flats on low wooded islands, northern Great Barrier Reef. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 284 : 81-97.
- Giese, A.C., 1959. Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Annu. Rev. Physiol.*, 21 : 547-576.

- Gifford, E.W., Shutler, D., 1956. Archeological excavations in New Caledonia. *Anthr. Rec. Univ. Calif. press*, 18 : 148 p.
- Grelet, Y., Falconetti, C., Thomassin, B.A., Vitiello, P., Abu Hihal, A.H., 1987. Distribution of the macro- and meiobenthic assemblages in the littoral soft-bottoms of the gulf of Aqaba (Jordan). *Atoll Res. Bull.*, 308 : 14 p.
- Griffiths, R.J., 1981. Population dynamics and growth of the bivalve *Choromytilus meridionalis* (Kr.) at different tidal levels. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 12 : 101-118.
- Gulland, J.A., 1969. Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie : Analyse des populations. *Manuels F.A.O. Sci. Halieut.*, 4 : 160 p.
- Gulland, J.A., 1971. The fish resources of the ocean. Fish. News (Book) LTD., London, 255 p.
- Hadfield, A.J., Anderson, D.T., 1988. Reproductive cycles of the bivalve molluscs *Anadara trapezia* (Deshayes), *Venerupis crenata* Lamarck and *Anomia descripta* Iredale in the Sydney Region. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 39 : 649-660.
- Hartley, H.O., 1962. Analysis of variance. In *Mathematical methods for digital computers*, Vol. 1. A. Ralston and H.S. Wilf (eds.). Wiley, New York : 221-230.
- Harvey, M., Vincent, B., 1989. Spatial and temporal variations of the reproduction cycle and energy allocation of the bivalve *Macoma balthica* (L.) on a tidal flat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 129 : 199-217.
- Hughes, R.N., Gamble, J.C., 1974. A quantitative survey of the biota of intertidal soft substrata on Aldabra atoll, Indian ocean. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 279 : 327-355.
- Jayabal, R., Kalyani, M., 1987. Reproductive cycle of the estuarine bivalve *Meretrix meretrix* (Linn.) of the Vellar estuary. *Indian J. Fish.*, 34(2) : 229-232.
- Kusakabe, D., 1959. Studies on the artificial seeds of the arc shell *Anadara subcrenata* (Lischke). *J. Fac. Fish. Anim. Husb., Hiroshima Univ.*, 2 : 183-239.
- Lamy, E., 1904. Liste des arches recueillies par M. Ch. Graver à Djibouti (1904). *Bull. Mus. Hist. nat.*, 10(5) : 269-278.
- Lamy, E., 1917. Les arches de la mer Rouge. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 1 : 26-34.
- Laurec, A., Le Guen, J.C., 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome 1 : Concepts et modèles. *Rapp. Sci. Tech. C.N.E.X.O.*, 45 : 177 p.
- Lewis, A.D., 1988. Les ressources en mollusques des îles du Pacifique. *Colloque sur les ressources halieutiques côtières du Pacifique. CPS/Inshore Fish. Res./WP.2*, 9 p.
- Locard, A., 1896. Notice ethnographique sur les Mollusques utilisés en Nouvelle-Calédonie et dans les îles avoisnantes. Paris : Imp. Pitrat Ainé, A. Rey successeur, 50 p.
- Lubet, P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 23 : 389-548.
- Lucas, A., 1965. Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 99 : 115-247.
- Mackie, G.L., 1984. Bivalves. In : A.S. Tompa, N.H. Verdonk, J.A.M. Van Den Biggelaar (eds.), *The Mollusca*, Vol. 7 Academic Press, New York, NY : 351-418.
- Mane, U.H., Nagabhushanam, R., 1979. Studies on the growth and density of the clam *Paphia laterisulca* at Kalbadevi estuary, Ratnagiri, on the west coast of India. *Malacologia*, 18 : 297-313.

- Mann, R., 1979. The effect of temperature on growth, physiology, and gametogenesis in the manila clam *Tapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 38 : 121-133.
- Nagabhushanam, R., Talikhedkar, P.M., 1977. Reproductive biology of the wedge clam *Donax cuneatus*. *Indian J. Mar. Sci.*, 6 : 35-38.
- Narasimham, K.A., Selvaraj, G.S.D., Devi, S.L., 1984. The molluscan resources and ecology of Kakinada bay. *Mar. Fish. Inf. Serv.*, 59 : 17 p.
