



HAL
open science

Étude des ratios isotopiques du carbone et de l'azote de la matière organique particulaire et des muscles de poissons d'intérêt commercial d'écosystèmes côtiers tropicaux du sud-ouest de l'océan Indien : contribution à l'étude de leur fonctionnement

Cécile Mablouké

► To cite this version:

Cécile Mablouké. Étude des ratios isotopiques du carbone et de l'azote de la matière organique particulaire et des muscles de poissons d'intérêt commercial d'écosystèmes côtiers tropicaux du sud-ouest de l'océan Indien : contribution à l'étude de leur fonctionnement. Milieux et Changements globaux. Université de la Réunion, 2013. Français. NNT : 2013LARE0017 . tel-01230966

HAL Id: tel-01230966

<https://theses.hal.science/tel-01230966>

Submitted on 19 Nov 2015

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.



Université de La Réunion - Faculté des Sciences et des Technologies

THÈSE

pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université de La Réunion

Spécialité: Biologie Marine

École Doctorale: Sciences, Technologies, Santé

Étude des ratios isotopiques du carbone et de l'azote de la matière organique particulaire et des muscles de poissons d'intérêt commercial d'écosystèmes côtiers tropicaux du sud-ouest de l'océan Indien: Contribution à l'étude de leur fonctionnement



présentée et soutenue publiquement le 8 novembre 2013 par

Cécile MABLOUKÉ

Devant le jury composé de

Pascale CHABANET, directrice de recherches à l'IRD, IRD de La Réunion (présidente)
Pierre RICHARD, directeur de recherches au CNRS, Université de La Rochelle (rapporteur)
Frédéric MENARD, directeur de recherches à l'IRD, IRD de Sète (rapporteur)
Pascale CUET, maître de conférences, Université de La Réunion (examinatrice)
David GUYOMARD, chargé de mission « Études et Expérimentations », CRPMM
(examineur)
Sébastien JAQUEMET, maître de conférences HDR, Université de La Réunion (directeur)

Source des photos de la page de garde: (1) *Lutjanus kasmira*: ARVAM-PARETO. (2) *Selar crumenophthalmus*: www.eol.org. (3) *Priacanthus hamrur*: ARVAM-PARETO.

Avant-propos

Cette thèse s'inscrit à l'origine dans le cadre du programme RECOPIE (« Rôle des Récifs artificiels sur l'ÉCOlogie alimentaire de Poissons d'Intérêt Commercial »), coordonné par le laboratoire ECOMAR, en collaboration avec le Comité des Pêches Maritimes et Élevages Marins de La Réunion (CRPMEM), l'UR 109 de l'IRD (devenue UMR 212 EME depuis) et le bureau d'études PARETO. L'objectif global du programme était de contribuer à une meilleure connaissance des écosystèmes marins côtiers non-récifaux de la côte ouest de La Réunion, et portait notamment sur le recensement des peuplements ichthyologiques présents sur les récifs artificiels et sur les habitats naturels de la baie, ainsi que sur l'étude du réseau trophique associé à ces récifs artificiels. Le chapitre portant sur les variations géographiques des ratios isotopiques des poissons dans le sud-ouest de l'océan Indien est une contribution aux programmes de recherche internationaux ASCLME (« Agulhas – Somali Current Large Marine Ecosystem project ») qui regroupe l'ensemble des pays de l'Afrique de l'est et les îles de l'océan Indien et dont l'un des objectifs principaux est acquérir suffisamment de connaissances sur le fonctionnement des réseaux trophiques de la zone pour assister la gestion des grands écosystèmes marins des courants des Aiguilles et de Somalie par une approche écosystémique et le programme sud-africain ACEP (« African Coelacanth Ecosystem Project »), dont les objectifs sont d'étudier les écosystèmes marins des plateaux continentaux et insulaires du sud-ouest de l'océan Indien susceptibles d'abriter des populations de coelacanthes.

Durant cette thèse, j'ai bénéficié d'une allocation régionale de formation doctorale attribuée par le Conseil Régional de La Réunion, en cofinancement avec le Fonds Social Européen. Ces bourses sont indispensables pour quiconque veut effectuer des recherches dans des conditions saines, sans avoir à se soucier de financer son quotidien. Lors de mon séjour en Afrique du Sud pour travailler en collaboration avec Dr. Sven Kaehler, j'ai bénéficié des installations de Rhodes University.

Je tiens à remercier les membres du jury qui ont accepté de corriger ce travail.

Par ailleurs, cette thèse n'aurait évidemment pas pu voir le jour sans l'aide et l'énergie d'un certain

nombre de personnes. Je remercie infiniment mon directeur de thèse Sébastien Jaquemet, pour avoir été très présent et m'avoir soutenue jusqu'au bout. Un grand merci à l'ensemble des membres du laboratoire ECOMAR, et en particulier au professeur Matthieu Le Corre, pour m'avoir accueillie au sein du laboratoire. Merci beaucoup aussi à Michel Potier qui a fait preuve d'une grande patience pour les corrections du premier papier et pour m'avoir éclairé à l'occasion de mes présentations orales. À Joanna Kolasinski, à mes stagiaires, merci pour votre aide précieuse autant sur le terrain que durant les analyses. Je remercie aussi mes amis de toujours, en particulier Stéphanie, Agnès, Marie et Cécile, pour avoir été là pour moi quand le moral n'était pas bon. Je remercie bien sûr mes parents et mon frère, mes meilleurs soutiens psychologique et financier, et dédie ce travail de thèse à ma famille.

Résumé

La majorité des espèces de poissons côtiers possèdent un cycle de vie bipartite, avec une phase larvaire planctonique suivie d'une phase juvénile/adulte en milieu côtier. De plus, chez les espèces récifales, il n'est pas rare que les juvéniles occupent des habitats différents des adultes. Aux différents stades de leur développement les poissons sont donc susceptibles d'exploiter des ressources alimentaires différentes, ce qui implique une modification des relations proies-prédateurs et des relations de compétition avec l'ontogénie. L'objectif de cette thèse est d'acquérir des informations quand aux habitudes alimentaires de poissons côtiers d'intérêt commercial à l'île de La Réunion, mais aussi de comprendre l'utilité des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) dans l'étude des niches trophiques et de l'occupation des habitats côtiers par les poissons. Dans la Baie de La Possession, les poissons ont été échantillonnés sur les récifs artificiels (RA) installés en 2003 comme outil expérimental de soutien au secteur de la petite pêche artisanale. L'utilisation combinée de l'analyse des contenus stomacaux et des isotopes stables a permis de révéler que les espèces les plus représentatives de ces RA (*Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* et *Selar crumenophthalmus*) se nourrissent essentiellement de proies pélagiques (larves de poissons et de crustacés, céphalopodes) et montrent une ségrégation des niches trophiques, qui permet de limiter la compétition interspécifique. Les trois espèces montrent aussi une évolution dans leur régime alimentaire avec la taille, avec une contribution croissante des larves de poissons au régime alimentaire qui se traduit par une corrélation positive des ratios isotopiques de l'azote avec la taille des poissons. Les ratios isotopiques de la matière organique particulaire (MOP) – qui se trouve à la base des réseaux trophiques pélagiques – et des muscles de poissons ont été analysés à plusieurs échelles spatiales: à microéchelle (< 10 km) dans la Baie de La Possession, à mésoéchelle (de l'ordre des 10^{aines} de km) autour de l'île de La Réunion et, pour les muscles de poissons, à macroéchelle (de l'ordre des 100^{aines} de km) le long du plateau des Mascareignes et du canal du Mozambique dans le sud-ouest de l'océan Indien. Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP ne montrent pas de variation spatiale à microéchelle puisqu'il n'existe pas de différence entre les stations échantillonnées

dans la baie. À mésoéchelle par contre, les résultats montrent un enrichissement en ^{15}N des stations situées dans le sud-ouest de l'île, soit entre Saint-Leu et Saint-Pierre, probablement dû à des apports de matière organique d'origine terrigène provenant du bassin versant et enrichies en ^{15}N du fait de la forte anthropisation de cette zone de l'île. À macroéchelle, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des muscles de poissons sont significativement corrélées avec la latitude, et les résultats montrent un enrichissement en ^{15}N dans le nord du canal du Mozambique et du plateau des Mascareignes, causé par les remontées d'eaux riches en nitrates issus de la dénitrification dans la colonne d'eau. Les isotopes du carbone montrent un enrichissement en ^{13}C de la MOP au niveau de la station la moins profonde dans la Baie de La Possession, en lien avec la remise en suspension de matière organique du sédiment (microphytobenthos) par les courants orbitaux dus à la houle. À mésoéchelle, les stations de l'est de l'île sont enrichies en ^{13}C comparés à celles de l'ouest, signe d'une plus forte productivité dans l'est de l'île (effet probable du lessivage de fertilisants dans l'est par les précipitations plus fortes et/ou de remontées de nutriments des profondeurs dues aux plus fortes turbulences). À macroéchelle, les ratios isotopiques du carbone ne montrent pas de tendance latitudinale (contrairement à ce qui est observé dans la littérature dans les muscles de grands prédateurs), ce qui s'explique par le fait que les poissons côtiers peuvent explorer une large gamme d'habitats/de compartiments en milieu côtier (corallien, herbiers à phanérogames...) dont les ratios isotopiques du carbone présentent des variations plus importantes que celles liées à la latitude. Les résultats montrent par ailleurs qu'à mésoéchelle les tendances observées dans les ratios isotopiques de la MOP ne se reflètent pas dans les tissus des poissons pour le carbone (et l'échantillonnage n'a pas permis de répondre à cette question pour l'azote). Ainsi, les ratios isotopiques du carbone ne semblent pas être utiles dans l'étude de l'utilisation des habitats côtiers par les poissons à mésoéchelle et à macroéchelle, et les ratios isotopiques de l'azote constituent un meilleur indicateur de l'utilisation de l'habitat que le carbone à macroéchelle.

Mots-clés: isotopes stables du carbone et de l'azote – régime alimentaire – variations ontogéniques – récifs artificiels – île de La Réunion – océan Indien occidental – matière organique particulière – poissons côtiers – *Lutjanus kasmira*

Abstract

Most coastal fish species have a bipartite life cycle with an oceanic planktonic larval phase and a subsequent juvenile/adult phase associated with coastal habitats. Furthermore, juveniles of many reef species occupy different habitats compared to the adults. Individuals may thus exploit different types of food in the course of their development, leading to changes in the predator-prey and competition relationships with ontogeny. The aim of this thesis was to acquire new knowledge about the feeding habits of coastal fish species of commercial interest in Reunion Island, and to use stable isotopes of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) to investigate the trophic niches of fish and their use of coastal habitats. In the Bay of La Possession, fish were sampled around artificial reefs (AR) immersed in 2003 in order to provide fishing grounds for artisanal fishermen. The combined use of stomach content analysis and stable isotopes showed that the species among the most abundant around the AR (*Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* and *Selar crumenophthalmus*) feed essentially on pelagic prey (fish and crustacean larvae, cephalopods) and partition their trophic niche to limit interspecific competition. The three species also show an ontogenetic change in their feeding habits, with fish larvae contributing more to the diet of fish with age. This results into a positive correlation between fish size and muscle nitrogen isotopic composition. The stable isotopic composition of the particulate organic matter (POM) – at the base of the pelagic food chain – and of the fish muscles were measured at different spatial scales: the microscale (< 10 km) in the Bay of La Possession, the mesoscale (10's of km) around Reunion Island and, for the fish muscles, at the macroscale (100's of km) along the Mascarene plateau and the Mozambique channel in the south-west Indian Ocean. At microscale, POM $\delta^{15}\text{N}$ values do not show any spatial variability, as there were no differences between the stations sampled in the bay. At mesoscale, the $\delta^{15}\text{N}$ values of POM in the south-west of Reunion Island are ^{15}N -enrichment (between Saint-Leu and Saint-Pierre), probably due to the input of organic matter of terrestrial origin and ^{15}N -enriched by anthropic activities, which are important in this area. At macroscale, fish $\delta^{15}\text{N}$ values were significantly correlated with latitude and results showed a ^{15}N -enrichment in the north of the

Mozambique channel and the Mascarene plateau, due to the upwelling of waters enriched in nitrates resulting from denitrification processes in the water column. In the Bay of La Possession, POM shows a ^{13}C -enrichment on the shallower station (closer to shore), probably caused by the resuspension of bottom organic matter (microphytobenthos) due to the swell. At mesoscale, stations on the east of the island are ^{13}C -enriched compared to the west, as a result of a higher productivity in the east (resulting from the leaching of fertilizers in the drainage basin by the heavy raining and/or the upwelling of nutrients due to stronger mixing of surface waters). At macroscale, POM $\delta^{13}\text{C}$ values are not significantly correlated with latitude (contrarily to the observed trends in large pelagic fish muscles in the literature), which is due to the fact that coastal fish can exploit a large range of coastal habitats (coral reefs, seagrass...) that show a more important range of $\delta^{13}\text{C}$ values than the one linked to the latitude. Furthermore, at mesoscale results show that the trends observed in the POM isotopic compositions are not reflected in coastal fish muscle for the carbon (and no conclusions could be drawn from the actual sampling scheme for nitrogen). Thus, the stable isotopes of carbon do not seem to be appropriate for the study of fish coastal habitat use at mesoscale and macroscale, and the stable isotopes of nitrogen represent a better indicator of fish habitat use at macroscale.

Key-words: stable isotopes of carbon and nitrogen – diet – ontogenetic changes – artificial reefs – Reunion Island – south-west Indian Ocean – particulate organic matter – coastal fish – *Lutjanus kasmira*

Sommaire

Introduction générale	1
Matériels et méthodes	5
1 Sites d'étude	5
1.1 L'océan Indien occidental tropical	5
1.2 L'île de La Réunion	10
1.3 La Baie de La possession	12
2 Echantillonnage	16
2.1 Échantillonnage de la matière organique particulaire	16
2.2 Échantillonnage des poissons	18
3 Traitement des échantillons et analyses des données	19
3.1 Traitement des échantillons en laboratoire	19
3.2 Analyses des données	23
I Baie de La Possession	29
1 Évolution spatiale et temporelle des ratios isotopiques du carbone et de l'azote de la matière organique particulaire dans la Baie de La Possession	31
1 Introduction	31
2 Matériel et méthodes	33
2.1 Échantillonnage	33
2.2 Analyses des données	33
3 Résultats	34
3.1 Ratios isotopiques de l'azote	36

3.2	Ratios isotopiques du carbone	38
3.3	Rapport C:N	40
4	Discussion	42
4.1	Ratios isotopiques de l'azote	42
4.2	Ratios isotopiques du carbone	45
5	Conclusion	48
2	Utilisation combinée des contenus stomacaux et des isotopes stables pour l'étude du régime alimentaire et de la ségrégation des niches trophiques entre trois espèces de poissons d'intérêt commercial associées à des récifs artificiels	51
1	Introduction	51
2	Matériels et méthode	53
2.1	Échantillonnage	53
2.2	Analyses des données	53
3	Résultats	54
3.1	Composition du régime alimentaire	54
3.2	Habitudes alimentaires	56
3.3	Taille de la niche trophique et degré de spécialisation individuelle	57
3.4	Recouvrement des niches trophiques	58
3.5	Composition isotopique	58
3.6	Caractéristiques de la niche isotopique et recouvrement	59
4	Discussion	60
4.1	Composition du régime alimentaire	60
4.2	Niche trophique et spécialisation individuelle	62
4.3	Efficacité alimentaire	63
4.4	Degré de recouvrement des niches trophiques	64
5	Conclusion	65
3	Variations ontogéniques dans le régime alimentaire et les valeurs isotopiques du carbone et de l'azote dans les muscles de poissons autour des récifs artificiels de la Baie de La Possession	67
1	Introduction	67
2	Matériels et méthode	68
2.1	Échantillonnage	68

2.2	Analyses des données	68
3	Résultats	69
3.1	Variations saisonnière et ontogénique du régime alimentaire	69
3.2	Variations saisonnière et ontogénique des ratios isotopiques du carbone et de l'azote	81
4	Discussion	87
4.1	Contenus stomacaux	87
4.2	Ratios isotopiques du carbone et de l'azote	91
5	Conclusion	94
Première partie: les points à retenir		97
II Île de La Réunion		99
4	Évolution spatiale des ratios isotopiques du carbone et de l'azote de la matière organique particulaire et des muscles de poissons autour de l'île de La Réunion	101
1	Matériels et méthodes	104
1.1	Échantillonnage	104
1.2	Analyses des données	104
2	Résultats	105
2.1	Ratios isotopiques du carbone et de l'azote et rapport C:N de la MOP	105
2.2	Ratios isotopiques du carbone et de l'azote des muscles de poissons	108
2.3	Régime alimentaire de <i>Lutjanus kasmira</i>	110
3	Discussion	112
3.1	Ratios isotopiques du carbone et de l'azote de la MOP autour de l'île	112
3.2	Ratios isotopiques du carbone et de l'azote du muscle des poissons	114
3.3	Régime alimentaire des poissons	114
4	Conclusion	116
Deuxième partie: les points à retenir		119
III Océan Indien ouest		121
5	Évolution spatiale des ratios isotopiques du carbone et de l'azote des muscles de poissons dans l'ouest de l'océan Indien	123

1	Introduction	123
2	Matériels et méthodes	125
	2.1 Analyse des données	125
3	Résultats	125
	3.1 Effet de la latitude, de la taille (<i>LT</i>) des individus et de la profondeur	126
	3.2 Différences entre écosystèmes	129
4	Discussion	131
	4.1 Effet de la latitude	131
	4.2 Effet de la longueur standard	133
	4.3 Effet de la profondeur d'échantillonnage	134
	4.4 Effet de l'écosystème	134
5	Conclusion	136
Troisième partie: les points à retenir		137
IV Synthèse générale et perspectives		139
6 Synthèse générale et perspectives		141
1	Contribution à la connaissance des habitudes alimentaires des poissons d'intérêt commercial à La Réunion	141
2	Récifs artificiels: attraction ou production dans la Baie de La Possession?	144
3	Contributions des isotopes stables à la connaissance du fonctionnement des réseaux trophiques côtiers non-récifaux: cas de La baie de La Possession	146
4	Variations dans les ratios isotopiques de la MOP et des poissons à différentes échelles géographiques	149
	4.1 Ratios isotopiques de l'azote	149
	4.2 Ratios isotopiques du carbone	152
	4.3 Utilité des isotopes dans l'étude de l'écologie des poissons	154
5	Perspectives	156
	5.1 Améliorer les connaissances sur l'écologie trophique des poissons côtiers	156
	5.2 Étude des enrichissements entre niveaux trophiques (<i>trophic enrichment factor</i> , TEF)	157
	5.3 Améliorer la connaissance des patrons de ratios isotopiques aux différentes échelles spatiales	157

Bibliographie	159
Appendices	183
A Mablouké et al., African Journal of Marine Science <i>sous presse</i>	185
Abstract	186
1 Introduction	187
2 Methods	188
2.1 Study sites and sample collection	188
2.2 Stomach content processing and analysis	190
2.3 Stable isotope analysis	191
2.4 Statistical analysis	193
3 Results	193
3.1 Prey species composition	193
3.2 Feeding patterns	196
3.3 Dietary niche width and individual level of specialization	197
3.4 Dietary overlap	197
3.5 Stable isotopes composition	197
3.6 Isotopic niche characteristics and overlap	199
4 Discussion	201
4.1 Dietary composition	201
4.2 Feeding efficiency	203
4.3 Trophic niche width and individual specialization	203
4.4 Resources partitioning	205
Abstract	208
B Mablouké et al., <i>en préparation</i>	215
1 Introduction	216
2 Methods	218
2.1 Samples collection and treatment	218
2.2 Data analysis	219
3 Results	220
4 Discussion	223
4.1 Effect of latitude	223
4.2 Effect of fish length	226

4.3	Effect of sampling depth	227
5	Conclusion	227

Liste des figures

0.1	Position des courants de surface dans l’océan Indien durant a) la mousson de sud-ouest et b) la mousson de nord-est (modifié d’après Schott et al. 2009; SEC: South Equatorial Current; SECC: South Equatorial Counter Current; NEMC: North East Madagascar Current; SEMC: South-East Madagascar Current; SICC: South Indian Counter Current; EACC: East African Coastal Current; SC: Somali Current; SJC: South Java Current; SMC et NMC: respectivement Southwest et Northeast Monsoon Currents; EGC: East Gyral Current; LC: Leeuwin Current).	7
0.2	Carte de la zone d’étude et position des stations d’échantillonnages a) dans le sud-ouest de l’océan Indien, b) à l’île de La Réunion et c) dans la Baie de La Possession. Les noms des stations échantillonnées dans le sud-ouest de l’océan Indien (ainsi que leurs positions GPS) sont indiqués dans le Tab. 0.3.	11
0.3	Courantologie principale en Baie de La Possession durant a) la basse mer et b) la haute mer (d’après Troadec 1991).	14
1.1	Graphes représentant les (a) valeurs moyennes mensuelles des températures de surface (SST) et de la concentration en chlorophylle <i>a</i> (Chl <i>a</i>) et (b) précipitations mensuelles.	35
1.2	Ratios isotopiques de l’azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de chaque station.	37
1.3	Valeurs moyennes mensuelles des ratios isotopiques de l’azote ($\delta^{15}\text{N}$) de la MOP sur chacune des stations.	37
1.4	Valeurs moyennes mensuelles des ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de la MOP sur chacune des stations.	39
1.5	Valeurs moyennes mensuelles des rapports C:N de la MOP sur chacune des stations.	41

- 2.1 Ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) des individus et ellipses correspondant aux indices SEA_c calculés pour *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* and *Selar crumenophthalmus* 59
- 3.1 Taille totale de la niche trophique (TNW), composante intra-individuelle de la niche (WIC) et degré de spécialisation individuelle (WIC/TNW) en fonction de la classe de taille chez (a) *Lutjanus kasmira*, (b) *Priacanthus hamrur* et (c) *Selar crumenophthalmus*. Les différences significatives dans les degrés de spécialisation individuelle en fonction de la classe de taille sont indiquées par les lettres [a,b] au-dessus des barres. 73
- 3.2 (a) Pourcentage d'estomacs vides $\%ES$, et moyenne (\pm écart-type) (b) de l'indice de réplétion R_i , (c) du nombre moyen de proies par estomac, (d) de la masse moyenne individuelle des proies en fonction de la classe de taille chez *Selar crumenophthalmus*. Excepté pour le $\%ES$, les valeurs représentent la moyenne \pm écart-type. Les différences significatives sont indiquées par les lettres [a,b] au-dessus des barres. 81
- 3.3 Évolution des ratios isotopiques (a) de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et (b) du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) en fonction de la longueur standard chez *Lutjanus kasmira*. La ligne noire pleine indique le modèle qui correspond le mieux aux variations de $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la longueur standard toutes saisons confondues. La ligne noire en pointillés indique la longueur moyenne de première maturité sexuelle (selon Rangarajan et al. 1971). 82
- 3.4 Évolution des ratios isotopiques (a) de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et (b) du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) en fonction de la longueur standard chez *Priacanthus hamrur*. La ligne noire pleine indique le modèle qui correspond le mieux aux variations de $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la longueur standard toutes saisons confondues. La ligne noire en pointillés indique la longueur moyenne de première maturité sexuelle (selon Sivakami et al. 2001). 84
- 3.5 Évolution des ratios isotopiques (a) de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et (b) du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) en fonction de la longueur standard chez *Selar crumenophthalmus*. La ligne noire pleine indique le modèle qui correspond le mieux aux variations de $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la longueur standard toutes saisons confondues. La ligne noire en pointillés indique la longueur moyenne de première maturité sexuelle (selon Roos et al. 2007). 86

4.1	Analyse en composantes principales (ACP) effectuée sur les isotopes stables de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$), le rapport C:N et les variables environnementales: (a) corrélations entre les variables et les deux premières composantes principales CP1 et CP2, et (b) position des sites d'étude dans le plan des deux premières composantes principales. Les groupes différenciés à l'aide de l'axe CP1 sont encerclés de pointillés, gris pour le groupe de la côte est, noir pour le groupe de la côte ouest.	107
4.2	Ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de <i>Lutjanus kasmira</i> sur les différents sites d'étude.	109
4.3	Évolution du ratio isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) en fonction de la longueur standard (LS) dans les muscles de <i>Lutjanus kasmira</i> sur les différents sites d'étude.	109
5.1	Valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des espèces de poissons en fonction de la latitude et représentées par différents symboles en fonction de la province océanique de Longhurst (1998): \circ MONS (Indian Ocean MONSoon), \square ISSG (Indian Ocean South Subtropical Gyre) et \triangle EAFR (East Africa coastal).	128
5.2	Valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la longueur totale (LT) (<i>Epinephelus merra</i> , <i>Gymnocranius griseus</i> , <i>Saurida undosquamis</i>) et de la profondeur (<i>Upeneus moluccensis</i>).	129
5.3	Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ en fonction de la longueur totale (LT) (<i>Dascyllus trimaculatus</i> , <i>Gymnocranius griseus</i> , <i>Saurida undosquamis</i>) et de la profondeur (<i>Parupeneus macronema</i> , <i>Upeneus moluccensis</i>).	130
5.4	Valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{13}\text{C}$ de l'espèce <i>Lutjanus kasmira</i> en mangrove (\circ) et en récif corallien (+).	130

- 6.1 Ratios isotopiques du carbone et de l'azote des poissons côtiers, ainsi que de différentes proies potentielles pélagiques et benthiques, de la MOP, de la MOS et des algues benthiques échantillonnés à proximité des récifs artificiels, et des grands pélagiques échantillonnés au large; 1: MOP ($n = 18$), 2: algues benthiques ($n = 5$), 3: MOS ($n = 7$), 4: *Acanthurus triostegus* (post-larves, $n = 4$), 5: larves de crabes ($n = 6$), 6: *Odonotodactylus scyllarus* (larves, $n = 7$), 7: Euphausiidae ($n = 14$), 8: octopodes pélagiques ($n = 2$), 9: carnivores benthiques ($n = 12$), 10: détritivores benthiques ($n = 6$), 11: filtreurs benthiques ($n = 6$), 12: *Lutjanus kasmira* ($n = 39$), 13: *Priacanthus hamrur* ($n = 24$), 14: *Selar crumenophthalmus* ($n = 35$), 15: grands pélagiques (cf. Tab. 6.1). Les différentes lignes correspondent aux différentes voies de transfert de matière et d'énergie (ligne pleine noire: pélagique dépendant de la MOP, ligne pleine grise: benthique dépendant des algues fixées, ligne en pointillés noirs: benthique dépendant de la MOS), considérant un TEF de 2,6‰ pour l'azote et 1,3‰ pour le carbone. 147
- 6.2 Variation dans les ratios isotopiques de l'azote de la MOP et des poissons côtiers. La barre rayée représente le degré de variabilité dans la MOP en fonction du temps, les barres blanches représentent le degré de variabilité dans la MOP en fonction de l'espace, les barres pleines (en gris) représentent le degré de variabilité dans les muscles de poissons côtiers (*Lutjanus kasmira*) en fonction de l'espace. 150
- 6.3 Variation dans les ratios isotopiques du carbone de la MOP et des poissons côtiers. La barre rayée représente le degré de variabilité dans la MOP en fonction du temps, les barres blanches représentent le degré de variabilité dans la MOP en fonction de l'espace, les barres pleines (en gris) représentent le degré de variabilité dans les muscles de poissons côtiers (*Lutjanus kasmira*) en fonction de l'espace. 153
- A.1 Location of the artificial reefs in the Bay of La Possession, Reunion Island. 189
- A.2 Plots representing stable isotopes ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) as a function of standard length (SL) for *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* and *Selar crumenophthalmus*. 198
- A.3 Bi-plot representing individual stable isotopes ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) and illustrating the standard ellipse area (SEA_c) (coloured ellipses) calculated for *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* and *Selar crumenophthalmus*. 200

B.1	Map of the Western Indian Ocean showing study stations at which fish were sampled. Each province is represented by a different symbol: ○ MONS (Indian Ocean Monsoon gyre), □ ISSG (Indian Ocean South Subtropical Gyre) and △ EAFR (East Africa Coastal province).	219
B.2	Fish species $\delta^{15}\text{N}$ as a function of latitude. Each province is represented by a different symbol: ○ MONS (Indian Ocean Monsoon gyre), □ ISSG (Indian Ocean South Subtropical Gyre) and △ EAFR (East Africa Coastal province).	221
B.3	Fish species $\delta^{15}\text{N}$ as a function of TL (<i>Epinephelus merra</i> , <i>Gymnocranius griseus</i> , <i>Saurida undosquamis</i>) and depth (<i>Upeneus moluccesnsis</i>).	223
B.4	Fish species $\delta^{13}\text{C}$ as a function of TL (<i>Dascyllus trimaculatus</i> , <i>Gymnocranius griseus</i> , <i>Saurida undosquamis</i>) and depth (<i>Parupeneus macronema</i> , <i>Upeneus moluccesnsis</i>).	224

Liste des tableaux

0.1	Liste des stations et dates d'échantillonnage de la matière organique particulaire (MOP) au sein de la Baie de La Possession (Partie I – Chapitre 1) et autour de l'île de La Réunion (Partie II – Chapitre 4).	17
0.2	Nombre d'individus pêchés par espèce de poisson par date et par station au sein de la La Possession (Partie I – Chapitres 2 et 3) et autour de l'île de La Réunion (Partie II – Chapitre 4).	19
0.3	Nombre d'individus pêchés par espèce de poissons par province (Longhurst 1998), par station et par date, et position GPS des stations échantillonnées dans l'ouest de l'océan Indien (Partie III – Chapitre 5).	20
1.1	Ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et rapports C:N de la MOP (moyenne \pm écart-type) par station durant chaque mois d'échantillonnage, et valeurs moyennes globales par station.	34
1.2	Résultats des tests de corrélation de Pearson entre les ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et les rapports C:N de la MOP au sein de chaque station (intra-station).	36
1.3	Résultats des tests de corrélation de Pearson entre les ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et les rapports C:N de la MOP entre les chaque station (inter-station).	38
1.4	Résultats des tests de corrélation de Pearson entre les ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et les rapports C:N de la MOP d'une part, et les températures de surface (SST), concentration en chlorophylle <i>a</i> (Chl <i>a</i>) et précipitations d'autre part, au sein de chaque station.	40

2.1	Pourcentage représenté par chaque type de proie en nombre (% <i>MN</i>), masse (% <i>MW</i>) et en occurrence (% <i>OC</i>) dans le régime alimentaire de <i>Lutjanus kasmira</i> , <i>Priacanthus hamrur</i> et <i>Selar crumenophthalmus</i> . Les valeurs indiquées pour les % <i>MN</i> et % <i>MW</i> sont les moyennes \pm écarts-types.	55
2.2	Caractéristiques des contenus stomacaux de <i>Lutjanus kasmira</i> , <i>Priacanthus hamrur</i> et <i>Selar crumenophthalmus</i> (n = taille de l'échantillon). Les valeurs indiquées sont les moyennes \pm écarts-types (médianes). Les différences significatives sont indiquées par des lettres [a, b, c]. Les tests statistiques utilisés sont le test de Kruskal-Wallis (H) et le test de Chi ² (χ^2).	57
2.3	Taille de la niche trophique totale (<i>TNW</i>), composante intra-individuelle de la taille de la niche trophique totale (<i>WIC</i>) et degré de spécialisation individuelle estimé à l'aide du ratio de <i>WIC</i> sur <i>TNW</i> (<i>WIC/TNW</i>) chez <i>Lutjanus kasmira</i> , <i>Priacanthus hamrur</i> et <i>Selar crumenophthalmus</i>	57
2.4	Ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et caractéristiques de la niche isotopique de <i>Lutjanus kasmira</i> , <i>Priacanthus hamrur</i> et <i>Selar crumenophthalmus</i> (n = taille de l'échantillon). Les valeurs indiquées sont les moyennes \pm écarts-types (médianes). Les différences significatives sont indiquées par des lettres [a, b, c]. Les tests statistiques utilisés sont le test de Kruskal-Wallis (H) et le test de Bartlett (K).	58
3.1	Pourcentage représenté par chaque type de proies en nombre (% <i>MN</i>), masse (% <i>MW</i>) (moyenne \pm écart-type) et en occurrence (% <i>OC</i>) dans le régime alimentaire de <i>L. kasmira</i> en fonction de la classe de taille (NI = non identifié).	71
3.2	Pourcentage représenté par chaque type de proies en nombre (% <i>MN</i>), masse (% <i>MW</i>) (moyenne \pm écart-type) et en occurrence (% <i>OC</i>) dans le régime alimentaire de <i>P. hamrur</i> en fonction de la classe de taille (NI = non identifié).	74
3.3	Pourcentage représenté par chaque type de proies en nombre (% <i>MN</i>), masse (% <i>MW</i>) (moyenne \pm écart-type) et en occurrence (% <i>OC</i>) dans le régime alimentaire de <i>S. crumenophthalmus</i> en fonction de la saison (NI = non identifié).	76
3.4	Pourcentage représenté par chaque type de proies en nombre (% <i>MN</i>), masse (% <i>MW</i>) (moyenne \pm écart-type) et en occurrence (% <i>OC</i>) dans le régime alimentaire de <i>S. crumenophthalmus</i> en fonction de la classe de taille (NI = non identifié).	78
3.5	Ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de <i>L. kasmira</i> , <i>P. hamrur</i> et <i>S. crumenophthalmus</i> (moyenne \pm écart-type) en fonction de la saison (N.S. = non significatif).	85

4.1	Ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et rapport C:N de la MOP (moyenne \pm écart-type), concentration en chlorophylle <i>a</i> (Chl <i>a</i>), température de surface (SST) et précipitations enregistrés pour chaque site.	106
4.2	Indice d'importance relative en pourcentage (% <i>IRI</i>) de chaque type de proies dans le régime alimentaire de <i>Lutjanus kasmira</i> à La Possession, Sainte-Rose et Sainte-Marie (NI = non identifié).	111
4.3	Indice de Morisita-Horn (C_{mh}) appliqué aux contenus stomacaux de <i>Lutjanus kasmira</i> entre les différents sites d'étude. Le degré de recouvrement entre niches trophiques est significatif lorsque $C_{mh} > 0,6$. Les valeurs de C_{mh} sont indiquées en gras.	111
5.1	Valeurs minimales, maximales et moyennes (\pm écart-type) des latitude, longueur totale (<i>LT</i>), $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ pour chaque espèce de poisson.	126
5.2	Résultats des régressions linéaires multiples pour chaque espèce.	127
6.1	Ratios isotopiques du carbone et de l'azote des grands pélagiques échantillonnés au large dans l'ouest de l'île de La Réunion (S. Jaquemet, <i>données non publiées</i>).	148
A.1	Percent number (% <i>MN</i>) and weight (% <i>MW</i>) and percentage of occurrence (% <i>OC</i>) of each prey type in <i>Lutjanus kasmira</i> , <i>Priacanthus hamrur</i> and <i>Selar crumenophthalmus</i> diets. Values are mean \pm SD.	194
A.2	Characteristics of the stomach contents of <i>Lutjanus kasmira</i> , <i>Priacanthus hamrur</i> and <i>Selar crumenophthalmus</i> . Sample size (<i>n</i>) is indicated. Values are mean \pm SD, and median is indicated in brackets. Differing superscript Latin letters (<i>a</i> , <i>b</i> , <i>c</i>) indicate significant differences between values. Results of the Kruskal-Wallis tests estimating between-species differences in standard length (<i>SL</i>), repletion index (R_i), prey number and prey mass. Results of the Chi-squared test are given for the comparison between species percentage of empty stomachs (% <i>ES</i>).	196
A.3	Population trophic niche width (<i>TNW</i>), within individual component of the population niche width <i>WIC</i> and individual specialization calculated as the ratio of <i>WIC</i> to <i>TNW</i> (WIC/TNW) for <i>Lutjanus kasmira</i> , <i>Priacanthus hamrur</i> and <i>Selar crumenophthalmus</i>	197

A.4	Stable isotopes compositions and population isotopic niche metrics of <i>Lutjanus kasmira</i> , <i>Priacanthus hamrur</i> and <i>Selar crumenophthalmus</i> . Values are mean \pm SD, and median is indicated in brackets. Sample size (n) is indicated. Differing superscript Latin letters (a , b) indicate significant differences between values. Results of the Kruskal-Wallis tests estimating between-species differences in standard length (SL), stable isotopes ratios of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$), distance to centroid (CD) and mean nearest neighbour distance ($MNND$) are given. Results of the Bartlett's test are given for the comparison between species standard deviations to $MNND$ ($SDNND$).	199
B.1	Range and mean (\pm SD) latitude, total length (TL), $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ for each fish species.	220
B.2	Statistical outputs of multilinear regressions for every study species.	222

Introduction générale

La majorité des espèces de poissons côtiers possèdent un cycle de vie bipartite, comportant une phase larvaire planctonique suivie d'une phase de recrutement en milieu côtier où ils acquièrent les caractéristiques morphologiques des juvéniles, avant de devenir des adultes. Des oeufs fécondés (dans la colonne d'eau ou sur substrat benthique) naissent des larves qui sont ensuite emportées dans l'océan par les courants. Celles-ci évoluent en plein océan durant une période de temps variable, qui peut aller de 9 jours à 100 jours selon l'espèce (Helfman et al. 1997). À la fin de cette phase de dispersion, celles-ci retournent coloniser les habitats côtiers (Helfman et al. 1997). C'est durant cette phase d'installation que survient une très forte mortalité (Dufour 1992, Letourneur et al. 1998), essentiellement due à la prédation (Hixon 1991). La période post-installation constitue la période de croissance du stade juvénile jusqu'au stade de maturité sexuelle (adultes). Chez les poissons récifaux, il n'est pas rare que les juvéniles occupent des habitats différents des adultes (ex: Nagelkerken et al. 2000, Cocheret de la Morinière et al. 2003).

À chacune de ces étapes (stade larvaire pélagique, recrutement en milieu côtier, transition entre habitats côtiers), les poissons sont susceptibles d'exploiter des ressources alimentaires différentes, ce qui implique une modification des relations proies-prédateurs et des relations de compétition à chaque stade ontogénique (Werner & Gilliam 1984). Aux premiers stades de vie la prédation exerce une pression très forte sur les cohortes de poissons en cours d'installation (Hixon 1991, Doherty et al. 2004). La prédation constitue donc un facteur essentiel de régulation des populations de poissons (Vigliola 1998). Bien que généralement considéré comme moins important (Sih et al. 1995), la compétition intra- et interspécifique pour les ressources alimentaires est un autre facteur essentiel de régulation des populations de poissons (Webster 2004, Ward et al. 2006). Cette compétition peut cependant influencer la valeur sélective des individus en jouant sur leur condition corporelle (Ward et al. 2006).

Avec l'analyse des contenus stomacaux, les isotopes stables font partie des approches les plus couramment utilisées dans l'étude de l'écologie trophique des prédateurs marins. Les isotopes les plus

couramment utilisés sont ceux du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$). Cette technique repose sur l'existence d'un enrichissement prévisible en isotopes lourds entre les tissus du consommateur par rapport à ceux des proies, lié à l'excrétion préférentielle des isotopes légers (Minagawa & Wada 1984, Michener & Kaufman 2007). Cet enrichissement entre deux niveaux trophiques (en anglais *trophic enrichment factor*, TEF) est faible pour le carbone ($\sim 0,6$ à $1,5\text{‰}$; Vander Zanden & Rasmussen 2001, Elsdon et al. 2010). En milieu marin, les isotopes du carbone des producteurs primaires varient entre habitats côtier et océanique, entre compartiment benthique et pélagique (Hobson et al. 1994, France 1995, Cherel & Hobson 2007), ou encore entre milieu récifal, mangrove et herbiers à phanérogames (Hobson et al. 1997, Clementz & Koch 2001, Cocheret de la Morinière et al. 2003). L'azote présente un TEF allant de 2,6 à 3,5‰ en moyenne chez les poissons (Vander Zanden & Rasmussen 2001, Elsdon et al. 2010), ce qui en fait un bon indicateur de niveau trophique, à condition que les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ à la base du réseau trophique soient connues. Ainsi, les isotopes stables permettent d'obtenir des informations sur le niveau trophique, le type et la diversité des proies consommées ainsi que l'habitat dont dépendent les organismes étudiés à condition que les sources montrent des différences notables dans leurs ratios isotopiques. L'utilité des isotopes stables est illustrée dans l'étude de Cocheret de la Morinière et al. (2003) sur les variations ontogéniques de régime alimentaire et d'utilisation de l'habitat par des poissons récifaux carnivores. Les auteurs montrent une différence significative dans les ratios isotopiques des proies collectées dans les herbiers à phanérogames, enrichies en ^{13}C comparées aux proies des récifs coralliens. Les ratios isotopiques du carbone des poissons carnivores (Haemulidae et Lutjanidae) collectés dans ces deux habitats diffèrent eux-aussi, et ont permis de mettre en évidence que les adultes dépendent du réseau trophique corallien tandis que les juvéniles se nourrissent dans les herbiers à phanérogames, et ce pour chaque espèce de poisson (Cocheret de la Morinière et al. 2003). Les ratios isotopiques de l'azote étant similaire dans les deux habitats, ils ont permis de confirmer un changement de niveau trophique avec la taille des poissons (Cocheret de la Morinière et al. 2003).

