



HAL
open science

Trophic ecology of the pelagic fish *P. antarcticum* in East Antarticum

Carolina Giraldo

► **To cite this version:**

Carolina Giraldo. Trophic ecology of the pelagic fish *P. antarcticum* in East Antarticum. Biodiversity and Ecology. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2012. English. NNT: 2012PA066197 . tel-00829475

HAL Id: tel-00829475

<https://theses.hal.science/tel-00829475v1>

Submitted on 3 Jun 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE
ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT DE L'ILE DE FRANCE
ED129

*Ecologie trophique du poisson
Pleuragramma antarcticum dans
l'Est Antarctique.*

*Trophic ecology of the pelagic fish P. antarcticum in
East Antarctica*



présentée par Carolina Giraldo

**Thèse pour l'obtention du grade de docteur
Soutenue le 13 Septembre 2012**

Dirigée par Philippe Koubbi et Patrick Mayzaud.
Président du jury : Paul Nival
Rapporteurs : Gilles Bourdier & Benoît Sautour
Examineurs : Stig-Falk Petersen, Graham Hosie, Eric Tavernier

*Dream like you will live forever,
live like you will die today*

- *James Dean*

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier le directeur de l'Observatoire de Villefranche, Gabriel Gorsky ainsi que le directeur du LOV, Antoine Sciandra de m'avoir accueilli au laboratoire pour effectuer cette thèse. Ce travail a été rendu possible grâce aux soutiens de nombreux organismes. Je tiens donc à remercier la Zone Atelier Antarctique, l'IPEV et le programme 1142 ICO²TA, l'ANR Glides dirigée par Charly Bost et l'ANR Antflocks dirigée par Guillaume Lecoindre, ainsi que la CAML, notamment Michel Stoddart et Victoria Wadley. Mes remerciements vont également à Graham Hosie, qui dirige le programme CEAMARC et qui a bien voulu accepter de participer au jury pour cette thèse. Je remercie l'équipage de l'Astrolabe, ses officiers et son capitaine Stan pour toutes les missions en Antarctique ainsi qu'Alain Pottier, Alain Pierre et Patrice Godon de l'IPEV pour la logistique. Merci également aux hivernants du programme ICO²TA et à tous ceux qui ont participé avec moi à la mission ICO²TA de 2010-2011. Merci à l'équipage de l'Umitaka-Marui, au Tumsat, et à Takashi Ishimaru, le chef de mission, ainsi que Masato Moteki et les autres participants de la mission en 2008, ainsi que Patrice Pruvost pour les échantillons.



Maintenant, comment remercier tous ces gens qui ont partagé ma vie tout au long de ces trois dernières années et tous ceux qui depuis toujours m'ont aidé à devenir ce que je suis maintenant ?

J'ai eu la chance d'avoir deux supers directeurs de thèse, brillants, avec des visions des fois totalement opposées mais complémentaires qui m'ont tout appris sur l'écologie marine et la biochimie. Merci à tous les deux de m'avoir choisi pour partager cette aventure qui a duré 3 ans. J'espère ne vous avoir pas déçu et que vous trouverez dans cette thèse le produit de tout ce que vous m'avez appris.

Philippe, merci pour ta patience et pour toujours avoir été là quand j'avais l'impression que je ne pourrais jamais finir. Merci pour tes conseils que ce soit au niveau personnel ou professionnel. Je peux dire que l'écologue que je suis maintenant c'est bien grâce à toi. J'ai appris énormément de choses, et le « questionnement écologique » que j'ai

développé est là grâce à toutes ces conversations qu'on a eues ensemble pour interpréter mes données. Merci de m'avoir permis de partir en Antarctique, d'aller voir mes poissons et de découvrir ce monde merveilleux que je n'oublierai jamais. Merci de ta confiance et de m'avoir toujours tirer vers l'avant. Plus que mon chef, tu as été véritablement mon encadrant ces trois dernières années et tes exigences m'ont aidé à m'améliorer énormément. J'espère que l'on pourra continuer à collaborer ensemble car j'ai encore beaucoup à apprendre sur le monde des poissons.

Patrick, on travail ensemble depuis mon stage de master 2 et c'est grâce à toi que j'ai découvert le monde infini des lipides. Merci de m'avoir transmis une partie de ton savoir. J'ai encore énormément à apprendre. Je me rappelle encore quand j'allais te voir avec mes matrices d'acides gras et que je sortais les yeux grand ouverts car là où je ne voyais que des chiffres tu voyais des tendances et des processus biologiques qui m'échappaient complètement. Je me rappelle que tu m'a dis un jour « un bon thésard doit connaitre son sujet mieux que ses directeurs » et que tu m'as encouragé à être originale, à chercher au delà de ce que tout le monde fait et à avoir une vision propre. Cela a été un vrai défit et un super apprentissage. Merci énormément.

Je remercie également les deux autres membres de mon comité de thèse, Carole Vallet et Eric Tavernier. Carole merci pour ton accueil et ta gentillesse dans le « grand nord ». J'ai beaucoup aimé tes conseils et ta participation à cette thèse. Eric... Tu étais le meilleur chef de mission Antarctique, *for ever, you're the best Erico!* Merci beaucoup pour les discussions lipidiques, pour tes commentaires et encouragements tout au long de la thèse et pour la bonne humeur qui te caractérise, c'était un vrai bonheur de travailler avec toi. Merci également à mes co-auteurs, notamment à Yves Cherel pour m'avoir appris à distance tout sur les isotopes stables, un monde que j'ai beaucoup aimé, et qui m'était complètement inconnu. Merci également à Jean-Olivier pour ses conseils statistiques, de présentations, et de rédaction.

Marc, je pense que ma thèse n'aurait pas été aussi agréable sans ton aide incroyable pour les manip des lipides. Tu m'as tout appris sur ces machines qui parfois ne voulaient tout simplement pas marcher. Merci de m'avoir tout expliqué avec tant de patience, d'avoir été là dès que j'avais un doute, une panne, une question ou pour n'importe quel besoin

au labo. Entre les pompes, les centris, le Iatro, le CG... on a bien réussi à mener à bon port cette thèse. Merci beaucoup. Je profite pour remercier tous les gens de la vieille forge, et spécialement l'équipe 5. Un petit mot juste pour JP, et pour ses souvenirs sur l'Astrolabe.

Isa, merci beaucoup pour ta gentillesse et ta patience à gérer toute la partie administrative me concernant. Entre les titres de séjours, les récépissés, les permis, etc, etc (on aurait pu dire avec la préfecture en général !) Toi et Co vous avez été vraiment superbes ! J'en profite pour remercier l'équipe *Gang of four*, Anne Marie, et Martine car ces midis à jouer à la cuisine m'ont bien changés les idées quand il le fallait.

Ben, là je commence à me dire qu'il me manque la moitié des gens à remercier, donc si jamais vous êtes entrain de lire c'est le moment d'aller prendre un sandwich ☺.

J'ai rencontré en arrivant à Villefranche tellement de gens formidables... ils sont devenus plus que des amis, une véritable famille pour moi, qui a toujours été là pour me soutenir dans les moments difficiles et pour se réjouir avec moi dans les moments de joie. Flooooo, on s'est rencontrés quand j'étais encore en stage de Master et voilà maintenant après presque 4 ans, que je me demande comment je vais te remercier pour ton incroyable amitié et ta gentillesse. Tellement de bons souvenirs !! Tu as été un véritable soutien pour moi dans les moments difficiles. Ca va énormément me manquer les fous rires au bureau, le partage des fruits et la musique !! Merci d'avoir relue ma thèse et d'avoir corrigé mon orthographe !! Je suis sûre que tu es devenu un expert en *Pleuragramma* maintenant ! J'espère que nous resterons amis encore bien longtemps et je te souhaite le meilleur du monde pour la suite. Tu as été comme un frère pour moi.

Les garçons, Antho, Ju et Matt, quelle chance d'avoir commencé ma thèse en même temps que vous ! Tellement de soirées détente, d'apéros, de bbq, de soirées Noël, de dimanches à travailler au labo, de pauses café, de rendez-vous « 11h55 » pour aller à la cantine !! Merci beaucoup d'être là pour me faire rire et d'avoir partagé avec moi ces 3 ans de thèse. J'en garde le meilleur des souvenirs et j'espère qu'on continuera à faire le tour du monde pour nous voir où que l'on soit dans les années à venir.

Les filles, Co, So, Amélie, Clem, Martina, c'était un bonheur de vous avoir comme amies, de pouvoir compter sur vous quand j'avais besoin de

parler, de profiter de vos conseils et de savoir que je pouvais compter sur vous. Amélie, merci pour ces apéros au Rue Bonaparte et pour ta gentillesse, je pense que toutes ces soirées ont bien contribué à ce que l'on se rapproche tous et que l'on devienne comme une famille. Je suis contente de voir que presque 4 ans après tu es heureuse avec Jérôme et Leo, un bisou pour eux aussi et merci pour tout. So... so... sooo !! Il n'y a pas de mots, merci pour toutes ces après-midi entre filles, de folie shopping et pour être une véritable amie sur laquelle j'ai pu compter à n'importe quel moment. Il faudra quand même qu'on se fasse un petit voyage ensemble un jour ah ?? Un gros bisou pour toi et vraiment merci !! Et bon, Co Poutier....merci car elle est trop forte et c'est la meilleure ! Tu as été la voix de la sagesse et ça m'a fait tellement, mais tellement de bien de parler avec toi à chaque fois que j'en avais besoin !!! Je suis vraiment ravie de t'avoir connue et de pouvoir te compter parmi mes plus proches amies. Tu as été la meilleure gestionnaire, la meilleure conseillère et une superbe amie. Merci de m'avoir toujours aidé !! Clem, comment ça va ta thèse sur les MEC ? C'était vraiment super de passer des soirées avec toi, il faudra que tu me donnes cette recette de tiramisu, autrement ça va me hanter quand tu ne seras pas là !! Rendez-vous en Nouvelle-Zélande pour la suite !! Et Martina, toujours avec le sourire, tu as été un vrai soleil !

Mes colocos que j'adore. On a emménagé ensemble au moment de ma rédaction de thèse (visiblement vous aimez le risque !!). J'espère que je n'étais pas trop stressante ! Steph c'est super de t'avoir en coloc et de pouvoir passer des heures au jardin à parler et parler. Tes conseils m'ont beaucoup aidé et j'espère que nous serons amies encore bien longtemps et qu'il y aura encore plein de soirées et des bons moments à partager ensemble. Hub... hub ! Bien que nous ne te voyons que 3 jours par semaine, t'es toujours avec ta bonne humeur et ton sourire, c'est vraiment super. Et bien sur, celui que je garde le plus dans mon cœur, Lorenzo, merci pour ces 7 derniers mois, et pour avoir donné à ma vie un équilibre. J'apprends toujours énormément de choses sur toi et sur moi-même grâce à toi. Merci de partager ma vie.

Finalement, je remercie ma famille, car sans elle je ne serais pas là. Merci d'avoir eu confiance en moi et de m'avoir poussée à venir en France à la poursuite de mes rêves alors que je n'avais que 17 ans. Je sais que ce n'était pas évident pour vous. Je vous aime énormément. Je remercie mon père qui m'a appris que dans la vie nous devons toujours

donner le meilleur de nous-mêmes, même pour les choses qui nous paraissent insignifiantes. Merci à ma mère de m'avoir appris à être positive, à toujours penser que les choses sont pour le mieux et que lorsque l'on veut vraiment quelques choses, tout peut arriver. C'était génial de grandir avec votre soutien, votre amour et vos sourires. Merci à mon petit frère et ma sœur d'être mes confidents et d'être toujours là pour m'écouter.

Je suis sûre d'oublier encore des gens, donc merci du fond du cœur à tous ceux qui ont partagé un moment de ma vie et qui font de moi ce que je suis.

Carolina Giraldo

Université Pierre et Marie Curie (UPMC)
Ecole doctorale des Sciences de l'Environnement de l'île de France ED 129

Thèse pour l'obtention du grade de docteur en Ecologie Marine

Ecologie trophique du poisson Pleuragramma antarcticum dans l'Est Antarctique

Carolina Giraldo

Sous la direction de

Philippe Koubbi

Professeur de l'Université Pierre et Marie Curie

Réponses biologiques et physiologiques aux contraintes du milieu marin
Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur mer – UMR 7093

Patrick Mayzaud

Directeur de Recherche CNRS – Emérite

Réponses biologiques et physiologiques aux contraintes du milieu marin
Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur mer – UMR 7093

Soutenance le 13 Septembre 2012

Jury :

Président du jury : Paul Nival

Rapporteurs : Gilles Bourdier & Benoit Sautour

Examineurs : Stig-Falk Petersen, Graham Hosie & Eric Tavernier

Résumé

L'écosystème pélagique Est Antarctique est dominé par le poisson *Pleuragramma antarcticum* qui représente jusqu'à 90% de la biomasse des poissons dans la colonne d'eau. *P. antarcticum* est la seule espèce de la famille des Nototheniidae dont la totalité du cycle de vie se déroule dans la colonne d'eau. Cette espèce se caractérise par un état larvaire particulièrement long qui dure un an et une distribution verticale avec les larves en surface et les individus les plus âgés en profondeur. *P. antarcticum* est planctonophage à tous ses stades de développement et est la proie principale d'un grand nombre de prédateurs supérieurs. Ainsi, *P. antarcticum* apparaît comme une espèce clé de l'écosystème qui fait le lien entre le phytoplancton / zooplancton et les niveaux trophiques supérieurs. Dans le cadre de cette thèse nous avons étudié l'écologie trophique de cette espèce. Dans la première partie de la thèse, nous avons étudié les variations d'abondance larvaire et la distribution verticale des différents stades de développement. Nous avons poursuivi l'étude de l'état larvaire afin de déterminer les paramètres qui influencent la condition des individus et si *P. antarcticum* peut être considéré comme un bon indicateur des changements de l'environnement polaire. La seconde partie de cette thèse a comme objectif de clarifier les relations trophiques de *P. antarcticum* et son rôle dans l'écosystème. Nous avons couplé différentes méthodes qui nous ont permis d'aborder le régime alimentaire instantané (contenus digestifs), sur quelques semaines (acides gras) et sur le mois (isotopes stables). *P. antarcticum* apparaît comme une espèce clé dans un écosystème supposé en « taille de guêpe ». De ce fait, des changements d'abondance de cette espèce pourraient avoir un fort impact sur les niveaux trophiques inférieurs et supérieurs.

Mots-clés : Ecologie trophique, indice de condition, ichtyoplancton, écosystème pélagique, Océan Austral

Université Pierre et Marie Curie (UPMC)
Ecole doctorale des Sciences de l'Environnement de l'île-de-France ED 129

PhD in Marine Ecology

Trophic ecology of the pelagic fish Pleuragramma antarcticum in East Antarctica

Carolina Giraldo

Under the supervision of

Philippe Koubbi

Professeur de l'Université Pierre et Marie Curie

Réponses biologiques et physiologiques aux contraintes du milieu marin
Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur mer – UMR 7093

Patrick Mayzaud

Directeur de Recherche CNRS – Emérite

Réponses biologiques et physiologiques aux contraintes du milieu marin
Laboratoire d'Océanographie de Villefranche sur mer – UMR 7093

Defended on September 13th 2012

Jury :

President : Paul Nival

Reviewers : Gilles Bourdier & Benoit Sautour
Advisors: Stig-Falk Petersen, Graham Hosie & Eric Tavernier

Abstract

The East Antarctic pelagic ecosystem is dominated by the pelagic fish *Pleuragramma antarcticum* which represents up to 90% of the fish biomass. *P. antarcticum* is the only species of the Nototheniidae family to have an entire pelagic life cycle. This species is characterized by a particularly long larval stage that lasts over a year and a vertical distribution with larvae in the surface layer and the older individuals in deeper ones. *P. antarcticum* is planktivorous at all stages of development and is the main prey of numbers of top predators. Thus, *P. antarcticum* appears as an important species in the ecosystem that links phytoplankton / zooplankton and the higher trophic levels. In this thesis we studied the trophic ecology of this species. In the first part of this study we studied fish larvae abundances and the vertical distribution of all developmental stages. We determined what parameters influenced the individual's larval condition and whether *P. antarcticum* can be considered as a good indicator of environmental changes. The second part of this thesis intended to clarify trophic relationships of *P. antarcticum* and its role in the ecosystem. We used different methods which allowed us to analyze the immediate diet (gut contents), the one from a period of few weeks (fatty acids) and finally the integration over a period of a month (stable isotopes). *P. antarcticum* emerges as a key species in a "wasp waist" ecosystem. As a result, changes in this species could have a significant impact on lower and upper trophic levels.

Keywords: Trophic ecology, condition index, ichthyoplankton, pelagic ecosystem, Southern Ocean

TABLE DE MATIERES

| | |
|--|-----------|
| CHAPITRE I | 14 |
| 1. INTRODUCTION GENERALE | 14 |
| 1.1 L'écosystème côtier Est-Antarctique | 14 |
| 1.2 Modèle d'étude : <i>Pleuragramma antarcticum</i> | 16 |
| 1.3 Déterminisme du recrutement des poissons..... | 19 |
| 1.3.1 Facteurs qui influencent la mortalité larvaire..... | 20 |
| 1.3.2 Les indices de condition | 20 |
| 1.4 Relations trophiques proie-prédateur | 24 |
| 1.4.1 Influence des changements alimentaires sur les liens trophiques 24 | |
| 1.4.2 Etude de relations trophiques | 25 |
| 1.5 OBJECTIFS ET STRUCTURE DE LA THESE..... | 30 |
| CHAPITRE II..... | 31 |
| 2. MATERIEL ET METHODES | 31 |
| 2.1 Le programme ICO²TA et le « Census of Antarctic Marine Life » (CAML) 31 | |
| 2.2 Zone d'étude : La mer de Dumont d'Urville | 32 |
| 2.3 Campagnes et Echantillonnage..... | 33 |
| 2.4 Traitement des échantillons..... | 35 |
| 2.5 Analyse des contenus digestifs de <i>P. antarcticum</i> en Microscopie Electronique à Balayage (MEB)..... | 36 |
| 2.6 Analyse des lipides de <i>P. antarcticum</i> et des proies | 38 |
| 2.6.1 Extraction de lipides totaux | 38 |
| 2.6.2 Composition en classes de lipides..... | 39 |
| 2.6.3 Composition en Acides Gras (AG) | 39 |
| 2.6.4 Méthodes d'analyse | 43 |
| 2.7 Analyse des isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$)..... | 45 |

| | | |
|--|---|-----------|
| 2.7.1 | Protocole expérimental..... | 45 |
| 2.7.2 | Méthodes d'analyse..... | 48 |
| CHAPITRE III..... | | 49 |
| 3. DISTRIBUTION SPATIALE ET VARIABILITE INTERANNUELLE DANS LA DISTRIBUTION EN CLASSE DE TAILLE ET DES ABONDANCES DE <i>P. ANTARCTICUM</i> (KOUUBI ET AL. 2011)..... | | 49 |
| 3.1 | Data analysis | 50 |
| 3.2 | Results..... | 51 |
| 3.2.1 | Environmental parameters | 51 |
| 3.2.2 | Life stages distribution | 54 |
| 3.2.3 | Life stages size spectra and growth | 60 |
| 3.3 | Discussion..... | 63 |
| CHAPITRE IV..... | | 69 |
| 4. UTILISATION DES COMPOSANTS LIPIDIQUES COMME INDICE DE CONDITION LARVAIRE (<i>GIRALDO EL AL. SOUMIS</i>)..... | | 69 |
| 4.1 | Results..... | 71 |
| 4.1.1 | Size, weight and lipid components | 71 |
| 4.1.2 | Copepod Abundances | 74 |
| 4.1.3 | Triglycerides: Cholesterol ratio | 75 |
| 4.1.4 | TG:Chol ratio & decrease of polar lipids (PL) | 77 |
| 4.1.5 | Condition index: spatial variability..... | 79 |
| 4.2 | Discussion..... | 80 |
| 4.3 | Conclusion | 82 |
| CHAPITRE V..... | | 84 |
| 5. MARQUEURS TROPHIQUES DE DIFFERENTS STADES DE DEVELOPPEMENT..... | | 84 |
| 5.1 | Échantillons | 85 |
| 5.2 | Résultats..... | 87 |

| | | |
|-------------------------|--|------------|
| 5.2.1 | Analyse des contenus digestifs de différents stades de <i>P. antarcticum</i> . | 87 |
| 5.2.2 | Analyse lipidique des larves, juvéniles et adultes de <i>P. antarcticum</i> | 88 |
| 5.2.3 | Signature lipidique des lipides totaux des proies potentielles | 100 |
| 5.3 | Changements ontogéniques de <i>P. antarcticum</i> : des larves aux adultes. | 104 |
| 5.3.1 | Utilisation des marqueurs trophiques de la littérature | 104 |
| 5.3.2 | Comparaison de la signature du prédateur à celle de sa proie | 107 |
| 5.4 | Discussion..... | 114 |
| 5.4.1 | Profil lipidique de <i>P. antarcticum</i> | 114 |
| 5.4.2 | Profil lipidique des proies potentielles | 117 |
| 5.4.3 | Application des acides gras dans l'étude du réseau trophique de <i>P. antarcticum</i> | 118 |
| CHAPITRE VI..... | | 121 |
| 6. | CHANGEMENTS ONTOGENIQUES DU REGIME ALIMENTAIRE DES PREMIERS STADES DE DEVELOPPEMENT DE <i>P. ANTARCTICUM</i>: COUPLAGE ISOTOPES STABLES ET CONTENUS DIGESTIFS (<i>GIRALDO ET AL. 2011</i>)..... | 121 |
| 6.1 | Stable isotopes analysis | 123 |
| 6.2 | Results..... | 124 |
| 6.2.1 | Size classes | 124 |
| 6.2.2 | Stable isotope analysis | 124 |
| 6.2.3 | Gut content analysis..... | 129 |
| 6.3 | Discussion..... | 130 |
| 6.3.1 | Foraging habitat | 130 |
| 6.3.2 | Trophic relationships..... | 130 |
| 6.4 | Conclusion | 133 |
| CHAPITRE VI..... | | 134 |
| 7. | DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES : ADAPTATIONS ET ROLE DE <i>P. ANTARCTICUM</i>..... | 134 |
| 7.1 | Rôle des lipides dans l'adaptation à la vie antarctique..... | 134 |

| | | |
|------------|---|------------|
| 7.2 | Changements ontogéniques et plasticité alimentaire | 136 |
| 7.3 | Le réseau trophique pélagique de la mer de Dumont d'Urville | 139 |
| 7.3.1 | <i>P. antarcticum</i> et ses proies potentielles..... | 139 |
| 7.3.2 | Les compétiteurs et les prédateurs supérieurs | 141 |
| 7.3.3 | Acides gras et isotopes stables : à la recherche des nouveaux indices trophiques..... | 146 |
| 7.4 | <i>P. antarcticum</i> : indicateur biologique de l'écosystème côtier antarctique | 148 |
| | CONCLUSION ET PERSPECTIVES..... | 149 |
| | BIBLIOGRAPHIE | 151 |

Liste de Figures

| | |
|--|----|
| Figure 1: Schéma conceptuel des séquences d'événements biologiques associés aux processus physiques (d'après Hecq 2003). | 15 |
| Figure 2: Schéma du lien trophique entre <i>P. antarcticum</i> et ses nombreux prédateurs. | 17 |
| Figure 3: Stades du développement de <i>Pleuragramma antarcticum</i> | 19 |
| Figure 4: Structure lipidique des principales classes de lipides.. | 23 |
| Figure 5: Exemple d'acide gras (AG)..... | 26 |
| Figure 6: Structure simplifiée et en 3D de l'acide palmitique (C16:0) et de l'acide oléique C18:1n-9..... | 27 |
| Figure 7: Schéma simplifié de l'enrichissement en isotopes stables avec la chaîne trophique..... | 29 |
| Figure 8: Diagramme schématique de la circulation dans la dépression Adélie | 33 |
| Figure 9: Stations d'échantillonnage des campagnes ICO ² TA à partir de 2004 | 34 |
| Figure 10: Protocole d'analyse des contenus digestifs des larves de <i>P. antarcticum</i> pour la Microscopie Electronique à Balayage..... | 37 |
| Figure 11: Protocole d'analyse lipidique | 42 |
| Figure 12: Location of the stations sampled during the ICO2TA survey since 2004 in the Dumont d'Urville Sea | 52 |
| Figure 14: Time (year) - space (longitude) diagram obtained by interpolation of mean temperature and salinity of the surface 0-100 m layer in January in the Dumont d'Urville Sea. | 53 |
| Figure 15: Time (year) - space (longitude) diagram of number of weeks of pack ice (80-100% sea ice concentration) in the Dumont d'Urville Sea. | 54 |
| Figure 16: Spatial distribution of <i>P. antarcticum</i> larvae abundance | 56 |
| Figure 18: Correspondence Analysis plot (cloud of observations) including axis 1 and 2. | 57 |
| Figure 19: Plot of size class abundance of <i>P. antarcticum</i> larvae in two dimensions, as produced by correspondence analysis. | 57 |
| Figure 20: Plot of the scores of axis 1 with longitudes..... | 58 |
| Figure 21: Plot of the scores of axis 1 with the year of sampling..... | 58 |
| Figure 22: Supplementary environmental, geographic and time variables used in the analysis represented on the same space as observations and variables..... | 59 |
| Figure 23: Box-plot of <i>P. antarcticum</i> size classes from the IYGPT samples during the CEAMARC survey onboard the TRV Umitaka Maru in the Dumont d'Urville Sea. | 60 |

| | |
|---|-----|
| Figure 24: Daily growth of <i>P. antarcticum</i> larvae cumulating all larvae measured from 2004 to 2010 in the Dumont d'Urville Sea. | 61 |
| Figure 25: Box-plot of standard length of larvae (summer 2007) and juveniles of age 1 (summer 2008) of <i>P. antarcticum</i> in the Dumont d'Urville Sea. | 61 |
| Figure 26: Growth of <i>P. antarcticum</i> considering larvae and juveniles of age 1 and 2 years in the Dumont d'Urville Sea | 62 |
| Figure 27: Box-plot of SL of juveniles and adults of <i>P. antarcticum</i> in relation to the shing depth in the Dumont d'Urville Sea..... | 63 |
| Figure 28: Boxplot of the standard length (SL, mm) for each year. | 72 |
| Figure 29: Cholesterol (Chol), content as a function of wet weight (WW). 73 | |
| Figure 30: Relationship between total lipid content and concentration of the main lipid classes..... | 74 |
| Figure 31: Copepods abundances (ind/m ³) for 2009 to 2011..... | 74 |
| Figure 32: Triglycerides:Cholesterol ratio for cruises 2008-2011..... | 75 |
| Figure 33: Quantile regression. Effect of size (mm) upon the TG:Chol ratio. | 76 |
| Figure 34: The first 25% quantile of the TG:Chol ratio data, pooled by millimeter size classes..... | 77 |
| Figure 35: Comparison of the two criteria used to detect larvae in poor condition. | 78 |
| Figure 36: Spatial and temporal variability in larval condition..... | 79 |
| Figure 37: Composition en classes de lipides déterminée par latroscan pour les larves et juvéniles et par gravimétrie sur tissus pour les adultes..... | 89 |
| Figure 38: Principaux acides gras (>1%) des lipides polaires (LP) et triglycerides (TG) des larves de <i>P. antarcticum</i> | 90 |
| Figure 39: AFC sur les profils d'AG des LP des larves de <i>P. antarcticum</i> | 91 |
| Figure 40: Rapport entre les acides gras essentiels des lipides polaires de larves. DHA (C22 :6n-6), EPA (C20 :5n-3), AA (20 :4n-6). | 92 |
| Figure 41: AFC Composition en acides gras des triglycérides des larves de <i>P. antarcticum</i> | 94 |
| Figure 42: Principaux acides gras des juvéniles <i>P. antarcticum</i> | 95 |
| Figure 43: AFC. Composition en acides gras des LP des juvéniles de <i>P. antarcticum</i> | 96 |
| Figure 44: Composition en acides gras des triglycérides des juvéniles de <i>P. antarcticum</i> | 98 |
| Figure 45: Acides gras des tissus musculaires et hépatiques des adultes... 99 | |
| Figure 46: Signature lipidique des POM au niveau du plateau adélie et au large (au delà de la limite du plateau continental). | 100 |
| Figure 47: Comparaison entre les principaux acides gras de la POM et du copépode herbivore <i>Rhincalanus gigas</i> | 101 |

| | |
|---|-----|
| Figure 48: Principaux acides gras des copépodes omnivores/carnivores de la zone d'étude. | 102 |
| Figure 49: Principaux acides gras de deux espèces principales d'euphausiacés : <i>E. superba</i> et <i>E. crystallorophias</i> | 103 |
| Figure 50: Principaux acides gras des ptéropodes. | 103 |
| Figure 51: AFC des TG de larves, juvéniles et adultes de <i>P. antarcticum</i> . . | 105 |
| Figure 52: AFC des LP de larves, juvéniles et adultes de <i>P. antarcticum</i> ... | 106 |
| Figure 53: Analyse discriminante OPLS représentant sur les trois premiers axes factoriels les proies potentielles de <i>P. antarcticum</i> | 108 |
| Figure 54: Analyse discriminante OPLS en 3D des juvéniles de <i>P. antarcticum</i> en provenance des stations 23 et 12..... | 109 |
| Figure 55: Analyse discriminante OPLS des juvéniles <i>P. antarcticum</i> | 111 |
| Figure 56 : Analyse discriminante OPLS en 3D des tissus musculaires de <i>P. antarcticum</i> | 112 |
| Figure 57: Analyse discriminante OPLS du tissu hépatique des adultes <i>P. antarcticum</i> | 113 |
| Figure 58: Nitrogen isotopic signature of early life stages of <i>P. antarcticum</i> | 124 |
| Figure 59: Logarithm regression model between $\delta^{15}N$ and standard length (SL). | 125 |
| Figure 60: Carbon isotopic signature of early life stages of <i>P. antarcticum</i> | 125 |
| Figure 61: Isotopic signature of <i>P. antarcticum</i> and of its potential prey. Values are means \pm sd. | 128 |
| Figure 62: Réseaux trophiques de <i>P. antarcticum</i> et de ses proies potentielles. | 141 |
| Figure 63: Niveau trophique de <i>P. antarcticum</i> et d'autres familles de poissons antarctiques récoltés dans la même zone d'étude. | 143 |
| Figure 64: Vue isotopique du réseau trophique de l'Est Antarctique. | 145 |
| Figure 65: Relation entre l'isotope stable de l'azote et quelques acides gras spécifiques tels que le C18:1n-9 (%) et le rapport DHA:EPA..... | 147 |

Liste des Tableaux

| | |
|--|-----|
| Tableau 1: Récapitulatif des campagnes océanographiques dans le cadre de cette thèse. Les échantillons ont été prélevés sur « l’Astrolabe » de 2004 à 2011. | 35 |
| Tableau 2: Tableau récapitulatif des tests utilisés selon la problématique. | 43 |
| Tableau 3: Mean size (SL, mm) of <i>P. antarcticum</i> larvae collected from 2004 to 2010 in the Dumont d’Urville Sea. | 55 |
| Tableau 4: Sampling years, number of stations and fish larvae used for this study. | 71 |
| Tableau 5: Mean size \pm standard deviation, wet weight (WW), % of total lipids TL and % of lipid classes per year. | 72 |
| Tableau 6: Number of individuals below the arbitrary threshold TG:Chol = 0.3 for size class intervals of equal number of larvae. | 77 |
| Tableau 7: Acides gras (AG) et rapports des AG utilisés comme biomarqueurs pour différentes sources alimentaires. | 84 |
| Tableau 8: Regroupement des larves <i>P. antarcticum</i> en fonction de leur rapport TG :Chol pour l’analyse des acides gras en chromatographie en phase gazeuse. | 86 |
| Tableau 9: Individus de <i>P. antarcticum</i> et des espèces de zooplancton utilisés pour l’étude lipidique et des contenus digestifs. | 86 |
| Tableau 10: Présence d’espèces dans les contenus digestifs de <i>P. antarcticum</i> | 87 |
| Tableau 11: Longueur standard (SL), poids frais (WW) et teneur en lipides totaux (TL) par rapport au WW des différents stades et tissus analysés. | 88 |
| Tableau 12: Fish and zooplankton sampling from the Umitaka Maru (2008) and l’Astrolabe (2010) cruises for stable isotope analysis. | 123 |
| Tableau 13: Isotopic signature of <i>Pleuragramma antarcticum</i> , potential prey and competitor species. | 126 |
| Tableau 14: Trophic level of Antarctic organisms. | 128 |
| Tableau 15 : Diet composition of <i>P. antarcticum</i> larvae and juveniles from gut content analysis observed with Scanning Electron Microscope. %F =Frequency of occurrence. | 129 |
| Tableau 16: Critiques des méthodes utilisées dans l’étude du régime alimentaire de <i>P. antarcticum</i> | 138 |

Liste des abréviations

Géographiques

LGM : Langue Glaciaire du Mertz

CB: Baie du Commonwealth

BB: Baie Buchanan

WB: Baie Watt

Biochimiques

AG: Acides Gras

TG: Triglycérides

PL : Lipides Polaires

Chol : Cholestérol

AGE : Acides Gras Essentiels

PUFA : Acides gras polyinsaturés

Acide Myristique : C14 :0

Acide Palmitique : C16 :0

Acide Stéarique : C18 :0

Acide Arachidique: C20:0

Acides Palmitoléique: C16:1n-7

Acide Oléique: C18:1n-9

Acide Arachidonique: C20:4n-6

Acide Eicosapentanoïque: C20:5n-3

Acide Docosahexaénoïque: C22:6n-3

Chapitre I

1. Introduction Générale

1.1 L'écosystème côtier Est-Antarctique

Le continent Antarctique est entouré d'un plateau continental d'environ 200 km de large et d'une profondeur moyenne de 500m (Hansom & Gordon 1998). Parmi les principales caractéristiques de cet écosystème figurent des températures froides relativement stables (-1,6 et -2,1°C, Orsi et al. 1995, Wöhrmann et al. 1997) et de fortes variations saisonnières de lumière. La production primaire est ainsi limitée aux périodes estivales où la banquise fond et permet à la lumière de pénétrer dans la colonne d'eau. Le bloom de phytoplancton est donc relié aux apports en lumière et à la stabilité des couches de surface, moins denses et de faible salinité, à cause de la fonte des glaces (Hansom & Gordon 1998). Il existe donc une succession de phénomènes biologiques associés aux processus physiques. En novembre, à la fin de l'hiver, la présence de la banquise a pour conséquence une faible luminosité et une couche de mélange profonde d'eau dense. La communauté de microalgues qui se développe sous la glace et dans les couches inférieures de la banquise sont très importantes pour la production primaire. Cette communauté se compose d'algues et de zooplancton qui sont congelés dans le processus de formation de glace au début de l'hiver. Ces individus seront libérés en été avec le début de la fonte de la glace (Spindler & Dieckmann 1994). La glace commence à fondre vers mi-novembre selon les secteurs, la salinité de la couche de surface diminue et la pycnocline remonte. La lumière devient suffisante pour la croissance du phytoplancton et les conditions sont favorables au bloom des diatomées et au zooplancton herbivore. En été, lorsque l'eau est libre de glace, la pycnocline redescend sous l'influence du vent. Ces facteurs entraînent alors une succession temporelle des populations phytoplanctoniques, des diatomées au nanophytoplancton et phaeocystis (Hecq 2003) (Figure 1).

Strong seasonality of light and primary production

Temporal succession of phytoplankton communities according to physical processes

En termes de biomasse, le zooplancton est dominé par les crustacés pélagiques tels que les copépodes et les euphausiacés. Dans certaines zones, trois espèces de copépodes, *Rhincalanus gigas*, *Calanus propinquus*

et *Calanoides acutus*, peuvent représenter jusqu'à 73% de la biomasse (Hunt & Hosie 2003, Voronina 1968). Parmi les onze espèces d'euphausiacés présentes, le krill des glaces, *Euphausia crystallorophias* est le plus abondant près des côtes alors que le krill antarctique, *Euphausia superba*, domine au delà du plateau continental (Atkinson & Snyder 1997, Pakhomov et al. 1998, Swadlin et al. 2011, Vallet et al. 2011). D'autres groupes tels que des appendiculaires, des protozoaires et des chaetognathes sont également présents.

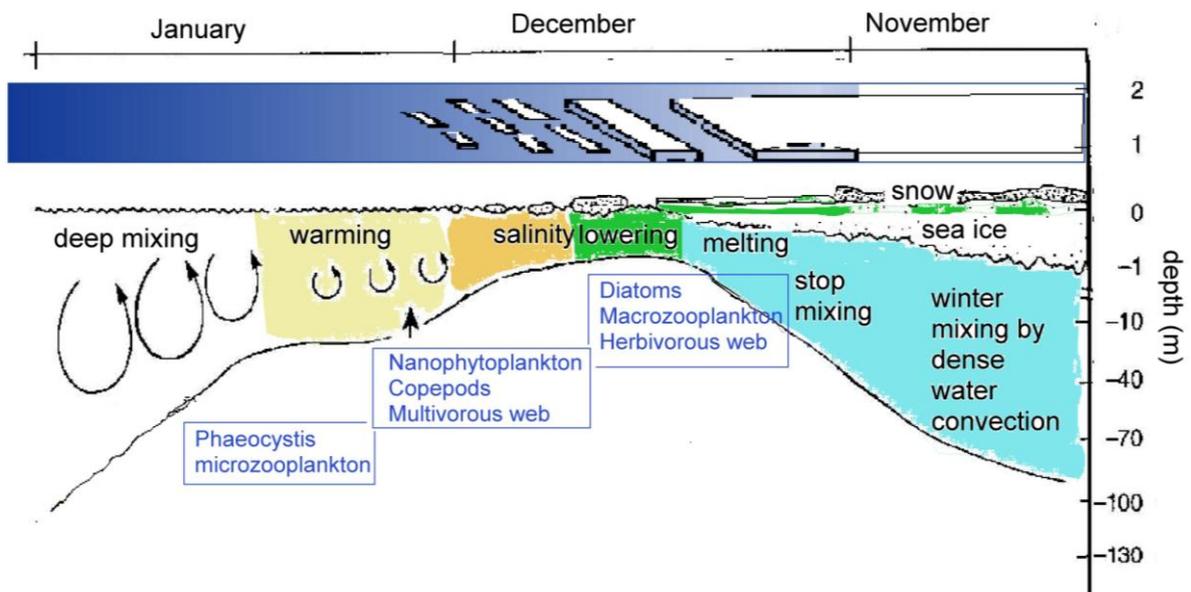


Figure 1: Schéma conceptuel des séquences d'événements biologiques de l'écosystème de la glace de mer associés aux processus physiques (d'après Hecq 2003). La ligne noire indique le niveau de la pycnocline.

Les poissons du plateau continental antarctique sont à plus de 85% des espèces endémiques (Hansom & Gordon 1998). Le groupe dominant est celui du sous-ordre des Notothenioidei, qui comprend quatre familles (Harpagiferidae, Bathydraconidae, Nototheniidae et Channichthyidae) représentant 60% des espèces et 90% des individus (Hansom & Gordon 1998). La famille des Nototheniidae est parmi la plus importante en nombre. Ces espèces occupent plusieurs habitats mais sont principalement benthiques. Certaines espèces de cette famille présentent des phases larvaires et juvéniles pélagiques mais la seule espèce qui s'est adaptée entièrement à la vie pélagique est *Pleuragramma antarcticum* (Hubold 1985).

Nototheniidae :
dominant fish family

1.2 Modèle d'étude : *Pleuragramma antarcticum*

P. antarcticum, la calandre antarctique, est la seule espèce de la famille des Nototheniidae à avoir un cycle de vie entièrement pélagique. Cette espèce a évolué à partir d'un environnement benthique afin de diminuer la compétition avec les autres poissons démersaux vis-à-vis de la nourriture (La Mesa & Eastman 2011). *P. antarcticum* a ainsi développé de nombreuses adaptations à la vie pélagique. Ainsi, sachant que les Nototheniidae n'ont pas de vessie natatoire, sa flottabilité, pratiquement neutre, lui permet de se nourrir dans la colonne d'eau sans dépenser trop d'énergie (Eastman & DeVries 1989). Cette espèce possède également des glycoprotéines antigels très importantes notamment pour les premiers stades de vie associés à la glace de mer (Vacchi et al. 2004) ainsi que des adaptations respiratoires pour maintenir une affinité élevée à l'oxygène (Wöhrmann et al. 1997).

Many adaptations to the pelagic antarctic life (e.g. neutral buoyancy)

P. antarcticum se distribue sur le plateau continental et vit à des profondeurs qui oscillent entre 0 et 700m (Fraser 1989, DeWitt 1990). La dominance de cette espèce est bien documentée dans la mer de Ross, la mer de Weddell et la mer de Dumont d'Urville où elle peut représenter jusqu'à 90% de l'abondance et de la biomasse totales des poissons antarctiques (DeWitt 1962, Hubold & Ekau 1990, Koubbi, et al. 2011). La calandre antarctique est la proie principale d'un grand nombre de prédateurs supérieurs. Parmi ces prédateurs figurent au minimum 11 espèces de poissons Nototheniidae, Bathydraconidae ou Channichthyidae avec des fréquences d'occurrence dans les contenus digestifs qui oscillent entre 71 et 100% (Eastman 1985). Cette espèce est une composante majeure du régime alimentaire de plusieurs oiseaux dont le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) (Gales et al. 1990), le manchot adélie (*Pygoscelis adeliae*) (Ainley et al. 1998) ou les phoques de Weddell (*Leptonychotes weddellii*) (Burns et al. 1998) avec des fréquences d'occurrence dans les contenus digestifs variant entre 26 et 100%. Grâce à l'étude des contenus digestifs de ces prédateurs, il apparaît que *P. antarcticum* est une espèce clé du réseau trophique pélagique de l'Antarctique (La Mesa et al. 2004) (Figure 2).

Important prey for many top predators

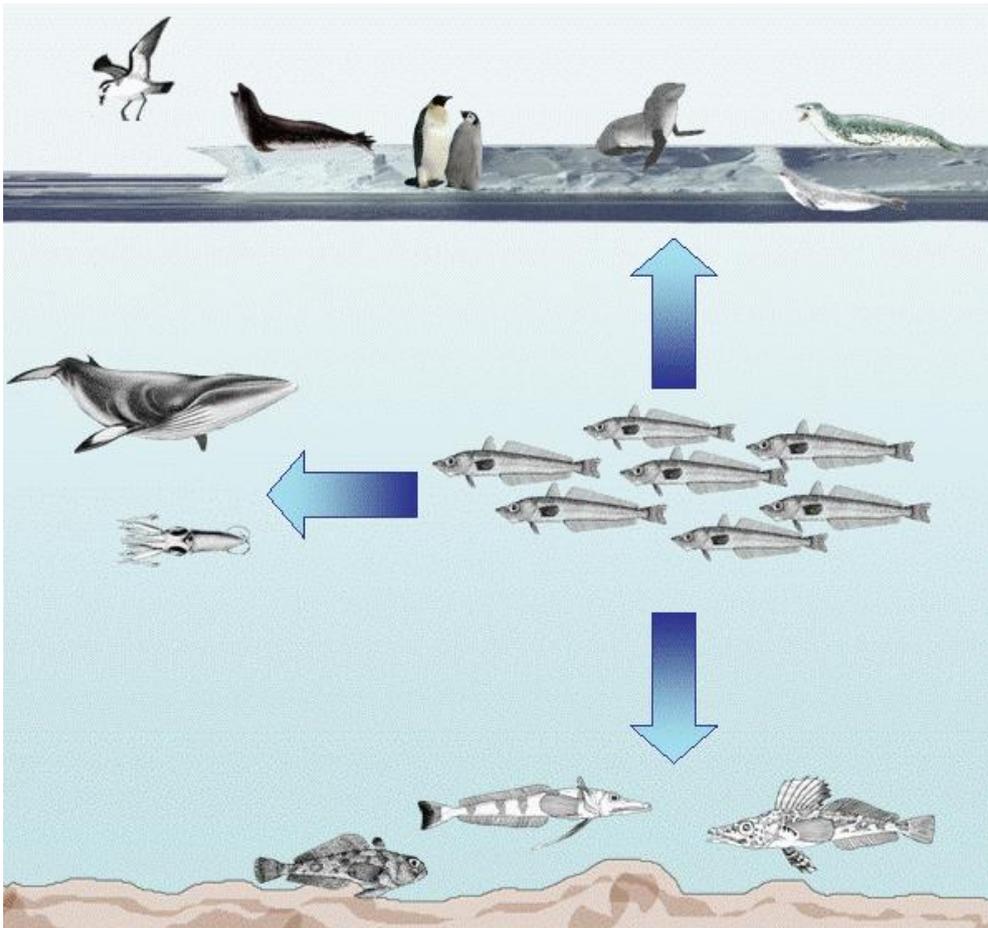


Figure 2: Schéma du lien trophique entre *P. antarcticum* et ses nombreux prédateurs dont des espèces benthiques, pélagiques ou des mammifères marins et des oiseaux. D'après Mintenbeck, (2011) pour l'Alfred Wegener Institute (AWI).

Si les prédateurs de cette espèce sont relativement bien connus, il reste certaines incertitudes sur le régime alimentaire de ce poisson. *P. antarcticum* se nourrit d'un grand nombre de proies planctoniques tels que des copépodes, euphausiacés, chaetognathes ou gastéropodes (Takahashi & Nemoto 1984, Hubold 1985, Kellermann 1987, Hubold & Eka 1990, Granata et al. 2009) mais également de phytoplancton (Koubbi et al. 2007, Vallet et al. 2011a).

Diet plasticity for all developmental stages

Cycle de vie

a) Les premiers stades de développement

Hubold (1984) a proposé un cycle de vie pour *P. antarcticum* et émis l'hypothèse que les œufs de cette espèce sont pélagiques. Cette hypothèse

a été confirmée par Vacchi et al. (2004) à Terra Nova Bay (Mer de Ross). Des œufs et des larves vitellines ont été observés entre fin octobre et novembre grâce à des prélèvements sous la banquise. Les œufs mesurent entre 2,2 et 2,5 mm, ils sont sphériques et transparents avec un grand espace périvitellin et sont sans globules lipidiques. Ils flottent parmi les plaques de glace et apparaissent remarquablement résistants au gel. L'éclosion a lieu durant l'été austral à proximité des côtes. A l'éclosion, les larves mesurent entre six et neuf mm. Elles dérivent ensuite probablement avec les courants vers des zones de polynies, endroits libres de glace (La Mesa et al. 2010) pour s'alimenter. Elles restent principalement en surface (0-100m) dans des eaux relativement chaudes et bien stratifiées en été (Hubold 1984, Guglielmo et al. 1998, Koubbi et al. 2011). La phase larvaire est particulièrement longue et dure plus d'un an. Avec la croissance, les larves les plus âgées et les juvéniles, d'une longueur standard (SL) comprise entre trois et dix cm, sont progressivement transportés vers des eaux plus profondes et plus au large (Hubold & Ekau 1990).

Entire pelagic life

Eggs associated to platelet-ice. Larvae are found mainly at the surface under the sea ice

b) Les juvéniles et les adultes

Les juvéniles se trouvent entre 200 et 700m de profondeur, au niveau du plateau continental, dans des eaux plus froides que celles des larves en surface (Granata et al. 2009, Koubbi et al. 2011). La taille de la première maturité sexuelle se situe entre 12 et 16 cm (Hubold 1985, Duhamel et al. 1993) ce qui correspond à des individus de quatre à sept ans. Radtke et al. (1993) observe (d'après les analyses chimiques des otolithes) que les juvéniles de *P. antarcticum* sont exposés aux eaux plus froides du plateau pendant environ deux ans. A l'âge adulte, entre deux et quatre ans, *P. antarcticum* va progressivement se déplacer vers les eaux plus chaudes du large. A partir de huit à dix ans, il retournera sur les eaux chaudes du plateau pour se reproduire (Figure 3).

Juveniles and adults are present between 200-700m

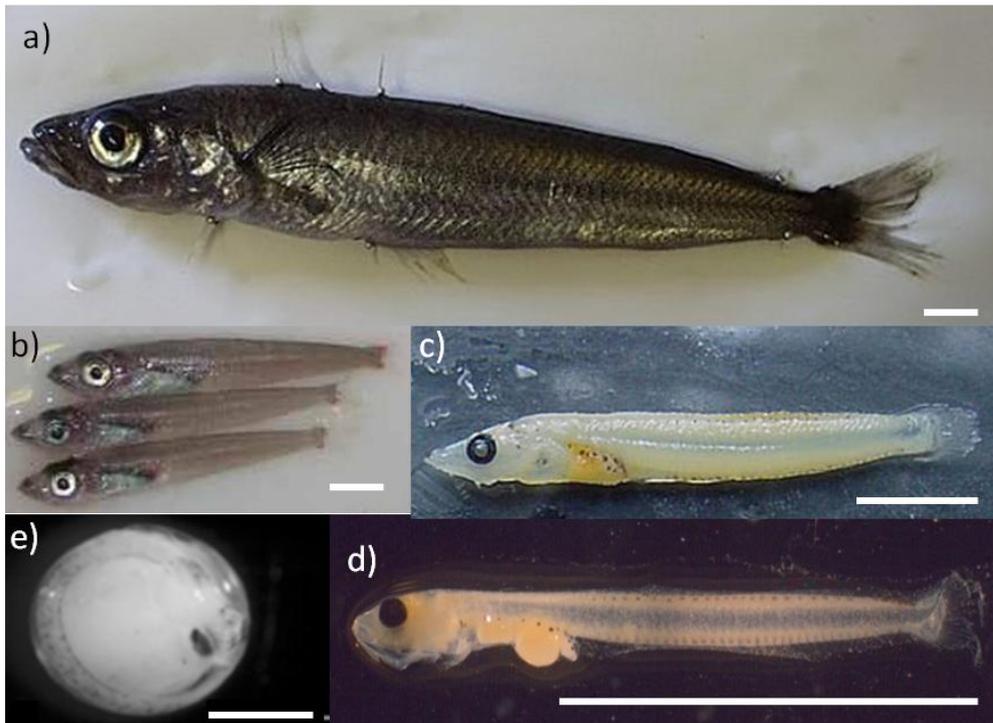


Figure 3: Stades du développement de *Pleuragramma antarcticum*. a) Adulte, b) Juvéniles d'environ 2 ans, c) Juvénile d'environ 1an, d) Larve, e) Œuf. Les barres d'échelle correspondent à une longueur d'un cm, pour toutes les figures, sauf pour la figure e) qui est d'un millimètre (mm). Photos : Tavernier, E ; Vacchi, M.

1.3 Déterminisme du recrutement des poissons

Les changements des tailles des populations de poissons sont principalement déterminés par la variabilité du recrutement. Le recrutement est communément défini comme le nombre de jeunes poissons qui atteignent un certain stade de leur cycle de vie ou rentrent dans une certaine classe d'âge. Plusieurs études ont essayé de relier le recrutement à la biomasse du stock reproducteur (Fogarty et al. 1991). Un problème clé avec l'analyse des modèles stock-recrutement est qu'ils supposent que la biomasse reproductrice reflète la production d'œufs et que tous les œufs produits par un stock reproducteur ont une probabilité égale de survie (Koslow 1992, Rickman et al. 2000). Étant donné que très peu d'œufs arriveront après l'éclosion à l'état adulte (moins de 0,01%), on pense que de faibles changements dans les taux de mortalité des jeunes stades peuvent conduire aux fortes variations observées dans le recrutement des populations (Smith 1985, Sale 1990, Fogarty et al. 1991).

Population recruitment is influenced by larval stage survival

1.3.1 Facteurs qui influencent la mortalité larvaire

Plusieurs facteurs biologiques et physiques peuvent influencer la croissance et la mortalité des poissons durant leur première année de vie et en particulier les larves. Ces facteurs peuvent être liés à l'environnement comme les conditions de température et de nourriture rencontrées par les pré-recrues. Les facteurs peuvent aussi être «densité-dépendants» en fonction de la compétition intraspécifique pour la nourriture ou les habitats et interspécifique avec les larves d'autres espèces (Fogarty et al. 1991). Le jeûne et la prédation ont été également suggérés comme causes principales de mortalité (Hjort 1926, Cushing 1972, Lasker 1981).

Starvation is one of the main causes of mortality

Si la prédation peut être la cause prédominante de mortalité, sa mesure in situ reste difficile (Hunter & Center 1984). Par contre, la mortalité liée à un jeûne prolongé peut être estimée par des mesures de condition nutritionnelle de la larve. Ces méthodes cherchent le seuil de « jeûne irréversible » connu sous le nom de « Point de Non Retour (PNR) » dont l'issue est la mort de la larve. L'estimation de la condition physiologique des larves a ainsi pour but d'évaluer leur vulnérabilité et leur mortalité associées à des limitations de nourriture continue (Frank & McRuer 1989, Fraser 1989, McGurk et al. 1992, Hakanson 1993, Chicharo 1998, Ju & Harvey 2004, Amara et al. 2007, Koubbi et al. 2007a).

Mortality is linked to the nutritional condition

1.3.2 Les indices de condition

En 1957, Shelbourne utilise pour la première fois le terme « condition » pour décrire l'état nutritionnel des larves de carrelet (*Pleuronectes platessa*). La condition de la larve peut être estimée par des mesures à trois niveaux d'organisation: l'organisme, le tissu et la cellule. Au niveau de l'organisme, le but est de détecter des changements morphométriques qui seraient reliés à la condition. Ces changements sont souvent exprimés comme des rapports entre différentes mesures du corps du poisson (Ehrlich 1974, Nash et al. 2006).

Several condition indices: morphology, histology or biochemistry

Au niveau des tissus, les changements de condition sont détectés par la modification de l'apparence des cellules et de leur organisation dans différents tissus de l'animal. L'histologie montre les conséquences directes du jeûne prolongé sur les tissus (Suthers et al. 1992, Ferron & Leggett 1994, Theilacker & Porter 1995). Les changements histologiques du tractus digestif, du foie, du pancréas et des tissus intermusculaires associés au

jeûne prolongé ont été décrits pour la première fois pour les larves de la « sériole du Japon » (*Seriola quinqueradiata*) lors d'une expérience en laboratoire par Umeda & Ochiai (1975). Sur les larves de *P. antarcticum*, l'indice histologique a permis de différencier plusieurs états de jeûne (Koubbi et al. 2007). L'histologie permet également de préciser les larves au point de non-retour car ceci est dû à une perte permanente des capacités digestives suite à la dégradation du tractus digestif et des organes associés.

Histological changes of tissues (liver, pancreas, gut) are related to starvation

Finalement, au niveau cellulaire, la condition d'un individu est liée à la quantité de réserves énergétiques disponibles pour l'organisme (Ferron & Leggett 1994). Les biomolécules que l'on peut analyser et relier à un stockage d'énergie peuvent être séparées en trois grandes classes : (1) les substances qui sont rapidement et facilement mobilisées suite à la mise à jeun, (2) les substances qui font partie des réserves énergétiques, et (3) les molécules qui sont mobilisées uniquement en cas de jeûne sévère et qui suscitent une réorganisation métabolique importante (Frolov & Pankov 1992). La mobilisation de ces molécules peut varier selon l'espèce. Pour les poissons, des petites molécules comme le glucose ou les acides aminés libres appartiennent à la première catégorie. Des molécules plus grandes comme le glycogène, les lipides et des protéines solubles de petite taille entrent dans la deuxième catégorie, et certains lipides et grandes protéines de structure non solubles dans la troisième (Love 1970). Le principe d'utilisation de ces molécules est brièvement expliqué à continuation. Un intérêt particulier est donné à l'utilisation des lipides qui seront utilisés dans cette thèse pour déterminer l'état nutritionnel des larves de *P. antarcticum*.

Condition linked to energy reserves: lipids, protein and glucose

Les poissons peuvent mobiliser les protéines comme carburant énergétique pour survivre lorsque la nourriture est rare (Love 1980) (Stryer 1988). La mobilisation des protéines est particulièrement importante dans la période qui suit l'éclosion et pour les larves à jeun (Buckley et al. 1990, Love 1970, Pedersen et al. 1990). La mobilisation des protéines musculaires suite au jeûne prolongé entraîne une augmentation de l'espace intracellulaire et de la quantité d'eau contenue par les tissus (Love 1980). Ce phénomène peut entraîner des changements significatifs dans la flottabilité qui devient ainsi un autre indicateur de la condition des larves (Neilson et al. 1986). Étant donné que chez les poissons la croissance est principalement déterminée grâce à la synthèse des protéines, le rapport ARN/ADN a été proposé comme un indice de croissance à court et à long terme (Haines 1973). Le rapport ARN/ADN a également été corrélé avec les quantités de nourriture disponibles après des périodes courtes (un à trois

jours) pour de nombreuses espèces de larves de poisson (Buckley 1980, Robinson & Ware 1988, Clarke et al. 1990). L'augmentation de la quantité d'ADN par rapport au poids sec (WW), couplée à une diminution du rapport ARN/ADN, est associée aux larves à jeun (Buckley 1980, 1984, Clemmesen 1994). Cela pourrait s'expliquer par une perte de poids associée au jeun prolongé alors que l'ADN est conservé. Le rapport ADN/WW apparaît alors comme un indicateur potentiel du jeûne (Bergeron & Boulhic 1994, Ferron & Leggett 1994).

Zoom sur l'indice lipidique

Définition et rôle des lipides dans les milieux polaires

Les lipides représentent un groupe de composés hétérogènes qui ont comme propriété commune le fait d'être insolubles dans l'eau mais solubles dans les solvants organiques (*e.g* chloroforme, alcools). Les lipides sont principalement composés d'acides gras (AG). Les AG sont rarement à l'état libre et la plupart du temps sont associés à d'autres molécules. On peut ainsi distinguer différentes classes de lipides, comme les triglycérides (TG), les cires (WE) les lipides polaires (PL) ou le cholestérol (Chol).

Les lipides jouent un rôle essentiel dans les écosystèmes des hautes latitudes (Clarke 1983, Falk-Petersen et al. 2000). Chez les poissons antarctiques, les lipides neutres (TG et WE) représentent d'importantes réserves énergétiques qui aident les individus à faire face aux fortes variations saisonnières en nourriture. Parmi les lipides neutres notamment, les TG sont les principaux composants des tissus adipeux. Une molécule de TG est composée des trois chaînes d'AG estérifiées à un squelette de glycérogène. Les WE ont également un rôle énergétique, on le retrouve chez les crustacés mais également chez certaines espèces de poisson (Kattner et al. 1994, Albers et al. 1996, Ward et al. 1996). Les WE sont composées d'un acide gras estérifié à un alcool gras.

Triglycerides : main energy storage lipid

Les lipides polaires (PL) ont un rôle dans la composition, la structure et la solubilité des membranes et assurent leur bon fonctionnement à de très faibles températures (Wöhrmann et al. 1997). Ils ressemblent aux TG en structure ; il s'agit de deux AG liés à un squelette de glycérogène et à un groupement phosphate (Ackman 1980, Budge et al. 2006b). Le Chol appartient à la famille des stéroïdes, il est composé d'un noyau stérol et a plusieurs rôles. Le Chol est associé aux PL pour la structure des

Polar lipids : structural membrane

membranes, mais est également le précurseur de certaines hormones et de sels biliaires (Arts & Wainman 1999). Les lipides sont par ailleurs importants pour le maintien d'une position statique et la flottabilité (Eastman & DeVries 1981). La structure de différentes classes est illustrée en Figure 4.

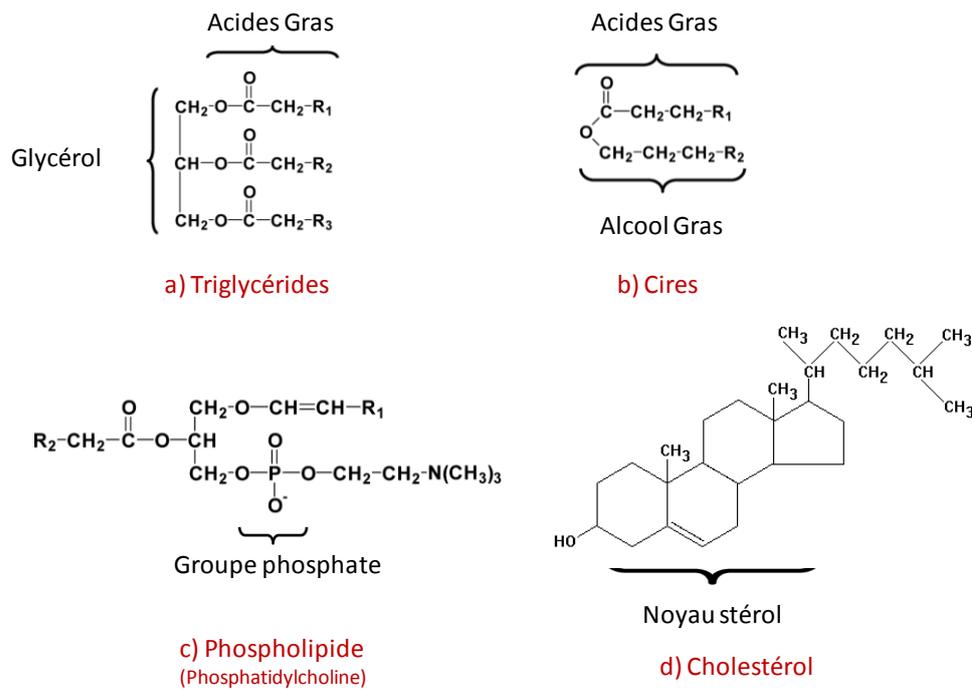


Figure 4: Structure lipidique des principales classes. a) Triglycérides (TG) composés de trois chaînes d'acides gras (AG) couplées à un squelette de glycérol. b) Cires (WE) composées d'un AG et d'un alcool gras. c) Lipides Polaires (ou phospholipides, PL) composés de deux chaînes d'AG, un squelette de glycérol et un groupe phosphate. d) Cholestérol (Chol), principal représentant de la famille des stéroïdes, composé d'un noyau stérol.

Les composants lipidiques comme un indice de condition larvaire

Le développement larvaire est caractérisé par une période où la larve est dépendante des réserves énergétiques endogènes. Ces réserves existent principalement sous forme de triglycérides (TG), qui constituent les lipides majeurs de stockage des cellules animales (Lehninger 1975). Les TG sont catabolisés par les larves vitellines de nombreuses espèces de poissons, dont les larves de saumon atlantique, *Salmo salar* (Cowey et al. 1985), les larves de hareng, *Clupea harengus* (Fraser et al. 1987) ou la morue Atlantique, *Godus morhua* (Fraser et al. 1988). Les TG continuent à diminuer pendant les premiers stades de développement larvaire jusqu'à ce que les besoins énergétiques pour la croissance et le métabolisme

Triglycerides are catabolized under starvation

soient couverts par des sources exogènes d'énergie. Lorsque l'apport d'énergie exogène dépasse les besoins métaboliques de la larve, l'excès d'énergie peut être stocké sous forme de TG. Au contraire, lorsque l'énergie des apports externes est insuffisante pour le métabolisme de base de la larve, les TG endogènes sont catabolisés (Ehrlich 1974). La dynamique des TG mène Fraser (1989) à proposer un indice de condition lipidique pour les larves de poissons. Cependant, la quantité de TG des larves ne peut pas représenter directement un indicateur de la condition nutritionnelle car les TG sont dépendants de la taille des larves. Les TG doivent donc s'exprimer en fonction de la taille, du poids sec ou en fonction des lipides de structure (composants membranaires tels que le Chol ou les PL) qui sont reliés à la taille de l'individu.

1.4 Relations trophiques proie-prédateur

1.4.1 Influence des changements alimentaires sur les liens trophiques

De nombreux organismes ont des changements de régime alimentaire au cours de leur développement. Plusieurs facteurs peuvent expliquer ces changements, que ce soit au niveau taxonomique (modification de la sélection des proies sélectionnées) ou concernant la taille des proies ingérées. Ces facteurs comprennent l'utilisation de l'habitat trophique, des contraintes morphologiques liées à la taille, des modifications du comportement pour la recherche de nourriture et des taux d'ingestion différents entre les premiers stades de développement et les individus les plus âgés (Schmitt & Holbrook 1984). Ces modifications de régime alimentaire ont un impact sur les relations proie-prédateur et sur la structure trophique de l'écosystème. Ainsi, des changements dans l'alimentation d'une espèce peuvent entraîner une plus grande similitude entre différentes espèces qu'entre des individus de taille ou classe d'âge différentes de la même espèce (Eggold & Motta 1992).

*Diet composition
changes with growth*

*With development, a
species occupies
different trophic levels*

Les modifications de régime alimentaire avec la croissance apparaissent comme des adaptations qui maximisent l'apport énergétique pour la croissance et minimisent ainsi le risque de prédation (Grossman 1980, Brown 1985). Ces changements ont souvent des répercussions importantes pour les individus mais également pour les populations et les communautés (Werner & Gilliam 1984, Mittelbach & Persson 1998).

Déterminer quelles sont les espèces qui interagissent avec *P. antarcticum*, s'il existe différents habitats trophiques au cours de la croissance et quels sont les niveaux trophiques des différents stades, semble donc essentiel afin d'évaluer la dynamique, le fonctionnement et l'organisation du réseau trophique pélagique du plateau continental antarctique.

1.4.2 Etude des relations trophiques

a) L'analyse des contenus digestifs

La méthode la plus habituelle pour déterminer le régime alimentaire d'une espèce est l'analyse des contenus digestifs (Hyslop 1980). Cette méthode consiste à trier les proies ou les restes des proies plus ou moins digérées et à les identifier. La plupart des identifications sont faites à l'aide d'une loupe binoculaire ou par microscopie électronique à balayage pour déterminer la présence de petites proies comme le phytoplancton (Koubbi et al. 2007 ; Vallet et al. 2011). Cette approche entraîne quelques biais dont il faut tenir compte lors de l'analyse des données. Les organismes gélatineux sont généralement mal conservés alors que d'autres espèces notamment celles ayant des exosquelettes (*e.g.* copépodes, euphausiacés) vont avoir tendance à s'accumuler dans le tube digestif (Furness et al. 1984). D'autres méthodes plus complexes existent pour faire face à ces problèmes. L'analyse sérologique des contenus digestifs utilise des anticorps spécifiques d'une proie pour déterminer le régime alimentaire (Pierce et al. 1990, Theilacker et al. 1993). Egalement, à l'aide d'amorces spécifiques de l'ADN d'une proie donnée, on peut détecter par PCR (Polymerase Chain Reaction), la présence de cette proie dans le contenu digestif d'un prédateur (Farrell et al. 2000). L'approche des contenus digestifs, quelque soit la méthode utilisée, fournit une image instantanée du régime immédiat antérieur à la capture.

*Stomach content:
« snapshot » of diet
composition*

b) Les marqueurs trophiques

Les acides gras

Les acides gras (AG) sont les principaux constituants des lipides. Les acides gras les plus fréquents sont constitués d'une longue chaîne carbonée contenant de 14 à 24 atomes de carbone, d'aucune à six doubles liaisons

*Fatty acids are the main
constituent of lipids*

entre les atomes de carbone, avec un méthyle (CH₃) terminal à une extrémité et un groupement carboxyle (COOH) à l'autre (Figure 5).