- Narasimham, K.A., 1985. Ecology of the clam bed in Kakinada bay. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 27 : 97-102.
- Narayanan, B., Sivadas, P., 1986. Studies on the intertidal macrofauna of the sandy beach at Kavaratti atoll (Lakshadweep). *Mahasagar, Bull. Natl. Inst. Oceanogr.*, 19 : 11-22.
- Natarajan, R., John, G., 1983. Reproduction in the edible ribbed clam *Anadara rhombea* (Born) from the backwaters of Porto Novo. *Indian J. Mar. Sci.*, 12 : 90-95.
- Nayar, N.K., Rao, S.K., 1985. Molluscan fisheries of India. *Mar. Fish. Inf. Serv.*, 61 : 1-7.
- Nielsen, C., 1976. An illustrated checklist of bivalves from PMBC beach with a reef-flat at Bhuket, Thailand. *Bull. Phuket Mar. Biol. Center*, 9 : 7 p.
- Okera, W., 1976. Observations on some population parameters of exploited stocks of *Senilia senilis* (= *Arca senilis*) in Sierra Leone. *Mar. Biol.*, 38 : 217-229.
- Oon, F., 1986. Growth and mortality of the malaysian cockle (*Anadara granosa* L.) under commercial culture : analysis through length-frequency data. *F.A.O., B.O.B.P./WP/47*, 21 p.
- Pathansali, D., 1966. Notes on the biology of the cockle *Anadara granosa* L. *Proc. Indo-Pac. Fish. Council.*, 11 : 84-98.
- Pauly, D., 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. CIEM*, 39 : 175-192.
- Picard, J., Bigot, L., Roman, M.L., 1981. Rapport sur la mission 1980-1 de l'A.T.P. 4067. "Etude de l'interpénétration des faunes marines littorales et des faunes terrestres halophiles, en bordure du lagon néocalédonien". Marseille : Sta. Mar. Endoume, 20 p.
- Pichon, M., 1962. Note préliminaire sur la répartition et le peuplement des sables fins et des sables vaseux non fixés de la zone intertidale dans la région de Tuléar. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, Supp. 1 : 221-235.
- Plaziat, J.C., 1974. Répartition des mollusques amphibies de quelques littoraux et estuaires à mangrove (Nouvelle-Calédonie et Cameroun). Rôle de la salinité dans les modifications locales des peuplements de mangrove. *Haliotis*, 4 : 167-177.
- Purchon, R.D., Purchon, D.E.A., 1981. The marine shelled mollusca of west Malaysia and Singapore. I. General introduction and an account of the collections. *J. moll. Stud.*, 47 : 290-312.
- Rao, K.S., 1967. Annual reproductive cycle of the wedge clam, *Donax cuneatus* Linnaeus. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 9(1) : 141-146.
- Redfearn, P., 1974. Biology and distribution of the Toheroa, *Paphies (Mesodesma) ventricosa* (Gray). *Fish. Res. Bull.*, 11 : 51 p.
- Rhoads, D.C., Young, D.K., 1970. The influence of deposit-feeding benthos on bottom sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, 28 : 150-178.

- Richard, G., 1982. Mollusques lagunaires et récifaux de Polynésie française. Inventaire faunistique-bionomique-bilan quantitatif-croissance-reproduction. Thèse Doct., Univ. Paris VI, 313 p.
- Richardson, C.A., 1988. Microgrowth patterns in the shell of the Malaysian cockle *Anadara granosa* (L.) and their use in age determination. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 111 : 77-98.
- Ricker, W.E., 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 119 : 300 p.
- Ricker, W.E., 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 191 : 409 p.
- Rost, H., Soot-Ryen, T., 1955. Pelecypods from the Seychelles islands collected by Mr. W. Hasselberg. *Acta Borealia*, A. Scientia., 8 : 22 p.
- Rougerie, F., 1986. Le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie : spécificité hydrologique, dynamique et productivité. *Etudes et Thèses*, ORSTOM, Paris, 233 p.
- Sanders, H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards bays. Animal-sediment relationships. *Limn. Oceanogr.*, 3 : 245-258.
- Sastry, A.N., 1968. Relationships among food, temperature and gonad development of the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. *Physiol. Zool.*, 41 : 44-53.