À l'échelle des bassins océaniques, un gradient décroissant du $\delta^{13}\text{C}$ à la base du réseau trophique est généralement observé entre les latitudes élevées et les basses latitudes (François et al. 1993, Lourey et al. 2004). Par ailleurs, le $\delta^{15}\text{N}$ des producteurs primaires peut aussi varier géographiquement en fonction du type de nutriments utilisés par les producteurs primaires et de la concentration du milieu en nutriments azotés (Owens 1987, Sigman & Casciotti 2001, Revill et al. 2009). Dans la mesure où les animaux qui migrent à travers différents réseaux trophiques retiennent les ratios isotopiques des habitats dans lesquels ils se sont nourris, les isotopes stables constituent un outil puissant pour aider à retracer les mouvements des organismes migrateurs (Hobson 1999). Plusieurs conditions sont cependant nécessaires pour appliquer cette technique à l'étude des mouvements des organismes. La

connaissance des variations spatiales des valeurs isotopiques à la base des réseaux trophiques (appelés « isoscapes ») est un prérequis indispensable à la compréhension de l'utilisation des habitats par les prédateurs, et ce à des échelles spatiale et temporelle pertinentes au vu des caractéristiques écologiques du prédateur étudié (Jaeger 2009, Graham et al. 2010). Le prédateur considéré doit aussi s'alimenter pendant suffisamment de temps pour que ses tissus soient « imprégnés » de la signature du milieu. Selon Hobson (1999), l'un des principaux challenge est aujourd'hui d'identifier de façon précise les tendances spatiales et temporelles dans les compositions isotopiques des organismes et de comprendre les processus contribuant à ces variations.

L'objectif de la présente thèse est d'apporter des informations sur les habitudes alimentaires de poissons côtiers tropicaux d'intérêt commercial, sur lesquels nous possédons aujourd'hui peu d'information, et d'identifier les patrons de variation des ratios isotopiques du carbone et de l'azote à l'échelle géographique. Après un chapitre « Matériel et Méthodes » dans lequel sont décrits les différentes zones d'étude ainsi que l'échantillonnage et le traitement des échantillons, le corps du document (résultats et discussion de ces résultats) s'articule en cinq chapitres organisés en quatre parties.

La première partie concerne l'étude de divers compartiments du réseau trophique de la Baie de La Possession. Celle-ci comprend trois chapitres:

- Le Chapitre 1 a pour objectif de déceler les variations spatiales et temporelles à microéchelle (c'est-à-dire sur une surface <10 km) dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ de la matière organique particulaire (MOP) à la base des réseaux trophiques pélagiques.

- Le Chapitre 2 porte sur le régime alimentaire des poissons d'intérêt commercial dans la Baie de La Possession. Trois espèces (*Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* et *Selar crumenophthalmus*) y ont été échantillonnées autour de récifs artificiels immergés entre 15 et 25 m de profondeur. Les objectifs de ce chapitre sont d'identifier les proies principales dont dépendent ces espèces de poissons, et de comprendre s'il existe une ségrégation des niches trophiques de ces poissons où si ceux-ci entrent en compétition pour les ressources alimentaires, généralement pauvres (en termes de biomasse) en milieu tropical. Les contenus stomacaux sont associés à l'utilisation des isotopes stables pour répondre à ces objectifs. Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans le journal « African Journal of Marine Science » (*sous presse*), et se trouve en Annexe A de ce document.

- Le Chapitre 3 s'attache à détailler les variations ontogéniques dans les habitudes alimentaires de ces mêmes espèces de poissons côtiers à l'aide des contenus stomacaux et des isotopes stables.

La seconde partie comprend le Chapitre 4 dans lequel sont étudiés les variations dans les ratios isotopiques de la MOP et des poissons autour de l'île de La Réunion (soit à mésoéchelle: de l'ordre des 10^{aines} de km). Les objectifs sont de tester l'existence de tendances géographiques dans les ratios

isotopiques de la MOP, de vérifier si ces tendances sont observées dans les muscles de *L. kasmira* ainsi que de comparer le régime alimentaire de l'espèce sur différents environnements autour de l'île.

La troisième partie se déroule dans le sud-ouest de l'océan Indien (canal du Mozambique et plateau des Mascareignes) et comprend le Chapitre 5 dans lequel les poissons sont utilisés comme indicateurs des variations géographiques des ratios isotopiques à la base des réseaux trophiques à macroéchelle (de l'ordre des 100^{aines} de km). Ceux-ci ont été échantillonnés en différentes stations du sud-ouest de l'océan Indien afin de déterminer s'il existe des patrons de distribution des ratios isotopiques, notamment en lien avec la latitude. Une partie de ce chapitre fait l'objet d'une publication en préparation, et se trouve en Annexe B de ce document.

Enfin, la quatrième et dernière partie constitue une synthèse des résultats exposés dans les chapitres précédents. En particulier, nous discuterons des apports des résultats obtenus sur les habitudes alimentaires des poissons côtiers à la compréhension du rôle des récifs artificiels installés en Baie de La Possession, et les positions isotopiques des espèces de poissons seront replacées dans le réseau trophique de la baie. Enfin, nous discuterons des variations des ratios isotopiques du carbone et de l'azote à différentes échelles spatiales (microéchelle, mésoéchelle et macroéchelle) afin de définir quelles sont les modalités d'utilisation de l'outil isotopique pour répondre aux questions concernant le cycle de vie des poissons. L'objectif sera donc de résumer quel isotope (carbone ou azote) sera le plus à même de fournir des informations quand au régime alimentaire des espèces de poissons, aux variations ontogéniques dans ce régime alimentaire, et à l'identification des habitats et zones de migrations des poissons.

Matériels et méthodes: Sites d'étude, échantillonnage et méthodes d'analyse

1 Sites d'étude

1.1 L'océan Indien occidental tropical

Avec une superficie de 49 millions de km² si on prend pour limite la convergence subtropicale qui ondule aux alentours des 40°S (Longhurst 1998), l'océan Indien est le plus petit des trois grands océans mondiaux. Sa configuration particulière le fait apparaître comme un « demi-océan », bordé au nord par le continent asiatique. De nombreux archipels et îles d'origines et d'âges différents sont présents dans sa partie occidentale tropicale. Ils sont d'origine volcanique pour la plupart et ne possèdent généralement pas de plateau insulaire très développé (Soluri & Woodson 1990). Ces nombreuses terres et les espaces maritimes associés font partie intégrante du point chaud de la biodiversité marine et terrestre mondiale centré sur l'île de Madagascar (Myers et al. 2000). Ces îles influencent aussi la courantologie de la région (Schott & Mc Creary 2001).

L'océan Indien est sous l'influence de la mousson indienne qui se caractérise par une inversion saisonnière de la direction des vents dominants, due à l'inversion thermique entre hémisphère nord et sud entre l'été et l'hiver. Durant l'hiver boréal, les vents de mousson se dirigent du continent asiatique vers l'océan Indien, ce qui provoque des vents dominants de nord-est au niveau de la Mer d'Arabie et du Golfe du Bengale: il s'agit de la mousson de nord-est. Durant l'été boréal, les vent de sud-ouest soufflent au dessus des deux bassins, et les vents d'alizés issus de l'hémisphère sud, bien que persistants toute l'année, connaissent leur intensité maximum et se prolongent vers la Mer d'Arabie pour former un jet atmosphérique étroit appelé le *Findlater jet*: c'est la mousson de sud-ouest (Schott & McCreary 2001). Le phénomène concerne surtout la partie boréale de l'océan Indien mais se fait sentir jusqu'aux

latitudes australes de 10 à 20°S selon les zones et les années (Le Blanc 2002).

Une autre particularité de l’océan Indien est le forçage des vents unique au niveau de l’équateur, qui implique la présence de vents d’ouest semi annuels, d’avril à juin et d’octobre à novembre. Ceux-ci génèrent un stress éolien moyen annuel dirigé vers l’est qui est à l’origine de la température des eaux équatoriales globalement chaude, contrairement aux autres océans tropicaux (Schott & McCreary 2001).

Circulation océanique

Notre étude étant focalisée sur l’ouest de l’océan Indien, les descriptions des courants dans les paragraphes suivants concernent surtout cette zone. Les principaux courants de surface de l’océan Indien sont représentés sur la Fig. 0.1.

La partie sud de la zone d’étude est dominée par le courant sud équatorial (en anglais *South Equatorial Current*, SEC) circulant d’est en ouest entre $\sim 12^\circ\text{S}$ et $\sim 25^\circ\text{S}$. Ce courant se scinde en deux à l’est de Madagascar, vers 17°S , pour former au sud le courant sud-est de Madagascar (*South East Madagascar Current*, SEMC), et au nord le courant nord-est de Madagascar (*North East Madagascar Current*, NEMC) (Schott & McCreary 2001). Le SEMC montre une certaine variabilité dans la trajectoire prise au sud de Madagascar. Une partie du flux semble prendre une direction ouest/sud-ouest sous forme de tourbillons méso-échelles après avoir contourné le Cap Sainte-Marie au sud de Madagascar (Lutjeharms 1988, Quartly & Srokosz 2004). Une autre partie du SEMC subit une rétroflexion et repart vers l’est sous forme de chaînes de tourbillons méso-échelles, identifiées comme un courant distinct pour la première fois par Palastanga et al. (2006). Il s’agit du contre courant de l’océan Indien sud (*South Indian Counter Current*, SICC), évoluant entre les latitudes 22 et 26°S , et entre la côte est de Madagascar et la longitude 100°E (Siedler et al. 2006). Le NEMC enroule l’extrémité nord de Madagascar avant d’atteindre les côtes est-africaines, où il se scinde à nouveau en deux: une partie du courant redescend vers le sud pour alimenter les eaux du canal du Mozambique tandis qu’une autre partie va alimenter le courant côtier est-africain (*East African Coastal Current*, EACC) qui remonte vers le nord tout au long de l’année, entre $\sim 11^\circ$ et 3°S (Longhurst 1995, Le Blanc 2002, Schott et al. 2009).

Durant la mousson de sud-ouest, le EACC alimente le courant de Somalie (*Somali Current*, SC) qui a une direction nord. Au nord de l’équateur, une partie du SC quitte la côte et se dirige vers le large à environ 4°N en formant le gyre Sud (*Southern Gyre*, SG), ce qui provoque des remontées d’eaux froides le long de la côte. Un autre gyre se forme un peu plus au nord, le *Great Wirl* (GW) (Schott & McCreary 2001, Schott et al. 2009). Durant la mousson de nord-est, le SC s’inverse et se

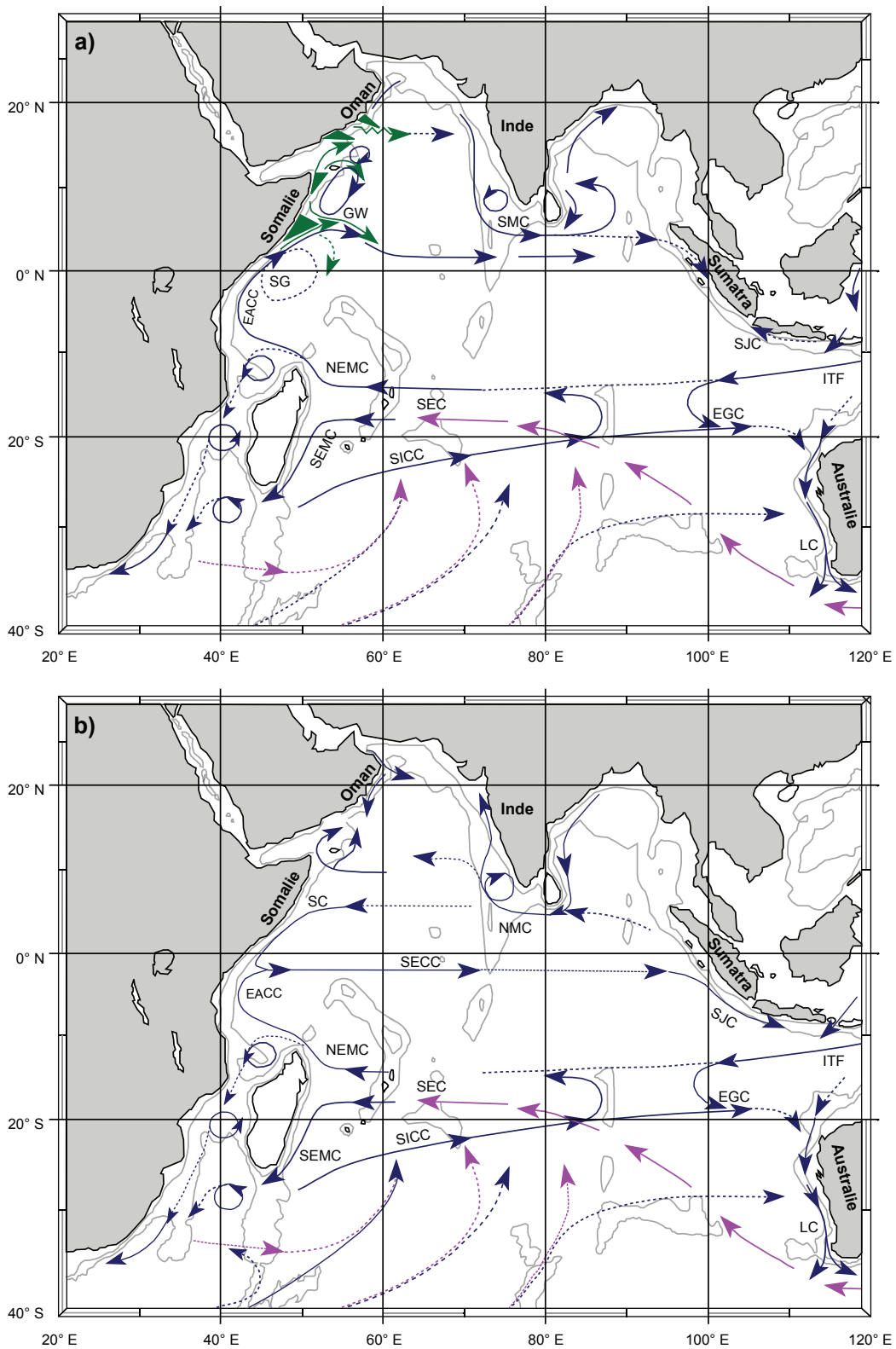


Fig. 0.1 – Position des courants de surface dans l'océan Indien durant a) la mousson de sud-ouest et b) la mousson de nord-est (modifié d'après Schott et al. 2009; SEC: South Equatorial Current; SECC: South Equatorial Counter Current; NEMC: North East Madagascar Current; SEMC: South-East Madagascar Current; SICC: South Indian Counter Current; EACC: East African Coastal Current; SC: Somali Current; SJC: South Java Current; SMC et NMC: respectivement Southwest et Northeast Monsoon Currents; EGC: East Gyral Current; LC: Leeuwin Current).

dirige vers le sud. Il rencontre alors l'EACC dans une zone de confluence entre 2 et 4°S pour former le contre-courant équatorial circulant vers l'est (*South Equatorial Counter Current*, SECC) (Schott et al. 2009).

Dans le canal du Mozambique, les eaux de surface ne sont pas transportées par un courant laminaire mais plutôt par des tourbillons méso-échelle dont les déplacements se font du nord vers le sud (Schott et al. 2009), et probablement générées par le passage d'un courant au travers du Ridge Davie, situé vers 15 - 16°S dans le canal du Mozambique (Ridderinkhof & de Ruijter 2003).

Les eaux de surface du Pacifique communiquent avec l'océan Indien à travers le courant indonésien (*Indonesian Throughflow*, ITF), qui est plus important durant l'été boréal que durant l'hiver (Schott & McCreary 2001). Bien que le trajet du courant Indonésien soit l'objet de débat, il semblerait que la majorité de son flux soit dirigé vers Madagascar à travers le SEC (Schott & McCreary 2001). On ne sait par contre pas s'il s'engouffre ensuite dans le canal du Mozambique pour émerger dans le courant des Aiguilles ou s'il revient au sud de Madagascar pour continuer vers l'Australie et ainsi rejoindre le Pacifique (Schott & McCreary 2001).

Upwellings

La région occidentale de l'océan Indien tropical est la plus productive du bassin et ceci en raison de la présence de nombreuses cellules d'upwelling temporaires ou permanentes (Longhurst 1998). Les principales zones d'upwelling se situent dans l'hémisphère nord au large de la Somalie, d'Oman, sur les côtes occidentale et orientale de l'Inde et du Sri Lanka. Il en existe aussi dans le canal du Mozambique, à l'est de Madagascar et le long de l'arc des Mascareignes (Longhurst 1998, Schott et al. 2002, Raj et al. 2010).

Durant la mousson de sud-ouest se développe au large de la Somalie l'une des cellules d'upwelling les plus productives au monde, causée par le développement du gyre Sud et de la *Great Whirl* (Schott et al. 2002). Durant la même période, un upwelling se met en place le long de la côte est d'Oman et le flux est dirigé vers le large en mer d'Arabie sous forme de filaments. Ces remontées d'eaux proviennent de profondeurs allant de 200 à 300 mètres, et leurs température et densité indiquent qu'ils trouvent leur origine dans les eaux de l'hémisphère sud, à des latitudes correspondant à $\sim 40^\circ\text{S}$ (Schott & McCreary 2001).

Des upwellings occasionnels de faible amplitude sont aussi observés sur les côtes est et ouest de l'Inde et du Sri Lanka durant la mousson de sud-ouest (Schott et al. 2002, Miyama et al. 2003).

Dans l'hémisphère sud, la limite nord des alizés de sud-est se trouve à une latitude de ~ 5 à 10°S . À ce niveau et sous l'effet du pompage d'Ekman, un upwelling est provoqué en haute mer. Celui-ci

est présent tout au long de l'année, bien que plus intense durant la mousson de nord-est (Schott & McCreary 2001, Schott et al. 2002). De plus, des remontées d'eaux froides sont aussi provoquées dans le nord-ouest du plateau des Mascareignes par le passage du SEC au travers du plateau, en particulier au nord et au sud du banc de Saya de Malha (Sarma et al. 1990, Galienne et al. 2012).

Un bloom phytoplanctonique est généré au sud de Madagascar en été austral (généralement initié en janvier pour atteindre son maximum en mars) et se développe aussi bien dans le bassin de Madagascar que dans celui du Mozambique et dans le canal du Mozambique (Lutjeharms & Machu 2000, Raj et al. 2010). De par sa superficie, ce bloom est l'un des plus importants de l'océan mondial, bien que sa surface et son intensité varient d'une année à l'autre (Raj et al. 2010). Il est initié par des remontées d'eau froides au sud de Madagascar, généré par l'effet combiné du SEMC dirigé vers l'ouest et de l'action des vents zonaux (Raj et al. 2010). L'apport de nutriments associé à cet upwelling et les températures saisonnières élevées induisent la croissance de cyanobactéries (*Trichodesmium sp.*) qui initient le bloom phytoplanctonique (Raj et al. 2010). Celui-ci est ensuite transporté dans le canal du Mozambique et au travers du bassin du Mozambique par le courant SEMC, mais aussi dans le bassin des Mascareignes par une chaîne de tourbillons mesoéchelle qui se propagent à l'est de Madagascar (Raj et al. 2010).

Enfin, des upwellings importants sont détectés le long de la bordure ouest du canal du Mozambique, notamment au niveau de la Baie du Natal (29 - 30°S), de la Baie de Delagoa (25 - 26°S), ainsi qu'au niveau de Banco de Sofala, un banc situé sur le plateau continental du Mozambique (20 - 23°S) (Quartly & Srokosz 2004).

Les provinces biogéographiques de Longhurst

À partir de données issues de capteurs satellites de couleur de l'océan (qui ont permis de décrire notamment la distribution globale et l'évolution saisonnière de la biomasse et de la production primaire) couplé à des données d'océanographie physique (ex: courantologie générale, distribution verticale des nitrates dans la colonne d'eau...), Longhurst (1998) a classé les océans mondiaux en provinces biogéographiques homogènes. L'ouest de l'océan Indien est ainsi divisé en trois provinces biogéographiques (Fig. 0.2a). La province MONS (*Indian MONSoon gyre*) s'étend du sud de la Mer d'Arabie jusqu'au front hydro-chimique à $\sim 10^\circ\text{S}$ (Longhurst 1998). Cette province est sous l'influence des upwellings au large de la Somalie et d'Oman et comprend aussi les zones d'upwelling au nord-est du plateau des Mascareignes. La province ISSG (*Indian South Subtropical Gyre*) va du front hydro-chimique à $10 - 15^\circ\text{S}$ jusqu'à la zone de convergence subtropicale à $\sim 30^\circ\text{S}$ et à l'est s'étend jusqu'à la limite ouest du courant de Leuwin (Longhurst 1998). La province EAFR (*East AFRica coastal*)

comprend la zone côtière de l'océan Indien du nord du Kenya au Cap de Bonne Espérance, incluant le canal du Mozambique ainsi que la côte est de Madagascar Madagascar (Longhurst 1998).

1.2 L'île de La Réunion

L'île de La Réunion, située dans l'océan Indien à environ 800 km à l'est de Madagascar (Fig. 0.2a et b), constitue l'extrémité sud d'un ensemble de terres émergées et de hauts fonds disposés en arc de cercle au sud des Seychelles: le plateau des Mascareignes (Biais & Taquet 1992). Avec les îles Maurice et Rodrigues, l'île de La Réunion constitue un ensemble d'origine volcanique sorti des fractures de la partie sud du plateau (Biais & Taquet 1992). Elle s'étend sur une superficie d'environ 2512 km². Du fait de sa jeunesse (au moins 3,8 M d'années, Smietana 2011), ses côtes sont très découpées, le plateau insulaire est étroit (< 5 km) (Tessier 2005a) et les fonds atteignent une profondeur supérieure à 3000 mètres en quelques milles marins (Biais & Taquet 1992). De ce fait, l'étendue des fonds de pêche est limitée à une étroite bande côtière ceinturant l'île (Biais & Taquet 1992).

Le littoral de l'île

D'une longueur d'environ 215 km, le littoral de l'île peut être subdivisé en trois grands types de structures géomorphologiques. Les côtes rocheuses basaltiques, constituées de falaises abruptes et de blocs volcaniques, dominent les littoraux sud et sud-est de l'île sur approximativement 100 km de long. Les côtes sableuses constituées d'un mélange de sable et de petits blocs basaltiques courent sur environ 90 km de côte, principalement dans le nord/nord-ouest de l'île. Enfin, les formations coralliennes forment une ceinture récifale discontinue de 25 km de long sur les côtes ouest et sud-ouest de l'île. Ce sont essentiellement des plates formes récifales et des récifs frangeants étroits (largeur maximum: 520 m), d'une superficie totale de 12 km² (Bourmaud et al. 2005). De par leur biodiversité, ces récifs coralliens possèdent une forte valeur écologique mais aussi patrimoniale. Leur taille réduite les rend extrêmement fragiles et vulnérables aux perturbations naturelles et d'origine anthropique.

Climat général

Le climat de La Réunion est composé de deux saisons bien marquées, entrecoupées de deux courtes périodes de transition. La saison fraîche (ou hiver austral) s'étend de mai à octobre, et la saison chaude (ou été austral) va de novembre à avril. Durant la saison fraîche, les alizés de sud/sud-est sont forts et soutenus et concernent essentiellement les zones est, sud et nord de l'île. Durant la saison chaude, l'origine des alizés évolue vers l'est et leur intensité est plus faible. Le déplacement de la zone de convergence intertropicale (ZITC) dans l'hémisphère sud est à l'origine de perturbations pouvant

évoluer en cyclones tropicaux et menacer l'île de La Réunion durant l'été austral.

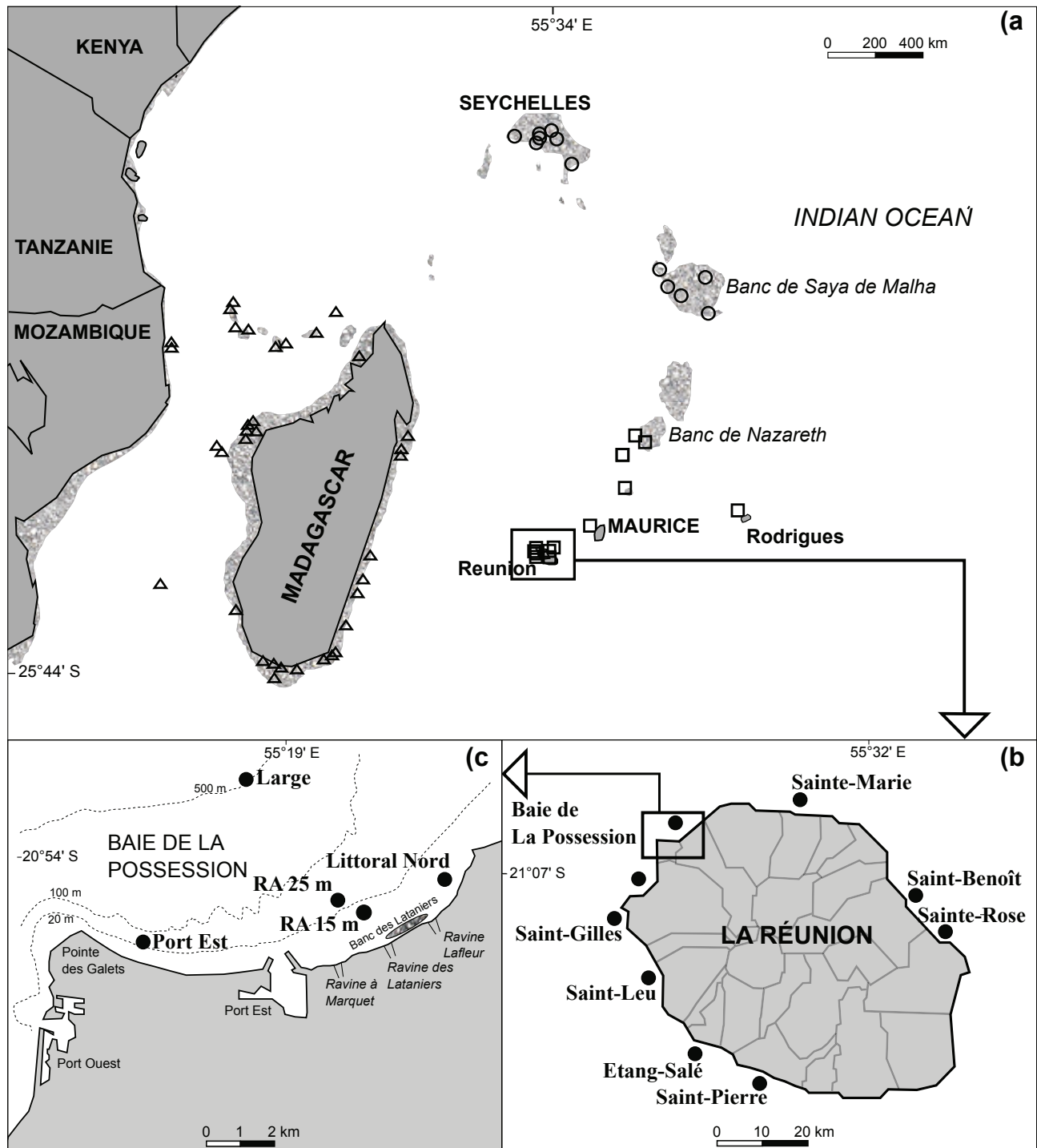


Fig. 0.2 – Carte de la zone d'étude et position des stations d'échantillonnages a) dans le sud-ouest de l'océan Indien, b) à l'île de La Réunion et c) dans la Baie de La Possession. Les noms des stations échantillonnées dans le sud-ouest de l'océan Indien (ainsi que leurs positions GPS) sont indiqués dans le Tab. 0.3.

La pluviométrie de l'île est principalement contrôlée par les alizés et présente des disparités importantes dues au relief escarpé de l'île. Si la côte ouest de l'île (côte sous le vent) reçoit annuellement moins de 0,5 m de pluie, sur la côte est (côte au vent) les précipitations annuelles moyennes atteignent 5 m (Piton & Taquet 1992, Bourmaud et al. 2005).

Houle

L'île est sous l'influence de trois types de houles (Gabrié & Montaggioni 1985, Biais & Taquet 1992). Les plus fréquentes sont les houles d'alizés (amplitude d'environ 1,5 m) qui concernent essentiellement les zones est, sud et nord. Ces houles persistent toute l'année mais sont toutefois réduites à un train d'onde peu perceptible au large durant la saison chaude (Trodec 1991). Les houles australes sont dues au passage de dépressions polaires dans le sud de l'île (latitude 40 et 50°S) ou aux dépressions qui se forment aux environs des côtes est de l'Afrique du Sud entre 25 et 35°S (Trodec 1991). D'amplitude moyenne de 3 à 4 m, elles touchent régulièrement La Réunion bien que leur fréquence soit plus élevée durant la saison fraîche (Trodec 1991). Elles concernent principalement les côtes sud et ouest de l'île. Enfin, les dépressions tropicales et les cyclones sont généralement à l'origine de houles cycloniques de forte amplitude et dont la direction dépend de la trajectoire du cyclone. À titre d'exemple, les mesures houlographiques relevées en Baie de La Possession lors du cyclone Gamède (le 27 février 2007) indiquaient des hauteurs de houles atteignant les 11 m (Pinault & Nicet 2008).

Courantologie

La circulation générale des eaux océaniques aux alentours de La Réunion résulte de l'action des alizés et de la position de l'île dans le passage du courant sud équatorial (SEC) portant dans une direction générale est-ouest. La limite sud de ce courant varie entre 18°S durant l'hiver austral et 25°S durant l'été. Au sud existe une zone de courants variables dépendant du régime local des vents (Trodec 1991).

1.3 La Baie de La possession

La Baie de La Possession est située dans le nord-ouest de l'île de La Réunion (Fig. 0.2b et c). Le littoral de la Baie de La Possession est formé d'un cordon à galets basaltiques issus de l'accumulation puis de l'érosion de coulées volcaniques, et de quelques plages de sable développées au niveau de la Pointe des Galets. Ce cordon se prolonge en profondeur par une vaste plaine d'accumulation sableuse puis sablo-vaseuse au delà de 50 m de profondeur. Ses fonds étant principalement composés de sédiments meubles, la biomasse et la diversité en proies benthiques étaient historiquement faibles, et

peu de poissons étaient présents dans la baie, hormis sur le petit banc corallien des Lataniers et sur les affleurements basaltiques situés au centre de la baie entre -35 et -50 m de profondeur. À partir de 2003 ont été installés des récifs artificiels qui attirent des poissons principalement juvéniles et appartenant pour beaucoup à des espèces d'intérêt commercial (Tessier 2005a, Pinault 2010).

Houle

Du fait de l'orientation nord-ouest de La Baie de La Possession, celle-ci n'est pas soumise aux actions directes des houles australes de sud-ouest. Toutefois, l'ouverture de la baie sur l'océan l'expose au régime général des vents d'alizés qui peuvent contourner l'île par le nord, mais restent généralement faibles en Baie de La Possession ($\leq 0,3$ m/s) (Troadek 1991). Celle-ci est relativement protégée par les reliefs du bassin versant (massif de la Montagne) et l'avancée en mer de la Pointe du Gouffre au nord de la baie (Tessier 2005a). Enfin, durant les dépressions tropicales et les cyclones, les houles cycloniques de forte amplitude et d'origine nord/nord-ouest frappent directement et violemment La Baie de La Possession. Ce type de houle joue un rôle capital dans l'établissement et le contrôle des communautés benthiques puisqu'elle possède une action déterminante sur le cordon littoral et les sédiments des fonds meubles (Troadek 1991).

Courantologie

Troadek (1991) a mis en évidence une alternance de la direction des courants en fonction de la marée en Baie de La Possession:

- À marée basse, les eaux côtières sont globalement orientées vers l'ouest (Fig. 0.3a);
- À marée haute, deux systèmes courantologiques se mettent en place: les eaux du large montrent une tendance générale orientée vers l'ouest/sud-ouest tandis qu'un contre-courant de direction nord-est est présent près de la côte en Baie de La Possession (Fig. 0.3b).

Ce schéma peut être perturbé par l'action des houles australes particulièrement actives sur les rivages situés entre la Pointe des Galets et la Rivière des Galets, qui vont générer un courant de houle très proche du littoral en direction du nord et induire une remontée d'eau froide (Troadek 1991). Ce courant peut perturber la courantologie de basse mer sur ce secteur et est souvent à l'origine d'un contournement de la pointe par des eaux venues du sud et responsable d'une structure dite « en vortex » qui peut s'étendre jusqu'à 1 km à l'intérieur de la Baie de La Possession (Troadek 1991).

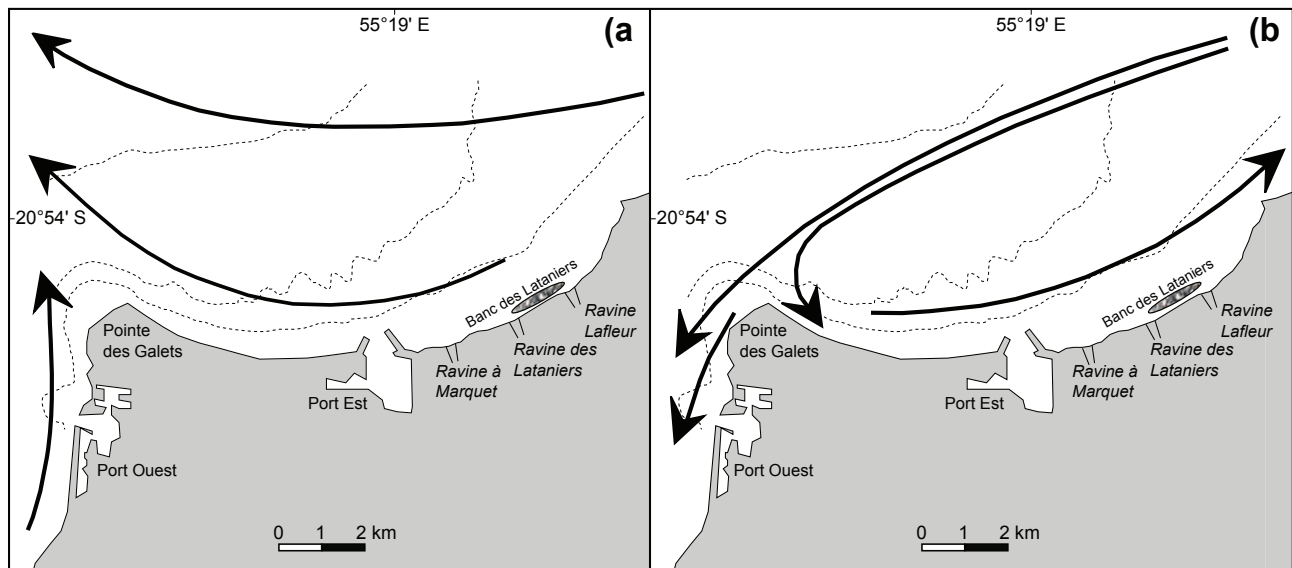


Fig. 0.3 – Courantologie principale en Baie de La Possession durant a) la basse mer et b) la haute mer (d'après Troadec 1991).

Apports terrigènes

Trois ravines rejoignent la Baie de La Possession et coulent de façon non pérenne, principalement durant la saison chaude (Ravine Lafleur, Ravine des Lataniers et Ravine à Marquet) (Fig. 0.2c).

Peuplements de la baie

La Baie de La Possession présente une importante diversité de faciès biologiques dont certains présentent un intérêt patrimonial majeur. Ces faciès possèdent une sensibilité écologique moyenne à forte, mais ne font cependant l'objet d'aucune mesure de protection. Ils ont été recensés par Bigot et al. (1998) et sont les suivants:

- Les peuplements des substrats meubles sablo-vaseux: ils sont prédominants dans la baie mais ne présentent qu'une richesse biologique réduite. La faune benthique est composée de mollusques, crustacés, vers et échinodermes. Peu nombreux, les poissons sont essentiellement des hétérocongres (*Heteroconger hassi*) et des rasons (*Xyrichthys pentadactylus*), ainsi que des espèces pélagiques apparaissant périodiquement dans la baie, notamment le pèche cavale *Selar crumenophthalmus* (Roos et al. 2007).

- Les peuplements coralliens du banc récifal des Lataniers: il s'agit d'un banc récifal embryonnaire développé entre 30 cm et 5 m de profondeur, au nord de la Ravine des Lataniers. À proximité de la ravine le milieu est dégradé, présente un fort envasement et est le siège de proliférations algales, avec un recouvrement corallien faible (< 20%). Au contraire, au sud du banc, le taux de recouvrement

corallien est localement de 100% avec une diversité élevée (plus de 30 espèces recensées). La faune ichtyologique y est dense et diversifiée, mais on observe un faible taux d'espèces d'intérêt commercial ce qui indique une forte exploitation par la pêche.

- Les peuplements des zones de galets: le remaniement constant dû à la houle et aux vagues ne permet pas une stabilisation des substrats nécessaire à l'installation de populations benthiques, en plus de la turbidité des eaux. Les populations ichtyologiques sont peu diversifiées, et sont principalement composées d'herbivores ou d'espèces à spectre alimentaire large.

- Les peuplements d'affleurements basaltiques profonds ou « tombants de la Possession »: situés entre -38 et -50 m de profondeur, ils présentent une diversité et un recouvrement corallien faibles (< 5%) tandis que les algues encroûtantes représentent plus de 80% de la couverture du substrat. Les peuplements ichtyologiques y sont par contre très diversifiés, et les espèces se nourrissant dans la colonne d'eau sont dominantes, parmi lesquelles des carnivores à intérêt commercial (*Lutjanus spp.*, *Cephalopholis spp.*), et subissent la visite sporadique de grands prédateurs (*Caranx spp.*, *Sphyræna spp.*). La pêche embarquée pratiquée au niveau des affleurements basaltiques profonds exerce une pression sur l'ensemble des espèces, qu'elles soient résidentes ou de passage.

- Le faciès de colonisation de substrats artificiels du Port Est: les digues et enrochements du port sont colonisés par des espèces coralliennes. Les populations de poissons montrent des peuplements très variables dans le temps et dans l'espace.

Depuis 2003, des récifs artificiels ont été immergés dans la Baie de La Possession. En effet, du fait d'une faible productivité des eaux tropicales, du climat difficile de la Réunion (houles, pluie) et du littoral inhospitalier, la pêche artisanale à l'île de La Réunion est une activité particulièrement contraignante (Biais & Taquet 1992). Face à ce constat, et du fait de l'établissement de la réserve marine limitant l'accès aux pêcheurs à certaines zones de pêches en milieu récifal depuis 2007, il a été décidé d'installer des récifs artificiels sur les zones sableuses peu productives de l'île de la Réunion. Ainsi, le Comité Régional des Pêches Maritimes et des Élevages Marins (CRPMEM) a initié le programme d'immersion de récifs artificiels dans la Baie de Saint-Paul en 1995 (Turquet et al. 1998) et en 2000 (Pothin et al. 2001). Dans la Baie de La Possession, quatre principaux types de structures ont été installés. Le premier type de structure (« amas de galets »), a été immergé sur l'isobathe 15 m en 2003, tandis que les autres ont été installées en 2008 à 25 m de profondeur (Tessier 2005a, Pinault 2010):

- Les récifs artificiels de type « amas de galets »: ils sont composés de blocs de galets d'un diamètre de 0,5 à 1 mètre. Chaque structure est composée de 300 m³ de galets pour une surface moyenne de 300 m², agencée en forme de L (Tessier 2005a).

- Les « sandwichs » : il s'agit de deux voussoirs disposés l'un sur l'autre et séparés par deux tronçons de poteau EDF installés dans le sens de la largeur (« en sandwich ») en créant un espace d'environ 15 cm entre les deux voussoirs (CRPMEM 2007). Un module possède un volume d'environ 1,5 m³, et ceux-ci attirent principalement des espèces benthiques et démersales (CRPMEM 2007).

- Les « hexapodes » : ils sont constitués de trois poteaux EDF de 2 à 3,2 m de long, assemblés perpendiculairement deux à deux (CRPMEM 2007). D'un volume total individuel de 4 m³, ils sont regroupés et aménagés en amas chaotiques pour obtenir une variété de volumes intérieurs et de dimensions différentes de l'ordre de quelques dm³ à quelques m³. Cette disposition permet d'attirer à la fois les poissons pélagiques (*S. crumenophthalmus*, *Caranx spp.*) en agissant sur le comportement d'agrégation de ces poissons (Soria et al. 2009), et les espèces démersales telles que les mérours (*Epinephelus fasciatus*, *Cephalopholis spp.*) qui s'installent au sein de la structure.

- Les « berceaux » : immergés la même année que les modules « hexapodes » (Pinault 2010) : ils sont constitués de voussoirs concaves sur le dessous et pleins sur la partie supérieure, sur lesquels ont été disposées des sections de poteau EDF. Ces structures attirent aussi principalement des poissons benthiques et démersaux.

Les récifs artificiels ont été installés à au moins 300 m les uns des autres, et à au moins 500 m des habitats naturels afin de minimiser les mouvements des poissons entre les structures/habitats (Tessier 2004, 2005a).

Ces récifs artificiels ont permis l'installation et le développement d'une forte densité de poissons démersaux à des stades ontogéniques précoces, et donc extrêmement sensibles, notamment à la prédation (Pinault & Nicet 2008). Les structures artificielles présentent aussi un fort potentiel d'attraction sur les pélagiques, qui peuvent être fixés temporairement dans la baie (Tessier 2005a). Les espèces présentes sont représentées à plus de 75% par des espèces d'intérêt commercial en termes de biomasse (Pinault & Nicet 2008). À titre d'exemple, les structures de type « amas de galets » et « hexapodes » présentent une densité moyenne de poissons de 993 et 912 ind.100m⁻² respectivement. Ces densités sont extrêmement fortes comparées aux densités des poissons trouvées sur les fonds de baie sableux avant l'installation des RA, qui sont de 5,3 ind.100m⁻² en moyenne (Pinault 2010).