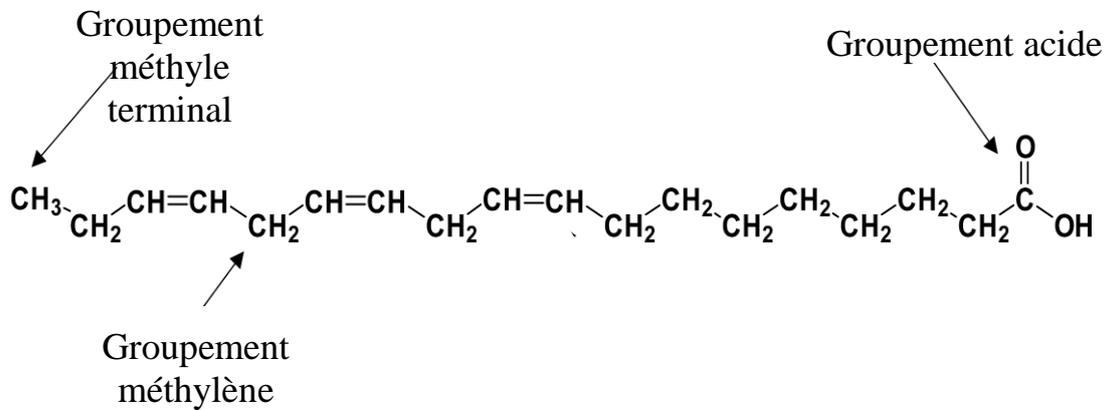
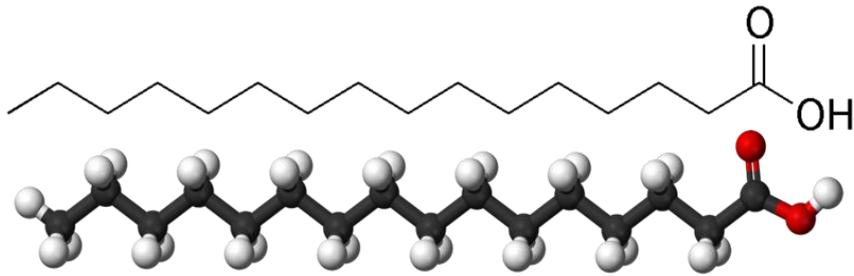
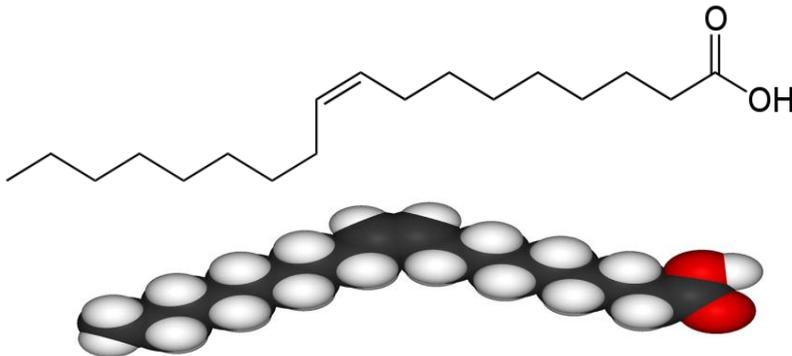


Figure 5: Exemple d'acide gras (AG). L'acide gras illustré est le 18 :3n-3. Dans la nomenclature avec la notation « A: Bn-X », où A indique le nombre d'atomes de carbone, B est le nombre de doubles liaisons et X indique la position de la première double liaison par rapport au groupe terminal de méthyle (e.g 18:3n-3). Avec ce système, il est supposé que chaque double liaison est séparée par un groupe méthylène (CH₂).

En fonction des doubles liaisons entre les carbonnes, les AG peuvent être soit saturés (pas de double liaison) soit insaturés (présence de doubles liaisons). Parmi les insaturés, on peut différencier les monoènes (une double liaison) des polyinsaturés (PUFA : plusieurs doubles liaisons). La nomenclature des acides gras est basée sur trois aspects : le premier chiffre désigne le nombre des carbonnes de la chaîne, le second correspond au nombre des doubles liaisons et le dernier est la position de la première double liaison, en partant du groupement méthyle (Figure 6).



Structure d'un acide gras saturé: acide palmitique C16:0



Structure d'un acide gras insaturé: acide oléique C18:1n-9

Figure 6: Structure simplifiée et en 3D de l'acide palmitique (C16:0) et de l'acide oléique C18:1n-9.

Certains AG sont synthétisés « *de novo* » par l'organisme (principalement les AG saturés C14 :0, C16 :0 et C18 :0 et leurs monoènes associés) alors que d'autres sont dit « essentiels » car peu ou pas synthétisés par l'organisme mais nécessaires au métabolisme cellulaire comme au maintien de l'intégrité des structures membranaires. Chez les poissons, les AGE les plus importantes sont les acides PUFA, acide icosapentaénoïque (20 :5n-3 ou EPA), l'acide docosahexaénoïque (C22 :6n-3 ou DHA) et l'acide arachidonique (C20 :4n-6 ou AA) (Guillaume et al. 1999).

Les AG sont étroitement liés aux mécanismes physiologiques et biochimiques essentiels et sont donc nécessaires au bon fonctionnement des écosystèmes (Arts et al. 2001). Au cours des trois dernières décennies, les AG ont été utilisés comme un outil pour délimiter des réseaux trophiques (Ackman et al. 1970) mais également dans une approche plus quantitative pour déterminer la composition du régime alimentaire des prédateurs (Iverson et al. 2001). Ceci est possible car les AG des proies consommées par un individu monogastrique (*i.e* estomac à une seule chambre) sont déposés dans les tissus adipeux du prédateur avec peu de modifications fournissant ainsi un enregistrement du régime alimentaire au fil du temps (Budge et al. 2006). Le temps d'intégration des acides gras dépend de leur turnover dans l'organisme. Ceci varie en fonction du tissu,

Fatty acids reflect diet
of few days to a week

de l'espèce et de paramètres physiques comme la température. Le temps d'intégration du régime alimentaire pour les poissons est estimé entre quelques jours à quelques semaines (Budge et al. 2006).

D'après Budge et al. (2006b), les acides gras peuvent être utilisés dans l'étude de l'écologie alimentaire et des réseaux trophiques de trois façons :

- ✓ Les profils lipidiques correspondant à l'étude des changements dans la répartition des AG des prédateurs (Iverson 1993) qui permet de répondre à des questions qualitatives telles que : y a-t-il des variations spatiales ou temporelles dans l'alimentation entre individus ou populations ? (Iverson et al. 1997, Beck et al. 2005)
- ✓ Une autre approche qualitative reposant sur l'utilisation des biomarqueurs individuels ou des traceurs. Dans ce cas, des signatures spécifiques permettraient d'identifier les proies consommées (Fraser et al. 1988, Iverson et al. 1997, Mayzaud et al. 1999, 2011). La plupart du temps, ces marqueurs uniques et spécifiques sont rares mais certains rapports entre les AG peuvent être attribués à un ou quelques types de proies et peuvent indiquer si un certain type de proie est présent dans le régime alimentaire (Dalsgaard et al. 2003).
- ✓ La dernière et plus ambitieuse, consiste en l'utilisation d'AG pour estimer de façon quantitative, à partir des signatures des proies, la contribution par espèce au régime alimentaire du prédateur (Iverson et al. 2004). Dans ce dernier cas, connaître les différents taux d'assimilation par l'expérimentation est obligatoire.

Qualitative approach by comparing lipid signatures between species

Quantitative: between prey and predator to determine the contribution of species to the diet

Les deux premières approches qualitatives des AG seront utilisées dans cette thèse pour l'étude des changements ontogéniques du régime alimentaire de *P. antarcticum*.

L'approche isotopique : les isotopes stables du carbone et de l'azote comme traceurs alimentaires

Les mesures des abondances naturelles des isotopes stables du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) et de l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) fournissent des informations essentielles pour les études d'écologie trophique. Cette approche est basée sur l'observation que, dans certaines circonstances, ces isotopes subissent une étape prévisible d'enrichissement entre les proies et les tissus du prédateur (Wada & Hattori 1978, Fry 1988, Rau et al. 1992). Les consommateurs sont enrichis en ^{15}N par rapport à leur nourriture et par conséquent les mesures

du $\delta^{15}\text{N}$ servent d'indicateurs du niveau trophique du consommateur, cette augmentation est estimée à environ 3‰ (McCutchan et al. 2003). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient cependant très légèrement tout au long du réseau trophique et sont principalement utilisées pour déterminer la source primaire d'un réseau trophique (Kelly 2000, McCutchan et al. 2003, Cherel et al. 2007b) (Figure 7). Dans le cas des isotopes stables du carbone, la photosynthèse est le phénomène responsable de différentes signatures isotopiques. En effet les processus de fixation du carbone des producteurs primaires phototrophes discriminent à l'encontre de l'isotope lourd ^{13}C . Par conséquent, les plantes sont du point de vue isotopique plus « légères » que leur source de carbone inorganique (Parker 1964, DeNiro & Epstein 1978, Fry & Sherr 1984). Au contraire, lors de l'assimilation par les organismes hétérotrophes, les réactions enzymatiques vont éliminer les isotopes les plus légers (^{12}C et ^{14}N) de sorte que les consommateurs sont plus « lourds » que leur source de nourriture.

Stable Isotopes: Diet composition integrated over a month

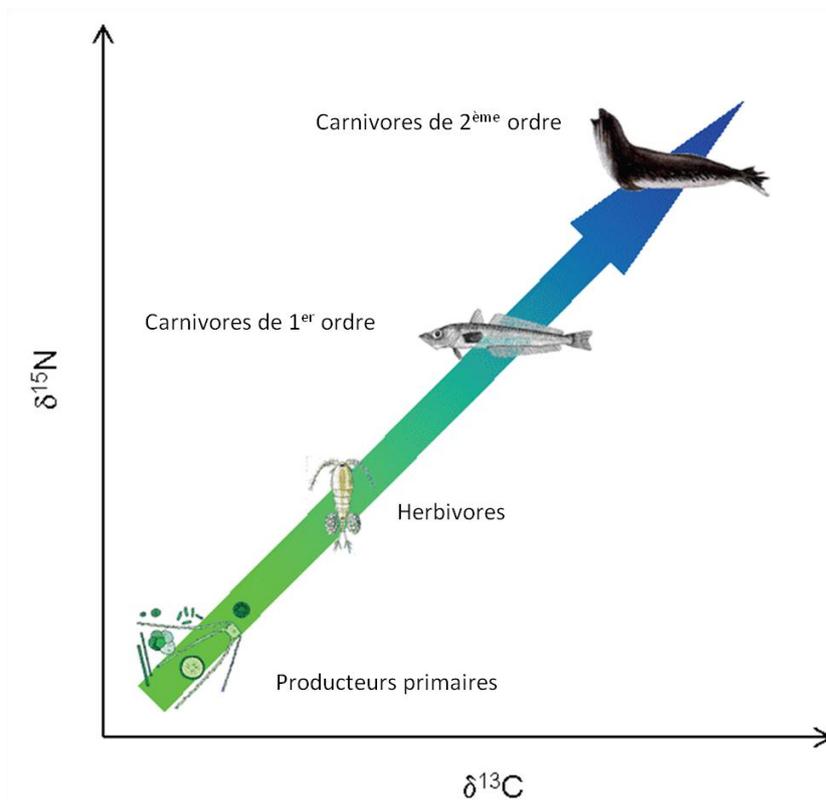


Figure 7: Schéma simplifié de l'enrichissement en isotopes stables du carbone et de l'azote dans le réseau trophique.

Contrairement aux isotopes du carbone, il n'existe pas de processus unique, comme celui de la photosynthèse, qui crée un fractionnement des isotopes de l'azote dans les plantes et qui peut être tracé dans les réseaux trophiques. Une excrétion préférentielle de l'isotope léger ^{14}N dans l'urée et l'acide urique explique pourquoi les tissus du consommateur sont

enrichis en ^{15}N par rapport à leur régime alimentaire (Minagawa & Wada 1984).

1.5 Objectifs et structure de la thèse

Cette thèse est centrée sur l'écologie du poisson pélagique *P. antarcticum* au sein de l'écosystème antarctique de la mer de Dumont d'Urville. Deux axes complémentaires sont abordés :

Axe 1 : Variabilité interannuelle et spatiale de l'état nutritionnel des larves de *P. antarcticum*:

Spatial and interannual variability of the nutritional condition of fish larvae

- ❖ *P. antarcticum* peut-il être considéré comme un bon indicateur des changements de l'environnement ?

Pour répondre à cette question nous avons utilisé un indice de condition lipidique sur les larves de *P. antarcticum* (Chapitre IV).

Axe2 : Positionnement et rôle trophique des différents stades de développement de *P. antarcticum*:

Role and trophic position of all developmental stages

- ❖ Quelle est la distribution spatiale des différents stades de développement ?
- ❖ Quel est le rôle trophique de *P. antarcticum* ?

Pour répondre à ces questions, nous avons effectué dans un premier temps des analyses de distribution en classes de taille (Chapitre III). Les interactions trophiques sont étudiées par l'intermédiaire de trois méthodes : l'utilisation des lipides comme marqueurs trophiques (Chapitre V) et le couplage analyse des contenus digestifs et des isotopes stables (Chapitre VI).

Les matériels et méthodes communs aux chapitres III à VII sont regroupés dans le Chapitre II : « Matériels et Méthodes ». Les articles soumis ou publiés seront repris en version originale diminuée des parties introductives et des matériels et méthodes redondants avec d'autres parties de la thèse.

Chapitre II

2. Matériel et Méthodes

2.1 Le programme ICO²TA et le « Census of Antarctic Marine Life » (CAML)

Cette thèse se déroule dans le cadre du programme ICO²TA (*Integrated Coastal Ocean Observations in Terre Adelie*) financé par l'Institut Polaire Français l'IPEV (Institut Paul Emile Victor). Le programme ICO²TA effectue un suivi annuel depuis 2003 de l'écosystème pélagique du plateau continental de la mer de Dumont d'Urville. Le point de départ des campagnes à bord de l'« *Astrolabe* » est la station française de Dumont d'Urville sur la longitude 140°E, et le point le plus à l'Est, près du Glacier Mertz (MGT) sur la longitude 146°E.

ICO²TA surveys: long term monitoring since 2003 in Dumont d'Urville Sea

Fin 2007-début 2008, le programme ICO²TA a contribué au « *Collaborative East Antarctic Marine Census* » (CEAMARC), programme du « *Census of Antarctic Marine Life* » (CAML) (Hosie et al. 2011). Le programme CEAMARC est centré sur une collaboration privilégiée entre l'Australie, la France, le Japon et la Belgique pour étudier la biodiversité marine du plateau continental Est antarctique, du talus et de la zone océanique environnante entre la surface et 1000 m de profondeur. Des chercheurs de plusieurs pays se sont associés à ce programme. Trois navires sont intervenus : l'« *Aurora Australis* » (Australie), l'« *Umitaka Maru* » (Japon) et l'« *Astrolabe* » (France). L'« *Umitaka Maru* » a travaillé plus spécifiquement sur l'océanographie et la faune pélagique (plancton et micronecton), l'« *Aurora Australis* » a précisé l'océanographie du plateau continental et a étudié l'ichtyofaune démersale et le benthos. Des analyses complémentaires pour la connaissance de l'océanographie du plateau, du plancton et de l'ichtyoplancton ont été réalisées à bord de l'« *Astrolabe* » (Hosie et al. 2011).

In 2008, ICO²TA contributes to the CEAMARC program which is part of the CAML

2.2 Zone d'étude : La mer de Dumont d'Urville

La côte Est-Antarctique le long de la Terre Adélie et de la Terre George V se trouve sous l'influence de divers glaciers (Mertz, Zélée, Français et *Astrolabe*). Le talus continental atteint 2000m de profondeur et dispose d'un réseau complexe de canyons sous-marins s'étendant du plateau jusqu'aux zones profondes (Caburlotto et al. 2006). De grandes baies sont situées le long de la côte, telles que la Baie Commonwealth (CB), la Baie de Watt (WB) ou la Baie Buchanan (BB). Sur le plateau, on observe deux grands bancs d'environ 200 m de profondeur, le Banc Adélie et le Banc du Mertz, qui alternent avec des dépressions bathymétriques de 500 m à plus de 1000 m de profondeur. Les dépressions les plus importantes sont le bassin George V (ou dépression Adélie) et le bassin Adélie (Post et al. 2010). La bordure Est de la zone d'étude est délimitée par la langue glaciaire du Mertz (LGM) qui s'étendait vers le nord sur plus de 80 km à partir de la côte. A l'ouest de la LGM, et positionnée au-dessus du bassin George V, se trouve la Polynie du Glacier du Mertz (MGP) (Smith et al. 2011). Il s'agit d'une région libre de glace toute l'année en raison de la combinaison de vents catabatiques, de forts courants océaniques circulant vers l'ouest et de l'abri fourni à l'est par la LGM. La LGM s'est rompue en Février 2010 produisant un iceberg d'environ 80 x 40 km. Ce phénomène aura probablement un impact physique sur les fonds marins ainsi que sur les communautés biologiques par le biais de changements de conditions océanographiques (Young et al. 2010).

Dumont d'urville sea: under the influence of several glaciers and characterized by several bays

Les conditions de banquise sont donc essentielles à la dynamique de cet écosystème. Le contact constant entre l'air froid et la surface de la mer en hiver produit de vastes quantités de glace de mer qui sont soufflées vers le nord hors de la polynie. La formation de glace rejette de l'eau salée plus dense (Ice Shelf Water : ISW) qui s'enfonce profondément et devient l'eau antarctique de fond (Lacarra et al. 2011). D'autres masses d'eau sont présentes, tels que l'eau profonde circumpolaire modifiée, qui est relativement chaude (MCDW : Modified Circumpolar Deep Water) et pénètre dans le bassin George V au niveau du seuil du plateau au nord de ce bassin. De l'eau froide du plateau à forte salinité (HSSW : High Salinity Shelf Water) produite par le refroidissement et la formation de la banquise en hiver sort de la dépression par ce même seuil et devient l'eau Adélie de fond (ALBW : Adélie Land Bottom Water). Sur les faibles profondeurs est localisée l'eau Antarctique de Surface qui est relativement plus froide que les deux masses d'eau décrites précédemment (Williams et al. 2008) (Figure 8).

Ice conditions are essential in the dynamic of the Antarctic currents

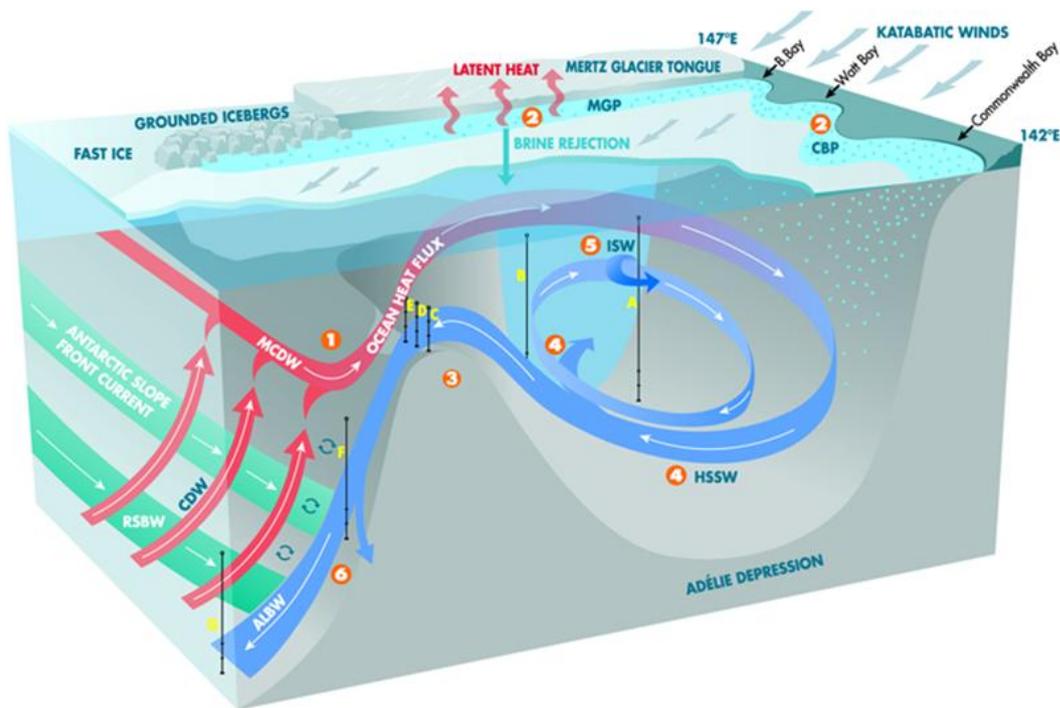


Figure 8: Diagramme schématisique de la circulation dans la dépression Adélie et processus impliqués dans la production de l'ALBW (Adélie Land Bottom Water : Eau de fond de la terre Adélie) [d'après Williams, 2004]. Les chiffres représentent ce qui suit: (1) l'eau profonde circumpolaire modifiée (MCDW) qui entre dans le bassin George V (dépression Adélie); (2) rejet de saumure sous la polynie du glacier Mertz (MGP) et dans la Polynie Côtière des Baies (CBP), cette région comprend les Baies du Commonwealth, Watt, et Buchanan; (3) exportation de l'eau dense du plateau par le seuil Adélie; (4) circulation de l'eau à haute salinité du plateau (HSSW) dans la dépression et au-dessous de la MGT; (5), l'eau du plateau associée à la glace (Ice shelf Water : ISW), eau froide qui circule vers l'ouest en direction de la côte; et (6), eau sortante le long du talus continental. Il se produit ainsi un mélange entre l'eau dense du plateau (ALBW), avec l'eau plus chaude, pauvre en oxygène, et plus salée (Ross Sea Bottom Water :RBSW) de l'Est.

2.3 Campagnes et Echantillonnage

Les échantillons analysés dans cette thèse proviennent de huit campagnes : la campagne CEAMARC en 2008, où des prélèvements de *P. antarcticum* (larves, juvéniles et adultes) ont été effectués par le navire japonais l'« *Umitaka Maru* » et les campagnes ICO²TA réalisées à partir de l'« *Astrolabe* » de 2004 à 2011 pour étudier les stades larvaires de *P. antarcticum* (Figure 9, Tableau 1). Le même réseau de stations est échantillonné chaque année mais les localisations des prélèvements varient suivant les conditions météorologiques, de glace ou logistiques. La rupture du Glacier Mertz en février 2010 et les conditions de glace, ont ainsi modifié l'échantillonnage à ce niveau en 2011.

Samples were collected during eight cruises from 2004 to 2011

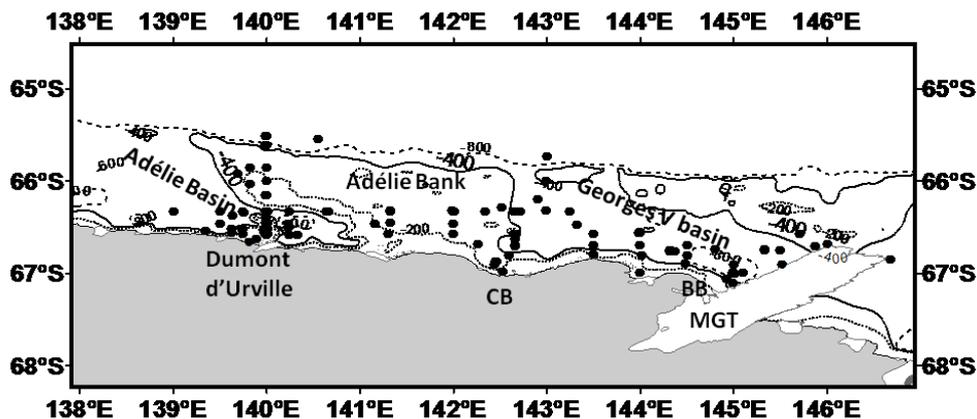


Figure 9: Stations d'échantillonnage des campagnes ICO²TA à partir de 2004 d'après Koubbi et al. (2011a). Au niveau des côtes nous retrouvons la position de la station de Dumont d'Urville, CB : Baie du Commonwealth, MGT : Langue glaciaire du Mertz.

Les échantillons ont été récupérés à l'aide de plusieurs types de filets à plancton et de chaluts pélagiques. Les larves de *P. antarcticum*, leurs proies et leurs compétiteurs potentiels (e.g chaetognathes, ptéropodes, gastéropodes) ont été collectés avec des filets WP2 et Bongo à bord de l'« *Astrolabe* ». Le filet Bongo consiste en un double cadre de 500 µm de vide de maille qui a été tracté à une vitesse de 2 à 3 nœuds par des traits obliques entre 0 et 200m (ou à proximité du fond pour les profondeurs < 200m). Le filet WP2 a un vide de maille de 200 µm, un diamètre d'ouverture de 0,57 cm. Le WP2 a été utilisé à des profondeurs de 200m, 400m, 800m et 1000m. Un chalut pélagique du type IYGPT (International Young Gadoid Pelagic Trawl) a été utilisé pour les plus grands individus (Koubbi et al. 2011) sur l'« *Umitaka Maru* ». L'YGPT est un chalut pélagique utilisé en Atlantique afin de capturer les jeunes morues pour leur estimation; il a également été largement utilisé autour des îles Kerguelen pour pêcher les différents poissons mésopélagiques (Duhamel 1998). Ce filet a été utilisé pour récupérer des poissons tels que *P. antarcticum*, des poissons mésopélagiques, des euphausiacés, des organismes gélatineux, et d'autres espèces de grande taille (Koubbi et al. 2011). Les dimensions d'ouverture de l'YGPT sont de 5,5m de haut par 12m de large en pêche. Le maillage est de 100 mm à l'entrée puis il se réduit de 80 à 40 puis 20 et 10 mm dans la partie terminale. La profondeur de pêche de l'YGPT varie de 50m, 200m, 500m, et 1000m avec une durée de traîne de 30 minutes environ à chaque horizon. Sur l'« *Astrolabe* », le macroplancton et les juvéniles et adultes de poissons ont été récoltés grâce à un filet IKMT (Isaacs-Kidd mid-water trawl). L'IKMT est un long filet d'environ 6,50 m de long.

Samples were collected using several nets: WP2, bongo and RMT for small zooplankton. The IKMT and IYGPT net for bigger organisms as the juveniles fish.

L'entrée du filet est de 1,75m de large par 1,30m de haut. Sur l' « *Umitaka Maru* », un filet du type RMT 8+1 Rectangular Midwater Trawl (Moteki et al. 2011) a permis de récupérer les larves de *P. antarcticum*. Le RMT 8+1 combine deux séries de trois filets. La première série est le RMT8 avec une ouverture de 8 m² et un maillage de 4,5 mm à son entrée et 1,5 mm sur les derniers 1,8m ; le collecteur a un maillage de 0,85 mm. Le RMT1 possède une ouverture de 1 m² avec un maillage de 300 µm. Les trois filets pour le RMT 1 et les trois pour le RMT 8 permettent de faire des pêches stratifiées sur la colonne d'eau (200m, 500m et 1000m de profondeur).

A bord de chaque navire, des prélèvements d'eau ont également été effectués. Les données de température, salinité et densité de l'eau de mer en fonction de la profondeur ont été acquises par l'utilisation de bathysondes.

Tableau 1: Récapitulatif des campagnes océanographiques dans le cadre de cette thèse. Les échantillons ont été prélevés sur « l'*Astrolabe* » de 2004 à 2011. *Campagne Ceamarc en 2008, prélèvements sur l'*Umitaka Maru*.

| Année | Dates | Stations | Engins |
|--------------|---------------|-----------------|------------------|
| 2004 | 19/01-28/01 | 38 | WP2, Bongo, |
| 2005 | 10/01-19/01 | 23 | WP2, Bongo, |
| 2006 | 09/01-18/01 | 24 | WP2, Bongo, |
| 2007 | 24/01-01/02 | 15 | WP2, Bongo, |
| 2008* | 06/02-11/02 | 17 | RMT 8+1, IYGPT |
| 2009 | 10/01 -17/01 | 15 | WP2, Bongo, IKMT |
| 2010 | 10/01 - 21/01 | 17 | WP2, Bongo, IKMT |
| 2011 | 10/01-19/01 | 12 | WP2, Bongo, IKMT |

2.4 Traitement des échantillons

Les échantillons ont été conservés dans du formol à 5% (tamponné au tétraborate de sodium) pour les contenus digestifs. Tous les échantillons utilisés pour l'analyse lipidique ont été congelés immédiatement après la pêche dans de l'azote liquide et ont été stockés ensuite à -80°C au laboratoire jusqu'aux analyses. Pour les analyses isotopiques, les

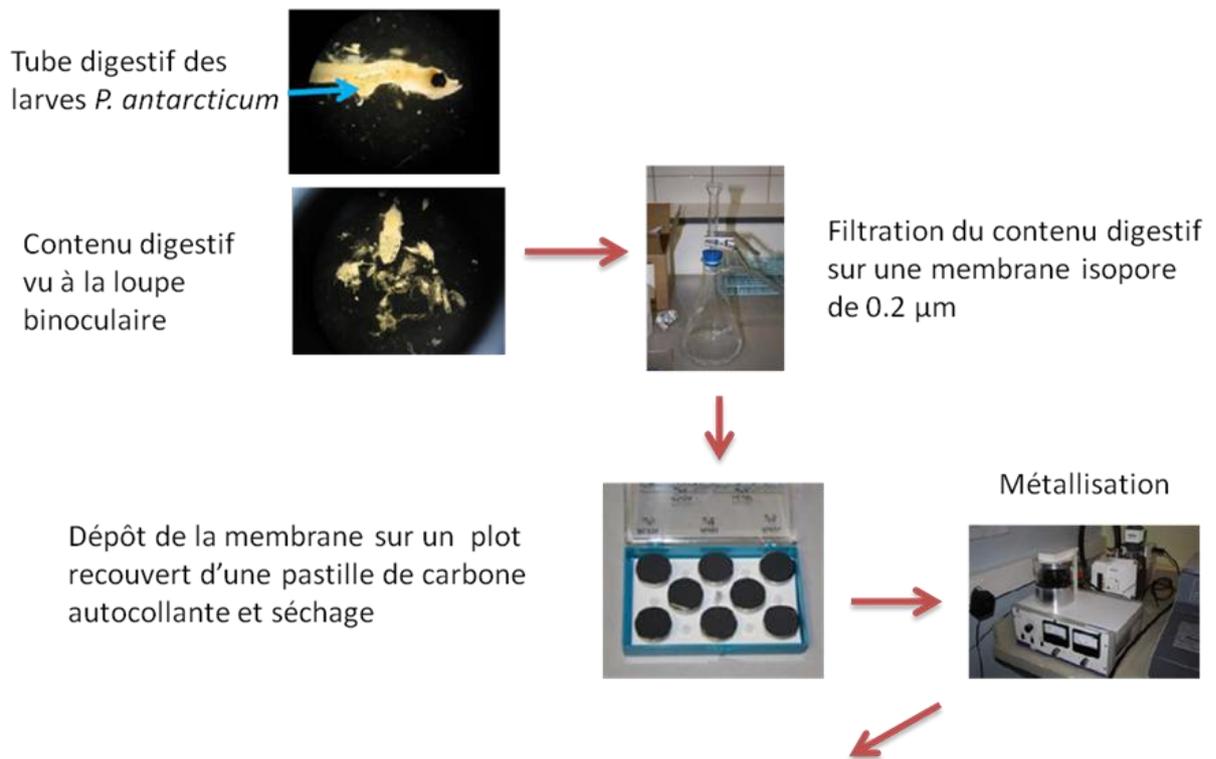
échantillons ont été soit conservés dans l'éthanol à 70%, soit congelés dans de l'azote liquide avant d'être transférés à -80°C.

2.5 Analyse des contenus digestifs de *P. antarcticum* en Microscopie Electronique à Balayage (MEB)

La totalité du tube digestif des larves, des juvéniles et des adultes de *P. antarcticum* a été prélevée à l'aide de pinces fines sous une loupe binoculaire. Le contenu du tube digestif est transféré dans un verre de montre contenant de l'eau milli-Q. Une première observation permet d'identifier les organismes planctoniques les plus grands (copépodes, gastéropodes, euphausiacés, grandes diatomées, dinoflagellés et œufs). Le contenu digestif est ensuite filtré sur un filtre millipore de 2 µm. Quelques gouttes de poly-lysine sont déposées sur le filtre afin de « coller » les cellules au filtre et d'éviter les phénomènes de mise en suspension. Chaque filtre est ensuite posé sur un disque de carbone (25 mm de diamètre) lui-même collé sur un plot en métal. Les échantillons sont séchés sous hotte à flux laminaire pendant une nuit. Une fois séchés, une fine couche d'or-palladium est déposée par pulvérisation cathodique (95s, 100mA, QUORUM SC 7620) sur les plots pour permettre l'analyse au MEB (LEO 438VP). Les images ainsi acquises sont mesurées (Vallet et al. 2009, Koubbi et al. 2007) (Figure 10). Le microplancton a été identifié selon Scott & Marchant (2005). Le diamètre, dans le cas des diatomées centriques, silicoflagellés et œufs, et la plus grande longueur dans le cas des diatomées pennées et des dinoflagellés ont été mesurées grâce à l'analyseur d'images LEO 32. Pour les diatomées du genre *Thalassiothrix*, seule la largeur a pu être mesurée. En effet ces longues cellules (420-5680 µm) ne sont jamais retrouvées entières dans le tube digestif.

Gut content of *P. antarcticum* were analyzed by scanning electron microscope

Préparation des échantillons pour la Microscopie Electronique à Balayage



Observation des contenus stomacaux au MEB

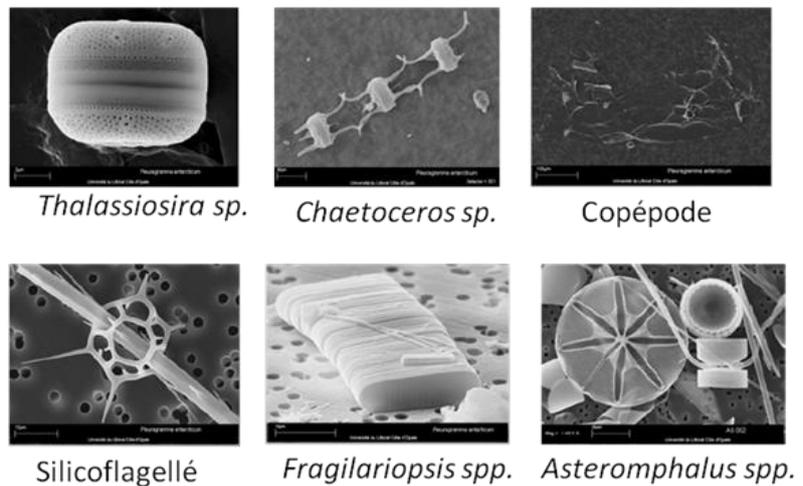


Figure 10: Protocole d'analyse des contenus digestifs des larves de *P. antarcticum* pour la Microscopie Electronique à Balayage. Illustrations et photos: Carole Vallet, Lucie Courcot et Carolina Giraldo.

Les données d'observation ont été codées en présence-absence. L'abondance relative des proies (N) dans le tube digestif et la fréquence d'occurrence (%F) ont été déterminées de la façon suivante :

- **Abondance relative des proies (N)** (Rosecchi & Nouaze 1985):

$$N = \left(\frac{\sum \text{observations d'une espèce } i}{\sum \text{observation pour toutes les espèces}} \right) * 100$$

The relative abundance of preys (N) and the frequency of occurrence (%F) in gut contents were analysed for each individual

- **Fréquence d'Occurrence (%F)** (Rosecchi & Nouaze 1985) :

$$F (\%) = \left(\frac{\sum \text{estomacs contenant une proie } i}{\text{Nombre total d'estomacs pleins analysés}} \right) * 100$$

2.6 Analyse des lipides de *P. antarcticum* et des proies

2.6.1 Extraction de lipides totaux

Le poids et la taille des poissons ou du plancton analysés sont déterminés avant chaque extraction. La méthode utilisée est celle de Bligh & Dyer (1959). L'extraction se fait dans le système chloroforme – méthanol – eau (NaCl 0,7%) dans les proportions 1:2:0,8. Le chloroforme (CHCl₃) permet l'extraction et la solubilisation des composés hydrophobes dont les lipides. L'individu est placé dans une chambre de broyage avec le mélange extractant en tenant compte du volume d'eau apporté par l'animal (~80% du poids frais). Après broyage, nous procédons à une filtration sur Buchner (filtre Whatman 541-diamètre 9 cm). Le filtrat est transféré dans une ampoule à décanter. Le filtre est découpé et broyé dans le même volume de mélange extractant (mêmes proportions que précédemment). Après la seconde filtration sur Buchner, le filtrat obtenu est ajouté au filtrat précédent dans l'ampoule à décanter. Nous ajoutons du chloroforme et de l'eau pour avoir de nouvelles proportions : 2:2:0,8 ce qui permet d'obtenir un système biphasique. La phase chloroforme (phase inférieure) qui contient tous les lipides est récupérée et le solvant est évaporé à l'évaporateur rotatif (Rotovapor, 37°C). Les lipides sont alors transférés

Lipids were first extracted following Bligh & Dyer.

dans un pilulier taré. Nous pouvons ainsi peser le pilulier et calculer la teneur de lipides en mg.

2.6.2 Composition en classes de lipides

Afin de déterminer et quantifier les différentes classes de lipides présentes dans nos échantillons, une partie des lipides extraits est analysée au IATROSCAN MK-5 (Ackman 1981). Une masse connue des lipides est déposée (SES A4100 Autopotter) sur une baguette de quartz recouverte d'une couche mince de silice (Chromarod-SIII). Nous faisons ensuite migrer dans deux bains successifs (hexane – acide formique – benzène ; 80:1:20 pendant 24 minutes; puis hexane – acide formique – éther ; 97:1,5:3 pendant 23 minutes). Après séchage à l'étuve (5 minutes, 110°C), le chromarod est balayé par une flamme d'hydrogène qui décompose les lipides et produit des ions. Ceux-ci sont récupérés sur une électrode polarisée et produisent ainsi un signal électrique. Nous obtenons ainsi grâce au logiciel ChromStar un graphe avec des pics correspondant chacun à une classe de lipides : hydrocarbures (HC), cires (WE), acides gras libres (FFA), di et triglycérides (DG, TG), cholestérol (Chol) et les lipides polaires (PL). Une calibration est nécessaire pour déterminer la relation entre l'intensité de dépolarisation (amplitude du pic) et la concentration de chaque classe dans l'échantillon.

After extraction, the lipid class composition was determined using a Iatroscan (kind of thin layer chromatography)

2.6.3 Composition en Acides Gras (AG)

a) Séparation des classes

La séparation est effectuée par une Chromatographie sur Couche Mince (CCM). Le principe repose principalement sur des phénomènes d'adsorption: la phase mobile est un solvant qui progresse le long d'une phase stationnaire, qui dans notre cas est une couche de silice fixée sur une plaque de verre. Après que l'échantillon ait été déposé sur la phase stationnaire, les substances migrent à une vitesse qui dépend de leur nature et de celle du solvant. Généralement en CCM, les substances de faible polarité migrent plus rapidement que les composants polaires. Après nettoyage des plaques en gel de silice (250 µm, 20*20 cm ; Adsorbil-plus, Altech, France) dans un bain de chloroforme – méthanol (2:1), environ 6 mg de l'échantillon de lipides sont déposés sur une ligne horizontale sur la plaque. Des standards (HC, WE, TG, FFA, LP, Chol, DG) sont déposés pour

permettre l'identification de composés après migration. Nous plaçons ensuite la plaque dans une cuve contenant le solvant (hexane – diéthyl éther – acide acétique ; 170:30:2,5) jusqu'à ce que le front d'élution arrive en haut de la plaque. La révélation des composés est réalisée en vaporisant sur la plaque de la dichlorofluorescéine diluée à 0,2% dans de l'éthanol. Ce composé fluorescent (254 nm et 366 nm) se fixe préférentiellement sur les lipides. En exposant la plaque à une source de radiation UV, les composés apparaissent sous forme de tâches brillantes. Chaque bande de silice est récupérée séparément, pour les lipides neutres, l'élution se fait par passage d'hexane, puis d'un mélange hexane – chloroforme (1:1) et enfin du chloroforme seul. Les lipides polaires sont élués avec un passage de chloroforme seul, puis chloroforme et méthanol (1:1) et enfin de méthanol. Le solvant sera ensuite évaporé respectivement à 37°C et 42°C.

Main lipid classes (triglycerides & polar lipids) were isolated by thin layer chromatography

b) Méthylation

La méthode utilisée est celle de Morrison & Smith (1964) avec du BF₃ (trifluorure de bore) à 7% dans du méthanol. Cette réaction permet l'ajout d'un groupement méthyle sur la fraction carboxyle des acides gras et a pour but de rendre les molécules volatiles afin de les analyser par la suite en chromatographie en phase gazeuse. Chaque classe de lipides est mise en suspension dans un tube conique avec 0,5 ml de toluène et 0,5 ml de BF₃ méthanol (en excès). Nous laissons la réaction à 100°C pendant 1h. L'ajout de 1 ml d'eau distillée permet l'obtention d'un système biphasique. La phase toluène contenant les acides gras méthylés (FAME) est obtenue après centrifugation. Les FAME (et alcools gras dans le cas des cires) seront finalement isolés après l'évaporation du toluène. La méthylation des cires donne des acides gras méthylés d'un côté et des alcools gras (AIG) de l'autre. Une séparation de ces composés par CCM est nécessaire afin d'acétyle la fraction d'alcool gras et de pouvoir passer en chromatographie en phase gazeuse.

c) Chromatographie en phase gazeuse (GC)

Les FAME de chaque classe de lipides ainsi que la fraction d'alcools gras acétylés pour les cires ont été analysés en GC (Perkin Elmer autosystem XL). Le détecteur est de type FID (ionisation de flamme). La phase mobile de cette technique est un gaz, dans notre cas l'hélium, qui fait avancer les

différents composés à travers une colonne capillaire (Famewax Restek de 30m de longueur, 0,32 mm de diamètre interne tapissé avec du polyéthylène glycol). À la sortie une flamme d'hydrogène brûle le composé générant une différence de potentiel enregistrée par la machine. Nous travaillons en isotherme à 185°C, pour les FAME pendant 120 min. L'injecteur est à 225°C et le détecteur à 250°C. La quantité injectée varie de 20 à 30 µg dans 1 à 2 µl. L'identification des composés sur le chromatogramme se fait à partir des temps de rétention relatifs. Grâce à des jeux de standards commerciaux (acides et alcools) et un mélange connu d'huiles de poissons (Menhaden-Capelin), nous avons calculé la longueur équivalente de la chaîne par une régression linéaire entre le logarithme de base 10 du temps de rétention et le nombre de carbones dans le composé (Ackman & Ratnayake 1989). Les résultats sont vérifiés par une hydrogénation catalytique, elle consiste en la transformation de composés insaturés en composés saturés de la même longueur de chaîne. La comparaison entre le chromatogramme avant et après hydrogénation permet de déterminer la présence éventuelle de contaminants et valide l'identification des acides gras. En effet, pour une longueur de chaîne donnée, la surface du pic après hydrogénation doit être égale à la somme des surfaces du pic de l'acide gras saturé et des insaturés. Pour l'hydrogénation, les lipides sont dilués dans l'éthanol sous atmosphère saturée en hydrogène et en présence du catalyseur PtO₂ (dioxyde de platine) pendant une heure. Après cela le solvant est évaporé et les acides gras récupérés sont réinjectés au GC (Figure 11).

Préparation des échantillons pour l'analyse des lipides

1. EXTRACTION DES LIPIDES



2. DETERMINATION DES CLASSES DE LIPIDES

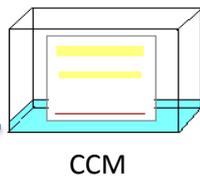


3. COMPOSITION EN ACIDES GRAS

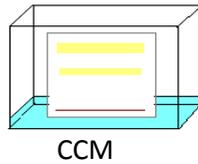
Analyse lipides totaux

Analyse par Classe de lipides

Méthylation



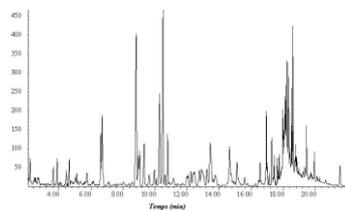
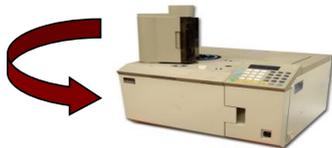
Acides gras totaux méthylés



Triglycérides Lipides Polaires

Méthylation

Acides Gras Méthylés



Chromatographie en phase gazeuse

Figure 11: Protocole d'analyse lipidique de l'extraction (1), en passant par l'analyse des classes (2) et jusqu'à l'analyse de la composition en acides gras (3). CCM : Chromatographie sur couche mince.

2.6.4 Méthodes d'analyse

a) Indice de condition lipidique (Fraser 1988)

L'indice de condition lipidique tient compte des teneurs en triglycérides et en cholestérol.

$$CI: \frac{\text{Triglycérides}}{\text{Cholestérol}}$$

b) Statistique

Deux types d'analyses sont utilisés pour l'étude des composantes lipidiques et acides gras : des analyses descriptives et des analyses multivariées (AFC, CAH, OPLS).

Statistiques descriptives

La normalité n'étant pas vérifiée dans la plupart des cas, les tests utilisés sont généralement non paramétriques (Tableau 2).

Tableau 2: Tableau récapitulatif des tests utilisés selon la problématique.

| Type de test | Problématique | Test non paramétrique |
|---|---------------|---|
| Test d'adéquation à une loi normale | 1 échantillon | Test de Kolmogorov-Smirnov Test de Shapiro-Wilks |
| Tests de comparaison de k échantillons indépendants | (n ≥ 2) | Test de Mann - Whitney (n=2) Test de Kruskal - Wallis Test des médianes Test de Mood |

Statistiques multivariées

Analyse Factorielle de Correspondances (AFC)

L'analyse factorielle des correspondances a comme objectif de rassembler en un nombre réduit de dimensions la plus grande partie de l'information initiale (Benzécri 1973). L'AFC offre la particularité de fournir un espace de représentation commun aux variables et aux individus. Pour cela l'AFC

raisonne à partir de tableau de contingence où les lignes et les colonnes jouent un rôle symétrique. On définit un petit nombre d'axes qui maximisent l'inertie projetée, et la métrique utilisée est celle du Chi². Dans notre cas, elle nous permettra d'étudier la composition en acides gras des individus. Cette représentation simultanée des variables et des individus permet d'identifier les variables responsables de certaines proximités entre les points des observations (Legendre & Legendre 1998). Les données sont exprimées en pourcentage en fonction de la concentration dans l'individu.

Correspondance analysis provides a means of displaying or summarising a set of data in two-dimensional graphical form.

L'interprétation s'est faite selon :

- ✓ La *valeur propre* ou inertie propre de chaque axe : plus sa valeur est grande, plus l'axe est représentatif de l'inertie global.
- ✓ Le *cosinus carré* : évalue la qualité de représentation de l'individu sur un axe.
- ✓ La *contribution* de l'individu à l'inertie de l'axe : indique quelles sont les variables qui contribuent le plus à la formation de l'axe.

L'Analyse Discriminante OPLS

L'analyse discriminante PLS « Partial Least Squares regression » fait partie des techniques d'analyses discriminantes prédictives (Bylesjö et al. 2007). La régression PLS maximise la variance des prédicteurs ($X_i = X$) et maximise la corrélation entre X et la variable à expliquer Y . La régression OPLS est une extension des régressions PLS qui intègre une correction orthogonale. Cet algorithme emprunte sa démarche à la fois à l'ACP et à la régression. La méthode OPLS peut être une méthode puissante d'analyse en raison des exigences minimales sur les échelles de mesure, de la taille de l'échantillon et les distributions résiduelles. Il s'agit d'expliquer et de prédire l'appartenance d'un individu à une classe (groupe) prédéfinie à partir de ses caractéristiques. Dans notre cas, nous cherchons à prédire l'association du prédateur *P. antarcticum* à un groupe connu des proies, en utilisant les acides gras totaux comme variable prédictive. Les données de départ étant en pourcentage, une transformation arcsinus a été nécessaire pour que les données aient des propriétés normales (Zar 1999). La formule utilisée est :

OPLS regression is a multivariate method for assessing a relationship between a descriptor matrix X and a response matrix Y

$$p' = \arcsin(\sqrt{p}) * 180/\pi$$

Régressions quantiles

Les méthodes classiques de régressions basées sur les moindres carrés, résultent en une estimation qui se rapproche de la réponse moyenne de la

variable par rapport aux valeurs des variables prédictives. La régression quantile vise à estimer la réponse de la variable sur un quantile donné (Koenker & Bassett 1978). En écologie, la régression quantile a été proposée et utilisée comme un moyen de découvrir les plus fines relations entre les variables prédictives dans les cas où il n'y a pas de relation ou seulement une faible corrélation entre les moyennes de ces variables (Koenker & Hallock 2001).

Quantile regression aims at estimating the conditional median or other quantiles of the response variable.

2.7 Analyse des isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$)

Les mesures des abondances naturelles des isotopes stables du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) et de l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) fournissent des informations essentielles pour les analyses alimentaires (Fry 1988). La notation la plus couramment utilisée est celle en delta (δ) :

$$\delta = \left(\frac{R \text{ échantillon}}{R \text{ standard}} - 1 \right) * 1000$$

Stable isotopes provide essential information for food-web analysis: trophic level and the origin of primary production

Où δ est le rapport isotopique de l'échantillon par rapport à un standard. R échantillon et R standard sont les fractions de l'isotope le plus lourd par rapport à l'isotope léger dans l'échantillon et dans le standard ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). On soustrait « 1 » à la fraction R échantillon / R standard de sorte que les échantillons avec un rapport inférieur d'isotopes lourds par rapport au standard aient une valeur négative et ceux qui ont des rapports plus élevés d'isotopes lourds que la norme aient une valeur positive. Ce nombre est alors multiplié par 1000 de telle sorte que la notation δ est en partie pour mille (‰). Pour le carbone, le standard international est le Peedee bélemnite (PDB) et pour l'azote, le standard est l'azote atmosphérique.

2.7.1 Protocole expérimental (Cherel et al. 2008)

a) Conservation et séchage des échantillons

Les individus entiers ont été analysés pour les larves de poissons et les petits organismes (e.g. copépodes, limacines, gastéropodes). Pour les juvéniles, adultes et espèces zooplanctoniques de plus grande taille (e.g.

chaetognathes, méduses), un morceau à été découpé. Une fois l'éthanol évaporé ou les échantillons décongelés, l'échantillon est placé dans un tube à hémolyse et séché à l'étuve à 50°C pendant au moins 36h. Une fois séchés, les échantillons animaux sont broyés jusqu'à l'obtention d'une poudre fine et homogène.

b) Analyse d'organismes animaux

Délipidation

La délipidation des échantillons de consommateurs est nécessaire dans les études de réseaux trophiques pour pouvoir comparer des espèces dont le contenu lipidique peut être variable. En effet, les lipides sont beaucoup plus pauvres en ^{13}C que les autres constituants biochimiques, ils affectent donc la signature totale sans qu'il y ait de changement de ressources trophiques. Dans l'idéal, seuls les lipides de réserves doivent être enlevés car ce sont ceux qui sont susceptibles de varier le plus. En effet, les lipides de structure des proies (et le carbone qu'elles contiennent) participent aux ressources trophiques du prédateur et doivent être conservés. La méthode choisie pour préserver les autres classes de lipides est donc une délipidation avec du cyclohexane à froid. Environ 80 à 100 mg de l'échantillon sont broyés et placés dans un tube en verre de 10 ml avec 4 ml de cyclohexane. Les échantillons sont placés pendant une minute dans un bain à ultrasons et ensuite sur un agitateur rotatif pendant une heure. Les échantillons sont ensuite centrifugés à 2500 t/min pendant 10 min. Le cyclohexane est éliminé soigneusement. Le culot est rincé en ajoutant à nouveau 2 ml de cyclohexane et placé à nouveau pendant 1 minute dans un bain à ultrasons. Suite à une dernière centrifugation, le surnageant est éliminé. Le culot est alors séché dans un bain sec réglé sur maximum 45°C.

Décarbonatation

Ce traitement est nécessaire lorsque l'on réalise des analyses isotopiques sur la matière organique. En effet, il y a un risque d'avoir dans les échantillons des carbonates (minéraux) dont le contenu en ^{13}C toujours très élevé peut fausser les résultats, même avec une teneur en carbone inorganique faible. Il est ainsi préférable de décarbonater certains tissus tels que les muscles de poissons (qui peuvent contenir des arêtes parfois peu visibles), certains crustacés et autres invertébrés. L'échantillon broyé (100 mg maximum) est placé dans une fiole à décarbonatation (fiole 5 ou 8 ml fond plat, ou tube 8 ml). On y ajoute 1 ml HCl 0,1 N (ou 0,5 N si les

échantillons sont susceptibles de contenir beaucoup de carbonates). Puis, les échantillons sont placés dans un bain à ultrasons pendant 1 min. S'il y a des carbonates, on observe la formation de bulles: lorsque celles-ci disparaissent, l'ajout de 100 µl d'HCl permet de vérifier que tous les carbonates ont été transformés. Les tubes sont ensuite placés dans un bain sec à 60°C jusqu'à ce que l'échantillon soit complètement sec (une nuit minimum). L'échantillon est ensuite repris dans 1 ml d'eau pure, placé une minute dans le bain à ultrason et séché à nouveau au bain sec.

c) Analyse du Phytoplancton et de la matière organique particulaire (MOP)

Le phytoplancton et la MOP sont récoltés sur filtres en fibre de verre (type GF/F). Les filtres doivent être au préalable nettoyés par combustion à 450°C pendant 3 h. La décarbonatation est nécessaire pour enlever les carbonates de l'eau de mer encore présents sur le filtre ainsi que des organismes ou particules calcaires filtrés. Les filtres sont d'abord séchés à 50°C pendant une journée. La décarbonatation est réalisée par exposition à des vapeurs d'HCl, en plaçant (sous hotte) les filtres (boîtes de Petri ouvertes) dans un dessiccateur avec un bécher contenant une dizaine de ml d'HCl fumant (37%), sous vide léger, pendant 4 h. Après avoir retiré le bécher avec l'acide, le dessiccateur contenant les filtres est laissé ouvert au minimum une nuit sous la hotte. Les échantillons sont ensuite conservés soit au congélateur, soit dans un dessiccateur sous vide.

d) Mise en capsule et analyse

Pour l'analyse, 0,3 à 0,5 mg sont pesés à l'aide d'une microbalance, avec une précision au µg. Dans le cas des filtres la surface est « grattée » délicatement pour récupérer la matière organique. Le poids sec pesé est mis dans des capsules en étain. Les rapports isotopiques du carbone et de l'azote ont été analysés à l'Université de la Rochelle grâce à un Spectromètre de masse isotopique (Thermo Scientific Delta V Advantage, interface ConFlo IV, options NoBlank et SmartEA couplé à un analyseur élémentaire Thermo Scientific Flash EA1112).

2.7.2 Méthodes d'Analyse

Les statistiques descriptives utilisées sont illustrées dans le tableau 2. Le niveau trophique (TL) a été calculé en utilisant l'équation proposée par (Wada et al. 1987) pour l'écosystème antarctique:

$$TL = 1 + \frac{\delta^{15}N_{animal} - \delta^{15}N_{algae}}{3.2}$$

Où $\delta^{15}N_{animal}$ est la valeur $\delta^{15}N$ du tissu du consommateur et $\delta^{15}N_{algae}$ la valeur $\delta^{15}N$ du phytoplancton. La valeur 3,2 est la moyenne d'accroissement dans les tissus musculaires du poisson proposé par (Sweeting et al. 2007).

Chapitre III

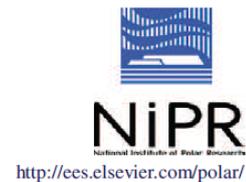
3. Distribution spatiale et variabilité interannuelle dans la distribution en classe de taille et des abondances de *P. antarcticum* (Koubbi et al. 2011)



Available online at www.sciencedirect.com



Polar Science 5 (2011) 225–238



Spatial distribution and inter-annual variations in the size frequency distribution and abundances of *Pleuragramma antarcticum* larvae in the Dumont d'Urville Sea from 2004 to 2010

Philippe Koubbi^{a,b,*}, Colleen O'Brien^c, Christophe Loots^d, Carolina Giraldo^{a,b},
Martina Smith^e, Eric Tavernier^f, Marino Vacchi^g, Carole Vallet^{h,i},
Jean Chevallier^{a,b}, Masato Moteki^j

Few studies on the distribution of *P. antarcticum* larvae exist in the Dumont d'Urville Sea: one on the coastal zone of the Dumont d'Urville station (140°E) (Koubbi et al. 1997), one including the oceanic zone (Hoddell et al. 2000) and the most recent from Koubbi et al. (2009) describing the spatial distribution of larvae collected in 2004 in the Dumont d'Urville Sea (Figure 12).

The main question is to understand what determines position of spawning grounds especially for a pelagic species such as *P. antarcticum*. Is it determined geographically or environmentally? How do the larvae disperse from these spawning grounds and what environmental factors influence larval distribution?

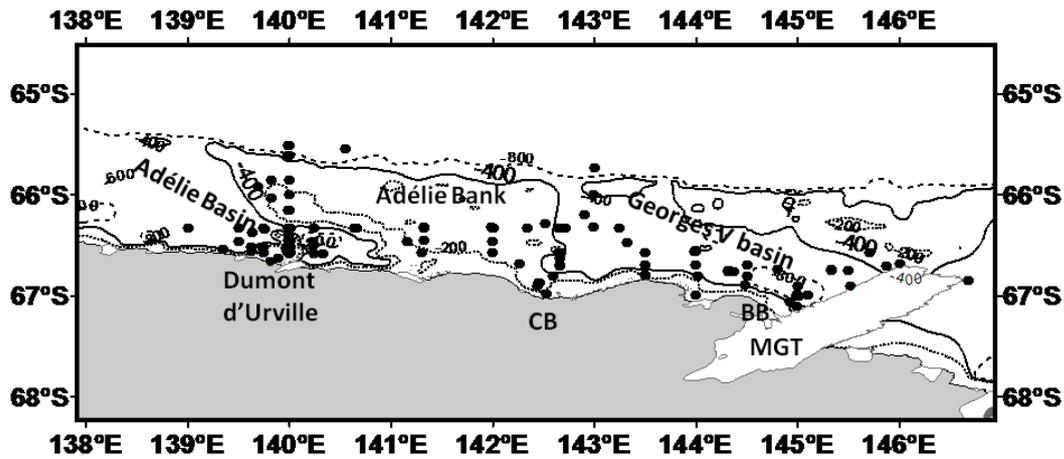


Figure 12: Location of the stations sampled during the ICO2TA survey since 2004 in the Dumont d'Urville Sea. Along the coastline are marked Dumont d'Urville station, Commonwealth Bay (CB), Buchanan Bay (BB) and the Mertz Glacier Tongue (MGT).

3.1 Data analysis

An investigation of the inter-annual variability of sea ice concentration (SIC) in the Dumont D'Urville sea area near Terre Adelie for the period 2003-2009 was performed using satellite remotely sensed data. Values for this parameter were determined on a regular spatial grid in the study area for each year of the study from 2003 to 2009. The Aqua Advanced Scanning Radiometer- EOS (AMSR-E) dataset used for this study is derived by Hamburg University (http://ftp-projects.zmaw.de/seaice/AMSR-E_ASI_IceConc/hdf/s6250/). It is the highest resolution (6.25 km) satellite sea ice concentration product available and can be obtained in near real time on a daily basis. For each year, 52 weekly-representative satellite datasets were used. Each of the 52 datasets was processed (using the ArcGIS Single Output Map Algebra tool) to produce 52 binary maps for each of three SIC categories; Open Water (0-10% SIC), Transition (10-80% SIC) and Pack Ice (80-100% SIC). The 52 binary maps for each SIC category were then added together (using the ArcGIS Single Output Map Algebra tool) to determine the number of weeks at each SIC category for each raster cell. ArcGIS Zonal Statistics tool was used to average the raster values for each SIC category within each of the spatial grid squares in the study area. For the present study, only the category corresponding to pack ice was retained.

A Geographic Information System (GIS) (ArcGIS; ESRI) was used to study the spatial pattern of abundances of *P. antarcticum* larvae and environmental conditions. The study area was defined in ArcGis in a

shapefile feature class from Antarctic Digital Database from the Scientific Committee on Antarctic Research (SCAR). Interpolations using Inverse Distance Weight (with a weight 2) with the software SURFER were done for studying the yearly variations of temperature, salinity and concentration of pack ice for the study period. Length-Frequency Distributions (LFD) of the different life stages and their associated growth were studied. The software Statgraphics was used to determine the best linear regression to estimate the daily growth of *P. antarcticum* larvae in January and February. As the maximum duration of surveys was 10 days, measurements from all surveys held on the RV *l'Astrolabe* from 2004 to 2010 and TRV *Umitaka Maru* 2008 were pooled together for fish larvae analysis. Only samples collected with the TRV *Umitaka Maru* were used for calculating the growth rate of larvae, juveniles and adults.

For each bongo sample, the abundance of larvae per millimetre size class was computed considering LFD and total abundance of larvae. Abundance data was divided amongst 22 size classes. A $\log(x + 1)$ transformation was applied to the abundance data prior to the analysis. Multivariate analysis of the abundance data was conducted using Correspondence Analysis. Environmental and temporal variables (including sea temperature, salinity, latitude, longitude, day and year) were included as additional variables in the analysis. As both variables (size classes) and observations (stations) had the same weight, they can be represented in the same geometric space due to barycentric projection (Benzéri, 1973). This analysis should allow for detecting any spatial or inter-annual differences in the distribution of the larvae according to their size.

3.2 Results

3.2.1 Environmental parameters

The range of temperature and salinity registered in January was narrower in the deep layer (i.e. 100-200m), with a decreasing trend in temperature until 2009 and a slightly increasing trend in salinity (Figure 13). The surface layer (0-100m) also showed major differences between years when considering ranges of temperature and salinity. Ranges of both parameters increased in 2008 and were the highest in 2009. Maximum values of each parameter show that during summer 2005 and 2006, the temperatures were at their lowest maximal values (-0.7 °C). This was also the case for the

mean temperatures (-1.06 °C). In 2008, 2009 and 2010, we observed the lowest values of minimum temperature in the surface layer (< -1.28 °C), whereas the maximum temperature attained the highest value. The salinities in the surface layer tended to increase when considering only the maximal and mean values. However, the lowest value was observed in 2009.

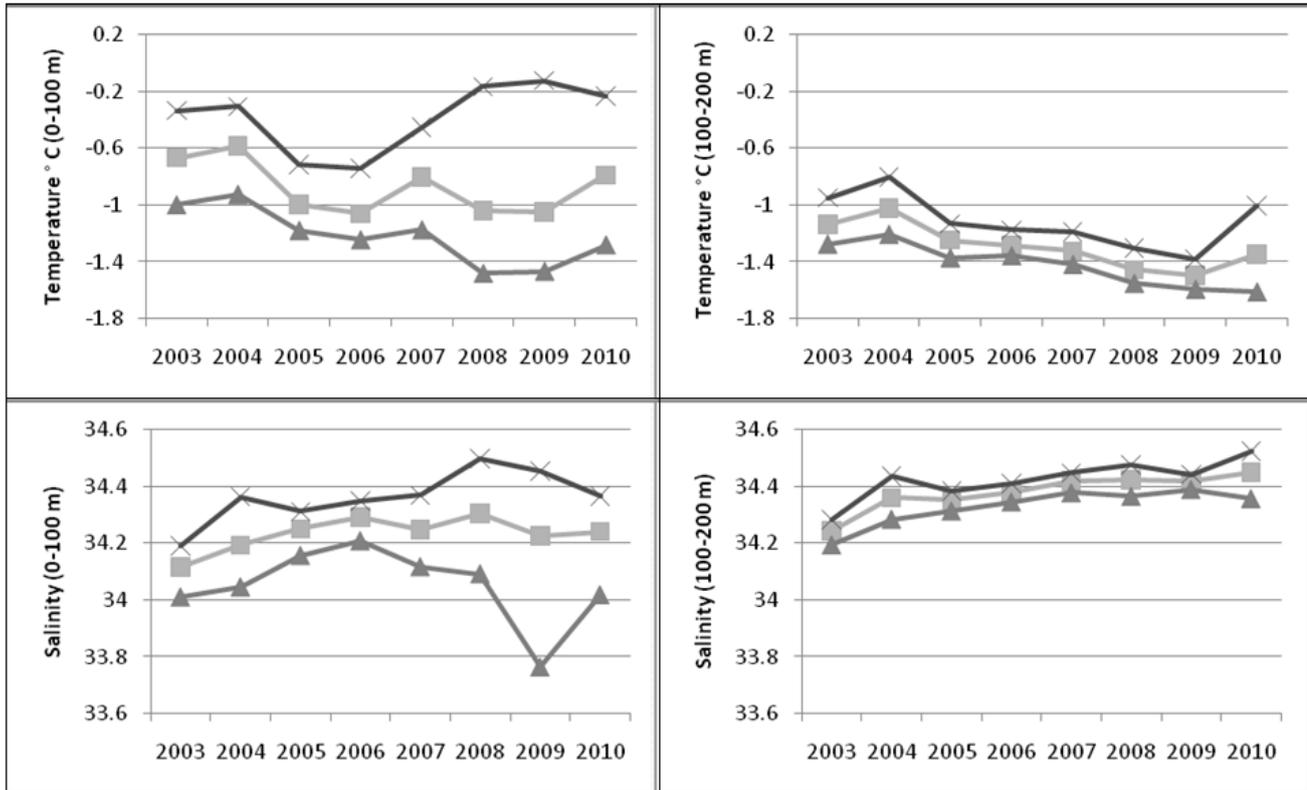


Figure 13: Mean (squares), minimum (triangles) and maximum (cross) temperatures and salinities measured by CTD in the 0-100 m (left) and 100-200 m layers (right) during the ICO²TA surveys held from 2004 to 2010 onboard the RV *l'Astrolabe* in the Dumont d'Urville Sea.

Mean values of temperature and salinity for the 0-100 m layer were also plotted according to the longitude (Figure 14). For temperature, a pattern was observed among years. At longitudes 139°E and 140°E, spatial differences might be due to the latitudinal gradient linked to the sampling design occurring since 2005 from the coast to the shelf break. This problem was limited for the area within 141°E and 146°E as the same latitudinal range was sampled every year. The highest values of temperature were observed at the western part of the sampling area and the lowest near the MGT. For all longitudes (except from 143°E-144°E),

the trend was towards cooling. Minimum values were observed in 2005, 2006 and 2009. The highest values of temperature and lowest values of salinity were globally observed in 2003 and 2004. Salinities were higher after 2005 for the whole area.

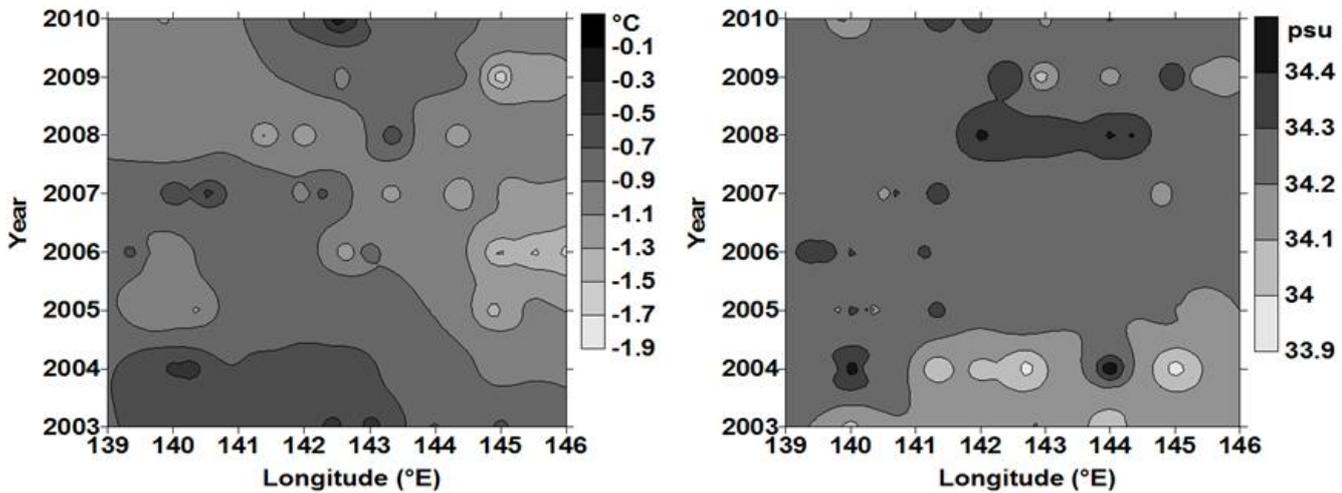


Figure 14: Time (year) - space (longitude) diagram obtained by interpolation of mean temperature and salinity of the surface 0-100 m layer in January in the Dumont d'Urville Sea.