- Scherrer, B., 1983. Techniques de sondage en écologie. In, Stratégies d'échantillonnage en écologie, Masson, PUL : 62-162.
- Seed, R., Brown, R.A., 1975. The influence of reproductive cycle, growth, and mortality on population structure in *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.), and *Mytilus edulis* L., (Mollusca: Bivalvia). *Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp.* : 257-274.
- Shafee, M.S., 1980. Application of some growth models to the black scallop, *Chlamys varia* L. from Lanveoc, bay of Brest. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 43 : 237-250.
- Shafee, M.S., 1989. Reproduction of *Perna picta* (Mollusca: Bivalvia) from the atlantic coast of Morocco. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 53 : 235-245.
- Shafee, M.S., Lucas, A., 1980. Quantitative studies on the reproduction of the black scallop, *Chlamys varia* (L.) from Lanveoc area (bay of Brest). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 42 : 171-186.
- Shapiro, S.S., Wilk, M.B., 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52 : 591-611.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1981. Biometry. W.H. Freeman and Company, 859 p.
- Solem, A., 1959. Marine mollusca of the New Hebrides. *Pacific Sci.*, 13 : 253-268.
- Sparre, P., Ursin, E., Venema, S.C., 1989. Introduction to tropical fish assessment. Part 1 : Manual. *FAO Fisheries Technical Paper*, n°306.1, Rome, FAO, 337 p.
- Squires, H.J., Estevez, M., Barona, O., Mora, O., 1973. Mangrove cockles, *Anadara* spp. (Mollusca: Bivalvia) of the Pacific coast of Colombia. *The Veliger*, 18(1) : 57-68.
- Swadling, P., Chowning, A., 1981. Shellfish gathering at Nukakau island, West New Britain province, Papua New Guinea. *J. Soc. Océanistes*, 38 : 159-167.
- Thomassin, B.A., 1978. Les peuplements des sédiments coralliens de la région de Tuléar (SW de Madagascar). Leur insertion dans le contexte côtier indo-Pacifique. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille II, 494 p. + annexes.

- Thomassin, B.A., 1981. Etude de l'impact du projet "NORCAL" sur l'environnement marin de Nouvelle-Calédonie. Phase III - Océanographie : benthos. B.R.G.M., commande GG/MP, n°1604 : 108 p.
- Toral-Barza, L., Gomez, E.D., 1985. Reproductive cycle of the cockle *Anadara antiquata* L. in Catalangas, Batangas, Philippines. *J. Coast. Res.*, 1(3) : 241-245.
- Tranter, D.J., 1958. Reproduction in australian pearl oysters (Lamellibranchia). II. *Pinctada albina* (Lamarck): Gametogenesis. *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 9(1) : 144-158.
- Tranter, D.J., 1959. Reproduction in australian pearl oysters (Lamellibranchia). V. *Pinctada fucata* (Gould). *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 10(1) : 45-66.
- Tukey, J.W., 1977. Exploratory data analysis. Addison-Wesley, Reading, Massachusetts, 698 p.
- Unar, M., Fatuchri, M., Andamari, R., 1983. Indonesia. In : Bivalve culture in Asia and the Pacific. F.B. Davy & M. Graham eds. *Proc. Singapore Workshop, 16-19 Feb. 1982, Ottawa, Ont., IDRC, 1983*, 44-46.
- Wantiez, L., 1988. Etude des populations de bivalves littoraux sur les substrats meubles du lagon de Nouvelle-Calédonie. Identification des populations et définition des biotopes par traitement d'images satellitaires. D.E.A., Univ. Aix-Marseille II, 42 p.
- Welsch, R.E., 1977. Stepwise multiple comparison procedures. *J. Amer. Stat. Assoc.*, 72 : 566-575.
- Wolff, W.J., Gueye, A., Meijboom, A., Piersma, T., Sall, M.A., 1987. Distribution, biomass, recruitment and productivity of *Anadara senilis* (L.) (Mollusca : Bivalvia) on the banc d'Arguin, Mauritania. *Neth. J. Sea Res.*, 21 : 243-253.
- Yankson, K., 1982. Gonad maturation and sexuality in the west african bloody cockle, *Anadara senilis* (L.). *J. moll. Stud.*, 48 : 294-301.
- Yoloye, V., 1975. The habits and functional anatomy of the west african bloody cockle *Anadara senilis* (L.). *Proc. Malacol. Soc. London*, 41 : 277-299.