2 Échantillonnage

2.1 Échantillonnage de la matière organique particulaire

Pour l'étude des variations saisonnières et spatiales du ratio isotopique de la matière organique particulaire (MOP) dans la Baie de La Possession (Partie I – Chapitre 1), quatre stations ont été

Tab. 0.1 – Liste des stations et dates d'échantillonnage de la matière organique particulaire (MOP) au sein de la Baie de La Possession (Partie I – Chapitre 1) et autour de l'île de La Réunion (Partie II – Chapitre 4).

Zone	Station	Date	Figure 1	Partie – Chapitre
La Possession	RA 25 m	1 avril 2010	c	I – 1
	RA 25 m	6 octobre 2010	c	I – 1
	RA 25 m	3 novembre 2010	c	I – 1
	RA 25 m	1 décembre 2010	c	I – 1
	RA 25 m	6 janvier 2011	c	I – 1
	RA 25 m	26 janvier 2011	c	I – 1
	Port Est	1 avril 2010	c	I – 1
	Port Est	6 octobre 2010	c	I – 1
	Port Est	3 novembre 2010	c	I – 1
	Port Est	1 décembre 2010	c	I – 1
	Port Est	6 janvier 2011	c	I – 1
	Port Est	26 janvier 2011	c	I – 1
	Littoral Nord	1 avril 2010	c	I – 1
	Littoral Nord	6 octobre 2010	c	I – 1
	Littoral Nord	3 novembre 2010	c	I – 1
	Littoral Nord	1 décembre 2010	c	I – 1
	Littoral Nord	6 janvier 2011	c	I – 1
	Littoral Nord	26 janvier 2011	c	I – 1
	Large	1 avril 2010	c	I – 1
	Large	6 octobre 2010	c	I – 1
Large	3 novembre 2010	c	I – 1	
Large	1 décembre 2010	c	I – 1	
Large	6 janvier 2011	c	I – 1	
Large	26 janvier 2011	c	I – 1	
Large	26 janvier 2011	c	I – 1	
Ile de La Réunion	La Possession	10 novembre 2010	b	II – 4
	Saint-Paul	10 novembre 2010	b	II – 4
	Saint-Gilles	11 novembre 2010	b	II – 4
	Saint-Leu	11 novembre 2010	b	II – 4
	Sainte-Rose	16 novembre 2010	b	II – 4
	Saint-Benoît	16 novembre 2010	b	II – 4
	Sainte-Marie	16 novembre 2010	b	II – 4
	Etang-Salé	11 novembre 2010	b	II – 4
Saint-Pierre	11 novembre 2010	b	II – 4	

échantillonnées: deux stations près de la côte (Port Est et Littoral Nord), les récifs artificiels (RA), ainsi qu'un point Large à l'extérieur de la baie (Fig. 0.2c). Notre échantillonnage dans la baie s'étend sur une surface d'environ 3 km sur 5 km. Chaque station a été échantillonnée au début de chaque mois entre 12h et 13h30, de septembre 2010 à janvier 2011, soit un total de 5 prélèvements par station (Tab. 0.1).

Pour l'étude des variations spatiales des ratios isotopiques de la MOP autour de l'île de La Réunion (Partie II – Chapitre 4), neuf stations ont été échantillonnées (Fig. 0.2b). Tous les échantillonnages ont été faits de nuit durant la deuxième semaine du mois de novembre 2010 (Tab. 0.1).

Sur chaque station, trois répliquats de cinq litres d'eau de mer chacun ont été prélevés en surface. Immédiatement après prélèvement, les échantillons d'eau de mer ont été transportés au laboratoire dans une glacière.

2.2 Échantillonnage des poissons

Concernant l'étude du régime alimentaire et des ratios isotopiques des muscles de poissons dans la Baie de La Possession (Partie I – Chapitres 2 et 3), les poissons ont été pêchés à la palangrotte à main sur les récifs artificiels de type « hexapodes » principalement (25 m de profondeur), mais aussi occasionnellement de type « amas de galets » (15 m de profondeur) (Fig. 0.2c). L'échantillonnage a été effectué entre 2007 et 2010, essentiellement en première partie de nuit (Tab. 0.2). Pour l'analyse sur les poissons collectés autour de l'île de La Réunion (Partie II – Chapitre 4), les poissons ont été pêchés de nuit à la palangrotte à main aux mêmes dates auxquelles la MOP a été prélevée, et sur les mêmes stations (Tab. 0.2, Fig. 0.2b). Après chaque session de pêche, les poissons ont été transportés au laboratoire dans une glacière puis mis au congélateur à -20°C.

Les échantillons de poissons provenant du reste du plateau des Mascareignes, du plateau continental de Madagascar (côte est et côte ouest) et du canal du Mozambique (Partie III – Chapitre 5) ont deux origines:

- Pour la majorité des échantillons provenant du plateau des Mascareignes et des côtes est et ouest de Madagascar les poissons ont été échantillonnés dans le cadre du Projet ASCLME (the Agulhas and Somali Current Large Marine Ecosystems) entre 2008 et 2009 (Tab. 0.3, Fig. 0.2a);

- Les échantillons de *Lutjanus kasmira*, *Myripristis berndti* et *E. merra* provenant de différentes îles du canal du Mozambique (Mohéli, Grande Comore, Mayotte, Glorieuse, Europa, Geysier, Juan de Nova), de Madagascar (Ile Sainte-Marie, Nosy Be, Tuléar), ainsi que de Rodrigues, La Réunion, et les Seychelles ont été collectés par IFREMER dans le cadre du projet CAMP SOOI (Connectivité des Aires Marines Protégées du Sud-Ouest de l'océan Indien), entre 2007 et 2010 (Tab. 0.3, Fig. 0.2a).

Tab. 0.2 – Nombre d’individus pêchés par espèce de poisson par date et par station au sein de la La Possession (Partie I – Chapitres 2 et 3) et autour de l’île de La Réunion (Partie II – Chapitre 4).

Espèce	Station	Date	Nombre d’échantillons		Figure 1	Partie – Chapitre
			Isotopes	Estomacs		
<i>Lutjanus kasmira</i>	La Possession	Décembre 2007	10	11	c	I – 3
	La Possession	Mai 2008	17	23	c	I – 3
	La Possession	Novembre 2008	10	56	c	I – 3
	La Possession	Janvier 2010	5	6	c	I – 3
	La Possession	Mars-avril 2009-2010	30	37	c	I – 2 et I – 3
	La Possession	Août 2010	5	5	c	I – 3
	La Possession	Novembre 2010	5	5	c	I – 3
	Saint-Paul	Novembre 2010	11	13	b	II – 4
	Saint-Gilles	Novembre 2010	1	1	b	II – 4
	Saint-Leu	Novembre 2010	1	1	b	II – 4
	Sainte-Rose	Novembre 2010	13	13	b	II – 4
	Saint-Benoît	Novembre 2010	9	9	b	II – 4
Sainte-Marie	Novembre 2010	20	20	b	II – 4	
<i>Priacanthus hamrur</i>	La Possession	Décembre 2007	4	4	c	I – 3
	La Possession	Mai 2008	5	5	c	I – 3
	La Possession	Mars-avril 2009-2010	22	38	c	I – 2 et I – 3
	La Possession	Août 2010	4	4	c	I – 3
	La Possession	Novembre 2010	2	2	c	I – 3
<i>Selar crumenophthalmus</i>	La Possession	Mai 2008	6	6	c	I – 3
	La Possession	Mars-avril 2009-2010	29	76	c	I - 2 et I – 3
	La Possession	Février 2010	6	14	c	I – 3
La Possession	Juillet 2010	31	64	c	I – 3	

3 Traitement des échantillons et analyses des données

3.1 Traitement des échantillons en laboratoire

Traitement de la MOP

A l’arrivée au laboratoire, les échantillons d’eau de mer ont été filtrés sur filtres GF/F pré-brûlés (450°C, 4 heures) afin de recueillir la MOP. Les filtres de MOP ont ensuite été placés à l’étuve durant 24 heures à 50°C.

Tab. 0.3 – Nombre d’individus pêchés par espèce de poissons par province (Longhurst 1998), par station et par date, et position GPS des stations échantillonnées dans l’ouest de l’océan Indien (Partie III – Chapitre 5).

Province	Station	Espèce	Date	Nombre d’ échantillons	Position GPS
MONS	MASC17	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Octobre 2008	32	11° 34' 36.0"S / 62° 4' 36.0"E
	MASC19	<i>Saurida undosquamis</i>	Octobre 2008	3	10° 54' 42.0"S / 60° 58' 12.0"E
	MASC20	<i>Parupeneus macronema</i>	Novembre 2008	3	10° 35' 54.0"S / 60° 28' 12.0"E
	Seychelles	<i>Epinephelus merra</i>	Mars 2009	8	4° 35' 3.2"S / 55° 25' 56.8"E
	Seychelles	<i>Lutjanus kasmira</i>	Mars 2009	13	4° 35' 3.2"S / 55° 25' 56.8"E
EAFR	Europa	<i>Epinephelus merra</i>	Mai 2010	11	22° 20' 22.7"S / 40° 20' 9.8"E
	Europa	<i>Lutjanus kasmira</i>	Mai 2010	14	22° 20' 22.7"S / 40° 20' 9.8"E
	Europa	<i>Myripristis berndti</i>	Mai 2010	5	22° 20' 22.7"S / 40° 20' 9.8"E
	Grande Comore	<i>Lutjanus kasmira</i>	Octobre 2009	11	11° 23' 31.6"S / 43° 9' 14.8"E
	Grande Comore	<i>Myripristis berndti</i>	Octobre 2009	9	11° 23' 31.6"S / 43° 9' 14.8"E
	Geyser	<i>Epinephelus merra</i>	Mai 2009	10	12° 22' 17.1"S / 46° 30' 0.6"E
	Geyser	<i>Lutjanus kasmira</i>	Mai 2009	8	12° 22' 17.1"S / 46° 30' 0.6"E
	Geyser	<i>Myripristis berndti</i>	Mai 2009	5	12° 22' 17.1"S / 46° 30' 0.6"E
	Glorieuse	<i>Epinephelus merra</i>	Mai 2008 - 2009	20	11° 34' 4.9"S / 47° 17' 30.3"E
	Glorieuse	<i>Lutjanus kasmira</i>	Mai 2008 - 2009	18	11° 34' 4.9"S / 47° 17' 30.3"E
	Glorieuse	<i>Myripristis berndti</i>	Mai 2008 - 2009	5	11° 34' 4.9"S / 47° 17' 30.3"E
	Juan de Nova	<i>Epinephelus merra</i>	Mai 2010	11	17° 1' 33.0"S / 42° 41' 45.4"E
	Juan de Nova	<i>Lutjanus kasmira</i>	Mai 2010	15	17° 1' 33.0"S / 42° 41' 45.4"E
	Juan de Nova	<i>Myripristis berndti</i>	Mai 2010	5	17° 1' 33.0"S / 42° 41' 45.4"E
	MADA Nosy Be	<i>Lutjanus kasmira</i>	Août 2008	10	13° 22' 36.0"S / 48° 11' 42.0"E
	MADA Tulear	<i>Lutjanus kasmira</i>	Novembre 2010	9	23° 20' 47.4"S / 43° 40' 0.7"E
	MADW32	<i>Upeneus moluccensis</i>	Septembre 2009	4	16° 30' 32.4"S / 43° 50' 7.2"E
	MADW33	<i>Upeneus moluccensis</i>	Septembre 2009	2	16° 16' 3.0"S / 43° 55' 57.0"E
	MADW34	<i>Upeneus moluccensis</i>	Septembre 2009	2	16° 16' 3.0"S / 44° 6' 4.2"E
	MADW35	<i>Upeneus moluccensis</i>	Septembre 2009	4	16° 3' 51.0"S / 43° 56' 12.0"E
	MADW36	<i>Upeneus moluccensis</i>	Septembre 2009	2	16° 4' 51.6"S / 43° 58' 49.8"E
	Mayotte	<i>Epinephelus merra</i>	Mars 2008	6	12° 52' 12.4"S / 45° 17' 18.5"E
	Mayotte	<i>Lutjanus kasmira</i>	Mars 2008	14	12° 52' 12.4"S / 45° 17' 18.5"E
	Mayotte	<i>Myripristis berndti</i>	Mars 2008	11	12° 52' 12.4"S / 45° 17' 18.5"E
	Mohéli	<i>Lutjanus kasmira</i>	Octobre 2009	25	12° 14' 33.7"S / 43° 24' 39.6"E
	Mohéli	<i>Myripristis berndti</i>	Octobre 2009	2	12° 14' 33.7"S / 43° 24' 39.6"E
	Pemba	<i>Upeneus moluccensis</i>	Novembre 2008	5	12° 57' 29.0"S / 40° 29' 12.2"E
	Pemba	<i>Parupeneus macronema</i>	Novembre 2008	3	12° 57' 29.0"S / 40° 29' 12.2"E
Pemba	<i>Saurida undosquamis</i>	Novembre 2008	2	12° 57' 29.0"S / 40° 29' 12.2"E	
MADA Ste-Marie	<i>Lutjanus kasmira</i>	Novembre 2010	8	17° 0' 0.0"S / 49° 51' 0.0"E	
MADA Ste-Marie	<i>Myripristis berndti</i>	Novembre 2010	7	17° 0' 0.0"S / 49° 51' 0.0"E	
MADE4	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Octobre 2008	2	25° 38' 40.9"S / 45° 7' 13.4"E	
MADE4	<i>Parupeneus macronema</i>	Octobre 2008	3	25° 38' 40.9"S / 45° 7' 13.4"E	

Tab. 0.3 – (continued)

Province	Station	Espèce	Date	Nombre d' échantillons	Position GPS
	MADE12	<i>Upeneus moluccensis</i>	Septembre 2008	3	25° 8' 27.6"S / 47° 8' 4.6"E
	MADE13	<i>Saurida undosquamis</i>	Septembre 2008	3	25° 2' 46.7"S / 47° 5' 11.8"E
	MADE13	<i>Upeneus moluccensis</i>	Septembre 2008	2	25° 2' 46.7"S / 47° 5' 11.8"E
	MADE17	<i>Upeneus moluccensis</i>	Septembre 2008	3	22° 32' 35.0"S / 47° 57' 53.5"E
	MADE19	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Septembre 2008	3	21° 7' 57.4"S / 48° 27' 49.3"E
	MADE25	<i>Saurida undosquamis</i>	Septembre 2008	2	16° 44' 42.0"S / 50° 9' 46.4"E
	MADE25	<i>Upeneus moluccensis</i>	Septembre 2008	1	16° 44' 42.0"S / 50° 9' 46.4"E
	MADW4	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Août 2009	2	25° 38' 7.8"S / 45° 42' 40.2"E
	MADW15	<i>Saurida undosquamis</i>	Septembre 2009	3	25° 22' 42.0"S / 44° 30' 24.0"E
	MASC1	<i>Parupeneus macronema</i>	Octobre 2008	3	18° 35' 6.0"S / 58° 48' 18.0"E
	MASC4	<i>Parupeneus macronema</i>	Octobre 2008	3	17° 16' 48.0"S / 58° 40' 30.0"E
	MASC6	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Octobre 2008	1	16° 50' 24.0"S / 59° 35' 24.0"E
	MASC6	<i>Parupeneus macronema</i>	Octobre 2008	3	16° 50' 24.0"S / 59° 35' 24.0"E
	MASC8	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Octobre 2008	2	16° 27' 60.0"S / 59° 13' 6.0"E
	MASC26	<i>Upeneus moluccensis</i>	Novembre 2008	3	5° 41' 54.0"S / 56° 42' 6.0"E
	MASC29	<i>Upeneus moluccensis</i>	Novembre 2008	2	4° 23' 40.8"S / 55° 52' 39.0"E
	MASC31	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Novembre 2008	2	4° 37' 0.0"S / 54° 21' 54.0"E
	MASC31	<i>Parupeneus macronema</i>	Novembre 2008	2	4° 37' 0.0"S / 54° 21' 54.0"E
	Maurice	<i>Parupeneus macronema</i>	Octobre 2008	3	20° 10' 12.0"S / 57° 27' 0.0"E
	Rodrigues	<i>Lutjanus kasmira</i>	Octobre 2010	20	19° 27' 18.0"S / 63° 16' 30.0"E
	RUN Etang-Salé	<i>Lutjanus kasmira</i>	Novembre 2007	4	21° 16' 28.0"S / 55° 19' 35.0"E
ISSG	RUN Etang-Salé	<i>Myripristis berndti</i>	Novembre 2010	3	21° 16' 28.0"S / 55° 19' 35.0"E
	RUN Possession	<i>Dascyllus trimaculatus</i>	Avril 2010	1	20° 55' 12.0"S / 55° 20' 4.2"E
	RUN Possession	<i>Myripristis berndti</i>	Novembre 2010	4	20° 55' 12.0"S / 55° 20' 4.2"E
	RUN Possession	<i>Parupeneus macronema</i>	Mars 2010	1	20° 55' 12.0"S / 55° 20' 4.2"E
	RUN Saint-Benoit	<i>Lutjanus kasmira</i>	Novembre 2010	9	21° 02' 58.0"S / 55° 44' 23.0"E
	RUN Sainte-Rose	<i>Myripristis berndti</i>	Novembre-10	2	21° 06' 27.0"S / 55° 46' 34.0"E
	RUN Saint-Gilles	<i>Lutjanus kasmira</i>	Novembre 2007	6	21° 05' 8.0"S / 55° 12' 40.0"E
	RUN Saint-Gilles	<i>Parupeneus macronema</i>	Novembre 2010	4	21° 05' 8.0"S / 55° 12' 40.0"E
	RUN Saint-Leu	<i>Myripristis berndti</i>	Novembre 2010	3	21° 09' 19.0"S / 55° 16' 24.0"E
	RUN Saint-Leu	<i>Lutjanus kasmira</i>	Novembre 2007	5	21° 09' 19.0"S / 55° 16' 24.0"E
	RUN Saint-Leu	<i>Parupeneus macronema</i>	Mai 2010	10	21° 09' 19.0"S / 55° 16' 24.0"E
	RUN Saint-Paul	<i>Lutjanus kasmira</i>	Février 2008	5	21° 00' 29.4"S / 55° 15' 19.8"E
	RUN Saint-Paul	<i>Myripristis berndti</i>	Février 2008	6	21° 00' 29.4"S / 55° 15' 19.8"E

Traitement des échantillons de poisson

Avant traitement, les poissons ont été décongelés, puis pesés à 0,01 g près et mesurés au mm près.

Les estomacs ont été prélevés sur chaque poisson. Les proies qu'ils contenaient ont été identifiées au

niveau taxonomique le plus bas possible, puis chaque proie a été pesée à 0,01 g près.

Concernant les individus collectés en Baie de La Possession (Partie I – Chapitres 2 et 3) et autour de l'île de La Réunion (Partie II – Chapitre 4), un morceau de muscle dorsal a été prélevé au scalpel sur un certain nombre d'individus sélectionnés de façon à couvrir un large spectre de taille. L'ensemble des échantillons de muscle a été ensuite séché au lyophilisateur durant 48 heures.

Les échantillons provenant du reste de l'ouest de l'océan Indien (Partie III – Chapitre 5) ont subi les traitements suivants:

- Sur les poissons collectés dans le cadre du Projet ASCLME, un morceau de muscle a été prélevé immédiatement après la pêche, puis mis à sécher à l'étuve durant 24 heures.

- Les échantillons de muscle prélevés chez *L. kasmira*, *M. berndti* et *E. merra* collectés par IFREMER dans le cadre du projet CAMP SOOI ont été mis à conserver dans de l'alcool jusqu'au retour au laboratoire ECOMAR, où ils ont été mis à lyophiliser durant 48 heures.

Le muscle dorsal a été choisi car c'est un tissu dont le renouvellement tissulaire est de l'ordre du mois (MacNeil et al. 2006, Phillips & Eldridge 2006), ce qui permet d'avoir une vision du régime alimentaire sur une échelle de temps plus conséquente que les organes à renouvellement tissulaire rapide tels que le foie ou le sang (Hobson & Welch 1992). Il présente aussi une plus faible variabilité dans les ratios isotopiques que les tissus du foie et du coeur par exemple (Pinnegar & Polunin 1999). Par ailleurs, le muscle est traditionnellement utilisé dans les études isotopiques chez les poissons, ce qui facilite comparaison entre celles-ci.

Comme le foie, le muscle est utilisé par les poissons comme organe de stockage pour les lipides (Robinson & Mead 1973). En particulier, le foie est utilisé comme organe de stockage chez les poissons benthiques, tandis que les muscles possèdent cette fonction chez les espèces pélagiques plus actives (Robinson & Mead 1973). Les lipides étant appauvris en ^{13}C comparé aux carbohydrates et aux protéines (De Niro & Epstein 1977, Griffiths 1991), il a été démontré que les variations en taux de lipides des différents tissus peuvent influencer le $\delta^{13}\text{C}$ de façon significative (Lorrain et al. 2002). Toutefois, en dessous de 5% de lipides chez les animaux aquatiques (ce qui correspond à un rapport C:N < 3,5), ce taux est considéré comme trop faible pour avoir un impact significatif sur le $\delta^{13}\text{C}$ des tissus (Post et al. 2007). Les poissons provenant de la Baie de La Possession, ainsi que de l'ensemble des sites échantillonnés autour de La Réunion, présentaient un rapport C:N < 3,5, et n'ont donc pas été mathématiquement normalisés pour corriger l'effet des lipides sur le $\delta^{13}\text{C}$ (Partie I – Chapitres 2 et 3, et Partie II – Chapitre 4). Concernant les poissons collectés dans la zone ouest de l'océan Indien (Partie III – Chapitre 5), 41 échantillons possédaient un rapport C:N situé entre 3,5 et 4,0, et ont donc été corrigés selon l'équation proposée par Post et al. (2007).

Analyse des ratios isotopiques du carbone et de l'azote des échantillons

Les mesures des ratios isotopiques du carbone et de l'azote des échantillons ont été réalisées par deux laboratoires sud-africains. Les échantillons de MOP et de muscles de poissons provenant de la Baie de La Possession ainsi que des autres sites de La Réunion (Partie I – Chapitres 1, 2 et 3, et Partie II – Chapitre 4) ont été analysés au laboratoire *Stable Light Isotope Laboratory* (Département d'Archéologie, Université du Cap) sous la responsabilité du Dr John Lanham, tandis que les muscles de poissons provenant du reste de l'ouest de l'océan Indien (Partie III – Chapitre 5) ont été analysés au laboratoire *IsoEnvironmental Laboratory* (Département de Botanique, Université de Rhodes, Grahamstown) sous la responsabilité du Dr Sven Kaehler. Les échantillons ont été analysés à l'aide d'un spectromètre de masse à ratios isotopiques à flux continu (IRMS) couplé à un analyseur élémentaire Carlo Erba dans le cas des échantillons analysés au *Stable Light Isotope Laboratory* et de type ANCA-SL dans le cas des échantillons analysés au *IsoEnvironmental Laboratory*.

Les ratios isotopiques sont exprimés en delta pour mille (‰) par rapport au taux des éléments ^{15}N contenus dans le N_2 atmosphérique et au taux des éléments ^{13}C dans le Pee Dee Belemnite pour l'azote et le carbone respectivement. Les ratios isotopiques sont calculés de la façon suivante:

$$\delta X = (R_{\text{échantillon}} \times R_{\text{standard}}^{-1} - 1) \times 1000$$

avec $X = ^{15}\text{N}$ ou ^{13}C et $R = \text{ratio } ^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ ou $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$.

Des analyses répétées de standards internes (lentilles en poudre, gélatine Merck et sucrose pour la MOP; chocolat, sucrose et valine pour les muscles de poissons dans le cas du *Stable Light Isotope Laboratory*; caséine dans le cas du *IsoEnvironmental Laboratory*) eux-mêmes calibrés par rapport aux standards internationaux ont permis d'estimer que la précision des analyses isotopiques était de:

- 0,09‰ pour l'azote et 0,05‰ pour le carbone pour les analyses de muscles de poissons provenant de la Baie de La Possession et autour de l'île de La Réunion (Partie I – Chapitres 2 et 3);
- 0,07‰ pour l'azote et 0,06‰ pour le carbone pour les analyses de MOP collectée dans la Baie de La Possession (Partie I – Chapitre 1) ainsi qu'autour de l'île de La Réunion (Partie II – Chapitre 4);
- 0,05‰ pour l'azote et 0,09‰ pour le carbone pour les analyses des échantillons de poissons collectés dans l'ouest de l'océan Indien (Partie III – Chapitre 5).

3.2 Analyses des données

Les données de contenus stomacaux

Les habitudes alimentaires des poissons provenant de la Baie de La Possession et des stations autour de La Réunion ont été décrites en analysant les contributions des proies au régime alimentaire

des poissons et en calculant le degré d'efficacité alimentaire.

Les contributions des proies au régime alimentaire des poissons ont été calculées à partir de:

- La fréquence d'occurrence $\%OC$ d'une catégorie de proie, défini comme le pourcentage d'estomacs contenant au moins un individu appartenant à cette catégorie de proie (Partie I – Chapitres 2 et 3).

- Le pourcentage d'abondance moyen $\%MN$ et le pourcentage moyen en masse $\%MW$ qui correspondent à la contribution en pourcentage de chaque catégorie de proie comparé à la quantité totale de proies trouvée dans chaque estomac. Les estomacs individuels constituent ainsi une unité d'échantillonnage, ce qui permet d'attribuer des écarts-types aux pourcentages de proies (Graham et al. 2007) (Partie I – Chapitres 2 et 3).

- L'indice d'importance relative IRI intègre le pourcentage en nombre ($\%N$), en masse ($\%M$), et la fréquence d'occurrence ($\%O$) des différents types de proies au régime alimentaire de chaque individu d'une population de prédateurs selon l'équation suivante: $IRI = (\%N + \%M)/\%O$. L'indice IRI est ici exprimé en pourcentage ($\%IRI$) représenté par chaque taxon de proie sur l'ensemble des taxons du régime alimentaire, ce qui permet les comparaisons avec d'autres études (Cortes, 1997) (Partie II – Chapitre 4).

L'efficacité alimentaire a été estimée à partir de deux indices (Partie I – Chapitres 2 et 3, et Partie II – Chapitre 4):

- L'indice de réplétion R_i est calculé à partir de la masse du contenu stomacal divisé par la masse de l'individu.

- Le pourcentage d'estomacs vides $\%ES$ est la proportion d'estomacs vides sur le nombre total d'estomacs.

Les caractéristiques de la niche trophique des poissons ont été estimées pour les poissons provenant de la Baie de La Possession (Partie I – Chapitre 2), ainsi que pour les différentes classes de tailles au sein de chaque espèce de poisson (Partie I – Chapitre 3). La taille totale de la niche trophique TNW est calculée en utilisant la mesure de Roughgarden de variabilité des proies basée sur l'indice de diversité de Shannon Weaver (Roughgarden 1979, Bolnick et al. 2002):

$$TNW = - \sum_j q_j \ln q_j$$

avec q_j = proportion de la $j^{\text{ème}}$ catégorie de proie dans le régime alimentaire de l'espèce étudiée.

Selon Roughgarden (1972), la taille totale de la niche trophique peut être scindée en deux composantes: la composante intra-individuelle WIC qui correspond à la variation individuelle dans l'utilisation des ressources, et la composante inter-individuelle BIC , qui est la variation entre les individus dans l'utilisation des ressources. Plus la proportion de TNW expliquée par WIC est petite, plus les différences de régime alimentaire entre les individus sont grandes (Bolnick et al. 2003). Nous avons

donc utilisé le ratio WIC/TNW comme mesure du degré de spécialisation individuelle (Bolnick et al. 2002), et le WIC a été calculé selon la formule:

$$WIC = \sum_i p_{i\bullet} \left(- \sum_j p_{ij} \ln p_{ij} \right)$$

avec $p_{i\bullet}$ = proportion de toutes les ressources utilisées par la population qu'utilise l'individu i , et p_{ij} = proportion de la $j^{\text{ème}}$ catégorie de ressource dans le régime alimentaire de l'individu i .

Afin de comparer la diversité en proies du régime alimentaire des poissons en fonction des sites d'étude autour de la Réunion (Partie II – Chapitre 4), l'indice de Berger-Parker (1970) est utilisé. Sa formule est la suivante:

$$d = N_{max}/N$$

où N_{max} est le nombre d'individus appartenant au taxon de proie le plus important, et N est le nombre total de proies. La réciproque de l'indice ($1/d$) est utilisée, et une augmentation dans la valeur de l'indice signifie une augmentation de la diversité dans le régime alimentaire.

L'indice BCI (*Body Condition Index*), a été utilisé afin de connaître la condition corporelle des poissons (Partie II – Chapitre 4), à l'aide de l'équation suivante:

$$BCI = 1 - (OM_{résiduel})/MT$$

où MO est la masse observée du poisson (g), MT est la masse théorique (g) calculée à partir de la relation (régression linéaire) entre la masse du corps (transformée en log) et la longueur standard (LS) du poisson, et le $MO_{résiduel}$ est la différence entre MT et MO . Un $BCI = 1$ signifie que la masse observée des poissons ne diffère pas de la masse calculée pour leur taille; un $BCI < 1$ indique que les poissons sont plus légers que la masse attendue pour leur taille et possèdent donc une condition corporelle faible qui peut traduire un stress nutritionnel; un $BCI > 1$ indique que les poissons sont plus lourds que la masse attendue et qu'ils n'ont à priori pas de problème d'alimentation (Le Corre et al. 2003).

L'indice de Morisita-Horn a été utilisé pour estimer le degré de recouvrement des niches trophiques entre trois espèces de poissons abondantes autour des récifs artificiels (Partie I – Chapitre 2), ainsi qu'entre les groupes de tailles au sein de chacune de ces mêmes espèces (Partie I – Chapitre 3) et pour tester s'il existe des différences entre les niches trophiques des poissons autour de l'île de La Réunion (Partie II – Chapitre 4). L'indice a été calculé selon la formule:

$$C_{mh} = 2 \sum_{i=1}^S p_{A,i} \times p_{B,i} \times \left(\sum_{i=1}^S p_{A,i}^2 + \sum_{i=1}^S p_{B,i}^2 \right)^{-1}$$

avec C_{mh} = indice de recouvrement de Morisita-Horn entre les prédateurs A et B , S = masse totale des taxons de proies identifiés dans le régime alimentaire des deux prédateurs, $p_{A,i}$ = proportion en masse des individus du taxon de proie i consommé par le prédateur A , et $p_{B,i}$ est la proportion en masse des individus du taxon de proie i consommé par le prédateur B . Le C_{mh} varie de 0 à 1 à mesure que le recouvrement entre les régimes alimentaires des deux prédateurs augmente (Horn 1966). Le recouvrement est considéré comme significatif à $C_{mh} \geq 0,6$ (Zaret & Rand 1971). Des intervalles de confiance à 95% (conf. int.) ont été estimés en utilisant des techniques de bootstrap (1000 itérations).

Les données isotopes stables chez les poissons

Layman et al. 2007 ont proposé une série d'indices afin d'estimer différents paramètres de la niche isotopique à l'échelle de la communauté, en prenant les espèces comme unités d'échantillonnage. Nous avons utilisé ces indices mais au lieu de les appliquer à l'échelle de la communauté nous les avons appliqué à l'échelle de l'espèce et utilisés les individus provenant des différentes espèces comme unité d'échantillonnage (Partie I – Chapitre 2).

La niche isotopique totale d'une espèce peut être calculée grâce à l'indice TA (*Total Area*), qui est une mesure de l'aire du polygone délimité par les positions extrêmes des individus de l'espèce dans l'espace isotopique $\delta^{15}\text{N} - \delta^{13}\text{C}$ (Layman et al. 2007). Toutefois, cet indice tend à augmenter avec la taille de l'échantillon même si la taille réelle de la niche de l'espèce étudiée reste la même, ce qui rend difficile les comparaisons entre populations d'espèces de tailles différentes (Jackson et al. 2012). Pour remplacer le TA , Jackson et al. (2011) proposent l'indice SEA (*Standard Ellipse Area*) qui est une mesure de la taille de la niche trophique prenant en compte 40% des données situées « au cœur » de la niche isotopique et est donc moins sensible aux points extrêmes (Jackson et al. 2011). L'indice SEA_c , qui est la version corrigée du SEA à utiliser lorsque le nombre d'échantillons est inférieur à 30 (Jackson et al. 2011), a été appliqué pour estimer la taille de la niche isotopique des espèces car le nombre d'échantillons disponible était de 22 à 30 par espèce.

L'indice NR (*Nitrogen Range*) est la distance entre le $\delta^{15}\text{N}$ le plus riche et le $\delta^{15}\text{N}$ plus pauvre au sein d'une espèce, et l'indice CR (*Carbon Range*) est l'équivalent du NR pour le $\delta^{13}\text{C}$. Il s'agit de la gamme de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ exploitée par les individus de l'espèce étudiée. Le NR est un indicateur de la structure verticale de la niche de l'espèce, puisqu'une large gamme de $\delta^{15}\text{N}$ dans une population de consommateurs suggère que cette population occupe plusieurs niveaux trophiques et présente donc un degré élevé de diversité trophique (Layman et al. 2007). Le CR est un indicateur de la multiplicité des sources exploitées par une espèce (Layman et al. 2007).

La distance moyenne au centroïde CD (*Centroid Distance*) est la distance euclidienne entre chaque

individu et le ratio isotopique moyen de l'espèce étudiée (le centroïde). La distance de chaque individu au centroïde donne des informations sur la distribution des coordonnées des individus dans l'espace bivarié et donc constitue une mesure de la diversité trophique moyenne de l'espèce (Layman et al. 2007).

La distance moyenne au voisin le plus proche *MNND* (*Mean Nearest Neighbour Distance*) correspond à la plus petite distance euclidienne entre chaque individu et les autres individus de la population. Elle mesure la densité des regroupements d'individus au sein d'une espèce (Layman et al. 2007). Plus le *MNND* est petit, plus il y a redondance trophique parmi les individus; plus le *MNND* est grand, plus les niches trophiques des individus divergent (Layman et al. 2007). L'écart type du *MNND*, le *SDNND*, est une mesure de l'uniformité des regroupements des individus dans l'espace isotopique (Layman et al. 2007).

Enfin, pour calculer le degré de ressemblance entre les niches isotopiques de deux espèces, le taux de recouvrement entre les *SEA_c* de chacune des espèces a été calculé. L'indice varie de 0 à 1 et le recouvrement est plus important à mesure que l'indice tend vers 1.

Les données de température de surface (SST) et de concentration en chlorophylle *a* (Chl *a*), qui sont comparées aux données de ratios isotopiques de la MOP provenant des eaux de la Baie de La Possession et du reste de La Réunion (Partie I – Chapitre 1 et Partie II – Chapitre 4), ont été téléchargées sur le site de « NOAA Satellite & Information Service » (<http://www.ncdc.noaa.gov>), tandis que les données de pluviométrie ont été obtenues à partir du site de Météo France (<http://climatheque.meteo.fr/okapi/accueil/okapiWebClim/index.jsp>).

Première partie

Baie de La Possession

Évolution spatiale et temporelle des ratios isotopiques du carbone et de l'azote de la matière organique particulaire dans la Baie de La Possession

1 Introduction

La matière organique particulaire (MOP) dans la colonne d'eau est généralement un mélange de phytoplancton, de bactérioplancton et de détritits d'origine marine et/ou terrestre (apportés par les rivières) (Fry & Sherr 1984, Fogel & Cifuentes 1993). La mesure des ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) de la MOP dans la colonne d'eau constitue un outil puissant pour comprendre l'origine et les transformations subies par la matière organique (Macko et al. 1984, Fry & Sherr 1984). En dehors des organismes fixateurs de diazote (N_2), tous les producteurs primaires marins dépendent d'azote combiné pour leur croissance (essentiellement les nitrates NO_3^- et les ions ammonium NH_4^+ ; Paerl & Fogel 1994). Cet azote combiné provient soit des eaux profondes, soit de la fixation de N_2 d'origine atmosphérique, soit de la reminéralisation de la matière organique en surface, soit des apports terrestres, et théoriquement, chaque origine peut être distinguée à l'aide des ratios isotopiques de l'azote (Liu & Kaplan 1989, Montoya 2007). La concentration en azote inorganique dissous (en anglais *dissolved inorganic nitrogen*, DIN) et sa valeur de $\delta^{15}\text{N}$ contrôlent donc le $\delta^{15}\text{N}$ de la

MOP (Montoya 2007). Par exemple, les nitrates des eaux profondes (< 1500 m) possèdent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ comprises entre ~ 5 et 7‰ (Miyake & Wada 1967, Liu & Kaplan 1989). En comparaison, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des nitrates issus de zones où la dénitrification de l'azote dans la colonne d'eau est intense (en Mer d'Arabie, ou dans le nord et dans le sud de l'océan Pacifique est tropical par exemple) sont significativement enrichies, et les valeurs rapportées oscillent entre 12 et 19‰ (Cline & Kaplan 1975, Liu & Kaplan 1989, Brandes et al. 1998, Voss et al. 2001). À l'inverse, la fixation de diazote atmosphérique par les cyanobactéries provoque une diminution du $\delta^{15}\text{N}$ des producteurs primaires (Wada et al. 1975, Carpenter et al. 1997, Montoya et al. 2002). À terme, la matière organique fixée par diazotrophie est reminéralisée et réinjectée dans le stock de nitrates des eaux de surface via la nitrification de l'ammonium (Montoya 2007) qui est généralement un processus complet qui n'occasionne donc pas ou peu de fractionnement isotopique (Liu & Kaplan 1989). Le ratio isotopique du carbone varie en fonction de l'origine de la matière organique incorporée (marine *versus* terrestre, côte *versus* large, benthique *versus* pélagique; Michener & Schell 1994, France 1995, Hobson et al. 1994, Cherel & Hobson 2007) ou du carbone inorganique dissout (*dissolved inorganic carbon*, DIC) intégré par les producteurs primaires (Fogel et al. 1992). Le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP est aussi influencé par la concentration en CO_2 dissous (Rau et al. 1989, 1991, 1992, François et al. 1993, Bentaleb et al. 1998) et le taux de croissance/la productivité des producteurs primaires (François et al. 1993, Laws et al. 1995). Enfin, d'autres facteurs susceptibles d'influencer le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP sont la taille des cellules autotrophes (Burkhardt et al. 1999), la composition spécifique des communautés de producteurs primaires (Fry & Wainright 1991), ainsi que de la source d'azote utilisée par ceux-ci (nitrates *versus* ammonium; Dehairs et al. 1997).

Pour le carbone comme pour l'azote, la direction et la magnitude des effets isotopiques indique généralement les source de matière organique et/ou le processus dominant de transformation des nutriments avant ou durant leur assimilation par les organismes autotrophes (Macko & Ostrom 1994).

L'analyse des ratios isotopiques de la MOP à la base du réseau trophique fournirait des indications sur l'origine de la matière et de l'énergie qui transite par le réseau et soutient les communautés de poissons dans la Baie de la Possession. Par ailleurs, dans la mesure où les isotopes stables sont utilisés pour étudier l'alimentation des poissons d'intérêt commercial de la baie, il est important de savoir si ces ratios isotopiques varient dans l'espace et dans le temps, afin de pouvoir tenir compte de cet effet lors de l'analyse des ratios isotopiques dans les muscles des poissons.

L'objectif de ce chapitre est d'identifier s'il existe des variations spatiales (entre la côte, les récifs artificiels RA, et le large) et/ou temporelles (entre septembre et janvier, période de transition entre la fin de l'hiver et le début de l'été austral marquée par une hausse de la température de surface et une

augmentation des précipitations) dans la MOP de la Baie de La Possession et d'essayer de comprendre l'origine de ces variations.

2 Matériel et méthodes

2.1 Échantillonnage

Quatre stations de la Baie de La Possession ont été échantillonnées: deux côtières situées à 130 m (station Littoral Nord) et 230 m (station Port Est) de la côte, à l'est et à l'ouest de la baie respectivement, une station au dessus des récifs artificiels posés sur 25 m de profondeur (station RA, 626 m de la côte), et une station en dehors de la baie (station Large, 3600 m de la côte) (Fig. 0.2 du chapitre « Matériel et Méthodes »). Ces stations ont été échantillonnées de septembre 2010 à janvier 2011.

À partir des données de température de surface (*sea surface temperature*, SST) et de chlorophylle *a* (Chl *a*), nous avons effectué différents tests quand à la période de précipitation à utiliser (7 jours, 15 jours et 1 mois). Les données de précipitations mensuelles et bimensuelles ne montrant généralement pas de corrélation significatives avec les $\delta^{15}\text{N}$, les données de précipitations qui sont susceptibles de mieux expliquer les résultats obtenus sont celles des 7 jours précédant la période d'échantillonnage, et seules les corrélations obtenues avec ces données sont donc présentés dans la partie « Résultats ».

2.2 Analyses des données

Une analyse de variance paramétrique (ANOVA) à deux facteurs (suivis du test de comparaisons multiples de Tukey) a été utilisée pour tester les effets de la station et du mois d'échantillonnage sur les ratios isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) ainsi que le rapport C:N (atomique) de la MOP.

Le test de corrélation de Pearson a été utilisé afin d'étudier les corrélations entre:

- les $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et rapport C:N au sein de chaque station et entre les stations,
- le $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et rapport C:N de chaque station avec la Chl *a*, la SST et les précipitations.