The duration of pack ice cover for years 2003-2009 was expressed as the number of weeks per year with 80-100% of sea ice concentration which corresponds to pack ice (Figure 15). The pack ice location and coverage varied among years. A global trend towards longer periods of high concentration and shorter periods of low concentration was observed. In 2004, 2006 and 2009, there was less pack ice than in other years. 2008 (the year of the CEAMARC surveys) appeared to be the year with the longest period of pack ice over the study period. The duration of pack ice cover was lower for MGP (from 144°E to 145°E) than for the rest of the study area. The MGP can be seen as a relatively consistent feature from year to year in terms of its location and extent. However the greatest duration of pack ice for this area was observed in 2008. Except along 140°E, west of 142°E pack ice duration is highest with at least 30 weeks per year, the maximum observed for this area was in 2005 and 2008.

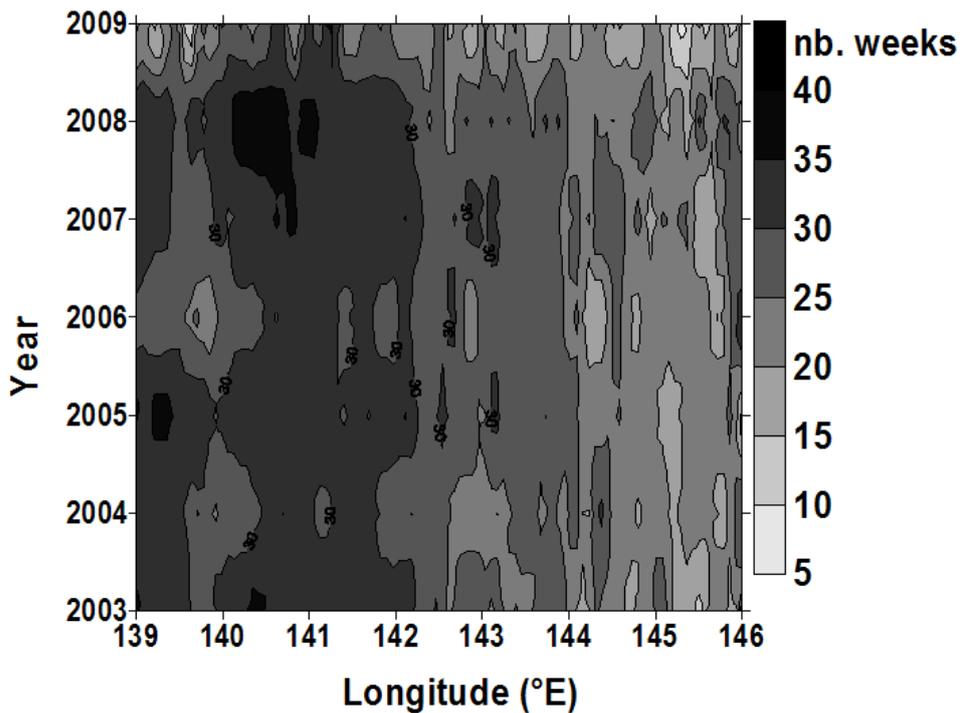


Figure 15: Time (year) - space (longitude) diagram of number of weeks of pack ice (80-100% sea ice concentration) in the Dumont d'Urville Sea.

3.2.2 Life stages distribution

a) Larval distribution

Standardized abundances varied from 0 to 3356 larvae per 100 m⁻³, with an average of 63 ± 310 larvae per 100 m⁻³. The map of abundance data from all years of the survey (2004-2010) suggested that the highest larval abundances were found near Commonwealth Bay, alongside the MGT in Buchanan Bay and in the vicinity of the Adelie Basin (Figure 16). Relatively high abundances were also found close to the coast west of Dumont d'Urville station. Abundances were lower over the shallower waters of the western Adelie Bank.

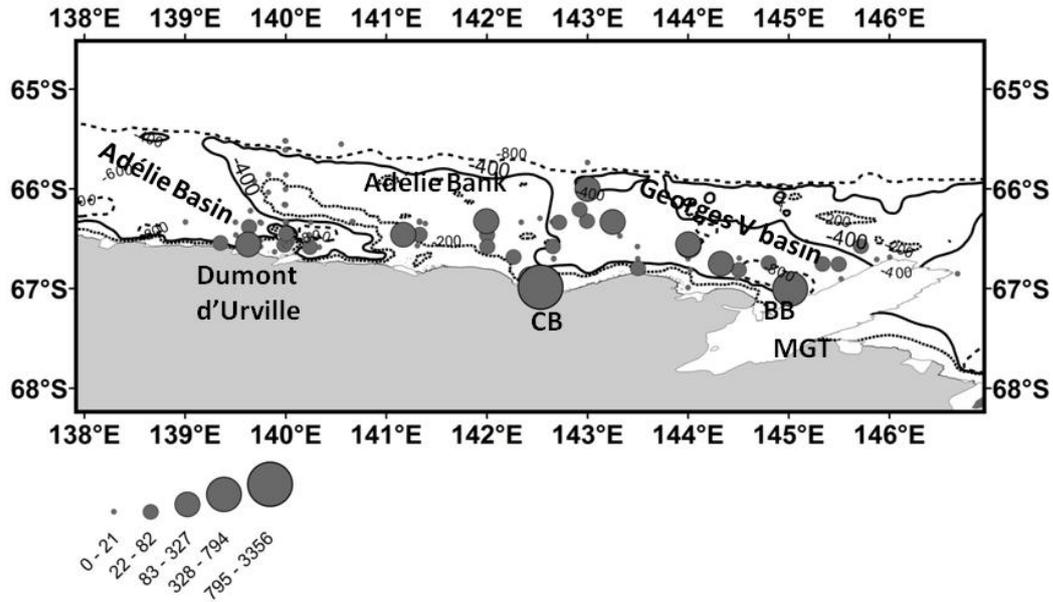


Figure 16: Spatial distribution of *P. antarcticum* larvae abundance (number of individuals per 100 m³) of all samples from 2004 to 2010 in the Dumont d'Urville Sea.

b) Length analysis of larvae

A subsample of 2561 larvae was measured to study the size distribution over the years (Table 6). Standard lengths varied from 5 to 27 mm.

Tableau 3: Mean size (SL, mm) of *P. antarcticum* larvae collected from 2004 to 2010 in the Dumont d'Urville Sea.

| Year | nb. larvae | Mean SL (mm) | Standard dev. SL | Minimum SL (mm) | Maximum SL (mm) |
|-------|------------|--------------|------------------|-----------------|-----------------|
| 2 004 | 455 | 15.9 | 1.7 | 6 | 21 |
| 2 005 | 209 | 10.3 | 2.0 | 5 | 21 |
| 2 006 | 590 | 11.9 | 2.2 | 6 | 20 |
| 2 007 | 223 | 15.7 | 2.5 | 9 | 22 |
| 2 008 | 391 | 14.0 | 1.9 | 9 | 20 |
| 2 009 | 127 | 15.5 | 1.8 | 11 | 20 |
| 2 010 | 566 | 14.1 | 1.7 | 9 | 19 |
| Total | 2 561 | 13.8 | 2.6 | 5 | 22 |

Plotting size class maximal abundance for all stations sampled between 2004 and 2010 (Figure 17) revealed that there were some inter-annual variations of abundance. Highest larval abundances were observed in 2005, 2009 and 2010. While 2005 was the year with the smaller size classes, the years 2004 and 2007 were those with the larger size classes and the lowest larval abundances.

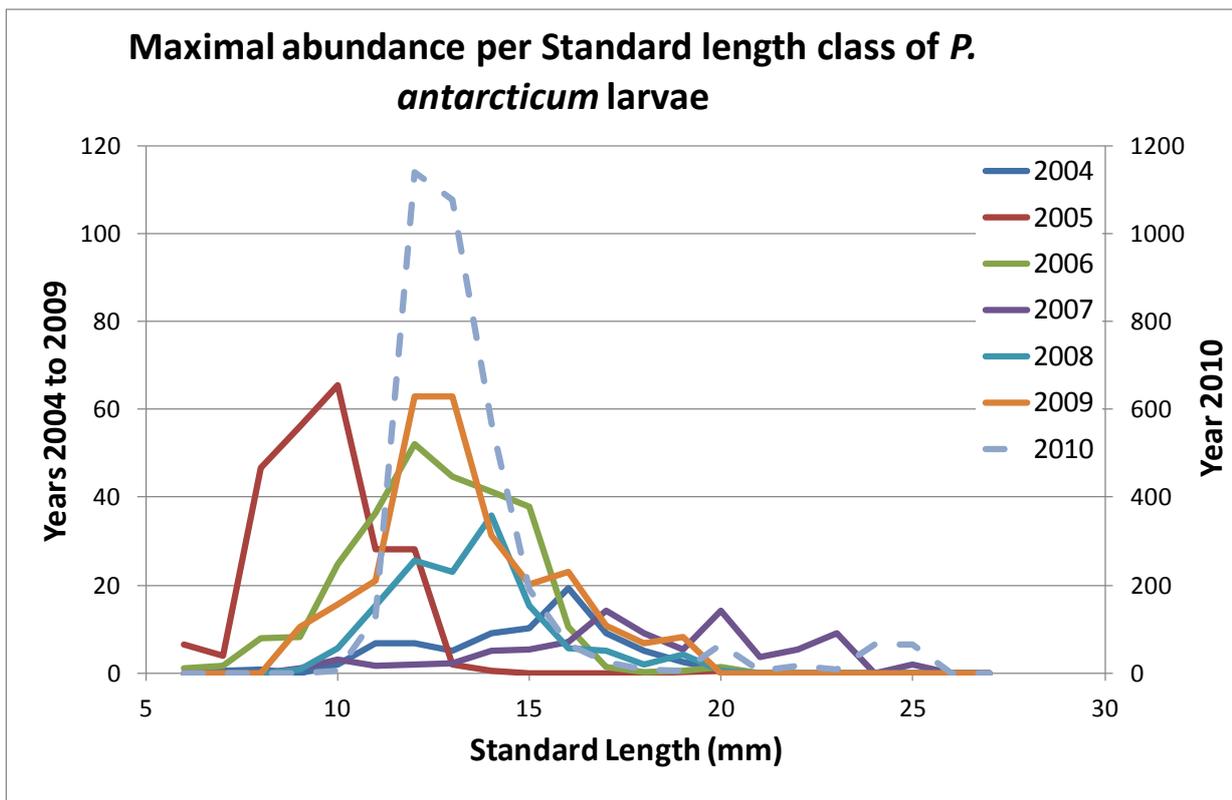


Figure 17: Maximal abundance (number of individuals per 100 m³) per size class (SL, mm) of *P. antarcticum* larvae in the Dumont d’Urville Sea in the 125 stations with positive catch.

A correspondence analysis was performed to explore size class abundances (20 classes of 1 mm from SL 6 mm -25 mm) for the 125 sampling stations with positive larval catch. The correspondence analysis showed that the first axis accounted for 27.2% of the total variance, with the first two axes accounting together for 41.2%. The correspondence analysis biplot revealed a Gutmann effect, meaning that both axes one and two had a strong influence on the data because of strong environmental gradients influencing them (Figures 18 and 19).

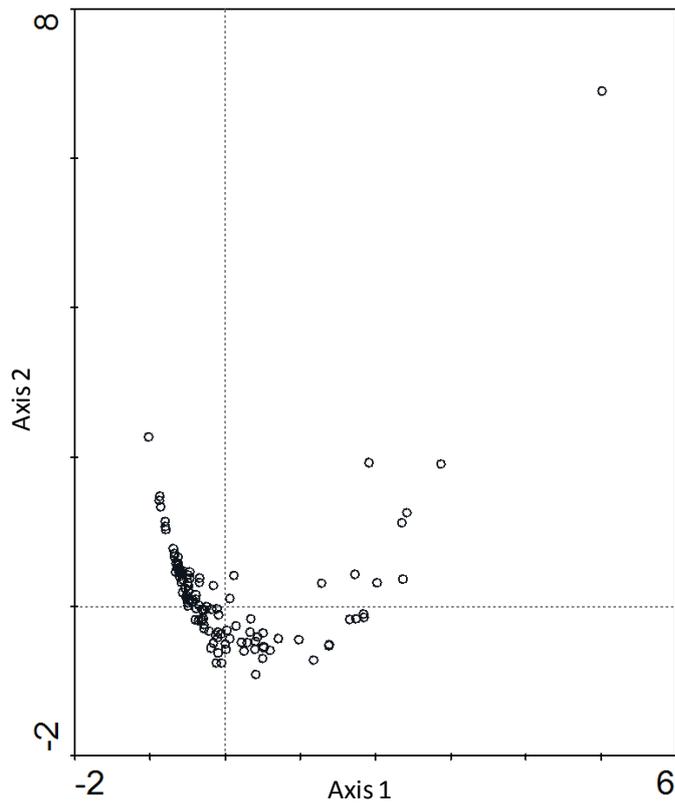


Figure 18: Correspondence Analysis plot (cloud of observations) including axis 1 and 2.

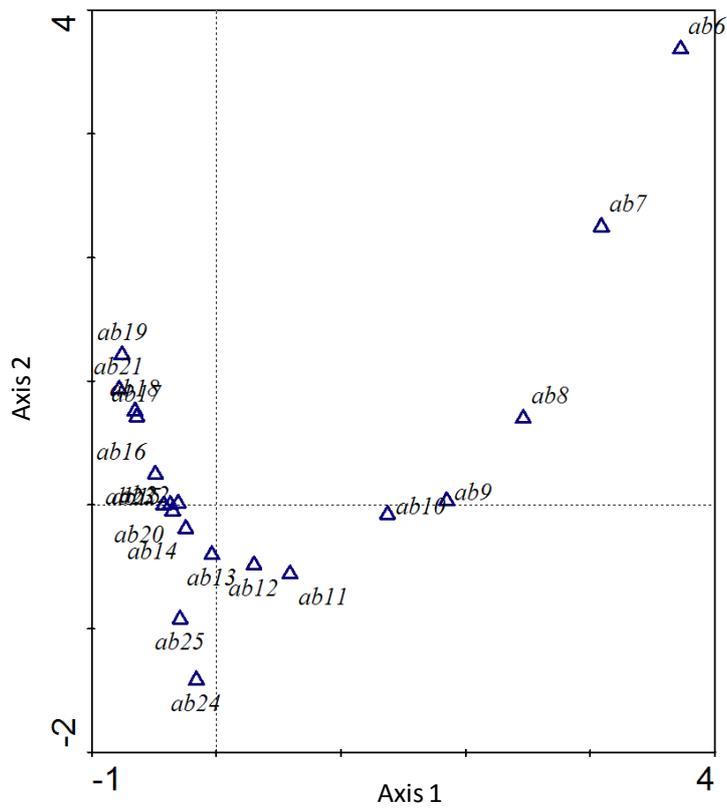


Figure 19: Plot of size class abundance of *P. antarcticum* larvae in two dimensions, as produced by correspondence analysis. Labels relate to the abundance (ab) of the size class (number) in mm.

Plotting the scores of the stations along the first axis according to their longitude revealed three main zones with high scores on this axis (high scores indicate smaller larvae) - one directly offshore from Dumont d'Urville station (140°E), one in Commonwealth Bay (143°E), and another alongside the MGT (145°E) (Figure 20). Lower scores (i.e. larger larvae) occurred over the Adelie Bank and between Commonwealth Bay and the George V Basin.

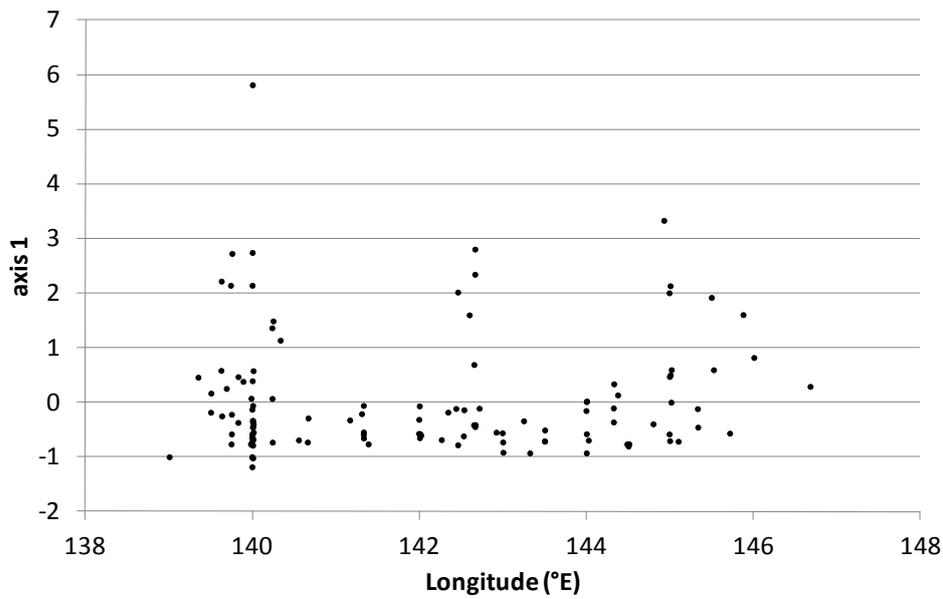


Figure 20: Plot of the scores of axis 1 with longitudes

Major differences in the abundance size pattern occurred in 2005 and 2006 with the highest scores on axis 1 linked to the smallest larvae (Figure 21).

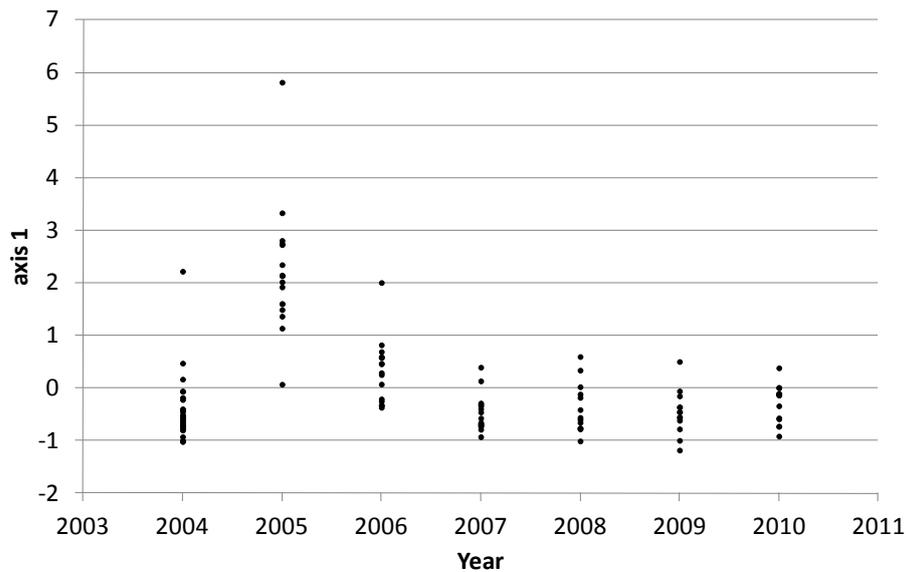


Figure 21: Plot of the scores of axis 1 with the year of sampling.

Environmental, geographical and temporal variables were projected as supplementary variables onto the first two axes of the analysis (Figure 22). Larvae sampled later in the month tended to be larger. Inter-annual variations were observed as shown in Figure 21. Years 2005 and 2006 were on the positive part of axis 1, where higher proportions of small larvae were observed. Years 2004 and 2007 were on the negative part of axis 1, where larvae were larger and this was related to the timing of the sampling. Year 2010 was in the negative part of axis 2 where larvae were of medium size and very abundant.

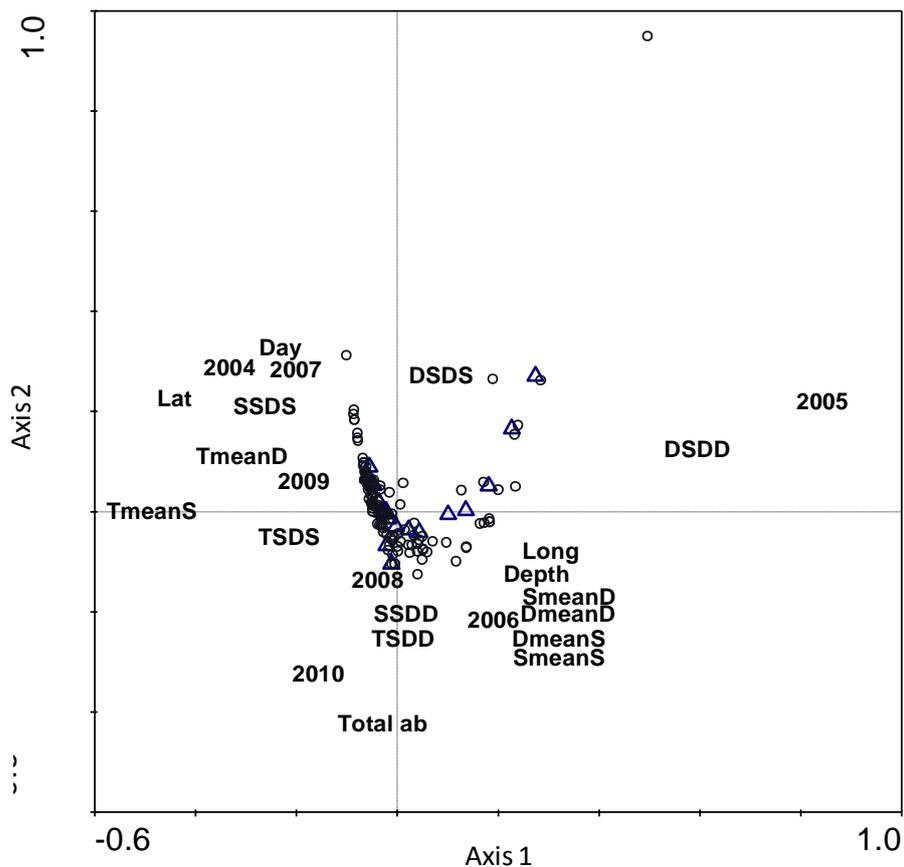


Figure 22: Supplementary environmental, geographic and time variables used in the analysis represented on the same space as observations and variables. Abundance size class of *P. antarcticum* larvae are shown with triangles and stations in open circles. Years from 2004 to 2010. Day (Julian day), Lat (latitude), Long (longitude), Depth, Total ab (total abundance). Hydrology: T (temperature) or S (salinity) or D (Density) followed by mean or SD (Standard Deviation) and S (0e100 m surface layer) or D (100e200 m deeper layer). TSDD has to be read Standard Deviation of Temperature of the 100e200 m water layer.

Geographical location was also a strong indicator of larval size. Smaller larvae tended to be found at higher latitudes and longitudes (i.e. close to the coast and to the east of the study zone) and were more associated with greater depths linked to inner-shelf depressions (positive part of axis 1).

Hydrological conditions were represented as the mean values and standard deviations (SD) of temperature, salinity and density at the 0-100 m surface layer and the 100-200 m layer. Mean surface temperature was in the negative part of axis 1 where larger larvae were found. Standard deviation of bottom (linked to axis 1) and surface density (linked to axis 2) was also quite important in this analysis.

3.2.3 Life stages size spectra and growth

Length frequency distribution of *P. antarcticum* (n = 1002) from the Japanese cruise 2007-2008 are presented in Figure 23. Fish less than 30 mm SL were larvae. Specimens between 30 and 70 mm and 70-110 mm SL were from two size classes of juveniles of age 1 year and those from 70 to 110 mm SL were juveniles of age 2 years. Fish greater than 110 mm SL corresponded to adults.

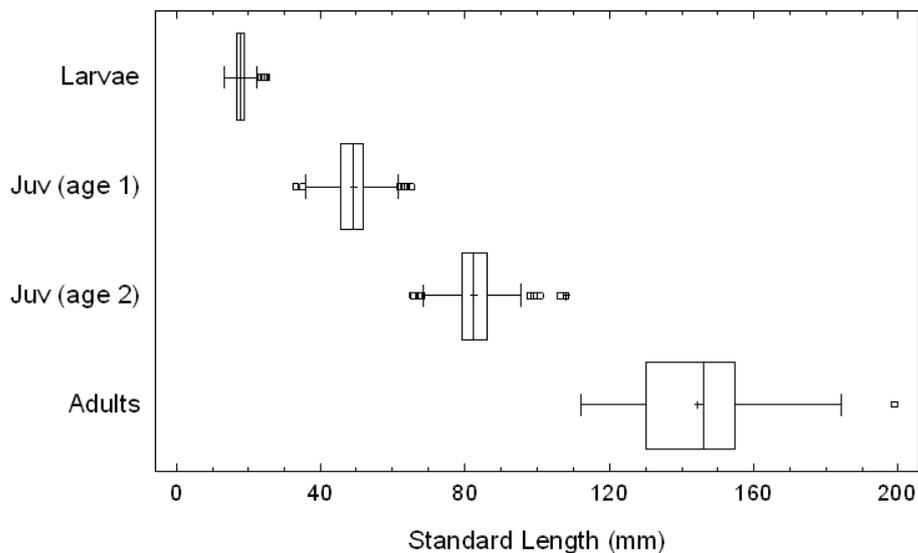


Figure 23: Box-plot of *P. antarcticum* size classes from the IYGPT samples during the CEAMARC survey onboard the TRV *Umitaka Maru* in the Dumont d’Urville Sea. The left and right bars of the box represent the first and third quartiles, respectively. Therefore, the length of the box equals the interquartile range (IQR). The vertical line inside the box indicates the location of the median. Horizontal lines are drawn from each side of the box and extend to the most extreme observations that are no farther than 1.5 IQRs from the box. Observations farther than 1.5 IQRs from the box are shown as individual points.

Size distribution was used to estimate the daily growth of fish larvae. However, because of limited data per year, specimens from the different surveys were pooled together. The growth rate of fish larvae was 0.17 mm SL.d⁻¹ (Figure 24). Assuming that newly hatched larvae were ~6 mm SL, with a growth rate of 0.17 mm SL.d⁻¹, larvae caught were between 4 and 9

weeks old for the RV *l'Astrolabe* sample and between 8 and 12 weeks old for the TRV *Umitaka Maru* sample. Hatching probably occurred between late-November to mid-December.

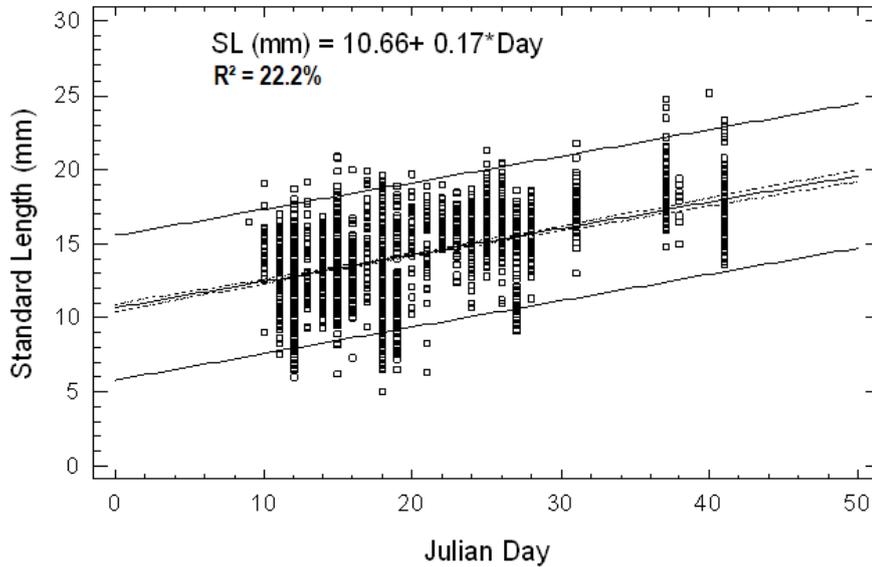


Figure 24: Daily growth of *P. antarcticum* larvae cumulating all larvae measured from 2004 to 2010 in the Dumont d'Urville Sea. Extremes lines represent the 95% confidence interval with $n = 2748$.

The growth rate between 224 larvae (mean size $15.7 \text{ mm} \pm 2.5 \text{ mm}$) caught in 2007 by the RV *l'Astrolabe* and 366 juveniles of the first size mode (mean size $49.2 \text{ mm} \pm 6.0 \text{ mm}$) caught in 2008 by the TRV *Umitaka Maru* was calculated to determine the growth during the first year (Figure 25).

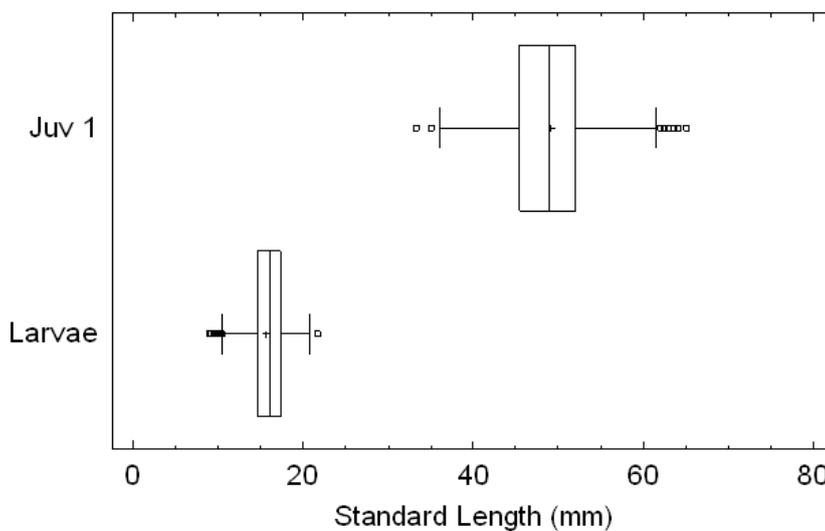


Figure 25: Box-plot of standard length of larvae (summer 2007) and juveniles of age 1 (summer 2008) of *P. antarcticum* in the Dumont d'Urville Sea.

Growth rate was estimated to be 0.08 mm SL.d⁻¹. The linear regression model according to the day of sampling showed a significant relation, with R² 91.45%. Specimens of each size class from the same survey (TRV *Umitaka Maru* 2008) were used to estimate the growth of *P. antarcticum* in this area (Figure 26). The annual growth rate was estimated to be 39.5 mm SL (0.10 mm SL per day).

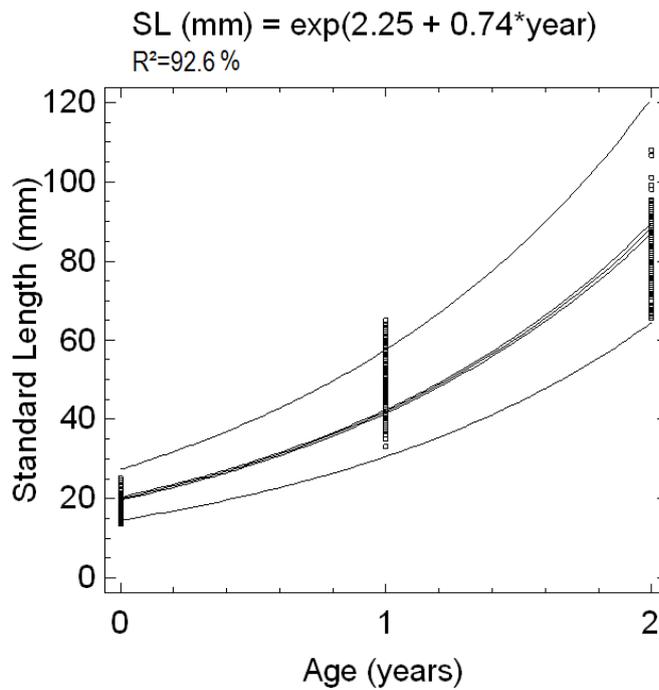


Figure 26: Growth of *P. antarcticum* considering larvae and juveniles of age 1 and 2 years in the Dumont d'Urville Sea

Finally, *P. antarcticum* showed a well defined vertical distribution pattern. While small juveniles were present throughout the water column, large juveniles and adults were present only in bottom samples (Figure 27).

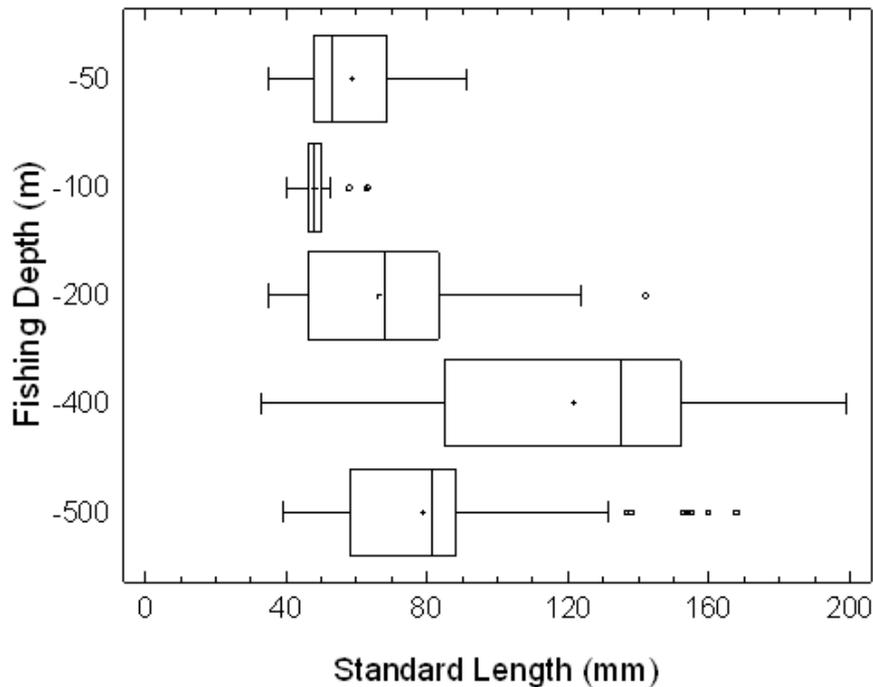


Figure 27: Box-plot of SL of juveniles and adults of *P. antarcticum* in relation to the shing depth in the Dumont d'Urville Sea.

3.3 Discussion

The size groups identified in this study is comparable to those reported in previous studies and allows determining ages of each of them. In the Weddell Sea, larvae and juveniles between 8 and 25 mm, 30-50 mm and 50-80 mm SL were aged 0, 1 and 2 years old, respectively (Hubold 1985). Larger specimens were defined as adults. Other studies in the Antarctic Peninsula (Liu and Chen, 1995) determined from size frequency distributions that specimens between 26 and 54 mm SL belonged to age group 1 and were 12-13 months old. From the same study individuals between 65 and 82 mm SL were attributed to age group 2. Our results agree with previous studies as fish larvae have lengths <30 mm SL. Juveniles are separated in two groups and the limit between age 1 and age 2 in all studies is between 50 and 70 mm SL, depending on the study area and period of sampling. The LFD of *P. antarcticum* from TRV *Umitaka Maru* (2008) in relation to sampling depth is in good agreement with results from the Weddell Sea (Hubold 1984) and the Ross Sea (Granata et al. 2002). Hubold (1985) stated that this strategy of segregation of life stages reduces intra-specific competition.

Combining data from the 2004 to 2010 seasons in the Dumont d'Urville Sea allows us to study the early life history of *P. antarcticum* during the summer period to explore inter-annual variations. *P. antarcticum* has a relatively high fecundity compared to other Antarctic species, with individual absolute fecundity ranging between 4315 and 17,774 eggs (Gerasimchuk, 1987). The larvae experience high rates of mortality as it is reflected by the decreasing abundance of the larger size classes in all years of the study. The high fecundity explains the overwhelming dominance of larvae (>90%) in the samples (Koubbi et al. 1997, 2009), ranging from 0 to 3356 larvae per 100 m⁻³, with an average value of 63 ± 310 larvae per 100 m⁻³. The high variability observed among samples would indicate that these larvae live in dense swarms. The other notothenioid fish have generally a different strategy, with fewer offspring per year and, in some cases, parental care (Koubbi et al. 2009).

The geographic and multivariate analysis results support the hypothesis that *P. antarcticum* larvae hatch close to the shore, gradually being carried towards the inner-shelf depression and banks as they increase in size (Hubold 1984, Koubbi et al. 2009). Larvae caught during these surveys were between 4 and 9 weeks old for those caught in early-mid January and 8-12 weeks old for those caught at the end of January and early February. The hatching date was estimated to take place in late-November and mid-December, in agreement with the results obtained in the Ross Sea (early-mid-December) (Guglielmo et al. 1998).

The size distribution of larvae showed that Buchanan Bay near the Mertz Glacier Tongue and Commonwealth Bay are sites of high larval abundance, and the Adelie Basin seems to be a second site of important larval abundance. This general pattern was observed over the years of the study, showing that coastal areas with deep canyons are favourable to the small larvae. This unchanged pattern of larval distribution overtime suggests that homing could be a key mechanism for spawning of *P. antarcticum*. Homing reflects the capacity of fish to return to the same spawning areas from year to year. In geographical homing, i.e. natal homing (Papi 1992) these areas are determined geographically and fish return to spawn at the same place where they were born. Larval distribution of *P. antarcticum* seems to be geographically determined, as small larvae are preferably found near to the coast whereas larger larvae are located offshore. Recently, environmental homing (Cury 1994, Baras 1996) has been proposed for anchovy as a generalisation of natal homing, where spawning areas are environmentally determined and fish return to spawn in environmental conditions they experienced at the larval stage (Brochier et al. 2009). Is it the case in sea ice

ecosystems dominated by important geographical and oceanographic features like canyons, polynyas and katabatic winds? This strong attachment of adults to their spawning sites may not lead to larvae being released in optimal areas each year, due to inter-annual variations in environmental conditions. However, this might ensure a good larval survival rate over the long term, as it prevents a systematic change in spawning distribution from occurring in response to years of exceptional environmental conditions (Corten 2001). This conservatism of fish spawning grounds has been demonstrated for North Sea herring, where the knowledge of spawning location is provided by old adults and transmitted across generations by entrainment mechanisms (Petitgas et al. 2006). While this may lead to innovative spawning behaviour in distribution pattern in case of strong year class, this may also create a time lag in the detectable impact of long term environmental change on spawning distribution (Corten 2001). However, this attachment to spawning grounds for *P. antarcticum* still has to be confirmed by genetic studies.

Coastal canyons are known to be favourable for spawning grounds and young larval development. This is the case for the subantarctic zone, for example the Kerguelen Islands, where fjords and bays are known to very productive because of the presence of coastal gyres in stratified and sheltered areas (Koubbi et al. 2001). Some species, like the ice fish *Champscephalus gunnari*, the dominant pelagic fish of this area, have some of their spawning grounds in such canyons. The topography of a canyon provides many sheltered areas if the larvae are close to the bottom. Near Dumont d'Urville station (Koubbi, unpublished results), we observed large and dense swarms of larvae near the bottom and particularly in or nearby canyons.

Beside geography, are there some common environmental similarities among the potential spawning grounds and will their environmental differences help us to determine the most suitable ones for *P. antarcticum* fish larvae? Several records in the 90 s of early stages of *P. antarcticum* in the Ross and Weddell seas in waters adjacent to the continental ice shelves suggest that *P. antarcticum* larvae are associated with sea ice early in their life history (Kellermann 1986). More recently *P. antarcticum* eggs have been found within the sea ice in the Ross Sea (Vacchi et al. 2004, Bottaro et al. 2009), and young larvae are often found close to areas of sea ice. Our results show that young larvae are located near polynyas, with the major one being the MGP as shown by the analysis of sea ice. This is a large and

permanent polynya observed every year with slight inter-annual differences. The second polynya influencing young larvae is located on the shelf at 140° E, but the intensity of this one varies between years. The MGP accounts for only 0.001% of the total sea ice area in Antarctica, but it is responsible for 1% of total annual sea ice production (Tamura et al. 2008). Antarctic sea ice provides a habitat for a range of organisms such as grazers, and is a site of enhanced primary production during winter that is favourable to the development of young larvae. Indeed, larvae seem to be omnivorous, mainly foraging on phytoplankton and copepods (Koubbi et al. 2007, Mayzaud et al. 2011, Vallet et al. 2011).

The multivariate analysis showed that standard deviation of density seemed to be an important factor for explaining young larval abundances. The standard deviation is a way of determining if the water column was stratified or not. In this study, areas of greater differences in density are found in the eastern part of the surveyed area from Commonwealth Bay to the MGT. The MGP and Commonwealth Bay have been separately identified by Massom et al. (2001) as major sites of the formation of cold, high-density water that contribute significantly, on a global scale, to Antarctic Bottom Water (AABW) production. We can estimate that the differences between the eastern and the western part of the study area in terms of stratification is constant but can be changed occasionally according to storms and katabatic winds which are frequent and strong in this area. If water stability is important for young larvae, these differences of water stratification between areas where the young larvae were found can explain why higher abundances were observed in the MGP than in 140°E.

The transport of larvae from the ice edge to the shelf break is probably influenced by the strong katabatic winds in the area, as suggested for *P. antarcticum* larvae in the Weddell Sea (Hubold 1984). An important gyre transport of waters within the George V Basin allows some retention of larvae in this area. However, this is not sufficient as larvae are also found on the Adelie Bank and in the Adelie Basin. Even older larvae are less abundant north of the Adelie Basin. This shows the importance of having some retention process either linked to the topography (canyons) or to the circulation. Environmental conditions studied in the multi-variate analysis show the importance of the surface temperature and its relationship to areas with the most suitable trophic conditions for larger larvae. The shelf break is generally associated with a high concentration of biological activity, and presumably provides a rich food source for developing *P.*

antarcticum. The larval growth rate found in this study ($0.17 \text{ mm SL.d}^{-1}$) is comparable to the Western Ross Sea ($0.10\text{-}0.20 \text{ mm SL.d}^{-1}$) (Granata et al. 2009). However, these values are slightly lower than the growth rates of $0.24 \text{ mm SL.d}^{-1}$ found in the Weddell Sea (Keller 1983, Hubold 1985) or $0.32 \text{ mm SL.d}^{-1}$ of the Antarctic Peninsula (Kellermann 1986). These results suggest differences in larval growth between areas of the Southern Ocean, as already postulated by Radtke et al. (1993) or Granata et al. (2009).

Average growth rates between developmental stages show that during the first year of life this rate is about $0.08 \text{ mm SL.d}^{-1}$. The same growth value was determined in the Ross Sea (Guglielmo et al. 1998). Differences between stages are around 30-40 mm SL for the first two years of life, so the average growth rate per day would be between 0.08 and $0.10 \text{ mm SL.d}^{-1}$. Differences between the growth rate estimated for fish larvae during summer ($0.17 \text{ mm SL.d}^{-1}$) and those calculated per year (equivalent of $0.8\text{-}0.10 \text{ mm SL.d}^{-1}$), reflect seasonal and age variations in growth rate. It has been suggested that the growth increment of Antarctic fishes is linked to the period of the year when their energy intake from food is in excess of their daily energetic requirements. Probably there is a cyclic growth patterns with increased growth rates during the peak of phyto- plankton production (White 1977) leading to a less important growth rate in winter compared with summer.

Antarctic marine ecosystems are strongly linked to the dynamic, seasonal variability of sea ice advance and retreat (Massom & Stammerjohn 2010). The trend in sea ice concentration (SIC) over the study period 2003 to 2009 was towards longer periods of high sea ice concentration and shorter periods of low sea ice concentration. Not all polynyas in this area respond the same way to inter-annual variations, the MGP is more stable than that on 140°E . As the surveys (except in 2004 and 2007) occurred more or less at the same time of year, we can compare abundance patterns linked to larval size. We showed some important differences between 2005, 2006 and the other years. The size distribution of larvae for these surveys, particularly for 2005, was shifted towards the smaller size, with 4-5 mm less in SL average than the other surveys. The temperatures observed during these two years were colder, which can explain a delay in the larval development. Another explanation is that the pack ice duration was maximum in 2005. Clarke (1980, 1988) has suggested that food availability rather than temperature may usually limit the growth of polar marine ectotherms. Longer pack ice duration could reduce the intensity of light. In these conditions, food quality is believed to be poorer (Clarke 1988, Hagen

1988). A combination of these factors probably reduces the food energy intake of fish larvae leading to a slower growth rate.

In light of events occurred in February 2010, when the MGT released a massive ~80 by ~40 km iceberg, it is very likely that significant changes will occur in the area west of where the former MGT was located, including the changes to the MGP sea ice factory. The implications for marine ecosystems in this region as a result of such regional changes will be significant in terms of sea ice and Antarctic Bottom Water formation, stability of the water mass and circulation pattern. All these parameters were found to be important for the early life stages of *P. antarcticum*, as they provided stability, production of suitable preys and a circulation pattern favourable to the retention of larger larvae over the shelf.

As *P. antarcticum* plays a key role in the wasp-waist control of the pelagic ecosystem of the Dumont d'Urville Sea, this species can be considered as an indicator of the future changes that may occur in this area.

Chapitre IV

4. Utilisation des composants lipidiques comme indice de condition larvaire (*giraldo et al. Soumis*)

Lipid components as a measure of nutritional condition in fish larvae (*Pleuragramma antarcticum*)

Submitted to Marine Ecology Progress Series

Carolina Giraldo^{1,2}, Patrick Mayzaud^{1,2}, Eric Tavernier^{3,4}, Jean-Olivier Irisson^{1,2}, Florian Penot^{1,2}, Jonathan Becciu^{1,2}, Amélie Chartier¹, Marc Boutoute² and Philippe Koubbi^{1,2,*}

¹UPMC Université Paris 06, UMR 7093, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, BP28, 06234 Villefranche-sur-Mer, France.

²CNRS, UMR 7093, LOV, BP 28, 06234 Villefranche-sur-Mer, France.

³Université Lille Nord de France, F-59000 Lille, France.

⁴Université du Littoral Côte d'Opale, Département Génie Biologique, 62327 Boulogne-sur-Mer, France.

The lipid condition index is based on the fact that larval development in many marine organisms is largely dependent upon energy reserves, which correspond in most cases to triglycerides (TG). When the derived energy from exogenous feeding exceeds the immediate metabolic demands of the larvae, then the excess of energy can be stored as TG (Fraser 1989). In contrast, when this energy is insufficient to maintain the basal metabolism of the larvae, endogenous TG is preferentially catabolised (Ehrlich 1974b). The concentration of TG declines during starvation in anchovy (*Engraulis*

mordax) (Hakanson 1989a), herring (*Clupea harengus*) (Tocher et al. 1985) and the Atlantic cod (*Gadus morhua*) (Fraser et al. 1988, Ehrlich 1974b) reflecting that lipid components could be an indicator of nutritional condition. One of the advantages of the TG index is that it adjusts quickly to changes in food availability or quality.

Because the TG content is dependent on larval size or body mass, the TG content must be expressed relative to body size, e.g. standardizing by body weight. Alternatively, TG could be expressed relative to structural lipids, which are also correlated with larval size. The main structural lipids used to standardize TG are cholesterol (Chol) and polar lipids (PL) which are both important membrane components. Most studies to date have used the Triglycerides:Cholesterol ratio (TG:Chol) because cholesterol is correlated with larval size and is not catabolized during starvation and thus is independent of nutritional condition (Fraser et al. 1988, Fraser 1989). Concerning PL, there is a greater variability in PL content as they can eventually be catabolized under starvation (Hakanson 1989a) and could represent an important energy source in eggs and some larval fish (Evans et al. 1998, Copeman et al. 2008, Laurel et al. 2010). Therefore the TG:Chol ratio is usually preferred over the TG:LP ratio to indicate starvation. The TG:Chol ratio reflects the ability of larvae to withstand variation in food availability in that larvae with high TG:Chol ratios are interpreted to be in better condition and have a greater potential to survive subsequent starvation events than larvae with low TG:Chol ratios.

Lipid components have previously been used to determine the nutritional condition of the Antarctic silverfish (*Pleuragramma antarcticum*) larvae (Tavernier et al. 2012). *P. antarcticum* larvae are especially interesting for this approach because the larval phase extends for over a year and so larval condition is arguably (Kellermann 1987) a good long term indicator and integrator of food availability. The objectives of this study were to (i) evaluate whether the TG:Chol ratio is appropriate to study the condition of *P. antarcticum* larvae, and (ii) determine whether larval condition varied inter-annually or spatially.

The lipid composition of *P. antarcticum* larvae from 2008-2011 ($n = 309$) and from 29 sampling station was analyzed for this study (Tableau 4). Methods for lipid analysis and statistics are summarized in chapter II.

Tableau 4: Sampling years, number of stations and fish larvae used for this study.

| <i>Year</i> | <i>Month</i> | <i>Number of stations</i> | <i>Fish larvae (n)</i> |
|-------------|--------------|---------------------------|------------------------|
| 2008 | February | 7 | 89 |
| 2009 | January | 8 | 96 |
| 2010 | January | 9 | 104 |
| 2011 | January | 5 | 20 |

4.1 Results

4.1.1 Size, weight and lipid components

The standard length (SL) of *P. antarcticum* larvae (n = 309) ranged from 8.7 to 23 mm and the wet weight (WW) from 3.8 to 47 mg. The relationship between WW and SL was described by a log-log function (1):

$$(1) \text{Log(WW)} = -0.96 + 1.7 * \text{log(SL)}, \text{ ANOVA, } F = 823.41, p < 0.05, R^2 = 0.72.$$

Larvae were significantly larger in 2008 but no difference in SL was detected between the other three years (Figure 28 ANOVA, $F = 288.49$, $p < 0.05$, test post-hoc: Bonferroni). Size differences in *P. antarcticum* larvae collected in 2008 can be explained by the delay of one month of the CEAMARC cruise relative to other years (Koubbi et al. 2011).

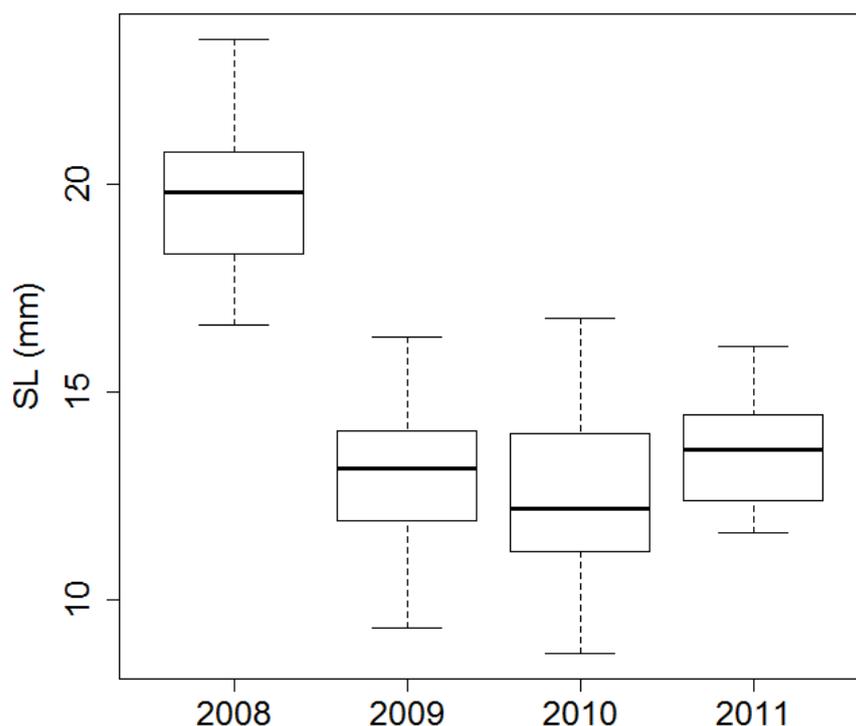


Figure 28: Boxplot of the standard length (SL, mm) for each year.

Total lipid content (TL) ranged from 1.2 to 4% of WW. PL are the major constituent (average 94.6%) followed by Chol (~ 2.4%) and TG (~ 1.8%). In some samples free fatty acid (FFA) and diacylglycerols (DG) were identified but represented less than 1% of TL. Wax esters were not present (Table 5).

Tableau 5: Mean size \pm standard deviation, wet weight (WW), % of total lipids TL and % of lipid classes per year. PL: Polar Lipids, TG: Triglycerides, Chol: Cholesterol.

| Year | <i>n</i> | SL (mm) | WW (mg) | % TL | % PL | % TG | % Chol |
|------|----------|--------------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|
| 2008 | 89 | 19.69 \pm 2.1 | 24.13 \pm 6.5 | 1.66 \pm 0.5 | 94.35 \pm 3.5 | 2.01 \pm 1.5 | 2.46 \pm 0.7 |
| 2009 | 96 | 13.00 \pm 1.6 | 12.77 \pm 3.8 | 2.20 \pm 0.89 | 93.53 \pm 3.9 | 2.96 \pm 2.4 | 2.27 \pm 1.3 |
| 2010 | 104 | 12.55 \pm 1.9 | 10.28 \pm 3.9 | 1.85 \pm 0.6 | 95.78 \pm 1.2 | 0.54 \pm 0.5 | 2.47 \pm 0.9 |
| 2011 | 20 | 13.63 \pm 1.5 | 8.1 \pm 3.1 | 2.69 \pm 0.9 | 94.48 \pm 2.4 | 1.46 \pm 0.9 | 1.31 \pm 0.7 |

The amount of the membrane lipids Chol (2) and PL (3) were correlated with WW (mg), as is expected for structural lipids:

$$(2) \text{ Chol} = 0.33(\text{WW}) + 1.15, \text{ ANOVA, } F = 248.25, p < 0.05, R^2 = 0.46 \text{ (Figure 29)}$$

$$(3) \text{ PL} = 11.83(\text{WW}) + 73.68, \text{ ANOVA, } F = 362.79, p < 0.05, R^2 = 0.54$$

A weaker correlation existed between TG and WW (4):

$$(4) \text{ TG} = 0.46(\text{WW}) - 1.69, \text{ ANOVA, } F = 121.9, p < 0.05, R^2 = 0.31.$$

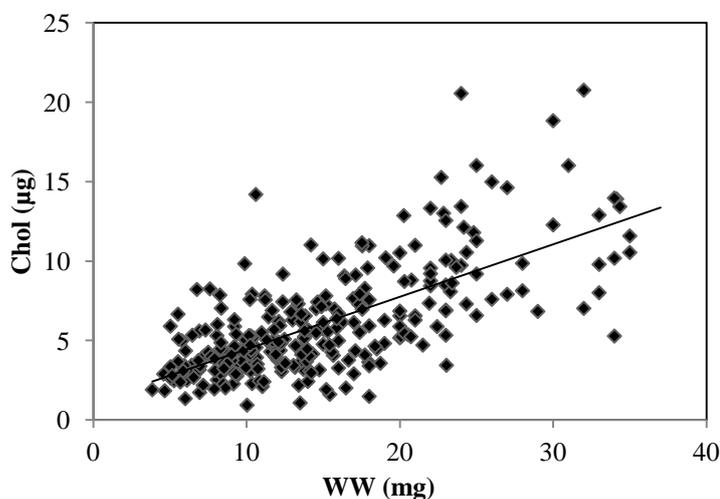


Figure 29: Cholesterol (Chol), content as a function of wet weight (WW).

The contribution of the main lipid classes to total lipid content is illustrated in Figure 30. PL was the dominant constituent (5). Triglycerides contributed very little to total lipids (6) while cholesterol levels were low relative to other lipid fractions and constant irrespective of total lipid content.

$$(5) \text{ PL} = 0.93(\text{TL}) + 0.23, R^2 = 0.99$$

$$(6) \text{ TG} = 0.82(\text{TL}) - 8.08, R^2 = 0.37$$

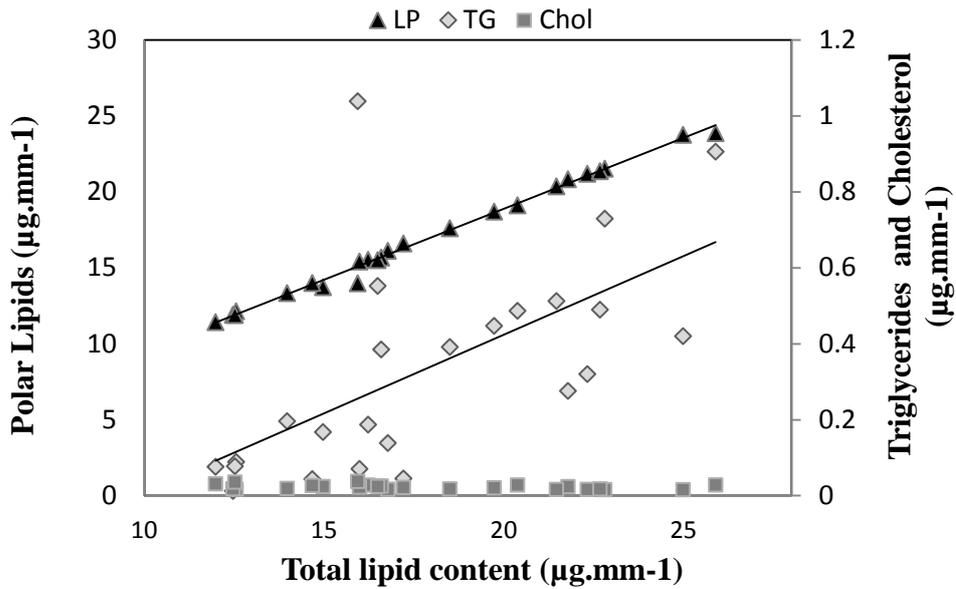


Figure 30: Relationship between total lipid content and concentration of the main lipid classes. TG: Triglycerides. Chol: Cholesterol. LP: Polar lipids. All larvae sampled at the various locations were combined.

4.1.2 Copepod Abundances

Abundances of total copepod varied from 2009 to 2011. Year 2011 did not differ statistically from other years, while copepod densities were significantly lower in 2010 than in 2009 (Test Kolmogorov-Smirnov, K-S = 1.4, $p < 0.05$) (Figure 31).

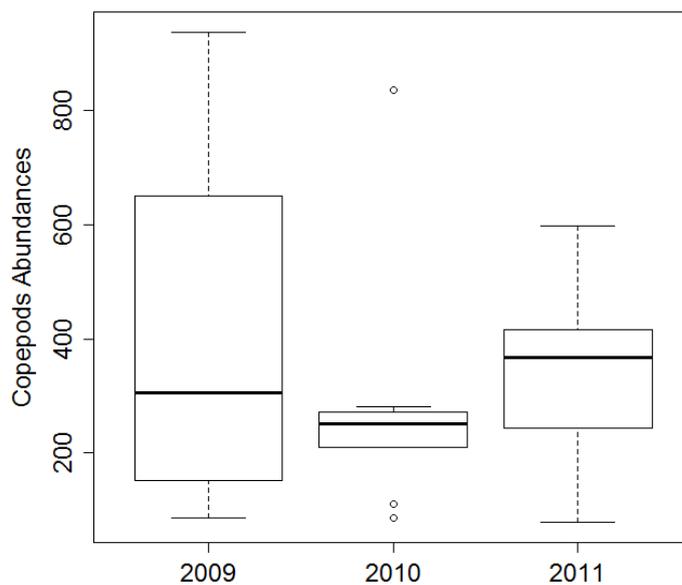


Figure 31: Copepods abundances (ind/m³) for 2009 to 2011.

4.1.3 Triglycerides: Cholesterol ratio

Chol constituted the most conservative measure of tissue lipid content and was used to standardize TG content. The TG:Chol ratio was calculated for each larva, and values ranged from 0.01 to 3.38 (Figure 32). TG:Chol ratios differed among years except between 2009 and 2011 (Kruskal Wallis test, $T = 155$, $p < 0.05$, Fisher (LSD) post-hoc test).

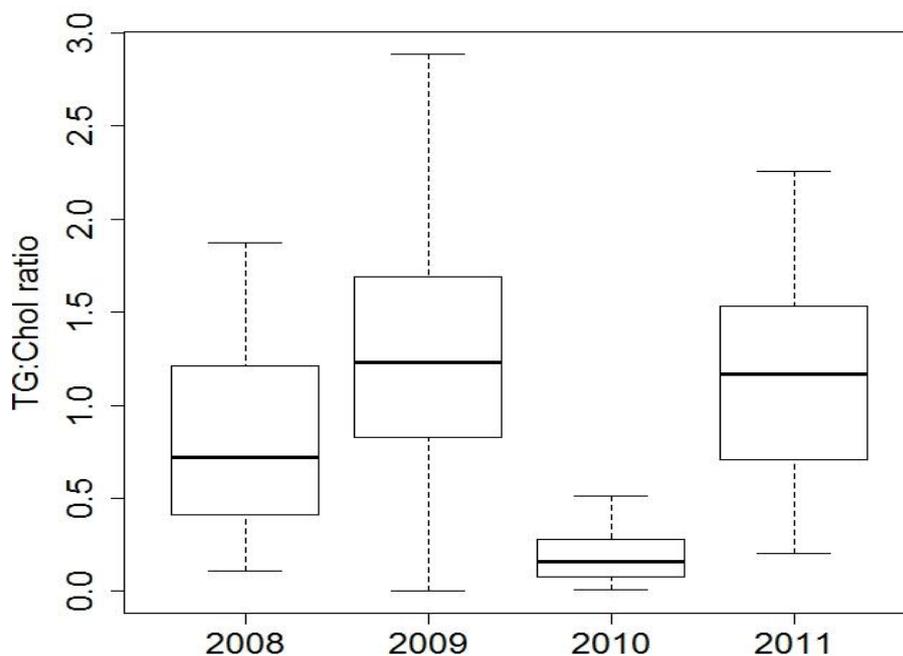


Figure 32: Triglycerides:Cholesterol ratio for cruises 2008-2011.

The influence of gut content on lipid measurement was evaluated by comparing the TG:Chol ratio of individuals (collected each year) with and without stomachs. No significant differences were found reflecting that the stomach content of *P. antarcticum* larvae had no influence on lipid analysis (Kolmogorov-Smirnov test, K-S value 1.18, 0.8 and 1.2 for 2008 to 2010 respectively, p value > 0.05 for all years).

The residual effect of size on the TG:Chol ratio was analyzed using quantile regression for all data from 2008 to 2011. We focused on low quantiles (0.05%, 0.1% and 0.2% quantiles) because the main interest was to evaluate effect of size on larvae with low TG:Chol ratios that ostensibly have a lower probability of survival. Regression was significant for the three quantiles (Bootstrap method, t values = 3.76, 4.91 and 5.38 for

quantiles 0.05, 0.1 and 0.2 respectively, $p < 0.001$ for all quantiles). The same quantile regression was made for all data but without 2008. Sizes of larvae of 2008 were significantly different (Figure 28) and could have an effect on the quantile regression. Regression was significant for the three quantiles (Bootstrap method, t values = 4.29, 3.58 and 3.12 for quantiles 0.05, 0.1 and 0.2 respectively, $p < 0.001$ for all quantiles). Interestingly the lower and upper boundaries of both models were almost identical. The graphical result for 0.1 quantile regression is illustrated in Figure 33.

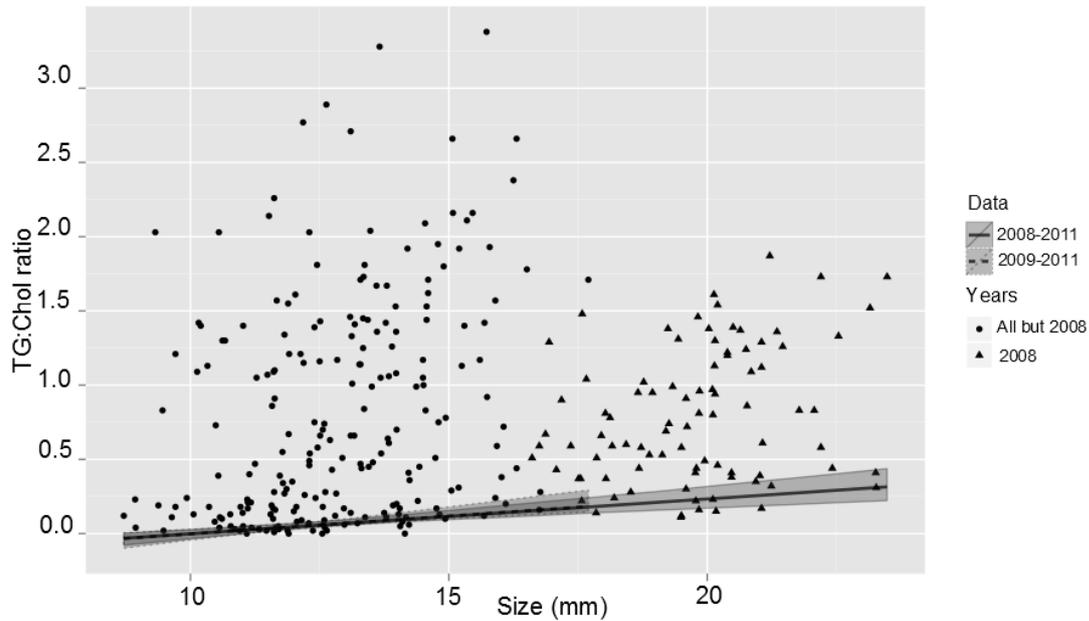


Figure 33: Quantile regression. Effect of size (mm) upon the TG:Chol ratio. The first model used all data from 2008 to 2011 (solid black line). The second model used data from 2009-2011 (spaced line). Quantile regression line of %0.1 is illustrated (solid and spaced line) with their 95% confidence interval.

Because of the influence of size on the TG:Chol ratio, the condition index analysis was split by size class. Values of 25% quantile per size class showed that the lower TG:Chol ratios were below the value 0.3. This value was used as an arbitrary threshold to determine the percentage of larvae in poor condition (Figure 34).

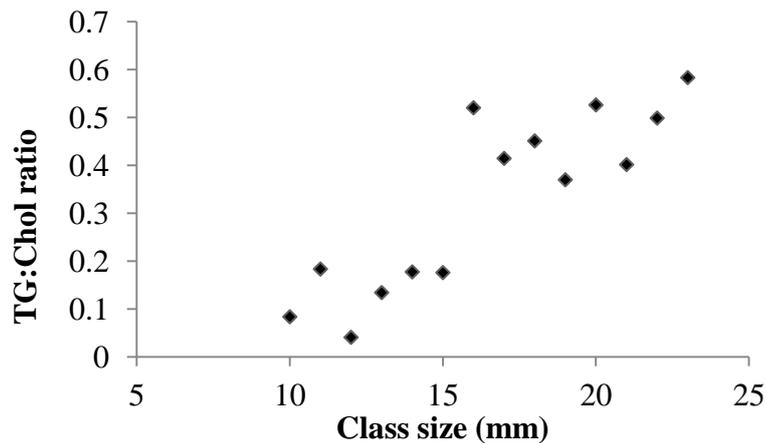


Figure 34: The first 25% quantile of the TG:Chol ratio data, pooled by millimeter size classes.

The percentage of larvae below the arbitrary TG:Chol threshold of 0.3 decreases with increasing size, declining from 64% for size classes below 11.6mm to 10% for larvae between 19.5-23.5 mm. Proportions were significantly different for all size class intervals (Chi² test, $X^2 = 42.9$, $p < 0.05$) (Table 5).