Les tests statistiques ont été effectués sous R (*R development core team*, www.r-project.com). Le degré de significativité pour l'ensemble des tests statistiques est établi à $p < 0,05$.

Les détails de l'échantillonnage et du traitement (non statistique) des échantillons et des données se trouvent dans le chapitre « Matériel et Méthodes » de cette thèse.

3 Résultats

Les moyennes mensuelles de la température de l'eau de surface (SST) et de la concentration en chlorophylle *a* (Chl *a*) ainsi que les précipitations mensuelles sont représentés sur la Fig. 1.1. La SST est la plus basse en septembre (24,1°C) et augmente progressivement jusqu'en janvier (27,6°C) tandis que la Chl *a* diminue de septembre (0,12 mg.m⁻³) à janvier (0,05 mg.m⁻³) (Fig. 1.1a). La SST et la Chl *a* sont significativement et négativement corrélées ($r^2 = 0,733$; $p < 0,001$) (Fig. 1.1a). Les précipitations augmentent dans le temps entre septembre (0,2 mm/7 jours) et janvier (14,0 mm/7 jours) (Fig. 1.1b). Les précipitations sont significativement corrélées avec la SST (corrélation positive, $r^2 = 0,984$; $p < 0,001$), et avec la Chl *a* (corrélation négative, $r^2 = 0,764$; $p < 0,001$).

Tab. 1.1 – Ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et rapports C:N de la MOP (moyenne \pm écart-type) par station durant chaque mois d'échantillonnage, et valeurs moyennes globales par station.

Station	Date	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Rapport C:N
RA	Septembre 2010	-23,33 \pm 0,80	3,90 \pm 0,17	8,47 \pm 1,10
	Octobre 2010	-22,70 \pm 0,36	4,40 \pm 0,95	7,13 \pm 1,16
	Novembre 2010	-21,77 \pm 0,59	4,23 \pm 1,04	6,30 \pm 0,20
	Décembre 2010	-22,70 \pm 0,30	2,40 \pm 0,56	7,40 \pm 0,53
	Janvier 2011	-23,00 \pm 0,30	1,35 \pm 1,06	7,87 \pm 0,76
	MOYENNE \pm écart-type	-22,70 \pm 0,69	3,39 \pm 1,33	7,43 \pm 1,03
Large	Septembre 2010	-22,73 \pm 0,49	4,17 \pm 0,80	7,40 \pm 0,40
	Octobre 2010	-22,60 \pm 0,27	2,57 \pm 0,83	6,77 \pm 0,76
	Novembre 2010	-22,67 \pm 0,51	4,10 \pm 1,41	6,63 \pm 0,60
	Décembre 2010	-22,13 \pm 0,47	3,30 \pm 0,57	7,63 \pm 0,60
	Janvier 2011	-23,43 \pm 0,51	1,07 \pm 0,42	9,43 \pm 1,10
	MOYENNE \pm écart-type	-22,71 \pm 0,58	2,94 \pm 1,41	7,57 \pm 1,21
Port Est	Septembre 2010	-22,87 \pm 1,05	6,15 \pm 2,05	7,53 \pm 1,19
	Octobre 2010	-22,23 \pm 0,12	4,37 \pm 1,10	7,17 \pm 0,59
	Novembre 2010	-22,30 \pm 0,72	3,00 \pm 0,69	6,87 \pm 0,55
	Décembre 2010	-22,27 \pm 0,15	1,03 \pm 0,87	6,67 \pm 0,78
	Janvier 2011	-22,10 \pm 0,20	2,17 \pm 0,51	6,90 \pm 0,62
	MOYENNE \pm écart-type	-22,35 \pm 0,56	3,14 \pm 1,93	7,02 \pm 0,73
Littoral Nord	Septembre 2010	-21,40 \pm 0,10	5,17 \pm 0,85	7,03 \pm 0,61
	Octobre 2010	-20,70 \pm 0,50	3,97 \pm 0,45	6,90 \pm 0,47
	Novembre 2010	-21,83 \pm 0,23	4,70 \pm 0,82	6,30 \pm 0,61
	Décembre 2010	-21,80 \pm 0,27	2,87 \pm 0,21	7,50 \pm 0,17
	Janvier 2011	-22,43 \pm 0,21	3,00 \pm 0,82	7,97 \pm 0,57
	MOYENNE \pm écart-type	-21,63 \pm 0,61	3,94 \pm 1,10	7,14 \pm 0,70

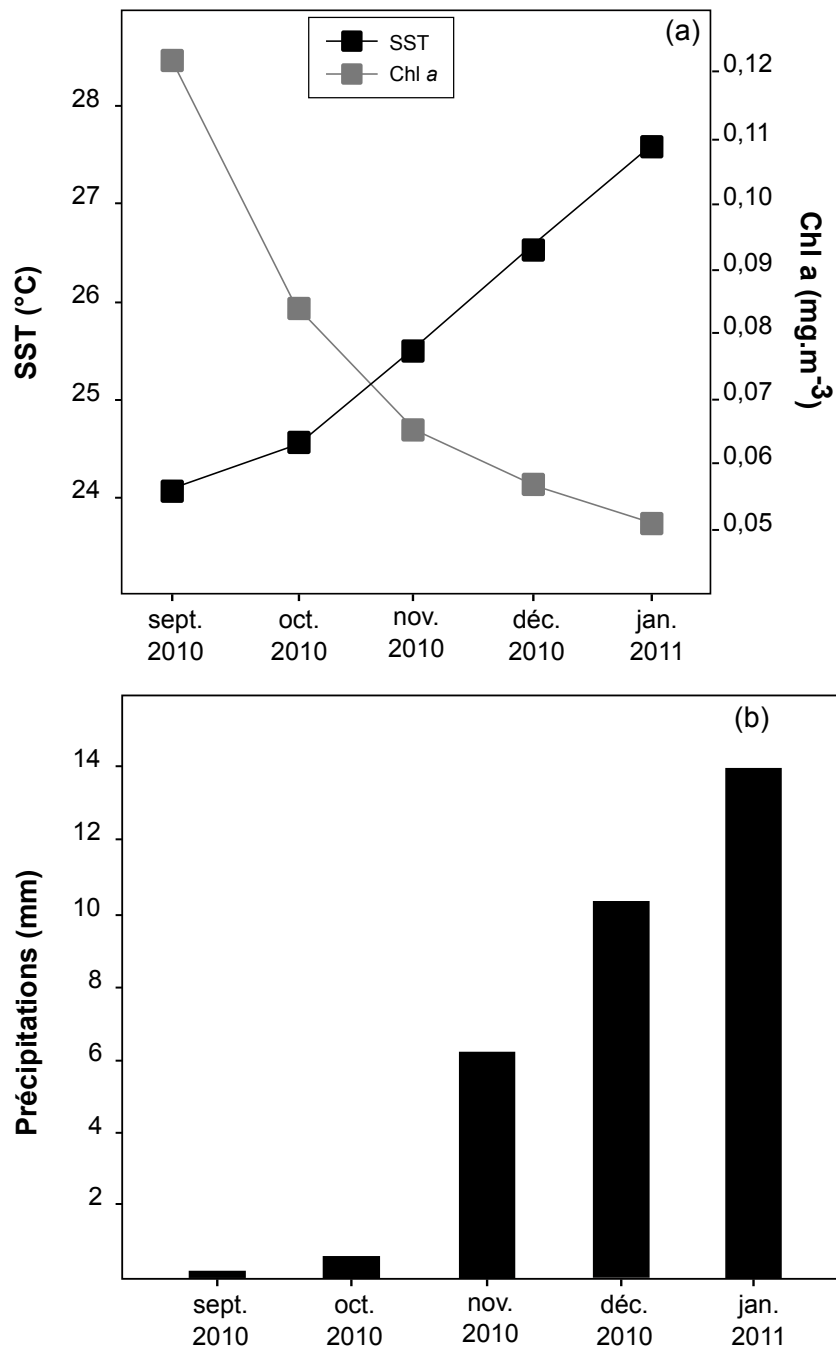


Fig. 1.1 – Graphes représentant les (a) valeurs moyennes mensuelles des températures de surface (SST) et de la concentration en chlorophylle *a* (Chl *a*) et (b) précipitations mensuelles.

Les $\delta^{15}\text{N}$ minimum et maximum sont observés à la station Port Est et ont respectivement pour valeur 1,0‰ en décembre 2010 et 6,2‰ en septembre 2010 (Tab. 1.1). Le $\delta^{13}\text{C}$ minimum est celui de la MOP du Large en janvier 2011 (-23,4‰) et le plus élevé est celui de la station Littoral Nord en septembre 2010 (-21,4‰) (Tab. 1.1). Les rapports C:N varient entre 6,3 (stations RA et Littoral

Nord en novembre 2010) et 9,4 (station Large en janvier 2011) (Tab. 1.1). À l'exception de la station Large, aucune corrélation significative n'est observée entre le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ sur les stations (Tab. 1.2). Aucune corrélation significative n'est observée entre le $\delta^{15}\text{N}$ et le rapport C:N, quelle que soit la station (Tab. 1.2). Le $\delta^{13}\text{C}$ tend à diminuer avec le rapport C:N sur l'ensemble des stations, mais la corrélation n'est significative que pour la station RA (Tab. 1.2).

Tab. 1.2 – Résultats des tests de corrélation de Pearson entre les ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et les rapports C:N de la MOP au sein de chaque station (intra-station).

	RA	Port Est	Littoral Nord	Large
$\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$	$p = 0,34$ $r^2 = 0,067$	$p = 0,48$ $r^2 = 0,037$	$p = 0,17$ $r^2 = 0,137$	$p < 0,05$ $r^2 = 0,486$
$\delta^{13}\text{C}$ versus rapport C:N	$p = 0,001$ $r^2 = 0,779$	$p = 0,22$ $r^2 = 0,198$	$p = 0,13$ $r^2 = 0,165$	$p = 0,21$ $r^2 = 0,356$
$\delta^{15}\text{N}$ versus rapport C:N	$p = 0,98$ $r^2 = 0,000$	$p = 0,16$ $r^2 = 0,141$	$p = 0,13$ $r^2 = 0,165$	$p = 0,06$ $r^2 = 0,235$

3.1 Ratios isotopiques de l'azote

L'ANOVA à deux facteurs n'indique pas d'effet de la station sur le ratio isotopique de l'azote de la MOP ($F = 1,48$; $p = 0,23$), par contre il existe un effet du mois d'échantillonnage ($F = 12,30$; $p < 0,0001$) et un effet significatif de l'interaction entre les deux facteurs ($F = 2,45$; $p < 0,05$). Plus précisément il n'existe pas de différence significative dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ entre les stations au cours des différents mois d'échantillonnage, sauf au mois de décembre durant lequel la station Large est significativement enrichie en ^{15}N par rapport à la station Port Est (test *post-hoc* de Tukey: $p = 0,01$) (Tab. 1.1, Fig. 1.3).

Il n'existe pas de corrélation significative dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ entre les différentes stations (Tab. 1.3). Toutefois, le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP montre un appauvrissement global sur l'ensemble des stations entre septembre et décembre (pour les stations Littoral Nord et Port Est) ou janvier (pour les stations RA et Large) (Fig. 1.3).

Le $\delta^{15}\text{N}$ est significativement et négativement corrélé aux précipitations et à la SST sur les quatre stations échantillonnées, et il est significativement et positivement corrélé à la Chl *a* sur les stations Port Est, Littoral Nord et Large (Tab. 1.4).

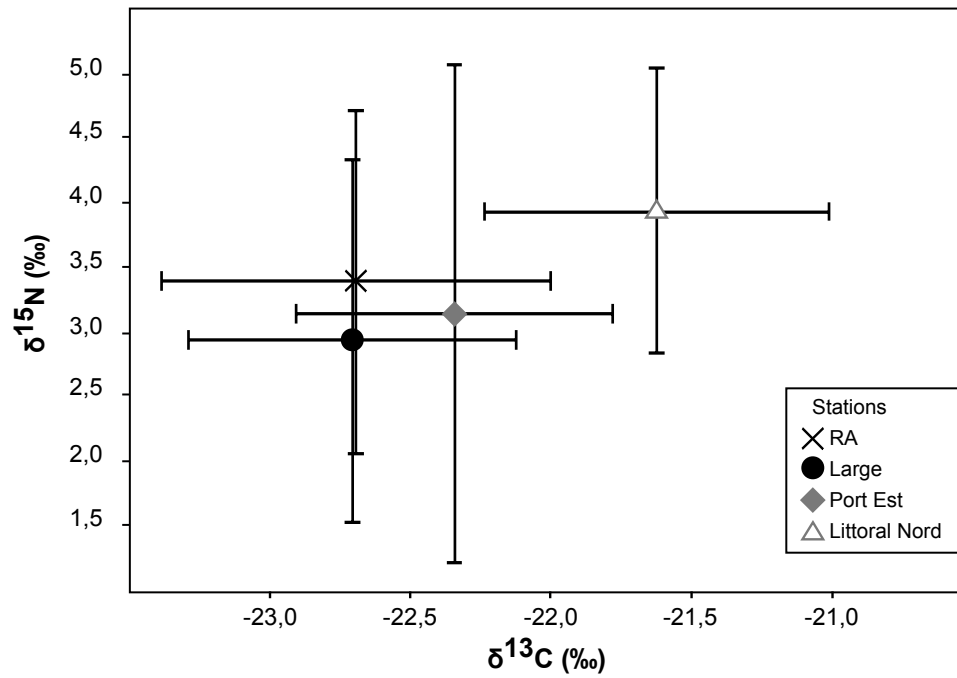


Fig. 1.2 – Ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de chaque station.

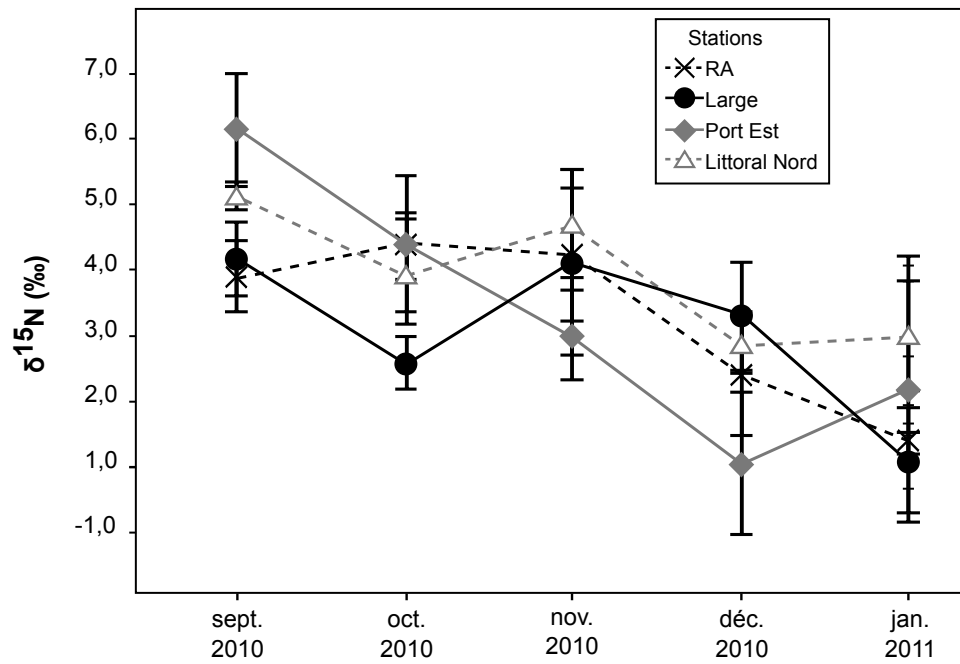


Fig. 1.3 – Valeurs moyennes mensuelles des ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) de la MOP sur chacune des stations.

Tab. 1.3 – Résultats des tests de corrélation de Pearson entre les ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et les rapports C:N de la MOP entre les chaque station (inter-station).

	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Rapport C:N
RA <i>versus</i> Port Est	$p = 0,47$ $r^2 = 0,186$	$p = 0,23$ $r^2 = 0,424$	$p = 0,31$ $r^2 = 0,326$
RA <i>versus</i> Littoral Nord	$p = 0,92$ $r^2 = 0,004$	$p = 0,10$ $r^2 = 0,629$	$p = 0,27$ $r^2 = 0,380$
RA <i>versus</i> Large	$p = 0,68$ $r^2 = 0,063$	$p = 0,18$ $r^2 = 0,488$	$p = 0,35$ $r^2 = 0,282$
Port Est <i>versus</i> Littoral Nord	$p = 0,61$ $r^2 = 0,096$	$p = 0,07$ $r^2 = 0,711$	$p = 0,72$ $r^2 = 0,049$
Port Est <i>versus</i> Large	$p = 0,76$ $r^2 = 0,036$	$p = 0,51$ $r^2 = 0,157$	$p = 0,74$ $r^2 = 0,042$
Littoral Nord <i>versus</i> Large	$p = 0,41$ $r^2 = 0,229$	$p = 0,17$ $r^2 = 0,519$	$p < 0,05$ $r^2 = 0,822$

3.2 Ratios isotopiques du carbone

L'ANOVA à deux facteurs indique un effet significatif de la station d'échantillonnage ($F = 18,13$; $p < 0,0001$), mais pas du mois d'échantillonnage ($F = 2,04$; $p = 0,10$). Il existe une interaction significative entre ces deux facteurs ($F = 3,32$; $p < 0,01$). La station Littoral Nord est en moyenne la plus enrichie en ^{13}C , tandis que la station RA est la plus pauvre (Tab. 1.1, Fig. 1.2). Le test *post-hoc* de Tukey appliqué sans distinction de mois d'échantillonnage indique que la station Littoral Nord est significativement enrichie par rapport aux stations Large, RA ($p < 0,0001$ dans les deux cas) et Port Est ($p = 0,01$) (Fig. 1.2). Lorsque le test *post-hoc* de Tukey est réalisé sur les données mensuelles, les résultats indiquent que la station Littoral Nord est significativement enrichie en ^{13}C par rapport aux trois autres stations uniquement en septembre ($p < 0,05$) et en octobre ($p < 0,001$) (Tab. 1.1, Fig. 1.4). Le test indique aussi pour le mois de janvier un appauvrissement significatif en ^{13}C de la station Large comparé aux stations Littoral Nord ($p < 0,05$) et Port Est ($p < 0,01$), ainsi qu'un enrichissement significatif de la station Port-Est comparé à la station RA ($p < 0,05$) (Tab. 1.1, Fig. 1.4).

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ montrent des évolutions temporelles différentes en fonction des stations (Fig. 1.4) et il n'existe aucune corrélation significative entre elles (Tab. 1.3). La MOP collectée au niveau

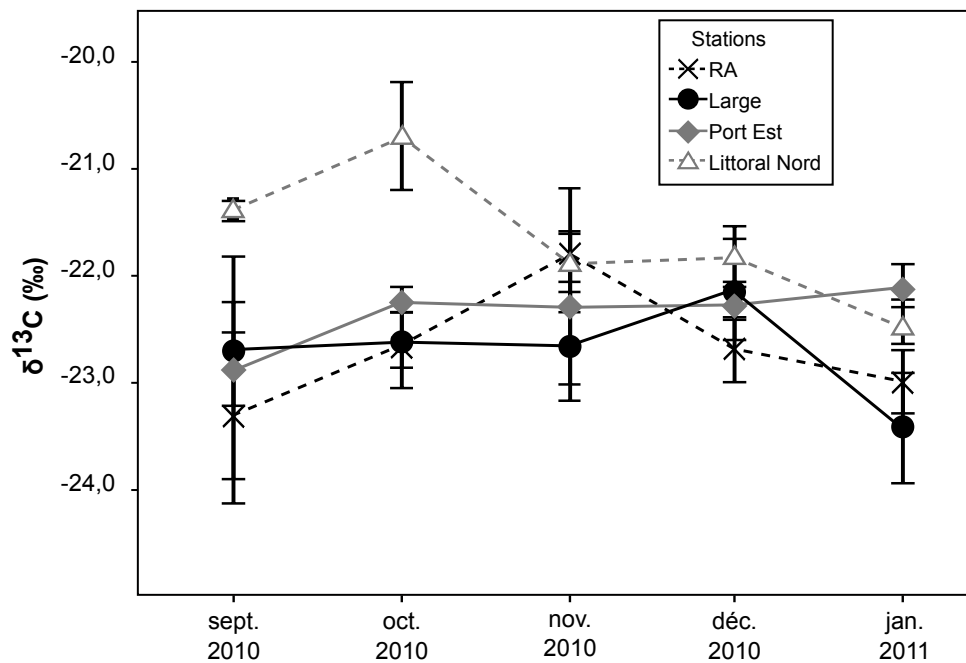


Fig. 1.4 – Valeurs moyennes mensuelles des ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de la MOP sur chacune des stations.

de la station Port Est reste relativement stable entre septembre et janvier, et les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ne diffèrent pas significativement entre les mois d'échantillonnage (Tab. 1.1, Fig. 1.4). Le $\delta^{13}\text{C}$ de la station Large est stable entre septembre et novembre, puis s'enrichit en ^{13}C en décembre pour s'appauvrir significativement en janvier (test *post-hoc* de Tukey: $p < 0,05$; Tab. 1.1, Fig. 1.4). Le $\delta^{13}\text{C}$ de la station RA s'enrichit en ^{13}C de septembre à novembre de façon significative (test *post-hoc* de Tukey: $p < 0,05$), puis s'appauvrit entre décembre et janvier (Tab. 1.1, Fig. 1.4). La station qui montre le plus de variabilité dans ses valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ est la station Littoral Nord, qui, après un enrichissement initial entre septembre et octobre, s'appauvrit jusqu'au mois de janvier (Tab. 1.1, Fig. 1.4). Le test *post-hoc* de Tukey indique que l'appauvrissement en ^{13}C du mois de janvier est significatif comparé à septembre ($p < 0,001$), octobre ($p < 0,0001$), novembre ($p < 0,05$) et décembre ($p = 0,01$), tandis que l'enrichissement du mois d'octobre est significatif comparé à septembre ($p < 0,01$), novembre ($p < 0,001$) et décembre ($p = 0,01$).

Le $\delta^{13}\text{C}$ de la station Littoral Nord est significativement corrélé à la SST (corrélation négative) et à la Chl *a* (positive) (Tab. 1.4).

Tab. 1.4 – Résultats des tests de corrélation de Pearson entre les ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et les rapports C:N de la MOP d'une part, et les températures de surface (SST), concentration en chlorophylle *a* (Chl *a*) et précipitations d'autre part, au sein de chaque station.

Station		SST	Chl <i>a</i>	Précipitations
RA	$\delta^{13}\text{C}$	$p = 0,81$ $r^2 = 0,005$	$p = 0,17$ $r^2 = 0,139$	$p = 0,63$ $r^2 = 0,019$
	$\delta^{15}\text{N}$	$p = 0,001$ $r^2 = 0,578$	$p = 0,08$ $r^2 = 0,239$	$p < 0,001$ $r^2 = 0,576$
	Rapport C:N	$p = 0,85$ $r^2 = 0,002$	$p = 0,17$ $r^2 = 0,138$	$p = 0,24$ $r^2 = 0,101$
	$\delta^{13}\text{C}$	$p = 0,19$ $r^2 = 0,125$	$p = 0,09$ $r^2 = 0,199$	$p = 0,60$ $r^2 = 0,023$
Port Est	$\delta^{15}\text{N}$	$p < 0,01$ $r^2 = 0,537$	$p = 0,001$ $r^2 = 0,692$	$p = 0,001$ $r^2 = 0,583$
	Rapport C:N	$p = 0,22$ $r^2 = 0,109$	$p = 0,13$ $r^2 = 0,161$	$p = 0,54$ $r^2 = 0,031$
	$\delta^{13}\text{C}$	$p < 0,001$ $r^2 = 0,645$	$p < 0,05$ $r^2 = 0,329$	$p = 0,83$ $r^2 = 0,003$
	$\delta^{15}\text{N}$	$p < 0,01$ $r^2 = 0,505$	$p < 0,01$ $r^2 = 0,457$	$p < 0,01$ $r^2 = 0,453$
Littoral Nord	Rapport C:N	$p < 0,05$ $r^2 = 0,319$	$p = 0,29$ $r^2 = 0,082$	$p = 0,24$ $r^2 = 0,101$
	$\delta^{13}\text{C}$	$p = 0,32$ $r^2 = 0,073$	$p = 0,75$ $r^2 = 0,008$	$p = 0,11$ $r^2 = 0,215$
	$\delta^{15}\text{N}$	$p = 0,01$ $r^2 = 0,406$	$p < 0,05$ $r^2 = 0,309$	$p < 0,05$ $r^2 = 0,322$
	Rapport C:N	$p = 0,01$ $r^2 = 0,434$	$p = 0,20$ $r^2 = 0,119$	$p < 0,001$ $r^2 = 0,680$

3.3 Rapport C:N

Les rapports C:N ne changent pas significativement entre les stations ($F = 1,87$; $p = 0,15$). Il existe par contre un effet du mois d'échantillonnage sur le rapport C:N ($F = 7,81$; $p < 0,0001$), et de l'interaction entre les deux facteurs ($F = 2,10$; $p < 0,05$). Le rapport C:N ne diffère entre les stations qu'au mois de janvier, où la station large possède un rapport C:N significativement plus élevé que la station Port-Est (test *post-hoc*: $p < 0,05$). Sur l'ensemble des stations, on observe une diminution globale entre septembre et novembre (RA, Large et Littoral Nord) ou décembre (Port Est), puis une

augmentation du rapport C:N jusqu'en janvier (Tab. 1.1, Fig. 1.5). Les différences dans le rapport C:N d'un mois à l'autre sont plus ou moins importantes en fonction de la station étudiée (Tab. 1.1, Fig. 1.5). Le test *post-hoc* de Tukey indique que le rapport C:N de la MOP au mois de janvier est significativement enrichi par rapport au mois de novembre pour la station Littoral Nord ($p < 0,01$), et la station Large montre aussi une différence significative entre le rapport C:N du mois de janvier comparé à septembre ($p < 0,05$), octobre et novembre ($p < 0,01$ dans les deux cas). Il existe une corrélation significative entre les stations Littoral Nord et Large (Tab. 1.3).

Les rapports C:N des stations Littoral Nord et Large sont significativement et positivement corrélé à la SST ainsi qu'aux précipitations pour la station Large (Tab. 1.4).

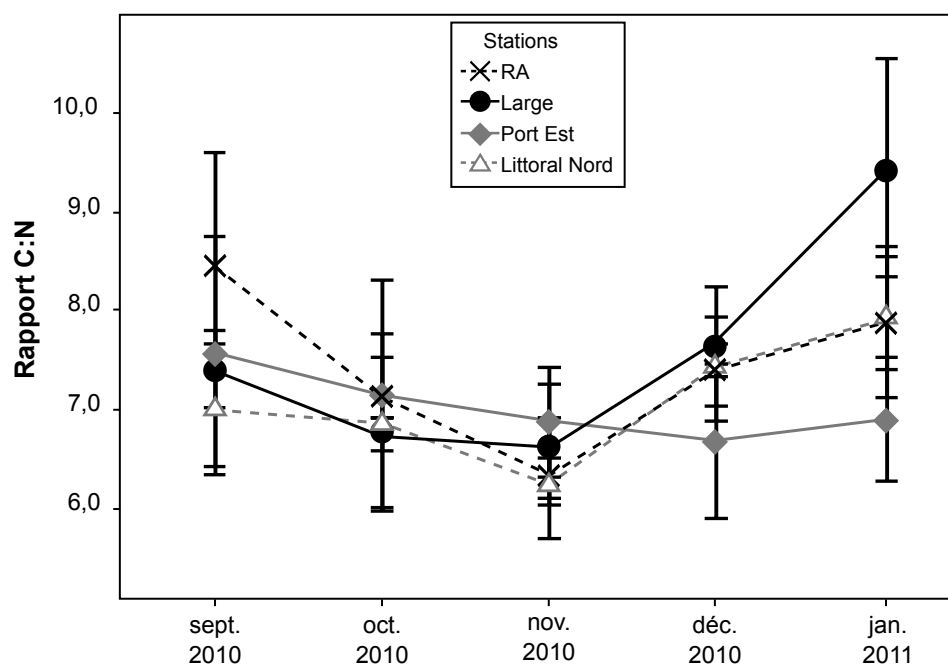


Fig. 1.5 – Valeurs moyennes mensuelles des rapports C:N de la MOP sur chacune des stations.

En résumé, on peut retenir que:

- Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP des quatre stations diffèrent peu les unes des autres et s'appauvrissent progressivement en ^{15}N entre septembre et décembre pour les stations Littoral Nord et Port Est et entre septembre et janvier pour les stations RA et Large.

- À l'inverse, entre septembre et janvier, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP n'évoluent pas de façon uniforme sur les quatre stations: elles s'enrichissent en ^{13}C de septembre à novembre pour s'appauvrir à nouveau jusqu'en janvier sur la station RA, et ne changent pas ou peu au cours du temps sur les

stations Port Est et Large, à l'exception d'un appauvrissement marqué en janvier sur cette dernière. La station Littoral Nord est quant à elle particulièrement enrichie en ^{13}C en septembre et octobre comparé à novembre à janvier sur cette même station, et comparé aux autres stations sur l'ensemble de la période d'échantillonnage.

- Le rapport C:N diminue légèrement entre septembre et novembre pour ensuite augmenter progressivement jusqu'au mois de janvier sur toutes les stations sauf Port Est dont le rapport C:N change peu au cours du temps.

4 Discussion

4.1 Ratios isotopiques de l'azote

Globalement, dans la Baie de La Possession, les stations ne présentent pas de différences marquées des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ mesurées dans la MOP. Pourtant, le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP peut varier spatialement à petite échelle (de l'ordre du km) (ex: Wada et al. 1993).

Si les stations ne diffèrent pas significativement entre elles, elles montrent toutes un appauvrissement en ^{15}N de la MOP au cours du temps, pour atteindre une valeur de $\delta^{15}\text{N}$ minimum en décembre (stations Littoral Nord et Port Est) ou janvier (stations RA et Large), c'est-à-dire pendant la saison estivale caractérisée par une température et des précipitations plus élevées. Quatre hypothèses pourraient expliquer cet appauvrissement en saison chaude:

(1) Le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP est significativement et positivement corrélé à la SST sur les quatre stations, et négativement corrélé avec la Chl *a* (sauf sur la station RA). L'augmentation de la SST et la diminution de l'action des vents à mesure que l'on avance dans la saison chaude provoque une stratification plus forte et un approfondissement de la thermocline, ce qui entraîne une diminution de la diffusion des nutriments des couches de profondeur vers la surface (Dandonneau & Gohin 1984, McGillicuddy et al. 1998). Si les apports en NO_3^- des profondeurs diminuent donc en saison chaude, la baisse de l'activité photosynthétique qui en découle peut toutefois résulter en une diminution de l'utilisation des ions NO_3^- par rapport aux apports en NO_3^- . En conséquence, le $\delta^{15}\text{N}$ du NO_3^- devrait progressivement s'appauvrir en ^{15}N et donc entraîner un appauvrissement général en ^{15}N des producteurs primaires (Altabet & François 1994, Savoye et al. 2003). Toutefois, la production primaire en milieu tropical oligotrophique est probablement limitée par la concentration en azote, ce qui implique que l'assimilation (et la régénération) du DIN est un processus complet qui n'induit pas de fractionnement et le $\delta^{15}\text{N}$ des producteurs primaires devrait être similaire à celui de la source d'azote utilisée (Saino & Hattori 1980, Wada & Hattori 1991).

(2) Une seconde hypothèse serait l'effet des précipitations à la fin de la période d'échantillonnage. Les $\delta^{15}\text{N}$ des MOP et DIN terrestres sont difficiles à prédire puisqu'ils dépendent essentiellement de la couverture végétale et de l'activité humaine sur l'ensemble du bassin versant. La MOP peut être enrichie en ^{15}N par apport de MOP allochtone ou assimilation de DIN provenant du bassin versant et enrichis en ^{15}N par l'activité microbienne dans les stations d'épuration et fosses septiques (nitrification et dénitrification), et la volatilisation de NH_3 (Heaton 1986). Par définition, l'impact de ces enrichissements issus des rivières serait plus important à proximité de la côte qu'au large (Montoya, 2007). Cabana & Rasmussen (1996) montrent que le $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires n'augmente significativement qu'au-delà d'une densité de population d'environ $50 \text{ habitants.km}^{-2}$. Nous n'avons pas échantillonné la MOP en rivière dans le bassin versant, mais avec une densité moyenne de $222 \text{ habitants.km}^{-2}$ (source: INSEE - recensements de population 1999 et 2006), la MOP et le DIN des eaux drainées vers la Baie de La Possession devraient être relativement enrichis en ^{15}N (Cabana & Rasmussen 1996).

(3) Le $\delta^{15}\text{N}$ du DIN des eaux de surface est aussi sensible à la fixation de N_2 par les organismes diazotrophes, puisque celle-ci produit de la matière organique appauvrie en ^{15}N par rapport à une production basée sur des nitrates issus des eaux profondes (Wada et al. 1975, Carpenter et al. 1997, Montoya et al. 2002). De nombreuses cyanobactéries, autres bactéries et archées vivant à l'état libre ou de façon endosymbiotique sont capables d'utiliser l'azote atmosphérique comme substrat pour leur croissance ce qui explique le fait qu'elles puissent être particulièrement abondantes dans les environnements oligotrophes (Carpenter & Capone 2008). Les plus connues sont les cyanobactéries coloniales appartenant au genre *Trichodesmium* et dont le $\delta^{15}\text{N}$ varie entre -1 et -2‰ (Carpenter et al. 1997, Montoya et al. 2002), et les cyanobactéries vivant de façon endosymbiotique au sein des diatomées (et possédant un $\delta^{15}\text{N}$ d'environ -1‰; Montoya et al. 2002). Dans l'océan Indien, peu d'études ont essayé de caractériser l'importance de la diazotrophie (à l'exception des côtes africaines à proximité du Kenya et des côtes Indiennes; Luo et al. 2012). Toutefois, il semblerait que La Réunion soit concernée par le bloom de cyanobactéries qui se développe chaque année dans le sud-ouest de l'océan Indien au sud-est de Madagascar en janvier-février, et qui persiste dans le bassin de Madagascar jusqu'au mois d'avril (Poulton et al. 2009, Raj et al. 2010).

(4) Une dernière hypothèse serait que les producteurs primaires présents dans la MOP consomment une source d'azote différente durant l'été. Durant la saison fraîche, la baisse de la SST et le brassage plus important des eaux de surface par les houles australes favoriseraient les remontées de nutriments vers la surface (Dandonneau & Gohin 1984, McGillicuddy et al. 1998). Selon cette hypothèse, en réponse à la diminution de la disponibilité en nitrates avec l'augmentation de la SST en saison chaude, les

producteurs primaires dépendraient de plus en plus de l'ammonium reminéralisé. Cet ammonium, issu de l'excrétion des organismes ammonotéliques (zooplancton, poissons), est appauvri en ^{15}N comparé au substrat catabolisé (Checkley & Entzeroth 1985, Macko et al. 1986, Altabet 1988). De plus, le fractionnement lors de l'assimilation du DIN par les producteurs primaires est plus important pour l'ammonium que pour les nitrates (Waser et al. 1998). Ceci résulte en un appauvrissement progressif en ^{15}N du pool résiduel d'azote dans les eaux de surface (Checkley & Miller 1989) qui pourrait expliquer l'appauvrissement au cours du temps du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP dans la Baie de La Possession.

Les deux dernières hypothèses sont les plus séduisantes, et il n'est pas possible de déterminer laquelle est la plus probable avec les données que nous possédons actuellement.

L'écart entre le $\delta^{15}\text{N}$ minimum et maximum au cours du temps sur chaque station est important, allant de 2,3‰ (Littoral Nord) à 5,1‰ (Port Est). Les variations temporelles des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP sont susceptibles d'être transférées vers les prédateurs que sont les poissons dans le réseau trophique pélagique, mais aussi benthique si la matière organique sédimentaire est couplée à la MOP issue de la colonne d'eau (Kline 1999, Sherwood & Rose 2005). Prenons le cas du pêche cavale (*Selar crumenophthalmus*), qui réalise des cycles annuels au sein de la baie, avec la succession de phases de recrutement (de novembre à avril), de croissance et de migration/mortalité (au mois de novembre suivant) (Tessier 2005b, Roos et al. 2007). Si ces variations temporelles à la base du réseau trophique pélagique suivent un cycle annuel, alors cela pourrait influencer l'évolution temporelle de la composition en $\delta^{15}\text{N}$ des muscles de poisson. Cette variation temporelle du signal isotopique à la base du réseau trophique pourrait influencer les conclusions tirées de l'analyse des variations du régime alimentaire, attribuées en premier lieu à l'ontogénie (cf. Partie I – Chapitre 3). Il est donc important d'identifier les sources exactes des variations dans la MOP, notamment: (1) en analysant l'évolution du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP sur l'ensemble des mois de l'année et si possible plusieurs années consécutives afin de détecter s'il s'agit d'un cycle annuel, et d'identifier la présence potentielle d'autres variations, (2) en analysant les ratios isotopiques des sources potentielles de matière organique qui pourraient se mélanger à la MOP de la baie (ex: MOP en rivière), (3) en mesurant le $\delta^{15}\text{N}$ du DIN des différentes sources potentiellement utilisées par les producteurs primaires (ex: DIN autochtone, de rivière, ou issu des effluents de la centrale de traitement des eaux usées au port). Par ailleurs, les avancées en génétique moléculaire permettent aujourd'hui d'identifier la présence de diazotrophes et de les quantifier (Carpenter & Capone 2008).

4.2 Ratios isotopiques du carbone

De nombreux auteurs ont observé un enrichissement en ^{13}C de la valeur du carbone de la MOP entre les eaux du large et la côte (ex: Kaehler et al. 2000, Hill et al. 2006, Kolasinski et al. 2012), et celui-ci peut avoir trois explications principales. La première réside dans le fait que les eaux du large sont appauvries en ^{13}C de 5‰ en moyenne comparé aux eaux côtières (France 1995). Le taux de diffusion du CO_2 dissous à travers la paroi cellulaire est limité chez les algues benthiques qui possèdent une « couche limite de diffusion » (*diffusive boundary layer*) plus importante que les algues pélagiques qui sont sujettes à plus de perturbations, ce qui provoque une discrimination plus faible du ^{13}C chez les algues benthiques (France 1995). Dans l'archipel du Prince Edward, les laminaires sont enrichies d'environ 10‰ comparé à la MOP totale, et la MOP côtière est enrichie d'environ 1‰ comparé à la MOP du large (Kaehler et al. 2000). En Afrique du Sud, un gradient est aussi observé dans le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP entre la côte et le large, la MOP étant progressivement influencée par le $\delta^{13}\text{C}$ des détritiques de macroalgues benthiques à mesure que l'on s'approche de la côte (Hill et al. 2006). Une autre explication de l'enrichissement du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP entre le large et la côte peut être une plus forte productivité phytoplanctonique à proximité des côtes (Cherel & Hobson 2007, Graham et al. 2010, Kolasinski et al. 2012). Ainsi, dans l'archipel des Kerguelen, il existe des différences dans les $\delta^{13}\text{C}$ d'échantillons de sang de différentes espèces de manchots en fonction de leur zone d'alimentation, les manchots se nourrissant près des côtes étant plus enrichis en ^{13}C par rapport aux espèces qui se nourrissent plus au large (Cherel & Hobson 2007). Enfin, un apport de matière organique d'origine terrestre peut à l'inverse provoquer un appauvrissement ou un enrichissement en ^{13}C de la MOP selon le type de détritiques présent dans la MOP (plante en C_3 , plante en C_4 ; Gannes et al. 1998, Brito et al. 2006), mais aussi de l'activité anthropique dans le bassin versant (Lamb & Swart 2008).

Dans la Baie de La Possession, le $\delta^{13}\text{C}$ du point Littoral Nord est significativement enrichi comparé aux stations Port Est, RA et Large. En résumé, l'enrichissement en ^{13}C de la station Littoral Nord peut donc avoir trois explications:

- (1) apport de plantes ou de détritiques de plantes en C_3 d'origine terrestre (Gannes et al. 1998) ou benthique (France 1995),
- (2) augmentation de la productivité (Laws et al. 1995),
- (3) remise en suspension de matière organique d'origine benthique sédimentaire ou fixée (algues) (France 1995).