Tableau 6: Number of individuals below the arbitrary threshold TG:Chol = 0.3 for size class intervals of equal number of larvae. Proportions are also illustrated.

| Size Class Intervals | <i>n</i> | <i>n</i> < TG:Chol 0.3 | % below 0.3 |
|----------------------|----------|------------------------|-------------|
| 8.71-11.6 | 53 | 34 | 0.64 |
| 11.6-12.6 | 50 | 20 | 0.4 |
| 12.6-13.8 | 52 | 14 | 0.26 |
| 13.8-15.7 | 50 | 15 | 0.3 |
| 15.7-19.5 | 52 | 10 | 0.19 |
| 19.5-23.5 | 51 | 5 | 0.09 |

4.1.4 TG:Chol ratio & decrease of polar lipids (PL)

Following Hakanson (1986), an additional parameter was combined with the usual TG:Chol ratio to better discriminate between individuals in poor condition and individuals likely to be experiencing net positive growth. In

experiments in which anchovy larvae were reared under a variety of food regimes, Hakanson (1986) found a decrease in PL of about 20% (when compared to the mean amount of PL per size class) during the starvation experiment. On this basis, in the present study we calculated the 25% quantile of PL content for each size class, which corresponded to a decrease of about 20% in PL, as found by Hakanson (1989). We assumed that only larvae with a TG:Chol ratio < 0.3 and a PL content below the value of the 25% quantile per size class were under starvation and in poor condition.

The percentage of larvae estimated in poor condition by these criteria is illustrated in Figure 35. Within individuals with TG:Chol < 0.3 , about half of them also displayed an amount of PL below the value 25% quantile of it class size. They were great differences between the years using both methods. In 2008, 12% of the larvae had a low TG:Chol and 6% were in poor condition when using both criteria. In 2009, the year with the highest TG:Chol ratio, 4% of the individuals had a TG:Chol < 0.3 but none of them showed a decrease in PL. The most striking example were larvae collected in 2010, in which 78.8% of the individuals had a TG:Chol < 0.3 but only 32.7% showed a decrease in PL. The number of larvae estimated in poor condition was the same for both methods in 2011 (2%).

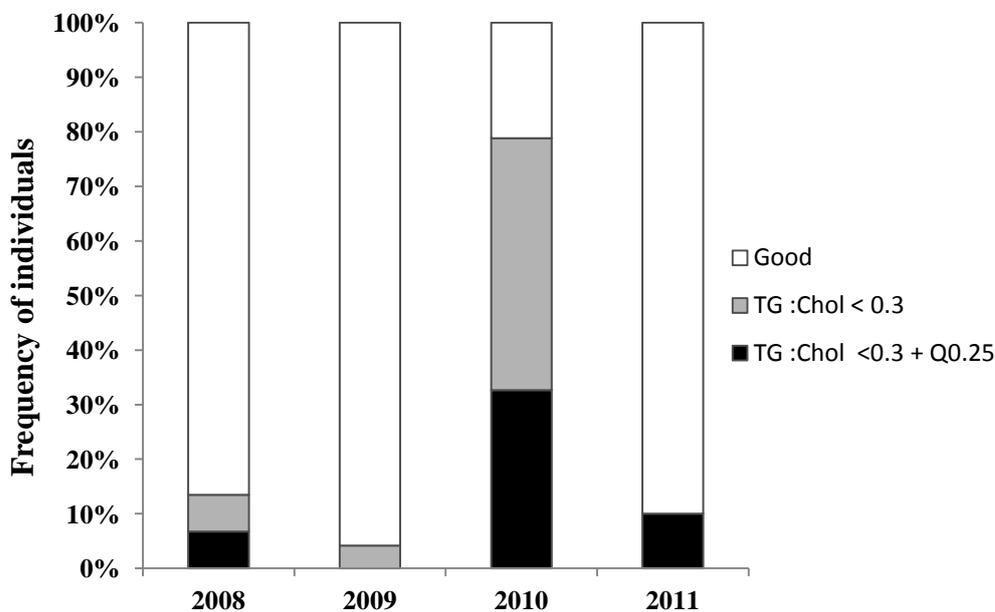


Figure 35: Comparison of the two criteria used to detect larvae in poor condition. First method: TG:Chol < 0.3 . Second method: TG:Chol < 0.3 and decrease of polar lipids below the value of the 25% quantile.

Larvae estimated to be in poor condition by the second method showed lower total lipid content (TL), TG, and PL content compared to those estimated in good condition (Mann-Whitney $p < 0.001$).

4.1.5 Condition index: spatial variability

The percentage of individuals in poor and good condition across years and sampling station is illustrated in Figure 36. Differences between sampling stations within years were significant (Mann-Whitney, $p < 0.001$), while particular stations or regions displayed great interannual differences. Stations close to the Mertz Glacier Tongue (MTG) or to Commonwealth Bay (CB) were characterized by a high percentage of individuals in poor condition in 2010, whereas in 2009 at the same stations no individuals were found to be in poor condition.

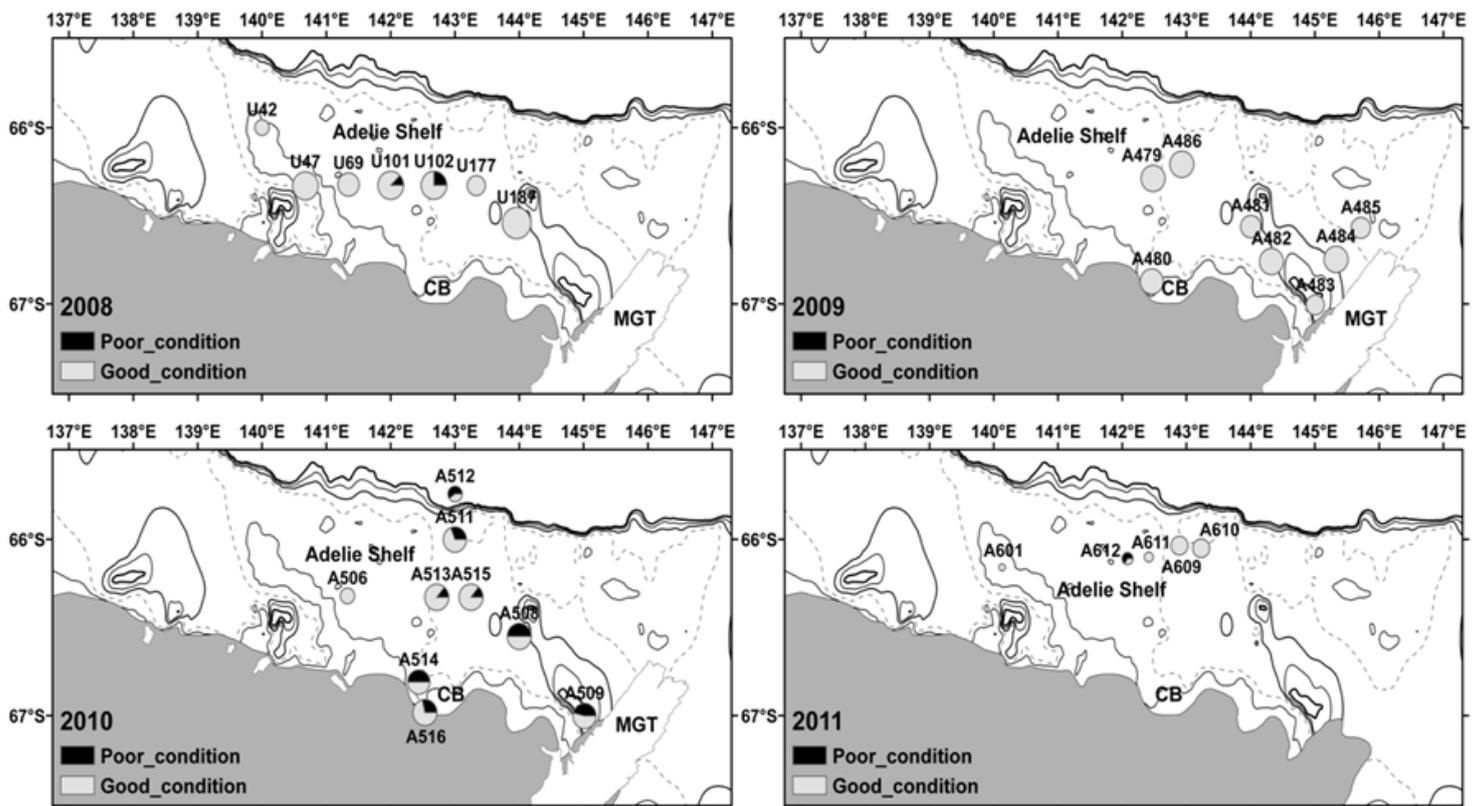


Figure 36: Spatial and temporal variability in larval condition. Individuals considered in poor condition had a TG:Chol ratio < 0.3 and showed a lower LP content (below 25% quantile LP per size class). A maximum of 15 larvae were available for each sampling station.

4.2 Discussion

P. antarcticum larvae exhibit moderate lipid levels, with a mean value for all years considered in the present study of 2.1% WW. The lipid composition of *P. antarcticum* larvae was similar to that reported for the same region by Mayzaud et al. (2011) and Tavernier et al. (2012), who also found that total lipids were dominated by PL followed by TG and Chol.

TG is an energy store that can be directly linked to larva's potential for withstanding starvation events. Triglycerides in *P. antarcticum* juveniles and adults are stored in various tissues including muscle, liver or subdermal tissue (Eastman & DeVries 1989). TG was standardized using Chol which represents the most conservative lipid class, related to wet weight, standard length, and stable over starvation (Eastman & DeVries 1989, Fraser 1989, Hakanson 1989a). TG was normalized using Chol which represent the most conservative lipid class, related to wet weight, standard length, and stable over starvation (Hakanson 1989a, Fraser 1989).

The potential contribution for gut contents to contribute to measurement of lipid levels was analyzed for larvae from 2008 to 2010, but differences in the TG:Chol ratio of individuals with and without stomachs were not significant. Lochmann et al. (1996) found that gut content can account to a 5 to 20-fold overestimation of the lipid content. However, rearing experiments are recognized to result in higher lipid values not representative of the conditions of wild larvae (Hakanson 1989a). Ehrlich (1975) found that wild herring larvae had 5.6% TG content compared to 8.1%TG in reared larvae of about the same length. Furthermore, the main prey item of *P. antarcticum* larvae in terms of both mass and volume are copepods rich in wax esters. As suggested by Tavernier et al. (2011), the lack of wax esters in the lipid class results is indicative of a negligible contribution of gut contents in the 'whole-body' lipid signatures of this species.

Dependence of the TG:Chol ratio on larval size was well illustrated using quantile regressions. Individuals with low TG:Chol ratio were found from all sizes between 9 to 21 mm but most of them were from the smallest size classes, with a maximum between 8.7-11.6 mm. The effect of size on the TG:Chol ratio was evident in all years and regardless of absolute larval size. Disproportionate mortality associated with small larvae in poor condition is a plausible mechanism to explain why the largest size classes present relatively fewer individuals with low TG content.

The commonly used TG:Chol ratio indicated large interannual differences for *P. antarcticum* larvae. The sampling year appeared as the main parameter explaining the TG:Chol variability in fish larvae. This characteristic is supported by the results of Tavernier et al. (2011) for *P. antarcticum* larvae collected in 2007 from the same region. They calculated the TG:Chol ratio for pooled larvae (of 10-20 individuals) from each of seven sampling stations. The mean TG:Chol ratio across stations was 1.05 in 2007, with a small standard deviation of ± 0.1 indicating a consistent condition of the fish larvae population across stations.

The TG:Chol ratio may be correlated with food web characteristics such as zooplankton abundance. *P. antarcticum* larvae are omnivorous (Vallet et al. 2011, Giraldo et al. 2011, Tavernier et al. 2012) feeding mainly on copepods and phytoplankton, so abundances of total copepod were taken as a proxy of prey availability. The lowest TG:Chol ratios were found in 2010, corresponding to the lowest copepod densities (mean = 212 ind/m³) and the high values in 2009 corresponded to the highest copepod abundances (mean = 470 ind/m³).

Because TG is catabolised under diet stress but Chol is not, the TG:Chol ratio gives a satisfactory overview of the general condition of the population. However, the TG:Chol ratio does not necessarily represent a direct indicator of poor condition because it cannot differentiate between individuals that are actually in poor condition and those who have an adequate intake of food resource but are allocating more of their energy for growth and therefore manifest a relatively low TG content. As shown in this study, a tight linear relationship between total lipids and PL suggests that *P. antarcticum* larvae favor growth over lipid storage, and growing larvae are likely to contain lower amounts of TG relative to body size. This hypothesis is supported by results on anchovy larvae (Hakanson 1993) which indicated that there are different interannual growth rates for the same species and that faster growing larvae had lower amounts of lipid. However, the precise relationship between growth and lipid content is likely to be species-specific, and this should be taken in consideration when analyzing condition indices. It seems that the only reasonable inference in considering the TG:Chol ratio is that the potential to resist effects of environmental changes for organisms with low TG content (or low TG:Chol ratio) is limited (Lochmann et al. 1995). As proposed by Lochmann et al. (1995), the link between likelihood of survival and lipid-base indices for fish larvae suggested that when the nutritional condition is high, risk of death is low, but when condition is low, risk of death is variable.

A key question is how to differentiate between those organisms that are allocating most of their net energy intake for growth (and therefore could had low TG content and low TG:Chol ratio) but are otherwise well fed, and those who are actually suffering starvation and/or are in poor nutrition. Hakanson (1989a, 1989b) demonstrated that after starvation anchovy larvae show an immediate decrease in the TG along with a more gradual decrease in PL. Rearing experiments with anchovy larvae indicated a threshold effect; larvae with a decrease in polar lipid content of 20% of the mean for its size class, and with a TG:Chol ratio smaller than 0.2, were considered in poor condition. The limit value of TG:Chol ratio for anchovy larvae is close to the one proposed for *P. antarcticum* larvae using quantile analysis. The 25% quantile of PL per size class corresponds to the 20% decrease in PL suggested by (Hakanson 1989a). The definition of larvae in poor condition used this study is not absolute but should allow useful comparison between the four sampling years and between sampling stations within the same year.

Individuals estimated to be in poor condition (TG:Chol ratio and PL) came from different sampling stations, indicating that all the ocean habitats are not equivalent in promoting growth and survival within the same year. In 2010, 47% percent of individuals estimated to be in poor condition were sampled near Commonwealth Bay (stations 514 and 516) and near Buchanan Bay (station 509) close to the Mertz Glacier tongue (Figure 36). Koubbi et al. (2011) found high larval abundance at the same stations and suggested that coastal areas with deep canyons are favorable for spawning grounds and development of early larvae. Surprisingly, in 2009 no larvae were judged to be in poor condition, including individuals collected near the MGT (A483) and close to Commonwealth Bay, which had relatively high TG:Chol ratios (mean TG:Chol = 1.96 for CB and TG:Chol = 1 for MGT). Therefore, it seems that interannual variability in TG:Chol ratios is greater than the magnitude of spatial variability at the scales examined in this project.

4.3 Conclusion

Important differences were observed in the percentage of *P. antarcticum* larvae estimated to be in poor condition when the criterion for condition was based on the TG:Chol ratio alone or when the TG:Chol ratio was considered together with a decrease in PL. These differences could be particularly important to assess the condition of the population. The

TG:Chol ratio alone has the potential to overestimate the probability of mortality associated with lipid-base indices. Therefore, we suggest that the TG:Chol ratio should be considered together with another parameter, as was suggested by Hakanson in 1989. Results suggest that differences in the physiological condition of larvae are better explained by interannual variability than geographic features. Interannual variation in the condition index may be of great assistance in predicting survival of *P. antarcticum* larvae in long-term monitoring, and attempts to test the link between larval condition and recruitment to the adult population are warranted. This study supports the hypothesis that *P. antarcticum* may serve as an important indicator of spatial and temporal changes in the marine environment (Tavernier et al. 2012). Analysis of fatty acids dependent on condition index values should clarify whether individuals in poor condition had different diets and whether larvae estimated to be in poor condition are close to the point of no return.

Chapitre V

5. Marqueurs trophiques des différents stades de développement

La composition en acides gras (AG) des lipides de réserve contribue à l'étude des interactions trophiques car les AG des lipides neutres des prédateurs reflètent ceux des proies. Les AG sont des marqueurs trophiques car ils sont le résultat de trois voies métaboliques : (1) des AG en provenance de l'alimentation qui ne sont pas modifiés lors du dépôt dans les tissus du prédateur, (2) des AG alimentaires qui sont modifiés en un point entre l'absorption par le sang et le dépôt et (3) de façon endogène, des AG résultants de la synthèse *de novo* par le prédateur (Budge et al. 2006a). Ainsi, la signature lipidique du prédateur ne correspondra jamais exactement à celle de sa proie. De ce fait, les AG ne peuvent pas être utilisés individuellement comme marqueurs taxonomiques d'une espèce donnée. C'est la présence et combinaison de certains AG soit le « *profil lipidique* » qui sera caractéristique de certains taxons devenant ainsi des marqueurs trophiques. La comparaison de la signature des proies et des prédateurs permet ainsi de déterminer plus précisément quelle est la fraction dominante du régime alimentaire des individus (Tableau 7).

Fatty acids (FA) of TG reflects diet composition

Tableau 7: Acides gras (AG) et rapports des AG utilisés comme biomarqueurs des différentes sources alimentaires.

| Source | Marqueurs trophiques |
|-----------------|--|
| Diatomées | $\Sigma 20 :5n-3$ (EPA), C16PUFA, C16 :1n-7 $20:5n-3(\text{EPA})/22:6n-3(\text{DHA}) > 1$ |
| Dinoflagellés | ΣDHA , C18PUFA; EPA: DHA < 1 |
| Prymnesiophytes | 18:1n-9+18:4n-3 |
| Chlorophytes | 16:4n-3+18:2n-6+18:3n-3 |
| Bactéries | ΣC15 , C17, C17:1, iso et anteiso C15 et C17 |
| Zooplancton | $\Sigma \text{C20:1}$, C22:1 (marqueurs des copépodes du genre <i>Calanus</i>) Indice de carnivorie 18:1n-9 > 18:1n-7 |

Les deux volets d'application des AG (nutrition et condition) seront abordés dans ce chapitre. Dans un premiers temps, et suite au Chapitre IV (« Lipid components as a measure of nutritional condition in fish larvae »), nous avons analysé la signature en acides gras des larves à faible, moyen et fort rapport TG :Chol.

L'objectif de cette première étape était donc de répondre à deux questions :

- ❖ Est-ce que les larves avec un faible rapport TG :Chol ont eu un régime alimentaire différent des larves avec des rapports moyens ou élevés? Cette question sera abordée par l'étude des AG des TG des larves.
- ❖ Est-ce que les faibles rapports présentent des modifications du profil lipidique membranaire? Cette question sera abordée par l'étude des AG des lipides polaires (LP).

Does larvae with low TG:Chol ratios had a different diet composition or changes at the membrane level when compared to other larvae? This will be addressed by the study of fatty acids of TG & PL

La deuxième étape de l'analyse a consisté à comparer la signature lipidique des larves à celle des juvéniles et des adultes dans le but d'étudier les changements ontogéniques de ces marqueurs chez *P. antarcticum*. Pour compléter cette partie, nous avons également analysé la signature en AG de la matière organique particulaire (POM) ainsi que de quelques espèces de zooplancton. Cette partie sera couplée avec l'analyse des contenus digestifs des différents stades de développement de *P. antarcticum*.

Le but de cette deuxième partie est donc :

- ❖ Comparer les résultats issus de l'analyse lipidique avec ceux des contenus digestifs afin d'évaluer l'efficacité des marqueurs trophiques au niveau de la Terre Adélie.
- ❖ Déterminer quelles sont les variations ontogéniques du régime alimentaire de *P. antarcticum*. Ces changements seront évalués en tant que stratégies adaptatives de l'espèce pour améliorer la survie.

*What are the ontogenetic changes in the diet composition of *P. antarcticum*? Comparison between stomach content and lipid analysis*

5.1 Échantillons

Les matériels et méthodes pour l'analyse lipidique sont expliqués dans le Chapitre II. Dans le Chapitre III le rapport entre le TG :Chol des larves a été déterminé de façon individuelle grâce au latroscan. Pour l'analyse des

acides gras en fonction du rapport TG:Chol, il a été nécessaire de regrouper plusieurs individus afin d'avoir suffisamment de matériel pour les analyses en chromatographie en phase gazeuse. Huit groupes ont été ainsi constitués pour couvrir l'ensemble des rapports TG:Chol qui allaient de 0,01 à 3,3. Étant donné que les très faibles rapports ont des teneurs en lipides très faibles, un plus grand nombre d'individus a été nécessaire pour les premiers regroupements. Lorsque c'était possible, les individus regroupés appartenaient à la même station. Aucun mélange entre les différentes années n'a été effectué (Tableau 8).

Tableau 8: Regroupement des larves *P. antarcticum* en fonction de leur rapport TG:Chol pour l'analyse des acides gras en chromatographie en phase gazeuse. La référence correspond aux codes employés dans ce chapitre pour les analyses de chaque groupe.

| Groupe | TG:Chol | N | Année | Station |
|--------------|-------------|----|-------|---------|
| TG:Chol 0.05 | 0,05 ± 0,02 | 31 | 2010 | Mixte |
| TG:Chol 0.12 | 0,12 ± 0,01 | 20 | 2010 | Mixte |
| TG:Chol 0.21 | 0,21 ± 0,04 | 30 | 2010 | Mixte |
| TG:Chol 0.57 | 0,57 ± 0,1 | 6 | 2008 | UM25 |
| TG:Chol 0.72 | 0,72 ± 0,1 | 4 | 2008 | UM23 |
| TG:Chol 1.48 | 1,48 ± 0,2 | 9 | 2008 | UM12 |
| TG:Chol 2.9 | 2,91 ± 0,3 | 7 | 2009 | AS480 |

Larvae were pooled according to their TG:Chol ratio for FA analysis

Le Tableau 9 présente les espèces analysées pour l'étude trophique de *P. antarcticum*, incluant quelques proies potentielles (Annexe 1).

Tableau 9: Individus de *P. antarcticum* et du zooplancton utilisés pour l'étude lipidique et des contenus digestifs. Les numéros suivis d'un * désignent le nombre d'individus regroupés pour effectuer l'analyse. J : juvéniles. POM : Matière Organique Particulaire.

| Taxon | Contenus Digestifs (Optique + MEB) | Lipides (Classes et Acides gras) |
|---------------------------------|------------------------------------|----------------------------------|
| <i>Pleuragramma antarcticum</i> | | |
| Larves | 54 (54 MEB) | 94 |
| Juvéniles | 22 (15 MEB) | 44 |
| Adultes | 10 | 5(Foie et Muscle) |
| PROIES POTENTIELLES | | |
| POM | | 3 |
| Copépodes | | |
| <i>Rhincalanus gigas</i> | | 2x10* |
| <i>Calanus propinquus</i> | | 2x15* |
| <i>Calanoides acutus</i> | | 15* |
| <i>Paraeuchaeta antarctica</i> | | 3x15* |
| Euphausiacés | | |

| | |
|---------------------------------------|---|
| <i>Euphausia crystallorophias</i> (J) | 5 |
| <i>Euphausia superba</i> (J) | 5 |
| Mollusques | |
| Thécosomes | 4 |
| Gymnosomes | 2 |
| Œufs Planctoniques | 3 |

5.2 Résultats

5.2.1 Analyse des contenus digestifs de différents stades de *P. antarcticum*.

Le [Tableau 10](#) fait état des proies retrouvées dans les contenus digestifs de *P. antarcticum*. La mise en évidence de la présence du phytoplancton a été possible grâce à l'observation des estomacs des larves et juvéniles au microscope électronique à balayage (MEB). Bien que le phytoplancton soit encore présent chez les juvéniles, sa contribution semble beaucoup moins importante que pour les larves.

Tableau 10: Présence d'espèces dans les contenus digestifs de *P. antarcticum*.

| Stade | Outil | n | Taille (mm) | Contenus digestifs |
|------------------|---------------------------|-----------|---------------|--|
| Larves | Microscopie optique + MEB | 54 | 18,4 ± 1,8 | * 20 % des estomacs vides |
| | | | | Phytoplancton (diatomées, dinoflagellés, sillicoflagellés) |
| | | | | Copépodes indéterminés |
| | | | | Œufs indéterminés |
| | | | | Gastéropodes indéterminés |
| Juvéniles | Microscopie optique + MEB | 22 | 48 ± 4,7 | * 22% des estomacs vides |
| | | | | Phytoplancton (diatomées, dinoflagellés, protozoaires) |
| | | | | Euphausiacés |
| | | | | Appendiculaires |
| | | | | <i>Calanus propinquus</i> |
| | | | | <i>Calanoides acutus</i> |
| Adultes | Microscopie optique | 10 | 150,17 ± 14,9 | * 40% des estomacs vides |
| | | | | Ostracodes |
| | | | | <i>Metridia gerlachei</i> femelle |
| | | | | <i>Paraeuchaeta antarctica</i> stades CIV-CV |
| | | | | <i>Calanus propinquus</i> |
| | | | | <i>Rhincalanus gigas</i> |
| | | | | <i>Calanoides acutus</i> |

| |
|---|
| Copépodes indéterminés |
| Carapaces crustacés, antennes et telson d'euphausiacés |
| Euphausiacés (furcilia) |
| <i>Tomopteris sp</i> |

5.2.2 Analyse lipidique des larves, juvéniles et adultes de *P. antarcticum*

a) Teneur lipidique et composition en classes des lipides

La composition en classes des lipides de larves a été explorée en détail dans le Chapitre IV. De ce fait, uniquement les profils lipidiques moyens des larves est présentée dans ce chapitre pour permettre une comparaison avec les juvéniles et les adultes.

Les résultats présentés dans le [Tableau 11](#) résument la longueur standard (SL), le poids frais (WW) et la teneur en lipides totaux (TL) des poissons analysés. Le pourcentage des TL par rapport au WW varie entre 0,6 et 3,8% pour les larves et entre 1,8 et 5,8% pour les juvéniles. Les tissus des adultes sont riches en lipides, notamment le foie qui peut atteindre jusqu'à 26% des TL. La régression linéaire log-log entre la SL et la teneur en lipides totaux est significative ($R^2 = 0,96$) et correspond à l'équation :

*Lipid content
increased with size*

$$\text{Log TL} = 4,17(\text{Log SL}) - 2,8 \text{ (ANOVA, } F=3328,9, p < 0,05)$$

Tableau 11: Longueur standard (SL), poids frais (WW) et teneur en lipides totaux (TL) par rapport au WW des différents stades et tissus analysés.

| <i>Pleuragramma antarcticum</i> | n | SL (mm) | WW (mg) | % TL |
|---------------------------------|-----|-------------|------------|------------|
| Larves | 107 | 13,6 ± 3,5 | 13,2 ± 8,6 | 1,8 ± 0,6 |
| Juvéniles | 44 | 50,9 ± 5,4 | 720 ± 320 | 3,1 ± 0,8 |
| Adultes | 5 | 164,5 ± 7,7 | - | |
| Muscle | | | | 4,8 ± 3,1 |
| Foie | | | | 21,7 ± 5,2 |

Les lipides des larves sont composés de lipides polaires (LP) à plus de 94%, et de triglycérides (TG) et Cholestérol (Chol) aux alentours de 2% chacun.

Les lipides des juvéniles présentent une forte variabilité interindividuelle. Les LP oscillent entre 40 et 90% avec une valeur moyenne de 60% et les TG varient de 7% à 60% avec une valeur moyenne de 40%. Comme pour les larves, le Chol reste aux alentours de 2%. D'autres classes de lipides sont également présentes (stérol esters, acides gras libres et diglycérides) mais représentent dans tous les cas moins de 1%. Pour les adultes, les teneurs en TG et en LP du muscle et du foie ont été déterminées par gravimétrie suite à une chromatographie sur couche mince. Dans les deux tissus les TG dominent à plus de 60%. Les LP sont présents à environ 12%. Les autres classes de lipides (incluant le Chol) sont estimées à environ 20% (Figure 37).

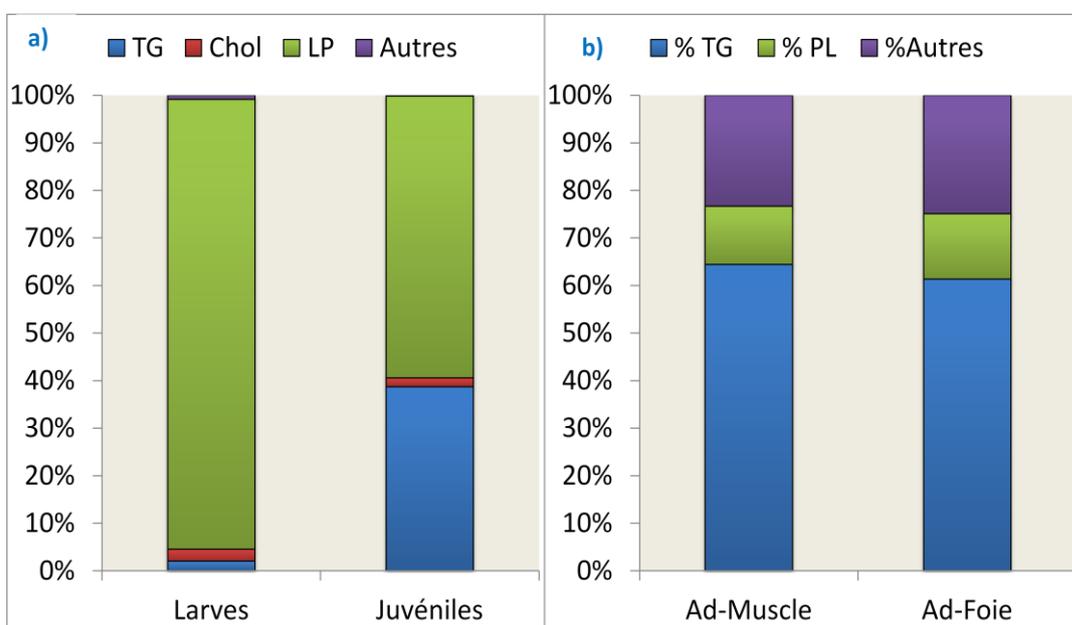


Figure 37: Composition en classes de lipides déterminée par latroscan pour les larves et juvéniles et par gravimétrie sur tissus pour les adultes. TG: Triglycérides, Chol: Cholestérol, LP: Lipides polaires. Autres : stérol esters, acides gras libres et diglycérides. Pour les adultes, la catégorie « autres » inclut également le Chol.

b) Signature en Acides gras

Acides gras des larves

Les acides gras (AG) des larves (TG & LP) sont dominés par des acides gras polyinsaturés (PUFA) qui représentent jusqu'à 52% des acides gras quantifiés. Parmi les PUFA, l'acide docosahexaénoïque (DHA : C22 :6n-3) et l'acide eicosapentaénoïque (EPA : C20 :5n-6) dominent et oscillent entre 20-28% et 14-17% respectivement. Les monoènes représentent 20% et les acides gras saturés 28% (Annexes 2 et 3). Les principaux AG (>1%) des

larves sont illustrés sur la [Figure 38](#). Les AG saturés sont principalement composés d'acide palmitique (C16 :0) ainsi que d'acide stéarique (C18 :0) et d'acide myristique (C14 :0). Les monoènes sont dominés par l'acide oléique (C18 :1n-9), l'acide vaccénique (C18 :1n-7) et l'acide palmitoléique (C16 :1n-7).

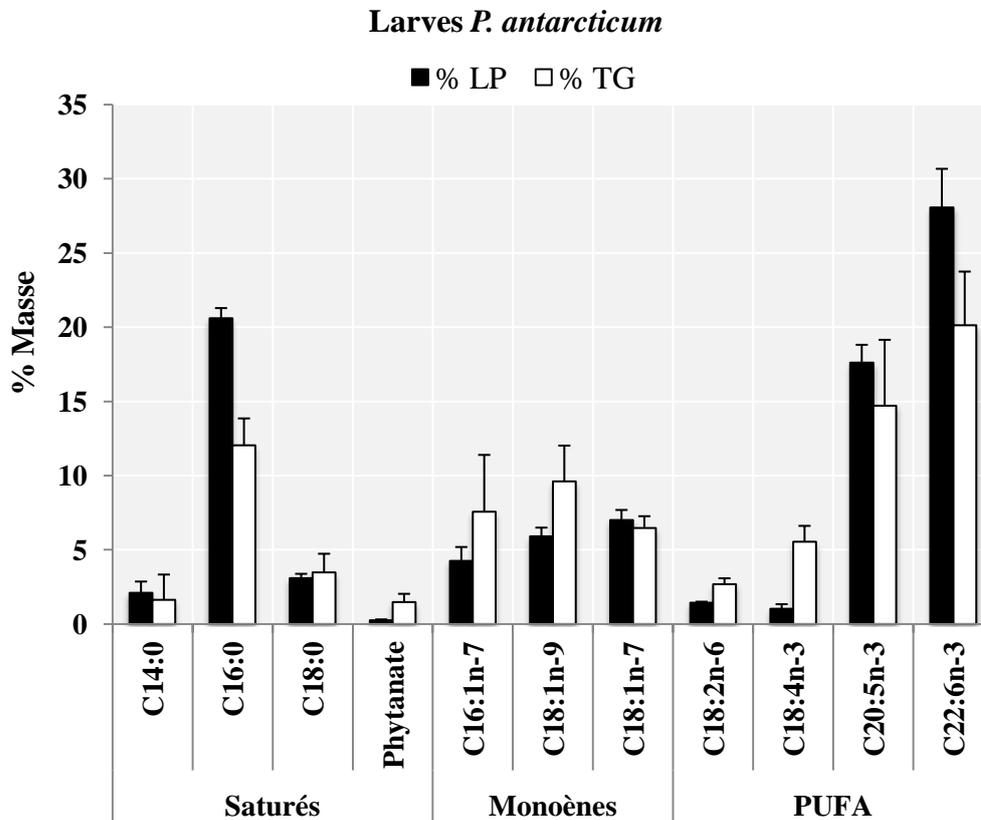


Figure 38: Principaux acides gras (>1%) des lipides polaires (LP) et triglycérides (TG) des larves de *P. antarcticum*.

La composition en AG des TG et des LP des larves ont été étudiés grâce à une Analyse Factorielle de Correspondances (AFC, Chapitre II). Le résultat de l'analyse des LP des larves est présenté en [Figure 39](#). Les deux premiers axes factoriels de l'AFC expliquent 71,24% de la variance. Les faibles rapports TG :Chol (0,05, 0,12 et 0,21) sont bien discriminés par rapport aux autres groupes. Le groupe des larves TG :Chol 1,48 ([Tableau 8](#)) se distingue également et est caractérisé par de fortes teneurs en acide myristique (C14 :0). Les larves ayant un faible rapport TG :Chol sont caractérisées par de fortes teneurs en DHA.

Pooled larvae with TG:Chol < 0.3 had a different polar lipid composition

Lipides polaires des larves de *P. antarcticum*

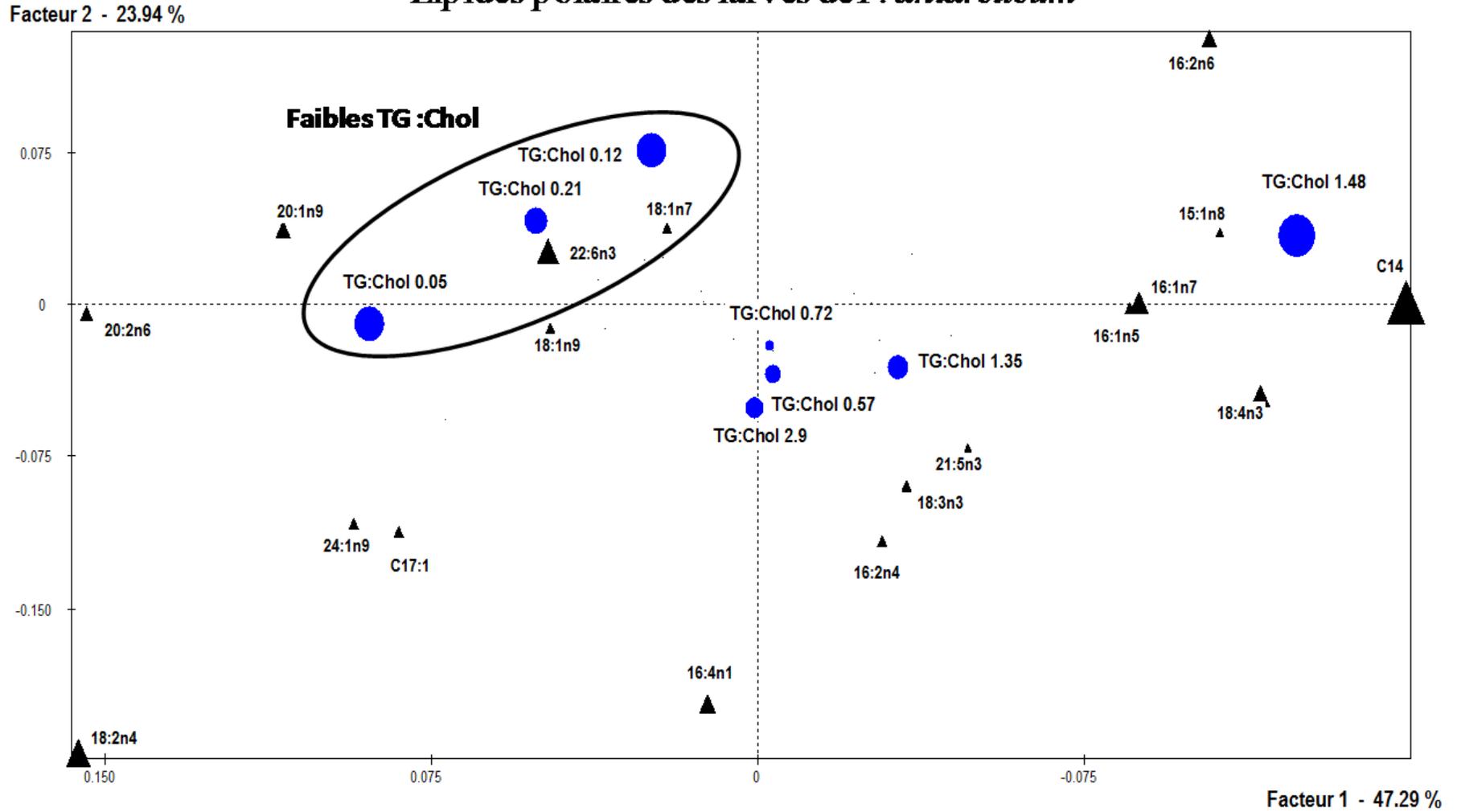


Figure 39: AFC sur les profils d'AG des LP des larves de *P. antarcticum*.

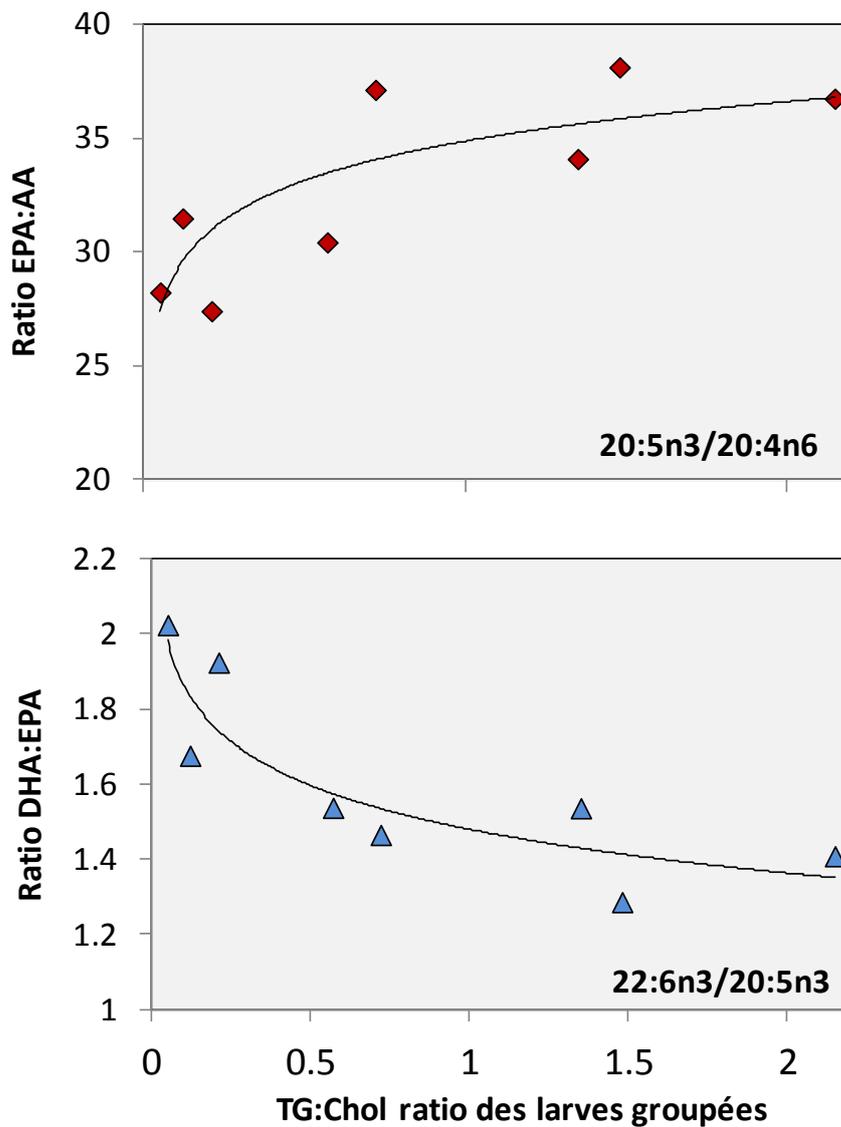
Afin de mieux comprendre la dynamique lipidique responsable de la discrimination des faibles rapports TG:Chol, nous avons regardé l'évolution des acides gras essentiels (AGE) (Figure 40). La relation entre les AGE et rapport TG:Chol est significative et correspond aux équations :

$$DHA:EPA = -0,16 \ln(TG:Chol \text{ ratio}) + 1,47, R^2=0,78 \text{ ANOVA}$$

$$F=21,82 \text{ p} < 0,05$$

$$EPA:AA = -2,50 \ln(TG:Chol \text{ ratio}) + 34,8, R^2 = 0,64 \text{ ANOVA}$$

$$F=10,85 \text{ p} < 0,05$$



Differents ratios of essential fatty acids at the membrane level between larvae with TG:Chol <0.3 and the others

Figure 40: Rapport entre les acides gras essentiels des lipides polaires de larves. DHA (C22 :6n-6), EPA (C20 :5n-3), AA (20 :4n-6).

Les deux premiers axes de l'AFC issus de l'analyse des AG des triglycérides (Figure 41) expliquent 66,9% de la variance. Des marqueurs liés au phytoplancton tels que le C16PUFA, DHA, EPA et des marqueurs liés aux copépodes du genre *Calanus* sont présents (C20 :1 et C22 :1) et suggèrent un régime omnivore des larves de *P. antarcticum*. Les faibles rapports TG :Chol (0,05, 0,12 et 0,21) sont caractérisés par de fortes valeurs en DHA (EPA :DHA < 1) qui pourraient être liées à un bloom de dinoflagellés. Les valeurs moyennes TG :Chol (Groupes 0,57, 0,72 et 1,48) présentent des valeurs en EPA :DHA > 1, et des marqueurs C16 :0, C16 :1n-7 et C16PUFA caractéristiques des blooms de diatomées (Dalsgaard et al. 2003). Les larves ayant un rapport TG :Chol de 1,48 ont des TG à forte teneur en C14 ce qui est également observé pour les LP. Les larves du groupe 1,48 ont été récoltées dans une station près de la langue glaciaire du Mertz (MGT) en 2008.

Different diet composition between larvae with TG:Chol <0.3 and the others

Triglycérides des larves de *P. antarcticum*

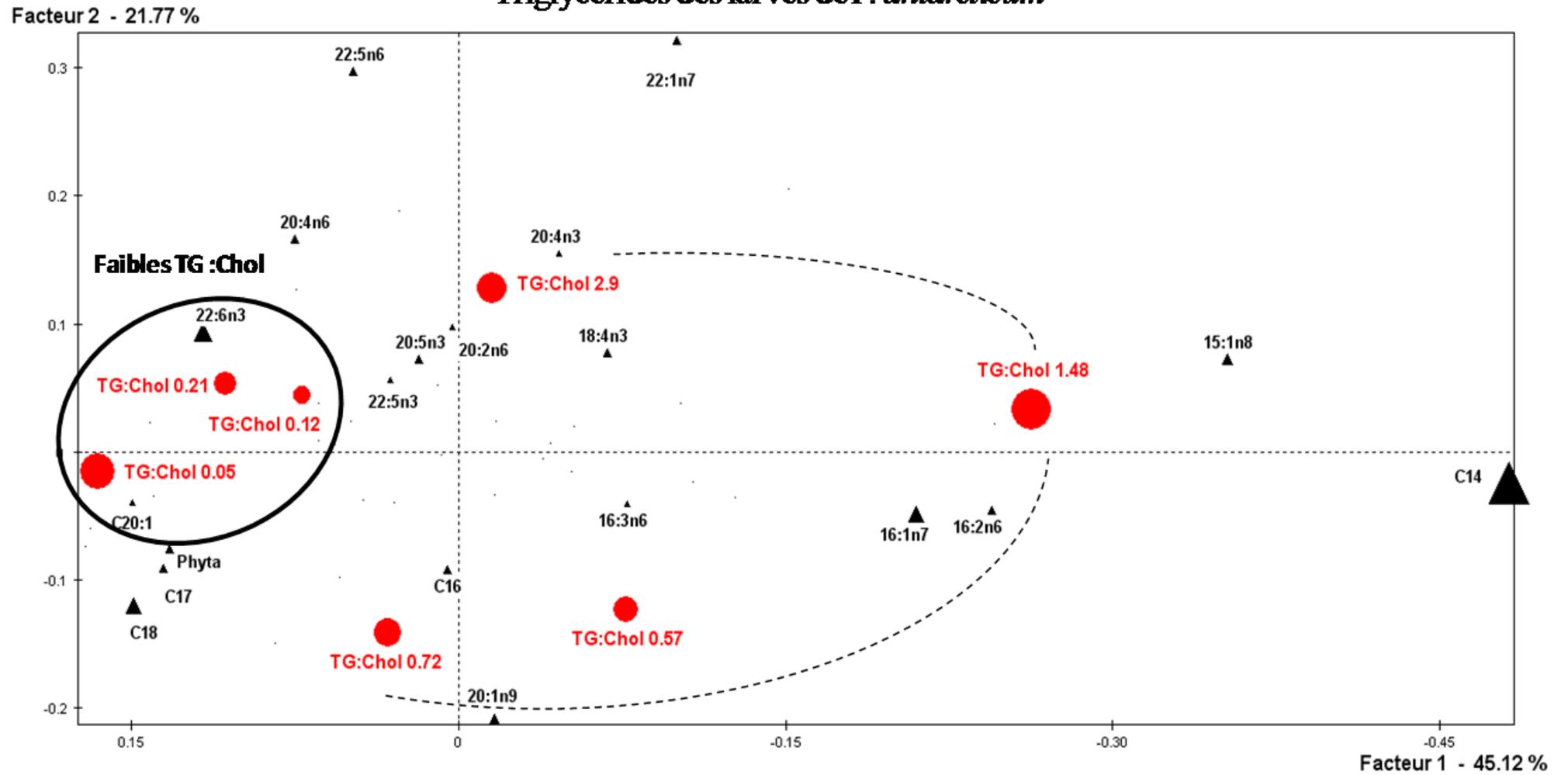


Figure 41: AFC Composition en acides gras des triglycérides des larves de *P. antarcticum*.

Acides gras des juvéniles

Les acides gras (AG) des LP des juvéniles sont dominés par des acides gras polyinsaturés (PUFA) qui représentent jusqu'à 56% des acides gras quantifiés. Parmi les PUFA, l'acide docosahexaénoïque (DHA : C22 :6n-3) et l'acide eicosapentaénoïque (EPA : C20 :5n-6) dominent et oscillent entre 24-28% et 17-22% respectivement. Les monoènes représentent 21% et les acides gras saturés 25%. A la différence des LP des juvéniles, les triglycérides des juvéniles sont dominés par les monoènes à $62,6 \pm 6,6\%$ puis par des acides gras saturés à $25 \pm 7\%$ et des PUFA à $12 \pm 3\%$ (Annexes 3 et 4). Les principaux AG (>1%) des juvéniles sont illustrés dans la [Figure 42](#). Les AG saturés sont dominés par l'acide palmitique (C16 :0) suivi de l'acide stéarique (C18 :0) et de l'acide myristique (C14 :0). Les monoènes sont dominés par l'acide oléique (C18 :1n-9), des monoènes en C20 et C21, l'acide vaccénique (C18 :1n-7) et l'acide palmitoléique (C16 :1n-7).

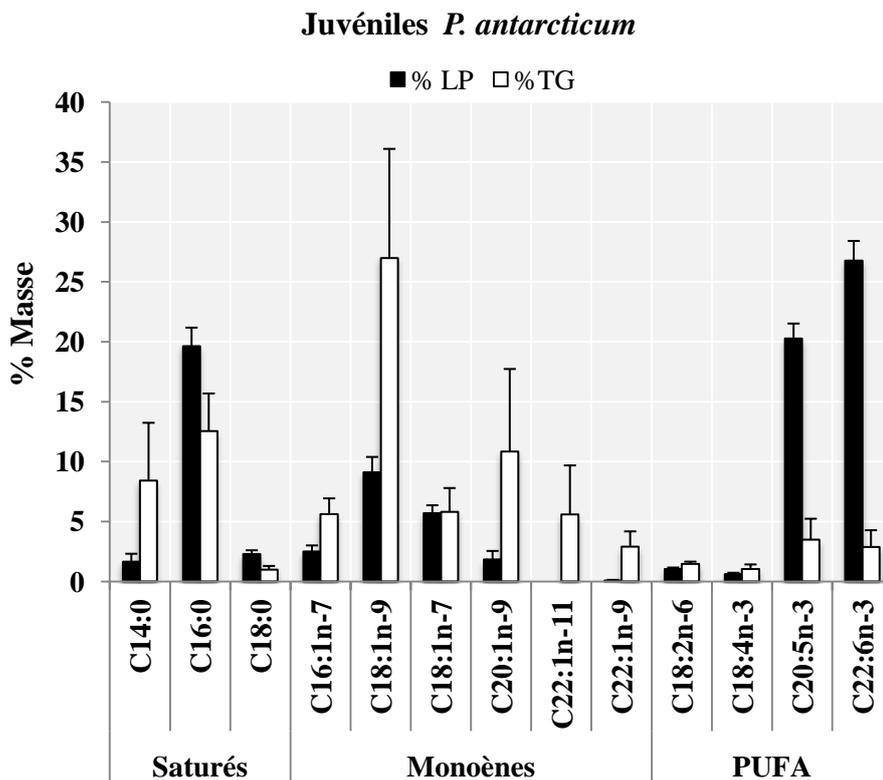


Figure 42: Principaux acides gras des juvéniles *P. antarcticum*.

Les deux premiers axes de l'AFC des LP des juvéniles ([Figure 43](#)) expliquent 44,7%. Deux groupes se distinguent, l'un avec des individus prélevés au niveau du banc Adélie (St 24-27) et l'autre avec des individus prélevés près du bassin George V (St12) ou en bordure de plateau (St23).

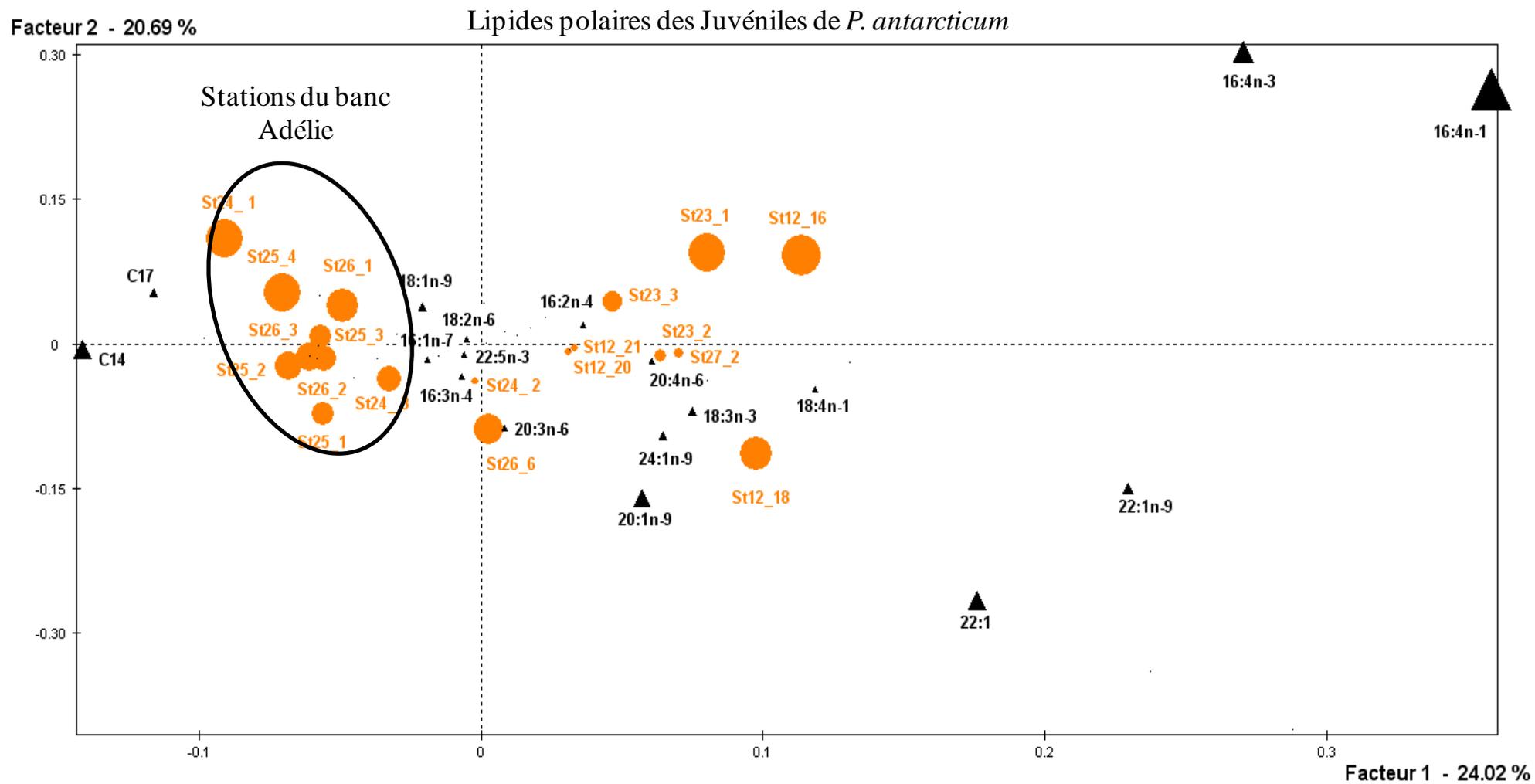


Figure 43: AFC. Composition en acides gras des LP des juvéniles de *P. antarcticum*.

Les juvéniles de *P. antarcticum* montrent de fortes différences des classes de lipides entre individus comme cela est indiqué par l'AFC pour les acides gras des TG (Figure 44). Aucune distinction en fonction de la station de prélèvement n'a pu être identifiée. Des marqueurs caractéristiques du genre *Calanus* (C20 :1 et C22 :1) sont présents du côté positif de l'axe 1 alors que d'autres, indicateurs de carnivorie (18 :1n-9>18 :1n-7) (Tableau 8), sont présents du côté négatif de l'axe 1.

Juveniles: Important variability of the FA composition of TG

Acides gras des adultes

La signature en acides gras du foie et du muscle est présentée sur la Figure 45. A la différence des larves et juvéniles qui étaient principalement constitués d'acides gras polyinsaturés (PUFA), les LP du muscle et du foie sont constitués d'un tiers d'acides gras saturés, d'un tiers de monoènes et d'un tiers de PUFA. Comme pour les larves et les juvéniles, les acides gras saturés des LP et des TG sont dominés par l'acide palmitique (C16 :0) et l'acide stéarique (C18 :0). Les monoènes sont également dominés par l'acide oléique (C18 :1n-9), l'acide vaccénique (C18 :1n-7) et l'acide palmitoléique (C16 :1n-7). Les PUFA dominants sont le DHA (10-22%) et l'EPA (10-19%) mais avec des teneurs moins importantes comparativement aux premiers stades de développement.

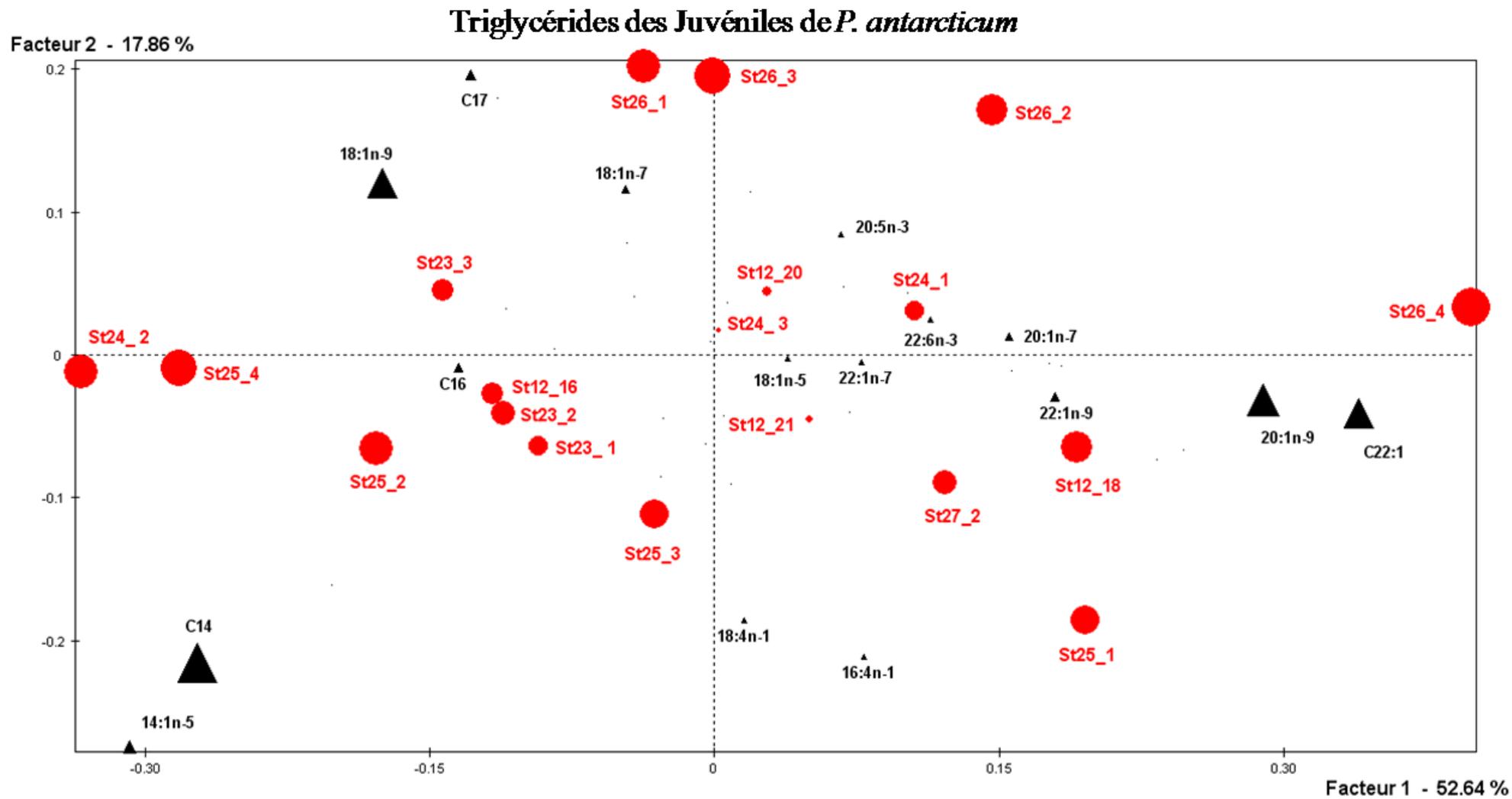
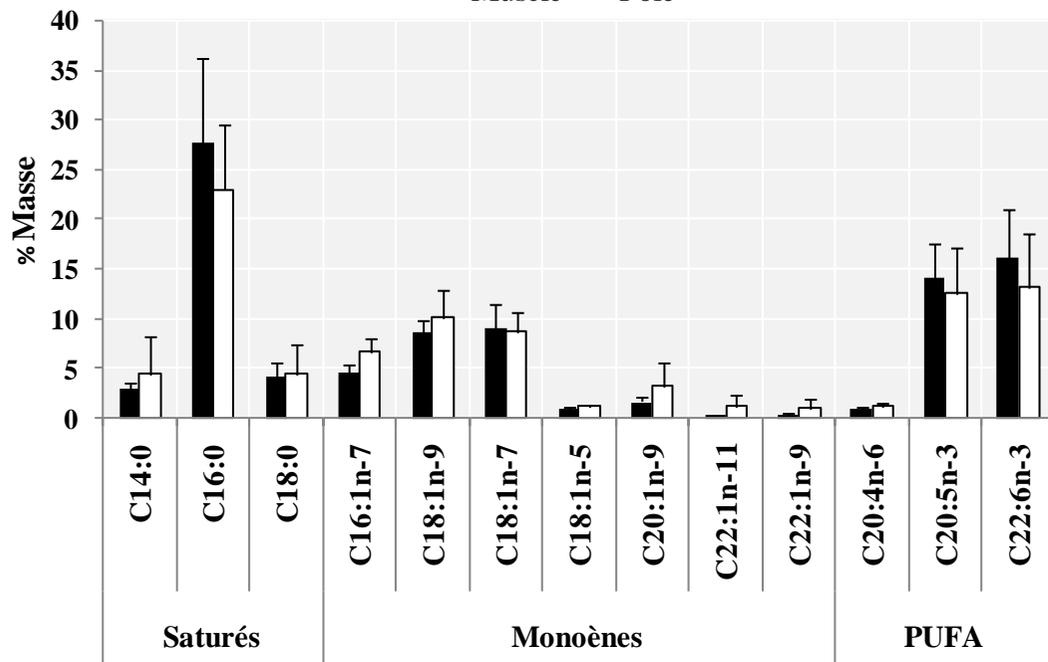


Figure 44: Composition en acides gras des triglycérides des juvéniles de *P. antarcticum*.

LP des adultes *P. antarcticum*

■ Muscle □ Foie



TG adultes *P. antarcticum*

■ Muscle □ Foie

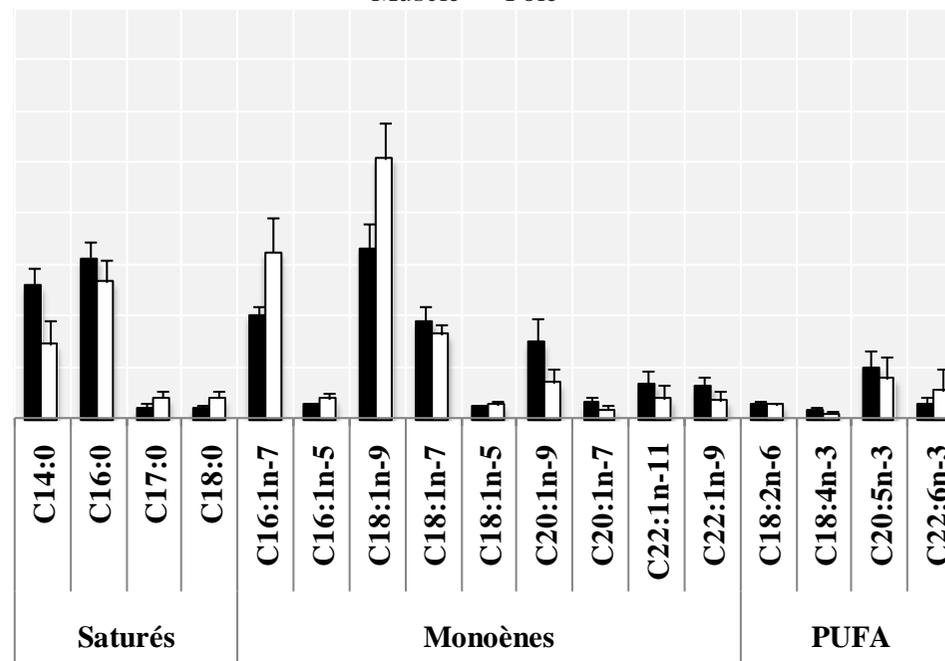


Figure 45: Acides gras des tissus musculaires et hépatiques des adultes. Composition des triglycérides (TG) et des lipides polaires (LP).

5.2.3 Signature lipidique des lipides totaux des proies potentielles

La composition en AG de quelques proies de *P. antarcticum* a été étudiée. La matrice des AG des proies sera ensuite utilisée dans les analyses discriminantes pour déterminer le régime alimentaire de *P. antarcticum* et les modifications de celui-ci en fonction du stade de développement. Les principales caractéristiques des proies sont présentées pour illustrer l'utilisation des AG comme marqueurs trophiques.

La signature de la matière organique particulaire (POM) a été analysée pour le banc Adélie et au delà des limites du plateau continental. Les deux stations du banc Adélie se caractérisent par une dominance en PUFA (52 à 57% : principalement EPA et DHA) suivie des acides gras saturés (25-27%) et des AG monoènes (19-21%). La POM au large se caractérise au contraire par une dominance des AG saturés (45%), notamment l'acide palmitique (C16 à 20%) et l'acide stéarique (C18 à 14%) et des pourcentages de monoènes et de PUFA aux alentours de 25% respectivement. Les différences d'AG entre la côte et le plateau suggèrent différents assemblages de phytoplancton en fonction de la zone d'étude. Le plateau continental se caractérise par l'observation de marqueurs liés aux diatomées tels que EPA:DHA > 3, C16PUFA et C16 :1n-7 :C16 :0 ; ceux-ci sont plus élevées sur le plateau qu'au large (Figure 46).

Différentes lipid signature of POM (Particulate Organic Matter) from the plateau and offshore

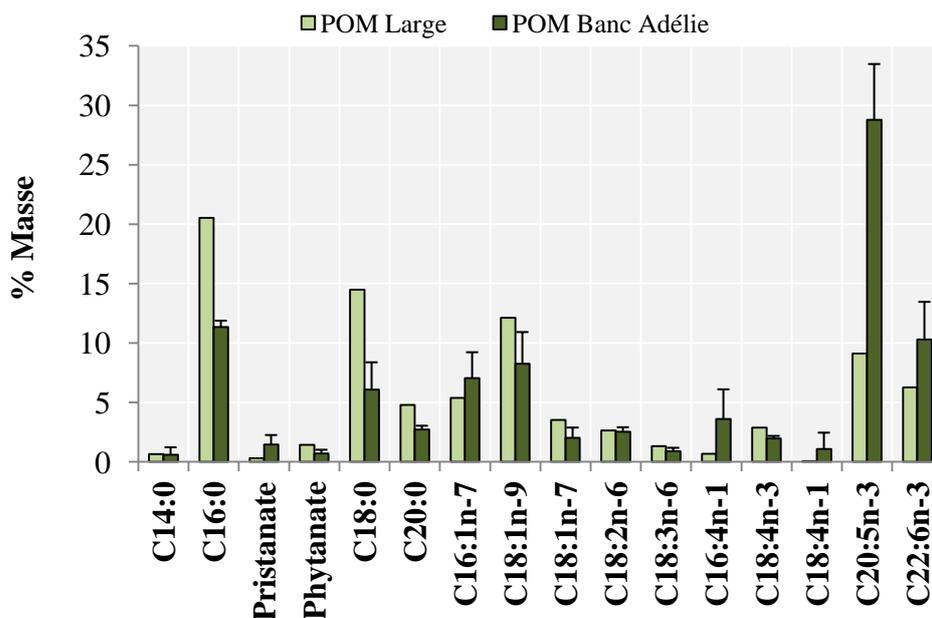


Figure 46: Signature lipidique des POM au niveau du Plateau Adélie et au large (au delà de la limite du plateau continental).