L'hypothèse de l'apport de plantes ou de détritiques de plantes terrestres peut être écartée compte tenu du rapport C:N. Dans la Baie de La Possession, les rapports C:N ne diffèrent pas significativement entre les stations, or si la station Littoral Nord était influencée par des apports d'origine terrestre,

son rapport C:N devrait être plus élevé que celui des autres stations. En effet, un enrichissement en matière organique d'origine terrestre est généralement signe de présence de plantes terrestres, dont le rapport C:N est lui-même élevé par rapport à la matière organique marine (Andrews et al. 1998, Kendall et al. 2001), même après dégradation par les micro-organismes (Lehmann et al. 2002). Or, les rapports C:N des différentes stations ne diffèrent pas significativement, et sont globalement $< 9,4$, signe de l'absence ou d'une contribution négligeable de matériel biologique d'origine terrestre. De la même façon, la contamination par des macrophytes benthiques semble exclue car leur rapport C:N est significativement plus élevé que celui de la MOP (ex: Josselyn & Mathieson 1980). Par ailleurs, la présence de macrophytes benthiques (ex: herbier) n'a jamais été rapportée dans la zone (Pinault 2010). Aussi, le faible rapport C:N de la MOP du Littoral Nord indique qu'elle est d'origine marine et relativement fraîche. Dans le cas de l'hypothèse (2), une augmentation de la productivité pourrait être possible par apport de nutriments dû à des résurgences ou à apports des ravines qui influenceraient plus le littoral Nord que les autres stations. Toutefois, bien que le $\delta^{13}\text{C}$ de la station Littoral Nord évolue de façon significative avec les précipitations, le $\delta^{13}\text{C}$ du DIC est négativement corrélé à la salinité (Fogel et al. 1992, Riera & Richard 1996, Fry 2002), et est appauvri en ^{13}C en rivière en comparaison du DIC marin du fait de la reminéralisation bactérienne de matière organique d'origine terrestre végétale (Mook & Tan 1991) ou anthropique (Lamb & Swart 2008). Ceci impliquerait un possible appauvrissement en ^{13}C de la MOP. De plus, si l'enrichissement en ^{13}C s'expliquait par une augmentation de la productivité par les apports des ravines, cela se produirait plus probablement en décembre-janvier, quand les précipitations sont les plus fortes. L'hypothèse la plus probable est celle d'un enrichissement de matière organique d'origine benthique (3), soit par apport de macroalgues fixées sur les blocs rocheux à proximité, soit par la remise en suspension de microphytobenthos (MPB), tous deux théoriquement enrichis en ^{13}C (France 1995). La plus faible profondeur au niveau de la station Littoral Nord (~ 10 m, tandis que les autres stations se trouvent à au moins 25 m de profondeur) pourrait en effet induire une plus grande productivité du MPB du fait d'une meilleure pénétration de l'énergie lumineuse jusqu'aux fonds sableux. La remise en suspension de matériel sédimentaire est un processus physique commun en milieu côtier (Tengberg et al. 2003) et ceci contribue au transport de matière organique du compartiment benthique vers la colonne d'eau (Hopkinson 1985). Dans la Baie de La Possession, il est probablement dû au remaniement sédimentaire occasionné par l'impact des courants orbitaux de houle qui concernent principalement les profondeurs inférieures à 15 m (Pinault & Nicet 2008). Par ailleurs, la masse de matière organique chargée sur les filtres indique un enrichissement graduel du large vers la côte, et les échantillons du Littoral Nord étaient les plus chargés, bien que le test *post-hoc* appliqué aux masses de matière par filtre n'indique une différence

significative qu'entre les stations Littoral Nord et Large (Test de Kruskal-Wallis: $H = 15,79$; $p = 0,001$, test *post-hoc*: $p = 0,001$). Le $\delta^{13}\text{C}$ de la station Littoral Nord est particulièrement enrichi durant les mois de septembre et octobre, et les filtres analysés montrent aussi une masse plus importante de matière organique durant ces deux mois par rapport aux autres stations. Le fait que l'enrichissement en ^{13}C de la station côtière Littoral Nord soit plus prononcé en septembre et en octobre, soit à la fin de l'hiver austral quand les houles pénètrent plus activement dans la Baie de La Possession (Tessier 2005b) conforte cette hypothèse. L'inversion de la direction du courant côtier dans la Baie de La Possession entre marée haute (contre-courant de direction nord-est présent près de la côte) et marée basse (eaux côtières orientées vers l'ouest) (Troadec 1991) est un élément supplémentaire qui est susceptible de provoquer des frictions à l'interface eau-sédiment et donc une resuspension de matière organique sédimentaire.

Les $\delta^{13}\text{C}$ de toutes les stations n'évoluent pas de façon identique au cours du temps. La station qui montre les différences les plus marquées d'un mois sur l'autre est la station Littoral Nord. Comme indiqué précédemment, l'enrichissement observé en ^{13}C de la MOP en septembre et octobre sur cette station est probablement dû à une remise en suspension de la matière organique benthique durant la période hivernale. La station RA est la seconde station qui montre le plus de variabilité. Son $\delta^{13}\text{C}$ s'enrichit en ^{13}C de septembre à novembre, puis s'appauvrit à nouveau jusqu'en mars, et cette évolution est négativement corrélée avec l'évolution du rapport C:N. Une corrélation négative entre $\delta^{13}\text{C}$ et le rapport C:N est généralement interprétée comme un signe de l'existence d'un gradient de mélange entre phytoplancton marin et MOP terrestre, cette dernière étant appauvrie en ^{13}C et enrichie en éléments carbonés lorsqu'elle est dominée par des résidus de plantes en C_3 (Josselyn & Mathieson 1979, Andrews et al. 1998, Gannes et al. 1998). Bien que l'on ne puisse pour le moment pas expliquer l'enrichissement en ^{13}C de septembre à novembre sur la station RA, cette tendance ne peut pas être interprétée comme un effet de l'augmentation des précipitations durant ces trois mois puisque celle-ci se traduirait par une augmentation des apports de DIC terrestres appauvri en ^{13}C et donc un appauvrissement en ^{13}C de la MOP côtière et non un enrichissement de celle-ci. En revanche, l'appauvrissement en ^{13}C de la MOP concomitant avec l'enrichissement du rapport C:N entre novembre et janvier sur cette station peut effectivement s'expliquer par l'apport progressif de détritiques de plantes en C_3 . De la même façon, l'inflexion du ratio $\delta^{13}\text{C}$ en janvier sur les stations Littoral Nord et Large associé à l'enrichissement du rapport C:N sur ces mêmes stations peuvent être le signe d'un apport de détritiques de plantes en C_3 . En effet, le phytoplancton en milieu marin tropical possède un ratio isotopique compris entre -18 et -22‰ (Fontugne & Duplessy 1981, Goericke & Fry 1994) et les valeurs plus négatives sont probablement signe d'une contamination par du matériel terrestre (Gannes et al. 1998). Dans le cas

de la station Large les détritiques de plantes en C_3 pourraient s'expliquer par l'influence des panaches turbides apportés par la Rivière des Galets. Lors des fortes pluies, une importante activité de décharge des eaux provenant de l'Étang de Saint-Paul et de la Rivière des Galets se fait dans la baie de Saint-Paul (Potin 2009). En plus d'un apport de MOP terrestre, les fronts turbides générés par la rencontre entre les eaux riches et turbides des rivières et les eaux claires mais pauvres océaniques favorisent la production phytoplanctonique (Potin 2009).

Le fait que le $\delta^{13}\text{C}$ ne soit pas corrélé avec la SST et la Chl *a* implique que (1) la concentration en CO_2 dissout ne varie pas suffisamment au cours de la période d'échantillonnage pour que le DIC devienne limitant; (2) l'évolution de la productivité (ici avec pour proxy la Chl *a*) ne modifie pas le $\delta^{13}\text{C}$ du DIC. Le manque de tendance claire dans l'évolution temporelle des $\delta^{13}\text{C}$ peut être liée aux phénomènes d'intégration de l'azote. Par exemple, lorsque le phytoplancton exploite de l'ammonium il tend à assimiler des ions bicarbonates (HCO_3^-) préférentiellement au CO_2 dissout (Dehairs et al. 1997). Or, le $\delta^{13}\text{C}$ du HCO_3^- est enrichi comparé au CO_2 dissout, et l'assimilation du premier implique une discrimination plus faible du ^{13}C comparé au CO_2 dissout (Dehairs et al. 1997). Les *Trichodesmium*, des cyanobactéries qui peuvent présenter des abondances importantes en milieu subtropical et tropical (ex: sud-ouest de l'océan Indien en été; Raj et al. 2010), possèdent un $\delta^{13}\text{C}$ enrichi en ^{13}C ($-12,9\%$ Carpenter et al. 1997) relativement au phytoplancton marin. En parallèle, la MOP et le DIC des eaux drainées par les rivières sont généralement appauvris en ^{13}C (Fogel et al. 1992, Fry 2002). Ainsi, les variations du $\delta^{13}\text{C}$ sur les stations est en partie dépendant du mécanisme d'intégration de l'azote par les producteurs primaires/organismes autotrophes, et dont on ne sait lequel prime sur chacune des stations.

5 Conclusion

Dans la Baie de La Possession, les ratios isotopiques du carbone et de l'azote dans la MOP montrent des variations spatiales faibles voire nulles, à l'exception de la station Littoral Nord où des événements de resuspension de matériel sédimentaire peuvent modifier le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP en hiver. De façon surprenante, la MOP s'appauvrit significativement en ^{15}N entre septembre et janvier, la différence entre les valeurs minimum et maximum sur une même station pouvant atteindre les 5‰. Une telle variabilité dans le $\delta^{15}\text{N}$ est surprenante en milieu tropical où il est généralement considéré que la faible variabilité dans les paramètres environnementaux (SST, production primaire) entraînerait une faible variabilité dans les ratios isotopiques (Tamelander et al. 2009). Un échantillonnage des sources potentielles de matière composant la MOP de la baie est une étape nécessaire afin de mieux comprendre l'évolution des ratios isotopiques, et il serait judicieux de coupler l'utilisation des isotopes stables à

d'autres outils analytiques comme les analyses des acides gras par exemple. En effet, la composition spécifique du phytoplancton pourrait aussi jouer un rôle non négligeable dans les valeurs isotopiques. L'analyse des acides gras permettrait notamment de trancher quant à la présence de matériel allochtone d'origine terrestre dans la MOP (Sargent et al. 1987, Spilmont et al. 2009).

Les résultats de cette étude mettent en évidence la nécessité de prendre en compte les variations temporelles de la MOP à la base du réseau trophique en milieu tropical lorsque les isotopes stables sont utilisés comme indicateurs des zones d'alimentation ou dans le calcul du niveau trophique.

Chapitre 2

Utilisation combinée des contenus stomacaux et des isotopes stables pour l'étude du régime alimentaire et de la ségrégation des niches trophiques entre trois espèces de poissons d'intérêt commercial associées à des récifs artificiels

Une partie de chapitre a fait l'objet d'une publication (Annexe A): Mablouké C., Kolasinski J., Potier M., Cuvillier A., Potin G., Bigot L., Frouin P., Jaquemet S. (*in press*) Feeding habits and food partitioning between three commercial fish associated to artificial reefs in a tropical coastal environment. *African Journal of Marine Science*.

1 Introduction

Les récifs artificiels (RA) sont des outils de gestion des ressources marines de plus en plus utilisés à de nombreuses fins (protection de zones riches et sensibles menacées par le chalutage illégal, création d'habitats en vue d'augmenter la biomasse locale en poissons...) (Bohnsack & Sutherland 1985, Gérard

et al. 2008). Les RA immergés dans la Baie de La Possession ont été colonisés dès les premières semaines après l'installation des structures en 2003 principalement via le recrutement de juvéniles (Tessier 2005a). La majorité des espèces observées autour des RA possèdent un intérêt commercial (> 75% de la biomasse totale en poissons – Pinault 2010). Le ti jaune *Lutjanus kasmira* et le beauclaire *Priacanthus hamrur* constituent la plus grande densité de poissons démersaux autour de ces RA (Tessier 2005b, Pinault 2010). De plus, les structures artificielles ont un effet très attractif sur le pêche cavale *Selar crumenophthalmus* (Tessier 2005a, 2005b, Pinault 2010). La densité élevée de poissons autour des RA contraste avec la faible densité et diversité spécifique (et fonctionnelle) de la macrofaune benthique (constituant des proies potentielles) dû au remaniement sédimentaire causé par les courants orbitaux de houle près du fond (Pinault & Nicet 2008, Pinault 2010) et à la faible diversité des habitats et microhabitats benthiques (Troadek 1991, Pinault 2010). Une limitation des ressources peut augmenter la compétition intra- et interspécifique et affecter la survie et la valeur sélective (*fitness*) des populations de poissons, jouant ainsi un rôle essentiel sur la dynamique des populations (Jones 1987, Ward et al. 2006). En réponse à une faible disponibilité en proies, la théorie prédit que les populations de poissons tendraient à augmenter leur diversité alimentaire, augmentant ainsi la taille de leur niche trophique (Svanback & Bolnick 2007). En parallèle, les poissons diminueraient la compétition interspécifique (Zaret & Rand 1971, Schoener 1982, Pianka 1988), traduit par un non-recouvrement des niches trophiques. En effet, une forte compétition trophique pour des proies peu abondantes peut avoir un impact négatif sur la croissance des juvéniles et leur survie.

L'analyse des contenus stomacaux et les ratios isotopiques du carbone du muscle dorsal de *L. kasmira*, *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* sont utilisés dans la présente étude pour:

(1) Décrire le régime alimentaire des trois espèces dans la Baie de La Possession.

(2) Décrire les caractéristiques de leurs niches trophiques. Si la niche est relativement large (pas de spécialisation sur une catégorie de proies), la question est de comprendre si la diversité trophique passe par une diversification alimentaire à l'échelle individuelle (la population est généraliste et formée d'un ensemble d'individus spécialistes) ou à l'échelle de la population (tous les individus possèdent le même régime alimentaire généraliste).

(3) Tester la présence d'un recouvrement alimentaire (et donc potentiellement de compétition trophique) des niches trophiques des trois espèces de poissons.

Du fait du manque de ressources alimentaires dans la baie, nous avons initialement supposé que les populations de poissons seraient généralistes (Svanback & Bolnick 2007) tout en évitant autant que possible la compétition trophique (Zaret & Rand 1971, Pianka 1988).

2 Matériels et méthode

2.1 Échantillonnage

Entre 37 (*L. kasmira*) et 76 (*S. crumenophthalmus*) estomacs ont été analysés (Tab. 2.2). Tous les individus sont des juvéniles (Premalatha 1997, Roos et al. 2007) à l'exception de *L. kasmira* chez qui 27,0% des individus sont plus grands que la longueur à première maturité reportée par Rangarajan (1971). Autour des RA, les *L. kasmira* mesurent généralement entre 40 et 150 mm *LS* (Longueur Standard), bien que des individus de taille supérieure puissent être occasionnellement observés (Tessier 2005a).

Trente échantillons de chaque espèce de poisson ont été aléatoirement sélectionnés pour l'analyse des ratios isotopiques. Toutefois, huit échantillons de *P. hamrur* et un de *S. crumenophthalmus* ont été perdus au cours des analyses isotopiques et n'apparaissent donc pas dans la suite de cette étude. Aucune correction mathématique n'a été appliquée pour corriger l'effet potentiel des lipides sur les ratios isotopiques du carbone puisque les poissons possèdent des rapports C:N < 3,5, en accord avec une faible contenance en lipides des tissus musculaires (Post et al. 2007).

2.2 Analyses des données

Pour estimer la contribution des différentes catégories de proies au régime alimentaire des poissons, les indices de fréquence d'occurrence (%*OC*), le pourcentage d'abondance moyen (%*MN*) et le pourcentage moyen en masse (%*MW*) ont été utilisés. Les pourcentages d'estomacs vides (%*ES*) et indices de réplétion (R_i) ont aussi été calculés pour chaque espèce.

Les tailles des niches trophiques à l'échelle de la population (*TNW*), ainsi que le degré de spécialisation individuelle (*WIC/TNW*) ont été calculés.

L'indice de Morisita-Horn (C_{mh}) a été employé afin de déterminer le degré de recouvrement entre les niches trophiques de *L. kasmira*, *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus*.

Les caractéristiques de la niche isotopique des trois espèces ont été étudiées à l'aide des indices de Layman et al. (2007):

- le SEA_c est un calcul de la taille totale de la niche isotopique;
- les indices CR (gamme de valeurs de $\delta^{13}C$) et NR (gamme de valeurs de $\delta^{15}N$) sont des mesures de diversité trophique en termes de sources de matière et de niveaux trophiques exploités respectivement;
- la distance au centroïde (CD) est aussi un indicateur de la diversité trophique au sein de la population, mais qui dépend notamment de la distance entre les individus au sein de l'espace bivarié $\delta^{13}C - \delta^{15}N$;

- le *MNND* est le calcul de la plus proche distance entre les individus dans l'espace $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$ et donc une mesure de spécialisation individuelle. L'écart-type associé au *MNND*, le *SDNND*, est quant à lui un indicateur de la régularité de la distribution des groupes d'individus dans l'espace $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$.

Des analyses de variance à un facteur ANOVA (ou un test de Kruskal-Wallis pour les distributions non-normales) suivis de tests de comparaisons multiples de Tukey (ou de la fonction `kruskalmc` du package *pgirmess* pour les distributions non normales – Giraudoux 2012) ont été utilisés pour tester les différences dans les indices alimentaires et dans les compositions isotopiques entre les espèces de poissons.

Les tests statistiques ont été effectués sous R (*R development core team*, www.r-project.com). Tous les calculs sur les niches isotopiques ont été effectués grâce au package SIAR (Parnell & Jackson 2011). Pour identifier les différences significatives dans les *SDNND* (déviations standard de *NND*), les différences entre les variances associées au *MNND* ont été testées grâce au test de Bartlett.

Le degré de significativité pour l'ensemble des tests statistiques est établi à $p < 0,05$.

Les détails de l'échantillonnage et du traitement (non statistique) des échantillons et des données se trouvent dans le chapitre « Matériel et Méthodes » de cette thèse.

3 Résultats

3.1 Composition du régime alimentaire

L. kasmira se nourrit principalement de larves de poissons, mais le degré de digestion avancé des larves n'a pas permis une identification taxonomique plus poussée (Tab. 2.1). Les crustacés décapodes (larves de crabes et crevettes) arrivent en second et les gastéropodes sont le troisième type de proies le plus important, suivis de près par les céphalopodes (Tab. 2.1). Lorsque tous les organismes benthiques sont regroupés, ils représentent $6,2 \pm 14,7\%$ et $4,7 \pm 17,2\%$ du régime alimentaire en termes de biomasse et de nombre de proies respectivement, et ils sont présents dans 14,8% des estomacs.

Tous les individus appartenant à l'espèce *P. hamrur* se nourrissent de crustacés. Les stomatopodes dominent en termes de biomasse, mais les décapodes sont dominants en nombre et en fréquence (Tab. 2.1). Environ 2/3 de ces décapodes sont des larves de crabes et le reste est constitué de crevettes (dont des larves de *Enoplometopus sp.*). Les poissons constituent le second type de proies, et 1/3 sont des larves (Tab. 2.1). Les poissons identifiés appartiennent à des familles diverses (Acanthuridae, Apogoniae, Diodonhidae, Gobiidae, Holocentridae, Lutjanidae, Pomacentridae, Priacanthidae, Ptereleotridae et Synodontidae), bien que la majorité des poissons n'a pu être identifiée (Tab. 2.1). Les

céphalopodes sont troisièmes en importance, suivis de près par les gastéropodes (Tab. 2.1).

Tab. 2.1 – Pourcentage représenté par chaque type de proie en nombre (%*MN*), masse (%*MW*) et en occurrence (%*OC*) dans le régime alimentaire de *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* et *Selar crumenophthalmus*. Les valeurs indiquées pour les %*MN* et %*MW* sont les moyennes \pm écarts-types.

Poissons species	Prey	% <i>MN</i>	% <i>MW</i>	% <i>OC</i>
<i>L. kasmira</i>	Crustacea	30,87 \pm 39,25	20,72 \pm 35,93	48,15
	Decapoda	16,95 \pm 29,56	7,94 \pm 20,44	37,04
	Stomatopoda	2,47 \pm 12,83	3,13 \pm 16,28	3,70
	Crustacea NI	11,45 \pm 28,79	9,65 \pm 27,77	18,52
	Poissons	42,39 \pm 47,87	47,60 \pm 48,15	59,26
	Cephalopoda	2,58 \pm 8,34	3,54 \pm 12,05	11,11
	Octopoda*	0,62 \pm 3,21	0,76 \pm 3,95	3,70
	Calmars	1,43 \pm 4,32	1,86 \pm 6,00	11,11
	Cephalopoda NI	0,53 \pm 2,75	0,93 \pm 4,81	3,70
	Gastropoda	5,11 \pm 15,42	4,09 \pm 12,89	14,81
	Neogastropoda	1,85 \pm 9,62	1,85 \pm 9,62	3,07
	Gastropoda NI	3,26 \pm 12,56	2,24 \pm 9,07	11,11
	Mollusques NI	0,90 \pm 3,48	2,55 \pm 10,31	7,41
	Polychaetes	1,11 \pm 5,77	0,62 \pm 3,21	3,70
	Canalipalpata	0,37 \pm 1,92	0,41 \pm 2,14	3,70
	Polychaetes NI	0,74 \pm 3,85	0,21 \pm 1,07	3,70
	NI	17,04 \pm 36,57	20,87 \pm 40,02	22,22
<i>P. hamrur</i>	Crustacea	69,59 \pm 23,30	64,95 \pm 29,36	100,00
	Decapoda	40,31 \pm 26,37	30,09 \pm 25,06	91,67
	Stomatopoda	26,31 \pm 19,78	31,44 \pm 23,24	80,56
	Crustacea NI	1,08 \pm 4,47	3,43 \pm 15,25	16,67
	Poissons	11,99 \pm 15,72	19,03 \pm 20,98	61,11
	Aulopiformes	0,28 \pm 1,67	0,50 \pm 2,97	2,78
	Beryciformes	0,81 \pm 3,42	0,92 \pm 3,83	5,56
	Perciformes	2,13 \pm 5,03	5,82 \pm 13,18	22,22
	Tetraodontiformes	0,11 \pm 0,64	0,46 \pm 2,76	2,78
	Poissons NI	8,66 \pm 15,13	11,33 \pm 18,08	47,22
	Cephalopoda	9,73 \pm 13,50	11,11 \pm 19,43	55,56
	Octopoda*	1,84 \pm 4,92	1,14 \pm 2,85	16,67
	Teuthida	6,81 \pm 11,80	8,23 \pm 17,69	38,89
	Cephalopoda NI	1,08 \pm 4,47	1,74 \pm 7,79	22,22
	Gastropoda	7,52 \pm 16,64	1,23 \pm 2,65	3,33
	Neogastropoda	2,94 \pm 14,58	0,34 \pm 1,59	5,56
	Neotaenioglossa	0,56 \pm 3,33	0,09 \pm 0,54	2,78
Gastropoda NI	4,02 \pm 7,92	0,80 \pm 2,09	27,78	
NI	1,08 \pm 4,47	3,68 \pm 15,94	8,33	

Tab. 2.1 – (continued)

Poissons species	Prey	%MN	%MW	%OC
<i>S. crumenophthalmus</i>	Crustacea	78,12 ± 25,75	70,42 ± 32,47	95,89
	Decapoda	60,20 ± 31,30	48,80 ± 34,92	91,78
	Stomatopoda	14,62 ± 22,30	17,52 ± 27,41	49,32
	Crustacea NI	3,30 ± 13,45	4,10 ± 16,67	12,33
	Poissons	9,66 ± 19,16	16,15 ± 27,40	43,84
	Anguilliformes	0,12 ± 1,06	0,63 ± 5,35	1,37
	Aulopiformes	0,24 ± 1,95	1,07 ± 8,51	2,74
	Beryciformes	0,20 ± 1,67	0,57 ± 4,83	1,37
	Perciformes	0,43 ± 2,66	1,44 ± 9,01	2,74
	Scorpaeniformes	0,23 ± 1,95	0,06 ± 0,48	1,37
	Poissons NI	8,44 ± 18,59	12,40 ± 24,18	39,73
	Cephalopoda	8,03 ± 15,62	8,39 ± 16,70	32,88
	Octopoda*	2,95 ± 6,78	2,60 ± 6,16	26,03
	Squids	4,94 ± 10,76	5,77 ± 12,92	26,03
	Cephalopoda NI	0,14 ± 1,17	0,02 ± 0,18	1,37
	Gastropoda	0,12 ± 1,06	0,01 ± 0,12	1,37
	Insectes	0,20 ± 0,98	0,65 ± 3,93	4,11
	NI	3,87 ± 14,14	4,37 ± 16,26	13,70

*Octopodes pélagiques.

Les crustacés sont aussi dominants dans le régime alimentaire de *S. crumenophthalmus* (Tab. 2.1). Ils sont principalement composés de décapodes suivis de larves de stomatopodes, dont la majorité appartient à l'espèce *Odontodactyllus scillarus* (Tab. 2.1). Un peu plus de trois-quarts des décapodes est constitué de larves de crabes et le reste est composé de crevettes non identifiées, parmi lesquelles – comme pour *P. hamrur* – des larves de *Enoplometopus sp.* Les poissons arrivent deuxième en importance et sont suivis des céphalopodes. Un tiers d'entre eux sont des larves, et certaines appartiennent à la famille des Muraenidae, Synodontidae, Holocentridae, Lutjanidae, Acanthuridae et Platycephalidae.

3.2 Habitudes alimentaires

L'indice de réplétion R_i diffère significativement entre les espèces et est le plus grand chez *P. hamrur* et le plus petit chez *L. kasmira* (Tab. 2.2). *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* ont ingéré un nombre significativement plus important de proies par estomac que *L. kasmira* (Tab. 2.2). *L. kasmira* ingère aussi des proies plus petites que les deux autres espèces, tandis que *P. hamrur* ingère les plus grandes (Tab. 2.2). Le %ES est faible chez *S. crumenophthalmus* et *P. hamrur*, avec une différence

significative entre ces deux dernières espèces et *L. kasmira* chez qui 27,0% des estomacs sont vides (Tab. 2.2).

Tab. 2.2 – Caractéristiques des contenus stomacaux de *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* et *Selar crumenophthalmus* (n = taille de l'échantillon). Les valeurs indiquées sont les moyennes \pm écarts-types (médianes). Les différences significatives sont indiquées par des lettres [a, b, c]). Les tests statistiques utilisés sont le test de Kruskal-Wallis (H) et le test de Chi² (χ^2).

	<i>L. kasmira</i>	<i>P. hamrur</i>	<i>S. crumenophthalmus</i>	Tests statistiques
n	37	38	76	
SL (mm)	113,96 \pm 21,62 ^{a,b} (115)	98,67 \pm 23,41 ^a (102,00)	125,53 \pm 18,27 ^b (123)	H = 31,27; $p < 0,001$
R_i	0,98 \pm 1,64 ^a (0,23)	6,77 \pm 5,43 ^b (5,37)	2,72 \pm 5,21 ^c (1,77)	H = 51,67; $p < 0,01$
Prey number	3,82 \pm 4,48 ^a (1)	11,75 \pm 6,80 ^b (11)	23,51 \pm 79,65 ^b (7)	H = 27,18; $p < 0,001$
Prey mass (mg)	17,00 \pm 48,94 ^a (3)	34,20 \pm 36,50 ^b (24)	31,22 \pm 71,89 ^c (15)	H = 43,01; $p < 0,001$
%ES	27,03 ^a	5,26 ^b	3,95 ^b	$\chi^2 = 5,09$; $p < 0,05$

3.3 Taille de la niche trophique et degré de spécialisation individuelle

Le TNW de *L. kasmira* est environ deux fois plus petit que celui de *P. hamrur* et de *S. crumenophthalmus* (Tab. 2.3). La spécialisation individuelle dans le régime alimentaire, indiquée par un WIC/TNW faible, est plus importante chez *S. crumenophthalmus* et le moins prononcé chez *L. kasmira* (Tab. 2.3).

Tab. 2.3 – Taille de la niche trophique totale (TNW), composante intra-individuelle de la taille de la niche trophique totale (WIC) et degré de spécialisation individuelle estimé à l'aide du ratio de WIC sur TNW (WIC/TNW) chez *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* et *Selar crumenophthalmus*.

	TNW	WIC	WIC/TNW
<i>L. kasmira</i>	0,86	0,48	0,56
<i>P. hamrur</i>	1,78	0,43	0,24
<i>S. crumenophthalmus</i>	1,64	0,18	0,11

3.4 Recouvrement des niches trophiques

L'indice de Morisita-Horn révèle un recouvrement alimentaire significatif entre *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* ($C_{mh} = 0,79$, conf. int. = [0,60 – 0,91]). Le recouvrement est faible et non-significatif entre *L. kasmira* et *S. crumenophthalmus* ($C_{mh} = 0,24$, conf. int. = [0,15 – 0,42]) et entre *L. kasmira* et *P. hamrur* ($C_{mh} = 0,25$, conf. int. = [0,15 - 0,42]).

3.5 Composition isotopique

Les muscles de *L. kasmira* sont significativement enrichis en ^{15}N comparés aux deux autres espèces qui ne diffèrent pas significativement l'une de l'autre (Tab. 2.4). *P. hamrur* est significativement appauvri en ^{13}C comparé à *S. crumenophthalmus* et à *L. kasmira*, dont les $\delta^{13}\text{C}$ ne diffèrent pas significativement (Tab. 2.4).

Tab. 2.4 – Ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et caractéristiques de la niche isotopique de *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* et *Selar crumenophthalmus* (n = taille de l'échantillon). Les valeurs indiquées sont les moyennes \pm écarts-types (médianes). Les différences significatives sont indiquées par des lettres [a, b, c]). Les tests statistiques utilisés sont le test de Kruskal-Wallis (H) et le test de Bartlett (K).

	<i>L. kasmira</i>	<i>P. hamrur</i>	<i>S. crumenophthalmus</i>	Tests statistiques
n	30	22	29	
SL (mm)	119,73 \pm 22,88 ^a (128,50)	98,03 \pm 27,66 ^{a,b} (101,00)	137,31 \pm 26,34 ^a (131,00)	H = 19,88; $p < 0,001$
C/N ratio	3,23 \pm 0,09	3,19 \pm 0,07	3,23 \pm 0,14	
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	9,49 \pm 0,66 ^a	7,96 \pm 0,57 ^b	7,85 \pm 0,71 ^b	H = 43,14; $p < 0,001$
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-17,43 \pm 0,28 ^b	-18,06 \pm 0,11 ^a	-17,68 \pm 0,28 ^b	H = 37,16; $p < 0,001$
NR	2,24	2,30	2,92	
CR	1,14	0,42	1,16	
SEA _c	0,411	0,206	0,563	
CD	0,56 ^a	0,47 ^a	0,63 ^a	H = 2,97; $p = 0,227$
MNND	0,11 ^a	0,13 ^a	0,18 ^a	H = 5,22; $p = 0,073$
SDNND	0,09 ^a	0,10 ^a	0,17 ^b	<i>S. crumenophthalmus</i> et <i>P. hamrur</i> : K = 6,38; $p = 0,01$; <i>S. crumenophthalmus</i> et <i>L. kasmira</i> : K = 11,72; $p < 0,001$

3.6 Caractéristiques de la niche isotopique et recouvrement

S. crumenophthalmus possède le NR (gamme de valeurs de $\delta^{15}N$) le plus large, suivi de *P. hamrur* et *L. kasmira* (Tab. 2.4, Fig. 2.1). Les CR (gamme de valeurs de $\delta^{13}C$) de *S. crumenophthalmus* et *L. kasmira* sont presque trois fois plus importants que celui de *P. hamrur* (Tab. 2.4, Fig. 2.1). Au contraire des résultats obtenus avec les contenus stomacaux, la taille de la niche trophique estimée avec les isotopes stables (SEA_c) est plus importante chez *S. crumenophthalmus* et *L. kasmira* que chez *P. hamrur* (Tab. 2.4, Fig. 2.1). Chez *L. kasmira*, la plus grande taille de la niche n'est pas due à la présence des 11 adultes, puisque la taille de la niche calculée sans ces individus a pour valeur 0,453, ce qui est similaire à la valeur de 0,411 initialement calculée pour l'ensemble de la population (juvéniles + jeunes adultes).

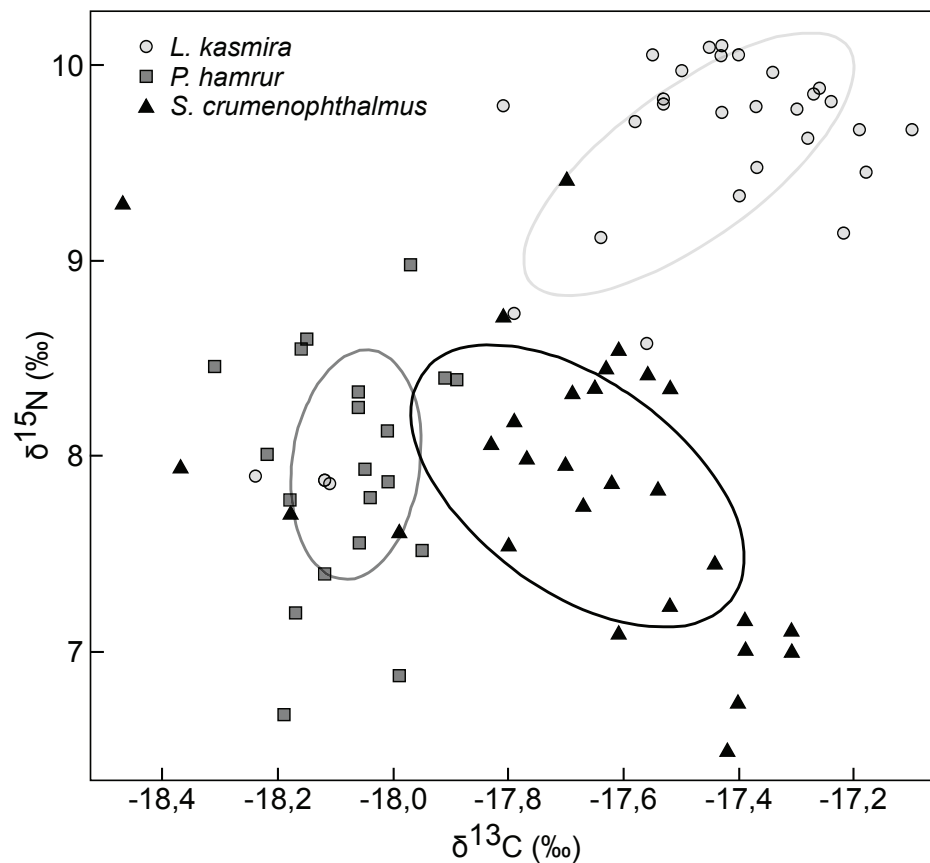


Fig. 2.1 – Ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}N$) et du carbone ($\delta^{13}C$) des individus et ellipses correspondant aux indices SEA_c calculés pour *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* and *Selar crumenophthalmus*

Les CD (distance moyenne au centroïde) et $MNND$ (distance au plus proche voisin) ne diffèrent

pas significativement entre *L. kasmira*, *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* (Tab. 2.4). Le *SDNND* est significativement plus important pour *S. crumenophthalmus* comparé aux deux autres espèces (Tab. 2.4).

Le recouvrement isotopique est presque nul entre *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* (recouvrement = 0,01) (Fig. 2.1). Aucun recouvrement n'est observé entre *L. kasmira* et *S. crumenophthalmus* (recouvrement = 0,00 pour les deux combinaisons d'espèces) (Fig. 2.1).

4 Discussion

4.1 Composition du régime alimentaire

L. kasmira se nourrit principalement de larves de poissons qui représentent environ 50% des proies retrouvées dans leurs estomacs. À Tahiti et aux îles Andaman, le régime alimentaire de *L. kasmira* est aussi dominé par les poissons, suivi des crustacés décapodes (Randall & Brock 1960, Rangarajan 1970). Le régime alimentaire de *L. kasmira* dans la Baie de La Possession confirme que l'espèce se nourrit essentiellement de proies pélagiques, n'ingérant qu'occasionnellement des proies provenant du sédiment (Rangarajan 1970). À Hawaï toutefois les crevettes benthiques dominaient le nombre et la biomasse des proies tandis que les poissons ne représentaient que 3% du nombre de proies et 20% du volume des proies (DeFelice & Parrish 2003). Les poissons échantillonnés par DeFelice & Parrish (2003) étaient légèrement plus grands (100 – 179 mm) que ceux collectés dans la Baie de La Possession (87 – 145 mm) et la différence de régime alimentaire pourrait donc être liée à des variations ontogéniques.

Dans la Baie de La Possession, *P. hamrur* se nourrit principalement de larves de décapodes, suivis des poissons et de céphalopodes. Ces résultats sont similaires à des études menées sur les côtes de l'Inde (Philip 1998, Sivakami et al. 2001, Kizhakudan & Zala 2006), bien que les espèces de décapodes diffèrent en fonction de l'étude. Ceci pourrait résulter de variations temporelles et/ou spatiales dans la composition de la communauté de proies pélagiques, ou d'un changement de régime alimentaire en réponse à une intensité de compétition variable entre les sites (Werner & Hall 1979). Par exemple, Kizhakudan & Zala (2006) n'ont pas observé de larves de stomatopodes dans les contenus de *P. hamrur* alors que dans la Baie de La Possession ceux-ci sont présents dans 80,6% des estomacs, représentant jusqu'à 26,3% et 31,4% du régime alimentaire en nombre et masse respectivement. Les larves de stomatopodes peuvent représenter une fraction importante du plancton durant la saison chaude en milieu tropical (Ahyong & Lowry 2001), et celles-ci pourraient donc constituer des proies importantes pour *P. hamrur* durant ces périodes. Enfin, une étude menée elle aussi le long des côtes indiennes est en contradiction avec nos résultats et montre qu'à une taille similaire à celle de nos

individus, les *P. hamrur* ingèreraient une proportion élevée de polychètes et de détritus, loin devant les crustacés pélagiques et les poissons. Ceci indique que, bien que se nourrissant préférentiellement de proies pélagiques (en particulier des larves de crustacés), l'espèce est opportuniste et peut adapter son régime alimentaire en fonction de la disponibilité en proies.

Le régime alimentaire de *S. crumenophthalmus* est très similaire à celui de *P. hamrur*, comprenant une grande quantité de crustacés, suivi des poissons et des céphalopodes. Roux & Conand (2000) ont analysé le régime alimentaire de *S. crumenophthalmus* dans la Baie de La Possession mais aussi dans la Baie de Saint-Paul, située ~ 5 km plus au sud. Ils ont observé des résultats similaires aux nôtres, bien que les euphausiidés dominaient le régime alimentaire (Roux & Conand 2000) contrairement aux décapodes observés dans la présente étude. Dans les îles Marshall, le régime alimentaire des juvéniles de *S. crumenophthalmus* était constitué de foraminifères, gastéropodes, poissons et crevettes pélagiques par ordre de préférence, et la présence de petits cailloux et de grains de sable dans les estomacs suggère que l'espèce se nourrissait directement dans le sédiment (Hiatt & Strasburg 1960). Les auteurs indiquent que la fréquence élevée de proies benthiques pourrait avoir une explication ontogénique, et que cette espèce pourrait évoluer vers un régime alimentaire dominé par des larves de poissons à l'âge adulte (Hiatt & Strasburg 1960). À Hawaï, les estomacs de *S. crumenophthalmus* contenaient principalement des petits poissons pélagiques et des crustacés (stomatopodes, mégalopes de crabes, crevettes, copépodes, Kawamoto 1973). Enfin, une étude récente conduite au Kenya a conclu que les juvéniles (120 – 150 mm) se nourrissaient de zooplancton, zoobenthos, détritus et phytoplancton, un régime alimentaire omnivore (Mavuti et al. 2004). Ces tendances variées observées chez les juvéniles de *S. crumenophthalmus* sont probablement dues à des différences de disponibilité en proies et indiquent que l'espèce est opportuniste et possède une grande plasticité de comportement alimentaire (Mavuti et al. 2004). *S. crumenophthalmus* est pélagique et n'est donc pas inféodé à un habitat particulier. Ainsi son régime alimentaire reflète la variété des habitats dans lesquels l'espèce se nourrit (DeFelice & Parrish 2003).

Bien que les trois espèces se nourrissent dans le sédiment dans d'autres régions côtières, la macrofaune benthique est quasi-absente de leur alimentation dans la Baie de La Possession. Dans la mesure où nous ne possédons pas d'information sur l'assemblage de proies dans la baie, il est difficile de savoir si les différences observées avec les autres études sont liées à des variations ontogéniques dans le régime alimentaire, ou si cela résulte de différences dans l'assemblage de proies ou s'il s'agit d'une réponse à un changement de compétition inter/intra-individuelle pour la nourriture.

4.2 Niche trophique et spécialisation individuelle

L'indice TNW montre que *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* possèdent les niches trophiques les plus larges, ce qui confirme qu'ils exploitent un spectre de proies plus diversifié que *L. kasmira*. Ce résultat pourrait toutefois être biaisé par le fait que les proies sont généralement plus digérées chez *L. kasmira* (ex: larves de poissons), et donc la résolution taxonomique est meilleure chez les deux autres espèces. Le plus faible WIC/TNW de *S. crumenophthalmus* et *P. hamrur* indique un degré de spécialisation individuelle plus élevée chez ces deux espèces que chez *L. kasmira*. En effet, la composante individuelle de la niche (WIC) représente entre 10,8% (*S. crumenophthalmus*) et 24,4% (*P. hamrur*) de la taille de la niche trophique totale de la population (TNW), tandis que chez *L. kasmira* le WIC représente 56,2% du TNW . Le degré de spécialisation individuelle plus élevé de *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* comparé à *L. kasmira* supporte la prédiction selon laquelle plus une population est généraliste, plus le degré de spécialisation individuelle est élevé (Van Valen 1965, Bolnick et al. 2007).