La Figure 47 montre la comparaison entre le profil moyen de POM et celle du copépode *R. gigas*. L'indice de carnivorie $C18 :1n-9 > C18 :1n-7$ et les marqueurs caractéristiques du phytoplancton tels que C16 PUFA, EPA et, DHA suggèrent un comportement herbivore/omnivore.

Lipid signature of *R. gigas* close to that of POM

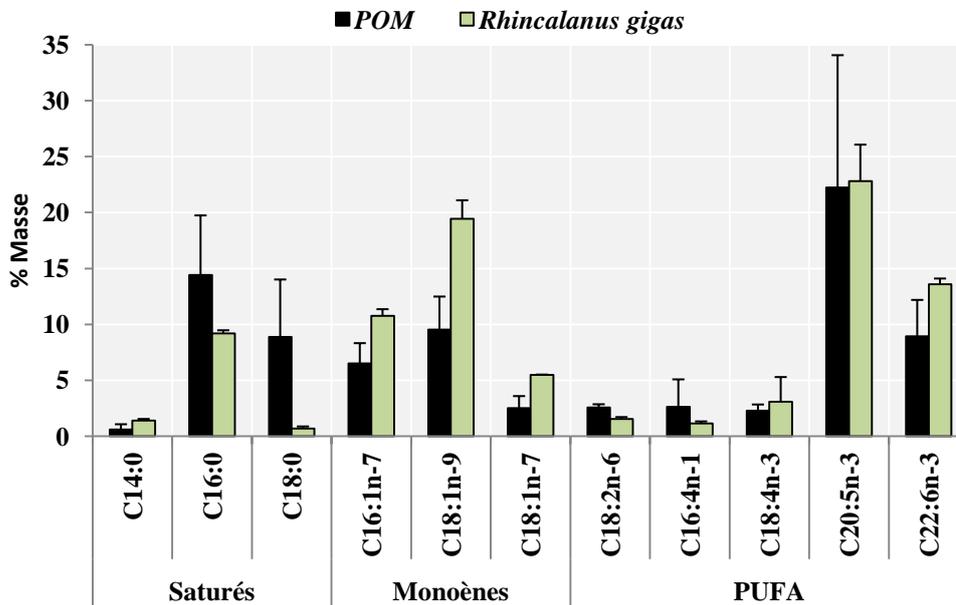


Figure 47: Comparaison entre les principaux acides gras de la POM et du copépode herbivore *Rhincalanus gigas*.

Les profils des copépodes *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus* et *Paraeuchaeta antarctica* sont présentés en Figure 48. *C. acutus* et *P. antarctica* stockent des lipides sous forme de cires (WE) et se caractérisent par de fortes valeurs en acide palmitoléique (C16 :1n-7) et acide oléique (C18 :1n-9). Les AG monoènes en C20 et C22 sont très faibles (1-2%) pour les deux espèces. Les AG saturés sont dominés par l'acide palmitique (C16 :0) et les PUFA par l'EPA et le DHA. *C. propinquus* stocke ses réserves sous forme de TG et de WE et se caractérise par de faibles valeurs en C18 :1n-9 et C16 :1n-7. Les monoènes sont dominés par C22 :1n-9 et C22 :1n-11. Le principal AG saturé est l'acide palmitique. Les PUFA sont dominés par le DHA et l'EPA.

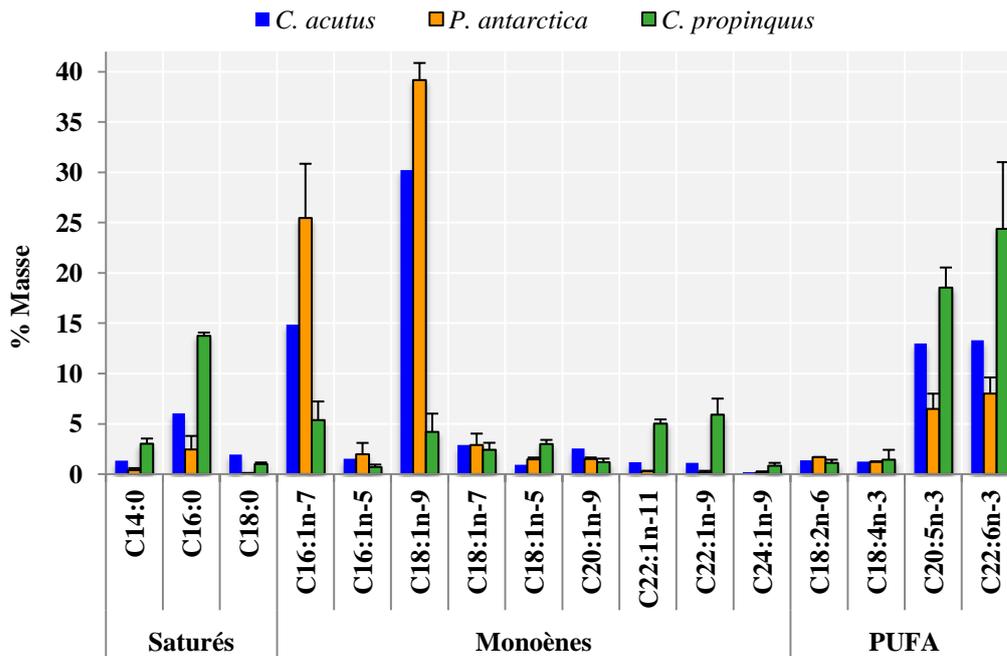


Figure 48: Principaux acides gras des copépodes omnivores/carnivores de la zone d'étude. *Calanoides acutus*, *Paraeuchaeta antarctica* et *Calanus propinquus*.

La signature lipidique des deux principales espèces d'euphausiacés de la zone, *E. crystallorophias* et *E. superba* est présentée en Figure 49. La composition en acides gras de ces deux espèces est très semblable et se différencie principalement par l'acide oléique qui peut représenter jusqu'à 36% chez *E. crystallorophias*. Les deux espèces d'euphausiacés se caractérisent par de fortes valeurs en C18 :1n-9 et la dominance de l'acide palmitique (C16 :0) au niveau des acides gras saturés. Des marqueurs de diatomées (EPA, C16 :1n-7, C18 :1n-7) et de carnivorie pour *E. crystallorophias* (C18 :1n-9 > C18 :1n-7) suggèrent un régime plus omnivore pour *E. crystallorophias* par rapport à *E. superba*. Les marqueurs caractéristiques du genre *Calanus* C20 :1 et C22 :1 sont très faibles ou absents.

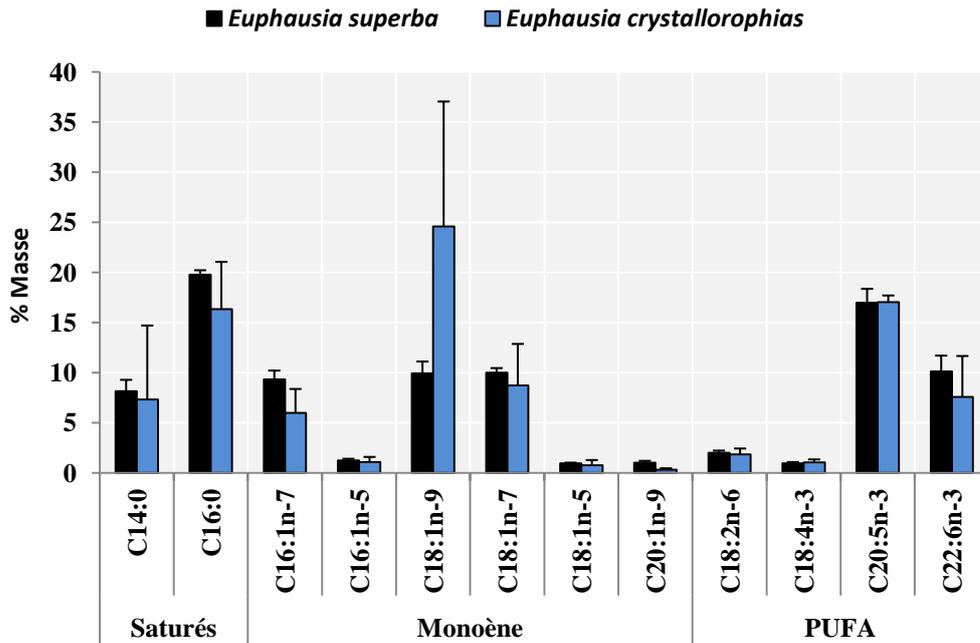


Figure 49: Principaux acides gras de deux espèces principales d'euphausiacés : *E. superba* et *E. crystallorophias*

Les deux groupes des ptéropodes étudiés sont: *Limacina sp.* et les gymnosomes. Ces ptéropodes se caractérisent par la présence des marqueurs caractéristiques de diatomées tels que EPA :DHA > 1, C16PUFA et C16:1n-7. *Limacina sp.* se caractérise par de fortes teneurs en EPA (jusqu'à 33%) par rapport aux gymnosomes (12,5%) (Figure 50).

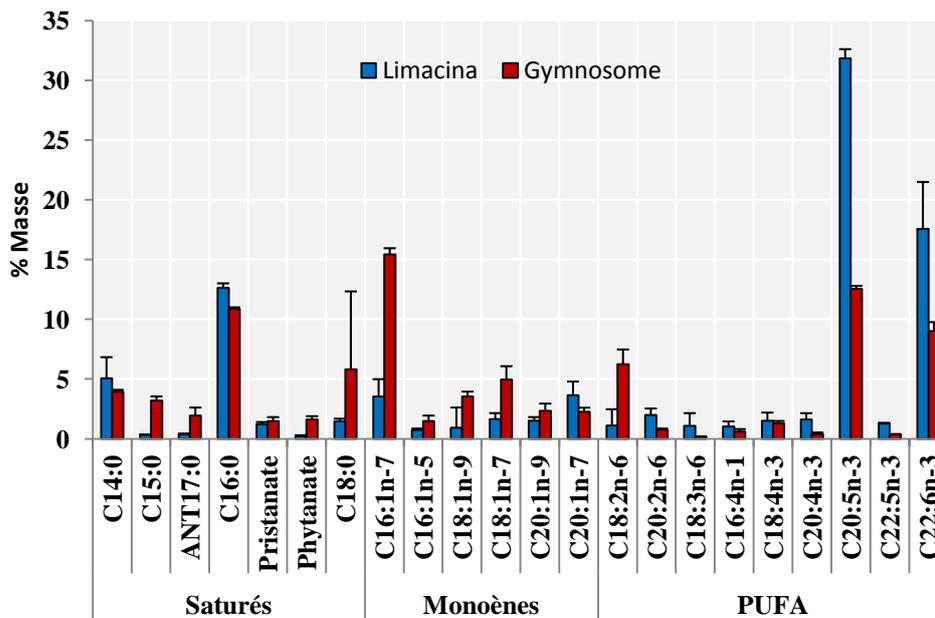


Figure 50: Principaux acides gras des ptéropodes.

5.3 Changements ontogéniques de *P. antarcticum* : des larves aux adultes.

Les changements ontogéniques sont abordés dans cette partie en deux temps : en utilisant uniquement les profils lipidiques des différents stades pour montrer quelles hypothèses on peut faire en se basant sur des marqueurs trophiques couramment utilisés dans la littérature (Tableau 8) et en utilisant l'analyse discriminante qui compare la signature du prédateur à celle de ses proies potentielles.

5.3.1 Utilisation des marqueurs trophiques de la littérature

L'AFC sur le profil lipidique des TG de tous les stades de développement de *P. antarcticum* est présenté dans la Figure 51. Les axes 1 et 2 de l'AFC expliquent 85% de la variance. Des marqueurs du phytoplancton tels que le C16:4n-1 ou le C18:4n-3 sont observés chez les larves. Le rapport EPA:DHA > 1 indique principalement l'importance des diatomées. Des marqueurs caractéristiques du genre *Calanus* (C20:1 et C22:1) sont observés chez les adultes et indiquent que ces copépodes font partie des proies principales de ce stade de développement. Les juvéniles se caractérisent par des marqueurs de carnivorie élevés différents de ceux qui caractérisent les adultes. Le rapport EPA:DHA > 1 chez les juvéniles suggère également une contribution du phytoplancton au régime alimentaire. Au niveau membranaire (LP) les différents stades sont également bien différenciés. Dans le cas des adultes, le foie et le muscle présentent une composition en acides gras très similaire (Figure 52).

Different FA composition (TG & PL) from all developmental stages reflects ontogenetic changes in P. antarcticum

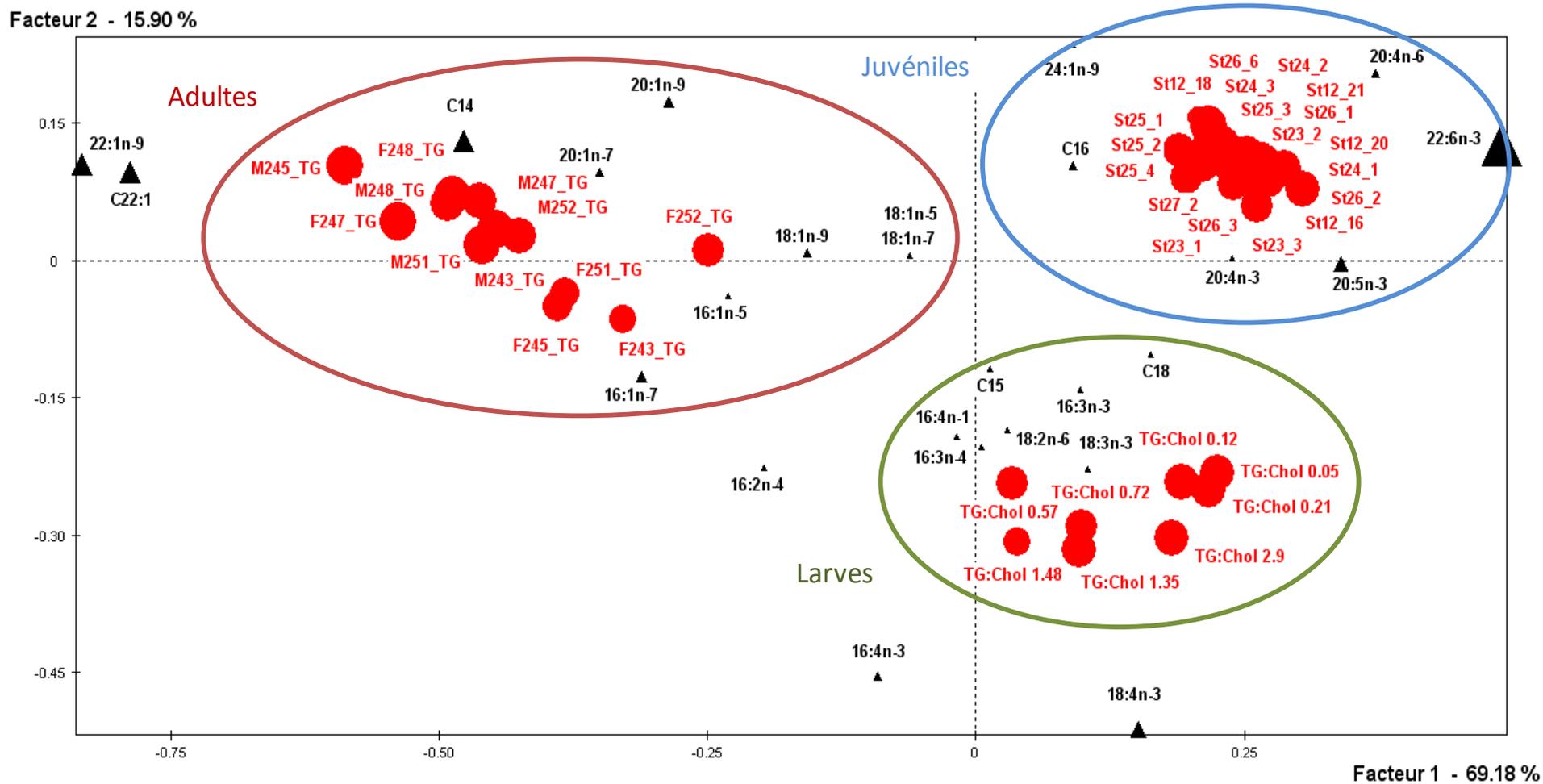


Figure 51: AFC des TG des larves, juvéniles et adultes de *P. antarcticum*.

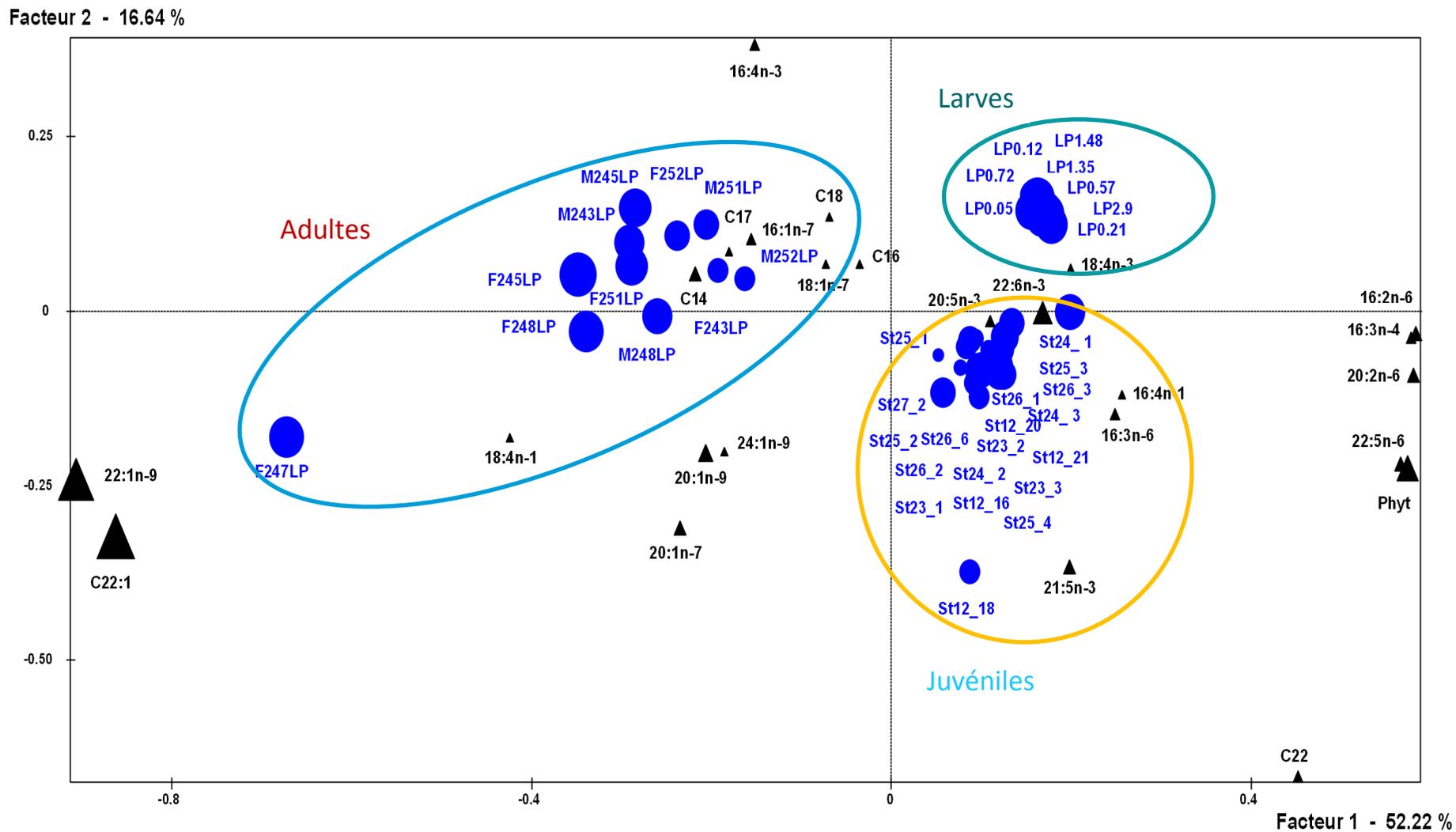


Figure 52: AFC des LP des larves, juvéniles et adultes de *P. antarcticum*.

5.3.2 Comparaison de la signature du prédateur à celle de sa proie

Nous avons utilisé une analyse discriminante OPLS afin de comparer la signature de *P. antarcticum* à celle de ses proies potentielles. La régression PLS est une méthode multivariée pour évaluer la réponse entre une matrice des descripteurs X et une matrice de réponse Y. La régression OPLS est une extension des régressions PLS qui intègre une correction orthogonale (voir Chapitre II).

Discriminant Analysis (OPLS-DA) to compare lipids of predator and prey

Le tri des petites espèces de zooplancton, proies potentielles des larves de *P. antarcticum* tels que *Oithona sp*, n'a pas pu être fait lors des différentes campagnes océanographiques. Ceci est dû aux fortes concentrations en phytoplancton lors de l'été austral et aux conditions sur le terrain qui limitent le tri et l'identification des petites espèces sur le bateau. Ne possédant pas la signature lipidique des proies des larves de *P. antarcticum*, l'analyse OPLS est effectuée uniquement sur les juvéniles et les adultes. Pour cela, les proies et la POM ont été classées en six groupes :

- Matière organique particulaire : POM
- Copépodes omnivores/carnivores: *C. propinquus*, *C. acutus*, *P. antarctica*
- Copépode herbivore : *R. gigas*
- Euphausiacés : *E. superba*, *E. crystallorophias*
- Ptéropodes : Gymnosomes et *Limacina sp.*
- Œufs planctoniques

Comme certaines espèces de zooplancton se caractérisent par un régime omnivore, les espèces préférentiellement herbivores qui peuvent éventuellement avoir un régime omnivore sont identifiées dans le texte comme « omnivores/herbivores ». Au contraire, les espèces principalement carnivores qui se nourrissent occasionnellement (par exemple en période de bloom) de phytoplancton sont identifiées en tant que « omnivores/carnivores ».

La première étape de l'analyse était de tester la discrimination des proies entre elles en fonction des groupes définis ci-dessus. Le tableau de classification montre que les proies sont discriminées entre elles à 100%, ce qui permet de valider le modèle. Le résultat de cette OPLS est présenté en [Figure 53](#). Les trois premières fonctions discriminantes illustrées sur le

graphe en 3D rendent compte de 57% de la variance. L'ellipse du dessin indique les limites de prédiction du modèle (voir Chapitre II : Matériels & méthodes). Nous retrouvons les caractéristiques de *R. gigas* évoquées précédemment avec une signature proche de la matière organique particulaire (POM) ce qui indique un régime plutôt herbivore. *R. gigas* se différencie ainsi des autres copépodes omnivores (*C. acutus*, *C. propinquus* et *P. antarctica*). Les deux espèces d'euphausiacés avec des signatures semblables se différencient bien également des autres groupes. De la même manière les œufs et les ptéropodes ont des profils bien discriminés.

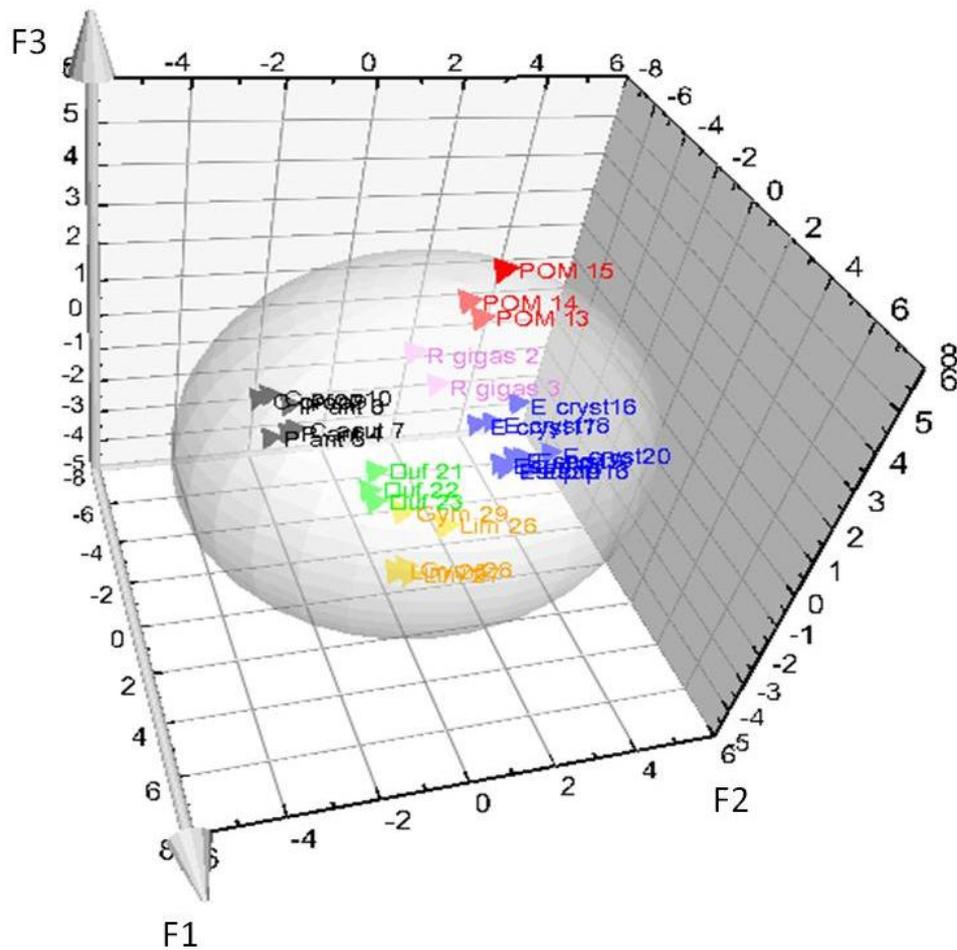


Figure 53: Analyse discriminante OPLS représentant sur les trois premiers axes factoriels les proies potentielles de *P. antarcticum*. F1, F2, F3 : fonctions discriminantes. (Rouge) POM : Matière organique particulaire. (Rose) Copépode herbivore : *R. gigas*. (Bleu) Euphausiacés : *E. superba*, *E. crystallorophias*. (Vert) Œufs planctoniques. (Orange) Ptéropodes : Gymnosomes et Limacines. (Noir) Copépodes omnivores/carnivores: *C. acutus*, *C. propinquus*, *P. antarctica*.

Les analyses OPLS ont été effectuées suivant les différents groupes du tableau afin d'améliorer la qualité de la prédiction. Tenant compte des résultats sur la composition en AG des LP des juvéniles de *P. antarcticum*, nous avons séparé ce groupe en deux : les juvéniles récoltés dans les stations du banc Adélie et ceux de la station 12 (près du bassin George V) et 23 (en bordure du plateau continental). Le résultat de l'OPLS est présenté en Figure 54. Parmi les sept juvéniles analysés, quatre montrent des profils suggérant un lien trophique dominant avec le groupe des euphausiacés, un a un lien trophique avec le groupe des copépodes omnivores et deux individus un lien trophique avec le groupe des ptéropodes (Fisher's Exact test $p=1,1e^{-14}$).

OPLS results: Juveniles are attributed to the euphausiids group

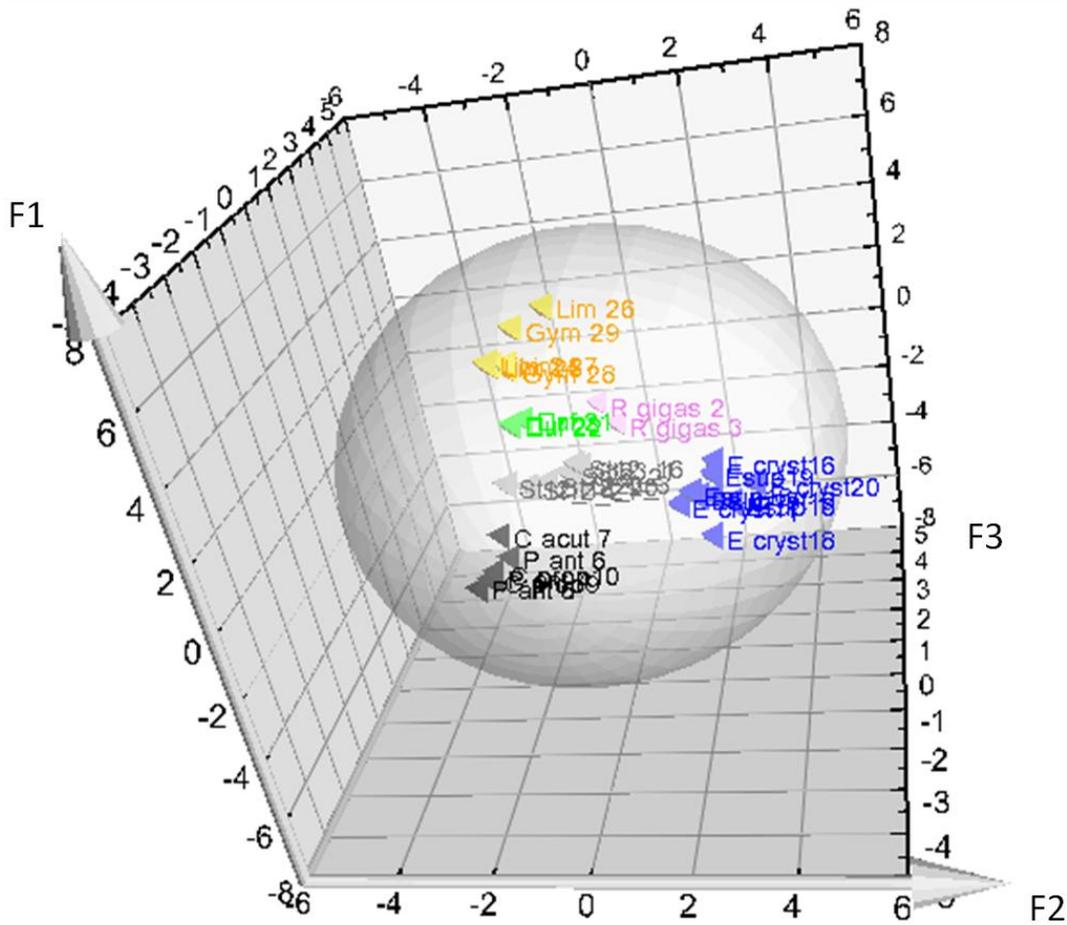


Figure 54: Analyse discriminante OPLS en 3D des juvéniles de *P. antarcticum* en provenance des stations 23 et 12 (Gris). F1, F2, F3 : fonctions discriminantes. (Rose) Copépode herbivore : *R. gigas*. (Bleu) Euphausiacés : *E. superba*, *E. crystallorophias*. (Vert) Œufs planctoniques. (Orange) Ptéropodes : Gymnosomes et Limacines. (Noir) Copépodes omnivores/carnivores: *C. acutus*, *C. propinquus*, *P. antarctica*.

La meilleure représentation de l'OPLS des juvéniles des stations du plateau continental, est le graphe en 2D des fonctions discriminantes 1 et 3 présentées (Figure 55). Parmi les onze juvéniles analysés, sept montrent un lien trophique majeur avec les euphausiacés, deux avec les copépodes omnivores, un avec les ptéropodes et un individu avec le copépode herbivore *R. gigas* (Fisher's Exact test $p = 6,1e^{-18}$).

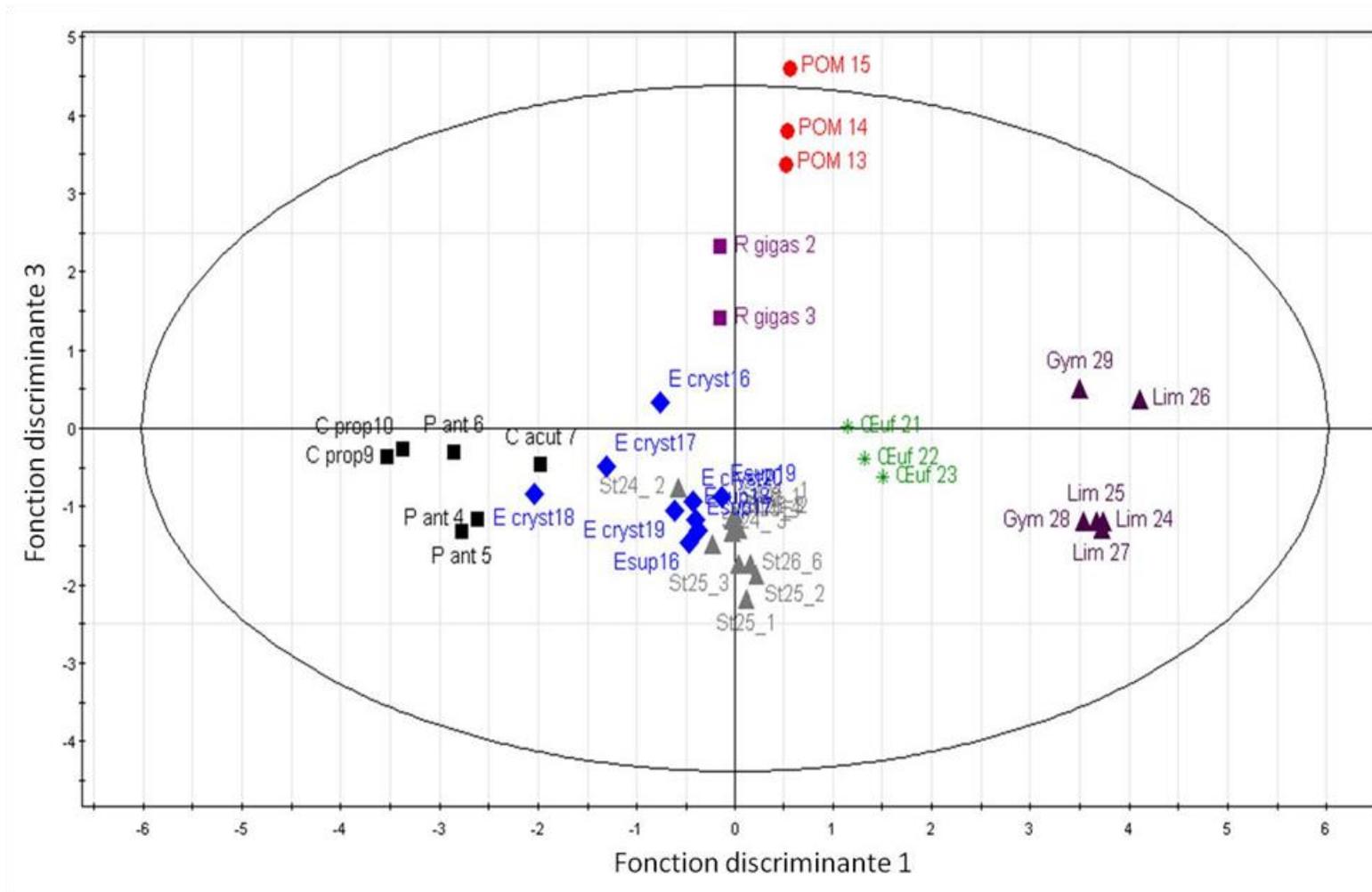


Figure 55: Analyse discriminante OPLS des juvéniles *P. antarcticum* (Gris). Figure en 2D représentant l'axe 1 et 3. (Rouge) POM : Matière organique particulaire. (Rose) Copépode herbivore : *R. gigas*. (Bleu) Euphausiacés : *E. superba*, *E. crystallorophias*. (Vert) Œufs planctoniques. (Violet) Ptéropodes : Gymnosomes et Limacines. (Noir) Copépodes omnivores/carnivores : *C. acutus*, *C. propinquus*, *P. antarctica*.

L'OPLS sur les muscles et le foie des adultes est illustrée dans la

Figure 56 et Figure 57. Le résultat est identique dans les deux tissus : tous les points sont associés au groupe copépodes omnivores comme régime alimentaire dominant (Fisher's Exact test $p = 6,1e^{-18}$).

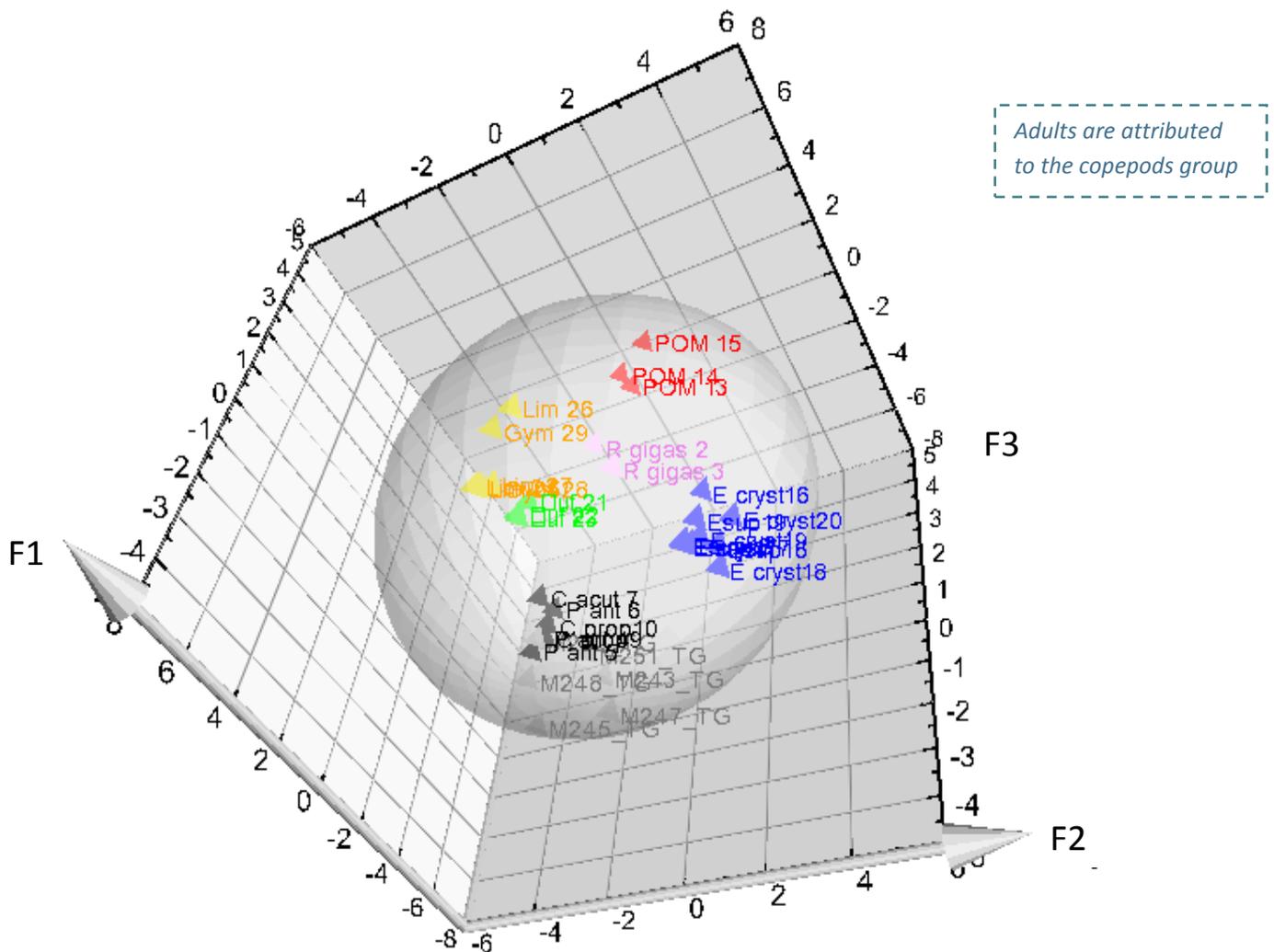


Figure 56 : Analyse discriminante OPLS en 3D des tissus musculaires de *P. antarcticum* (Gris). F1, F2, F3 : fonction discriminante. (Rouge) POM : Matière organique particulaire. (Rose) Copépode herbivore : *R. gigas*. (Bleu) Euphausiacés : *E. superba*, *E. crystallophias*. (Vert) Œufs planctoniques. (Orange) Ptéropodes : Gymnosomes et Limacines. (Noir) Copépodes omnivores/carnivores : *C. acutus*, *C. propinquus*, *P. antarctica*.

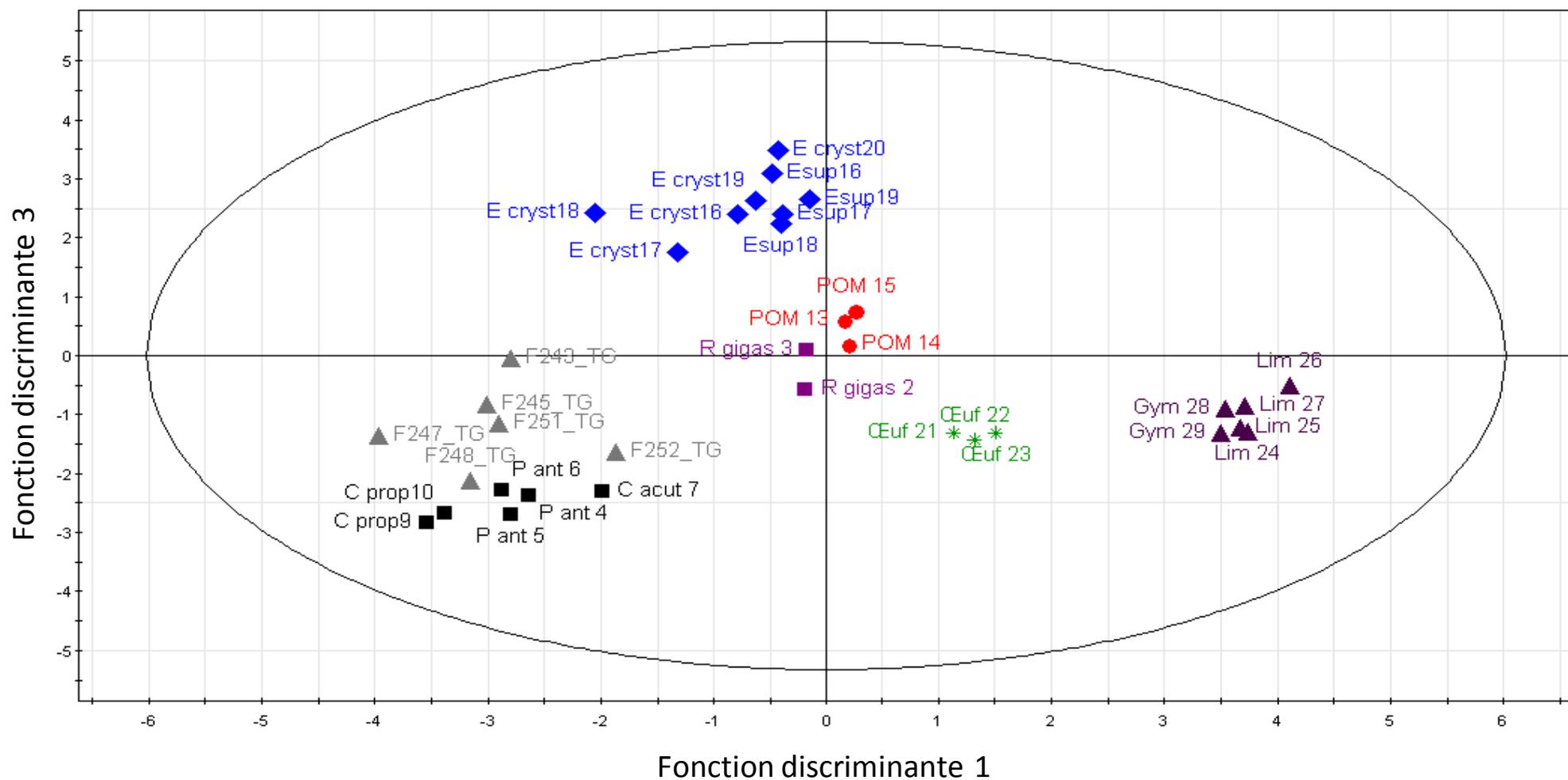


Figure 57: Analyse discriminante OPLS du tissu hépatique des adultes *P. antarcticum* (Gris). Figure en 2D représentant l'axe 1 et 2. (Rouge) POM : Matière organique particulière. (Rose) Copépode herbivore : *R. gigas*. (Bleu) Euphausiacés : *E. superba*, *E. crystallorophias*. (Vert) Œufs planctoniques. (Orange) Ptéropodes : Gymnosomes et Limacines. (Noir) Copépodes omnivores/carnivores : *C. acutus*, *C. propinquus*, *P. antarctica*.

P. antarcticum se nourrit aussi probablement d'autres espèces de copépodes importants telles que *Metridia gerlachei* (Graeve et al. 1994 et résultats des contenus digestifs de cette étude). Nous n'avons pas pu isoler cette espèce pour déterminer sa signature lipidique, cependant, la contribution *M. gerlachei* au régime alimentaire est souvent mal connue car cette espèce ne présente pas de marqueurs trophiques spécifiques (Hagen et al. 2000).

5.4 Discussion

5.4.1 Profil lipidique de *P. antarcticum*

P. antarcticum est un poisson gras comparé à d'autres espèces de Notothénioïdes (Friedrich & Hagen 1994, Hagen et al. 2000). Les principaux lipides de stockage sont les TG qui sont considérés comme un stockage à « court terme ». En effet, des études au niveau de McMurdo Sound (Eastman 1988) ont montré que cette espèce (juvéniles et adultes) sort de l'hiver avec d'importantes réserves énergétiques. Ceci suggère que le stockage sous la forme de TG continue probablement durant l'hiver, et n'est pas uniquement le résultat d'une accumulation saisonnière en été quand la nourriture est abondante. Ainsi *P. antarcticum* serait susceptible de trouver des ressources alimentaires tout au long de l'année. La signature lipidique des larves, juvéniles et adultes de cette étude sont cohérents avec ceux trouvés par Mayzaud et al. (2011) pour la même zone d'étude et par Hubold & Hagen (1997) dans la mer de Weddell. La teneur en lipides totaux (%TL) augmente avec la taille entre les larves et les juvéniles. Le %TL des adultes entiers n'a pas été quantifié, cependant les teneurs en lipides du muscle et du foie suggèrent une augmentation du %TL avec la croissance. Une augmentation de %TL avec l'augmentation de la taille a également été constatée pour les juvéniles entre 50 et 70 mm en mer de Weddell (Friedrich & Hagen 1994).

P. antarcticum seems to be able to feed throughout the year

a) L'état larvaire

La composition en acides gras (AG) des larves a montré de fortes concentrations en DHA tant dans les LP que dans les TG. Ceci suggère que le DHA est incorporé comme lipide membranaire (LP) (Sargent et al. 2002)

mais qu'il peut également être stocké dans les TG et servir comme substrat énergétique. Les PUFA du groupe « omega 3 » (n-3) et notamment le DHA sont impliqués dans le maintien et la structure des membranes biologiques ainsi que dans le développement des fonctions neuronales et visuelles (Sargent et al. 1995). Le DHA est ainsi considéré comme un acide gras essentiel, important dans le développement embryonnaire et impliqué dans la croissance (Izquierdo et al. 2000). La composition en acides gras des LP est connue pour être fortement régulée au niveau génétique (Sargent et al. 1993). Ceci peut expliquer les changements relativement faibles dans les acides gras des LP entre les larves et les juvéniles. De la même façon, la composition en acides gras des LP des larves de cette espèce entre 2008 et 2010 est en accord avec celle reportée par Tavernier et al. (2011) pour l'étude préliminaire effectuée sur larves récoltées en 2007 illustrant encore une fois la régulation génétique de la structure des lipides membranaires.

Polar lipids are regulated by genetics

L'étude des LP des larves a été complétée par l'étude de certains AG qui sont considérés comme essentiels (AGE) ou indispensables car ils ne sont pas synthétisés par l'organisme. Des carences dans la proportion relative des AGE entraînent un ralentissement de la croissance et une diminution de l'efficacité alimentaire sur de nombreuses larves de poissons d'eau douce (truite, saumon, anguille, carpe, tilapia) et marines (turbot, daurade) (Guillaume et al. 1999). Les acides gras DHA, l'EPA et l'acide arachidonique (AA : C20 :4n-6) sont reconnus comme étant essentiels pour la survie (pour l'AA) et la croissance (pour le DHA et l'EPA) (Izquierdo et al. 2000). En effet, lorsque l'on regarde les rapports entre les AGE des LP des larves, on constate de fortes valeurs de DHA : EPA pour les rapports TG :Chol faibles (< 0.3). Ceci entraîne de forts rapports EPA :AA pour les larves avec les rapports TG :Chol les plus élevés. Si les niveaux optimaux de ces acides gras et l'équilibre entre les AGE restent encore mal connus, il a été suggéré suite à des expériences en aquaculture qu'un rapport DHA : EPA de 2 :1 est favorable au développement et la croissance larvaire (Reitan et al. 1994, Sargent et al. 1999). Des larves qui allouent toute l'énergie à la croissance ont par conséquent des TG :Chol faibles. L'étude approfondie des acides gras essentiels dans les lipides membranaires (LP) et leur association au rapport TG :Chol ouvre une nouvelle porte d'exploration en tant qu'indices de condition pour cibler les individus à jeun.

Balance between essential fatty acids (AGE) is related to growth

EFA are related to the condition of fish larvae

A la différence des LP qui sont régulés génétiquement et qui sont donc plus stables, les TG reflètent véritablement les apports alimentaires. La variabilité interannuelle implicite à l'analyse des TG des larves (analyse des acides gras avec des larves de 2008-2010), doit également être prise en

compte. Les faibles rapports (TG :Chol < 0,3) proviennent de janvier 2010, alors que les rapports moyens ont été observés en février 2008 et le rapport le plus fort (TG :Chol 2,9) en 2009. L'arrivée du bloom étant légèrement variable d'une année sur l'autre en fonction de la couverture des glaces, les marqueurs « dinoflagellés » ou « diatomées » observés peuvent être issus d'un échantillonnage plus ou moins tôt suivant le calendrier des blooms de phytoplancton en fonction de l'année. De ce fait, il est difficile de déterminer si les différences de régime alimentaire observées entre les larves avec un TG :Chol < 0.3 et les autres groupes, sont un reflet de la variabilité interannuelle ou la conséquence des différents rapports TG :Chol. Cependant, la présence des marqueurs phytoplancton confirment que le phytoplancton observé dans les contenus digestifs des larves n'est pas uniquement ingéré, mais qu'il est en effet assimilé par l'organisme. Le groupe des larves TG :Chol 1,48 se distingue des autres groupes par de forts taux en C14 :0 des TG et des LP. De forts taux de C14 :0 ont été observés au niveau du glacier du Mertz (MGT) conformément à ce qu'a obtenu Tavernier et al. (2012) pour des larves capturées en 2007. Il semblerait que des fortes valeurs en C14 soient géographiquement associées au MGT et soient relativement stables d'une année sur l'autre.

Phytoplankton is part of the diet of P. antarcticum larvae

b) Les juvéniles

Les juvéniles de *P. antarcticum* présentent une forte variabilité au niveau des classes des lipides et cette variabilité se retrouve au niveau des acides gras. La variance expliquée par les deux premiers axes de l'AFC des AG des LP des juvéniles est relativement faible (44%). La signature des LP des juvéniles est relativement homogène, cependant les axes opposent les individus récupérés sur le banc Adélie de ceux récupérés au niveau du bassin George V et en bordure du plateau continental. Il semblerait donc qu'il y ait des différences géographiques des lipides membranaires.

Juveniles are carnivorous and feed mainly on euphausiids larvae

Au niveau des TG, aucune distinction en fonction de la station de prélèvement n'a été identifiée. Ceci suggère que la variabilité interindividuelle de régime alimentaire est supérieure à la variabilité spatiale. Certains individus se caractérisent par des monoènes en C20 et C22 indiquant que des copépodes du genre *Calanus* font partie des proies consommées. D'autres individus se caractérisent par des indices de carnivorie élevés, non associés aux marqueurs liés aux *Calanus*, mais étant probablement liés aux euphausiacés.

c) Les adultes

Deux tissus ont été analysés pour les adultes : le muscle et le foie. Ces deux tissus ont une intégration temporelle différente des conditions trophiques. En effet, chez les poissons, la synthèse des AG s'effectue essentiellement dans le foie. L'analyse des AG du foie intègre des conditions trophiques récentes. Au contraire, les AG du muscle correspondent aux lipides de stockage et reflètent les conditions à plus long terme (Guillaume et al. 1999). Les profils lipidiques de ces deux tissus étant pratiquement identiques, cela signifierait que le régime alimentaire a été relativement constant au cours des jours précédents la capture. Les marqueurs du genre *Calanus* sont présents et indiquent la contribution des ces copépodes au régime alimentaire des adultes.

Adults feed mainly on copepods

5.4.2 Profil lipidique des proies potentielles

Basé sur des expériences contrôlées au laboratoire, il est généralement accepté que les AG du phytoplancton soient pour la plupart incorporés sans grande modification de la part des phytophages (Dalsgaard et al. 2003). Ceci est particulièrement vrai pour les copépodes herbivores des hautes latitudes qui accumulent de grandes quantités de lipides. Cette accumulation est une adaptation à la forte saisonnalité et à un apport en nourriture très ponctuel au moment du bloom (Lee et al. 2006, Graeve et al. 1994). La POM (en tant que proxy de la signature du phytoplancton) et *R. gigas* ont des profils similaires, ils partagent les mêmes acides gras principaux (>1%) ce qui est en accord avec un comportement plutôt herbivore au moment du bloom. Ainsi, il a été suggéré que *R. gigas* est herbivore au moment du bloom mais qu'il peut s'orienter vers d'autres proies lorsque les algues deviennent rares.

R. gigas: herbivorous during phytoplankton bloom

Les copépodes riches en cires, tels que *C. acutus* et *P. antarctica* se caractérisent par de fortes teneurs en acide oléique (C18 :1n-9) (Hagen et al. 1995) ce qui limite l'utilisation de C18 :1n-9 comme marqueur trophique. De façon surprenante, les teneurs en acides gras mono insaturés tels que le C20 :1n-9 ou C22 :1n-11 sont très faibles (1-2%) chez *C. acutus* par rapport aux valeurs observées par Falk-Petersen et al. (1999) au niveau de la mer de Lazarev (16-19% et 5-10% respectivement). *C. acutus* est connu pour être un copépode herbivore (Graeve et al. 1994, Falk-Petersen et al. 1999). Les niveaux faibles observés de C18 :4n-3 chez *C. acutus*, accompagnés des fortes valeurs en EPA :DHA et C16 :1n-7

C. acutus: herbivorous during phytoplankton

suggèrent en effet une dominance des diatomées dans le régime alimentaire de cette espèce. Au contraire, le copépode *P. antarctica* est connu pour être principalement carnivore (Hopkins 1987), ce qui est en accord avec les fortes valeurs observées de l'indice de carnivorie (C18 :1n-9/C18 :1n-7). Finalement, le profil lipidique de *C. propinquus* qui stocke des TG et des WE se distingue pour avoir des valeurs de C22 :1n-9 et C22 :1n-11 plus élevées que *C. acutus* ainsi que de très faibles valeurs de C20 :1n-9. *C. propinquus* est considéré comme « opportuniste » (Falk-Petersen et al. 1999) cependant des marqueurs caractéristiques du phytoplancton n'ont pas été clairement identifiés.

*P. antarctica: carnivore
copepod*

*C. propinquus:
opportunistic feeder*

E. crystallorophias, est abondant sur le plateau continental Est-antarctique (Vallet et al. 2011) alors qu'*E. superba*, est surtout abondant au delà du plateau continental (Nicol et al. 2000). La composition en acides gras de ces deux espèces est très semblable. La signature lipidique d'*E. crystallorophias* est en accord avec celle trouvée par Falk-Petersen et al. (1999) dans la mer de Lazarev. Des marqueurs de diatomées (EPA :DHA >1, C16 :0, C16 :1n-7) et de carnivorie (C18 :1n-9 > C18 :1n-7) sont observés pour les deux espèces et indiquent un régime omnivore. L'absence ou les très faibles valeurs des marqueurs C20 :1 et C22 :1 indiquent que les copépodes du genre *Calanus* ne sont pas des proies dominantes pour ces deux espèces (Fricke et al. 1984, Mayzaud et al. 1998, Cripps et al. 1999). Les fortes concentrations en acide oléique (C18 :1n-9 par rapport à C18 :1n-7) chez *E. crystallorophias* suggèrent un régime prédominant omnivore/carnivore (Dalsgaard et al. 2003) vis-à-vis du régime omnivore/herbivore de *E. superba*.

*E. crystallorophias has a
more omnivorous diet
than E. superba*

La signature des ptéropodes antarctiques a été relativement peu étudiée (Kattner et al. 1998, Phleger et al. 1999a). Les ptéropodes, tout comme les salpes, cnidaires ou cténophores accumulent généralement peu de réserves lipidiques (Phleger et al. 2001). Les deux groupes analysés dans cette étude présentent des marqueurs de phytoplancton en accord avec un régime herbivore.

Pteropods are herbivorous

5.4.3 Application des acides gras dans l'étude du réseau trophique de *P. antarcticum*

L'utilisation des marqueurs trophiques chez le poisson ou chez les animaux des niveaux trophiques supérieurs sont souvent moins évidents que sur le

zooplancton et sont plus difficiles à interpréter. L'utilisation des méthodes multivariées s'est avérée particulièrement utile pour résoudre les interactions trophiques entre ces organismes (Iverson et al. 1997, Smith et al. 1997, Budge et al. 2006a). Cela dit et comme évoqué en 1989 par Fraser :

« *To clarify the transfer of lipid biomarkers up to the food web, the availability of tracer lipids in algae and zooplankton prey of larval fish must be established before these tracers may be employed either quantitatively or qualitatively* »

La phrase ci-dessus, souligne l'importance de continuer l'effort d'échantillonnage des petites proies zooplanctoniques afin de caractériser les acides gras de ces espèces et de mieux comprendre les transferts énergétiques en provenance des larves de poisson. Pour de nombreuses espèces zooplanctoniques, des informations sur les niches trophiques occupées peuvent être obtenues par le couplage des classes de lipides et des acides gras (Sargent & Falk-Petersen 1988, Falk-Petersen et al. 1999, Dalsgaard et al. 2003). Les différents profils d'AG des copépodes reflètent différentes stratégies alimentaires. *C. propinquus* se nourrit principalement de phytoplancton lors du bloom mais est connu pour passer à un régime omnivore en fonction de la disponibilité de proies (Kattner & Hagen 1995). *C. acutus* et *R. gigas* sont principalement herbivores et *P. antarctica* est carnivore et peut occuper des niveaux trophiques particulièrement élevés (Giraldo et al. 2011).

Fatty acids reflects different feeding strategies

Les changements dans la composition en AG des triglycérides sont souvent reliés au type d'interactions trophiques développées par l'organisme (Dalsgaard et al. 2003). Ainsi, l'analyse des AG des TG des larves, juvéniles et adultes reflète le changement de régime alimentaire qui accompagne la croissance. Les juvéniles analysés dans cette étude sont des juvéniles d'âge 1, les marqueurs phytoplanctoniques et l'indice de carnivorie que l'on observe sont probablement le reflet d'un changement progressif vers des régimes de plus en plus carnivores avec la croissance (Mayzaud et al. 2011). La faible contribution des copépodes, d'après les AG, au régime alimentaire des juvéniles peut s'expliquer par une contribution plus importante des jeunes stades d'euphausiacés dans les jours précédant la pêche. Le résultat des analyses OPLS montre en effet qu'une partie des juvéniles se nourrit de copépodes mais que la plupart se nourrissent d'euphausiacés. Par ailleurs, sur les contenus digestifs des juvéniles, les

Fatty acids reflect ontogenetic changes in diet composition of *P. antarcticum*

appendiculaires ressortent comme une des proies la plus souvent rencontrée. La caractérisation du profil lipidique des appendiculaires est nécessaire pour évaluer la réelle contribution de ce groupe au régime alimentaire des juvéniles de *P. antarcticum*. Les différentes niches écologiques occupées par les différents stades de développement de *P. antarcticum* (larves en surface et descente en profondeur avec la croissance, Chapitre IV) expliquent en partie les différences de régimes alimentaires observées. Les larves d'*E. crystallophias* sont généralement abondantes près des côtes et dans les premiers 200m (Vallet et al. 2011) alors que les adultes sont présents en profondeur et plus au large (Radtke et al. 1993). La contribution des copépodes au régime alimentaires des adultes est en accord avec les contenus digestifs de cette étude et ce qui a été répertorié dans la littérature (voir annexe 1). L'utilisation des classes des lipides et des AG apparaît comme un outil intéressant pour résoudre les interactions trophiques complexes de l'écosystème antarctique. Dans l'étude du régime alimentaire, le couplage des lipides à d'autres méthodes (tels que les contenus digestifs ou les isotopes stables) aide à clarifier les relations trophiques souvent complexes des niveaux supérieurs tels que les poissons.

Juveniles feed on E. crystallophias abundant at the first 200 m

FA: usefull to study complex trophic interactions in Antarctic ecosystems

Chapitre VI

6. Changements ontogéniques du régime alimentaire des premiers stades de développement de *P. antarcticum*: couplage isotopes stables et contenus digestifs (Giraldo et al. 2011)


ELSEVIER

Available online at www.sciencedirect.com

Polar Science 5 (2011) 252–263


NIPR
National Institute of Polar Research
<http://ees.elsevier.com/polar/>

Ontogenic changes in the feeding ecology of the early life stages of the Antarctic silverfish (*Pleuragramma antarcticum*) documented by stable isotopes and diet analysis in the Dumont d’Urville Sea (East Antarctica)

Carolina Giraldo^{a,b}, Yves Cherel^c, Carole Vallet^{d,e,f}, Patrick Mayzaud^{a,b}, Eric Tavernier^{f,g}, Masato Moteki^h, Graham Hosieⁱ, Philippe Koubbi^{a,b,*}

Biologists have long relied upon gut content analysis to investigate predator-prey interactions (Hyslop 1980) as this approach gives a “snapshot” on prey items eaten at a particular time. From this method, *P. antarcticum* larvae have mostly been documented as feeding on zooplankton species, mainly copepods (Takahashi & Nemoto 1984, Kellermann 1987, Granata et al. 2009, Hubold and Hagen, 1997) but also on phytoplankton (Koubbi et al. 2007a, Vallet, Labat, et al. 2011), while juveniles have been documented as feeding upon copepods, euphausiids, amphipods and even chaetognaths (Hubold 1985, Hubold & Ekau 1990). An indirect approach using the stable isotope method has also been used over the past 30 years to elucidate patterns in food webs. The value of this application is the fact that stable isotopes ratios of consumers reflect those of their diet in a predictable manner (Rau et al. 1982, Wada et al. 1987, Fry 1988, Hobson & Clark 1993). Carbon and nitrogen isotope compositions ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) differ between organisms and their prey because of a selective retention of heavy isotopes and excretion of the light isotopes

(Michener & Schell 1994). Because stable isotopes dynamics are a long-term process, the stable isotope ratio in tissue reflects the diet over a period from weeks to months, depending on the protein turnover rate of the analysed tissues (Tieszen et al. 1983). In the case of fish muscle samples, this temporal integration is estimated to be amount to several days to months depending on fish growth rates (Herzka 2005).

Stable-carbon signatures ($\delta^{13}\text{C}$) vary little along the food chain, approximately 0.8‰ per trophic level (Minagawa & Wada 1984, Owens 1987) and are mainly used to indicate the foraging habitats of predators, including fish. Carbon values have been used to characterize fish habitat in marine ecosystems and discriminate between inshore/benthic species from offshore/pelagic species (Pinnegar & Polunin 2000, Cherel et al. 2011). In estuarine ecosystems, $\delta^{13}\text{C}$ values differentiate fish from the upper, middle and lower zones of the estuary (Riera et al. 1996, Pasquaud et al. 2008) and are also a useful tool to investigate fish movements and migrations (Limburg 1998, Bardounet & Riera 2005). Stable-nitrogen signatures ($\delta^{15}\text{N}$) are mainly used to establish trophic relationships (Rau et al. 1982, Hobson & Montevecchi 1991, Hobson & Welch 1992). These results support the generalization that, on average, a 3‰ enrichment in $\delta^{15}\text{N}$ values accompanies each trophic step (DeNiro & Epstein 1981, Peterson & Fry 1987, Tieszen & Boutton 1989, Michener & Schell 1994, Garcia et al. 2007). This enrichment could be explained by the fractionation of nitrogen-isotopes during the production of ammonia, urea or uric acid. ^{14}N is preferentially excreted (Minagawa & Wada 1984) and consequently, a high ratio of nitrogen-isotopes indicates a high trophic position (Hobson & Welch 1992).

The Antarctic silverfish probably undergoes ontogenic changes in diet, and may therefore occupy a number of trophic levels in the course of their life history, as demonstrated for other fish species (Polis & Strong 1996). Also from otolith analysis, *P. antarcticum* is believed to have a planktonic existence for the early part of its life, and then to switches to an offshore pelagic life style (Radtke et al. 1993). Food resource partitioning was documented between larval and one year old juvenile using gut content analysis (Kellermann 1987) demonstrating that both developmental stages fed on different size fractions of zooplankton with negligible overlap. Zooplankton taxa documented as part of the diet of *P. antarcticum* were considered in this study as potential prey. Other Antarctic species such as chaetognaths, jellyfish and polychaetes have been documented as carnivorous (Froneman & Pakhomov 1998) and were studied as potential competitors for *P. antarcticum*. By combining gut content and stable

isotope approaches we wanted to determine (1) diet shifts between *P. antarcticum* larvae and juveniles, (2) the trophic position of larvae and juveniles and their relationship in the East Antarctic food-web ecosystem, (3) and finally, are larvae and juveniles foraging in different habitats as suggested by previous analysis?

6.1 Stable isotopes analysis

The following table summarizes the fish and zooplankton species used for stable isotopes analysis (Table 12).

Tableau 12: Fish and zooplankton sampling from the *Umitaka Maru* (2008) and *I’Astrolabe* (2010) cruises for stable isotope analysis.

| Species | Stable isotopes | | Tissue | Sampling stations | Date (jj/mm/yyyy) |
|--|-----------------|-------------|---------------------------------|----------------------------|--|
| | <i>n</i> | SL (mm) | | | |
| Fish | | | | | |
| <i>Pleuragramma antarcticum</i> | | | | | |
| Small larvae (<i>I’Astrolabe</i>) | 15 | 10.1 ± 0.6 | Whole body (five larvae pooled) | AS 508 (St. 12) AS 516 | 13/01/2010 21/01/2010 |
| Larvae (<i>Umitaka Maru</i>) | 53 | 19.1 ± 2.5 | Whole body | 10–13, 24, 42 | 06/02/2008–11/02/2008 |
| Juveniles (<i>Umitaka Maru</i>) | 76 | 74.3 ± 15.0 | Muscle | 10–12, 42 | 06/02/2008–11/02/2008 |
| Potential prey species (<i>I’Astrolabe</i>) | | | | | |
| POM (Phytoplankton) | 3 | — | Filters | AS 507 AS 514 AS 516 | 12/01/2010 19/01/2010 21/01/2010 |
| Amphipod | | | | | |
| <i>Themisto gaudichaudii</i> | 1 | 16.8 | Whole body | AS 504 | 11/01/2010 |
| Copepods | | | | | |
| <i>Paraeuchaeta antarctica</i> | 10 | ~10 | Whole body (pooled) | AS 512 | 17/01/2010 |
| Euphausiid | | | | | |
| <i>Euphausia crystallorophias</i> | | | | | |
| Larvae | 3 | 9.9 ± 0.4 | Whole body | AS 513 | 17/01/2010 |
| Juveniles | 3 | 30 ± 0.2 | Whole body | AS 513 | 17/01/2010 |
| Mollusc | | | | | |
| Thecosomes pteropods | 6 | 17.1 ± 1.4 | Whole body | AS 504 | 11/01/2010 |
| Gymnosome pteropods | 1 | 8 | Whole body | AS 504 | 11/01/2010 |
| Competitors (<i>I’Astrolabe</i>) | | | | | |
| Chaetognath | | | | | |
| <i>Eukrohnia hamata</i> | 3 | 47.6 ± 1.8 | Whole body (pooled) | AS 504 | 11/01/2010 |
| <i>Sagitta gazellae</i> | 4 | 80.9 ± 1.0 | Whole body | AS 504 | 11/01/2010 |
| Cnidarian | | | | | |
| Jellyfish | 1 | — | Tentacle | AS 512 | 17/01/2010 |
| Jellyfish | 1 | — | Tentacle | AS 509 | 14/01/2010 |
| Jellyfish | 1 | — | Tentacle | AS 508 | 13/01/2010 |
| Siphonophores | 3 | 24.7 ± 0.4 | Whole body | AS 504 | 11/01/2010 |
| Polychaete | | | | | |
| <i>Tomopteris</i> sp. | 1 | 81.2 | Small fraction | AS 512 | 17/01/2010 |

6.2 Results

6.2.1 Size classes

Fish were between 8.7 and 95.8 mm SL. The size class distribution of larvae collected in 2008 and 2010 were significantly different (Kolmogorov-Smirnov Test, $P < 0.05$) with an average standard length (SL) of 10.1 ± 0.6 mm for individuals collected in 2010 and of 19.1 ± 2.5 mm SL for those collected in 2008. To allow comparison, samples from 2010 are referred in this study as “small larvae” and samples from 2008 only as larvae. Juveniles had average SL of 74.3 ± 15.0 mm.