Les TNW et WIC/TNW peuvent être le résultat de processus à court terme (ex: environnement où les proies forment des agrégats) ou d'effets à long terme comme une variation phénotypique ou comportementale des prédateurs (Bolnick et al. 2003). À court terme, le régime alimentaire permet d'établir si la population de poissons est spécialisée sur un type de proie, ou si elle est généraliste de type A (constituée d'individus eux-mêmes tous généralistes) ou de type B (constitué d'individus spécialistes dont les niches diffèrent les unes des autres) (Bearhop et al. 2004). Comparées aux contenus stomacaux qui ne constituent qu'un aperçu des proies récemment digérées, les analyses des isotopes stables des muscles de poisson peuvent aider à identifier la taille des niches et la spécialisation individuelle à long terme (Bearhop et al. 2004). Dans notre étude, bien que les poissons montrent des préférences alimentaires pour certaines catégories de proies, ils ne sont pas spécialistes et incluent plusieurs catégories de proies en proportions non négligeables. À plus long terme (jusqu'à cinq mois dans les muscles de juvéniles; Quevedo et al. 2009), les isotopes stables doivent permettre d'identifier si le degré élevé de spécialisation individuelle observé ici dans les niches des poissons (en particulier de *P. hamrur* et de *S. crumenophthalmus*) est un phénomène qui dure dans le temps ou s'il résulte d'un choix asynchrone des proies (Bearhop et al. 2004).

Au contraire de ce qu'on voit dans les contenus stomacaux, *P. hamrur* est l'espèce qui possède la niche trophique la plus petite (SEA_c), ce qui s'explique par le fait que *P. hamrur* est celui qui possède le plus petit CR (gamme de $\delta^{13}C$). Le degré de spécialisation individuelle est similaire entre les trois espèces comme montré par l'absence de différence statistique dans les $MNND$. Bien que la largeur de SEA_c soit une valeur relative, le large SEA_c observé ici et les larges CR et NR et $MNND$

confirment que les populations de poissons dans la Baie de La Possession sont bien des populations généralistes constituées d'individus qui diffèrent les uns des autres dans leurs régimes alimentaires. En effet, une population généraliste avec absence de spécialisation individuelle serait constituée d'individus possédant des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ uniformes. Ceci aurait généré des SEA_e , CR , NR et $MNND$ de valeur proche de zéro. *S. crumenophthalmus* possède un $SDNND$ significativement plus important que les deux autres espèces, suggérant des irrégularités dans la distribution des individus dans l'espace $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$, et que la population de *S. crumenophthalmus* dans la Baie de La Possession est possiblement constituée de plusieurs groupes alimentaires distincts.

La variation intra-populationnelle dans la niche peut s'expliquer par le dimorphisme sexuel, les variations ontogéniques et/ou le polymorphisme morphologique. Bolnick et al. (2003) parlent de spécialisation individuelle lorsque la variabilité intra-populationnelle n'est expliquée par aucun de ces paramètres. Dans la présente étude, la majorité des poissons sont des juvéniles, donc l'hypothèse d'un dimorphisme sexuel peut être écartée. Il est toutefois possible que ces variations soient liées à un polymorphisme et/ou à des variations ontogéniques, puisque les trois espèces montrent des variations ontogéniques dans la Baie de La Possession comme montré dans le prochain chapitre (cf. Partie I – Chapitre 3), y compris durant la période d'échantillonnage du présent chapitre (cf. Mablouké et al. *sous presse*: Annexe A). Quelle qu'en soit la raison, les conséquences écologiques sont majeures dans la mesure où la spécialisation individuelle au sein d'une même population implique que chaque sous-population va occuper un rôle fonctionnel différent au sein du réseau trophique (Bolnick et al. 2003, Quevedo et al. 2009).

4.3 Efficacité alimentaire

Il serait attendu que les poissons piscivores mangent des proies en plus faible abondance mais plus volumineuses que les poissons se nourrissant de crustacés. Dans la Baie de La Possession, *L. kasmira* ingère au contraire des proies moins grandes et en quantité plus faible que *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus*. En conséquence, *L. kasmira* possède l'indice de réplétion (R_i) le plus bas, suggérant une efficacité alimentaire moindre. De plus, l'espèce possède un pourcentage plus élevé d'estomacs vides ($\%ES$). Trois hypothèses peuvent expliquer cela:

(1) Du fait du brutal accroissement de la vessie natatoire lors de la remontée des *L. kasmira* vers la surface, la pression exercée sur l'estomac par la vessie natatoire peut provoquer la dévagination de celui-ci et l'expulsion des contenus stomacaux (Szedlmayer 2007). Ceci semble toutefois peu probable vu la faible profondeur d'échantillonnage (25 m).

(2) Les piscivores tendent à avoir un $\%ES$ plus élevé. Ceci est dû à la plus faible valeur nutri-

tionnelle des crustacés comparé aux poissons (notamment du fait de la présence de chitine autour de crustacés ce qui les rendrait plus coûteux à digérer d'un point de vue énergétique; Krogdahl et al. 2005), ce qui pousserait *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* à se nourrir de proies en plus grande quantité et plus fréquemment pour subvenir à leurs besoins énergétiques. En effet, les poissons qui se nourrissent sur des proies de faible valeur énergétique/nutritionnelle comme les invertébrés chassent plus souvent que les piscivores (Brett & Groves 1979, Bowen et al. 1995, Arrington et al. 2002).

(3) Une dernière hypothèse serait un décalage entre les heures de pêche des *L. kasmira* et leur période de chasse. Les campagnes de pêche ont eu lieu entre 17h et 22h, et la plupart des *L. kasmira* ont été attrapés au début des sessions de pêche (tandis que les deux autres étaient plus souvent pêchés à la fin). *L. kasmira* est un chasseur nocturne (Oda & Parrish 1981) et les Lutjanidae prennent entre 24 et 33 heures pour digérer leurs proies (Reshetnikov et al. 1972). Le faible %ES associé au pourcentage élevé de proies non identifiées suggère que les proies trouvées dans les estomacs seraient les restes des repas des nuits précédentes.

4.4 Degré de recouvrement des niches trophiques

L'indice de Morisita-Horn confirme le recouvrement des niches trophiques entre *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* observé dans les contenus stomacaux. De plus, l'indice n'indique pas de recouvrement entre *L. kasmira* et les deux autres espèces. *P. hamrur* (tout comme *L. kasmira*) ne recrute et n'est pêché dans la baie que depuis l'installation des RA. Ces structures mettent donc probablement en compétition *S. crumenophthalmus* – qui était présent avant l'installation des RA – et les nouvelles populations de poissons qui recrutent dans la baie, peut-être aux dépens de *S. crumenophthalmus* puisque où *P. hamrur* possède l'indice de réplétion le plus élevé. Toutefois, *S. crumenophthalmus* est opportuniste et généraliste et non-inféodé aux récifs, et est donc supposé moins sensibles à la compétition (Mavuti et al. 2004) puisqu'il peut adapter son régime alimentaire et l'habitat dans lequel il chasse.

Les isotopes stables confirment la ségrégation entre les niches de *L. kasmira* et des deux autres espèces. Le $\delta^{15}\text{N}$ plus élevé de *L. kasmira* indique qu'il se nourrit sur des proies de niveau trophique plus élevé, en accord avec ce qui est observé dans le régime alimentaire puisque les poissons occupent généralement un niveau trophique plus élevé que les crustacés (ex: Papiol et al. 2012). Les isotopes stables indiquent aussi une ségrégation des niches trophiques entre *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus*. Avec un $\delta^{15}\text{N}$ similaire mais des $\delta^{13}\text{C}$ significativement différents, il apparaît que les deux espèces se nourrissent à un niveau trophique similaire mais utilisent des sources de carbone différentes. De façon intéressante, *S. crumenophthalmus* est enrichi en ^{13}C comparé à *P. hamrur*, bien que le régime

alimentaire des deux poissons indique qu'aucun n'inclut une quantité significative de proies benthiques. L'explication la plus simple pour la différence de $\delta^{13}\text{C}$ est que les deux espèces se nourrissent des mêmes catégories de proies mais en proportions différentes. Le recouvrement quasi nul entre les trois espèces est en accord avec la prédiction selon laquelle les poissons tendent à limiter le recouvrement alimentaire dans les zones pauvres en proies (Zaret & Rand 1971, Schoener 1982, Pianka 1988).

Souvent, les isotopes permettent de distinguer une ségrégation entre niches trophiques quand les contenus stomacaux ne le permettent pas (ex: Beaudoin et al. 1999, McIntyre et al. 2006, McHugh et al. 2008). Selon Vinson & Budy (2011) les isotopes stables permettraient de détecter les différences dans les proportions de proies entre les prédateurs de façon plus sensible que les contenus stomacaux, menant à une plus grande ségrégation des niches que celle suggérée par les contenus stomacaux seuls. Le fait que les compositions isotopiques des trois espèces de poissons diffèrent significativement permet de conclure que les ressources exploitées sont différentes, alors que des compositions isotopiques similaires ne nous auraient pas permis d'établir si les ressources en proies sont les mêmes ou si elles possèdent simplement les mêmes valeurs de ratios isotopiques.

5 Conclusion

Les trois espèces de poissons les plus importantes dans la Baie de La Possession sont constituées de populations au régime alimentaire généraliste, avec un degré de spécialisation individuelle élevé. Dans le cas de *S. crumenophthalmus*, cette spécialisation individuelle élevée est peut-être le signe que la population est en fait constituée de plusieurs sous-populations au régime alimentaire relativement homogène, mais cette hypothèse reste à confirmer par un échantillonnage plus exhaustif, notamment d'un point de vue des analyses des isotopes stables. Les trois espèces réduisent en parallèle le recouvrement entre leurs niches trophiques et donc la compétition pour les ressources alimentaires. Les contenus stomacaux ont permis d'identifier que cette ségrégation est due à une préférence pour les larves de poissons pour *L. kasmira* comparé aux deux autres espèces qui consomment préférentiellement des larves de crustacés, ce qui se traduit par le fait que *L. kasmira* possède un $\delta^{15}\text{N}$ plus élevé que les deux autres espèces. Les isotopes stables ont permis d'observer une ségrégation dans les sources de carbone entre *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* sans que cette ségrégation ait pu être expliquée à partir des contenus stomacaux.

Chapitre 3

Variations ontogéniques dans le régime alimentaire et les valeurs isotopiques du carbone et de l'azote dans les muscles de poissons autour des récifs artificiels de la Baie de La Possession

1 Introduction

La théorie de l'approvisionnement optimal (en anglais *Optimal Foraging Theory*, OFT) consiste pour un individu à maximiser le rapport entre la qualité énergétique des proies et l'énergie dépensée lors de la recherche, la capture et la manipulation de celles-ci, et donc d'améliorer ses chances de survie dans un environnement donné (Pyke et al. 1977). Les poissons grandissent tout au long de leur vie (Helfman et al. 1997) et ce phénomène influence la façon dont l'OFT s'applique à eux (Martinez-Andrade 2003). Un ensemble de facteurs intrinsèques (contraintes morphologiques liées à la taille, évolution des besoins énergétiques) et externes (modifications des conditions environnementales, des risques liés à la prédation et à la compétition...) fait que les poissons doivent ajuster leur stratégie alimentaire à mesure qu'ils grandissent (Dahlgren & Eggleston 2000, Bacha & Amara 2009). Ceci implique un changement dans la qualité et la quantité de nourriture ingérée et assimilée (Livingston 1988, Gerking 1994, Martinez-Andrade 2003). De nombreuses espèces de poissons côtiers montrent des variations ontogéniques dans leur régime alimentaire (Livingston 1988), qu'il s'agisse d'espèces

démersales (ex: Cocheret de la Morinière et al. 2003, Wells et al. 2008, Kolasinski et al. 2009) ou de petits pélagiques (ex: Roux & Conand 2000, Bacha & Amara 2009, Borme et al. 2009). Il est important d'étudier la niche trophique occupée par ces espèces durant leurs différents stades de vie puisque les individus vont développer différentes interactions trophiques en fonction du stade ontogénique et donc jouer un rôle fonctionnel différent au sein du réseau trophique (McCormick 1998). Par ailleurs, ces changements de régime alimentaire peuvent influencer directement les migrations liées aux cycles de vie des poissons côtiers (Livingstone 1982, Hyndes et al. 1997). Ainsi, les migrations régulièrement observées entre zones de nurserie (ex: herbiers de phanérogames, mangroves...) et récifs coralliens seraient liées à des changements dans le régime alimentaire chez certaines espèces (Cocheret de la Morinière et al. 2003).

À La Réunion, peu d'études ont été conduites sur le régime alimentaire des petits poissons côtiers ciblés par la pêche locale (mais voir Roux & Conand 2000, Kolasinski et al. 2009, Mablouké et al. *sous presse*). Dans ce chapitre, l'objectif est d'étudier les variations ontogéniques dans le régime alimentaire et dans les valeurs isotopiques du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ respectivement) des muscles dorsaux de trois espèces de poissons d'intérêt commercial, parmi les plus abondantes rencontrées autour des récifs artificiels en Baie de La Possession: *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* et *Selar crumenophthalmus*. Dans la mesure où les poissons ont été échantillonnés durant différentes saisons, un changement dans leur régime alimentaire ou des variations à la base et/ou dans la structure du réseau trophique entre les saisons pourrait modifier les ratios isotopiques des muscles des poissons. Nous avons donc aussi examiné s'il existait un effet de la saison sur le régime alimentaire ou sur les ratios isotopiques.

2 Matériels et méthode

2.1 Échantillonnage

Les poissons ont été collectés sur les récifs artificiels de la Baie de La Possession à l'aide de palangrottes à main entre 2007 et 2010 (Tab. 0.2 du Chapitre « Matériel et Méthodes »).

2.2 Analyses des données

Pour chacune des espèces étudiées, les préférences alimentaires en fonction de la saison et au sein des classes de taille ont été analysées à l'aide des indices suivants:

- Les indices de préférence alimentaires en nombre (%*MN*) en masse (%*MW*) et en occurrence (%*OC*);

- Les indices d'efficacité alimentaire: le pourcentage d'estomacs vides $\%ES$ et l'indice de réplétion R_i ;

- L'indice de Morisita-Horn C_{mh} qui permet de calculer le degré de recouvrement entre les niches trophiques des différentes tailles de classe.

Afin de tester l'effet saison et l'effet ontogénie sur le régime alimentaire de *S. crumenophthalmus*, une analyse de variance multivariée par permutation (PERMANOVA) à deux facteurs (saison et classe de taille) a été utilisée.

Le test du χ^2 a été employé afin d'évaluer l'effet de la classe de taille et de la saison sur le pourcentage d'estomacs vides $\%ES$ et dans le but de tester l'effet de la classe de taille sur l'indice de spécialisation individuelle WIC/TNW .

Pour tester si les R_i , la masse moyenne individuelle des proies et le nombre de proies par estomac variaient de façon significative entre les classes de taille, un test de comparaison de moyenne non paramétrique (Wilcoxon) a été utilisé lorsque deux classes de tailles étaient analysées, et une analyse de variance non paramétrique (test de Kruskal-Wallis) suivi d'une procédure *post-hoc* de Wilcoxon, lorsque plus de deux classes de taille étaient étudiées.

Enfin, un test d'analyse de la covariance (ANCOVA) a été employé afin d'étudier les effets de la longueur standard LS et de la saison (et de l'interaction de ces deux variables explicatives) sur les ratios isotopiques des muscles de poissons.

Les détails de la collecte et de la préparation des échantillons ainsi que du traitement (non statistique) des données se trouvent dans le chapitre « Matériel et Méthodes » de cette thèse.

3 Résultats

3.1 Variations saisonnière et ontogénique du régime alimentaire

Au total, 143 *L. kasmira*, 53 *P. hamrur* et 160 *S. crumenophthalmus* ont été pêchés pour l'analyse des contenus stomacaux (Tab. 0.2 du Chapitre « Matériel et Méthodes »). Le $\%ES$ est significativement plus élevé chez *L. kasmira* (58,7%) comparé à celui observé chez *P. hamrur* (7,5%; Test du χ^2 : $\chi^2 = 35,96$; $p < 0,0001$) et chez *S. crumenophthalmus* (4,4%; $\chi^2 = 103,02$, $p < 0,0001$). Ces deux derniers ne montrent pas de différence significative entre eux ($\chi^2 = 1,06$; $p = 0,30$). Les résultats globaux de l'analyse des contenus stomacaux corroborent les observations du Chapitre 2 de la Partie I réalisées sur un nombre plus petit d'échantillons collectés à la même saison. *L. kasmira* consomme par ordre d'importance des larves de poisson ($\%MN = 45,2 \pm 47,3\%$; $\%MW = 49,6 \pm 47,8\%$; $\%OC = 56,9\%$), des crustacés ($\%MN = 23,8 \pm 37,5\%$; $\%MW = 17,9 \pm 34,8\%$; $\%OC = 34,5\%$) quasi-exclusivement

représentés par les décapodes (larves de crabes et crevettes), et des céphalopodes (%*MN* = 7,2 ± 23,5% et %*MW* = 4,6 ± 19,5; %*OC* = 12,07%), majoritairement de la famille des teuthidés. *P. hamrur* se nourrit en grande majorité de crustacés, présents dans 95,8% des estomacs (%*MN* = 68,1 ± 26,9% et %*MW* = 62,5 ± 31,6%) et représentés en proportions égales par des stomatopodes et des décapodes (larves de crabes principalement). Les poissons constituent le second groupe de proies le plus important et sont majoritairement des larves (%*MN* = 15,1 ± 23,2% et %*MW* = 22,6 ± 26,7%; %*OC* = 62,5%). Les céphalopodes constituent la troisième catégorie de proies en importance (%*MN* = 9,7 ± 13,5% et %*MW* = 11,1 ± 19,7%; %*OC* = 54,2%), et sont principalement des teuthidés. *S. crumenophthalmus* consomme majoritairement des crustacés (%*MN* = 74,1 ± 29,6%; %*MW* = 64,6 ± 36,7%; %*OC* = 92,2%), dominés par les décapodes (larves de crabes surtout). Les poissons sont le second type de proie le plus important (%*MN* = 14,7 ± 23,4%; %*MW* = 24,4 ± 33,5%; %*OC* = 46,7%) et sont pour un tiers des stades larvaires. Ils sont suivis des céphalopodes (%*MN* = 5,1 ± 12,8%; %*MW* = 5,7 ± 14,2%; %*OC* = 20,4%), constitués d'autant de teuthidés que d'octopodes pélagiques.

Les analyses préliminaires des variations ontogéniques dans le régime alimentaire des poissons ont été effectuées en étudiant les contenus des estomacs des individus par classes de taille d'environ 20 mm chacune pour chaque espèce. Certaines classes de taille montraient des similitudes dans leur régime alimentaire et ont donc été regroupées pour constituer les classes de tailles décrites dans la suite des analyses (Roux & Conand 2000).

Lutjanus kasmira

Variation saisonnière:

Le nombre de *L. kasmira* pêchés en saison fraîche est relativement faible et le pourcentage d'estomacs vides est trop élevé pour analyser de façon significative leur régime alimentaire et le comparer à celui des individus collectés en saison chaude (Tab. 0.2 du chapitre « Matériel et Méthodes »).

Variations ontogéniques:

Deux groupes de taille ont été constitués, les petits mesurant entre 76 et 105 mm (57 estomacs) et les grands mesurant entre 106 et 203 mm (86 estomacs). Le régime alimentaire des petits individus est dominé par les poissons qui représentent environ 1/3 des proies (%*MN* = 29,2 ± 4,3%; %*MW* = 34,3 ± 45,3%; %*OC* = 45,8%). Les décapodes constituent le deuxième type de proie le plus important en nombre (%*MN*) tandis que les teuthidés arrivent seconds en masse (%*MW*) (Tab. 3.1). On observe un doublement de la proportion en poissons dans le régime alimentaire des grands, alors qu'en parallèle, la contribution des crustacés décapodes est divisée par deux, et les teuthidés disparaissent presque du

régime alimentaire (Tab. 3.1). Quelle que soit la classe de taille considérée, les poissons restent donc le type de proie dominant (Tab. 3.1), et le test de Morisita-Horn confirme le recouvrement significatif des niches trophiques de ces deux classes de tailles ($C_{mh} = 0,780$; conf. int. = $[0,490 - 0,972]$).

Tab. 3.1 – Pourcentage représenté par chaque type de proies en nombre (%*MN*), masse (%*MW*) (moyenne \pm écart-type) et en occurrence (%*OC*) dans le régime alimentaire de *L. kasmira* en fonction de la classe de taille (NI = non identifié).

		Petits (76 - 105 mm)		Grands (106 - 203 mm)		
Poissons	Perciformes	% <i>MN</i>		1,47 \pm 8,57		
		% <i>MW</i>		2,56 \pm 14,90		
		% <i>OC</i>		2,94		
	Poisson NI	% <i>MN</i>	29,15 \pm 43,11		54,99 \pm 48,53	
		% <i>MW</i>	34,31 \pm 45,28		57,88 \pm 48,12	
		% <i>OC</i>	45,83		61,76	
Crustacea	Decapoda	% <i>MN</i>	20,84 \pm 33,06		9,04 \pm 21,94	
		% <i>MW</i>	12,88 \pm 27,95		5,62 \pm 18,16	
		% <i>OC</i>	37,5		20,59	
	Stomatopoda	% <i>MN</i>	4,86 \pm 16,65		0,74 \pm 4,29	
		% <i>MW</i>	5,90 \pm 20,42		0,39 \pm 2,29	
		% <i>OC</i>	8,33		2,94	
	Crustacea NI	% <i>MN</i>	9,38 \pm 24,24		6,15 \pm 20,45	
		% <i>MW</i>	6,34 \pm 21,79		6,86 \pm 22,47	
		% <i>OC</i>	16,67		11,76	
Cephalopoda	Octopoda	% <i>MN</i>	0,69 \pm 3,40			
		% <i>MW</i>	0,85 \pm 4,19			
		% <i>OC</i>	4,17			
	Teuthida	% <i>MN</i>	14,11 \pm 33,47		1,47 \pm 8,57	
		% <i>MW</i>	14,58 \pm 33,57		0,67 \pm 3,96	
		% <i>OC</i>	25		2,94	
	Cephalopoda NI	% <i>MN</i>	0,59 \pm 2,92			
		% <i>MW</i>	1,04 \pm 5,10			
		% <i>OC</i>	4,17			
Gastropoda	Gastropoda NI	% <i>MN</i>	1,01 \pm 3,68		2,61 \pm 11,60	
		% <i>MW</i>	0,59 \pm 2,44		1,42 \pm 7,91	
		% <i>OC</i>	8,33		5,88	
	Neogastropoda	% <i>MN</i>			1,47 \pm 8,57	
		% <i>MW</i>			1,47 \pm 8,57	
		% <i>OC</i>			2,94	

Tab. 3.1 – (continued)

		Petits (76 - 105 mm)	Grands (106 - 203 mm)
Opisthobranchia	%MN		1,96 ± 11,43
	%MW		2,91 ± 17,02
	%OC		2,94
Mollusca NI	%MN	1,01 ± 3,68	5,88 ± 23,88
	%MW	2,87 ± 10,92	5,88 ± 23,88
	%OC	8,33	5,88
Polychaetes	%MN	0,41 ± 2,04	
	Canalipalpata	%MW	0,46 ± 2,27
	%OC	4,17	
Polychaeta NI	%MN	0,83 ± 4,08	
	%MW	0,23 ± 1,13	
	%OC	4,17	
Bivalvia	Veneroida	%MN	0,98 ± 5,72
	%MW		0,02 ± 0,13
	%OC		2,94
NI	%MN	17,08 ± 37,93	13,24 ± 33,28
	%MW	19,90 ± 39,86	14,28 ± 34,99
	%OC	20,83	14,71

Le %*ES* est similaire entre les deux classes de taille ($\chi^2 = 0,25$; $p = 0,62$) et le R_i ne diffère pas significativement entre les petits et les grands (test de Wilcoxon: $W = 471,50$; $p = 0,32$). Les poissons ont tendance à ingérer des proies plus volumineuses ($22,0 \pm 13,1$ mg chez les petits contre $30,98 \pm 30,9$ mg chez les grands) et en quantité moins importante à mesure qu'ils grandissent ($3,5 \pm 4,4$ proies chez les petits contre $1,9 \pm 2,0$ proies chez les grands). Toutefois, l'effet de la classe de taille n'est pas significatif sur le nombre de proies par estomac ($W = 462,00$; $p = 0,33$) ni sur la masse moyenne des proies consommées ($W = 987,00$; $p = 0,13$). Par contre, la *LS* de *L. kasmira* est corrélée significativement avec la masse individuelle moyenne des proies ($S = 123092,11$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,215$), ce qui n'est pas le cas du nombre moyen de proies par estomac ($S = 35513,70$; $p = 0,14$; $r^2 = 0,194$). Nous avons aussi testé s'il existait une corrélation significative entre la *LS* et l'écart-type associé aux masses moyennes des proies et celle-ci est significative ($S = 694,00$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,478$).

La taille de la niche trophique globale diminue avec la taille des individus chez *L. kasmira* ($TNW = 1,85$ et $1,11$ chez les petits et les grands, respectivement) (Fig. 3.1a). Le *WIC* représente une faible part de la *TNW* (18,9% de la *TNW* chez les petits, 13,6% chez les grands) et le *WIC/TNW* n'évolue pas significativement entre les classes de taille ($\chi^2 = 1,08$; $p = 0,29$) (Fig. 3.1a).

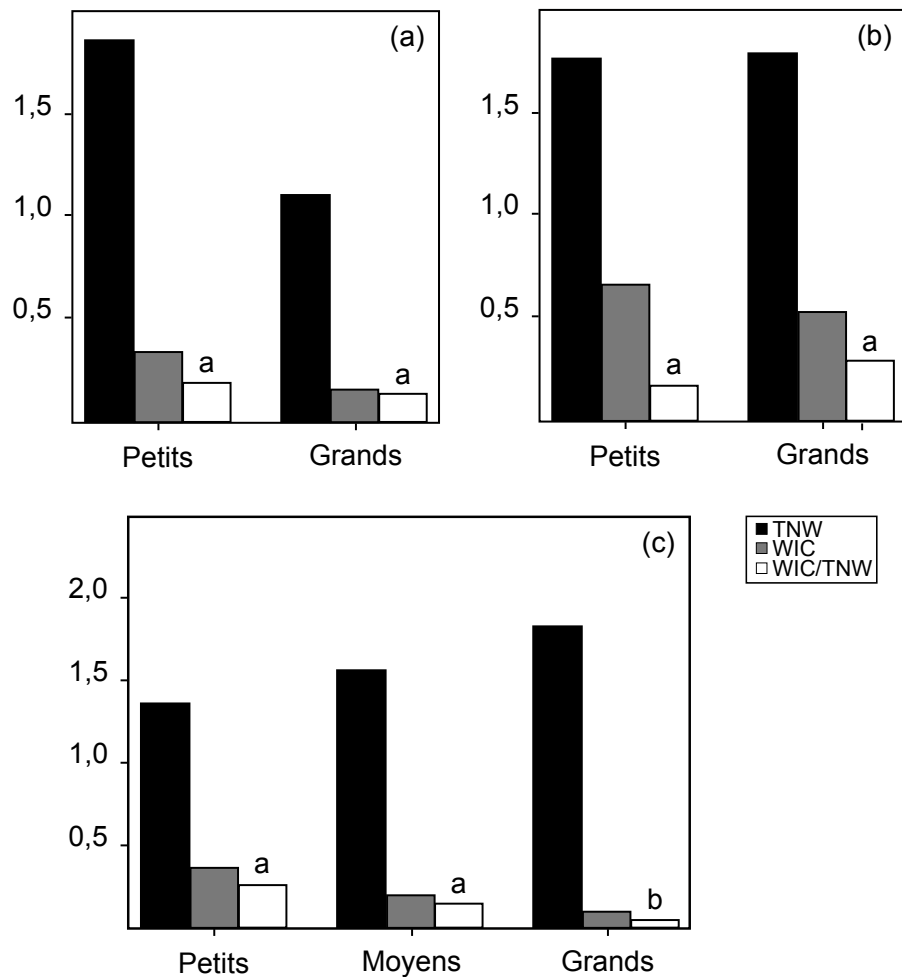


Fig. 3.1 – Taille totale de la niche trophique (*TNW*), composante intra-individuelle de la niche (*WIC*) et degré de spécialisation individuelle (*WIC/TNW*) en fonction de la classe de taille chez (a) *Lutjanus kasmira*, (b) *Priacanthus hamrur* et (c) *Selar crumenophthalmus*. Les différences significatives dans les degrés de spécialisation individuelle en fonction de la classe de taille sont indiquées par les lettres [a,b] au-dessus des barres.

Priacanthus hamrur

Variation saisonnière:

Un nombre trop faible de *P. hamrur* a été collecté en saison fraîche pour effectuer une analyse des contenus stomacaux (Tab. 0.2 du chapitre « Matériel et Méthodes »).

Variation ontogénique:

Deux groupes de taille ont été formés, les petits mesurant entre 60 et 105 mm (27 estomacs) et les grands mesurant entre 106 et 239 mm (26 estomacs). Les crustacés décapodes sont dominants dans le régime alimentaire des petits individus et représentent 38% des proies en masse et 50% en nombre (Tab. 3.2). Les stomatopodes sont la seconde catégorie de proies en importance tandis que les poissons et les teuthidés sont présents en proportions équivalentes et constituent la troisième catégorie de proies (Tab. 3.2). La proportion en poissons est en moyenne 1,6 fois plus importante dans le régime alimentaire des grands, et correspond à une diminution du même ordre de la consommation de crustacés décapodes (Tab. 3.2). Les proportions en stomatopodes n'évoluent pas (Tab. 3.2). Chez les grands, la composition du régime alimentaire est donc plus équilibrée entre stomatopodes, décapodes et poissons: les stomatopodes dominent la biomasse des proies, suivis des poissons puis des décapodes, qui dominent en nombre (Tab. 3.2). Bien qu'ils confirment l'augmentation de la proportion de poissons dans le régime alimentaire, les pourcentages d'occurrence %OC évoluent de façon moins tranchée entre les petits et les grands, et indiquent que les crustacés décapodes et stomatopodes sont globalement les composantes principales du régime alimentaire. L'indice de Morisita-Horn indique un recouvrement significatif des niches trophiques entre les deux classes de taille ($C_{mh} = 0,856$; conf.int. = [0,742 – 0,948]).

Tab. 3.2 – Pourcentage représenté par chaque type de proies en nombre (%MN), masse (%MW) (moyenne \pm écart-type) et en occurrence (%OC) dans le régime alimentaire de *P. hamrur* en fonction de la classe de taille (NI = non identifié).

			Petits (60 - 105 mm)	Grands (106 - 239 mm)
Crustacea	Decapoda	%MN	50,38 \pm 26,26	28,24 \pm 20,90
		%MW	38,02 \pm 28,06	13,77 \pm 11,13
		%OC	90,91	84,62
	Stomatopoda	%MN	23,99 \pm 20,16	26,46 \pm 23,45
		%MW	28,54 \pm 22,83	32,35 \pm 27,37
		%OC	77,27	76,92
	Crustacea NI	%MN	2,66 \pm 8,11	5,76 \pm 11,29
		%MW	0,68 \pm 2,44	12,30 \pm 25,24
		%OC	13,64	26,92
Poissons	Aulopiformes	%MN	0,45 \pm 2,13	
		%MW	0,81 \pm 3,80	
		%OC	4,55	
	Beryciformes	%MN	1,32 \pm 4,34	
		%MW	1,49 \pm 4,85	
		%OC	9,09	

Tab. 3.2 – (continued)

		Petits (60 - 105 mm)	Grands (106 - 239 mm)	
Perciformes	% <i>MN</i>	0,98 ± 2,15	2,12 ± 5,71	
	% <i>MW</i>	3,88 ± 9,34	4,78 ± 13,51	
	% <i>OC</i>	18,18	15,38	
Tetraodontiformes	% <i>MN</i>		0,14 ± 0,75	
	% <i>MW</i>		0,63 ± 3,25	
	% <i>OC</i>		3,85	
Poisson NI	% <i>MN</i>	5,82 ± 9,39	18,28 ± 29,54	
	% <i>MW</i>	11,05 ± 18,73	21,85 ± 30,61	
	% <i>OC</i>	40,91	61,54	
Cephalopoda	% <i>MN</i>	0,82 ± 2,86	4,35 ± 9,32	
	Octopoda	% <i>MW</i>	0,60 ± 2,09	3,01 ± 6,90
		% <i>OC</i>	9,09	30,77
Teuthida	% <i>MN</i>	6,40 ± 13,88	5,83 ± 8,99	
	% <i>MW</i>	9,68 ± 22,00	6,35 ± 14,59	
	% <i>OC</i>	27,27	38,46	
Cephalopoda NI	% <i>MN</i>	1,24 ± 2,38	0,58 ± 1,74	
	% <i>MW</i>	0,35 ± 1,10	2,11 ± 9,13	
	% <i>OC</i>	22,73	11,54	
Gastropoda	% <i>MN</i>	0,90 ± 4,26		
	Discopoda	% <i>MW</i>	0,14 ± 0,69	
		% <i>OC</i>	4,55	
Neogastropoda	% <i>MN</i>	0,90 ± 4,26	3,29 ± 16,81	
	% <i>MW</i>	0,14 ± 0,69	0,34 ± 1,78	
	% <i>OC</i>	4,55	3,85	
Gastropoda NI	% <i>MN</i>	3,62 ± 7,86	2,49 ± 6,40	
	% <i>MW</i>	0,75 ± 2,04	0,48 ± 1,71	
	% <i>OC</i>	22,73	19,23	
Algues	% <i>MN</i>		1,28 ± 6,54	
	Algae NI	% <i>MW</i>	0,10 ± 0,56	
		% <i>OC</i>	3,85	
NI	% <i>MN</i>	0,45 ± 2,13	1,10 ± 4,93	
	% <i>MW</i>	3,81 ± 17,88	1,87 ± 9,49	
	% <i>OC</i>	4,55	7,69	

Seul le groupe des petits individus contient des estomacs vides (18,5%), tandis que le R_i est similaire entre les deux classes de taille ($W = 290,00$; $p = 0,94$). Il n'existe aucune différence significative entre

les petits et les grands individus concernant la masse moyenne individuelle des proies ingérées ($W = 5691,50$; $p = 0,49$) ni leur nombre ($W = 271,50$; $p = 0,77$). Aucune corrélation n'existe entre la LS des individus et la masse individuelle des proies ingérées ou le nombre moyen de proies par estomacs ($S = 1633335,00$; $p = 0,12$; $r^2 = 0,104$, et $S = 15587,69$; $p = 0,29$; $r^2 = 0,154$ respectivement).

La taille de la niche trophique est similaire entre les petits ($TNW = 1,76$) et les grands ($TNW = 1,78$), de même que le WIC/TNW qui est de 37,5% chez les petits et de 30,0% chez les grands ($\chi^2 = 2,03$; $p = 0,15$) (Fig. 3.1b).

Selar crumenophthalmus

Variation saisonnière:

Quatre-vingt-dix estomacs ont été collectés en saison chaude et 70 en saison fraîche (Tab. 0.2 du chapitre « Matériel et Méthodes »). La PERMANOVA à deux facteurs (saison et classe de taille) indique qu'il existe un effet significatif de la saison sur le régime alimentaire ($F = 2,05$; $p < 0,05$). La principale différence réside dans une proportion de poissons ingérés qui double quasiment dans le régime alimentaire en saison fraîche comparé à la saison chaude, associé à une diminution de la proportion de crustacés (en particulier les stomatopodes qui passent de 17,0 à 2,2%) et de céphalopodes (Tab. 3.3). Toutefois, les crustacés décapodes dominent quelle que soit la saison (Tab. 3.3).

Tab. 3.3 – Pourcentage représenté par chaque type de proies en nombre (% MN), masse (% MW) (moyenne \pm écart-type) et en occurrence (% OC) dans le régime alimentaire de *S. crumenophthalmus* en fonction de la saison (NI = non identifié).

			Saison chaude	Saison fraîche
Crustacea		% MN	10,69 \pm 28,17	23,16 \pm 33,35
	Crustacea NI	% MW	10,8 \pm 28,73	21,69 \pm 33,58
		% OC	19,51	44,28
Decapoda		% MN	50,43 \pm 34,68	46,4 \pm 37,07
		% MW	41,01 \pm 35,91	35,72 \pm 37,41
		% OC	79,26	70
Stomatopoda		% MN	14,8 \pm 23,81	2,59 \pm 7,07
		% MW	17,03 \pm 28,48	2,16 \pm 6,27
		% OC	43,9	14,28
Poissons		% MN	0,11 \pm 1,00	
	Anguilliformes	% MW	0,56 \pm 5,09	
		% OC	1,21	
		% MN	1,42 \pm 11,17	
	Aulopiformes			

Tab. 3.3 – (continued)

		Saison chaude	Saison fraîche
	% <i>MW</i>	2,11 ± 13,63	
	% <i>OC</i>	2,43	
Beryciformes	% <i>MN</i>	0,17 ± 1,58	
	% <i>MW</i>	0,5 ± 4,56	
	% <i>OC</i>	1,21	
Myctophiformes	% <i>MN</i>		1,96 ± 9,38
	% <i>MW</i>		3,97 ± 17,27
	% <i>OC</i>		5,71
Perciformes	% <i>MN</i>	0,37 ± 2,51	
	% <i>MW</i>	1,28 ± 8,59	
	% <i>OC</i>	2,43	
Poisson NI	% <i>MN</i>	13,29 ± 26,26	29,57 ± 34,68
	% <i>MW</i>	9,03 ± 20,40	18,28 ± 24,28
	% <i>OC</i>	37,8	50
Scorpaeniformes	% <i>MN</i>	0,2 ± 1,84	
	% <i>MW</i>	0,05 ± 0,46	
	% <i>OC</i>	1,21	
Cephalopoda	% <i>MN</i>	0,12 ± 1,10	
	Cephalopoda NI	% <i>MW</i>	0,01 ± 0,17
	% <i>OC</i>	1,21	
Octopoda	% <i>MN</i>	2,98 ± 6,91	1,56 ± 6,29
	% <i>MW</i>	2,4 ± 5,91	2,8 ± 9,73
	% <i>OC</i>	23,17	8,57
Teuthida	% <i>MN</i>	4,68 ± 10,50	0,47 ± 3,98
	% <i>MW</i>	5,2 ± 12,37	0,73 ± 6,16
	% <i>OC</i>	23,17	1,42
Gastropoda	% <i>MN</i>	0,11 ± 1,00	4,25 ± 15,45
	Gastropoda NI	% <i>MW</i>	0,01 ± 0,11
	% <i>OC</i>	1,21	10
Insectes	% <i>MN</i>	0,17 ± 0,93	
	Insecte NI	% <i>MW</i>	0,58 ± 3,71
	% <i>OC</i>	3,65	
NI	% <i>MN</i>	4,66 ± 17,10	1,28 ± 5,88
	% <i>MW</i>	5,1 ± 18,69	1,43 ± 7,17
	% <i>OC</i>	13,41	5,71

Variation ontogénique:

Pour *S. crumenophthalmus*, nous avons utilisé les mêmes classes de taille que Roux & Conand (2000). Nous avons séparé nos échantillons en trois groupes, les petits mesurant entre 98 et 108 mm (20 estomacs), les moyens entre 109 et 143 mm (63 estomacs), et les grands entre 144 et 195 mm (77 estomacs). Les régimes alimentaires des petits et des moyens sont similaires avec les crustacés décapodes et stomatopodes comme composantes principales de l'alimentation (Tab. 3.4). Chez les grands, la contribution des poissons au régime alimentaire est en moyenne multipliée par deux par rapport aux moyens et par quatre par rapport aux petits, tandis que l'importance relative des stomatopodes diminue (Tab. 3.4). Bien que la proportion en poissons augmente avec la taille des individus, les décapodes restent dominants dans toutes les classes de taille étudiées (Tab. 3.4). Le test de Morisita-Horn indique un chevauchement alimentaire très significatif entre les petits et les moyens ($C_{mh} = 0,870$; conf. int = [0,730 - 0,967]), significatif entre les moyens et grands ($C_{mh} = 0,691$; conf. int = [0,524 - 0,816]), et une légère divergence dans les niches trophiques entre petits et grands ($C_{mh} = 0,526$; conf. int = [0,378 - 0,677]). La PERMANOVA à deux facteurs (saison et classe de taille) révèle une différence significative de régime alimentaire en fonction de la classe de taille ($F = 5,51$; $p < 0,001$), mais pas de l'interaction entre classe de taille et saison ($F = 1,89$; $p = 0,06$).

Tab. 3.4 – Pourcentage représenté par chaque type de proies en nombre (%MN), masse (%MW) (moyenne \pm écart-type) et en occurrence (%OC) dans le régime alimentaire de *S. crumenophthalmus* en fonction de la classe de taille (NI = non identifié).