6.2.2 Stable isotope analysis

a) *Pleuragramma antarcticum*

Nitrogen values ranged from 7.2‰ for fish larvae to 10.1‰ for fish juveniles (Figure 58, Table 13). There was no significant difference in $\delta^{15}\text{N}$ values between “small larvae” and larvae (Mann-Whitney-Wilcoxon Test, $W = 3.17$, $P > 0.05$). Juveniles were segregated from larvae stages (Kruskal-Wallis Test, $H = 96.3$ $P < 0.05$) with a difference of $\sim 3\%$ in $\delta^{15}\text{N}$ values reflecting one trophic level of difference between these developmental stages.

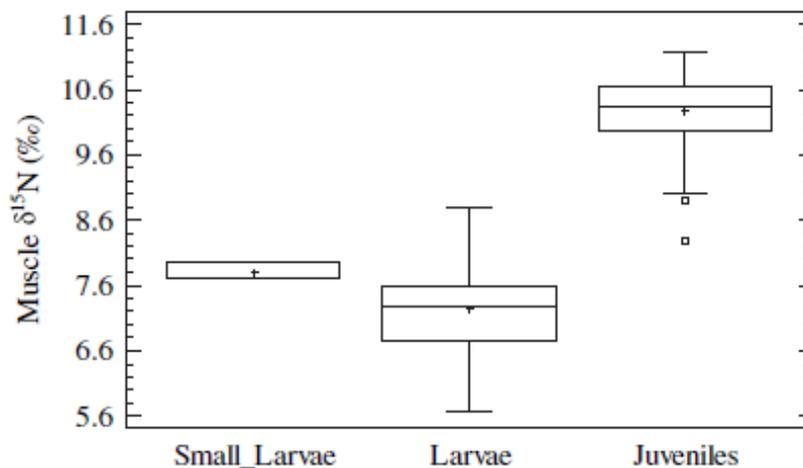


Figure 58: Nitrogen isotopic signature of early life stages of *P. antarcticum*. The upper and lower bars of the box represent the first and third quartiles, respectively. Therefore, the length of the box equals the interquartile range (IQR). The horizontal line inside the box indicates the location of the median. Vertical lines are drawn from each side of the box and extend to the most extreme

observations that are no farther than 1.5 IQRs from the box. Observations farther than 1.5 IQRs from the box are shown as individual points.

A positive relationship was also found between length (SL, mm) and $\delta^{15}\text{N}$ of *P. antarcticum* (logarithm regression model, coefficient of regression 2, correlation coefficient 0.90, $R^2 = 81.6$, Figure 59). The following equation is derived from the model:

$$\delta^{15}\text{N} = 1.5 + 2 * \ln(\text{SL})$$

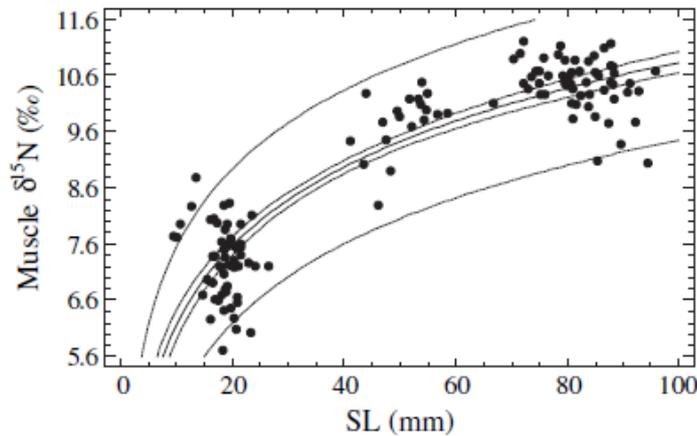


Figure 59: Logarithm regression model between $\delta^{15}\text{N}$ and standard length (SL). The plot shows the least squares regression line and two sets of limits. The inner limits provide 95% confidence intervals. The outer dotted lines are 95% prediction limits for new observations.

Carbon values were low for all specimens; $\delta^{13}\text{C}$ ranged from -26.4 to -23.4‰, with larvae having the greatest range of values compared to juveniles. Average $\delta^{13}\text{C}$ values were -25‰, -26.6‰ and -25.3‰ for small larvae, larvae and juveniles, respectively. A significant difference was found between “small larvae” and larvae in $\delta^{13}\text{C}$ values (Mann-Whitney-Wilcoxon Test, $W = -60.5$, $P < 0.05$). Larvae were also segregated when compared to juveniles and small larvae simultaneously (Kruskal-Wallis test, $H = 25.75$, $P < 0.05$) (Figure 60, Table 13).

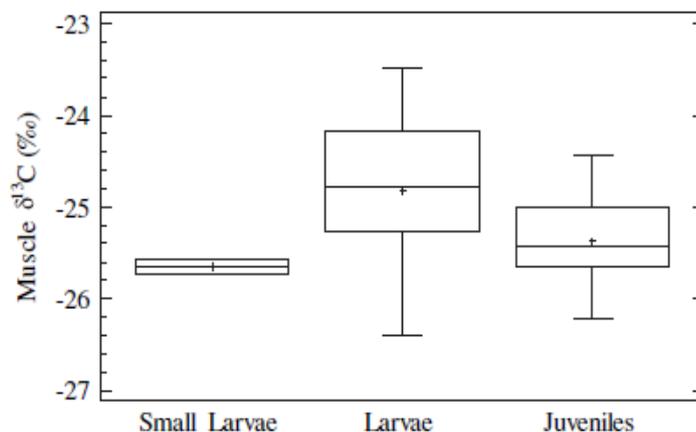


Figure 60: Carbon isotopic signature of early life stages of *P. antarcticum*

Tableau 13: Isotopic signature of *Pleuragramma antarcticum*, potential prey and competitor species. Values are given as X \pm SD in‰. Three different but unidentified species of jellyfish were analyzed, the AS (number) refer to l'*Astrolabe* cruise and the sampling station.

| Species | Age | $\delta^{15}\text{N}$ (‰) | $\delta^{13}\text{C}$ (‰) | C:N |
|-----------------------------------|--------------|---------------------------|---------------------------|---------------|
| POM (Phytoplankton) | | 2.0 \pm 0.2 | -29.5 \pm 0.2 | 5.4 \pm 0.2 |
| Fish | | | | |
| <i>Pleuragramma antarcticum</i> | Small larvae | 7.8 \pm 0.1 | -25.0 \pm 0.0 | 3.2 \pm 0.0 |
| | Larvae | 7.2 \pm 0.4 | -26.6 \pm 0.7 | 3.1 \pm 0.0 |
| | Juveniles | 10.1 \pm 0.4 | -25.3 \pm 0.2 | 3.2 \pm 0.0 |
| Potential prey species | | | | |
| Amphipods | | | | |
| <i>Themisto gaudichaudii</i> | Adults | 9.2 | -26.2 | 3.7 |
| Copepods | | | | |
| <i>Paraeuchaeta antarctica</i> | Adults | 10.2 | -25.6 | 3.5 |
| Euphausiids | | | | |
| <i>Euphausia crystallorophias</i> | Juveniles | 6.9 \pm 0.1 | -24.4 \pm 0.0 | 3.5 \pm 0.0 |
| <i>Euphausia crystallorophias</i> | | 6.4 \pm 0.2 | -27 \pm 0.1 | 4.1 \pm 0.0 |
| Molluscs | | | | |
| Thecosomes pteropods | — | 4.3 \pm 0.6 | -25.7 \pm 0.4 | 3.6 \pm 0.0 |
| Gymnosome pteropods | — | 6.2 | -25.0 | 3.5 |
| Competitors | | | | |
| Chaetognaths | | | | |
| <i>Eukrohnia hamata</i> | — | -25.5 \pm 0.0 | 8.1 \pm 0.1 | 3.3 |
| <i>Sagitta gazellae</i> | — | -24 \pm 0.8 | 9.2 \pm 0.5 | 3.2 \pm 0.0 |
| Cnidarians | | | | |
| Jellyfish (AS 512) | — | -24.0 | 8.9 | 3.3 |
| Jellyfish (AS 509) | — | -24.0 | 9.3 | 3.0 |
| Jellyfish (AS 508) | — | -24.4 | 5.3 | 3.0 |
| Siphonophores | — | -23.9 \pm 0.4 | 6.6 \pm 0.9 | 3.1 |

There was a significant difference in $\delta^{13}\text{C}$ values between sampling stations reflecting spatial variability, for both larvae (Kruskal-Wallis Test, $H = 32.41$, $P < 0.05$) and juveniles (Kruskal-Wallis test, $H = 26.28$, $P < 0.05$).

b) Potential prey and competitor species

The isotopic signature of potential prey and competitor species is summarized in [Table 13](#). The nitrogen isotopic signature of phytoplankton from water samples was 2.8‰. For zooplankton species, nitrogen values enclosed a 5.9‰ difference and ranged from 4.3‰ for thecosome pteropods (*Clio* sp.) to 10.2 for the large copepod *Paraeuchaeta antarctica*. The euphausiid *Euphausia crystallorophias* and gymnosome pteropods had average values around 6‰. The amphipod *Themisto gaudichaudii*, and the chaetognaths *Sagitta gazellae* and *Eukrohnia hamata* had all $\delta^{15}\text{N}$ values > 8‰ and jellyfish had $\delta^{15}\text{N}$ values from 5.3 to 9.3‰. Nitrogen values were significantly different between species (Kruskal-Wallis, $H = 25.70$, $P < 0.05$).

Average carbon values of phytoplankton were -29.5‰. Zooplankton species enclosed a 2.3‰ $\delta^{13}\text{C}$ difference from -26.2‰ for *T. gaudichaudii* to -23.9‰ for siphonophores. Two groups were segregated by $\delta^{13}\text{C}$: the first group had average $\delta^{13}\text{C}$ values around -24‰ (cnidarians, *S. gazellae*, *E. crystallorophias*) and the second group average $\delta^{13}\text{C}$ values > 24‰ (gymnosomes, *T. gaudichaudii*, thecosomes, *Paraeuchaeta antarctica* and *E. hamata*) (Kruskal-Wallis, $H = 22.75$, $P < 0.05$) ([Figure 61](#)).

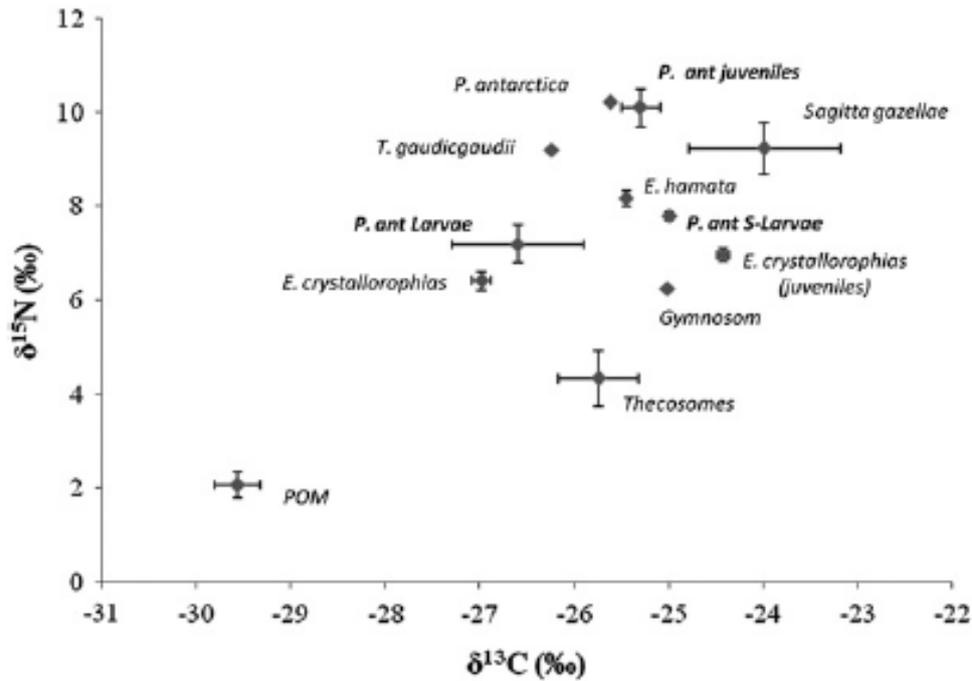


Figure 61: Isotopic signature of *P. antarcticum* and of its potential prey. Values are means \pm sd.

Trophic levels (TL) range from 1.5 for herbivores thecosome pteropods (*Clio* sp.) to 3.2 for carnivorous species such as *P. antarcticum* juveniles or the copepod *Paraeuchaeta antarctica*. *P. antarcticum* larvae show a TL of 2.5 (Table 14).

Tableau 14: Trophic level of Antarctic organisms.

| Trophic level (TL) | Organisms | TL values |
|--------------------------------------|--|--|
| 1 | POM | 1 |
| 2 | Herbivores, zooplankton | Thecosome pteropods (<i>Clio</i> sp.) 1.5 |
| | Jellyfish AS 508 | 1.7 |
| | Gymnosome pteropods | 2.0 |
| | Siphonophores | 2.1 |
| | <i>Euphausia crystallorophias</i> | 2.4 |
| | <i>Euphausia crystallorophias</i> (juvenile) | 2.5 |
| | 3 | Carnivores, zooplankton |
| <i>P. antarcticum</i> larvae (small) | | 2.8 |
| <i>Eukrohnia hamata</i> | | 2.6 |
| Jellyfish AS 512 | | 2.8 |
| <i>Tomopteris</i> sp. | | 2.9 |
| <i>Themisto gaudichaudii</i> | | 2.9 |
| <i>Sagitta gazellae</i> | | 2.9 |
| Jellyfish AS 509 | | 3.0 |
| <i>P. antarcticum</i> Juveniles | | 3.2 |
| <i>Paraeuchaeta antarctica</i> | | 3.2 |

6.2.3 Gut content analysis

A total of 69 *P. antarcticum* gut contents were analyzed. From the 54 gut contents of fish larvae only two were empty (less than 4%), and from the 15 juvenile's gut contents only one was empty (6.6%). In fish larvae, 23 taxa of phytoplankton, 2 taxa of zooplankton and 1 of protozoan were identified. Diatoms of the genus *Fragilariopsis* spp. and unidentified eggs were the most frequently prey observed, with 70.4% and 50.0% frequency of occurrence (%F), respectively. Another frequently encountered food items were diatoms of the genus *Chaetoceros* spp. and *Thalassiosira* spp., both with average values of 40%F. Copepods and dinoflagellates had average values >20 %F.

For *P. antarcticum* juveniles, nine families of phytoplankton, some copepod species and unidentified eggs were present. Some of the copepods that we were able to identify belong to the genera *Oithona* and *Oncaea* and to the Calaniidae family (Table 15). Diatoms of the genus *Fragilariopsis* spp. were still frequently encountered (66.6%F). Large copepods and planktonic eggs were found in 50-60% of the gut analyzed.

Tableau 15 : Diet composition of *P. antarcticum* larvae and juveniles from gut content analysis observed with Scanning Electron Microscope.%F %Frequency of occurrence.

| | | Species | %F larvae (n = 54) | %F juveniles (n = 15) |
|---------------|-------------------|----------------------------------|--------------------|-----------------------|
| Phytoplankton | Diatoms | <i>Actinocyclus</i> spp. | 3.7 | – |
| | | <i>Asteromphalus</i> spp. | 16.7 | 6.67 |
| | | <i>Chaetoceros</i> spp. | 40.7 | 6.67 |
| | | Coccoliths | 5.6 | – |
| | | <i>Corethron pennatum</i> | 1.9 | – |
| | | <i>Coscinodiscus</i> spp. | 1.9 | – |
| | | Cryptophyceae | 3.7 | – |
| | | <i>Eucampia</i> spp. | 1.9 | – |
| | | <i>Fragilariopsis</i> spp. | 70.4 | 66.67 |
| | | <i>Halsea</i> sp. | 1.9 | – |
| | | <i>Nitzschia</i> spp. | 5.6 | – |
| | | <i>Proboscia</i> | 1.9 | – |
| | | <i>Pseudonitzschia</i> spp. | 1.9 | – |
| | | <i>Rhizosolenia antennata</i> | 5.6 | – |
| | | <i>Scrippsiella trochoidea</i> | 1.9 | – |
| | | <i>Stellarima microtrias</i> | 3.7 | – |
| | | <i>Thalassiosira</i> spp. | 38.9 | 13.33 |
| | | <i>Thalassiothrix antarctica</i> | 7.4 | 13.33 |
| | | <i>Trichotoxon</i> spp. | 18.5 | 13.33 |
| | | Unidentified Diatoms | 7.4 | – |
| | Dinoflagellates | Unidentified Dinoflagellates | 22.2 | 13.33 |
| | Choanoflagellates | | 5.6 | – |
| | Nanoflagellates | | 1.9 | – |
| | Protozoans | | – | 6.67 |
| | Silicoflagellates | <i>Dictyocha speculum</i> | 16.7 | – |
| Zooplankton | Copepods | Calaniidae family | 25.9 | 60.00 |
| | Appendicularians | | – | 6.67 |
| | Eggs | | 50.0 | 53.33 |
| | Gasteropods | <i>Limacina</i> spp. | 3.7 | – |

6.3 Discussion

6.3.1 Foraging habitat

Low $\delta^{13}\text{C}$ values in all developmental stages were characteristic of high Antarctic pelagic species (Cherel et al. 2008; Zhao et al. 2004). Although slightly significant differences were found between sampling stations for each developmental stages, it was not clear whether these differences had an ecological meaning or if they were a sampling/analysis artefact since the number of fish samples varied for each station. It has been suggested that there is little variation in POM $\delta^{13}\text{C}$ signatures within a given water mass and abrupt changes at fronts (Cherel et Hobson 2007). Stations 11 and 12 located close to the Adélie Depression were significantly different by $\delta^{13}\text{C}$ values. Fish larvae were also segregated from juveniles and presented a greater range of $\delta^{13}\text{C}$ values. Larvae were found throughout the water column but were most abundant in surface waters while juveniles and adults were present only in deeper waters (Granata et al. 2009). As suggested by otolith analysis, *P. antarcticum* migrates into deeper waters as it matures and is thought to move between diverse hydrographic conditions (migration between inshore and offshore areas) (Radtke et al. 1993). Vertical and horizontal distribution patterns may be related to $\delta^{13}\text{C}$ variability, and a corresponding shift in diet suggests a different foraging habitat between larvae and older stages. Cherel et al. (2011) from the same study area show that $\delta^{13}\text{C}$ values of *P. antarcticum* adults were slightly higher in specimens caught near the bottom than the ones from pelagic trawls, which agrees with adult *P. antarcticum* living in the deep and occasionally feeding near the bottom (Eastman 1985).

6.3.2 Trophic relationships

There was a positive relationship between length and $\delta^{15}\text{N}$ of *P. antarcticum*. Similar results have been found for other fish species and are often attributed to either ontogenic changes in diet or a differential metabolic fractionation of nitrogen isotopes with age (Beaudoin et al. 1999, Melville & Connolly 2003). A difference of about 3‰ in $\delta^{15}\text{N}$ values between larvae and juveniles suggested one trophic level of difference between them. This hypothesis is supported by our results in gut content analysis and also by other methods such as lipid biomarkers. Fatty acids

showed a strong omnivory for larvae, *Calanus* type markers for juveniles and euphausiid markers for older stages (Mayzaud et al. 2011). SEM and trophic level calculation showed that the *P. antarcticum* larvae were omnivorous; the diet was composed of zooplankton (mainly copepods) but also phytoplankton species (mainly diatoms from the genus *Fragilariopsis*) as found by (Vallet et al. 2011). The contribution of primary producer to the diet of fish larvae explains the lower $\delta^{15}\text{N}$ values when compared to juveniles or strictly carnivorous species. Even if some phytoplankton cells were still observed in the gut content of the juvenile, the larger zooplankton prey such as copepods (mainly calanoids up to 3 mm length), and chaetognaths were also frequently encountered. The isotopic signature of *P. antarcticum* adults from the same cruise is documented by Cherel et al. (2011). There were no differences in nitrogen values between juveniles and adults reflecting a carnivorous/zooplankton diet for older stages. The average $\delta^{15}\text{N}$ value of *P. antarcticum* juveniles/adults off Adélie Land (Cherel et al. 2008, 2011, Giraldo et al. 2011) was similar to the nitrogen signature of specimens collected in other regions of the Southern Ocean (Burns et al. 1998, Hodum & Hobson 2000) suggesting no major differences in the foraging ecology of the species over all of the Antarctic shelf, as already suggested by Cherel (2008).

The zooplanktonic $\delta^{15}\text{N}$ values were in close agreement with diet composition documented from others approaches, such as gut content analysis or lipid biomarkers. Euphausiids have been extensively documented as part of the diet of *P. antarcticum* juveniles (Takahashi & Nemoto 1984, Hubold 1985, Kellermann 1987, Hubold & Ekau 1990). Lipid biomarkers (Mayzaud et al. 2011) suggest a gradual and increasing shift from a copepod dominant diet for young juveniles to a euphausiid dominant diet for older juveniles. The isotopic signature of the two dominant euphausiid species from the Adélie Land coastal waters (*E. crystallorophias* and *E. superba*, this study and Cherel, 2008) reflects an herbivorous/omnivorous diet for both species. *E. crystallorophias* has been reported as being herbivorous when phytoplankton are abundant, but it has been suggested that it may efficiently switch to alternate food items such as copepods, ice algae or detritus. As *Calanus* type copepods are also herbivorous/omnivorous depending on the species, the isotopic signature of calanoids and euphausiids are probably similar explaining why there is no difference between juveniles and adults using the stable isotopes approach. This finding underlines one of the limits of this method, since two or more different prey species can have the same isotopic signature; thus precluding the specific identification of the prey.

The large copepod *Paraeuchaeta antarctica* showed the greatest $\delta^{15}\text{N}$ values. *Paraeuchaeta antarctica* has been reported to be a carnivorous species (Hopkins 1987, Bocher et al. 2000) which is equipped with a pair of feeding appendages allowing it to capture smaller copepods and to rip pieces out of zooplankton organisms that are much larger than themselves (Michels & Schnack-Schiel 2005). Some of the *Paraeuchaeta antarctica* documented prey were small species such as the copepods *Oncaea* spp. or *Microcalanus pygmaeus*, but also larger species such as *Metridia gerlachei*. *Paraeuchaeta antarctica* $\delta^{15}\text{N}$ values and trophic level (TL ~3) were almost identical to those of *P. antarcticum* juveniles and adults. Therefore, it seems unlikely that *Paraeuchaeta antarctica* could be a potential prey of *P. antarcticum* juveniles or adults since results suggested that these two species fed on prey within the same trophic level and could be considered as competitors.

The hyperiid amphipod *T. gaudichaudii*, is one of the most common pelagic amphipods of the Southern Ocean (Bocher et al. 2001). It has been recognized as an obligate carnivore and consumes mostly copepods, euphausiids and pteropods (Hopkins 1985, Pakhomov et al. 1996). *T. gaudichaudii* had $\delta^{15}\text{N}$ values slightly lower than *P. antarcticum* juveniles or adults suggesting that it preys upon lower trophic level organisms. More recently, lipid biomarkers indicate that an indirect source of phytoplankton was present in the lipid signature of *T. gaudichaudii*. This observation may reflect that their food (such as salps) are herbivorous and support stable isotope results (Nelson et al. 2001).

Chaetognaths were documented as part of the gut content of juveniles (Hubold 1985, Kellermann 1987) but they are also known as important predators, hence their classification here as “competitors”. The two dominant chaetognaths in our study area were *E. hamata* and *S. gazellae*. They have been documented to be opportunistic predators generally feeding on the most abundant prey, copepods. However, $\delta^{15}\text{N}$ values of these two species revealed a slight difference between them, suggesting that prey items from a greater trophic level are part of the larger *S. gazellae*'s diet. Gut content analyses strengthened this hypothesis (Froneman & Pakhomov 1998). While both species mainly prey upon copepods (mainly *Oithona* spp., *Calanus* spp. and *Rhincalanus gigas*) *S. gazellae* appeared to consume a wider variety of prey such as pteropods (*Limacina* spp.) and chaetognaths (Froneman et al. 1998) which could explain the $\delta^{15}\text{N}$ differences.

Jellyfish and siphonophores are carnivorous zooplankton species. Nitrogen values between 5.2 to 9.2‰ reflect important differences in diet composition among species. The $\delta^{15}\text{N}$ levels of *P. antarcticum* juveniles were generally similar to those of jellyfish, indicating that both groups occupied a similar trophic level within the pelagic ecosystem.

The plasticity in diet is an important feature to establish species' survival and responses to climate change. The existence of omnivory would facilitate adaptation of consumers to spatial and temporal variability of plankton (Tenore et al. 1995). The key role of *P. antarcticum* over the Antarctic shelf may be comparable to the role of other fish like anchovy or sardines in other regions, and myctophid fish in oceanic waters worldwide. The North Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) had $\delta^{15}\text{N}$ values around 10-12‰ with no difference between juveniles and adults (Bode et al. 2004). These values were similar to those of *P. antarcticum* juveniles, but since a trophic baseline was not available in the European study, a direct comparison in terms of trophic level was difficult to establish.

6.4 Conclusion

The combination of fish gut content analysis and the measurement of stable-isotopes were a powerful tool to examine dietary changes that occur during the ontogeny of the Antarctic silverfish. This study underlines the importance of using the two methods simultaneously, since each method provides a level of resolution that cannot easily be achieved by the other one (Clarke et al. 2005). Both approaches agree with a shift from omnivorous/herbivorous *P. antarcticum* larvae to a carnivorous/zooplankton diet for juveniles and adults. The trophic position among species was characterized by a continuum, with fish larvae and juveniles occupying the tertiary consumers level. $\delta^{13}\text{C}$ values were in agreement with high-Antarctic pelagic ecosystems, but it was unclear why fish larvae had a greater variability when compared to juveniles or adults. Larvae stages probably require greater flexibility in order to survive during this critical point of development.

Chapitre VII

7. Discussion générale et perspectives : adaptations et rôle de *P. antarcticum*

7.1 Rôle des lipides dans l'adaptation à la vie antarctique

Les organismes antarctiques ont développé différentes stratégies pour s'adapter aux contraintes d'un écosystème qui se caractérise par des températures froides et une forte saisonnalité (Lee et al. 2006, Wöhrmann et al. 1997). Le rayonnement lumineux est le principal facteur limitant en période hivernale ou suivant la couverture de glace car la banquise absorbe entre 90 et 99% de la lumière (Jacques & Tréguer 1986). De ce fait, l'apport de la production primaire est réduit aux périodes d'été où l'énergie incidente assure de bonnes conditions de photosynthèse dans les eaux superficielles. Les lipides jouent ainsi un rôle particulièrement important dans les écosystèmes polaires (Schnack-Schiel & Hagen 1995, Mayzaud et al. 1999, Falk-Petersen et al. 2009).

Lipids play an essential role in polar ecosystems

Pour faire face aux variations de la disponibilité de nourriture, les poissons antarctiques utilisent les lipides comme réserves énergétiques. *P. antarcticum* est un poisson gras, comparé à d'autres espèces de Notothénioïdés (Friedrich & Hagen 1994, Hagen et al. 2000). Il stocke les lipides sous forme de triglycérides (TG) qui les réserves énergétiques à court terme par opposition aux cires (WE) qui sont un stockage sur le long terme. Ces deux formes de stockage reflètent ainsi deux types de stratégies. Les cires sont présentes chez certains poissons comme les myctophidés mésopélagiques (abondants au delà du plateau continental) qui traversent des périodes de jeûne (Phleger et al. 1999b) et chez de nombreux crustacés tels des copépodes qui doivent faire face à des périodes de diapause (Lee et al. 1971, 2006, Tande & Henderson 1988). Ainsi, le stockage sous forme des TG chez *P. antarcticum* et le fait que cette espèce ressort de l'hiver avec d'importantes réserves énergétiques, suggère que cette espèce arrive à se nourrir tout au long de l'année et est ainsi suffisamment approvisionnée en nourriture l'hiver (Reinhardt & Van Vleet 1986).

TG are short-term energy reserves

P. antarcticum is able to feed during the winter season

De par leur faible densité, les lipides ont également un rôle dans la flottabilité (Eastman & DeVries 1981, Clarke 1983, Wöhrmann et al. 1997).

Les juvéniles et adultes de *P. antarcticum* ont la particularité de posséder des sacs lipidiques sous-cutanés et intramusculaires dont le rôle principal serait le maintien dans la colonne d'eau (Eastman 1988). La distribution verticale de cette espèce (Chapitre IV) montre que les individus occupent différentes profondeurs en fonction de leur âge. Eastman (1988) suggère que pour maintenir la flottabilité en fonction de la profondeur (et donc de l'âge), *P. antarcticum* a besoin de sacs lipidiques dont la taille augmente avec la croissance du poisson (Reinhardt & Vleet 1986). Bien que *P. antarcticum* ne possède pas de vessie natatoire, le fait d'avoir une flottabilité neutre lui permet de se nourrir de proies planctoniques avec un coût énergétique moins important (Moyle & Cech 1988, Wöhrmann et al. 1997). La dynamique des lipides liés à la flottabilité est encore mal connue mais certains auteurs suggèrent que les TG des sacs lipidiques peuvent servir, à un certain degré, de réserve énergétique quand la nourriture est rare (Friedrich & Hagen 1994). Cependant, un catabolisme poussé de ces sacs entraînerait des problèmes de flottabilité importants (Friedrich & Hagen 1994).

Lipids are important in older stages to keep a neutral bouyancy

Les lipides sont également impliqués dans des nombreux processus biologiques tels que la reproduction ou la croissance. Les faibles températures affectent la vitesse de croissance qui est généralement plus lente chez la plupart des espèces de haute latitude (Jacques & Tréguer 1986, Pörtner et al. 2007, Somero et al. 1998). Dans ce cadre, *P. antarcticum* se caractérise par l'un des taux de croissance les plus faibles parmi les poissons antarctiques (Hubold & Tomo 1989). Les larves semblent favoriser la croissance par rapport à la mise en réserve de lipides comme illustré par les indices TG :Chol (Chapitre IV). Lorsque les conditions sont favorables, les larves peuvent grandir et stocker le surplus d'énergie sous forme de TG. Ceci entraîne des rapports TG :Chol élevés comme ce qui a été observé en 2009. Au contraire, lorsque les conditions sont moins favorables, il semblerait que les larves continuent à favoriser la croissance et ne stockent pas ou très peu de lipides, avec comme conséquence un rapport TG :Chol faible. Cette stratégie est partagée par d'autres poissons tels que la truite *Oncorhynchus mykiss* (Post & Parkinson 2001). La croissance somatique semble prioritaire chez les espèces à croissance lente car de faibles augmentations du taux de croissance peuvent améliorer le taux de survie, faible au stade larvaire (Houde 1989, Post & Parkinson 2001).

Larvae favor growth over lipid storage, this strategy decreased predation risk

Maximiser la croissance somatique pour diminuer le risque de prédation et accumuler des réserves lipidiques pour survivre l'hiver sont deux stratégies qui sont en conflit l'une par rapport à l'autre (Brett & Groves 1979). Par

conséquent, comme les bénéfices de la croissance somatique diminuent avec le temps (diminution avec la taille), les bénéfices d'une accumulation des lipides augmentent (Biro et al. 2005). Ainsi, durant leur deuxième année de vie (juvéniles âge 1 entre 30-60mm) les individus commencent à accumuler des réserves énergétiques (Chapitre V) et ceci est accompagné d'une diminution du taux de croissance (Chapitre III). La croissance particulièrement lente de *P. antarcticum* peut être considérée également comme une adaptation pour optimiser l'exploitation de la fraction la plus productive du mésozooplancton, soit les copépodes, tout au long de son cycle de vie (Hubold 1990). Ainsi, au lieu de diriger l'énergie vers la croissance, les lipides accumulés peuvent servir comme «carburant» pour la reproduction (ovogénèse), les déplacements (incluant la migration pour la ponte) ou la résistance au gel (Hubold 1991). Ceci suggère une ontogénie dans l'allocation d'énergie qui vise à diminuer le risque de la prédation des jeunes stades et à favoriser la mise en réserve des individus les plus âgés.

Older individuals favor lipid storage and have lower growth rate

7.2 Changements ontogéniques et plasticité alimentaire

Les changements ontogéniques de régime alimentaire de *P. antarcticum* ont été présentés dans le Chapitre V par l'étude des acides gras/contenus digestifs et dans le Chapitre VI par l'étude des isotopes stables/contenus digestifs ($\delta^{13}\text{C}$ & $\delta^{15}\text{N}$). Les AG des TG de prédateurs intègrent la signature lipidique des proies dans un intervalle de temps qui varie de quelques jours à quelques semaines (Wan et al. 2010). On peut considérer que cette intégration est donc intermédiaire entre l'image instantanée du régime alimentaire donnée par les analyses des contenus stomacaux et celle donnée par les isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ & $\delta^{15}\text{N}$) qui est de l'ordre de quelques mois. La contribution du phytoplancton au régime alimentaire des larves a été possible grâce à l'observation des contenus digestifs en microscopie électronique à balayage (MEB) (Koubbi et al. 2007, Vallet et al. 2011b). Les approches lipidiques et isotopiques confirment par ailleurs que le phytoplancton observé n'est pas uniquement ingéré, mais qu'il est réellement assimilé par les individus. Ceci est illustré par la présence des marqueurs phytoplancton dans la signature en acides gras des larves (Chapitre V) et par un niveau trophique qui correspond à un régime alimentaire omnivore (Chapitre VI).

Fatty acids confirm that phytoplankton is assimilated by fish larvae

Les TG des juvéniles présentent différents marqueurs de carnivorie avec une grande variabilité interindividuelle qui masque une éventuelle variabilité spatiale. Il semblerait que certains juvéniles se nourrissent

principalement de jeunes stades d'euphausiacés alors que d'autres se nourrissent principalement de copépodes (Chapitre V). Alors que l'on peut s'attendre à retrouver des proies de plus en plus grandes avec l'augmentation de la taille du prédateur, les marqueurs trophiques des adultes montrent qu'ils se nourrissent également et principalement de copépodes du genre *Calanus*. Il existe donc un chevauchement important dans la niche trophique des deux stades (juvéniles et adultes) qui est confirmé par l'analyse des contenus digestifs de cette étude. Les isotopes stables des juvéniles et des adultes (Chapitre VI) montrent en effet que dès la première année du stade juvénile (3-6 cm), les individus occupent le même niveau trophique que les individus adultes (>10 cm). La dominance des copépodes dans le régime alimentaire de ces stades suggère qu'il est plus avantageux, du point de vue énergétique, de se nourrir de petites proies abondantes à un moment donné que de chercher des proies plus grandes mais plus rares (Hopkins 1987). *P. antarcticum* présente une plasticité alimentaire à tous les stades de développement. Il se nourrit principalement de copépodes (*Oncaea* sp., *Oithona* sp., *C. propinquus*, *C. acutus*, *M. gerlachei*), de larves et adultes d'euphausiacés (*E. crystallorophias* mais aussi *E. superba*) et d'amphipodes (*T. gaudichaudii*) qui ressortent comme ses proies principales (Takahashi & Nemoto 1984, Kellermann 1986, Granata et al. 2009). D'autres proies telles que les ptéropodes (*Limacina helicina*), les polychètes, les ostracodes et les chaetognathes (*E. hamata*, *Sagitta* spp.) sont répertoriées de manière plus occasionnelle dans les contenus digestifs (Annexe 1 ; Hubold 1985, Hubold & Hagen 1997). Un régime alimentaire « flexible » permettrait à *P. antarcticum* de faire face aux fortes variations spatiales ou saisonnières du zooplancton.

Juveniles (>3 cm) and adults (> 10 cm) have the same trophic level

Limites des méthodes dans les relations proie-prédateur

Les techniques utilisées pour l'étude trophique de *P. antarcticum* sont complémentaires et fournissent une qualité d'information qui est spécifique à chaque méthode. L'analyse des contenus digestifs est un instantané du régime alimentaire et permet de déterminer les proies consommées et (en fonction du degré de digestion) de les identifier jusqu'à l'espèce. Cependant, elle entraîne certains biais : le temps de résidence dans l'estomac peut être variable en fonction de l'espèce et il est impossible de déterminer si les proies ingérées sont effectivement assimilées par l'individu. De plus, certaines espèces sont susceptibles de se nourrir dans le filet lors de la pêche. L'utilisation des acides gras en tant que biomarqueurs renseigne sur les proies qui sont assimilées et permet de déterminer si les proies sont dominantes ou consommées de manière

Gut content analysis: prey's residence time in the gut may vary depending on the species

plus occasionnelle. Cependant, des marqueurs spécifiques à une proie donnée sont rares et il est souvent difficile de déterminer le régime alimentaire jusqu'à l'espèce. Le niveau trophique de prédateurs est calculé grâce aux isotopes stables, cependant la composition du régime alimentaire reste inconnue. En effet, deux individus se nourrissant de proies distinctes mais d'un même niveau trophique auront des signatures isotopiques semblables. L'estimation du niveau trophique (TL) par l'intermédiaire des isotopes stables doit être également interprétée avec précaution. Le calcul du TL utilise un taux fixe moyen d'enrichissement (généralement 3,4 basé sur le papier de Minagawa & Wada 1984) pour un réseau trophique. L'estimation du taux de fractionnement isotopique (ou taux d'enrichissement : $\Delta\delta^{15}\text{N}$) est basée sur un lien simple proie-prédateur, alors que les réseaux trophiques sont constitués de liens multiples. Les $\Delta\delta^{15}\text{N}$ varient entre 2,5‰ pour les herbivores jusqu'à 3,5‰ pour les carnivores (Zanden & Rasmussen 2001). Ainsi, l'application d'un $\Delta\delta^{15}\text{N}$ fixe peut aboutir à quelques erreurs dans le calcul des TL. Le $\Delta\delta^{15}\text{N}$ utilisé dans le cadre de cette thèse (Chapitre VI) est de 3,2‰, qui est le taux d'enrichissement calculé pour les poissons (Sweeting et al. 2007).

Lipids limits: Specific fatty acids are rare. Diet composition to the species level is difficult to establish

Stable isotopes limits: Fractionation rate of isotopes is often unknown

Les principales critiques des méthodes utilisées sont résumées dans le [Tableau 16](#).

Tableau 16: Critiques des méthodes utilisées dans l'étude du régime alimentaire de *P. antarcticum*.

| Méthode | Avantages | Inconvénients |
|---|--|---|
| Contenus Digestifs * Optique * MEB | <i>Image instantanée du régime alimentaire</i> Information qualitative et quantitative des proies ingérées en fonction du degré de digestion | Nombreux biais : régurgitation, taux de digestion et temps de résidence des proies dans l'estomac, ingestion dans le filet. |
| Isotopes Stables * $\delta^{13}\text{C}$ * $\delta^{15}\text{N}$ | <i>Intégration du régime alimentaire de l'ordre de quelques semaines/mois</i> Détermination de l'origine de la matière organique Permet le calcul des niveaux trophiques | Pas de renseignements sur les proies ingérées Taux de fractionnement isotopique souvent inconnu |
| Lipides * Classes * Acides gras | <i>Intégration du régime alimentaire de l'ordre de quelques jours à quelques semaines</i> Renseigne sur la stratégie alimentaire et la condition physiologique Méthode qualitative et quantitative (si expérimentation possible) | Besoin de connaître la signature lipidique des proies |

7.3 Le réseau trophique pélagique de la mer de Dumont d'Urville

L'écosystème pélagique antarctique au niveau du plateau continental est dominé par le krill des glaces *E. crystallorophias* et par *P. antarcticum*. Il comprend quatre à cinq niveaux trophiques ce qui est comparable aux niveaux trophiques dans d'autres régions de l'océan Austral (4-4,5 TLs) et aux écosystèmes pélagiques tempérés (Stowasser et al. 2011). L'omnivorie apparaît comme une caractéristique commune à la plupart des espèces étudiées (Giraldo et al. 2011). De ce fait, les niveaux trophiques calculés ne sont pas discontinus mais rendent compte d'un gradient en fonction du degré d'omnivorie. L'omnivorie a plusieurs conséquences sur la dynamique de la population, elle augmente la connectivité du réseau trophique, « détourne » le flux énergétique vers des niveaux trophiques qui ne sont pas adjacents et altère les relations proie-prédateur (Polis & Strong 1996).

Omnivory increases the connectivity of the food web

Dans le cadre de cette thèse nous avons étudié l'écologie trophique de *P. antarcticum*. L'analyse des relations proie-prédateurs était essentielle pour évaluer les réponses des écosystèmes aux changements environnementaux et pour déterminer si *P. antarcticum* peut être un bon indicateur de ces changements.

7.3.1 *P. antarcticum* et ses proies potentielles

Les signatures isotopiques de certaines proies potentielles importantes, telles que les copépodes, n'étaient pas disponibles lors de la publication du Chapitre VI. De plus, la signature de la matière organique particulaire (POM) avait été récupérée uniquement sur le banc Adélie rendant l'interprétation de variations observées au niveau du $\delta^{13}\text{C}$ difficiles. En 2011, des échantillons de copépodes ont été récupérés pour compléter cette étude. La signature de la POM au delà de la limite du plateau continental a été analysée dans le but de clarifier les variations en $\delta^{13}\text{C}$.

a) Matière Organique Particulaire (POM) : proxy de la production primaire

La POM est généralement un mélange complexe entre le phytoplancton, les bactéries, du matériel détritique et des hétérotrophes. Les valeurs de la POM en $\delta^{13}\text{C}$ des stations du banc Adélie analysées en 2011 sont

identiques à celles de 2010 ($-29,5 \pm 0,2\text{‰}$ et $-29,4 \pm 0,1\text{‰}$). La signature en $\delta^{13}\text{C}$ au large est plus élevée, avec des valeurs de $-26,85 \text{‰}$. En effet, le $\delta^{13}\text{C}$ varie avec la latitude dans les eaux océaniques (Rau et al. 1982), incluant l'océan Austral (Cherel & Hobson 2007), qui se caractérise par des valeurs très faibles en $\delta^{13}\text{C}$. Les variations en $\delta^{13}\text{C}$ pourraient être corrélées aux différents profils lipidiques entre les stations du plateau et du large (Chapitre V). Alors que sur le plateau la signature en AG est clairement caractéristique des diatomées, au large, il semblerait qu'il y ait un mélange de diatomées et de dinoflagellés, ou prymnesiophytes. Tenant compte de l'accroissement d'environ 1% par niveau trophique, *P. antarcticum* et ses proies potentielles partagent la même source primaire.

Phytoplankton: diatoms at the coast and mixture of diatoms & dinoflagellates offshore

b) Le zooplancton

Les espèces de zooplancton analysées dans cette étude ont une large gamme de niveaux trophiques qui varie de 1,5 pour les organismes herbivores tels que *R. gigas* ou le groupe de ptéropodes, jusqu'à 3 pour certaines méduses ainsi que pour des carnivores tels que le chaetognathe, *S. gazellae*, le copépode *P. antarctica* ou l'amphipode *T. gaudichaudii* (Chapitre VI).

Au niveau des copépodes, la plus faible signature isotopique concerne l'herbivore *R. gigas* ce qui est en accord avec les résultats du Chapitre V qui montrent que la signature lipidique entre *R. gigas* et la POM est pratiquement identique. Les copépodes *C. propinquus* et *C. acutus* sont connus pour avoir un régime plutôt herbivore (Chapitre V, Hagen et al. 1995, Schnack-Schiel & Hagen 1995) et de protozoaires par capture accidentelle (Atkinson 1998). Au contraire, *M. gerlachei* semble préférer les proies mobiles et les protozoaires constituent une partie importante de son régime (Lopez & Huntley 1995). Ces espèces présentent des niveaux trophiques (TL) entre 1,3-2,3 en accord avec des régimes herbivores et dans certains cas avec un degré d'omnivorie. Le copépode *P. antarctica* est par contre carnivore (Chapitre VI), son niveau trophique est plus élevé (TL = 3,2). Le TL de *P. antarctica* est en accord avec celui trouvé au niveau de la mer de Scotia (Péninsule Antarctique) de TL = 3-4 en accord avec un régime basé sur des crustacés. L'euphausiacé, *E. crystallorophias* présente de fortes variations entre 2010 et 2011 au niveau du $\delta^{13}\text{C}$ (Figure 62).

The isotopic signatures of copepods are in agreement with fatty acids results

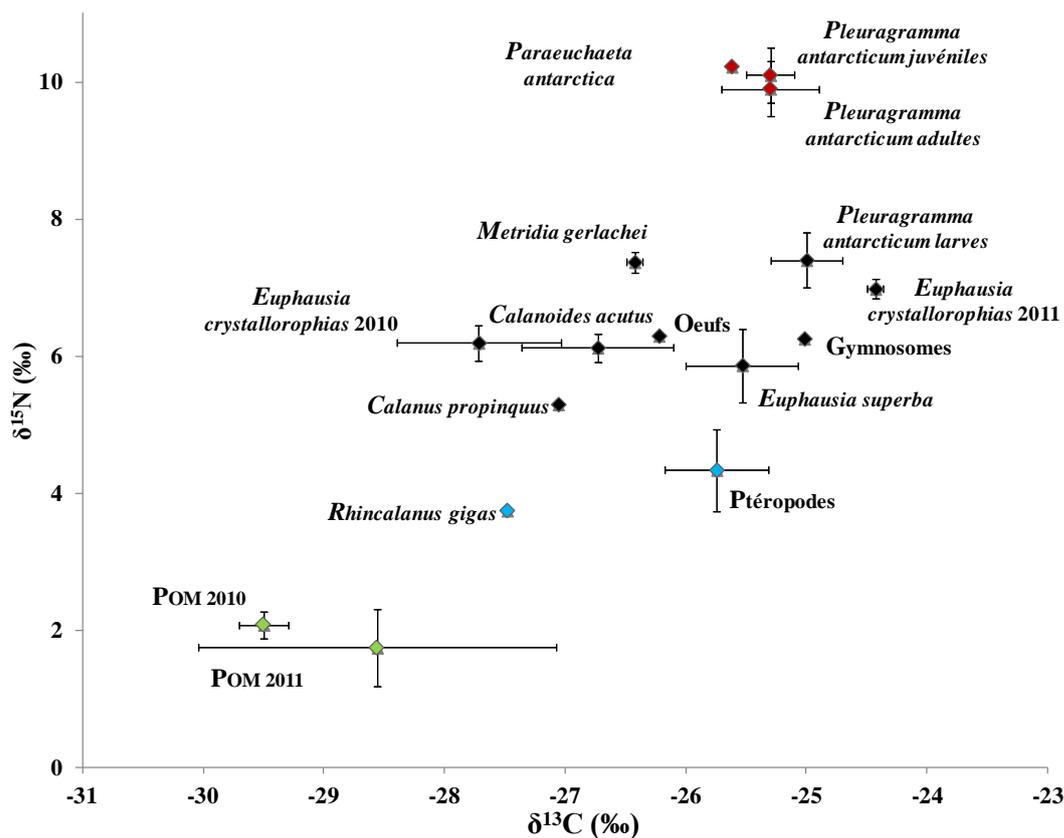


Figure 62: Réseaux trophiques de *P. antarcticum* et de ses proies potentielles. Le couplage des signatures isotopiques et des acides gras indique que les organismes en bleu ont un régime herbivore (d'après le niveau trophique calculé dans cette étude et la littérature), en noir un régime omnivore et en rouge un régime alimentaire carnivore.

7.3.2 Les compétiteurs et les prédateurs supérieurs

a) Les poissons

Les niveaux trophiques (TL) de *P. antarcticum* et des principales familles de poissons pêchés dans la même zone d'étude sont illustrés sur la Figure 63. Le TL des larves varie entre 2,4 - 3 et reflète un régime omnivore (Giraldo et al. 2011). Alors que les larves de poissons sont généralement répertoriées comme carnivores (Pepin & Dower 2007) la contribution du phytoplancton au régime alimentaire des larves pourrait être une caractéristique partagée par de nombreuses espèces même si elle est relativement peu répertoriée dans la littérature (Reitan et al. 1997). Les juvéniles et adultes de *P. antarcticum* se nourrissent principalement de zooplancton et représentent une voie significative pour le transfert d'énergie des producteurs secondaires aux prédateurs supérieurs. Les changements de régime alimentaire sont bien illustrés dans le cas de *P. antarcticum* (Chapitre VI). Les résultats suggèrent que les changements de

Contribution of phytoplankton to the diet of larvae may be a feature shared by many species

régime alimentaire les plus importants s'effectuent lors du passage des larves aux juvéniles. Les juvéniles et les adultes de cette étude partagent les mêmes niveaux trophiques et oscillent entre 3,4 -3,7 illustrant un régime carnivore. Ceci est en accord avec le régime alimentaire des poissons *Notolepis annulata*, *Notolepis coatsi* et *Neopagetopsis ionah* qui sont connus (d'après des contenus stomacaux) pour se nourrir principalement d'euphausiacés et occasionnellement de jeunes stades de poissons (principalement des Myctophidés) (Post et al. 1990). Une étude approfondie sur les niches trophiques de poissons antarctiques (pélagiques et benthiques) a été effectuée en parallèle de cette thèse (Annexe 10, Cherel et al. 2011). Dans cette dernière étude nous montrons que le niveau trophique de nombreux poissons chevauche celui des prédateurs supérieurs tels que les mammifères marins et les oiseaux.

Antarctic fish are carnivorous. Some species share the upper trophic levels with top predators

P. antarcticum est une proie importante pour plusieurs espèces de la famille de Channichthyidae (*Chionodraco hamatus*, *Chionodraco myersi*, *Dacodraco hunteri*) ce qui est reflété par les différences de niveau trophique entre juvéniles et adultes de *P. antarcticum* et les adultes de Channichthyidae (La Mesa et al. 2004b). *P. antarcticum* est également consommé par des poissons mésopélagiques et cryopélagiques (Takahashi & Nemoto 1984, Eastman 1985, Hopkins 1987, Vacchi & La Mesa 1995) avec des fréquences d'occurrence dans l'estomac entre 5-95%. Comparé à *P. antarcticum* il semble que *E. crystallorophias* soit consommé par peu de poissons (La Mesa et al. 2004b).

P. antarcticum is an important prey of several fish species.

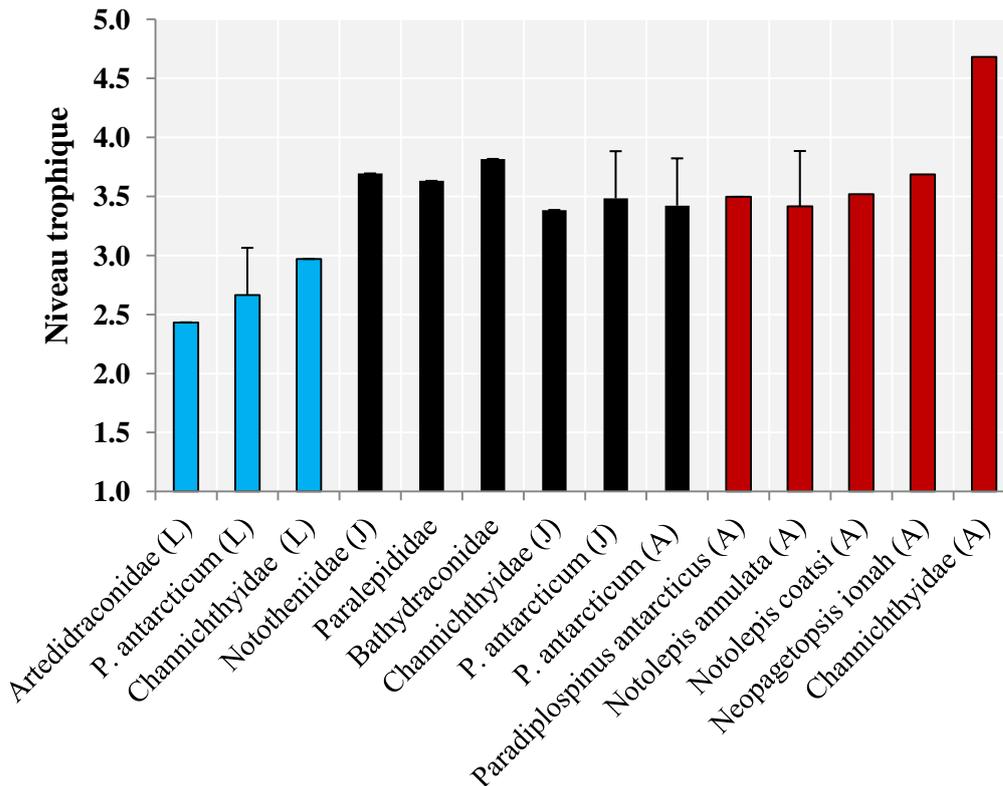


Figure 63: Niveau trophique de *P. antarcticum* et d'autres familles de poissons antarctiques récoltés dans la même zone d'étude. L : larves, J : juvéniles, A : adultes.

b) Oiseaux et mammifères marins

Alors que *P. antarcticum* est connu pour être une proie clé du manchot Adélie, les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ répertoriées par Cherel & Hobson (2007) sont inférieures aux valeurs des juvéniles et adultes de *P. antarcticum* de cette étude. Ceci suggère que *P. antarcticum* n'était pas la proie principale les semaines précédant les mesures sur le manchot Adélie. Ainley (2002) indique dans une compilation du régime alimentaire du manchot Adélie, que *P. antarcticum* est une proie importante, mais que le manchot Adélie est une espèce généraliste. Il se nourrit d'un mélange de *P. antarcticum* et d'*E. crystallophias* sur le plateau continental et d'*E. superba* au large. La contribution des euphausiacés au régime alimentaire du manchot Adélie est en accord avec nos résultats isotopiques qui montrent un niveau trophique d'écart entre les deux espèces. Le manchot empereur et les phoques de Weddell apparaissent comme des prédateurs supérieurs. Les deux espèces se nourrissent principalement de poissons dont *P. antarcticum* qui est la proie la plus fréquemment rencontrée (95-100% d'occurrence pour le manchot empereur d'après Cherel & Kooyman 1998)

P. antarcticum is an important prey for the Weddell seals & Emperor penguins

et 70-100% occurrence pour les phoques de Weddell (Burns et al. 1998). Alors que les phoques de Weddell se nourrissent exclusivement de poissons (Green & Burton 1987), le manchot empereur se nourrit également de crustacés (Cherel & Kooyman 1998, principalement *E. crystallophias*), ce qui explique les écarts dans les signatures isotopiques des deux espèces. La structure du réseau trophique au niveau de la mer de Dumont d'Urville est illustrée grâce aux isotopes stables sur la [Figure 64](#).

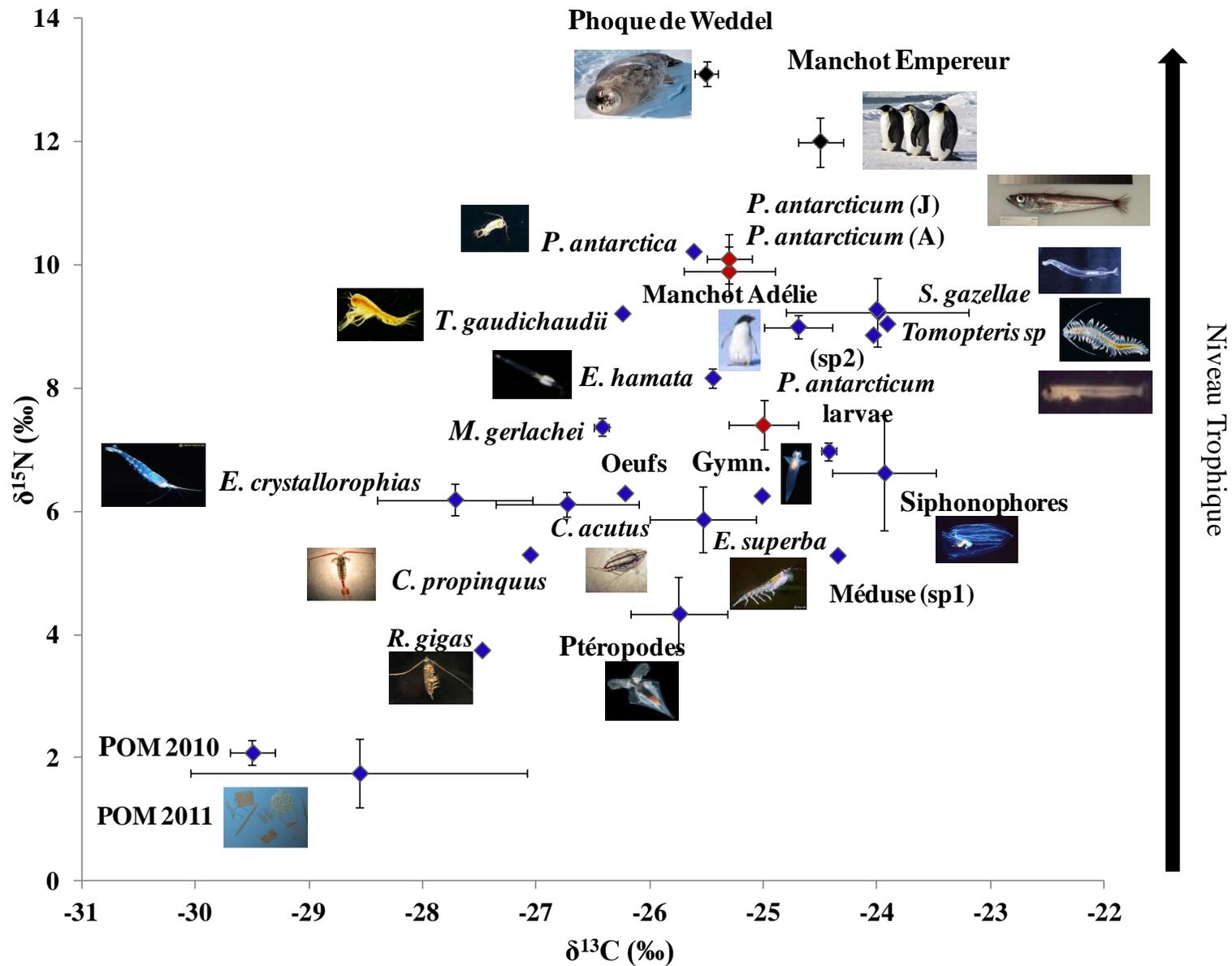


Figure 64: Vue isotopique du réseau trophique de l'Est Antarctique. Sp1 et sp2 indiquent deux espèces différentes de méduses non identifiées. Gymn : gymnosome. Les points en noir proviennent de Cherel et al. (2008), les points en rouge (*P. antarcticum*) et en bleu proviennent de cette étude.

7.3.3 Acides gras et isotopes stables : à la recherche des nouveaux indices trophiques

Alors que chaque méthode présente certaines limites, le couplage de techniques s'avère un outil puissant pour déterminer les relations trophiques des réseaux alimentaires complexes (Kharlamenko et al. 2001, Zhang 2002, Alfaro et al. 2006). Ce couplage se limite à une comparaison indirecte pour valider les résultats de chaque méthode mais très peu d'études ont essayé de coupler directement certains marqueurs trophiques aux teneurs en $\delta^{15}\text{N}$ (Wan et al. 2010). L'objectif de cette partie est de tester la relation de certains marqueurs spécifiques et les teneurs en $\delta^{15}\text{N}$ dans l'écosystème antarctique. L'acide oléique C18 :1n-9 est l'un des principaux constituants lipidiques de la plupart des animaux marins et est associé à des indices de carnivorie. De la même manière, de nombreuses espèces ont tendance à accumuler le DHA en provenance de l'alimentation. Les formules suivantes sont issues de la corrélation entre le C18 :1n-9 et les rapports DHA :EPA (Figure 65):

Direct link between fatty acids and $\delta^{15}\text{N}$ might be used as new trophic markers

- a. $\%C18:1n-9 = 3,39(\delta^{15}N) - 5,2$ ($R^2 = 0,4$, ANOVA, $F = 7,39$, $p < 0,05$)
- b. $DHA:EPA = 0,07(\delta^{15}N) + 0,3$ ($R^2 = 0,39$, ANOVA, $F = 7,64$, $p < 0,05$)

Les modèles linéaires expliquent 40% (C18 :1n-9) et 39% (DHA :EPA) de la variance. Les coefficients de corrélations indiquent une relation modérée entre les variables. L'évolution de l'acide oléique par rapport aux teneurs en $\delta^{15}\text{N}$ semble adaptée sur une grande échelle trophique mais inefficace notamment pour les herbivores/omnivores. Les valeurs en C18 :1n-9 de la POM sont plus élevées que celles de certains groupes d'herbivores tels que les ptéropodes et du même niveau que les larves de *P. antarcticum* qui sont omnivores. Au contraire, le rapport DHA :EPA montre une relation intéressante avec un gradient qui augmente des herbivores jusqu'aux carnivores. Une partie de la variance non expliquée par le modèle peut venir des temps d'intégration différents des deux méthodes (quelques jours pour les acides gras et de l'ordre du mois pour les isotopes stables). Ces liens doivent donc être interprétés avec précaution. Cependant, ils peuvent aboutir à de nouveaux indices trophiques (herbivore, omnivorie, carnivorie) pour clarifier certaines interactions trophiques complexes.

DHA: EPA & $\delta^{15}\text{N}$: values increased from herbivores to carnivores

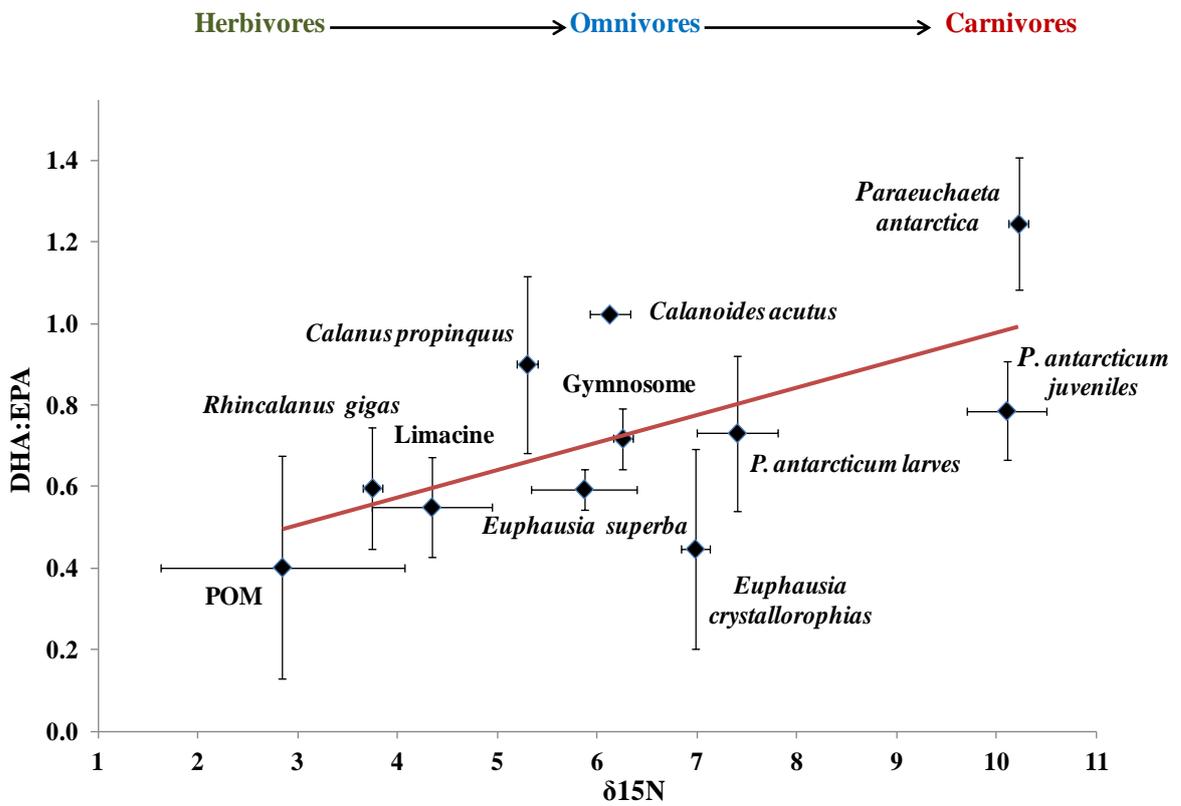
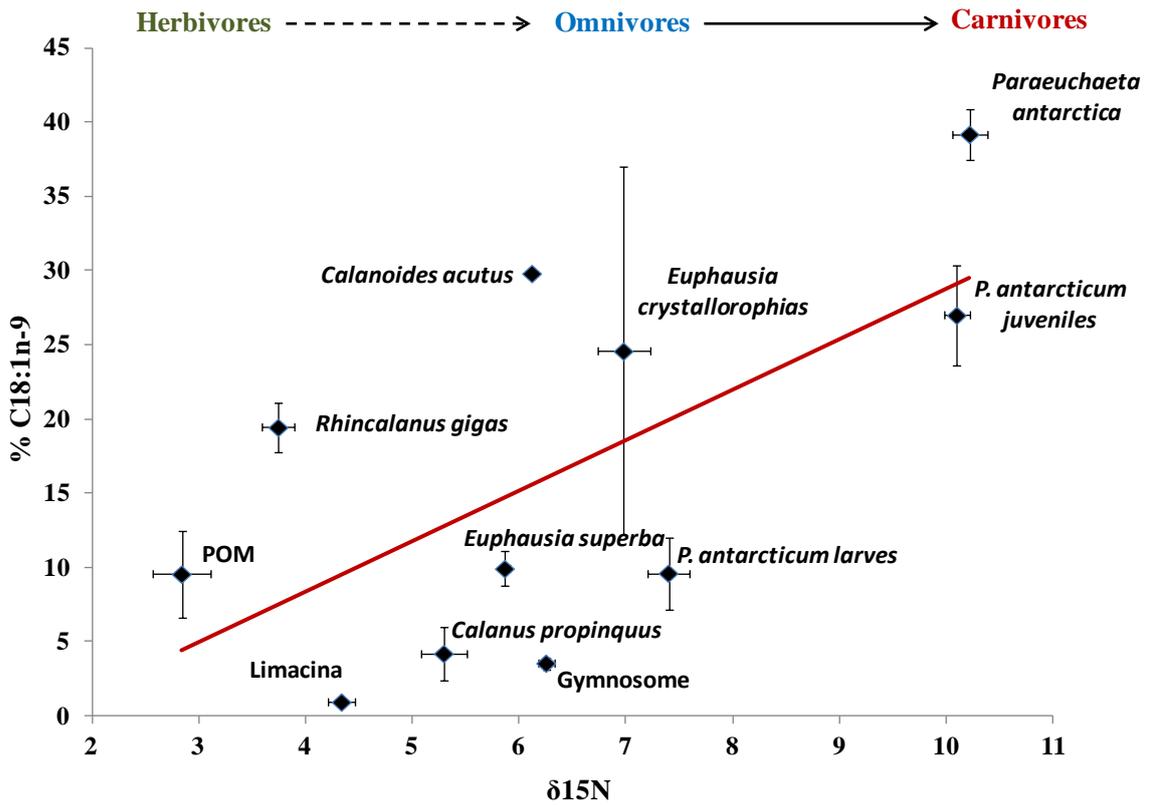


Figure 65: Relation entre l'isotope stable de l'azote et quelques acides gras spécifiques tels que le C18:1n-9 (%) et le rapport DHA:EPA.