			Petits	Moyens	Grands
			(98 - 108 mm)	(109 - 143 mm)	(144 - 195 mm)
Crustacea	Crustacea NI	%MN	20 \pm 41,40	9,45 \pm 25,24	21,33 \pm 32,60
		%MW	20 \pm 41,40	9,6 \pm 26,08	19,98 \pm 32,74
		%OC	20	21,31	40,78
	Decapoda	%MN	45,57 \pm 41,83	53,17 \pm 33,49	45,47 \pm 36,31
		%MW	30,72 \pm 35,88	46,12 \pm 36,10	34,07 \pm 36,50
		%OC	60	83,6	71,05
	Stomatopoda	%MN	18,88 \pm 29,29	12,46 \pm 22,22	4,62 \pm 11,38
		%MW	28,18 \pm 38,47	14,39 \pm 25,75	3,25 \pm 9,41
		%OC	40	42,62	18,42
Poissons	Anguilliformes	%MN		0,14 \pm 1,16	
		%MW		0,75 \pm 5,90	
		%OC		1,63	
	Aulopiformes	%MN		1,91 \pm 12,95	
		%MW		2,84 \pm 15,77	
		%OC			

Tab. 3.4 – (continued)

		Petits (98 - 108 mm)	Moyens (109 - 143 mm)	Grands (144 - 195 mm)
	%OC		3,27	
Beryciformes	%MN		0,23 ± 1,83	
	%MW		0,67 ± 5,29	
	%OC		1,63	
Myctophiformes	%MN			1,8 ± 9,01
	%MW			3,65 ± 16,60
	%OC			5,26
Perciformes	%MN			0,4 ± 2,61
	%MW			1,38 ± 8,92
	%OC			2,63
Poisson NI	%MN	2,62 ± 6,98	9,02 ± 19,74	18,82 ± 25,41
	%MW	7,52 ± 19,81	12,01 ± 23,86	30,45 ± 35,54
	%OC	20	39,34	51,31
Scorpaeniformes	%MN		0,27 ± 2,13	
	%MW		0,06 ± 0,53	
	%OC		1,63	
Cephalopoda NI	%MN		0,16 ± 1,28	
	%MW		0,02 ± 0,20	
	%OC		1,63	
Octopoda	%MN	1,66 ± 6,45	3,22 ± 7,19	1,74 ± 6,22
	%MW	0,47 ± 1,84	2,35 ± 5,75	3,19 ± 9,83
	%OC	6,66	24,59	11,84
Teuthida	%MN	2,77 ± 7,50	5,33 ± 11,48	0,66 ± 4,11
	%MW	1,94 ± 5,28	6,2 ± 13,89	0,92 ± 6,14
	%OC	13,33	24,59	3,94
Gastropoda	%MN		1,78 ± 12,84	2,6 ± 9,82
	Gastropoda NI		1,65 ± 12,80	0,41 ± 2,20
	%OC		3,27	7,89
Insectes	%MN		0,23 ± 1,07	
	Insecte NI		0,78 ± 4,30	
	%OC		4,91	
NI	%MN	8,46 ± 26,12	2,54 ± 8,61	2,5 ± 12,66
	NI	11,14 ± 27,43	2,48 ± 11,30	2,64 ± 13,24
	%OC	20	11,47	6,57

L'efficacité alimentaire est plus faible chez les individus les plus petits comparée à celle des deux autres classes de taille. Ceci se traduit d'une part par un %ES plus élevé chez les petits individus (25,0%) par rapport aux individus de tailles moyenne (3,2%; $\chi^2 = 6,75$; $p < 0,01$) et grande (1,3%; $\chi^2 = 11,38$; $p < 0,001$), ces deux dernières classes de taille ne présentant pas de différence significative dans leurs %ES ($\chi^2 = 0,02$; $p = 0,86$) (Fig. 3.2a). D'autre part, le R_i varie significativement entre classes de taille (test de Kruskal-Wallis: $H = 7,49$; $p < 0,05$). Il est plus élevé chez les moyens et les grands ($R_i = 0,6 \pm 0,6$ et $0,5 \pm 0,5$ respectivement) que chez les petits ($R_i = 0,2 \pm 0,2$; test *post-hoc* de Wilcoxon: $p < 0,05$ dans les deux cas) (Fig. 3.2b). De même, la masse moyenne des proies ($H = 6,15$; $p < 0,05$) et le nombre de proies par estomac ($H = 17,62$; $p = 0,0001$) diffèrent significativement entre classes de taille. La masse des proies augmente avec l'accroissement de la taille des prédateurs ($13,7 \pm 12,0$ mg chez les petits, $24,1 \pm 30,5$ mg chez les moyens et $32,5 \pm 39,5$ mg chez les grands) et la différence est significative entre les grands et les petits individus (test *post-hoc*: $p < 0,05$). De plus, l'écart-type associé à la masse moyenne des proies augmente lui-aussi avec la taille des prédateurs ce qui indique que la gamme de tailles des proies sélectionnées augmente aussi à mesure que les prédateurs grandissent (Fig. 3.2c). La LS des individus est significativement corrélée avec la masse individuelle des proies ($S = 8978068,01$; $p < 0,0001$; $r^2 = 0,224$), et avec l'écart-type associé à ces masses individuelles ($S = 8978068,00$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,306$), ce qui confirme que *S. crumenophthalmus* ingère des proies plus grosses en plus des petites proies à mesure qu'il grandit. Le nombre moyen de proies ingéré par les individus de taille moyenne ($10,4 \pm 11,8$ proies) est significativement plus important que chez les petits ($6,3 \pm 12,8$ proies; test *post-hoc*: $p < 0,05$) et les grands individus ($4,4 \pm 4,3$ proies; test *post-hoc*: $p < 0,001$) (Fig. 3.2d). Le nombre moyen de proies par estomac n'augmente par contre pas de façon linéaire avec la taille chez *S. crumenophthalmus* ($S = 677150,20$; $p = 0,05$; $r^2 = 0,156$).

Le TNW de *S. crumenophthalmus* augmente avec la taille des poissons (1,36 chez les petits; 1,57 chez les moyens et 1,84 chez les grands) tandis que le degré de spécialisation individuelle tend à diminuer ($WIC/TNW = 26,9\%$ chez les petits, $13,5\%$ chez les moyens et $5,6\%$ chez les grands) (Fig. 3.1c). La différence n'est pas significative entre petits et moyens ($\chi^2 = 0,22$; $p < 0,24$), mais le devient entre petits et grands ($\chi^2 = 27,87$; $p < 0,0001$) et entre moyens et grands ($\chi^2 = 35,55$; $p < 0,0001$), ce qui confirme qu'il y a un élargissement du spectre alimentaire en relation avec l'augmentation de la taille des individus.

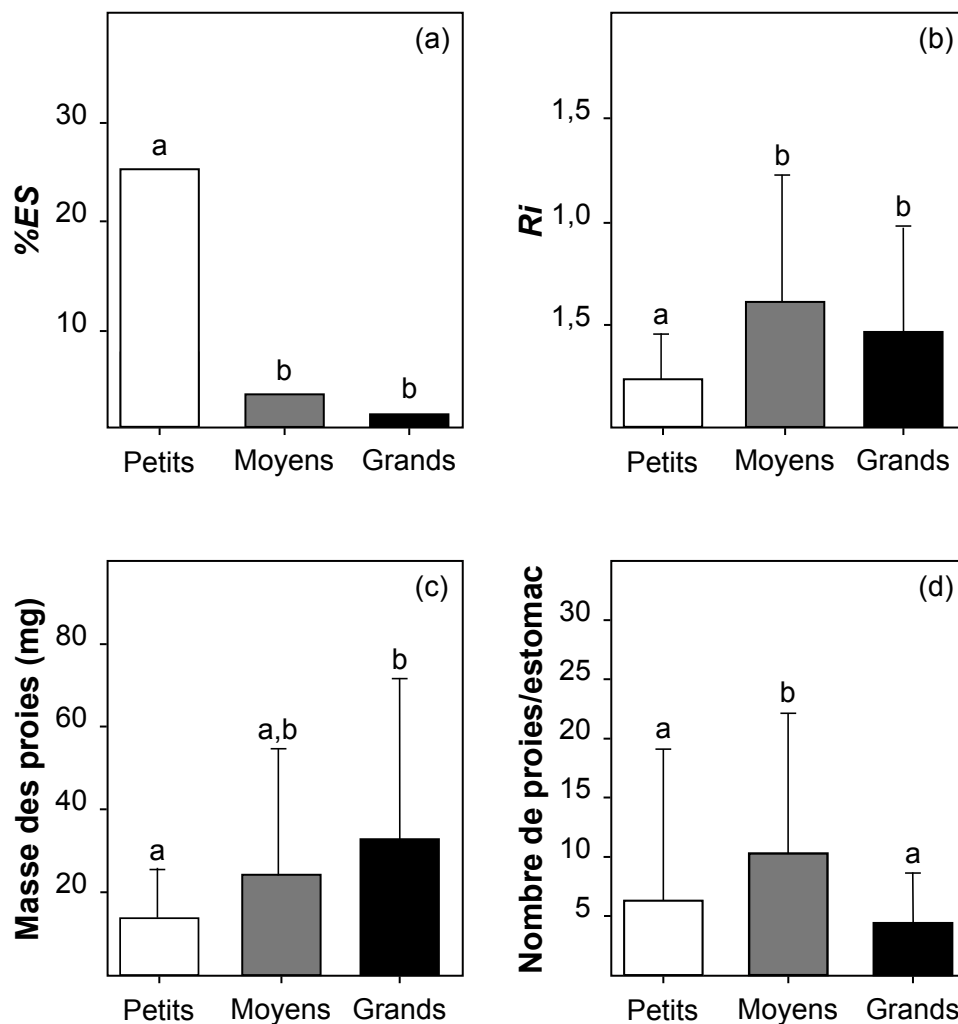


Fig. 3.2 – (a) Pourcentage d’estomacs vides %ES, et moyenne (\pm écart-type) (b) de l’indice de réplétion R_i , (c) du nombre moyen de proies par estomac, (d) de la masse moyenne individuelle des proies en fonction de la classe de taille chez *Selar crumenophthalmus*. Excepté pour le %ES, les valeurs représentent la moyenne \pm écart-type. Les différences significatives sont indiquées par les lettres [a,b] au-dessus des barres.

3.2 Variations saisonnière et ontogénique des ratios isotopiques du carbone et de l’azote

Un total de 81, 37, et 72 échantillons de muscle ont été prélevés chez *L. kasmira*, *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* respectivement (Tab. 0.2 du Chapitre « Matériel et Méthodes »). Ces trois groupes d’échantillons correspondent à des individus de longueurs standards allant de 76 à 230 mm ($120,4 \pm 27,4$ mm en moyenne) pour *L. kasmira*, de 60 à 239 mm pour *P. hamrur* ($115,7 \pm 40,3$ mm), et de 96 à 221 mm pour *S. crumenophthalmus* ($152,1 \pm 28,8$ mm).

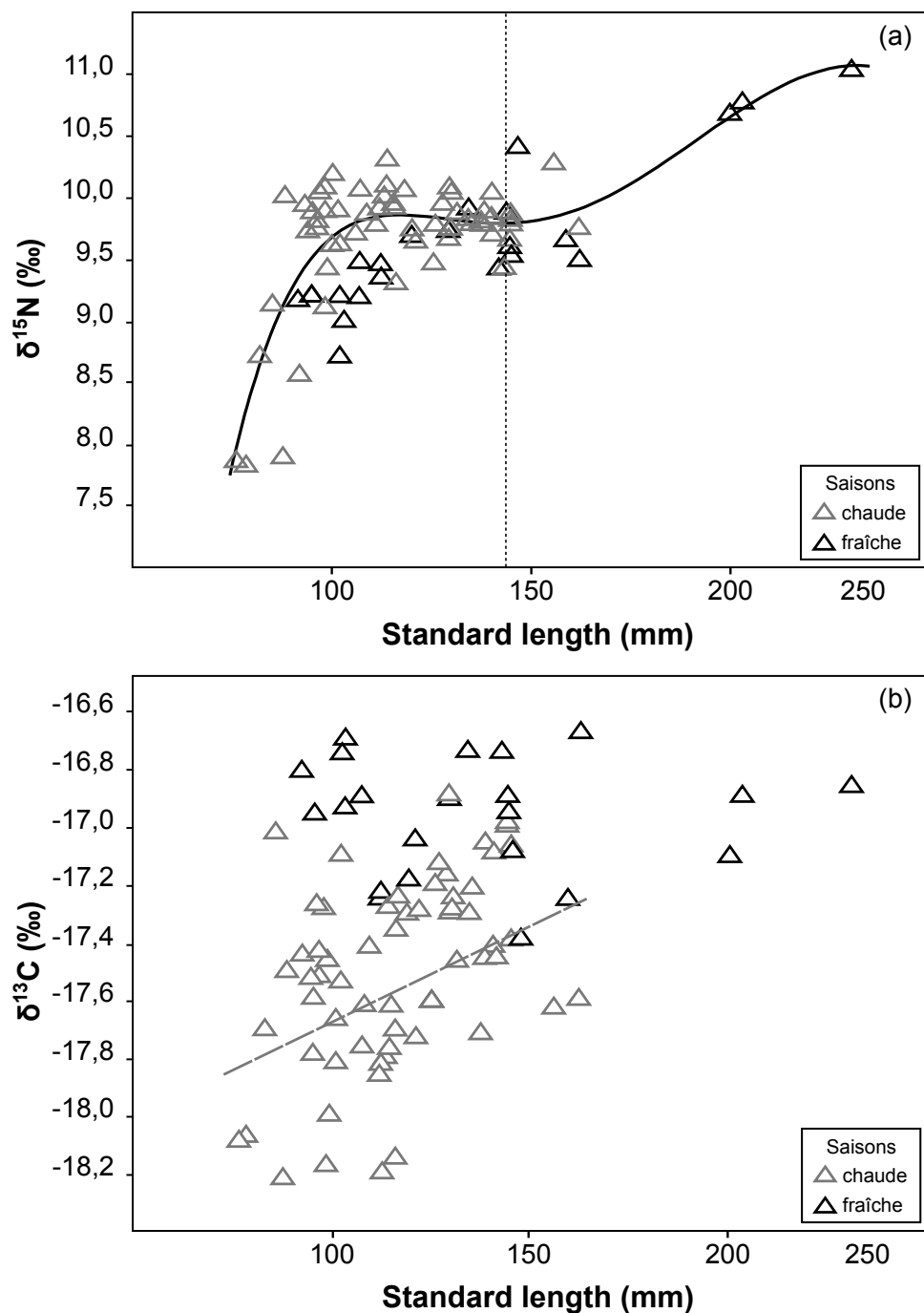


Fig. 3.3 – Évolution des ratios isotopiques (a) de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et (b) du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) en fonction de la longueur standard chez *Lutjanus kasmira*. La ligne noire pleine indique le modèle qui correspond le mieux aux variations de $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la longueur standard toutes saisons confondues. La ligne noire en pointillés indique la longueur moyenne de première maturité sexuelle (selon Rangarajan et al. 1971).

Chez *L. kasmira*, le $\delta^{15}\text{N}$ varie entre 7,8 et 11,0‰ ($9,6 \pm 0,5\text{‰}$ en moyenne), et le $\delta^{13}\text{C}$ varie entre

-18,2 et -16,2‰ (-17,5 ± 0,3‰). *P. hamrur* possède un $\delta^{15}\text{N}$ allant de 6,7 à 11,1 ‰ (8,5 ± 0,9‰) et un $\delta^{13}\text{C}$ allant de -18,8 à -13,8‰ (-17,1 ± 1,7‰). Le $\delta^{15}\text{N}$ de *S. crumenophthalmus* varie entre 6,5 et 9,4‰ (8,0 ± 0,6‰) et le $\delta^{13}\text{C}$ varie entre -18,4 et -15,1‰ (-17,2 ± 0,7‰).

Lutjanus kasmira

L'ANCOVA avec la *LS* comme co-variable n'indique aucun effet de la saison sur le $\delta^{15}\text{N}$ (ANCOVA: $F = 7,21$; $p = 0,08$) (Tab. 3.5, Fig. 3.3a). L'effet de la *LS* sur le $\delta^{15}\text{N}$ est très significatif ($F = 40,95$; $p < 0,0001$). *L. kasmira* montre un enrichissement de 3,2‰ entre 76 et 230 mm (Fig. 3.3a), soit 1,4 niveaux trophiques si l'on considère un enrichissement moyen de 2,3‰ par niveau trophique (McCutchan et al. 2003). L'interaction est nulle entre saison et *LS* ($F = 0,31$; $p = 0,76$), donc un seul modèle est utilisé pour modéliser la relation entre $\delta^{15}\text{N}$ et *LS*. Les données montrent un enrichissement rapide entre 76 et environ 92 mm, puis une stabilisation jusqu'à 162 mm, et un enrichissement des individus de taille supérieure (Fig. 3.3a). Le meilleur modèle est une régression polynomiale d'ordre 5 reliant le $\delta^{15}\text{N}$ à la *LS* selon la formule suivante: $\delta^{15}\text{N} = (2,7 \times 10^{-10})LS^5 - (2,7 \times 10^{-7})LS^4 + 0,001LS^3 - 0,019LS^2 + 1,6LS - 44,2$ (Fig. 3.3a).

Les ratios isotopiques du carbone sont significativement enrichis en ^{13}C durant la saison fraîche ($F = 43,58$; $p < 0,0001$) (Tab. 3.5, Fig. 3.3b). L'effet *LS* est significatif ($F = 31,79$; $p < 0,0001$) et l'interaction est significative entre saison et *LS* ($F = 18,49$; $p < 0,0001$). La corrélation entre $\delta^{13}\text{C}$ et *LS* est significative en saison chaude et est modélisée par la régression linéaire suivante: $\delta^{13}\text{C} = -18,47 + 0,007LS$ ($r^2 = 0,301$, $p < 0,0001$) mais ce n'est pas le cas en saison fraîche ($r^2 = 0,027$; $p = 0,51$) (Fig. 3.3b).

Priacanthus hamrur

Les tissus de *P. hamrur* sont significativement enrichis en ^{15}N en saison fraîche ($F = 6,11$; $p < 0,05$) (Tab. 3.5, Fig. 3.4a) et montrent un enrichissement hautement significatif en ^{15}N avec la *LS* ($F = 114,84$; $p < 0,0001$) (Fig. 3.4a). L'enrichissement est de 4,4‰ entre 60 et 239 mm (Fig. 3.4a), soit presque deux niveaux trophiques. Le modèle donnant le meilleur ajustement de l'évolution du $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la *LS* correspond à une fonction puissance de la forme: $\delta^{15}\text{N} = 2,24LS^{0,28}$ (Fig. 3.4a). L'ANCOVA indique une interaction significative entre l'effet *LS* et l'effet saison ($F = 9,09$; $p < 0,01$). L'effet *LS* est significatif au sein des deux saisons (saison fraîche: $r^2 = 0,694$; $p < 0,0001$; saison chaude: $r^2 = 0,678$; $p < 0,01$) et la relation entre $\delta^{15}\text{N}$ et *LS* correspond à des modèles linéaires (saison fraîche: $\delta^{15}\text{N} = 7,83 + 0,01LS$; saison chaude: $\delta^{15}\text{N} = 5,69 + 0,02LS$) (non représentés sur le graphe).

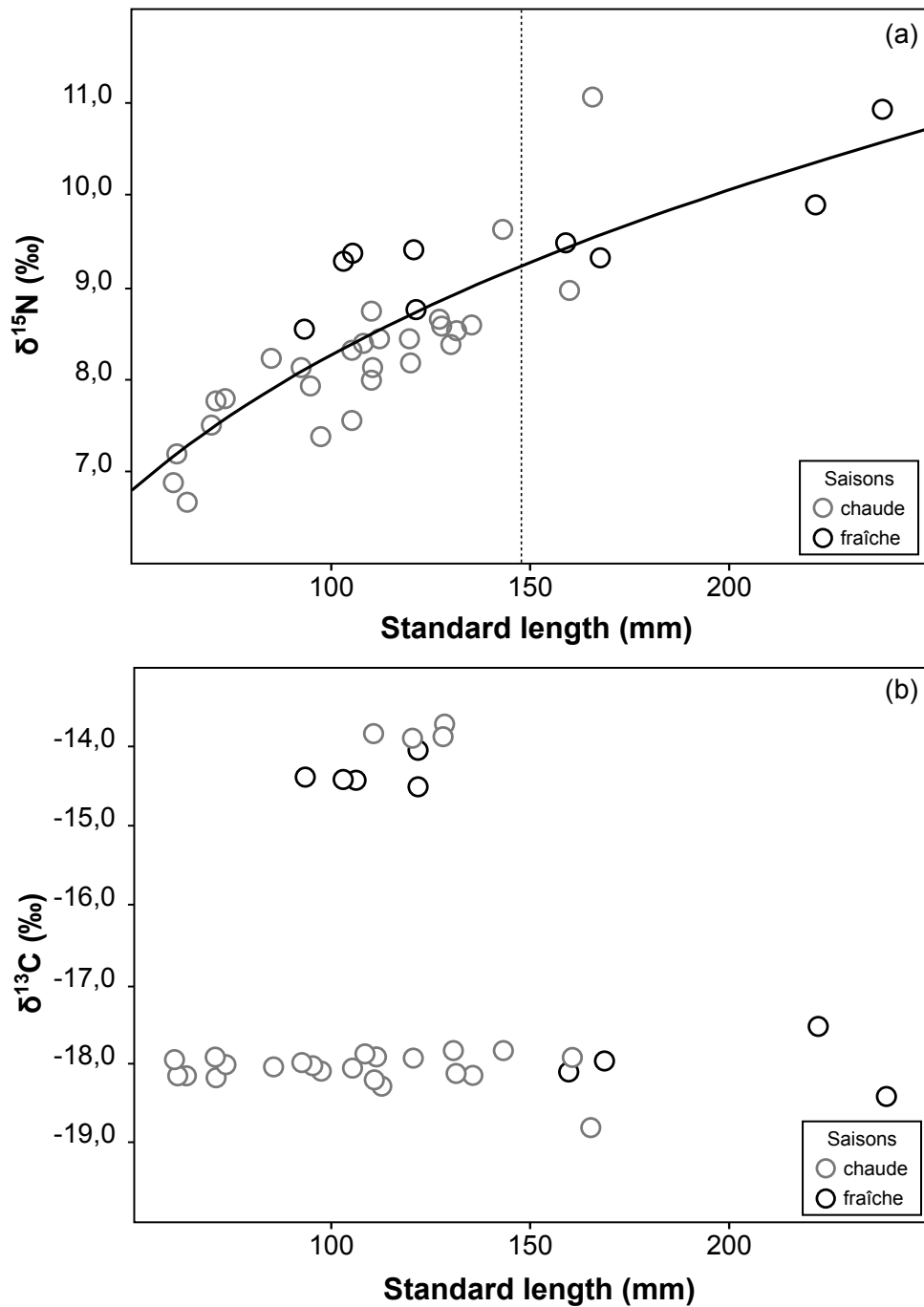


Fig. 3.4 – Évolution des ratios isotopiques (a) de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et (b) du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) en fonction de la longueur standard chez *Priacanthus hamrur*. La ligne noire pleine indique le modèle qui correspond le mieux aux variations de $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la longueur standard toutes saisons confondues. La ligne noire en pointillés indique la longueur moyenne de première maturité sexuelle (selon Sivakami et al. 2001).

Certains échantillons sont enrichis en ^{13}C (9 échantillons en décembre 2007 et mai 2008: $\delta^{13}\text{C} =$

-14,5 à -13,8‰ pour une moyenne de $-14,2 \pm 0,3$ ‰) (Fig. 3.4b) et ne sont pas inclus dans l'analyse. Il n'existe aucun effet significatif de la saison ($F = 0,05$; $p = 0,84$) ni de la LS ($F = 1,23$; $p = 0,28$) sur le $\delta^{13}C$ de *P. hamrur* (Tab. 3.5, Fig. 3.4b).

Tab. 3.5 – Ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}N$) et du carbone ($\delta^{13}C$) de *L. kasmira*, *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* (moyenne \pm écart-type) en fonction de la saison (N.S. = non significatif).

		Saison fraîche	Saison chaude	ANCOVA
<i>L. kasmira</i>	$\delta^{15}N$ (‰)	$9,65 \pm 0,57$	$9,68 \pm 0,53$	N.S.
	$\delta^{13}C$ (‰)	$-17,14 \pm 0,19$	$-17,59 \pm 0,27$	$p < 0,0001$
<i>P. hamrur</i>	$\delta^{15}N$ (‰)	$9,45 \pm 0,68$	$8,22 \pm 0,84$	$p < 0,05$
	$\delta^{13}C$ (‰)	$-18,02 \pm 0,36$	$-18,09 \pm 0,19$	N.S.
<i>S. crumenophthalmus</i>	$\delta^{15}N$ (‰)	$8,16 \pm 0,35$	$7,78 \pm 0,69$	N.S.
	$\delta^{13}C$ (‰)	$-17,08 \pm 0,17$	$-17,68 \pm 0,26$	$p < 0,0001$

Selar crumenophthalmus

Les ratios isotopiques de l'azote ne montrent pas de différence significative entre les saisons ($F = 0,03$; $p = 0,86$) chez *S. crumenophthalmus* (Tab. 3.5, Fig. 3.5a), mais la LS présente une différence significative ($F = 18,24$; $p < 0,0001$). L'enrichissement en ^{15}N observé dans les muscles de *S. crumenophthalmus* est de 2,9‰ entre 96 et 221 mm (Fig. 3.5a), soit environ un niveau trophique. L'ANCOVA n'indique pas d'interaction entre la LS et la saison ($F = 0,14$; $p = 0,71$). Le meilleur modèle correspond à une fonction puissance d'équation: $\delta^{15}N = 3,17LS^{0,18}$ (Fig. 3.5a).

Comme pour *P. hamrur*, certains échantillons présentent un enrichissement inexpliqué en ^{13}C (6 échantillons en mai 2008; $\delta^{13}C = -15,4$ à $-15,1$ ‰, pour une moyenne de $-15,2 \pm 0,1$ ‰) (Fig. 3.5b), et ne sont pas intégrés dans l'ANCOVA. L'ANCOVA indique un effet significatif de la LS ($F = 39,82$; $p < 0,0001$) et de la saison ($F = 90,87$; $p < 0,0001$), mais sans interactions entre les facteurs ($F = 0,08$; $p = 0,77$). Toutefois, il n'existe aucune corrélation entre $\delta^{13}C$ et LS en saison chaude ($r^2 = 0,049$; $p = 0,11$) ni en saison fraîche ($r^2 = 0,061$; $p = 0,09$) (Fig. 3.5b), ce qui suggère que l'effet LS observé initialement sur l'ensemble des données est en fait un artefact dû à la corrélation entre saison et LS (avec les plus grands individus collectés en saison fraîche).

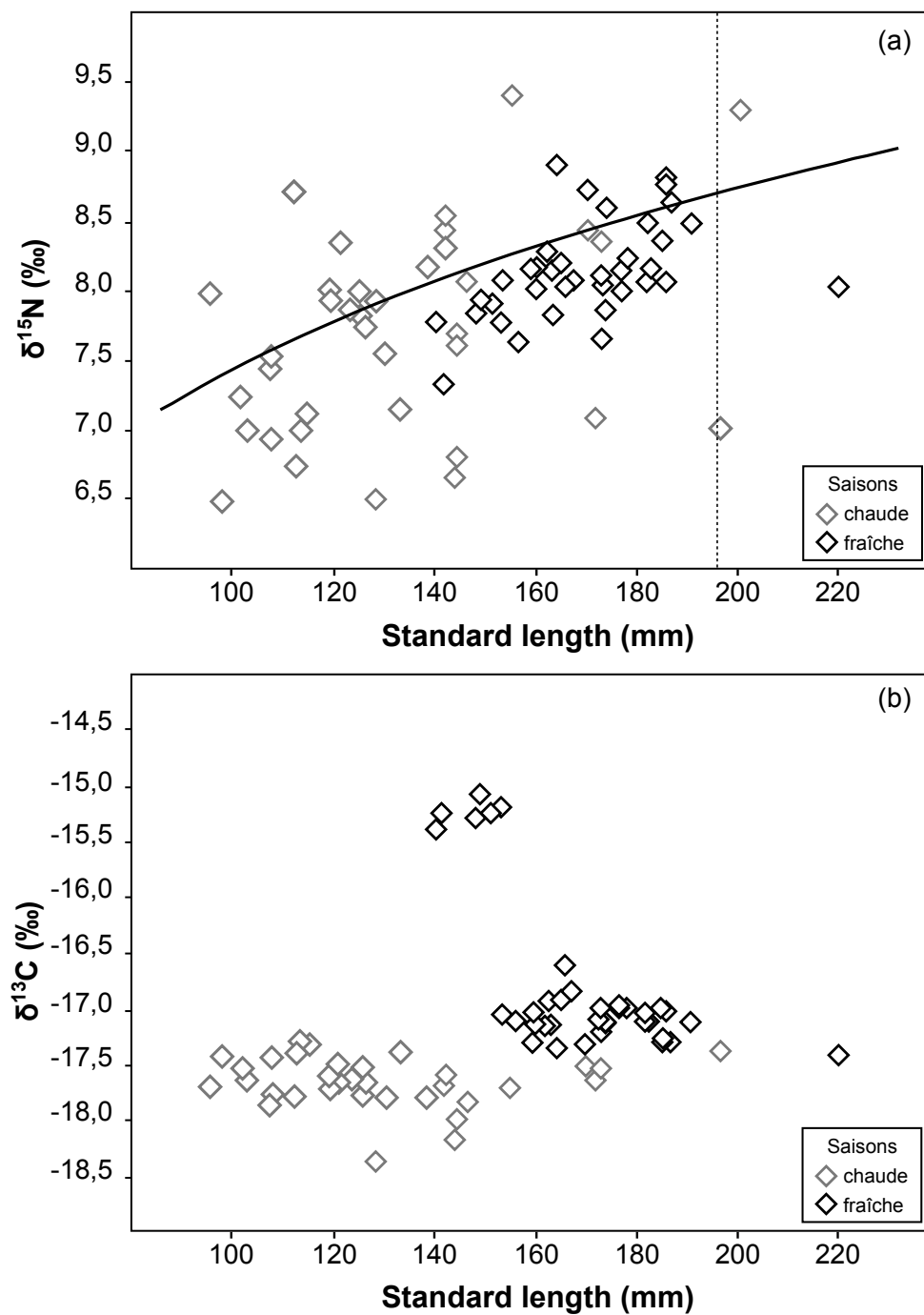


Fig. 3.5 – Évolution des ratios isotopiques (a) de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et (b) du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) en fonction de la longueur standard chez *Selar crumenophthalmus*. La ligne noire pleine indique le modèle qui correspond le mieux aux variations de $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la longueur standard toutes saisons confondues. La ligne noire en pointillés indique la longueur moyenne de première maturité sexuelle (selon Roos et al. 2007).

4 Discussion

4.1 Contenus stomacaux

Le régime alimentaire corrobore les résultats du Chapitre 2 de la Partie I, à savoir que le régime alimentaire est essentiellement piscivore pour *L. kasmira*, tandis qu'il est principalement composé de crustacés (larves de crabes, crevettes et stomatopodes) chez *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus*. Ceci confirme le caractère permanent de leurs préférences alimentaires. La faible efficacité alimentaire (%*ES* élevé et *R_i* faible) chez *L. kasmira* est aussi discutée dans le Chapitre 2 de la Partie I. Elle est vraisemblablement due au fait qu'ils se nourrissent essentiellement de poissons, de valeurs énergétique et nutritionnelle supérieures aux crustacés, impliquant que *L. kasmira* passerait moins de temps à se nourrir (Brett & Groves 1979, Bowen et al. 1995) que *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus*. Cette hypothèse est plus vraisemblable que celle d'un taux de régurgitation élevé puisque nous n'avons pas observé de traces de proies dans la cavité buccale ni sur les branchies des poissons collectés (Vignon & Dierking 2011). De plus, les crustacés forment souvent des essaims denses dans la colonne d'eau alors que les larves de poissons sont vraisemblablement moins agrégées voire solitaires. De ce fait la probabilité de rencontre entre le prédateur et la proie est plus élevée pour les crustacés.

Variations saisonnières

Des changements de régime alimentaire en fonction de la saison chez les poissons ont été rapportées dans un certain nombre d'études, et les auteurs concluent généralement que celui-ci s'explique par les variations temporelles dans la disponibilité en proies (ex: Labropoulou et al. 1997, Oda & Parrish 1981, Lucena et al. 2000). Seul *S. crumenophthalmus* a été pêché en abondance suffisante en saison fraîche pour permettre une analyse des contenus stomacaux et les résultats indiquent qu'il existe une augmentation de la proportion de poissons durant cette saison, indépendamment de l'effet de la taille des prédateurs. Sur les récifs artificiels comme en milieu corallien, le recrutement des larves de poissons est plus important en saison chaude qu'en saison fraîche (Letourneur 1992, Durville 2002, Tessier 2005a). Il est possible que les larves de poissons ayant recruté en saison chaude atteignent une taille correspondant aux préférences de *S. crumenophthalmus* durant la saison fraîche. Les stomatopodes disparaissent presque totalement des contenus en saison fraîche, pour être globalement remplacés par une plus grande proportion de poissons (Tab. 3.3). Ceci pourrait s'expliquer par le caractère saisonnier des larves de stomatopodes, qui ne seraient plus disponibles en hiver pour les poissons. En effet, il existe une saisonnalité dans le recrutement des stomatopodes en milieu tropical, et les larves de stomatopodes peuvent être particulièrement abondantes en saison chaude (Ahyong & Lowry 2001).

Variations ontogéniques

L'adaptation du régime alimentaire en fonction de la taille est un phénomène courant chez les poissons (Labropoulou et al. 1997, Scharf et al. 2000) et s'explique par la croissance allométrique de structures/organes permettant une amélioration de l'acuité visuelle et de la sensibilité, une plus grande rapidité de déplacement ainsi qu'une meilleure capacité à soutenir l'effort durant la nage à mesure que les individus gagnent en taille (Helfman et al. 1997, Scharf et al. 2000). Notamment, le développement ontogénique du système digestif, de la mâchoire et des dents joue en partie sur la sélection de la taille et de la qualité de la proie (Jenkins et al. 1984, Wainwright & Richard 1995, Tanaka et al. 1996).

Chez *L. kasmira*, les poissons dominant dans l'alimentation quelle que soit la taille, mais leur proportion comparée à celle des crustacés (notamment décapodes) augmente encore avec la classe de taille des prédateurs. L'étude des variations ontogéniques dans le régime alimentaire de *L. kasmira* n'a jamais été entreprise, mais les variations ontogéniques ont été reportées chez de nombreuses autres espèces de Lutjanidae (Nagelkerken et al. 2000) et ont parfois été associées à des migrations ontogéniques inter-habitats (ex: Cocheret de la Morinière et al. 2003). Sur la côte est des États-Unis, le régime alimentaire de *Rhomboplites aurorubens* est dominé par des petits crustacés pélagiques chez les juvéniles, pour évoluer à l'âge adulte vers un régime alimentaire constitué principalement de petits poissons pélagiques et de teuthidés (Grimes 1979, Sedberry & Cuellar 1993). Chez *L. apodus*, sur la côte sud-ouest de Porto-Rico, les plus petits individus (< 70 mm) se nourrissent presque exclusivement de crustacés amphipodes et de crabes (plus de 90% de la proportion de proies en masse, nombre et occurrence), tandis que les adultes se nourrissent principalement de poissons avec pour proies secondaires des crabes, crevettes et stomatopodes (Rooker 1995). L'auteur a attribué ces changements à l'accroissement progressif des dimensions de la cavité buccale avec la taille (Rooker 1995). Chez *L. campechanus*, les muscles adducteurs de la mâchoire changent de fonction lorsque les poissons atteignent 60 mm (Case et al. 2008). Les auteurs ont associé ce changement de fonction à une transition entre un régime alimentaire typique des juvéniles consistant de proies petites et tendres vers un régime alimentaire typique des adultes et constitué de proies plus larges et plus dures (Case et al. 2008). Il est donc probable que le développement de la mâchoire et de la dentition - notamment les larges canines adaptées à saisir et retenir les proies que possède *L. kasmira* (Allen 1985) - explique l'importance croissante des poissons dans le régime alimentaire de l'espèce. La diminution de la niche trophique de *L. kasmira* avec l'augmentation de la taille des individus va dans le sens d'une spécialisation vers un régime piscivore dominant, et l'évolution du *WIC/TNW* indique que la diminution du spectre de proies se fait à l'échelle individuelle. En d'autres termes, les jeunes individus sont généralistes, et se spécialisent sur les poissons à mesure qu'ils grandissent.

Les variations ontogéniques du régime alimentaire chez *P. hamrur* se traduisent par une diminution des décapodes et une augmentation de l'importance des poissons et des stomatopodes dans le régime alimentaire. Cependant quelle que soit la taille des individus, les proies dominantes sont des crustacés: décapodes chez les petits, stomatopodes chez les grands. Abdurahiman (2006) a observé des variations ontogéniques dans le régime alimentaire de *P. hamrur* sur la côte ouest de l'Inde (côte de Kamataka, Mer d'Arabie), qui suivent le même schéma qu'à La Réunion, à savoir une augmentation de la proportion des proies de grande taille en relation avec l'augmentation de la taille du prédateur. Les plus petits individus (< 150 mm) se nourrissent en majorité de détritus, mais aussi de crabes benthiques (Abdurahiman 2006). Ceux-ci sont remplacés par la crevette *Acetes indicus* sur laquelle *P. hamrur* se spécialise à mesure que les individus grandissent (Abdurahiman 2006). Dans la Baie de La Possession, la faible proportion de proies benthiques dans le régime alimentaire de *P. hamrur* (gastéropodes) suggère que l'espèce dérive une quantité négligeable de son alimentation du compartiment benthique, quelle que soit la classe de taille. Ceci peut s'expliquer par le fait que ces proies sont déjà exploitées par des espèces compétitives telles que les Mullidae, espèces caractéristiques des fonds meubles et abondantes aux abords des récifs artificiels (Tessier 2005a), ou parce que les proies benthiques sont peu abondantes. Toujours selon les analyses de Abdurahiman (2006), les poissons n'apparaissent dans le régime alimentaire de *P. hamrur* qu'à partir de 135 mm (mais pour ensuite diminuer à nouveau avec la taille des individus), à partir de quoi Abdurahiman (2006) conclut que les individus de taille inférieure ne sont pas aptes à la piscivorie. Les résultats de la présente étude montrent que ce n'est pas le cas, puisque *P. hamrur* commence à se nourrir de poissons dès 60 mm dans la Baie de La Possession. La disponibilité en proies dans le milieu affecte certainement les habitudes alimentaires des individus de cette espèce.

Quelle que soit la classe de taille, la proportion en crustacés décapodes reste stable et ceux-ci constituent les proies dominantes dans le régime alimentaire de *S. crumenophthalmus*. Toutefois l'espèce montre des variations ontogéniques dans les proportions de poissons et de stomatopodes consommées, avec une augmentation des premiers en parallèle d'une diminution des seconds avec la taille de *S. crumenophthalmus*, jusqu'à presque égaler la proportion de crustacés décapodes chez les grands. De plus, il est possible que l'effet saisonnier dans le recrutement des stomatopodes joue un rôle dans la mesure où les plus grands *S. crumenophthalmus* ont été collectés en hiver, période durant laquelle les stomatopodes sont supposés moins abondants dans le milieu (Ahyong & Lowry 2001). Roux & Conand (2000) ont travaillé sur les mêmes classes de taille sur des individus collectés avant l'installation des récifs artificiels dans la Baie de La Possession. Les euphausiidés et les crustacés décapodes dominaient le régime alimentaire des petits; les décapodes suivis des poissons dominaient

chez les moyens; et les poissons suivis des décapodes étaient dominants chez les plus grands (Roux & Conand 2000). Les différentes classes de tailles, dans la présente étude, ont donc un régime alimentaire relativement différent de celui observé par Roux & Conand (2000). Notamment chez les petits, il n'a pas été observé d'euphausiidés (mais celles-ci peuvent faire partie des crustacés non identifiés), mais aussi chez les grands qui ne deviennent pas majoritairement piscivores dans notre étude. Vu l'effet attractif que les récifs artificiels exercent sur les recrues de poissons dans la Baie de La Possession (Tessier 2005a), on pourrait s'attendre à une augmentation ou à une stabilisation de la proportion de poissons dans le régime alimentaire de *S. crumenophthalmus* après immersion des structures. Outre un effet possible de la variabilité naturelle interannuelle et spatiale dans les populations de proies (comme une diminution du recrutement larvaire ou une préférence pour l'environnement de la baie de St Paul), il est possible que la baisse de l'importance des poissons en tant que proies soit le résultat d'un accroissement de la compétition avec les autres espèces de poissons nouvellement installées dans la baie, comme *L. kasmira* qui présente une spécialisation sur le poisson chez les plus grands individus. Cette hypothèse était déjà évoquée au sein du Chapitre 2 de la Partie I. Enfin, la concentration des larves de poissons à proximité des récifs artificiels pourrait limiter leur distribution spatiale dans la baie et augmenter leur prédation.

L. kasmira et *S. crumenophthalmus* ingèrent des proies plus volumineuses en grandissant, et en quantité plus faible chez les grands individus que chez les petits pour *S. crumenophthalmus*. L'écart-type des masses des proies grandit aussi avec la classe de taille chez les deux espèces, ce qui indique une plus grande variabilité dans les masses de proies sélectionnées. Le spectre de taille des proies ingérées par les poissons augmente généralement avec la taille des prédateurs, les individus les plus grands possédant la capacité d'ingérer de grandes proies en plus des petites. En d'autres termes, la taille maximale des proies augmente avec la taille du prédateur, tandis que la taille minimum n'évolue pas ou peu (Morato et al. 2000, Scharf et al. 2000). Le fait que les prédateurs continuent à inclure des proies de petite taille dans leur régime alimentaire est en contradiction apparente avec l'OFT, qui implique que les proies les plus larges rencontrées devraient être consommées préférentiellement pour maximiser l'apport net d'énergie (Scharf et al. 2000). Toutefois, du fait de la plus faible abondance des proies plus larges en milieu marin et du fait d'un succès de capture plus élevé lorsque les proies sont de petite taille, les petites proies restent hautement vulnérables à la prédation malgré l'apport d'énergie plus faible qu'elles représentent par rapport aux proies plus larges (Scharf et al. 2000). En conséquence, le spectre de taille des proies ingérées par les prédateurs de petites tailles constitue un sous-ensemble du spectre de proies ingérées par les prédateurs de plus grande taille, induisant ainsi une compétition intraspécifique pour les ressources (Morato et al. 2000, Scharf et al. 2000). Chez *S.*

crumenophthalmus, ceci pourrait expliquer pourquoi le %ES est plus élevé et le R_i est plus faible chez les petits. *P. hamrur* possède aussi un %ES plus élevé chez les petits individus comparé aux grands, ce qui peut aussi s'expliquer par le fait que les petits et grands individus se nourrissent sur les mêmes proies avec une efficacité de capture plus élevée chez les individus les plus grands. Ce manque de sélectivité des proies de grande taille chez les plus grands individus a également été observé chez les thons tropicaux (Ménard et al. 2006). En milieu tropical, cela pourrait être lié à la structure des communautés marines qui sont composées d'un grand nombre d'espèces mais présentant des biomasses individuelles relativement faibles.