7.4 *P. antarcticum* : indicateur biologique de l'écosystème côtier antarctique

Cette thèse apporte de nouveaux éléments pour la compréhension des interactions trophiques de *P. antarcticum*. Nous avons confirmé que le phytoplancton fait partie du régime alimentaire des larves de *P. antarcticum*. Au bout d'un an de phase larvaire, cette espèce devient carnivore et les juvéniles de 3 cm occupent déjà le même niveau trophique que celui des adultes (20-25 cm). Comme illustré par nos résultats, *P. antarcticum* occupe un niveau trophique intermédiaire et apparaît comme une espèce clé d'un écosystème que nous supposons en « taille de guêpe » (Chapitre VI). Les écosystèmes en « taille de guêpe » sont caractérisés par un niveau trophique intermédiaire composé d'un nombre limité d'espèces, principalement de petits poissons planctonivores, relativement abondants (Cury et al. 2000). Dans l'écosystème côtier antarctique ces espèces intermédiaires sont *E. crystallophias* et *P. antarcticum*.

P. antarcticum occupies an intermediate level in a "wasp-waist" ecosystem

Lorsque l'on détermine quelles sont les espèces qui jouent un rôle majeur dans l'écosystème, il semble évident de s'intéresser à leur habitat de succès. L'établissement de l'habitat de succès permet de définir les aires marines clés à préserver et d'identifier les paramètres qui influencent le plus l'état de l'écosystème. L'étude des abondances larvaires (Chapitre III) et des indices de condition (Chapitre IV) s'insère dans cette problématique car ils peuvent aider à définir les conditions optimales de survie. L'échantillonnage était reparti sur trois zones : le bassin George V, situé près de la langue glaciaire du Mertz (LGM) qui s'est effondrée en 2010, le banc Adélie et le bassin Adélie près de la station de Dumont d'Urville. Ces zones rendent ainsi compte des différentes conditions dans lesquelles les larves de poisson sont susceptibles de se trouver.

Larval abundance & condition index could be used to determine successful habitats

La première étude, basée sur les abondances et la distribution en classe de taille, nous a permis d'identifier la présence des petites larves près des canyons côtiers profonds. Ces endroits, probables frayères, seraient favorables aux jeunes larves. Il semblerait que chez *P. antarcticum* il y ait un phénomène de « homing » ou « instinct de retour » incitant les adultes à venir pondre toujours aux mêmes endroits (Chapitre III). Ainsi, en fonction des variations environnementales interannuelles, les larves pourraient se retrouver d'une année à l'autre dans des conditions non optimales à leur développement. Le fait de maintenir un homing géographique serait une stratégie qui pourrait assurer la survie des larves sur le long terme en limitant les changements systématiques de

"Homing" appeared as an important feature of *P. antarcticum* adults

distribution de la ponte en fonction de l'environnement ; certaines années offrant de meilleurs recrutements que d'autres (Koubbi et al. 2011).

Suite à cette première étude, nous avons utilisé un indice lipidique de condition afin d'établir l'état de la population larvaire (Chapitre VI). *P. antarcticum* est une espèce particulièrement intéressante pour cette approche car l'état larvaire dure un an. Alors que 2010 présente les plus fortes abondances, cette année s'est caractérisée par un indice de condition faible. Nos résultats montrent que la condition des individus est variable en fonction de l'année et que cette variation est supérieure à la variabilité géographique (Chapitre IV). Les variations interannuelles observées semblent être reliées à l'abondance des copépodes et aux paramètres physiques tels que la couverture des glaces. Les larves de *P. antarcticum* apparaissent ainsi comme un bon indicateur biologique qui reflète les conditions de l'environnement.

Interannual variability determines the condition of fish larvae

Conclusion et perspectives

Afin de mieux comprendre l'impact des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers d'Antarctique, nous avons focalisé notre étude sur les premiers niveaux du réseau trophique et sur les larves, juvéniles et adultes de *P. antarcticum*. *P. antarcticum* présente de nombreuses adaptations à la vie pélagique antarctique qui peuvent expliquer pourquoi cette espèce peut représenter jusqu'à 90% de la biomasse des poissons antarctiques (Chapitre VII). Nous avons montré qu'il existe une ontogénie dans l'allocation d'énergie (croissance versus stockage) et un changement de régime alimentaire entre les larves et les stades les plus âgés. De ce fait, il existe un chevauchement important dans la niche trophique des juvéniles et des adultes (Chapitre V, VI) qui explique une ségrégation dans la distribution spatiale afin de diminuer la compétition interspécifique (Chapitre III).

P. antarcticum has many adaptations which explain why this species dominate the neritic ecosystem

L'un des objectifs de cette étude était de déterminer si *P. antarcticum* peut être utilisé comme intégrateur biologique des changements environnementaux. *P. antarcticum* semble avoir le même rôle trophique que d'autres espèces telles que le capelan, les sardines et les anchois. Ces poissons se retrouvent principalement dans des écosystèmes où les poissons planctonophages sont dominés par une ou peu d'espèces qui exercent un contrôle majeur dans les flux d'énergie entre le zooplancton et les maillons supérieurs (Pepin & Dower 2007).

Le cycle de vie de *P. antarcticum* est étroitement lié à la saisonnalité de la production du zooplancton durant l'été et aux caractéristiques physiques et océanographiques, telles que l'extension des glaces ou la formation des polynies (La Mesa & Eastman 2011). Les œufs sont associés à la glace (Vacchi et al. 2004) et les polynies sont particulièrement importantes pour les jeunes stades. La langue glaciaire du Mertz qui était fortement liée à la polynie de la même zone s'est rompue en 2010. L'analyse des paramètres biologiques de 2011 est actuellement en cours, mais les résultats préliminaires montrent que les abondances des grands copépodes sont très faibles par rapport aux années antérieures (Gasparini S, communication personnelle). L'année 2011 s'est également caractérisée par des faibles abondances des larves de *P. antarcticum* (observations sur le terrain et données non publiées). Même si ces observations sont préliminaires, cet événement offre une opportunité unique d'évaluer la condition des larves et les réponses de l'écosystème à ce type de perturbations physiques. Dans un scénario de changement climatique il est probable que la population s'effondre et soit remplacée par d'autres espèces (myctophidés) qui deviendraient une nouvelle source pour les prédateurs supérieurs (Moline et al. 2008). L'effondrement des espèces clés peut engendrer des changements drastiques vers les niveaux trophiques supérieurs et inférieurs. De ce fait, *P. antarcticum* apparaît comme un bon indicateur des changements dans le milieu pélagique antarctique.

P. antarcticum life cycle is associated with ice and polynias regions

Au niveau des indices de condition, l'analyse approfondie des classes des lipides polaires et de leur composition en acides gras, notamment les rapports entre les différents acides gras essentiels (AGE), ouvre une nouvelle porte d'exploration pour déterminer si les larves de poissons sont en bonne ou mauvaise condition (Chapitre V). La caractérisation des rapports entre les AGE des individus avec un rapport TG :Chol < 0.3 et des faibles valeurs en LP pourraient identifier différents niveaux de jeûne, et éventuellement cibler les individus qui ont atteint le point de non retour (PNR). Ce point a également été appelé "la famine irréversible" (Yin & Blaxter 1987). La détermination des individus en PNR par l'intermédiaire des AGE permettrait de faire un lien direct entre l'indice de condition et la mortalité larvaire.

In a climate change scenario the collapse of this species may cause drastic changes

Analysis of essential fatty acids of individuals in poor condition should be able to determine larvae at the point of no return and to link condition and survival.

Bibliographie

- Ackman R (1972) The analysis of fatty acids and related materials by gas-liquid chromatography. *Progress in the chemistry of fats and other lipids* 12:165–284
- Ackman R (1980) Fish lipids, part 1. *Advances in fish science and technology*:86–103
- Ackman R (1981) Flame ionization detection applied to thin-layer chromatography on coated quartz rods. *Methods in enzymology* 72:205–252
- Ackman R, Eaton C, Sipos J, Hooper S, Castell JD (1970) Lipids and fatty acids of two species of North Atlantic krill (*Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa inermis*) and their role in the aquatic food web. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 27:513–533
- Ackman R, Ratnayake W (1989) Properties of Fats, Oils and Lipids: Recovery and Basic Compositional Studies with Gas–Liquid Chromatography and Thin-Layer Chromatography. IN: Vergroesen A, Crawford M (eds) *The Role of fats in Human Nutrition* Academic Press. London 441-514
- Ainley DG (2002) The Adélie penguin: bellwether of climate change. IN: Columbia University Press. New York
- Ainley DG, Wilson PR, Barton KJ, Ballard G, Nur N, Karl B (1998) Diet and foraging effort of Adélie penguins in relation to pack-ice conditions in the southern Ross Sea. *Polar Biology* 20:311–319
- Albers CS, Kattner G, Hagen W (1996) The compositions of wax esters, triacylglycerols and phospholipids in Arctic and Antarctic copepods: evidence of energetic adaptations. *Marine Chemistry* 55:347–358
- Alfaro AC, Thomas F, Sergeant L, Duxbury M (2006) Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70:271–286
- Amara R, Meziane T, Gilliers C, Hermel G, Laffargue P (2007) Growth and condition indices in juvenile sole *Solea solea* measured to assess the quality of essential fish habitat. *Marine Ecology Progress Series* 351:201–208
- Arts MT, Ackman RG, Holub BJ (2001) “Essential fatty acids” in aquatic ecosystems: a crucial link between diet and human health and evolution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:122–137
- Arts MT, Wainman B (1999) *Lipids in freshwater ecosystems*. Springer
- Atkinson A (1998) Life cycle strategies of epipelagic copepods in the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems* 15:289–311
- Atkinson A, Snyder R (1997) Krill-copepod interactions at South Georgia, Antarctica, I. omnivory by *Euphausia superba*. *Marine Ecology Progress Series* 160:63–76

Baras E (1996) Commentaire à l'hypothèse de l'éternel retour de Cury (1994): proposition d'un mécanisme fonctionnel dynamique. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* 53:681–684

Bardonnnet A, Riera P (2005) Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: new insights from stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63:201–209

Beaudoin CP, Tonn WM, Prepas EE, Wassenaar LI (1999) Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): an isotope and dietary analysis. *Oecologia* 120:386–396

Beck CA, Iverson SJ, Bowen WD (2005) Blubber fatty acids of gray seals reveals sex differences in the diet of a size-dimorphic marine carnivore. *Canadian Journal of Zoology* 83:377–388

Benzécri JP (1973) *L'analyse des données*. Dunod, Paris.

Bergeron JP, Boulhic M (1994) The ARN/ADN ratio and evaluation of the nutritional status and growth of marine fish larvae: Experimental testing in sole (*Solea solea*). *ICES journal of marine science London* 51:181–190

Biro PA, Post JR, Abrahams MV (2005) Ontogeny of energy allocation reveals selective pressure promoting risk-taking behaviour in young fish cohorts. *Proceedings of the Royal Society B* 272:1443–1448

Bligh EG, Dyer WJ (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian journal of biochemistry and physiology* 37:911–917

Bocher P, Chérel Y, Hobson KA, others (2000) Complete trophic segregation between South Georgian and common diving petrels during breeding at Iles Kerguelen. *Marine Ecology Progress Series* 208:249–264

Bocher P, Chérel Y, Labat JP, Mayzaud P, Razouls S, Jouventin P, others (2001) Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 223:261–276

Bode A, Alvarez-Ossorio MT, Carrera P, Lorenzo J (2004) Reconstruction of trophic pathways between plankton and the North Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) using stable isotopes. *Scientia Marina* 68:165–178

Bottaro M, Oliveri D, Ghigliotti L, Pisano E, Ferrando S, Vacchi M (2009) Born among the ice: first morphological observations on two developmental stages of the Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum*, a key species of the Southern Ocean. *Reviews in fish biology and fisheries* 19:249–259

Brett JR, Groves TDD (1979) Physiological energetics. *Fish physiology* 8:279–352

Brochier T, Colas F, Lett C, Echevin V, Cubillos LA, Tam J, Chlaida M, Mullon C, Fréon P (2009) Small pelagic fish reproductive strategies in upwelling systems: a natal homing evolutionary model to study environmental constraints. *Progress in Oceanography* 83:261–269

- Brown JA (1985) The adaptive significance of behavioural ontogeny in some centrarchid fishes. *Environmental biology of fishes* 13:25–34
- Buckley LJ (1980) Changes in ribonucleic acid, deoxyribonucleic acid, and protein content during ontogenesis in winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, and effect of starvation. *Fishery Bulletin* 77:703–708
- Buckley L (1984) RNA-DNA ratio: an index of larval fish growth in the sea. *Marine Biology* 80:291–298
- Buckley L, Smigielski A, Halavik T, Laurence G (1990) Effects of water temperature on size and biochemical composition of winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* at hatching and feeding initiation. *Fishery Bulletin* 88:419–428
- Budge SM, Iverson SJ, Koopman HN (2006) Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: a primer on analysis and interpretation. *Marine Mammal Science* 22:759–801
- Burns JM, Trumble SJ, Castellini MA, Testa JW (1998) The diet of Weddell seals in McMurdo Sound, Antarctica as determined from scat collections and stable isotope analysis. *Polar Biology* 19:272–282
- Bylesjö M, Rantalainen M, Cloarec O, Nicholson JK, Holmes E, Trygg J (2007) OPLS discriminant analysis: combining the strengths of PLS-DA and SIMCA classification. *Journal of Chemometrics* 20:341–351
- Caburlotto A, Santis L De, Zanolla C, Camerlenghi A, Dix JK (2006) New insights into Quaternary glacial dynamic changes on the George V Land continental margin (East Antarctica). *Quaternary Science Reviews* 25:3029–3049
- Cherel Y, Ducatez S, Fontaine C, Richard P, Guinet C (2008) Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female southern elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. *Marine Ecology Progress Series* 370:239–247
- Cherel Y, Hobson KA (2007a) Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 329:281–287
- Cherel Y, Hobson KA, Guinet C, Vanpe C (2007b) Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *Journal of animal ecology* 76:826–836
- Cherel Y, Kooyman GL (1998) Food of emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*) in the western Ross Sea, Antarctica. *Marine Biology* 130:335–344
- Cherel Y, Koubbi P, Giraldo C, Penot F, Tavernier E, Moteki M, Ozouf-Costaz C, Causse R, Chartier A, Hosie G (2011) Isotopic niches of fishes in coastal, neritic and oceanic waters off Adélie land, Antarctica. *Polar Science* 5:286–297
- Chicharo A (1998) Nutritional condition and starvation in *Sardina pilchardus* larvae off southern Portugal compared with some environmental factors. *Journal of experimental marine biology and ecology* 225:123–137

- Clarke A (1980) The biochemical composition of krill, *Euphausia superba* Dana, from South Georgia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 43:221–236
- Clarke A (1983) Life in cold water: the physiological ecology of polar marine ectotherms. *Oceanography and Marine Biology* 21:341–453
- Clarke A (1988) Seasonality in the Antarctic marine environment. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* 90:461–473
- Clarke A, Rodhouse PG, Holmes LJ, Pascoe PL (1990) Growth rate and nucleic acid ratio in cultured cuttlefish *Sepia officinalis* (Mollusca: Cephalopoda). *Journal of experimental marine biology and ecology* 133:229–240
- Clarke LR, Vidregar DT, Bennett DH (2005) Stable isotopes and gut content show diet overlap among native and introduced piscivores in a large oligotrophic lake. *Ecology of Freshwater Fish* 14:267–277
- Clemmesen C (1994) The effect of food availability, age or size on the RNA/DNA ratio of individually measured herring larvae: laboratory calibration. *Marine Biology* 118:377–382
- Copeman L, Parrish C, Gregory R, Wells J (2008) Decreased lipid storage in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) during settlement in cold-water eelgrass habitat. *Marine Biology* 154:823–832
- Corten A (2001) The role of “conservatism” in herring migrations. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11:339–361
- Cowey CB, Bell JG, Knox D, Fraser A, Youngson A (1985) Lipids and lipid antioxidant systems in developing eggs of salmon (*Salmo salar*). *Lipids* 20:567–572
- Cripps GC, Watkins JL, Hill HJ, Atkinson A (1999) Fatty acid content of Antarctic krill *Euphausia superba* at South Georgia related to regional populations and variations in diet. *Marine Ecology Progress Series* 181:177–188
- Cury P (1994) Obstinate nature: an ecology of individuals. Thoughts on reproductive behavior and biodiversity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51:1664–1673
- Cury P, Bakun A, Crawford RJM, Jarre A, Quiñones RA, Shannon LJ, Verheye HM (2000) Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 57:603–618
- Cury P, Roy C (1989) Optimal Environmental Window and Pelagic Fish Recruitment Success in Upwelling Areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46:670–680
- Cushing D (1972) The production cycle and the numbers of marine fish. In: *Symposia of the Zoological Society of London* 213–232
- Cushing D, Horwood J (1994) The growth and death of fish larvae. *Journal of Plankton Research* 16:291–300
- Dalsgaard J, St John M, Kattner G, Müller-Navarra D, Hagen W (2003) Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in marine biology* 46:225–340

DeNiro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42:495–506

DeNiro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45:341–351

DeWitt HH (1962) A new Antarctic nototheniid fish with notes on two recently described nototheniiforms. *Copeia*:826–833

DeWitt HH (1970) The character of the midwater fish fauna of the Ross Sea, Antarctica. *Antarctic ecology* 1:305–314

Doherty PJ, Williams DMB, others (1988) The replenishment of coral reef fish populations. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 26:551

Duhamel G, Kock KH, Balguerias E, Hureau JC (1993) Reproduction in fish of the Weddell Sea. *Polar Biology* 13:193–200

Duhamel G (1998) The pelagic fish community of the Polar Frontal Zone off the Kerguelen Islands. IN: di Prisco G, Pisano E, Clarke E (eds) *Fishes of Antarctica: a biological overview* Springer-Verlag, Berlin 63–74

Eastman JT (1985) *Pleuragramma antarcticum* (Pisces, Nototheniidae) as food for other fishes in McMurdo Sound, Antarctica. *Polar Biology* 4:155–160

Eastman JT (1988) Lipid storage systems and the biology of two neutrally buoyant Antarctic notothenioid fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* 90:529–537

Eastman JT, DeVries AL (1981) Buoyancy adaptations in a swim-bladderless Antarctic fish. *Journal of Morphology* 167:91–102

Eastman J, DeVries A (1989) Ultrastructure of the lipid sac wall in the Antarctic notothenioid fish *Pleuragramma antarcticum*. *Polar Biology* 9:333–335

Eggold BT, Motta PJ (1992) Ontogenetic dietary shifts and morphological correlates in striped mullet, *Mugil cephalus*. *Environmental biology of fishes* 34:139–158

Ehrlich K (1974a) Chemical changes during growth and starvation of larval *Pleuronectes platessa*. *Marine Biology* 24:39–48

Ehrlich K (1974b) Chemical changes during growth and starvation of herring larvae. IN: Blaxter J (eds) *The Early Life History of Fish*, 1 Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 301-232

Ehrlich K (1975) A preliminary study of the chemical composition of sea-caught larval herring and plaice. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* 51:25–28

Ehrlich K, Blaxter J, Pemberton R (1976) Morphological and histological changes during the growth and starvation of herring and plaice larvae. *Marine Biology* 35:105–118

- Evans R, Parrish C, Zhu P, Brown J, Davis P (1998) Changes in phospholipase A 2 activity and lipid content during early development of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Marine Biology* 130:369–376
- Falk-Petersen S, Hagen W, Kattner G, Clarke A, Sargent J (2000) Lipids, trophic relationships, and biodiversity in Arctic and Antarctic krill. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:178–191
- Falk-Petersen S, Mayzaud P, Kattner G, Sargent JR (2009) Lipids and life strategy of Arctic *Calanus*. *Marine Biology Research* 5:18–39
- Falk-Petersen S, Sargent JR, Lonne OJ, Timofeev S (1999) Functional biodiversity of lipids in Antarctic zooplankton: *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, *Thysanoessa macrura* and *Euphausia crystallorophias*. *Polar Biology* 21:37–47
- Farrell LE, Roman J, Sunquist ME (2000) Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. *Molecular Ecology* 9:1583–1590
- Ferron A, Leggett W (1994) An appraisal of condition measures for marine fish larvae. *Advances in marine biology* 30:217–303
- Fogarty MJ, Sissenwine MP, Cohen EB (1991) Recruitment variability and the dynamics of exploited marine populations. *Trends in Ecology & Evolution* 6:241–246
- Frank KT, McRuer JK (1989) Nutritional status of field-collected haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) larvae from Southwestern Nova Scotia: an assessment based on morphometric and vertical distribution data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46:125–133
- Fraser AJ (1989) Triacylglycerol content as a condition index for fish, bivalve, and crustacean larvae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46:1868–1873
- Fraser A, Gamble J, Sargent J (1988) Changes in lipid content, lipid class composition and fatty acid composition of developing eggs and unfed larvae of cod (*Gadus morhua*). *Marine Biology* 99:307–313
- Fraser A, Sargent J, Gamble J, MacLachlan P (1987) Lipid class and fatty acid composition as indicators of the nutritional condition of larval Atlantic herring. *American Fisheries Society Symposium* 129–143
- Fricke H, Gercken G, Schreiber W, Oehlenschläger J (1984) Lipid, sterol and fatty acid composition of Antarctic krill (*Euphausia superba*). *Lipids* 19:821–827
- Friedrich C, Hagen W (1994) Lipid contents of five species of notothenioid fish from high-Antarctic waters and ecological implications. *Polar Biology* 14:359–369
- Frolov A, Pankov S (1992) The effect of starvation on the biochemical composition of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Journal of Marine Biology Ass UK* 72:353–356
- Froneman PW, Pakhomov EA (1998) Trophic importance of the chaetognaths *Eukrohnia hamata* and *Sagitta gazellae* in the pelagic system of the Prince Edward Islands (Southern Ocean). *Polar Biology* 19:242–249

- Froneman PW, Pakhomov EA, Perissinotto R, Meaton V (1998) Feeding and predation impact of two chaetognath species, *Eukrohnia hamata* and *Sagitta gazellae*, in the vicinity of Marion Island (southern ocean). *Marine Biology* 131:95–101
- Fry B (1988) Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography* 1182–1190
- Fry B, Sherr EB (1984) $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow on marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science* 27:13–47
- Fuiman L, Davis R, Williams T (2002) Behavior of midwater fishes under the Antarctic ice: observations by a predator. *Marine Biology* 140:815–822
- Furness BL, Laugksch R, Duffy D (1984) Cephalopod beaks and studies of seabird diets. *Auk* 101:619–620
- Gales NJ, Klages NTW, Williams R, Woehler EJ (1990) The diet of the emperor penguin, *Aptenodytes forsteri*, in Amanda Bay, Princess Elizabeth Land, Antarctica. *Antarctic Science* 2:23–28
- Garcia AM, Hoeninghaus DJ, Vieira JP, Winemiller KO (2007) Isotopic variation of fishes in freshwater and estuarine zones of a large subtropical coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73:399–408
- Gerasimchuk V (1987) On the fecundity of the Antarctic silverfish *Pleuragramma*. *Journal of Ichthyology* 28 : 98–100
- Giraldo C, Chérel Y, Vallet C, Mayzaud P, Tavernier E, Moteki M, Hosie G, Koubbi P (2011) Ontogenetic changes in the feeding ecology of the early life stages of the Antarctic silverfish (*Pleuragramma antarcticum*) documented by stable isotopes and diet analysis in the Dumont d'Urville Sea (East Antarctica). *Polar Science* 5:252–263
- Guillaume J, Bergot P, Kaushik S, Métailler R (1999) Nutrition et alimentation des poissons et crustacés. Chapitre 7 Nutrition Lipidique 147- 170 INRIA, Paris, France
- Graeve M, Hagen W, Kattner G (1994) Herbivorous or omnivorous? On the significance of lipid compositions as trophic markers in Antarctic copepods. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 41:915–924
- Granata A, Cubeta A, Guglielmo L, Sidoti O, Greco S, Vacchi M, La Mesa M (2002) Ichthyoplankton abundance and distribution in the Ross Sea during 1987-1996. *Polar Biology* 25:187–202
- Granata A, Zagami G, Vacchi M, Guglielmo L (2009) Summer and spring trophic niche of larval and juvenile *Pleuragramma antarcticum* in the Western Ross Sea, Antarctica. *Polar Biology* 32:369–382
- Green K, Burton HR (1987) Seasonal and Geographical Variation in the Food of Weddell Seals, *Leptonychotes-Weddellii*, in Antarctica. *Wildlife Research* 14:475–489
- Grossman GD (1980) Ecological aspects of ontogenetic shifts in prey size utilization in the bay goby (Pisces: Gobiidae). *Oecologia* 47:233–238

- Guglielmo L, Granata A, Greco S (1998) Distribution and abundance of postlarval and juvenile *Pleuragramma antarcticum* (Pisces, Nototheniidae) off Terra Nova Bay (Ross Sea, Antarctica). *Polar Biology* 19:37–51
- Hagen W (1988) On the significance of lipids in Antarctic zooplankton. *Ber. Polarforsch* 49, 1-129
- Hagen W, Kattner G, Friedrich C (2000) The lipid compositions of high-Antarctic notothenioid fish species with different life strategies. *Polar Biology* 23:785–791
- Hagen W, Kattner G, Graeve M (1995) On the lipid biochemistry of polar copepods: compositional differences in the Antarctic calanoids *Euchaeta antarctica* and *Euchirella rostromagna*. *Marine Biology* 123:451–457
- Haines TA (1973) An evaluation of RNA-DNA ratio as a measure of long-term growth in fish populations. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 30:195–199
- Hakanson JL (1989a) Analysis of lipid components for determining the condition of anchovy larvae, *Engraulis mordax*. *Marine Biology* 102:143–151
- Hakanson JL (1989b) Condition of larval anchovy (*Engraulis mordax*) in the Southern California Bight, as measured through lipid analysis. *Marine Biology* 102:153–159
- Hakanson JL (1993) Nutritional condition and growth rate of anchovy larvae (*Engraulis mordax*) in the California Current: two contrasting years. *Marine Biology* 115:309–316
- Hansom JD, Gordon JE (1998) Antarctic environments and resources: a geographical perspective. Prentice Hall
- Hecq JH (2003) Modélisation conceptuelle et numérique de l'écosystème planctonique océanique. *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège* 72 : 93-302
- Herzka SZ (2005) Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotope ratio analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64:58–69
- Hjort J (1914) Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 20:1–228.
- Hjort J (1926) Fluctuations in the year classes of important food fishes. *Journal du Conseil* 1:5
- Hobson KA, Clark RG (1993) Turnover of ^{13}C in cellular and plasma fractions of blood: implications for nondestructive sampling in avian dietary studies. *The Auk* 110:638–641
- Hobson K, Montevecchi W (1991) Stable isotopic determinations of trophic relationships of great auks. *Oecologia* 87:528–531
- Hobson KA, Welch HE (1992) Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using ^{13}C and ^{15}N analysis. *Marine Ecology Progress Series* 84:9–18
- Hoddell RJ, Crossley AC, Williams R, Hosie GW (2000) The distribution of Antarctic pelagic fish and larvae (CCAMLR division 58.4. 1). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47:2519–2541

- Hodum PJ, Hobson KA (2000) Trophic relationships among Antarctic fulmarine petrels: insights into dietary overlap and chick provisioning strategies inferred from stable-isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analyses. *Marine Ecology Progress Series* 198:273–281
- Hopkins T (1985) Food web of an Antarctic midwater ecosystem. *Marine Biology* 89:197–212
- Hopkins T (1987) Midwater food web in McMurdo Sound, Ross Sea, Antarctica. *Marine Biology* 96:93–106
- Hosie G, Koubbi P, Riddle M, Ozouf-Costaz C, Moteki M, Fukuchi M, Ameziane N, Ishimaru T, Goffart A (2011) CEAMARC, the Collaborative East Antarctic Marine Census for the Census of Antarctic Marine Life (IPY # 53): An overview. *Polar Science* 5:75–87
- Houde ED (1989) Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fishery Bulletin* 87:471–495
- Hubold G (1984) Spatial distribution of *Pleuragramma antarcticum* (Pisces: Nototheniidae) near the Filchner-and Larsen ice shelves (Weddell sea/Antarctica). *Polar Biology* 3:231–236
- Hubold G (1985) Stomach contents of the Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum* from the southern and eastern Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biology* 5:43–48
- Hubold G (1990) Seasonal patterns of ichthyoplankton distribution and abundance in the southern Weddell Sea. IN: Kerry K, Hempel G (eds) *Ecological Change and Conservation, Antarctic Ecosystems*. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York
- Hubold G (1991) Ecology of notothenioid fish in the Weddell Sea. IN: di Prisco B, Maresca B (eds) *Biology of Antarctic fish*. Springer-Verlag New York 3-22
- Hubold G, Ekau W (1990) Feeding patterns of post-larval and juvenile notothenioids in the southern Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biology* 10:255–260
- Hubold G, Hagen W (1997) Seasonality of feeding and lipid content in juvenile *Pleuragramma antarcticum* (Pisces: Nototheniidae) from the southern Weddell Sea. IN: Battaglia B, Valencia J, Walton D (eds) *Antarctic communities: species, structure and survival* University Press, Cambridge 277–283
- Hubold G, Tomo AP (1989) Age and growth of Antarctic Silverfish (*Pleuragramma antarcticum*) Boulenger, 1902, from the southern Weddell Sea and Antarctic Peninsula. *Polar Biology* 9:205–212
- Hunt B, Hosie G (2003) The Continuous Plankton Recorder in the Southern Ocean: a comparative analysis of zooplankton communities sampled by the CPR and vertical net hauls along 140°E. *Journal of Plankton Research* 25:1561–1579
- Hunter J, Center SF (1984) Inferences regarding predation on the early life stages of cod. In: Dahl E, Danielsen DS, Moksnes and Solemdal P (Eds) *The propagation of cod *Gadus morhua**. Flodevinger rapportser 1:533–562
- Hyslop E (1980) Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of fish biology* 17:411–429

- Iverson SJ (1993) Milk secretion in marine mammals in relation to foraging: can milk fatty acids predict diet. *Symposia of the Zoological Society of London* 263–291
- Iverson SJ, Field C, Bowen W Don, Blanchard W (2004) Quantitative fatty acid signature analysis: a new method of estimating predator diets. *Ecological Monographs* 74:211–235
- Iverson SJ, Frost KJ, Lowry LF (1997) Fatty acid signatures reveal fine scale structure of foraging distribution of harbor seals and their prey in Prince William Sound, Alaska. *Marine Ecology Progress Series* 151:255–271
- Iverson SJ, Lang SLC, Cooper MH (2001) Comparison of the Bligh and Dyer and Folch methods for total lipid determination in a broad range of marine tissue. *Lipids* 36:1283–1287
- Izquierdo M, Socorro J, Arantzamendi L, Hernández-Cruz C (2000) Recent advances in lipid nutrition in fish larvae. *Fish Physiology and Biochemistry* 22:97–107
- Jacques G, Tréguer P (1986) *Ecosystèmes pélagiques marins*. Masson et al. Paris
- Ju SJ, Harvey HR (2004) Lipids as markers of nutritional condition and diet in the Antarctic krill *Euphausia superba* and *Euphausia crystallorophias* during austral winter. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51:2199–2214
- Kattner G, Graeve M, Hagen W (1994) Ontogenetic and seasonal changes in lipid and fatty acid/alcohol compositions of the dominant Antarctic copepods *Calanus propinquus*, *Calanoides acutus* and *Rhincalanus gigas*. *Marine Biology* 118:637–644
- Kattner G, Hagen W (1995) Polar herbivorous copepods—different pathways in lipid biosynthesis. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 52:329–335
- Kattner G, Hagen W, Graeve M, Albers C (1998) Exceptional lipids and fatty acids in the pteropod *Clione limacina* (Gastropoda) from both polar oceans. *Marine chemistry* 61:219–228
- Keller R (1983) Contributions to the early life history of *Pleuragramma antarcticum* Boul. 1902 (Pisces, Nototheniidae) in the Weddell Sea. *Meeresforschung* 30:10–24
- Kellermann A (1986) Geographical distribution and abundance of postlarval and juvenile *Pleuragramma antarcticum* (Pisces, Notothenioidei) off the Antarctic Peninsula. *Polar Biology* 6:111–119
- Kellermann A (1987) Food and feeding ecology of postlarval and juvenile *Pleuragramma antarcticum* (Pisces; Notothenioidei) in the seasonal pack ice zone off the Antarctic Peninsula. *Polar Biology* 7:307–315
- Kelly JF (2000) Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology* 78:1–27
- Kharlamenko VI, Kiyashko SI, Imbs AB, Vyshkvartzev DI (2001) Identification of food sources of invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon and sulfur stable isotope ratio and fatty acid analyses. *Marine ecology Progress series* 220:103–117
- Kjørboe T, MacKenzie B (1995) Turbulence-enhanced prey encounter rates in larval fish: effects of spatial scale, larval behaviour and size. *Journal of Plankton Research* 17:2319–2331

- Koenker R, Bassett G (1978) Regression Quantiles. *Econometrica* 46:33–50
- Koenker R, Hallock KF (2001) Quantile Regression. *The Journal of Economic Perspectives* 15:143–156
- Koslow JA (1992) Fecundity and the stock-recruitment relationship. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49:210–217
- Koubbi P, Duhamel G, Hebert C (2001) Seasonal relative abundance of fish larvae inshore at Iles Kerguelen, Southern Ocean. *Antarctic Science* 13:385–392
- Koubbi P, Duhamel G, Hecq JH, Beans C, Loots C, Pruvost P, Tavernier E, Vacchi M, Vallet C (2009) Ichthyoplankton in the neritic and coastal zone of Antarctica and Subantarctic islands: A review. *Journal of Marine Systems* 78:547–556
- Koubbi P, Hureau JC, Vacchi M, White M (1997) Results of the preliminary survey on the coastal distribution of fish larvae in Adelie Land (Southern Ocean) during January-February 1996. *Cybium* 21:381–392
- Koubbi P, O'Brien C, Loots C, Giraldo C, Smith M, Tavernier E, Vacchi M, Vallet C, Chevallier J, Moteki M (2011) Spatial distribution and inter-annual variations in the size frequency distribution and abundances of *Pleuragramma antarcticum* larvae in the Dumont d'Urville Sea from 2004 to 2010. *Polar Science* 5:225–238
- Koubbi P, Ozouf-Costaz C, Goarant A, Moteki M, Hulley P-A, Causse R, Dettai A, Duhamel G, Pruvost P, Tavernier E, Post AL, Beaman RJ, Rintoul SR, Hirawake T, Hirano D, Ishimaru T, Riddle M, Hosie G (2010) Estimating the biodiversity of the East Antarctic shelf and oceanic zone for ecoregionalisation: Example of the ichthyofauna of the CEAMARC (Collaborative East Antarctic Marine Census) CAML surveys. *Polar Science* 4:115–133
- Koubbi P, Vallet C, Razouls S, Grioche A, Hilde D, Courcot L, Janquin MA, Vacchi M, Hureau JC (2007) Condition and diet of larval *Pleuragramma antarcticum* (Nototheniidae) from Terre Adélie (Antarctica) during summer. *Cybium* 31:67–76
- Lacarra M, Houssais M-N, Sultan E, Rintoul SR, Herbaut C (2011) Summer hydrography on the shelf off Terre Adélie/George V Land based on the ALBION and CEAMARC observations during the IPY. *Polar Science* 5:88–103
- La Mesa M, Catalano B, Russo A, Greco S, Vacchi M, Azzali M (2010) Influence of environmental conditions on spatial distribution and abundance of early life stages of Antarctic silverfish, *Pleuragramma antarcticum* (Nototheniidae), in the Ross Sea. *Antarctic Science* 22:243–254
- La Mesa M, Eastman JT (2011) Antarctic silverfish: life strategies of a key species in the high-Antarctic ecosystem. *Fish and Fisheries* doi: 10.1111/j.1467-2979.2011.00427.
- La Mesa M, Eastman JT, Vacchi M (2004) The role of notothenioid fish in the food web of the Ross Sea shelf waters: a review. *Polar Biology* 27:321–338

- Lasker R (1981) The role of a stable ocean in larval fish survival and subsequent recruitment. IN: Lasker R (eds) Marine fish larvae: morphology, ecology and relation to fisheries. University of Washington Press, Seattle, WA 80-88
- Laurel BJ, Copeman LA, Hurst TP, Parrish CC (2010) The ecological significance of lipid/fatty acid synthesis in developing eggs and newly hatched larvae of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*). Marine biology 157:1713–1724
- Lee RF, Hagen W, Kattner G (2006) Lipid storage in marine zooplankton. Marine Ecology Progress Series 307:273–306
- Lee RF, Nevenzel JC, Paffenhöfer G-A (1971) Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: Phytoplankton and copepods. Marine Biology 9:99–108
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology. 2nd English eds. Elsevier Science, Amsterdam
- Leggett W, Deblois E (1994) Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? Netherlands Journal of Sea Research 32:119–134
- Lehninger A (1975) Biochemistry (2nd edn). Worth, New York:189–195
- Limburg KE (1998) Anomalous migrations of anadromous herrings revealed with natural chemical tracers. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55:431–437
- Liu Q, Chen D (1995) Length frequency analysis of *Pleuragramma antarcticum*, *Electrona antarctica*, *Protomyctophum bolini*. Chinese Journal of Oceanology and Limnology 13, 380-384
- Lochmann S, Maillet GL, Frank KT, Taggart CT (1995a) Lipid class composition as a measure of nutritional condition in individual larval Atlantic cod (*Gadus morhua*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 52:1294–1306
- Lochmann S, Maillet G, Taggart C, Frank KT (1996) Effect of gut contents and lipid degradation on condition measures in larval fish. Marine ecology progress series Oldendorf 134:27–35
- Lopez MD, Huntley ME (1995) Feeding and diel vertical migration cycles of *Metridia gerlachei* (Giesbrecht) in coastal waters of the Antarctic Peninsula. Polar Biology 15:21–30
- Love RM (1970) Depletion IN: The chemical biology of fishes: with a key to the chemical literature. Chapter 5 222-257 Academic Press London and New York
- Love RM (1980) Feeding and Starvation IN: The chemical biology of fishes, volume 2 Chapter 3: 133-229 Academic Press, London and New York
- MacKenzie BR, Miller TJ, Cyr S, Leggett WC (1994) Evidence for a dome-shaped relationship between turbulence and larval fish ingestion rates. Limnology and Oceanography:1790–1799
- Massom RA, Hill KL, Lytle VI, Worby AP, Paget MJ, Allison I (2001) Effects of regional fast-ice and iceberg distributions on the behaviour of the Mertz Glacier polynya, East Antarctica. Annals of Glaciology 33:391–398
- Massom RA, Stammerjohn SE (2010) Antarctic sea ice change and variability—Physical and ecological implications. Polar Science 4:149–186

- Mayzaud P, Albessard E, Cuzin-Roudy J (1998) Changes in lipid composition of the Antarctic krill *Euphausia superba* in the Indian sector of the Antarctic Ocean: Influence of geographical location, sexual maturity stage and distribution among organs. *Marine Ecology Progress Series* 173:149–162
- Mayzaud P, Chevallier J, Tavernier E, Moteki M, Koubbi P (2011) Lipid composition of the Antarctic fish *Pleuragramma antarcticum*. Influence of age class. *Polar Science* 5:264–271
- Mayzaud P, Virtue P, Albessard E (1999) Seasonal variations in the lipid and fatty acid composition of the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* from the Ligurian Sea. *Marine Ecology Progress Series* 186:199–210
- McCutchan JH, Lewis Jr WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102:378–390
- McGurk M, Warburton H, Galbraith M, Kusser W (1992) RNA–DNA ratio of herring and sand lance larvae from Port Moller, Alaska: comparison with prey concentration and temperature. *Fisheries Oceanography* 1:193–207
- Melville AJ, Connolly RM (2003) Spatial analysis of stable isotope data to determine primary sources of nutrition for fish. *Oecologia* 136:499–507
- Michels J, Schnack-Schiel SB (2005) Feeding in dominant Antarctic copepods—does the morphology of the mandibular gnathobases relate to diet? *Marine Biology* 146:483–495
- Michener R, Schell D (1994) Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. *Stable isotopes in ecology and environmental science* Blackwell, Oxford 138–157
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $[\delta^{15}\text{N}]$ and animal age. *Geochimica and Cosmochimica Acta* 48:1135–1140
- Mittelbach GG, Persson L (1998) The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:1454–1465
- Moline MA, Karnovsky NJ, Brown Z, Divoky GJ, Frazer TK, Jacoby CA, Torres JJ, Fraser WR (2008) High Latitude Changes in Ice Dynamics and Their Impact on Polar Marine Ecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134:267–319
- Morrison WR, Smith LM (1964) Preparation of fatty acid methyl esters and dimethylacetals from lipids with boron fluoride–methanol. *Journal of Lipid Research* 5:600–608
- Moteki M, Koubbi P, Pruvost P, Tavernier E, Hulley P-A (2011) Spatial distribution of pelagic fish off Adélie and George V Land, East Antarctica in the austral summer 2008. *Polar Science* 5:211–224
- Moyle PB, Cech JJ (1988) *An introduction to ichthyology*. Englewood Cliffs, Prentice Hall New Jersey
- Nash RDM, Valencia AH, Geffen AJ (2006) The origin of Fulton’s condition factor—setting the record straight. *Fisheries* 31:236–238

Neilson JD, Perry RI, Valerio P, Waiwood K (1986) Condition of Atlantic cod *Gadus morhua* larvae after the transition to exogenous feeding: morphometrics, buoyancy and predator avoidance. *Marine Ecology Progress Series* 32:229–235

Nelson MM, Mooney BD, Nichols PD, Phleger CF (2001) Lipids of Antarctic Ocean amphipods: food chain interactions and the occurrence of novel biomarkers. *Marine Chemistry* 73:53–64

Nicol S, Pauly T, Bindoff NL, Strutton PG (2000) “BROKE” a biological/oceanographic survey off the coast of East Antarctica (80–150° E) carried out in January–March 1996. *Deep-Sea Research Part II* 47:2281–2297

Orsi AH, Whitworth T, Nowlin WD, others (1995) On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42:641–673

Owens NJP (1987) Natural variations in ¹⁵N in the marine environment. *Advances in marine biology* 24:389–451

Pakhomov E., Perissinotto R, Froneman P. (1998) Abundance and trophodynamics of *Euphausia crystallorophias* in the shelf region of the Lazarev Sea during austral spring and summer. *Journal of Marine Systems* 17:313–324

Pakhomov EA, Perissinotto R, McQuaid CD (1996) Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Marine ecology progress series Oldendorf* 134:1–14

Papi F (1992) *Animal homing*. Chapman & Hall, London

Parker PL (1964) The biogeochemistry of the stable isotopes of carbon in a marine bay. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 28:1155–1164

Pasquaud S, Elie P, Jeantet C, Billy I, Martinez P, Girardin M (2008) A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable isotope analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78:267–279

Pedersen B, Ugelstad I, Hjelmeland K (1990) Effects of a transitory, low food supply in the early life of larval herring (*Clupea harengus*) on mortality, growth and digestive capacity. *Marine Biology* 107:61–66

Pepin P, Dower JF (2007) Variability in the Trophic Position of Larval Fish in a Coastal Pelagic Ecosystem Based on Stable Isotope Analysis. *Journal of Plankton Research* 29:727–737

Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics* 18:293–320

Petitgas P, Reid D, Planque B, Nogueira E, O’Hea B, Cotano U (2006) The entrainment hypothesis: an explanation for the persistence and innovation in spawning migrations and life cycle spatial patterns. *International Council for the Exploration of the Sea CM2006/B7*

Phleger CF, Nelson MM, Mooney B, Nichols PD (1999a) Lipids of abducted Antarctic pteropods, *Spongiobranchaea australis*, and their hyperiid amphipod host. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 124:295–307

- Phleger CF, Nelson MM, Mooney BD, Nichols PD (1999b) Wax esters versus triacylglycerols in myctophid fishes from the Southern Ocean. *Antarctic Science* 11:436–444
- Phleger CF, Nelson MM, Mooney BD, Nichols PD (2001) Interannual variations in the lipids of the Antarctic pteropods *Clione limacina* and *Clio pyramidata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 128:553–564
- Pierce G, Diack J, Boyle P (1990) Application of serological methods to identification of fish prey in diets of seals and dolphins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 137:123–140
- Pinnegar JK, Polunin NV (2000) Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia* 122:399–409
- Polis GA, Strong DR (1996) Food Web Complexity and Community Dynamics. *The American Naturalist* 147:813–846
- Pörtner HO, Peck L, Somero G (2007) Thermal Limits and Adaptation in Marine Antarctic Ectotherms: An Integrative View. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362:2233–2258
- Post A (1990) Paralepididae. In: Gon O & Heemstra PC (eds) *Fishes of the Southern Ocean*. J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown, South Africa 138–141
- Post A, O'Brien PE, Beaman RJ, Riddle MJ, Santis L De (2010) Physical controls on deep water coral communities on the George V Land slope, East Antarctica. *Antarctic Science* 22:371–378
- Post JR, Parkinson EA (2001) Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology* 82:1040–1051
- Radtke RL, Hubold G, Folsom SD, Lenz PH (1993) Otolith Structural and Chemical Analyses: The Key to Resolving Age and Growth of the Antarctic Silverfish, *Pleuragramma antarcticum*. *Antarctic Science* 5:51–62
- Rau G, Sweeney R, Kaplan I (1982) Plankton ^{13}C : ^{12}C ratio changes with latitude: differences between northern and southern oceans. *Deep Sea Research Part A Oceanographic Research Papers* 29:1035–1039
- Rau G, Takahashi T, Marais D Des, Repeta D, Martin J (1992) The relationship between $[\delta^{13}\text{C}]$ of organic matter and $[\text{CO}_2(\text{aq})]$ in ocean surface water: Data from a JGOFS site in the northeast Atlantic Ocean and a model. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 56:1413–1419
- Reinhardt S, Vleet E (1986) Lipid composition of twenty-two species of Antarctic midwater zooplankton and fish. *Marine Biology* 91:149–159
- Reitan KI, Rainuzzo JR, Olsen Y (1994) Influence of lipid composition of live feed on growth, survival and pigmentation of turbot larvae. *Aquaculture International* 2:33–48
- Reitan KI, Rainuzzo JR, Ārie G, Olsen Y (1997) A review of the nutritional effects of algae in marine fish larvae. *Aquaculture* 155:207–221

- Rickman SJ, Dulvy NK, Jennings S, Reynolds JD (2000) Recruitment variation related to fecundity in marine fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:116–124
- Riera P, Richard P, Grémare A, Blanchard G (1996) Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes-Oléron (France), as determined by dual stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* 142:303–309
- Robinson S, Ware D (1988) Ontogenetic Development of Growth Rates in Larval Pacific Herrings, *Clupea harengus pallasii*, Measured with RNA-DNA Ratios in the Strait of Georgia, British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45:1422–1429
- Rosecchi E, Nouaze Y (1985) Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 49:111–123
- Sale PF (1990) Recruitment of marine species: Is the bandwagon rolling in the right direction? *Trends in Ecology & Evolution* 5:25–27
- Sargent J, Bell J, Bell M, Henderson R, Tocher D (1993) The metabolism of phospholipids and polyunsaturated fatty acids in fish. *Coastal and estuarine studies* 103–103
- Sargent J, Bell M, Bell J, Henderson R, Tocher D, Cevc G, Paltauf F, others (1995) Origins and functions of n-3 polyunsaturated fatty acids in marine organisms. *Proceedings of the 6th International Colloquium: Phospholipids: characterization, metabolism, and novel biological applications* 248–259
- Sargent JR, Falk-Petersen S (1988) The lipid biochemistry of calanoid copepods. *Hydrobiologia* 167:101–114
- Sargent J, McEvoy L, Estevez A, Bell G, Bell M, Henderson J, Tocher D (1999) Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions. *Aquaculture* 179:217–229
- Sargent J, Tocher D, Bell J (2002) The lipids. IN: Harver J, Hardy R (eds) *Fish Nutrition* (3rd edition) Elsevier USA 181-257
- Schmitt RJ, Holbrook SJ (1984) Gape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish. *Oecologia* 63:6–12
- Schnack-Schiel SB, Hagen W (1995) Life-cycle strategies of *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, and *Metridia gerlachei* (Copepoda: Calanoida) in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 52:541–548
- Scott FJ, Marchant HJ (2005) Antarctic marine protists. *Australian Biological Resources Study*
- Shelbourne JE (1957) The feeding and condition of plaice larvae in good and bad plankton patches. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 36:539–552
- Smith PE (1985) Year-class strength and survival of O-group clupeoids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42:69–82

Smith SJ, Iverson SJ, Bowen W (1997) Fatty acid signatures and classification trees: new tools for investigating the foraging ecology of seals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:1377–1386

Smith MB, Labat J-P, Fraser AD, Massom RA, Koubbi P (2011) A GIS approach to estimating interannual variability of sea ice concentration in the Dumont d'Urville Sea near Terre Adélie from 2003 to 2009. *Polar Science* 5:104–117

Spindler M, Dieckmann G (1994) Ecological significance of the sea ice biota. In: Hempel G (eds) *Antarctic Science: Global Concerns*. Springer-Verlag, Berlin 60-68
Stowasser G, Atkinson A, McGill R, Phillips R, Collins MA, Pond D (2011) Food web dynamics in the Scotia Sea in summer: A stable isotope study. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 59/60:208-221

Stryer L (1988) *Biochemistry*. WH Freeman and Company, New York, USA

Suthers IM (1998) Bigger? Fatter? Or is faster growth better? Considerations on condition in larval and juvenile coral-reef fish. *Australian Journal of Ecology* 23:265–273

Suthers IM, Fraser A, Frank KT (1992) Comparison of lipid, otolith and morphometric condition indices of pelagic juvenile cod *Gadus morhua* from the Canadian Atlantic. *Marine ecology progress series Oldendorf* 84:31–40

Swadling K, Penot F, Vallet C, Rouyer A, Gasparini S, Mousseau L, Smith M, Goffart A, Koubbi P (2011) Interannual variability of zooplankton in the Dumont d'Urville sea (139°E – 146°E), east Antarctica, 2004–2008. *Polar Science* 5:118–133

Sweeting C, Barry J, Barnes C, Polunin N, Jennings S (2007) Effects of body size and environment on diet-tissue [$\delta^{15}\text{N}$] fractionation in fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 340:1–10

Takahashi M, Nemoto T (1984) The food of some Antarctic fish in the western Ross Sea in summer 1979. *Polar Biology* 3:237–239

Tamura T, Ohshima KI, Nihashi S (2008) Mapping of sea ice production for Antarctic coastal polynyas. *Geophysical Research Letters* 35:L07606

Tande KS, Henderson RJ (1988) Lipid composition of copepodite stages and adult females of *Calanus glacialis* in Arctic waters of the Barents Sea. *Polar Biology* 8:333–339

Tavernier E, Mayzaud P, Boutoute M, Vallet C, Koubbi P (2012) Lipid characterization of *Pleuragramma antarcticum* (Nothoteniidae) larvae off East Antarctica (139°E–145.10°E) during summer. *Polar Biology* 6:829-840

Tenore KR, Alonso-Noval M, Alvarez-Ossorio M, Atkinson LP, Cabanas JM, Cal RM, Campos HJ, Castillejo F, Chesney EJ, Gonzalez N, others (1995) Fisheries and oceanography off Galicia, NW Spain: mesoscale spatial and temporal changes in physical processes and resultant patterns of biological productivity. *Journal of Geophysical Research* 100:10943–10

- Theilacker GH, Lo N, Townsend A (1993) An immunochemical approach to quantifying predation by euphausiids on the early stages of anchovy. *Marine Ecology Progress Series* 92:35–35
- Theilacker G, Porter S (1995) Condition of larval walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the western Gulf of Alaska assessed with histological and shrinkage indices. *Fishery Bulletin* 93:333–344
- Tieszen LL, Boutton TW (1989) Stable carbon isotopes in terrestrial ecosystem research. *Stable isotopes in ecological research*:167–195
- Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl KG, Slade NA (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* 57:32–37
- Tocher DR, Bendiksen EÅ, Campbell PJ, Bell JG (2008) The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish. *Aquaculture* 280:21–34
- Tocher D, Fraser A, Sargent J, Gamble J (1985) Lipid class composition during embryonic and early larval development in Atlantic herring (*Clupea harengus*). *Lipids* 20:84–89
- Umeda S, Ochiai A (1975) On the histological structure and function of digestive organs of the fed and starved larvae of the yellowtail, *Seriola quinqueradiata*. *Japanese Journal of Ichthyology* 21:213–219
- Vacchi M, Mesa M La (1995) The diet of the Antarctic fish *Trematomus newnesi* Boulenger, 1902 (Nototheniidae) from Terra Nova Bay, Ross Sea. *Antarctic Science* 7:37–38
- Vacchi M, Mesa M La, Dalu M, Macdonald J (2004) Early life stages in the life cycle of Antarctic silverfish, *Pleuragramma antarcticum* in Terra Nova Bay, Ross Sea. *Antarctic Science* 16:299–305
- Vacchi M, Mesa M La, Greco S (1999) Summer distribution and abundance of larval and juvenile fishes in the western Ross Sea. *Antarctic Science* 11:54–60
- Vallet C, Beans C, Koubbi P, Courcot L, Hecq JH, Goffart A (2011a) Food preferences of larvae of Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum* Boulenger, 1902 from Terre Adélie coastal waters during summer 2004. *Polar Science* 5:239–251
- Vallet C, Koubbi P, Sultan E, Goffart A, Swadling KM, Wright SW, others (2009) Distribution of euphausiid larvae along the coast of east Antarctica in the Dumont d'Urville Sea (139–145E) during summer 2004. *Antarctic Science* 21:197–207
- Vallet C, Labat J-P, Smith M, Koubbi P (2011b) Interannual variations in euphausiid life stage distribution in the Dumont d'Urville Sea from 2004 to 2008. *Polar Science* 5:166–178
- Voronina NM (1968) The distribution of zooplankton in the southern ocean and its dependence on the circulation of water. *Sarsia* 34:277–284
- Wada E, Hattori A (1978) Nitrogen isotope effects in the assimilation of inorganic nitrogenous compounds by marine diatoms. *Geomicrobiology Journal* 1:85–101

- Wada E, Terazaki M, Kabaya Y, Nemoto T (1987) ^{15}N and ^{13}C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep Sea Research Part A Oceanographic Research Papers* 34:829–841
- Wan R, Wu Y, Huang L, Zhang J, Gao L, Wang N (2010) Fatty acids and stable isotopes of a marine ecosystem: Study on the Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) food web in the Yellow Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 57:1047–1057
- Ward P, Shreeve RS, Cripps GC (1996) *Rhincalanus gigas* and *Calanus simillimus*: lipid storage patterns of two species of copepod in the seasonally ice-free zone of the Southern Ocean. *Journal of Plankton Research* 18:1439–1454
- Werner EE, Gilliam JF (1984) The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual review of ecology and systematics* 15:393–425
- White MG (1977) Ecological adaptations by Antarctic poikilotherms to the polar marine environment. *Adaptations within Antarctic ecosystems* 197–208
- Williams G, Bindoff N, Marsland S, Rintoul S (2008) Formation and export of dense shelf water from the Adélie Depression, East Antarctica. *Journal of Geophysical Research* 113:C04039
- Wöhrmann A, Hagen W, Kunzmann A (1997) Adaptations of the Antarctic silverfish *Pleuragramma antarcticum* (Pisces: Nototheniidae) to pelagic life in high-Antarctic waters. *Marine Ecology Progress Series* 151:205–218
- Yin MC, Blaxter JHS (1987) Feeding ability and survival during starvation of marine fish larvae reared in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 105:73–83
- Young N, Legresy B, Coleman R, Massom R (2010) Mertz Glacier tongue unhinged by giant iceberg. *Australian Antarctic Magazine* 18
- Zanden MJV, Rasmussen JB (2001) Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ Trophic Fractionation: Implications for Aquatic Food Web Studies. *Limnology and Oceanography* 46:2061–2066
- Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice hall Upper Saddle River, New Jersey
- Zhang CL (2002) Stable carbon isotopes of lipid biomarkers: analysis of metabolites and metabolic fates of environmental microorganisms. *Current opinion in biotechnology* 13:25–30
- Zhao L, Castellini MA, Mau TL, Trumble SJ (2004) Trophic interactions of Antarctic seals as determined by stable isotope signatures. *Polar Biology* 27:368–373

Annexe 1: Récapitulatif du régime alimentaire de *P. antarcticum* d'après la littérature.

| Années d'étude | Zone d'étude | Régime alimentaire | Référence |
|--|--|---|-------------------------------|
| <p>Fin Eté 1987-1988 (4jan - 21fèv.)</p> <p>Début Eté 1989-1990 (25nov - 29jan)</p> <p>Printemps Eté 1994-1995 (2nov - 3jan)</p> <p>Eté 1995-1996 (12jan - 5fev)</p> | Mer de Ross | <p>Post-larve (8-17mm) :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Œufs copépodes (35.5%) <li style="padding-left: 20px;">- <i>Limacina</i> (32.1%) <li style="padding-left: 20px;">- Tintinnides (17.6%) <p>Post-larve (24-29mm) :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Copépodes stades nauplii (calanoides et harpacticoides) <p>Juvéniles (36-50mm)</p> <ul style="list-style-type: none"> - Copépodes, krill | Granata, A et al 2009 |
| Eté 1996 (jan-fév.) | Terre Adélie | <p>Post-larves (15-30mm) :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Copépodes - Œufs planctoniques - Diatomées, Sillicoflagellées | Koubbi, P et al 2007 |
| Eté 1985 (jan-fév.) | Mer de Weddel | <p>Juvéniles (40- <60mm) :</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>Euphausia cristallorophias</i> - Copépodes calanoides | Hubold, G & Ekau, W 1990 |
| <p>Novembre 1977</p> <p>Mars 1981</p> <p>Février 1982</p> | Péninsule Antarctique (Seasonal Pack Ice Zone) | <p>Post-larve (13-22mm) :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Copépodes - Œufs de copépodes - Tintinnides <p>Post-larve (18-31mm) :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Copépodes - Œufs de copépodes <p>Juvéniles (33-59mm) :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Copépodes et euphausiacés | Kellermann, A 1987 |
| Eté 1983 (fev) | Mer de Weddel | <p>Juvéniles (6-22mm) :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mollusques - Copépodes, euphausiacés et amphipodes - Chaetognathes | Hubold, G 1985 |
| Eté 1979 | Mer de Ross | <p>Post-larve (11-23mm) :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Euphausiacés, amphipodes et copépodes | Takahashi, M & Nemoto, T 1984 |

Annexe 2: Composition en acides gras (%) des lipides polaires (LP) des larves de *P. antarcticum*. Les larves ont été groupés en fonction de leur ratio Triglycérides : Cholestérol (TG : Chol). Les acides gras avec des teneurs inférieures à 0.1% ont été enlevés.

| LP Larves | TG:Chol 0.05 | TG:Chol 0.12 | TG:Chol 0.21 | TG:Chol 0.57 | TG:Chol 0.72 | TG:Chol 1.35 | TG:Chol 1.48 | TG:Chol 2.15 |
|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Saturé | | | | | | | | |
| C14:0 | 1.27 | 1.52 | 1.77 | 2.01 | 1.99 | 2.60 | 3.69 | 2.05 |
| ISO15:0 | 0.08 | 0.11 | 0.12 | 0.22 | 0.17 | 0.25 | 0.45 | 0.20 |
| C15:0 | 0.30 | 0.38 | 0.35 | 0.34 | 0.33 | 0.38 | 0.51 | 0.53 |
| ISO17:0 | 0.37 | 0.50 | 0.43 | 0.61 | 0.51 | 0.53 | 0.68 | 0.61 |
| ANT17:0 | 0.13 | 0.19 | 0.12 | 0.27 | 0.25 | 0.32 | 0.32 | 0.17 |
| C16:0 | 21.19 | 19.99 | 20.84 | 19.84 | 21.86 | 20.47 | 20.04 | 20.60 |
| C17:0 | 0.27 | 0.36 | 0.30 | 0.37 | 0.35 | 0.36 | 0.27 | 0.38 |
| Phytanate | 0.25 | 0.21 | 0.21 | 0.34 | 0.30 | 0.31 | 0.23 | 0.16 |
| C18:0 | 2.95 | 3.63 | 3.02 | 3.08 | 3.33 | 2.79 | 2.78 | 3.23 |
| Total | 27.13 | 27.21 | 27.63 | 27.62 | 29.64 | 28.61 | 29.64 | 28.50 |
| Monoène | | | | | | | | |
| C16:1n-7 | 3.37 | 3.57 | 3.40 | 4.63 | 4.70 | 4.72 | 6.04 | 3.61 |
| C16:1n-5 | 0.51 | 0.75 | 0.59 | 0.81 | 0.80 | 0.69 | 1.06 | 0.96 |
| C18:1n-9 | 6.48 | 5.80 | 5.98 | 6.14 | 6.17 | 5.64 | 4.65 | 6.44 |
| C18:1n-7 | 7.14 | 8.05 | 7.04 | 7.01 | 7.69 | 6.73 | 6.62 | 5.82 |
| C18:1n-5 | 0.66 | 0.71 | 0.61 | 0.71 | 0.70 | 0.61 | 0.73 | 0.74 |
| C20:1n-9 | 0.78 | 0.73 | 0.77 | 0.73 | 0.58 | 0.46 | 0.40 | 0.54 |
| Total | 19.41 | 19.96 | 18.90 | 20.62 | 21.16 | 19.35 | 19.96 | 18.68 |
| PUFA | | | | | | | | |
| C16:2n-6 | 0.11 | 0.21 | 0.11 | 0.13 | 0.11 | 0.11 | 0.25 | 0.10 |
| C16:2n-4 | 0.14 | 0.10 | 0.09 | 0.16 | 0.18 | 0.22 | 0.13 | 0.18 |
| C18:2n-6 | 1.43 | 1.44 | 1.44 | 1.50 | 1.38 | 1.54 | 1.34 | 1.48 |
| C18:2n-4 | 0.13 | 0.04 | 0.04 | 0.10 | 0.08 | 0.06 | 0.02 | 0.13 |
| C20:2n-6 | 0.15 | 0.06 | 0.18 | 0.08 | 0.11 | 0.10 | 0.05 | 0.08 |
| C16:3n-6 | 0.26 | 0.27 | 0.28 | 0.33 | 0.33 | 0.34 | 0.32 | 0.39 |
| C16:3n-3 | 0.18 | 0.20 | 0.25 | 0.22 | 0.30 | 0.22 | 0.22 | 0.24 |
| C18:3n-3 | 0.27 | 0.26 | 0.34 | 0.49 | 0.42 | 0.48 | 0.34 | 0.50 |
| C16:4n-3 | 0.27 | 0.29 | 0.35 | 0.32 | 0.28 | 0.30 | 0.24 | 0.38 |
| C16:4n-1 | 0.20 | 0.05 | 0.04 | 0.20 | 0.15 | 0.11 | 0.11 | 0.18 |
| C18:4n-3 | 0.64 | 0.71 | 0.83 | 1.22 | 0.95 | 1.37 | 1.44 | 1.13 |
| C20:4n-6 | 0.56 | 0.56 | 0.59 | 0.58 | 0.47 | 0.52 | 0.50 | 0.52 |
| C20:4n-3 | 0.21 | 0.22 | 0.21 | 0.25 | 0.21 | 0.25 | 0.26 | 0.30 |
| C20:5n-3 | 15.77 | 17.68 | 16.21 | 17.71 | 17.42 | 17.76 | 19.24 | 19.07 |
| C21:5n-3 | 0.19 | 0.14 | 0.20 | 0.26 | 0.29 | 0.32 | 0.23 | 0.21 |
| C22:5n-3 | 0.73 | 0.64 | 0.77 | 0.59 | 0.62 | 0.61 | 0.61 | 0.75 |
| C22:6n-3 | 31.94 | 29.65 | 31.22 | 27.24 | 25.55 | 27.31 | 24.77 | 26.88 |
| Total | 53.46 | 52.83 | 53.47 | 51.75 | 49.20 | 52.03 | 50.40 | 52.82 |
| 22:6n3/20:5n3 | 2.03 | 1.68 | 1.93 | 1.54 | 1.47 | 1.54 | 1.29 | 1.41 |

Annexe 3: Composition en acides gras (%) des triglycérides (TG) des larves de *P. antarcticum*. Les larves ont été groupés en fonction de leur ratio Triglycérides : Cholestérol (TG : Chol). Les acides gras avec des teneurs inférieures à 0.1% ont été enlevés.

| TG Larves | TG:Chol 0.05 | TG:Chol 0.12 | TG:Chol 0.21 | TG:Chol 0.57 | TG:Chol 0.72 | TG:Chol 1.35 | TG:Chol 1.48 | TG:Chol 2.15 |
|--------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Saturé | | | | | | | | |
| C14:0 | 0.24 | 0.52 | 0.49 | 1.75 | 3.32 | 0.80 | 5.06 | 0.87 |
| C15:0 | 0.25 | 0.50 | 0.34 | 0.53 | 0.74 | 0.31 | 0.67 | 0.37 |
| ISO16:0 | 0.12 | 0.24 | 0.14 | 0.25 | 0.56 | 0.30 | 0.56 | 0.21 |
| ISO17:0 | 0.52 | 0.66 | 0.63 | 0.76 | 0.96 | 0.79 | 0.89 | 0.78 |
| C16:0 | 11.44 | 12.13 | 10.87 | 14.99 | 14.30 | 12.01 | 11.12 | 9.50 |
| C17:0 | 1.29 | 0.95 | 1.12 | 1.01 | 0.79 | 0.88 | 0.44 | 0.52 |
| Phytanate | 2.26 | 1.84 | 2.10 | 1.26 | 1.17 | 1.56 | 1.03 | 0.70 |
| ISO18:0 | 0.33 | 0.20 | 0.26 | 0.19 | 0.27 | 0.23 | 0.35 | 0.16 |
| C18:0 | 5.43 | 4.52 | 4.31 | 3.84 | 3.22 | 2.37 | 1.90 | 2.31 |
| C19:0 | 0.19 | 0.23 | 0.19 | 0.09 | 0.12 | 0.13 | 0.10 | 0.10 |
| C20:0 | 0.64 | 0.77 | 0.71 | 0.41 | 0.48 | 0.51 | 0.52 | 0.68 |
| C22:0 | 0.28 | 0.23 | 0.51 | 0.16 | 0.52 | 0.25 | 0.14 | 0.25 |
| Total | 23.49 | 23.47 | 22.12 | 26.29 | 28.60 | 21.12 | 25.40 | 16.98 |
| Monoène | | | | | | | | |
| C16:1n-7 | 3.36 | 4.97 | 3.95 | 8.93 | 12.36 | 8.08 | 13.50 | 5.44 |
| C16:1n-5 | 0.57 | 0.51 | 0.48 | 0.99 | 1.10 | 0.82 | 1.14 | 0.78 |
| C17:1n-10 | 0.18 | 0.13 | 0.21 | 0.14 | 0.10 | 0.15 | 0.13 | 0.15 |
| C18:1n-9 | 10.02 | 9.76 | 8.58 | 11.49 | 7.28 | 14.07 | 6.35 | 9.31 |
| C18:1n-7 | 7.61 | 6.41 | 6.34 | 7.22 | 6.20 | 7.03 | 5.79 | 5.18 |
| C18:1n-5 | 0.77 | 0.67 | 0.75 | 0.91 | 1.04 | 0.92 | 1.05 | 0.79 |
| C20:1n-9 | 0.81 | 0.76 | 0.77 | 2.44 | 0.81 | 0.78 | 0.64 | 0.54 |
| C20:1n-7 | 0.20 | 0.14 | 0.22 | 0.38 | 0.39 | 0.41 | 0.34 | 0.29 |
| C22:1n-11 | 0.17 | 0.15 | 0.23 | 0.41 | 0.26 | 0.19 | 0.11 | 0.14 |
| C22:1n-9 | 0.08 | 0.21 | 0.15 | 0.09 | 0.11 | 0.13 | 0.07 | 0.18 |
| C24:1n-9 | 0.17 | 0.15 | 0.11 | 0.07 | 0.04 | 0.22 | 0.13 | 0.24 |
| Total | 24.15 | 24.41 | 22.40 | 33.50 | 30.39 | 33.23 | 30.07 | 23.43 |
| PUFA | | | | | | | | |
| C16:2n-6 | 0.13 | 0.16 | 0.13 | 0.27 | 0.47 | 0.21 | 0.60 | 0.18 |
| C16:2n-4 | 0.32 | 0.38 | 0.18 | 0.32 | 0.51 | 0.32 | 0.34 | 0.41 |
| C18:2n-6 | 3.17 | 2.96 | 2.99 | 1.99 | 2.63 | 2.63 | 2.27 | 2.85 |
| C18:2n-4 | 0.24 | 0.15 | 0.09 | 0.07 | 0.15 | 0.18 | 0.06 | 0.14 |
| C16:3n-6 | 0.41 | 0.52 | 0.44 | 0.90 | 0.54 | 0.56 | 0.65 | 0.58 |
| C16:3n-4 | 0.22 | 0.07 | 0.32 | 0.12 | 0.25 | 0.11 | 0.16 | 0.07 |
| C16:3n-3 | 0.28 | 0.56 | 0.28 | 0.34 | 0.44 | 0.36 | 0.46 | 0.35 |
| C18:3n-3 | 0.49 | 0.56 | 0.64 | 0.85 | 0.74 | 1.12 | 0.72 | 1.04 |
| C16:4n-3 | 0.46 | 0.21 | 0.59 | 0.22 | 0.46 | 0.58 | 0.37 | 0.38 |
| C16:4n-1 | 0.28 | 0.34 | 0.20 | 0.29 | 0.41 | 0.35 | 0.55 | 0.54 |
| C18:4n-3 | 3.98 | 4.67 | 4.87 | 5.37 | 5.30 | 6.99 | 6.42 | 6.74 |
| C18:4n-1 | 0.22 | 0.10 | 0.16 | 0.18 | 0.24 | 0.30 | 0.22 | 0.14 |
| C20:4n-6 | 0.39 | 0.33 | 0.55 | 0.14 | 0.33 | 0.30 | 0.32 | 0.32 |
| C20:4n-3 | 0.23 | 0.18 | 0.44 | 0.10 | 0.25 | 0.25 | 0.45 | 0.34 |
| C20:5n-3 | 19.68 | 21.22 | 21.99 | 17.30 | 17.45 | 16.52 | 19.21 | 27.71 |
| C21:5n-3 | 0.64 | 0.61 | 0.74 | 0.46 | 0.52 | 0.68 | 0.69 | 0.71 |
| C22:5n-3 | 0.69 | 0.77 | 0.83 | 0.47 | 0.54 | 0.66 | 0.69 | 0.78 |
| C22:6n-3 | 20.40 | 18.16 | 19.72 | 10.72 | 9.54 | 13.18 | 10.08 | 15.95 |
| Total | 52.36 | 52.12 | 55.48 | 40.21 | 41.01 | 45.65 | 44.54 | 59.59 |
| 22:6:n-6 / 20:5n-3 | 1.04 | 0.86 | 0.90 | 0.62 | 0.55 | 0.80 | 0.52 | 0.58 |

Annexe 4: Composition en acides gras (%) des lipides polaires (LP) des juvéniles de *P. antarcticum*. Les acides gras avec des teneurs inférieures à 0.1% ont été enlevés

| LP Juvéniles | Station 12 | | | | Station 23 | | | Station 24 | | | Station 25 | | | | Station 26 | | | | Station 27 | |
|----------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--|
| | ind16 | ind 18 | ind 20 | ind 21 | ind 1 | ind 2 | ind 3 | ind 1 | ind 2 | _ind 3 | ind 1 | ind 2 | ind 3 | ind 4 | ind 1 | ind 2 | ind 3 | ind 6 | ind 2 | |
| Saturé | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C14:0 | 0.94 | 0.58 | 0.64 | 0.76 | 1.65 | 0.96 | 0.94 | 1.84 | 2.43 | 1.94 | 2.24 | 2.41 | 1.65 | 2.00 | 2.04 | 1.77 | 2.41 | 2.22 | 2.17 | |
| ISO15:0 | 0.12 | 0.04 | 0.04 | 0.01 | 0.06 | 0.05 | 0.04 | 0.07 | 0.12 | 0.09 | 0.10 | 0.09 | 0.08 | 0.10 | 0.09 | 0.07 | 0.10 | 0.09 | 0.10 | |
| C15:0 | 0.17 | 0.12 | 0.12 | 0.02 | 0.19 | 0.18 | 0.17 | 0.22 | 0.26 | 0.20 | 0.26 | 0.26 | 0.23 | 0.24 | 0.25 | 0.23 | 0.25 | 0.25 | 0.22 | |
| ISO17:0 | 0.36 | 0.24 | 0.25 | 0.38 | 0.33 | 0.35 | 0.32 | 0.45 | 0.50 | 0.39 | 0.60 | 0.37 | 0.54 | 0.34 | 0.46 | 0.44 | 0.49 | 0.49 | 0.55 | |
| C16:0 | 18.92 | 15.58 | 17.39 | 17.26 | 20.19 | 20.37 | 18.95 | 19.23 | 20.33 | 19.42 | 21.75 | 21.41 | 20.92 | 20.88 | 20.81 | 20.21 | 19.00 | 19.67 | 20.53 | |
| C17:0 | 0.29 | 0.21 | 0.35 | 0.29 | 0.29 | 0.31 | 0.38 | 0.45 | 0.29 | 0.36 | 0.32 | 0.21 | 0.40 | 0.32 | 0.46 | 0.46 | 0.36 | 0.31 | 0.00 | |
| Phytanate | 0.48 | 0.33 | 0.48 | 0.37 | 0.40 | 0.38 | 0.44 | 0.61 | 0.40 | 0.63 | 0.33 | 0.52 | 0.36 | 0.55 | 0.52 | 0.67 | 0.77 | 0.32 | 0.58 | |
| ISO18:0 | 0.24 | 0.15 | 0.23 | 0.26 | 0.23 | 0.29 | 0.35 | 0.23 | 0.23 | 0.20 | 0.31 | 0.33 | 0.28 | 0.26 | 0.24 | 0.26 | 0.23 | 0.28 | 0.18 | |
| C18:0 | 2.58 | 2.03 | 1.90 | 2.08 | 2.51 | 2.93 | 3.16 | 2.33 | 2.29 | 2.17 | 2.06 | 2.27 | 2.14 | 2.26 | 2.13 | 2.17 | 1.89 | 2.17 | 2.14 | |
| Total | 24.48 | 19.52 | 21.60 | 21.85 | 26.08 | 26.17 | 25.02 | 25.68 | 27.16 | 25.67 | 28.26 | 28.08 | 26.79 | 27.27 | 27.25 | 26.54 | 25.83 | 26.08 | 26.88 | |
| Monoène | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C16:1n-7 | 2.46 | 2.03 | 1.75 | 1.87 | 2.73 | 2.26 | 2.17 | 2.09 | 2.53 | 2.59 | 3.75 | 2.84 | 2.70 | 2.45 | 2.44 | 2.49 | 2.46 | 2.64 | 3.50 | |
| C16:1n-5 | 0.45 | 0.34 | 0.47 | 0.52 | 0.44 | 0.40 | 0.36 | 0.63 | 0.48 | 0.50 | 0.71 | 0.62 | 0.50 | 0.48 | 0.47 | 0.50 | 0.48 | 0.53 | 0.52 | |
| C18:1n-9 | 8.48 | 7.71 | 9.40 | 8.58 | 9.76 | 10.50 | 10.64 | 10.13 | 9.37 | 8.96 | 7.14 | 9.73 | 9.91 | 10.74 | 9.59 | 7.65 | 10.48 | 7.62 | 6.37 | |
| C18:1n-7 | 6.44 | 5.13 | 6.47 | 5.69 | 6.05 | 5.61 | 6.42 | 6.58 | 4.58 | 6.12 | 5.26 | 5.70 | 5.61 | 6.53 | 5.49 | 5.04 | 5.62 | 4.31 | 5.72 | |
| C18:1n-5 | 1.04 | 0.90 | 0.95 | 0.99 | 0.93 | 0.37 | 0.99 | 0.87 | 0.96 | 0.86 | 1.10 | 0.89 | 0.97 | 0.88 | 0.74 | 0.87 | 0.80 | 0.88 | 1.14 | |
| C20:1n-9 | 1.51 | 3.48 | 2.46 | 2.36 | 1.27 | 1.43 | 1.35 | 0.79 | 1.83 | 2.15 | 2.90 | 1.91 | 1.63 | 0.90 | 0.97 | 1.70 | 1.44 | 2.76 | 1.93 | |
| C20:1n-7 | 0.20 | 2.76 | 0.29 | 0.27 | 0.15 | 0.18 | 0.17 | 0.09 | 0.21 | 0.24 | 0.32 | 0.25 | 0.20 | 0.11 | 0.10 | 0.18 | 0.20 | 0.28 | 0.41 | |
| C24:1n-9 | 0.30 | 1.16 | 0.16 | 0.26 | 0.46 | 0.71 | 0.46 | 0.37 | 0.80 | 0.44 | 0.22 | 0.25 | 0.29 | 0.25 | 0.47 | 0.42 | 0.62 | 0.68 | 0.23 | |
| Total | 21.28 | 23.94 | 22.26 | 20.83 | 22.09 | 21.93 | 22.85 | 21.65 | 21.26 | 22.20 | 21.86 | 22.54 | 22.09 | 22.54 | 20.49 | 19.11 | 22.37 | 20.25 | 20.47 | |
| PUFA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C18:2n-6 | 1.12 | 0.94 | 1.29 | 1.14 | 0.84 | 1.01 | 1.05 | 0.95 | 0.90 | 1.09 | 0.94 | 0.97 | 1.08 | 1.20 | 1.01 | 1.23 | 0.97 | 0.97 | 1.06 | |
| C20:2n-6 | 0.08 | 0.08 | 0.11 | 0.09 | 0.08 | 0.08 | 0.07 | 0.08 | 0.09 | 0.09 | 0.06 | 0.07 | 0.08 | 0.06 | 0.07 | 0.07 | 0.07 | 0.10 | 0.09 | |
| C16:3n-6 | 0.53 | 0.41 | 0.43 | 0.48 | 0.48 | 0.57 | 0.85 | 0.46 | 0.51 | 0.36 | 0.60 | 0.64 | 0.47 | 0.57 | 0.45 | 0.48 | 0.47 | 0.53 | 0.43 | |
| C16:3n-3 | 0.22 | 0.13 | 0.14 | 0.18 | 0.15 | 0.19 | 0.22 | 0.18 | 0.17 | 0.18 | 0.22 | 0.25 | 0.19 | 0.19 | 0.18 | 0.20 | 0.20 | 0.22 | 0.21 | |
| C18:3n-3 | 0.23 | 0.76 | 0.31 | 0.24 | 0.24 | 0.30 | 0.24 | 0.22 | 0.20 | 0.25 | 0.18 | 0.23 | 0.23 | 0.25 | 0.21 | 0.24 | 0.23 | 0.21 | 0.20 | |
| C16:4n-1 | 0.51 | 0.15 | 0.15 | 0.17 | 0.49 | 0.23 | 0.31 | 0.14 | 0.13 | 0.08 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.07 | 0.11 | 0.02 | 0.09 | 0.05 | 0.14 | |
| C18:4n-3 | 0.53 | 0.54 | 0.81 | 0.80 | 0.42 | 0.55 | 0.50 | 0.67 | 0.58 | 0.54 | 0.57 | 0.73 | 0.65 | 0.57 | 0.58 | 0.72 | 0.73 | 0.63 | 0.60 | |
| C20:4n-6 | 0.87 | 1.17 | 0.82 | 0.70 | 1.09 | 1.01 | 1.18 | 0.62 | 0.93 | 0.82 | 0.81 | 0.84 | 0.87 | 0.81 | 0.82 | 0.70 | 0.77 | 0.92 | 1.15 | |
| C20:4n-3 | 0.22 | 0.27 | 0.33 | 0.32 | 0.19 | 0.23 | 0.23 | 0.28 | 0.23 | 0.29 | 0.28 | 0.32 | 0.28 | 0.26 | 0.24 | 0.30 | 0.32 | 0.36 | 0.20 | |
| C20:5n-3 | 20.35 | 19.44 | 22.68 | 22.23 | 19.98 | 19.03 | 17.50 | 20.28 | 18.59 | 21.15 | 21.49 | 19.78 | 20.07 | 20.22 | 20.73 | 21.34 | 21.07 | 19.79 | 19.17 | |
| C21:5n-3 | 0.19 | 6.21 | 0.21 | 0.21 | 0.17 | 0.19 | 0.19 | 0.20 | 0.24 | 0.25 | 0.18 | 0.20 | 0.22 | 0.18 | 0.21 | 0.21 | 0.19 | 0.27 | 0.19 | |
| C22:5n-6 | 0.14 | 0.17 | 0.10 | 0.07 | 0.10 | 0.12 | 0.13 | 0.16 | 0.11 | 0.08 | 0.06 | 0.10 | 0.11 | 0.11 | 0.11 | 0.11 | 0.11 | 0.16 | 0.08 | |
| C22:5n-3 | 0.51 | 0.56 | 0.53 | 0.59 | 0.55 | 0.62 | 0.67 | 0.56 | 0.51 | 0.75 | 0.58 | 0.45 | 0.53 | 0.54 | 0.51 | 0.47 | 0.56 | 0.70 | 0.31 | |
| C22:6n-3 | 27.96 | 25.26 | 27.77 | 29.70 | 26.45 | 27.36 | 28.52 | 27.46 | 27.71 | 25.67 | 23.28 | 24.36 | 25.90 | 24.72 | 26.59 | 27.83 | 25.58 | 28.23 | 28.08 | |
| Total | 54.25 | 56.54 | 56.14 | 57.32 | 51.83 | 51.90 | 52.12 | 52.67 | 51.58 | 52.13 | 49.88 | 49.38 | 51.12 | 50.20 | 52.26 | 54.36 | 51.80 | 53.67 | 52.64 | |

Annexe 5 : Composition en acides gras (%) des triglycérides (TG) des juvéniles de *P. antarcticum*. Les acides gras avec des teneurs inférieures à 0.2% ont été enlevés

| TG Juvénile | Station 12 | | | | Station 23 | | | Station 24 | | | Station 25 | | | | Station 26 | | | | Station 27 | |
|----------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--|
| | ind16 | ind 18 | ind 20 | ind 21 | ind 1 | ind 2 | ind 3 | ind 1 | ind 2 | ind 3 | ind 1 | ind 2 | ind 3 | ind 4 | ind 1 | ind 2 | ind 3 | ind 6 | ind 2 | |
| Saturés | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C14:0 | 11.66 | 6.24 | 6.53 | 7.61 | 10.82 | 10.28 | 7.34 | 4.99 | 17.13 | 9.08 | 9.01 | 14.80 | 13.58 | 15.55 | 1.93 | 1.16 | 2.78 | 0.98 | 8.34 | |
| C15:0 | 0.45 | 0.24 | 0.45 | 0.39 | 0.45 | 0.46 | 0.44 | 0.38 | 0.53 | 0.30 | 0.33 | 0.47 | 0.47 | 0.48 | 0.22 | 0.14 | 0.21 | 0.10 | 0.39 | |
| ISO17:0 | 0.50 | 0.27 | 0.39 | 0.49 | 0.49 | 0.54 | 0.59 | 0.70 | 0.58 | 0.47 | 0.41 | 0.52 | 0.43 | 0.43 | 0.44 | 0.41 | 0.51 | 0.29 | 0.54 | |
| C16:0 | 15.61 | 9.52 | 11.73 | 11.54 | 18.60 | 17.66 | 16.53 | 11.72 | 13.96 | 11.35 | 10.47 | 12.95 | 12.01 | 15.16 | 12.06 | 9.99 | 10.56 | 5.37 | 11.35 | |
| C17:0 + Phyt | 1.56 | 1.08 | 2.20 | 1.32 | 1.19 | 0.87 | 2.26 | 1.89 | 2.49 | 3.21 | 0.57 | 1.40 | 0.82 | 2.19 | 2.35 | 2.12 | 3.41 | 0.85 | 0.78 | |
| C18:0 | 0.90 | 0.15 | 0.84 | 0.95 | 0.88 | 0.95 | 1.07 | 1.18 | 0.77 | 0.85 | 1.11 | 0.74 | 0.70 | 1.53 | 1.39 | 1.26 | 1.15 | 0.99 | 1.34 | |
| Total | 31.90 | 18.46 | 23.45 | 23.37 | 33.64 | 31.97 | 29.60 | 21.96 | 36.74 | 26.07 | 22.93 | 32.06 | 29.25 | 36.62 | 19.09 | 15.60 | 19.42 | 9.11 | 23.87 | |
| Monoène | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C14:1n-5 | 0.27 | 0.13 | 0.15 | 0.22 | 0.38 | 0.33 | 0.19 | 0.17 | 0.58 | 0.24 | 0.22 | 0.51 | 0.49 | 0.48 | 0.04 | 0.01 | 0.05 | 0.03 | 0.34 | |
| C16:1n-7 | 6.49 | 5.81 | 3.98 | 5.17 | 7.85 | 6.54 | 6.22 | 5.17 | 4.72 | 5.80 | 7.54 | 6.14 | 6.92 | 5.34 | 4.71 | 4.05 | 3.95 | 3.30 | 7.19 | |
| C16:1n-5 | 0.99 | 0.73 | 0.35 | 0.76 | 1.06 | 0.99 | 0.81 | 0.73 | 0.09 | 0.76 | 0.85 | 0.89 | 0.95 | 0.73 | 0.63 | 0.43 | 0.47 | 0.35 | 0.92 | |
| C18:1n-9 | 25.61 | 17.23 | 26.37 | 27.55 | 24.59 | 29.95 | 36.95 | 20.23 | 40.63 | 25.45 | 11.77 | 32.36 | 24.70 | 34.96 | 42.57 | 27.22 | 37.49 | 14.19 | 12.89 | |
| C18:1n-7 | 8.14 | 5.78 | 7.93 | 1.54 | 5.53 | 4.93 | 4.89 | 5.10 | 4.29 | 7.52 | 3.68 | 5.77 | 4.27 | 6.50 | 6.68 | 9.73 | 8.67 | 4.00 | 5.48 | |
| C18:1n-5 | 1.44 | 1.22 | 0.98 | 0.39 | 0.57 | 0.89 | 0.76 | 1.82 | 0.90 | 1.11 | 1.25 | 0.90 | 1.26 | 0.82 | 0.43 | 1.30 | 1.26 | 1.18 | 1.19 | |
| C20:1n-9 | 5.12 | 19.43 | 12.92 | 12.97 | 4.47 | 5.50 | 5.31 | 11.26 | 2.72 | 12.93 | 22.38 | 5.77 | 10.94 | 3.04 | 6.63 | 13.69 | 8.79 | 28.50 | 13.50 | |
| C20:1n-7 | 0.80 | 2.12 | 1.32 | 1.23 | 0.72 | 0.78 | 0.83 | 1.74 | 0.47 | 1.21 | 1.61 | 0.85 | 1.06 | 0.48 | 0.95 | 1.61 | 1.15 | 1.62 | 1.50 | |
| C20:1n-5 | 0.11 | 0.33 | 0.13 | 0.13 | 0.13 | 0.07 | 0.09 | 0.19 | 0.04 | 0.12 | 0.27 | 0.06 | 0.14 | 0.05 | 0.11 | 0.08 | 0.11 | 0.41 | 0.19 | |
| C22:1n-11 | 2.29 | 10.51 | 4.86 | 5.09 | 3.78 | 3.34 | 3.15 | 7.61 | 0.60 | 6.89 | 10.91 | 2.07 | 5.40 | 0.85 | 3.03 | 6.18 | 4.13 | 17.54 | 7.93 | |
| C22:1n-9 | 2.04 | 3.92 | 3.10 | 2.24 | 2.99 | 2.38 | 2.91 | 4.71 | 0.76 | 3.29 | 4.44 | 1.47 | 3.08 | 0.82 | 1.81 | 2.65 | 2.56 | 5.33 | 4.57 | |
| C22:1n-7 | 0.26 | 0.44 | 0.29 | 0.30 | 0.35 | 0.24 | 0.31 | 0.48 | 0.13 | 0.37 | 0.56 | 0.57 | 0.29 | 0.18 | 0.24 | 0.79 | 0.28 | 0.24 | 0.48 | |
| C24:1n-9 | 0.64 | 0.81 | 0.74 | 0.66 | 1.30 | 1.20 | 0.22 | 1.59 | 0.60 | 0.64 | 0.98 | 0.61 | 1.00 | 0.64 | 1.18 | 0.93 | 1.36 | 1.38 | 0.84 | |
| Total | 54.52 | 68.67 | 63.56 | 58.53 | 53.97 | 57.46 | 62.96 | 61.15 | 56.84 | 66.53 | 66.74 | 58.32 | 60.78 | 55.17 | 69.26 | 68.88 | 70.56 | 78.25 | 57.31 | |
| PUFA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C16:2n-6 | 0.24 | 0.19 | 0.17 | 0.20 | 0.09 | 0.09 | 0.22 | 0.25 | 0.16 | 0.20 | 0.24 | 0.20 | 0.20 | 0.07 | 0.14 | 0.13 | 0.13 | 0.11 | 0.23 | |
| C16:2n-4 | 0.41 | 0.55 | 0.27 | 0.40 | 0.42 | 0.35 | 0.33 | 0.24 | 0.13 | 0.34 | 0.50 | 0.29 | 0.36 | 0.28 | 0.24 | 0.23 | 0.19 | 0.22 | 0.30 | |
| C18:2n-6 | 1.30 | 1.16 | 1.37 | 1.51 | 1.38 | 1.39 | 1.32 | 1.65 | 1.15 | 1.25 | 1.68 | 1.62 | 1.47 | 1.52 | 1.57 | 1.79 | 1.20 | 1.58 | 1.72 | |
| C16:3n-6 | 0.35 | 0.28 | 0.37 | 0.62 | 0.38 | 0.49 | 0.60 | 0.74 | 0.41 | 0.34 | 0.42 | 0.65 | 0.57 | 0.71 | 0.43 | 0.33 | 0.57 | 0.33 | 0.49 | |
| C16:3n-3 | 0.33 | 0.20 | 0.24 | 0.35 | 0.28 | 0.34 | 0.42 | 0.24 | 0.36 | 0.26 | 0.21 | 0.33 | 0.30 | 0.32 | 0.34 | 0.25 | 0.33 | 0.19 | 0.28 | |
| C18:3n-3 | 0.34 | 0.31 | 0.39 | 0.17 | 0.38 | 0.38 | 0.22 | 0.32 | 0.29 | 0.28 | 0.44 | 0.36 | 0.38 | 0.36 | 0.42 | 0.61 | 0.34 | 0.39 | 0.39 | |
| C16:4n-3 | 0.25 | 0.20 | 0.26 | 0.39 | 0.32 | 0.40 | 0.49 | 0.45 | 0.25 | 0.21 | 0.26 | 0.29 | 0.29 | 0.29 | 0.35 | 0.29 | 0.35 | 0.28 | 0.33 | |
| C16:4n-1 | 0.19 | 0.26 | 0.19 | 0.40 | 0.37 | 0.27 | 0.09 | 0.09 | 0.07 | 0.05 | 0.43 | 0.08 | 0.13 | 0.04 | 0.09 | 0.07 | 0.06 | 0.09 | 0.27 | |
| C18:4n-3 | 1.04 | 1.05 | 1.40 | 1.77 | 1.16 | 1.03 | 0.55 | 0.98 | 0.53 | 0.46 | 1.48 | 1.14 | 1.02 | 0.58 | 0.71 | 1.70 | 0.67 | 1.06 | 1.30 | |
| C20:5n-3 | 4.95 | 4.52 | 4.17 | 5.91 | 4.39 | 2.98 | 1.46 | 5.91 | 1.40 | 1.99 | 0.16 | 2.31 | 2.65 | 1.84 | 3.27 | 5.32 | 2.81 | 4.07 | 6.18 | |
| C22:5n-3 | 0.15 | 0.26 | 0.25 | 0.37 | 0.12 | 0.14 | 0.10 | 0.16 | 0.08 | 0.13 | 0.39 | 0.08 | 0.13 | 0.08 | 0.18 | 0.28 | 0.19 | 0.30 | 0.33 | |
| C22:6n-3 | 3.39 | 3.00 | 3.24 | 4.96 | 2.37 | 2.29 | 1.29 | 5.09 | 1.09 | 1.39 | 2.69 | 1.74 | 1.87 | 1.49 | 3.30 | 3.69 | 2.61 | 3.01 | 6.26 | |
| Total | 13.58 | 12.87 | 12.99 | 18.10 | 12.40 | 10.57 | 7.44 | 16.88 | 6.42 | 7.39 | 10.33 | 9.62 | 9.97 | 8.21 | 11.65 | 15.52 | 10.02 | 12.64 | 18.82 | |

Annexe 6 Composition en acides gras (%) des triglycérides (TG) des muscles et du foie des adultes de *P. antarcticum*. Les acides gras avec des teneurs inférieures à 0.2% ont été enlevés.

| LP Adultes | MUSCLES | | | | | FOIE | | | | | |
|----------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | 243 | 245 | 248 | 251 | 252 | 243 | 245 | 247 | 248 | 251 | 252 |
| Saturé | | | | | | | | | | | |
| C14:0 | 3.35 | 3.66 | 2.96 | 3.14 | 2.24 | 1.98 | 3.44 | 11.97 | 4.47 | 2.47 | 2.10 |
| C15:0 | 0.14 | 0.27 | 0.23 | 0.28 | 0.15 | 0.14 | 0.19 | 0.32 | 0.25 | 0.24 | 0.25 |
| ISO17:0 | 0.62 | 0.56 | 0.34 | 0.47 | 0.48 | 0.65 | 0.82 | 0.47 | 0.70 | 0.70 | 0.67 |
| ANT17:0 | 0.42 | 0.37 | 0.18 | 0.18 | 0.21 | 0.32 | 0.37 | 0.17 | 0.18 | 0.33 | 0.27 |
| C16:0 | 25.63 | 36.53 | 18.56 | 36.84 | 20.51 | 16.94 | 21.60 | 18.64 | 18.83 | 28.32 | 33.54 |
| C17:0 | 1.38 | 0.57 | 0.41 | 0.27 | 0.36 | 1.55 | 1.43 | 0.66 | 0.84 | 0.53 | 0.41 |
| C18:0 | 3.56 | 5.54 | 2.36 | 6.03 | 3.51 | 2.93 | 3.50 | 1.40 | 3.09 | 6.55 | 9.33 |
| Total | 35.42 | 47.84 | 25.46 | 47.49 | 27.69 | 24.85 | 31.84 | 34.51 | 28.96 | 39.57 | 47.18 |
| Monoène | | | | | | | | | | | |
| C14:1n-5 | 0.13 | 0.11 | 0.10 | 0.07 | 0.07 | 0.07 | 0.14 | 0.37 | 0.17 | 0.08 | 0.06 |
| C16:1n-7 | 5.17 | 4.84 | 5.37 | 3.70 | 4.22 | 6.06 | 7.10 | 9.05 | 6.20 | 6.51 | 4.70 |
| C16:1n-5 | 1.24 | 1.11 | 0.76 | 0.61 | 0.61 | 0.77 | 1.33 | 0.91 | 0.82 | 0.70 | 0.65 |
| C18:1n-9 | 8.85 | 7.85 | 10.77 | 7.69 | 7.81 | 8.67 | 10.52 | 15.44 | 9.52 | 9.80 | 7.03 |
| C18:1n-7 | 12.67 | 9.01 | 9.74 | 5.92 | 8.16 | 9.99 | 11.67 | 8.56 | 7.86 | 8.22 | 6.14 |
| C18:1n-5 | 1.22 | 0.85 | 1.04 | 0.74 | 0.79 | 1.14 | 1.66 | 1.27 | 1.24 | 1.06 | 0.88 |
| C20:1n-9 | 1.55 | 1.31 | 2.40 | 1.28 | 2.02 | 1.51 | 2.51 | 7.96 | 3.70 | 2.23 | 1.86 |
| C20:1n-7 | 0.38 | 0.31 | 0.30 | 0.16 | 0.22 | 0.61 | 0.44 | 1.19 | 0.44 | 0.35 | 0.36 |
| C22:1n-13 | 0.35 | 0.31 | 0.56 | 0.22 | 0.29 | 0.27 | 0.73 | 3.80 | 1.15 | 0.44 | 0.35 |
| C22:1n-9 | 0.49 | 0.36 | 0.61 | 0.22 | 0.31 | 0.33 | 0.81 | 3.12 | 1.10 | 0.51 | 0.32 |
| C24:1n-9 | 0.45 | 0.55 | 1.17 | 0.71 | 0.59 | 0.33 | 0.49 | 0.58 | 0.65 | 0.92 | 0.32 |
| Total | 32.77 | 26.86 | 33.14 | 21.46 | 25.30 | 29.94 | 38.09 | 52.96 | 33.24 | 31.11 | 22.88 |
| PUFA | | | | | | | | | | | |
| C16:2n-4 | 0.21 | 0.18 | 0.09 | 0.08 | 0.11 | 0.10 | 0.17 | 0.13 | 0.14 | 0.09 | 0.09 |
| C18:2n-6 | 1.94 | 1.35 | 1.19 | 1.07 | 1.67 | 1.16 | 1.50 | 0.60 | 1.01 | 0.85 | 0.92 |
| C18:2n-4 | 0.28 | 0.11 | 0.10 | 0.09 | 0.08 | 0.11 | 0.17 | 0.02 | 0.16 | 0.11 | 0.07 |
| C16:3n-6 | 0.00 | 0.00 | 0.10 | 0.11 | 0.16 | 0.18 | 0.09 | 0.14 | 0.30 | 0.16 | 0.18 |
| C16:3n-3 | 0.09 | 0.16 | 0.19 | 0.13 | 0.13 | 0.24 | 0.24 | 0.13 | 0.22 | 0.23 | 0.15 |
| C18:3n-6 | 0.37 | 0.29 | 0.29 | 0.14 | 0.16 | 0.17 | 0.91 | 0.25 | 0.43 | 0.21 | 0.15 |
| C18:3n-3 | 0.20 | 0.15 | 0.20 | 0.20 | 0.26 | 0.17 | 0.15 | 0.10 | 0.17 | 0.13 | 0.16 |
| C16:4n-3 | 0.13 | 0.18 | 0.15 | 0.17 | 0.15 | 0.36 | 0.35 | 0.18 | 0.35 | 0.28 | 0.23 |
| C18:4n-3 | 0.25 | 0.17 | 0.28 | 0.20 | 0.53 | 0.43 | 0.28 | 0.21 | 0.38 | 0.19 | 0.41 |
| C18:4n-1 | 0.23 | 0.10 | 0.12 | 0.06 | 0.10 | 0.11 | 0.14 | 0.06 | 0.14 | 0.08 | 0.10 |
| C20:4n-6 | 1.02 | 0.94 | 1.00 | 0.88 | 1.34 | 1.54 | 1.42 | 0.49 | 1.16 | 1.28 | 1.19 |
| C20:4n-3 | 0.19 | 0.16 | 0.16 | 0.17 | 0.30 | 0.17 | 0.11 | 0.04 | 0.12 | 0.12 | 0.18 |
| C20:5n-3 | 12.84 | 10.13 | 15.75 | 13.16 | 19.10 | 18.94 | 12.97 | 5.09 | 14.40 | 10.80 | 13.39 |
| C22:5n-3 | 0.34 | 0.36 | 0.54 | 0.42 | 0.58 | 0.92 | 0.44 | 0.14 | 0.55 | 0.53 | 0.46 |
| C22:6n-3 | 13.37 | 10.71 | 20.68 | 13.77 | 21.86 | 19.99 | 10.66 | 4.60 | 17.71 | 13.89 | 11.85 |
| Total | 31.81 | 25.29 | 41.40 | 31.05 | 47.01 | 45.22 | 30.07 | 12.53 | 37.80 | 29.33 | 29.94 |

Annexe 7: Composition en acides gras (%) des triglycérides (TG) des muscles et du foie des adultes de *P. antarcticum*. Les acides gras avec des teneurs inférieures à 0.2% ont été enlevés.

| TG Adultes | MUSCLES | | | | | | FOIE | | | | | |
|----------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | i243 | i245 | i247 | i248 | i251 | i252 | i243 | i245 | i247 | i248 | i251 | i252 |
| Saturé | | | | | | | | | | | | |
| C14:0 | 12.09 | 12.24 | 15.58 | 14.18 | 12.72 | 10.59 | 6.87 | 6.31 | 9.46 | 10.61 | 5.55 | 4.75 |
| ISO15:0 | 0.44 | 0.48 | 0.48 | 0.56 | 0.41 | 0.35 | 0.29 | 0.29 | 0.44 | 0.57 | 0.23 | 0.20 |
| C15:0 | 0.32 | 0.34 | 0.27 | 0.37 | 0.32 | 0.31 | 0.16 | 0.17 | 0.19 | 0.21 | 0.12 | 0.13 |
| ISO17:0 | 0.52 | 0.49 | 0.62 | 0.44 | 0.47 | 0.48 | 0.59 | 0.58 | 0.52 | 0.77 | 0.53 | 0.68 |
| ANT17:0 | 0.27 | 0.14 | 0.13 | 0.12 | 0.15 | 0.15 | 0.23 | 0.20 | 0.22 | 0.18 | 0.21 | 0.16 |
| C16:0 | 16.21 | 14.64 | 17.68 | 13.13 | 15.19 | 16.72 | 13.30 | 11.75 | 14.22 | 10.47 | 14.21 | 16.29 |
| C17:0 | 1.86 | 0.87 | 1.00 | 0.44 | 1.21 | 0.86 | 2.44 | 2.49 | 2.87 | 1.55 | 1.40 | 1.51 |
| C18:0 | 1.20 | 0.96 | 1.14 | 0.55 | 1.08 | 1.50 | 2.01 | 1.56 | 1.79 | 1.22 | 2.35 | 3.39 |
| Total | 33.44 | 30.62 | 37.28 | 30.25 | 32.03 | 31.39 | 26.17 | 23.64 | 30.09 | 25.94 | 24.86 | 27.36 |
| Monoène | | | | | | | | | | | | |
| C14:1n-5 | 0.51 | 0.51 | 0.67 | 0.64 | 0.57 | 0.45 | 0.56 | 0.69 | 0.54 | 0.67 | 0.49 | 0.40 |
| C16:1n-7 | 10.06 | 9.28 | 11.60 | 9.61 | 9.84 | 10.04 | 16.95 | 18.75 | 15.09 | 11.95 | 21.11 | 13.48 |
| C16:1n-5 | 1.44 | 1.31 | 1.48 | 1.29 | 1.43 | 1.51 | 2.40 | 2.82 | 1.81 | 1.51 | 1.35 | 1.72 |
| C18:1n-9 | 18.84 | 15.79 | 18.56 | 15.34 | 18.28 | 12.63 | 27.48 | 29.88 | 24.33 | 23.38 | 26.90 | 20.41 |
| C18:1n-7 | 10.57 | 9.54 | 11.40 | 7.96 | 9.65 | 7.66 | 8.73 | 7.78 | 9.42 | 9.12 | 6.73 | 7.77 |
| C18:1n-5 | 1.32 | 1.29 | 1.32 | 1.21 | 1.33 | 0.95 | 1.56 | 1.49 | 1.68 | 1.09 | 1.70 | 0.96 |
| C20:1n-9 | 5.41 | 10.77 | 4.67 | 8.02 | 6.52 | 9.28 | 1.86 | 2.67 | 4.12 | 5.71 | 3.12 | 3.75 |
| C20:1n-7 | 0.93 | 2.42 | 0.70 | 1.95 | 1.51 | 1.75 | 0.47 | 0.47 | 0.88 | 1.72 | 0.80 | 0.93 |
| C20:1n-5 | 0.15 | 0.20 | 0.00 | 0.28 | 0.14 | 0.16 | 0.00 | 0.03 | 0.00 | 0.07 | 0.07 | 0.02 |
| C22:1n-11 | 2.66 | 5.23 | 1.62 | 3.83 | 2.97 | 4.02 | 0.84 | 0.98 | 3.32 | 3.76 | 1.33 | 1.52 |
| C22:1n-9 | 2.81 | 4.40 | 2.01 | 4.02 | 2.82 | 3.36 | 0.91 | 1.06 | 2.65 | 3.20 | 1.29 | 1.55 |
| C22:1n-7 | 0.23 | 0.37 | 0.12 | 0.86 | 0.19 | 0.38 | 0.05 | 0.18 | 0.11 | 0.30 | 0.08 | 0.07 |
| C24:1n-9 | 0.26 | 0.43 | 0.26 | 0.62 | 0.23 | 0.36 | 0.14 | 0.11 | 0.18 | 0.48 | 0.12 | 0.29 |
| Total | 55.42 | 61.82 | 54.54 | 55.94 | 55.77 | 52.78 | 62.07 | 67.06 | 64.32 | 63.33 | 65.24 | 53.11 |
| PUFA | | | | | | | | | | | | |
| C16:2n-6 | 0.27 | 0.26 | 0.32 | 0.29 | 0.16 | 0.15 | 0.33 | 0.36 | 0.39 | 0.24 | 0.48 | 0.32 |
| C16:2n-4 | 0.46 | 0.37 | 0.31 | 0.36 | 0.47 | 0.50 | 0.27 | 0.22 | 0.19 | 0.19 | 0.22 | 0.19 |
| C18:2n-6 | 1.29 | 1.42 | 1.23 | 1.16 | 1.80 | 1.57 | 1.71 | 1.57 | 1.19 | 1.30 | 1.35 | 1.11 |
| C18:2n-4 | 0.03 | 0.15 | 0.03 | 0.17 | 0.16 | 0.10 | 0.15 | 0.17 | 0.18 | 0.15 | 0.14 | 0.07 |
| C16:3n-6 | 0.12 | 0.10 | 0.09 | 0.16 | 0.15 | 0.14 | 0.20 | 0.19 | 0.13 | 0.34 | 0.19 | 0.24 |
| C16:3n-3 | 0.14 | 0.11 | 0.07 | 0.12 | 0.22 | 0.19 | 0.25 | 0.18 | 0.21 | 0.25 | 0.15 | 0.12 |
| C18:3n-6 | 0.12 | 0.17 | 0.10 | 0.17 | 0.16 | 0.18 | 0.18 | 0.26 | 0.18 | 0.17 | 0.17 | 0.11 |
| C18:3n-3 | 0.30 | 0.23 | 0.19 | 0.28 | 0.35 | 0.38 | 0.24 | 0.19 | 0.13 | 0.16 | 0.18 | 0.20 |
| C16:4n-3 | 0.14 | 0.14 | 0.12 | 0.19 | 0.19 | 0.19 | 0.16 | 0.11 | 0.12 | 0.18 | 0.10 | 0.13 |
| C16:4n-1 | 0.25 | 0.23 | 0.22 | 0.65 | 0.35 | 0.37 | 0.11 | 0.09 | 0.06 | 0.15 | 0.09 | 0.10 |
| C18:4n-3 | 0.69 | 0.55 | 0.37 | 1.05 | 0.85 | 1.35 | 0.55 | 0.41 | 0.19 | 0.45 | 0.48 | 0.84 |
| C20:4n-6 | 0.15 | 0.10 | 0.11 | 0.11 | 0.14 | 0.16 | 0.17 | 0.13 | 0.07 | 0.16 | 0.13 | 0.21 |
| C20:4n-3 | 0.12 | 0.06 | 0.08 | 0.12 | 0.11 | 0.22 | 0.11 | 0.08 | 0.03 | 0.07 | 0.12 | 0.20 |
| C20:5n-3 | 5.31 | 2.80 | 3.73 | 5.96 | 5.39 | 7.05 | 4.31 | 3.05 | 1.34 | 3.92 | 3.76 | 7.46 |
| C22:5n-3 | 0.15 | 0.11 | 0.08 | 0.35 | 0.12 | 0.24 | 0.30 | 0.28 | 0.09 | 0.18 | 0.25 | 0.71 |
| C22:6n-3 | 1.23 | 0.54 | 0.95 | 1.99 | 1.16 | 2.51 | 2.36 | 1.74 | 0.83 | 2.48 | 1.80 | 7.14 |
| Total | 11.15 | 7.56 | 8.18 | 13.82 | 12.20 | 15.82 | 11.75 | 9.30 | 5.59 | 10.74 | 9.90 | 19.53 |

Annexe 8: Acides gras totaux (%) des proies potentielles de *P. antarcticum*. Les acides gras avec des teneurs inférieures à 0.2% ont été enlevés.

| AG totaux | <i>Phytoplankton</i> | | | <i>Rhincalanus gigas</i> | | <i>Paraeuchaeta antarctica</i> | | | <i>Calanoides acutus</i> | <i>Calanus propinquus</i> | | <i>Ostracode</i> | <i>Gymnosome</i> | |
|----------------|----------------------|---------------|---------------|--------------------------|-----------------|--------------------------------|---------------|---------------|--------------------------|---------------------------|-----------------|------------------|------------------|---------------|
| | <i>POM 13</i> | <i>POM 14</i> | <i>POM 15</i> | <i>Rgigas 2</i> | <i>Rgigas 3</i> | <i>Pant 4</i> | <i>Pant 5</i> | <i>Pant 6</i> | <i>Cacut 7</i> | <i>Cprop 9</i> | <i>Cprop 10</i> | <i>Ostr 12</i> | <i>Gym 28</i> | <i>Gym 29</i> |
| Saturé | | | | | | | | | | | | | | |
| C14:0 | 0.66 | 0.15 | 1.05 | 1.33 | 1.51 | 0.61 | 0.17 | 0.35 | 1.35 | 2.66 | 3.39 | 0.49 | 3.84 | 4.06 |
| ISO15:0 | 0.19 | 0.18 | 0.59 | 0.08 | 0.08 | 0.12 | 0.06 | 0.06 | 0.15 | 0.26 | 0.35 | 0.10 | 0.32 | 0.62 |
| ANT15:0 | 0.16 | 0.07 | 0.16 | 0.06 | 0.05 | 0.03 | 0.02 | 0.03 | 0.05 | 0.11 | 0.12 | 0.12 | 0.13 | 0.12 |
| C15:0 | 0.81 | 0.31 | 0.01 | 0.17 | 0.17 | 0.01 | 0.09 | 0.30 | 0.01 | 0.52 | 0.60 | 0.33 | 3.45 | 2.93 |
| ISO17:0 | 0.61 | 0.99 | 1.32 | 0.25 | 0.25 | 0.65 | 0.59 | 0.34 | 0.30 | 0.10 | 0.51 | 0.39 | 0.47 | 0.65 |
| ANT17:0 | 0.24 | 0.30 | 0.14 | 0.08 | 0.07 | 0.16 | 0.20 | 0.20 | 0.08 | 0.10 | 0.12 | 0.14 | 2.42 | 1.47 |
| C16:0 | 20.54 | 11.73 | 10.95 | 9.01 | 9.39 | 3.90 | 1.23 | 2.20 | 6.03 | 13.98 | 13.54 | 10.43 | 10.96 | 10.74 |
| Pristanate | 0.31 | 0.89 | 2.03 | 0.05 | 0.02 | 0.04 | 0.02 | 0.04 | 0.02 | 0.01 | 0.00 | 0.03 | 1.72 | 1.24 |
| Phytanate | 1.45 | 0.94 | 0.47 | 0.65 | 0.92 | 0.55 | 0.61 | 0.45 | 0.25 | 0.38 | 0.33 | 0.62 | 1.82 | 1.44 |
| C18:0 | 14.49 | 7.71 | 4.43 | 0.82 | 0.57 | 0.12 | 0.05 | 0.06 | 1.95 | 1.11 | 0.88 | 3.71 | 1.20 | 10.43 |
| C20:0 | 4.80 | 2.96 | 2.51 | 0.08 | 0.03 | 0.02 | 0.00 | 0.01 | 0.07 | 0.18 | 0.33 | 0.13 | 0.10 | 0.10 |
| C22:0 | 0.77 | 0.55 | 0.71 | 0.15 | 0.08 | 0.02 | 0.02 | 0.00 | 0.01 | 0.06 | 0.05 | 0.12 | 0.09 | 0.07 |
| Total | 45.50 | 27.19 | 24.66 | 12.85 | 13.25 | 6.41 | 3.16 | 4.13 | 10.47 | 20.09 | 20.65 | 16.81 | 26.88 | 34.32 |
| Monoène | | | | | | | | | | | | | | |
| C14:1n-5 | 0.05 | 0.05 | 0.30 | 0.10 | 0.07 | 0.39 | 0.55 | 0.48 | 0.30 | 0.06 | 0.12 | 0.12 | 0.17 | 0.13 |
| C16:1n-7 | 5.39 | 5.53 | 8.60 | 11.18 | 10.33 | 19.80 | 26.05 | 30.52 | 14.86 | 4.05 | 6.68 | 19.29 | 15.80 | 15.04 |
| C16:1n-5 | 0.70 | 0.66 | 0.32 | 0.79 | 0.71 | 1.71 | 3.21 | 1.00 | 1.52 | 0.53 | 0.88 | 1.48 | 1.81 | 1.15 |
| C17:1n-10 | 0.12 | 0.17 | 0.05 | 0.09 | 0.07 | 0.12 | 0.16 | 0.22 | 0.01 | 0.09 | 0.07 | 0.14 | 0.93 | 0.75 |
| C18:1n-9 | 12.13 | 10.15 | 6.36 | 20.60 | 18.26 | 39.67 | 40.56 | 37.30 | 30.20 | 2.92 | 5.48 | 33.61 | 3.84 | 3.26 |
| C18:1n-7 | 3.53 | 2.64 | 1.41 | 5.46 | 5.50 | 3.32 | 3.74 | 1.59 | 2.88 | 1.95 | 2.91 | 2.63 | 5.75 | 4.16 |
| C18:1n-5 | 0.57 | 0.62 | 0.39 | 0.56 | 0.56 | 1.30 | 1.43 | 1.66 | 0.94 | 3.28 | 2.71 | 1.00 | 0.71 | 0.63 |
| C20:1n-11 | 0.33 | 0.11 | 0.07 | 0.27 | 0.27 | 0.14 | 0.12 | 0.19 | 0.11 | 0.03 | 0.08 | 0.23 | 0.50 | 0.29 |
| C20:1n-9 | 0.91 | 0.45 | 0.16 | 1.10 | 0.97 | 1.56 | 1.61 | 1.31 | 2.54 | 0.94 | 1.44 | 3.13 | 2.77 | 1.93 |
| C20:1n-7 | 0.19 | 0.06 | 0.07 | 0.20 | 0.17 | 0.18 | 0.10 | 0.09 | 0.27 | 0.27 | 0.53 | 0.35 | 2.51 | 2.01 |
| C22:1n-11 | 0.71 | 0.11 | 0.41 | 0.18 | 0.12 | 0.22 | 0.31 | 0.32 | 1.19 | 4.75 | 5.32 | 1.62 | 0.16 | 0.08 |
| C22:1n-9 | 0.55 | 0.12 | 0.27 | 0.17 | 0.14 | 0.35 | 0.06 | 0.08 | 1.13 | 4.76 | 7.04 | 0.59 | 0.19 | 0.15 |
| C22:1n-7 | 0.07 | 0.02 | 0.20 | 0.02 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.01 | 0.15 | 0.44 | 0.58 | 0.10 | 0.03 | 0.01 |
| C24:1n-9 | 0.37 | 0.09 | 0.14 | 0.50 | 0.52 | 0.26 | 0.07 | 0.20 | 0.19 | 1.04 | 0.66 | 0.29 | 0.03 | 0.04 |
| Total | 25.91 | 20.94 | 18.86 | 41.29 | 37.77 | 69.07 | 78.05 | 75.02 | 56.43 | 25.42 | 34.89 | 64.68 | 35.75 | 30.34 |
| PUFA | | | | | | | | | | | | | | |
| C16:2n-6 | 0.28 | 0.26 | 0.21 | 0.19 | 0.20 | 0.55 | 0.28 | 0.17 | 0.19 | 0.43 | 0.22 | 0.15 | 0.23 | 0.16 |
| C16:2n-4 | 0.20 | 0.52 | 0.71 | 0.61 | 0.63 | 0.28 | 0.38 | 0.34 | 0.28 | 0.24 | 0.30 | 0.17 | 0.22 | 0.22 |
| C18:2n-6 | 2.65 | 2.81 | 2.27 | 1.44 | 1.67 | 1.69 | 1.70 | 1.69 | 1.37 | 0.89 | 1.34 | 0.47 | 0.84 | 0.69 |
| C18:2n-4 | 0.08 | 0.09 | 0.06 | 0.11 | 0.15 | 0.09 | 0.09 | 0.06 | 0.09 | 0.12 | 0.15 | 0.06 | 0.22 | 0.22 |
| C20:2n-6 | 0.16 | 0.14 | 0.12 | 0.26 | 0.30 | 0.05 | 0.01 | 0.02 | 0.06 | 0.14 | 0.10 | 0.01 | 0.83 | 0.68 |
| C16:3n-6 | 0.26 | 0.26 | 0.26 | 0.12 | 0.20 | 0.93 | 1.29 | 1.15 | 0.76 | 0.08 | 0.18 | 0.39 | 0.38 | 0.44 |
| C16:3n-4 | 0.07 | 0.13 | 0.34 | 0.27 | 0.37 | 0.11 | 0.22 | 0.13 | 0.08 | 0.12 | 0.10 | 0.15 | 0.29 | 0.30 |
| C16:3n-3 | 0.61 | 0.49 | 0.45 | 0.28 | 0.26 | 0.63 | 0.69 | 0.65 | 0.40 | 0.26 | 0.25 | 0.64 | 7.11 | 5.35 |
| C18:3n-6 | 1.34 | 1.11 | 0.70 | 0.38 | 0.31 | 0.14 | 0.09 | 0.11 | 0.12 | 0.13 | 0.17 | 0.30 | 0.18 | 0.20 |
| C18:3n-3 | 0.75 | 0.58 | 0.42 | 0.57 | 0.36 | 0.08 | 0.08 | 0.40 | 0.42 | 0.34 | 0.47 | 0.21 | 0.84 | 0.36 |
| C20:3n-6 | 0.50 | 0.05 | 0.07 | 0.15 | 0.27 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.03 | 0.05 | 0.05 | 0.03 | 0.22 | 0.13 |
| C20:3n-3 | 0.42 | 0.08 | 0.17 | 0.06 | 0.05 | 0.04 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.03 | 0.03 | 0.02 | 0.16 | 0.10 |
| C16:4n-3 | 0.40 | 0.17 | 0.10 | 0.16 | 0.11 | 0.10 | 0.08 | 0.07 | 0.06 | 0.11 | 0.13 | 0.14 | 0.67 | 0.66 |
| C16:4n-1 | 0.69 | 1.84 | 5.38 | 1.01 | 1.27 | 0.03 | 0.03 | 0.14 | 0.42 | 0.20 | 0.04 | 0.09 | 0.47 | 0.76 |
| C18:4n-3 | 2.90 | 2.13 | 1.84 | 4.65 | 1.56 | 1.16 | 1.28 | 1.18 | 1.26 | 0.77 | 2.13 | 0.64 | 1.15 | 1.43 |
| C18:4n-1 | 0.07 | 0.11 | 2.06 | 0.19 | 0.08 | 0.11 | 0.12 | 0.11 | 0.27 | 0.30 | 0.48 | 0.06 | 0.09 | 0.11 |
| C20:4n-6 | 0.50 | 0.05 | 0.41 | 0.39 | 0.67 | 0.19 | 0.11 | 0.14 | 0.29 | 0.23 | 0.26 | 0.00 | 0.77 | 0.45 |
| C20:4n-3 | 0.38 | 0.33 | 0.25 | 0.44 | 0.60 | 0.14 | 0.07 | 0.12 | 0.23 | 0.26 | 0.46 | 0.16 | 0.49 | 0.30 |
| C20:5n-3 | 9.12 | 25.45 | 32.11 | 20.49 | 25.10 | 8.22 | 5.47 | 5.75 | 12.99 | 19.95 | 17.11 | 6.37 | 12.73 | 12.38 |
| C21:5n-3 | 0.23 | 0.19 | 0.24 | 0.21 | 0.19 | 0.18 | 0.23 | 0.17 | 0.18 | 0.17 | 0.26 | 0.19 | 0.47 | 0.45 |
| C22:5n-6 | 0.30 | 1.90 | 0.05 | 0.18 | 0.23 | 0.05 | 0.03 | 0.03 | 0.04 | 0.13 | 0.08 | 0.05 | 0.10 | 0.06 |
| C22:5n-3 | 0.21 | 0.27 | 0.17 | 0.42 | 0.43 | 0.23 | 0.20 | 0.14 | 0.27 | 0.40 | 0.33 | 0.05 | 0.39 | 0.32 |
| C22:6n-3 | 6.27 | 12.54 | 8.03 | 13.26 | 13.95 | 9.48 | 6.29 | 8.23 | 13.29 | 29.06 | 19.69 | 8.13 | 8.48 | 9.55 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|
| Total | | 28.60 | | 51.88 | | 56.49 | | 45.86 | | 48.98 | | 24.53 | | 18.79 | | 20.85 | | 33.10 | | 54.49 | | 44.45 | | 18.51 | | 37.38 | | 35.34 |
|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|--|--------------|

Annexe 9: Acides gras totaux (%) des proies potentielles de *P. antarcticum*. Les acides gras avec des teneurs inférieures à 0.2% ont été enlevés.

| AG totaux | Œufs | | | Limacina | | | | Euphausia superba | | | | Euphausia crystallophias | | | | |
|----------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------------|--------------|--------------|--------------|--------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | Œuf 21 | Œuf 22 | Œuf 23 | Lim 24 | Lim 25 | Lim 26 | Lim 27 | Esup 16 | Esup 17 | Esup 18 | Esup 19 | Ecrys 16 | Ecrys 17 | Ecrys 18 | Ecrys 19 | Ecrys2 0 |
| Saturé | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C14:0 | 2.75 | 2.85 | 3.06 | 5.01 | 2.75 | 7.01 | 5.51 | 9.58 | 7.58 | 8.44 | 6.99 | 2.06 | 1.95 | 1.79 | 15.21 | 15.57 |
| ISO15:0 | 0.61 | 0.56 | 0.53 | 0.13 | 0.09 | 0.19 | 0.13 | 0.24 | 0.25 | 0.31 | 0.22 | 0.10 | 0.13 | 0.12 | 0.35 | 0.34 |
| ANT15:0 | 0.24 | 0.22 | 0.23 | 0.07 | 0.07 | 0.08 | 0.06 | 0.07 | 0.06 | 0.08 | 0.05 | 0.03 | 0.03 | 0.04 | 0.10 | 0.08 |
| C15:0 | 0.62 | 0.53 | 0.45 | 0.35 | 0.35 | 0.36 | 0.30 | 0.33 | 0.31 | 0.34 | 0.31 | 0.08 | 0.07 | 0.26 | 0.33 | 0.39 |
| ISO17:0 | 0.65 | 0.66 | 0.64 | 0.40 | 0.36 | 0.46 | 0.37 | 0.54 | 0.48 | 0.58 | 0.61 | 0.25 | 0.29 | 0.37 | 0.42 | 0.39 |
| ANT17:0 | 0.24 | 0.19 | 0.19 | 0.71 | 0.62 | 0.84 | 0.62 | 0.21 | 0.19 | 0.28 | 0.21 | 0.05 | 0.07 | 0.16 | 0.08 | 0.07 |
| C16:0 | 13.85 | 12.61 | 13.33 | 12.47 | 12.86 | 13.02 | 12.15 | 20.29 | 19.68 | 19.89 | 19.24 | 13.43 | 13.37 | 12.22 | 19.58 | 23.00 |
| Pristanate | 0.06 | 0.05 | 0.01 | 1.26 | 1.23 | 0.95 | 1.41 | 0.03 | 0.04 | 0.05 | 0.04 | 0.23 | 0.36 | 0.23 | 0.36 | 0.47 |
| Phytanate | 0.56 | 0.41 | 0.34 | 0.21 | 0.33 | 0.18 | 0.21 | - | - | - | - | 0.29 | 0.86 | 0.21 | 0.18 | 0.09 |
| C18:0 | 2.00 | 1.33 | 2.09 | 1.29 | 1.67 | 1.45 | 1.48 | 0.73 | 0.84 | 0.83 | 0.86 | 0.66 | 0.15 | 0.58 | 0.75 | 0.85 |
| C20:0 | 0.41 | 0.44 | 0.44 | 0.14 | 0.19 | 0.26 | 0.16 | 0.14 | 0.12 | 0.11 | 0.12 | 0.14 | 0.08 | 0.06 | 0.31 | 0.14 |
| C22:0 | 0.15 | 0.08 | 0.11 | 0.16 | 0.28 | 0.23 | 0.17 | 0.06 | 0.03 | 0.02 | 0.04 | 0.11 | 0.09 | 0.03 | 0.06 | 0.06 |
| Total | 23.09 | 20.64 | 22.10 | 22.43 | 21.08 | 25.21 | 22.78 | 33.52 | 30.72 | 32.39 | 29.98 | 17.59 | 17.55 | 16.16 | 37.92 | 41.77 |
| Monoène | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C14:1n-5 | 0.06 | 0.04 | 0.06 | 0.09 | 0.04 | 0.11 | 0.09 | 0.33 | 0.31 | 0.31 | 0.21 | 0.11 | 0.14 | 0.13 | 0.82 | 0.64 |
| C16:1n-7 | 3.31 | 2.80 | 3.25 | 2.98 | 2.73 | 5.72 | 2.69 | 10.17 | 8.89 | 9.93 | 8.35 | 5.30 | 8.16 | 8.82 | 3.92 | 3.71 |
| C16:1n-5 | 2.37 | 2.67 | 2.06 | 0.69 | 0.72 | 0.91 | 0.60 | 1.35 | 1.23 | 1.37 | 1.04 | 0.58 | 0.65 | 1.02 | 1.44 | 1.73 |
| C17:1n-10 | 0.11 | 0.10 | 0.07 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.02 | - | - | - | - | 0.03 | 0.03 | 0.04 | 0.02 | 0.03 |
| C18:1n-9 | 12.25 | 10.53 | 10.13 | 0.81 | 1.07 | 1.08 | 0.77 | 8.52 | 10.63 | 11.13 | 9.40 | 33.79 | 36.29 | 30.40 | 13.15 | 9.23 |
| C18:1n-7 | 2.91 | 3.24 | 3.65 | 1.53 | 1.40 | 2.31 | 1.39 | 10.57 | 9.66 | 10.14 | 9.61 | 10.64 | 8.37 | 14.72 | 5.11 | 4.81 |
| C18:1n-5 | 0.98 | 0.89 | 0.74 | 0.21 | 0.24 | 0.10 | 0.20 | 0.90 | 0.99 | 1.01 | 0.87 | 0.43 | 0.38 | 1.67 | 0.67 | 0.57 |
| C20:1n-11 | 0.09 | 0.05 | 0.49 | 0.08 | 0.17 | 0.25 | 0.09 | 0.07 | 0.04 | 0.06 | 0.05 | 0.01 | 0.03 | 0.02 | 0.03 | 0.02 |
| C20:1n-9 | 1.11 | 0.96 | 1.45 | 1.48 | 1.48 | 1.58 | 1.55 | 0.73 | 1.09 | 1.18 | 0.99 | 0.22 | 0.42 | 0.18 | 0.47 | 0.34 |
| C20:1n-7 | 0.46 | 0.40 | 0.80 | 3.63 | 3.38 | 3.94 | 3.65 | 0.33 | 0.35 | 0.41 | 0.27 | 0.02 | 0.19 | 0.16 | 0.10 | 0.08 |
| C22:1n-11 | 0.15 | 0.07 | 0.15 | 0.07 | 0.06 | 0.08 | 0.07 | 0.10 | 0.21 | 0.22 | 0.19 | 0.01 | 0.03 | 0.01 | 0.00 | 0.01 |
| C22:1n-9 | 0.45 | 0.35 | 0.43 | 0.36 | 0.47 | 0.23 | 0.52 | 0.20 | 0.27 | 0.30 | 0.22 | 0.07 | 0.10 | 0.03 | 0.05 | 0.02 |
| C22:1n-7 | 0.07 | 0.05 | 0.07 | 0.03 | 0.01 | 0.07 | 0.07 | 0.11 | 0.14 | 0.16 | 0.10 | 0.03 | 0.05 | 0.01 | 0.02 | 0.02 |
| C24:1n-9 | 0.39 | 0.35 | 0.29 | 0.04 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.03 | 0.07 | 0.07 | 0.05 | 0.07 | 0.15 | 0.05 | 0.15 | 0.12 |
| Total | 24.91 | 22.68 | 23.83 | 12.24 | 12.01 | 16.70 | 11.99 | 33.54 | 33.98 | 36.39 | 31.42 | 51.46 | 55.02 | 57.34 | 26.07 | 21.44 |
| PUFA | | | | | | | | | | | | | | | | |
| C16:2n-6 | 0.24 | 0.20 | 0.17 | 0.09 | 0.10 | 0.15 | 0.08 | 0.27 | 0.24 | 0.27 | 0.24 | 0.06 | 0.07 | 0.34 | 0.10 | 0.10 |
| C16:2n-4 | 0.20 | 0.16 | 0.18 | 0.19 | 0.17 | 0.53 | 0.15 | 0.56 | 0.46 | 0.55 | 0.47 | 0.39 | 0.94 | 0.72 | 0.32 | 0.50 |
| C18:2n-6 | 1.70 | 1.54 | 1.24 | 0.97 | 1.17 | 1.05 | 1.25 | 2.13 | 1.99 | 1.74 | 2.20 | 1.89 | 1.08 | 1.55 | 2.01 | 2.66 |
| C18:2n-4 | 0.08 | 0.09 | 0.08 | 0.12 | 0.07 | 0.24 | 0.10 | 0.09 | 0.10 | 0.10 | 0.11 | 0.22 | 0.06 | 0.30 | 0.13 | 0.14 |
| C20:2n-6 | 0.12 | 0.11 | 0.35 | 2.07 | 2.30 | 1.38 | 2.21 | 0.06 | 0.07 | 0.06 | 0.08 | 0.05 | 0.04 | 0.04 | 0.12 | 0.10 |
| C16:3n-6 | 0.32 | 0.18 | 0.16 | 0.07 | 0.18 | 0.14 | 0.07 | 0.09 | 0.09 | 0.16 | 0.11 | 0.63 | 0.00 | 0.56 | 0.09 | 0.07 |
| C16:3n-4 | 0.04 | 0.04 | 0.02 | 0.06 | 0.05 | 0.19 | 0.05 | 0.06 | 0.08 | 0.16 | 0.13 | 0.12 | 0.12 | 0.13 | 0.04 | 0.03 |
| C16:3n-3 | 0.11 | 0.07 | 0.05 | 0.04 | 0.13 | 0.12 | 0.06 | 0.14 | 0.13 | 0.25 | 0.22 | 0.23 | 0.17 | 0.16 | 0.17 | 0.15 |
| C18:3n-6 | 1.48 | 0.79 | 0.57 | 0.29 | 3.17 | 0.57 | 0.30 | 0.30 | 0.22 | 0.23 | 0.27 | 0.40 | 0.32 | 0.24 | 0.20 | 0.82 |
| C18:3n-3 | 0.91 | 0.83 | 0.73 | 0.35 | 0.29 | 0.46 | 0.36 | 0.42 | 0.46 | 0.38 | 0.42 | 0.70 | 0.37 | 0.28 | 0.80 | 0.84 |
| C20:3n-6 | 0.04 | 0.04 | 0.09 | 0.49 | 0.45 | 0.43 | 0.56 | 0.18 | 0.12 | 0.13 | 0.15 | 0.09 | 0.08 | 0.09 | 0.05 | 0.08 |
| C20:3n-3 | 0.08 | 0.07 | 0.11 | 1.12 | 0.98 | 0.54 | 1.07 | 0.03 | 0.03 | 0.03 | 0.04 | 0.03 | 0.02 | 0.01 | 0.16 | 0.15 |
| C16:4n-3 | 0.30 | 0.41 | 0.14 | 0.09 | 0.12 | 0.20 | 0.10 | 0.15 | 0.16 | 0.20 | 0.22 | 0.10 | 0.06 | 0.03 | 0.14 | 0.20 |
| C16:4n-1 | 0.14 | 0.14 | 0.42 | 0.84 | 0.66 | 1.91 | 0.72 | 0.35 | 0.36 | 0.45 | 0.40 | 0.18 | 0.22 | 0.17 | 0.06 | 0.04 |
| C18:4n-3 | 2.77 | 2.53 | 2.37 | 1.33 | 0.93 | 2.66 | 1.10 | 0.81 | 1.00 | 1.08 | 0.94 | 1.34 | 0.82 | 0.78 | 1.36 | 0.99 |
| C18:4n-1 | 0.10 | 0.08 | 0.47 | 0.20 | 0.12 | 0.81 | 0.09 | 0.09 | 0.15 | 0.07 | 0.08 | 0.04 | 0.04 | 0.08 | 0.09 | 0.38 |
| C20:4n-6 | 0.24 | 0.26 | 0.48 | 0.73 | 0.81 | 0.49 | 0.97 | 0.70 | 0.73 | 0.59 | 0.92 | 0.38 | 0.26 | 0.31 | 0.44 | 0.45 |
| C20:4n-3 | 1.89 | 1.64 | 1.51 | 1.65 | 1.56 | 1.70 | 1.60 | 0.32 | 0.32 | 0.28 | 0.31 | 0.43 | 0.28 | 0.23 | 0.22 | 0.43 |
| C20:5n-3 | 16.76 | 15.43 | 18.75 | 32.78 | 31.55 | 30.98 | 32.07 | 16.68 | 17.23 | 15.31 | 18.66 | 17.77 | 17.59 | 16.21 | 16.58 | 16.99 |
| C21:5n-3 | 0.45 | 0.46 | 0.52 | 0.98 | 0.99 | 0.92 | 1.00 | 0.28 | 0.28 | 0.27 | 0.34 | 0.12 | 0.31 | 0.22 | 0.10 | 0.07 |
| C22:5n-6 | 0.58 | 1.19 | 1.54 | 0.10 | 0.09 | 0.07 | 0.10 | 0.02 | 0.05 | 0.04 | 0.05 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.05 | 0.06 |
| C22:5n-3 | 2.16 | 2.23 | 1.90 | 1.29 | 1.30 | 1.14 | 1.31 | 0.19 | 0.20 | 0.24 | 0.25 | 0.11 | 0.13 | 0.09 | 0.19 | 0.23 |
| C22:6n-3 | 21.12 | 28.05 | 22.10 | 19.45 | 19.60 | 11.35 | 19.86 | 9.02 | 10.86 | 8.64 | 11.97 | 5.63 | 4.46 | 3.93 | 12.61 | 11.31 |

Total | 52.00 | 56.68 | 54.07 | 65.33 | 66.90 | 58.10 | 65.23 | 32.94 | 35.30 | 31.22 | 38.59 | 30.95 | 27.44 | 26.50 | 36.01 | 36.78