4.2 Ratios isotopiques du carbone et de l'azote

Variations saisonnières

L'effet saison sur les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ diffère en fonction de l'espèce, avec un enrichissement en saison fraîche pour *P. hamrur* et aucun effet pour *L. kasmira* et *S. crumenophthalmus*. Ceci suggère que les variations observées chez *P. hamrur* ne sont pas dues à une éventuelle variation du $\delta^{15}\text{N}$ de la base du réseau trophique. Le nombre d'estomacs collecté en été et en hiver est trop faible pour pouvoir faire le lien entre régime alimentaire et $\delta^{15}\text{N}$ au sein de chaque saison pour *P. hamrur*, mais la littérature indique qu'un tel changement existe dans d'autres régions. Chez *P. hamrur*, le régime alimentaire qui est généralement dominé par *A. indicus*, est composé d'un mélange d'amphipodes, de copépodes et de détritus durant la mousson de sud-ouest (Abdurahiman 2006). Les auteurs ont attribué ces observations à la variation de la disponibilité en proies, avec la disparition de *A. indicus* des côtes indiennes durant la mousson de sud-ouest (Abdurahiman 2006).

Les ratios isotopiques du carbone de *L. kasmira* et *S. crumenophthalmus* sont significativement enrichis en ^{13}C durant la saison fraîche. Il est impossible de dire si cette variation est liée à un changement dans le régime alimentaire chez *L. kasmira*. Si tel était le cas chez *S. crumenophthalmus*, un enrichissement en ^{13}C signifierait que l'espèce consommerait significativement plus de proies benthiques durant la saison fraîche. Or, bien que la contribution des proies benthiques au régime alimentaire soit un peu plus importante en saison fraîche qu'en saison chaude, leur proportion reste négligeable dans le régime alimentaire du petit pélagique (cf. gastéropodes dans Tab. 3.3). L'enrichissement observé dans le $\delta^{13}\text{C}$ pourrait donc s'expliquer par un changement saisonnier (1) dans la structure du réseau trophique et/ou (2) dans le ratio isotopique du carbone des producteurs primaires, et/ou (3) un couplage plus important entre les compartiments benthique et pélagique en saison fraîche. Dans la Baie de La Possession, aucune corrélation entre $\delta^{13}\text{C}$ et concentration en chlorophylle *a* ni température de surface n'a été observée dans la MOP (cf. Partie I – Chapitre 1). Toutefois, la période d'échantillonnage ne

couvrait pas la transition entre la saison chaude et le début de la saison fraîche. Il est possible que l'augmentation de la productivité phytoplanctonique pendant la saison fraîche entraîne un enrichissement en ^{13}C à la base du réseau trophique qui se reflèterait ensuite dans les tissus des organismes occupant les niveaux trophiques supérieurs (Cherel & Hobson 2007). Le plus fort hydrodynamisme en hiver austral peut aussi favoriser une mise en suspension plus importante et plus durable du sédiment et de la matière organique associée dans la colonne d'eau et ainsi apporter une source supplémentaire de MOP dont les valeurs enrichies en ^{13}C sont ensuite transmises dans le réseau trophique.

Variations ontogéniques

En accord global avec l'importance grandissante des poissons dans le régime alimentaire (occupant généralement un niveau trophique supérieur aux crustacés du zooplancton), les trois espèces montrent un enrichissement graduel en ^{15}N dans leur muscle, signe d'un changement de niveau trophique avec la taille (Minagawa & Wada 1984).

L'enrichissement rapide en ^{15}N observé chez *L. kasmira* entre 76 et ~92 mm est signe d'une évolution rapide d'un à deux niveaux trophiques. Sachant que le ratio isotopique dans le muscle des poissons juvéniles enregistre le régime alimentaire datant d'environ un à cinq mois (Guelinckx et al. 2007, Church et al. 2009, Quevedo et al. 2009), il est possible que l'enrichissement rapide soit dû au passage d'une alimentation basée sur du zooplancton vers des proies de niveau trophique supérieur (Wells et al. 2008) après le recrutement des juvéniles sur les récifs artificiels (qui se fait à environ 40 mm de longueur, Tessier 2005a). En effet, Sampey et al. 2007 ont démontré que les proies préférées des larves de Lutjanidae étaient des copépodes, et nos résultats de contenus stomacaux indiquent une préférence alimentaire pour les larves de poissons dès la classe de taille correspondant à 76 - 105 mm. Wells et al. (2008) ont observé une rapidité d'enrichissement en ^{15}N similaire dans les tissus de *L. campechanus* sur des récifs artificiels, avec un enrichissement moyen de 3,5‰ entre le stade larvaire et 100 mm de longueur. L'enrichissement des individus de $LS > 162$ mm peut être expliqué de plusieurs façons. C'est approximativement à cet âge que les *L. kasmira* sont supposés quitter les récifs artificiels pour migrer vers des zones plus profondes (Tessier 2005a), ce qui explique pourquoi nous avons collecté si peu d'individus de taille supérieure. Toutefois, il arrive d'observer des individus mesurant plus de 200 mm à proximité des récifs, provenant probablement des habitats plus profonds (Tessier 2005a). Les trois poissons de taille > 162 mm sont enrichis en ^{15}N , suggérant qu'ils ont adopté un $\delta^{15}\text{N}$ typique des habitats profonds et/ou qu'ils ont encore changé de niveau trophique. En effet, un enrichissement en ^{15}N de la MOP avec la profondeur a souvent été observé et a été imputé au fractionnement durant la dégradation oxydative par les microorganismes de la colonne d'eau pendant

la sédimentation de la matière organique (Minagawa & Wada 1984, Saino & Hattori 1987, Lehmann et al. 2002). À La Réunion, les poissons profonds présentent un enrichissement en ^{15}N (S. Jaquemet, *données non publiées*), ce qui renforce l'idée que les adultes de *L. kasmira* s'alimentent à plus grande profondeur.

À l'état larvaire, les Carangidae et Priacanthidae se nourrissent aussi de copépodes (Sampey et al. 2007). Selon notre étude, ils se nourrissent principalement de crustacés décapodes dans les petites classes de taille pour ensuite inclure progressivement une plus grande proportion de poissons (plus riches en ^{15}N) à mesure qu'ils grandissent. Le $\delta^{15}\text{N}$ de *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* évoluent avec l'âge (*LS*) de façon plus progressive que *L. kasmira*, ce qui est donc en accord avec une évolution lente du pourcentage de poissons dans le régime alimentaire des deux espèces. Ceci traduirait le fait que les individus des deux espèces n'ont pas de changements marqués d'habitats avec l'âge ou que les changements ontogénétiques de régime alimentaire sont plus graduels que chez *L. kasmira*.

Il est à noter que l'enrichissement dans les tissus de juvéniles est à la fois le fruit de la croissance du tissu et du renouvellement catabolique (Fry & Arnold 1982, Hesslein et al. 1993). En effet, le changement de ratio isotopique peut se faire par croissance des tissus durant laquelle la composition isotopique initiale des tissus est « diluée » par ajout de nouveaux tissus aux ratios isotopiques différents, et/ou par changement métabolique durant lequel l'ancien tissu est remplacé par de nouveaux tissus de valeur isotopique différente (Fry & Arnold 1982). Ainsi, la diminution du métabolisme et du taux de croissance chez les poissons à mesure qu'ils grandissent (Helfman et al. 1997) peut induire une intégration plus rapide de la valeur isotopique des proies dans les tissus des juvéniles comparés aux adultes (Trueman et al. 2005). Toutefois, si on considère que l'effet de la croissance et du métabolisme est le même pour *L. kasmira* que pour *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus*, il apparaît que *L. kasmira* change de niveau trophique de façon plus rapide que *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus*. Cette évolution rapide de $\delta^{15}\text{N}$ chez *L. kasmira* confirme un changement plus marqué de régime alimentaire et probablement aussi un changement d'habitat.

En général, les ratios isotopiques du carbone varient peu en fonction du niveau trophique (DeNiro & Epstein 1978, McCutchan et al. 2003) mais change en fonction de l'habitat, ce qui permet de discriminer les habitats néritique *versus* océanique; benthique *versus* pélagique; ou encore entre milieu récifal, mangrove et herbiers de phanérogames (Hobson et al. 1994, France 1995, Clementz & Koch 2001). *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* ne montrent pas d'enrichissement significatif en ^{13}C avec la *LS*, ce qui suggère (1) qu'ils ont changé d'habitat il y a trop longtemps pour que les muscles gardent encore la trace de la transition, (2) qu'il n'existe pas de différence dans les ratios isotopiques du carbone entre compartiments pélagique et benthique ou (3) que les poissons se nourrissent continuellement

dans la colonne d'eau - sans phase d'alimentation sur les proies benthiques - en grandissant et donc ne varient pas dans leur composition isotopique. Cela signifierait que les deux espèces dépendent de proies pélagiques de façon continue à l'état larvaire (Sampey et al. 2007) comme à l'état juvénile. Ceci est en accord avec les résultats de Roux & Conand (2000) qui ne trouvent pas de trace d'alimentation benthique chez les petits *S. crumenophthalmus*, mais est peut-être contraire aux observations de Abdurahiman (2006), selon lesquelles *P. hamrur* ingurgite une quantité non négligeable de crabes benthiques chez les plus petits juvéniles.

Le $\delta^{13}\text{C}$ de *L. kasmira* est corrélé avec la *LS* uniquement en saison chaude. Cela pourrait être causé par l'accélération du métabolisme avec l'élévation de la température, mais dans ce cas nous pourrions nous demander pourquoi cela ne toucherait que *L. kasmira* et pas les deux autres espèces. Par ailleurs, comme pour *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus*, la contribution des proies benthiques au régime alimentaire est relativement faible et ne change pas particulièrement en fonction de la classe de taille. Bien que la relation entre *LS* et $\delta^{13}\text{C}$ ne soit pas significative pour l'ensemble des données, on peut tout de même voir sur la Fig. 3.3 une tendance à l'enrichissement en ^{13}C avec la taille pour l'ensemble des individus, qui pourrait traduire un passage d'un régime alimentaire dont la source est plutôt océanique à une source côtière (la MOP en milieu côtier étant généralement enrichie en ^{13}C comparé au large; France 1995). Une autre explication pourrait venir du fait que l'effort d'échantillonnage est plus important en saison chaude qu'en saison fraîche chez *L. kasmira* et qu'il est aussi globalement plus important pour cette dernière espèce que pour *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus*. Des variations mensuelles dans le $\delta^{13}\text{C}$ à la base du réseau trophique (comme un enrichissement progressif en ^{13}C de la MOP en saison fraîche) pourraient expliquer l'enrichissement du $\delta^{13}\text{C}$ dans les tissus de *L. kasmira*. Il est difficile d'aller plus loin dans les explications avec les données actuellement disponibles. Il serait donc nécessaire de collecter les nouvelles recrues de *L. kasmira* afin d'analyser leurs contenus stomacaux (et leurs compositions isotopiques), et d'analyser les variations mensuelles dans le $\delta^{13}\text{C}$ (et le $\delta^{15}\text{N}$) dans le muscle du poisson ainsi que de la MOP dans la Baie de La Possession sur une année. Ceci aiderait à discriminer la part des variations isotopiques dans les tissus des poissons qui sont attribués aux changements de régime alimentaire de ceux qui sont liés aux modifications des ratios isotopiques à la base du réseau trophique.

5 Conclusion

Les résultats de cette étude montrent que *L. kasmira*, *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* présentent un changement lent, progressif et plus ou moins marqué dans les proportions de proies dans leur régime alimentaire. Le changement est suffisamment important chez *S. crumenophthalmus* entre les moyens

et les grands individus. Les muscles des trois espèces s'enrichissent en ^{15}N avec la taille, en accord avec une augmentation progressive de la contribution des poissons généralement enrichis en ^{15}N comparé aux crustacés du zooplancton et un changement de position trophique. Cet enrichissement est plus prononcé chez *L. kasmira*, et traduit en partie une migration des individus les plus âgés vers des habitats plus profonds. Il n'existe apparemment pas de variations ontogéniques dans le $\delta^{13}\text{C}$ des espèces, mais un enrichissement dans les tissus en saison chaude chez *L. kasmira* et *S. crumenophthalmus*, possiblement lié à des variations saisonnières dans la signature de la base du réseau trophique. Les récifs artificiels étant supposés servir de « nurseries » pour les espèces démersales comme *L. kasmira* et *P. hamrur* (Tessier 2005a), il n'est pas exclu que l'évolution ontogénique des besoins énergétiques et nutritionnels pousse les poissons à migrer vers les profondeurs à partir d'une certaine taille.

PREMIÈRE PARTIE: LES POINTS À RETENIR

$\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP à l'échelle de la Baie de La Possession

La MOP montre un appauvrissement en ^{15}N minimum de 2,3‰ et maximum de 5,1‰ entre septembre 2010 et janvier 2011. Les deux causes les plus probables sont une augmentation de la fixation de N_2 par les organismes diazotrophes et/ou les une utilisation accrue de l'ammonium reminéralisé en réponse à la diminution de la disponibilité en nitrates avec l'augmentation de la SST, ces deux mécanismes provoquant un appauvrissement des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la production primaire.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP n'évoluent pas suivant un patron particulier et montrent des variations faibles entre septembre 2010 et janvier 2011 (entre 0,77 et 1,73‰ en fonction de la station).

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP ne diffèrent pas significativement en fonction des stations.

Le $\delta^{13}\text{C}$ du point Littoral Nord est significativement enrichi comparé aux stations Port Est, RA et Large, ce qui s'explique par la remise en suspension de microphytobenthos (MPB) enrichi en ^{13}C à proximité des côtes et à faible profondeur.

Niches trophiques des poissons

Lutjanus kasmira, *Priacanthus hamrur* et *Selar crumenophthalmus* consomment principalement des larves de poissons, de décapodes, de stomatopodes et des céphalopodes pélagiques en différentes proportions. *S. crumenophthalmus* et *P. hamrur* possèdent les niches trophiques les plus larges. Ceci s'explique par une plus grande spécialisation individuelle, c'est-à-dire que les deux espèces de poissons sont des généralistes de type B (*sensus* Bearhop et al. 2004).

Bien que les poissons présentent tous de la variabilité dans leur spectre alimentaire, ils présentent des préférences alimentaires: larves de poissons pour *L. kasmira*, larves de décapodes et de stomatopodes pour *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus*. Les isotopes confirment la ségrégation entre la niche de *L. kasmira* (significativement enrichie en ^{15}N du fait de sa consommation préférentielle de poissons) et celles des deux autres espèces. Les isotopes stables révèlent aussi une divergence dans les niches de *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* qui dépendent de sources de carbone différentes.

Les trois espèces montrent des variations ontogéniques dans leur régime alimentaire, avec une importance grandissante des larves de poissons, mais aussi des larves de stomatopodes chez *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus*, qui sont des proies de plus grande taille. Toutefois, la même catégorie de proie domine chez chaque espèce, quelle que soit la classe de taille considérée.

Les variations ontogéniques sont très perceptibles au niveau des ratios isotopiques de l'azote: les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ augmentent significativement avec la taille des poissons, signe d'un changement de niveau trophique avec la taille.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des poissons ne montrent par contre pas de corrélation avec la taille, excepté chez *L. kasmira* et uniquement durant la saison chaude.

Deuxième partie

Île de La Réunion

Chapitre 4

Évolution spatiale des ratios isotopiques du carbone et de l'azote de la matière organique particulaire et des muscles de poissons autour de l'île de La Réunion

Divers processus biogéochimiques peuvent faire varier spatialement les ratios isotopiques chez les producteurs primaires (ex: François et al. 1993, Altabet & François 1994, Liu et al. 1996, Baird et al. 2008). Le $\delta^{13}\text{C}$ du phytoplancton est gouverné par deux principaux facteurs: le taux de croissance phytoplanctonique et la température de l'eau. L'effet du taux de croissance s'explique de la façon suivante: en début de croissance phytoplanctonique, lorsque le CO_2 dissout est présent en quantité suffisante, le phytoplancton absorbe préférentiellement les éléments ^{12}C , ce qui résulte en un fractionnement maximum du $\delta^{13}\text{C}$ et un enrichissement progressif du CO_2 restant en ^{13}C (Pardue et al. 1976). À mesure que la disponibilité en CO_2 diminue, le phytoplancton ne peut plus discriminer contre le ^{13}C du pool de CO_2 restant, il s'enrichit alors en ^{13}C (Pardue et al. 1976, Brutemark et al. 2009). Par ailleurs, la température de surface joue sur le $\delta^{13}\text{C}$ de différentes façons. De façon directe en modulant la solubilité et donc la disponibilité du CO_2 (Rau et al. 1989) et de façon indirecte en jouant sur l'épaisseur de la thermocline, et donc la disponibilité en nutriments et finalement la croissance phytoplanctonique (McGillicuddy et al. 1998). Alternativement, Rau et al. (2001) suggèrent que certaines espèces de phytoplancton sont capables d'assimiler les ions bicarbonates (HCO_3^-) de façon active

lorsque la concentration en CO_2 dissous est faible. Le transport actif d'ions bicarbonates à l'intérieur de la cellule provoque une diminution du $\delta^{13}\text{C}$ phytoplanctonique, ceci à cause du $\delta^{13}\text{C}$ plus bas des ions bicarbonates (comparé au CO_2 dissous; Smith & Walker 1980) mais aussi à cause du mécanisme de concentration du DIC mis en oeuvre dans le phytoplancton (Fogel et al. 1992). Par ailleurs, le degré de fractionnement peut varier entre espèces de phytoplancton, avec la taille des cellules algales (Burkhardt et al. 1999) ainsi qu'en fonction de la salinité (Fry 2002).

Les principaux facteurs contrôlant le $\delta^{15}\text{N}$ du phytoplancton sont la concentration en nutriments azotés dans le milieu ainsi que la forme et l'origine de (et donc les transformations biochimiques subies par) ces nutriments (Sigman & Casciotti 2001, Revill et al. 2009). L'azote peut être assimilé sous trois formes principales par le phytoplancton: les nitrates NO_3^- , l'ammonium NH_4^+ , et le diazote N_2 d'origine atmosphérique. La fixation du diazote est un mécanisme important d'apport d'azote « nouveau » (en opposition à azote « régénéré » tel que l'utilisation de l'azote excrété par les organismes sous forme d'ammonium) (Dore et al. 2002). Comme le $\delta^{15}\text{N}$ du diazote dissous est proche de 0‰ et le fractionnement associé à la fixation de cet élément est faible (Wada et al. 1975, Wada 1980), les valeurs isotopiques de la matière organique générée par ce mécanisme sont elles-mêmes peu élevées ($\sim -2,1$ à $2,9$ ‰; Sigman & Casciotti 2001, Mahaffey et al. 2005). Au contraire, les nitrates « nouveaux » issus des eaux profondes (< 1500 m) et injectés à la surface lors d'épisodes d'upwellings sont relativement enrichis en ^{15}N ($\delta^{15}\text{N} = 5$ à $6,8$ ‰; Miyake & Wada 1967, Liu & Kaplan 1989) en raison de la dégradation de la matière organique lors de la sédimentation dans la colonne d'eau (Altabet & François 1994). Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des nitrates issus des zones présentant des minimums d'oxygène où la dénitrification de l'azote dans la colonne d'eau est intense (en Mer d'Arabie, ou dans le nord et dans le sud de l'océan Pacifique est tropical par exemple) sont particulièrement enrichies en ^{15}N , et les valeurs rapportées oscillent entre 12 et 19‰ (Cline & Kaplan 1975, Liu & Kaplan 1989, Brandes et al. 1998, Voss et al. 2001). Les nitrates provenant des bassins versants et déversés en milieu côtier sont les moins bien caractérisés en termes de ratios isotopiques (Sigman & Casciotti 2001). En effet, la fixation de l'azote atmosphérique (appauvri en ^{15}N) est la majeure source d'azote en milieu terrestre et les fertilisants possèdent des valeurs comprises entre 0 et 3‰ (Sigman & Casciotti 2001). D'autres processus peuvent intervenir et modifier le ratio isotopique des éléments azotés entre leur émission et leur arrivée en milieu marin (Sigman & Casciotti 2001). Dans les zones connaissant une forte stratification verticale saisonnière, l'ammonium excrété par le zooplancton peut constituer une source importante d'azote « régénéré » (Owens et al. 1990). L'azote excrété étant appauvri en ^{15}N (Minagawa & Wada 1984, Checkley & Entzeroth 1985, Macko et al. 1986, Altabet 1988), le phytoplancton dépendant de cette source azotée aura lui-même des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ faible (Checkley

& Miller 1989, Jennings & Warr 2003). Enfin, le $\delta^{15}\text{N}$ des producteurs primaires dépend aussi de la disponibilité en nutriments dans leur environnement proche et utilisent préférentiellement les isotopes légers quand ceux-ci sont suffisamment abondants (Wada & Hattori 1978, Montoya 1990). Lorsque ces derniers disparaissent du milieu, alors le fractionnement devient faible et les producteurs primaires possèdent un $\delta^{15}\text{N}$ enrichi. Au contraire, lorsque la consommation est incomplète, alors le $\delta^{15}\text{N}$ du phytoplancton est comparativement appauvri, correspondant à une assimilation préférentielle d'azote léger (Altabet & François 1994). Toutefois, ce dernier phénomène concerne essentiellement les milieux tempérés et polaires qui montrent plus de fluctuations saisonnières dans la SST et la production primaire que les milieux tropicaux à subtropicaux (Tamelander et al. 2009).

Ces variations à la base du réseau trophique peuvent se propager le long de la chaîne alimentaire de façon conservative. En effet, lorsque les prédateurs se nourrissent dans un certain environnement, leurs tissus acquièrent une valeur isotopique proche de celle de leurs proies (DeNiro & Epstein 1978, 1981), à condition que la durée du séjour dans cet environnement soit égale ou supérieure au temps de renouvellement du tissu considéré (Hosbon 1999). Les organismes qui migrent entre des habitats dont les producteurs primaires diffèrent dans leurs ratios isotopiques vont donc retenir l'information de la dernière zone d'alimentation pour une période dépendant du taux de renouvellement du tissu échantillonné, qui varie de quelques jours dans le foie ou le plasma sanguin à plusieurs semaines dans le sang total ou les muscles (Hobson & Clark 1993), voire à vie dans le cas du collagène osseux (Chisholm et al. 1983). La connaissance des variations spatiales des valeurs isotopiques à la base des réseaux trophiques, appelés « isoscapes », est donc fondamentale pour comprendre l'utilisation des habitats par les prédateurs, et ce à des échelles spatiale et temporelle pertinentes compte tenu des caractéristiques écologiques du prédateur étudié (Jaeger 2009, Graham et al. 2010). Selon Hobson (1999), l'un des principaux challenges dans le domaine de la « biogéographie isotopique » est d'identifier de façon précise les tendances spatiales et temporelles dans les compositions isotopiques des organismes et comprendre les processus contribuant à ces variations.

Pour ce chapitre, nous avons échantillonné la matière organique particulaire (MOP) sur différents sites autour de La Réunion afin de voir s'il existait des tendances particulières dans les ratios isotopiques à la base du réseau trophique à l'échelle de l'île. Parmi les sites d'échantillonnage, Saint-Leu, Saint-Gilles, et Saint-Pierre sont situés sur la pente externe de récifs frangeants dans l'ouest et le sud-ouest. À Sainte-Rose, le substrat est constitué de couches basaltiques accumulées lors de précédentes éruptions volcaniques. Les autres sites sont principalement caractérisés par des fonds sableux basaltiques sur les côtes ouest (Saint-Paul et Etang-Salé) et est (Saint-Benoît et Sainte-Marie). Enfin, des RA sont immergés dans la Baie de La Possession (cf. Chapitre « Matériel et Méthodes » ainsi que les

Chapitres 2 et 3 de la Partie I). Parallèlement à la MOP, nous avons collecté des poissons sur les mêmes sites, nous avons mesuré les ratios isotopiques en carbone et azote dans leurs muscles blancs et analysé leurs contenus stomacaux afin de détecter un éventuel effet site/habitat sur le régime alimentaire des poissons. Il est généralement suggéré qu'en modifiant les caractéristiques physiques et biologiques du milieu, les récifs artificiels (RA) augmentent l'abondance et/ou modifient la distribution ainsi que la structure des communautés benthique sessiles (Svane & Petersen 2001) et sédimentaires (Davis et al. 1982, Ambrose & Anderson 1990, Danovaro et al. 2002). Ces organismes peuvent en retour représenter une source alimentaire importante pour les espèces de poissons benthopélagiques (Relini et al. 1994, Brickhill et al. 2005). Il est donc attendu que les assemblages de proies dans le régime alimentaire des poissons varient entre les sites, et éventuellement qu'une plus grande proportion de proies benthiques soit observée chez les poissons collectés sur les RA dans la Baie de La Possession comparés aux sites caractérisés par du sédiment « nu » comme à Sainte-Marie par exemple.

L'objectif de ce chapitre est donc triple:

- Décrire et tenter d'expliquer les patrons de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ observés dans la MOP collectée dans la Baie de La Possession et sur 8 autres sites autour de l'île de La Réunion.
- Voir si ces tendances se transmettent dans les muscles des poissons.
- Tester l'existence d'un potentiel effet de l'habitat (en particulier des RA), sur le régime alimentaire des poissons.

1 Matériels et méthodes

1.1 Échantillonnage

L'échantillonnage a eu lieu en novembre 2010 sur 9 sites autour de l'île de La Réunion (Tab. 4.1 du présent chapitre, Fig. 0.2 du chapitre « Matériel et Méthodes »). Seuls les *Lutjanus kasmira* ont été collectés en quantité non négligeable sur différents sites et l'étude se concentre donc sur cette espèce. Les *L. kasmira* ont été obtenus à La Possession (10 isotopes, 23 contenus stomacaux), Sainte-Marie (17 isotopes, 20 contenus stomacaux), Saint-Benoît (9 isotopes, 5 contenus stomacaux) et Sainte-Rose (11 isotopes, 13 contenus stomacaux).

1.2 Analyses des données

Afin d'étudier les différences dans les habitudes alimentaires, différents indices ont été utilisés:

- L'indice de relative importance (%IRI) a été utilisé pour identifier les proies principales dans le régime alimentaire de *L. kasmira* sur les différents sites.

- Les indices d'efficacité alimentaire: le pourcentage d'estomacs vides $\%ES$ et l'indice de réplétion R_i .

- L'indice de diversité de Berger-Parker (d) (Berger & Parker 1970) permet d'estimer la diversité des proies dans le régime alimentaire des poissons.

- L'indice de Morisita-Horn (C_{mh}) a été utilisé pour calculer le degré de recouvrement des niches trophiques des poissons entre les différents sites d'étude.

- L'indice BCI a été calculé afin de connaître l'état nutritionnel des poissons sur chaque site.

Le test de corrélation de Pearson a été utilisé afin d'étudier les corrélations entre:

- Le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$, les $\delta^{13}C$ et le rapport C:N ainsi que le $\delta^{15}N$ et le rapport C:N de la MOP;

- Le $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ et rapport C:N de la MOP avec la Chl a , la SST et les précipitations.

Une analyse en composantes principales (ACP) a été utilisée pour évaluer l'importance des effets de la Chl a , de la SST et des précipitations sur les ratios isotopiques de la MOP. Une analyse de variance multivariée par permutation (PERMANOVA) à plusieurs facteurs (Chl a , de la SST et des précipitations) a été utilisée afin de tester la pertinence des groupes de sites issus de l'ACP.

Un test d'analyse de la covariance (ANCOVA) a été employé afin d'étudier les effets de la longueur standard (LS) et du site (et de l'interaction de ces deux variables explicatives) sur les ratios isotopiques des muscles de poissons.

Un test de Kruskal-Wallis suivi d'une procédure *post-hoc* de Wilcoxon ont été employés afin de tester l'effet du site d'étude sur les LS , masses et nombre de proies par estomac, diversité des proies (d) et indice de condition (BCI).

Les tests statistiques ont été effectués sous R (*R development core team*, www.r-project.com). Le degré de significativité pour l'ensemble des tests statistiques est établi à $p < 0,05$.

Les détails de la collecte et de la préparation des échantillons ainsi que du traitement (non statistique) des données se trouvent dans le chapitre « Matériel et Méthodes » de cette thèse.

2 Résultats

2.1 Ratios isotopiques du carbone et de l'azote et rapport C:N de la MOP

Le $\delta^{13}C$ de la MOP varie entre $-23,3\%$ à Saint-Gilles et $-19,9\%$ à Saint-Benoît, le $\delta^{15}N$ varie entre $4,1\%$ à Sainte-Rose et $7,4\%$ à Saint-Pierre et le rapport C:N est le plus bas à Sainte-Marie (5,5) et le plus élevé à Saint-Gilles (7,4) (Tab. 4.1). Les valeurs moyennes de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ autour de La Réunion sont de $-21,8 \pm 1,0\%$ et $5,7 \pm 1,0\%$ respectivement, et le rapport C:N moyen est de $5,8 \pm 0,6$.

Tab. 4.1 – Ratios isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et rapport C:N de la MOP (moyenne \pm écart-type), concentration en chlorophylle *a* (Chl *a*), température de surface (SST) et précipitations enregistrés pour chaque site.

Sites d'étude	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Rapport C:N	Chl <i>a</i>	SST	Précipitations
<i>Côte nord-ouest</i>						
La Possession	$5,73 \pm 0,47$	$-22,30 \pm 0,36$	$5,65 \pm 0,35$	0,059	25,84	8,6
<i>Côte ouest</i>						
Saint-Paul	$5,23 \pm 0,51$	$-22,23 \pm 0,72$	$5,99 \pm 0,46$	0,059	26,08	3
Saint-Gilles	$4,97 \pm 0,40$	$-23,33 \pm 0,78$	$7,37 \pm 0,91$	0,052	26,26	4
Saint-Leu	$6,70 \pm 0,60$	$-22,50 \pm 0,89$	$7,14 \pm 0,15$	0,054	26,19	5,5
Etang-Salé	$6,40 \pm 1,13$	$-22,10 \pm 0,30$	$6,52 \pm 0,15$	0,064	26,05	2,2
<i>Côte sud-ouest</i>						
Saint-Pierre	$7,39 \pm 1,97$	$-21,57 \pm 0,57$	$6,33 \pm 0,38$	0,059	25,73	0,8
<i>Côte est</i>						
Sainte-Rose	$4,05 \pm 0,40$	$-21,97 \pm 0,12$	$5,71 \pm 0,30$	0,057	25,34	95
Saint-Benoît	$5,37 \pm 0,75$	$-19,87 \pm 1,46$	$5,82 \pm 0,10$	0,059	25,45	71,4
<i>Côte nord-est</i>						
Sainte-Marie	$5,23 \pm 1,18$	$-20,67 \pm 0,40$	$5,53 \pm 0,40$	0,071	25,33	30

Le $\delta^{13}\text{C}$ et le rapport C:N sont significativement et négativement corrélés ($r^2 = 0,387$; $p < 0,001$). Le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP ne montre pas de corrélation significative avec le $\delta^{13}\text{C}$ ($r^2 = 0,002$; $p = 0,94$) ni avec le rapport C:N ($r^2 = 0,068$; $p = 0,18$).

Les deux premières composantes de l'ACP expliquent respectivement 59,8% et 22,9% de la variance totale. La première composante est corrélée positivement avec la SST ($r = 0,916$) et négativement avec les précipitations ($r = -0,625$) (Fig. 4.1a). La Chl *a* est légèrement plus corrélée à la deuxième composante ($r = 0,410$) qu'à la première ($r = 0,376$) (Fig. 4.1a). Le rapport C:N et le $\delta^{13}\text{C}$ montrent la meilleure corrélation avec la première composante ($r = 0,774$ et $-0,706$ respectivement), et le $\delta^{15}\text{N}$ avec la seconde ($r = 0,597$) (Fig. 4.1a).

Les tests de corrélation de Pearson confirment les tendances observées avec l'ACP. Le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP est significativement corrélé à la SST (corrélation négative, $r^2 = 0,442$; $p < 0,001$), avec la Chl *a* (corrélation positive, $r^2 = 0,251$; $p < 0,01$) et avec les précipitations (corrélation positive, $r^2 = 0,269$; $p < 0,01$). Le $\delta^{15}\text{N}$ est significativement et négativement corrélé avec les précipitations ($r^2 = 0,217$; $p = 0,01$) uniquement. Le rapport C:N est significativement corrélé à la SST (corrélation positive, $r^2 = 0,503$; $p < 0,0001$), aux précipitations (corrélation négative, $r^2 = 0,234$; $p < 0,01$) et à la Chl *a* (corrélation négative, $r^2 = 0,294$; $p < 0,01$).

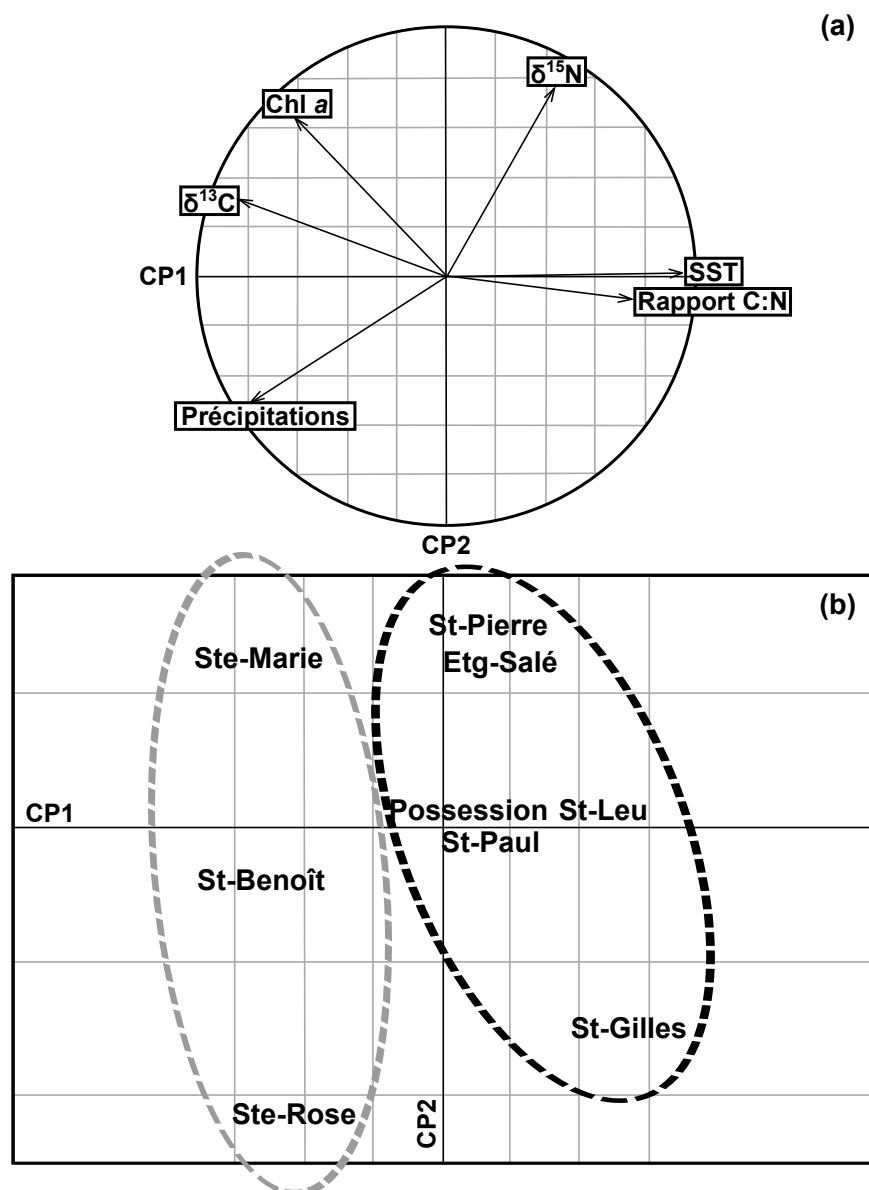


Fig. 4.1 – Analyse en composantes principales (ACP) effectuée sur les isotopes stables de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$), le rapport C:N et les variables environnementales: (a) corrélations entre les variables et les deux premières composantes principales CP1 et CP2, et (b) position des sites d'étude dans le plan des deux premières composantes principales. Les groupes différenciés à l'aide de l'axe CP1 sont encerclés de pointillés, gris pour le groupe de la côte est, noir pour le groupe de la côte ouest.

L'axe 1 de l'ACP (CP1) sépare les sites de la côte ouest (Saint-Gilles, Saint-Paul, Saint-Leu, Etang-Salé, Saint-Pierre et La Possession) de ceux de la côte est (Sainte-Rose, Saint-Benoît et Sainte-Marie) (Fig. 4.1b). Les sites de la côte ouest sont caractérisés par des SST plus élevées, des précipitations plus

faibles, ainsi que des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus basses et des rapports C:N plus élevés que les sites de la côte est (Tab. 4.1, Fig. 4.1b). La PERMANOVA confirme les différences significatives entre ces deux groupes ($r^2 = 0,685$; $p < 0,01$). L'axe CP2 semble séparer les stations en trois groupes. Un premier groupe est formé par Saint-Gilles et Sainte-Rose, un second comprend les sites de La Possession, Saint-Paul, Saint-Leu et Saint-Benoît, et le troisième groupe est constitué des sites de l'Étang-Salé, Saint-Pierre et Sainte-Marie (Fig. 4.1b). La PERMANOVA n'indique par contre pas de différence significative entre ces trois groupes ($r^2 = 0,128$; $p = 0,16$). Toutefois, une analyse de variance à un facteur du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP révèle l'existence d'un effet significatif du site ($F = 3,31$; $p = 0,01$), avec Sainte-Rose significativement appauvrie par rapport aux sites de Saint-Pierre (test *post-hoc* de Tukey: $p < 0,01$) et Saint-Leu (test *post-hoc*: $p < 0,05$).

2.2 Ratios isotopiques du carbone et de l'azote des muscles de poissons

Excepté à Saint-Benoît (LS médian = 165 mm) où les poissons sont significativement plus grands comparés à Sainte-Marie et La Possession (LS médian < 128 mm; test de Kruskal-Wallis: $H = 19,61$; $p < 0,001$; test *post-hoc* de Wilcoxon: $p < 0,05$ entre Saint-Benoît et Sainte-Marie, $p = 0,01$ entre Saint-Benoît et Sainte-Rose et $p < 0,01$ entre Saint-Benoît et La Possession), les tailles des poissons ne diffèrent pas significativement entre les sites. L'ANCOVA indique un effet significatif de la LS ($F = 21,65$; $p < 0,0001$) et du site ($F = 5,86$; $p < 0,01$) sur le $\delta^{13}\text{C}$ de *L. kasmira* ainsi qu'un effet significatif de l'interaction entre les deux facteurs ($F = 4,56$; $p < 0,01$). Dans l'ordre, les stations les plus pauvres aux plus riches en ^{13}C sont Sainte-Rose, Sainte-Marie, La Possession et Saint-Benoît (Fig. 4.2). Les poissons de Saint-Benoît sont significativement enrichis en ^{13}C comparés à Sainte-Rose (test *post-hoc*: $p < 0,01$). Le $\delta^{13}\text{C}$ des poissons est significativement et positivement corrélé à leur LS sur les sites de Sainte-Marie ($r^2 = 0,681$; $p < 0,0001$), et de Saint-Benoît ($r^2 = 0,494$; $p < 0,05$), mais pas à La Possession ($r^2 = 0,243$; $p = 0,26$) ni à Sainte-Rose ($r^2 = 0,247$; $p = 0,12$) (Fig. 4.3).

Le $\delta^{15}\text{N}$ ne varie pas significativement en fonction de la LS ($F = 1,75$; $p = 0,19$), mais varie significativement en fonction du site ($F = 13,88$; $p < 0,0001$) et il n'existe aucune corrélation entre les deux facteurs ($F = 0,36$; $p = 0,77$). Par ordre de $\delta^{15}\text{N}$ croissant les sites sont: La Possession, Saint-Benoît, Sainte-Rose et Sainte-Marie (Fig. 4.2). Le $\delta^{15}\text{N}$ à Sainte-Marie est significativement enrichi en ^{15}N par rapport à Sainte-Rose (test *post-hoc*: $p < 0,01$), Saint-Benoît et La Possession (test *post-hoc*: $p < 0,001$ dans les deux derniers cas).

Il n'existe pas de corrélation significative entre le $\delta^{13}\text{C}$ de *L. kasmira* et le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP ($r^2 = 0,680$; $p = 0,32$) ni entre le $\delta^{15}\text{N}$ de *L. kasmira* et le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP ($r^2 = 0,001$; $p = 0,99$).

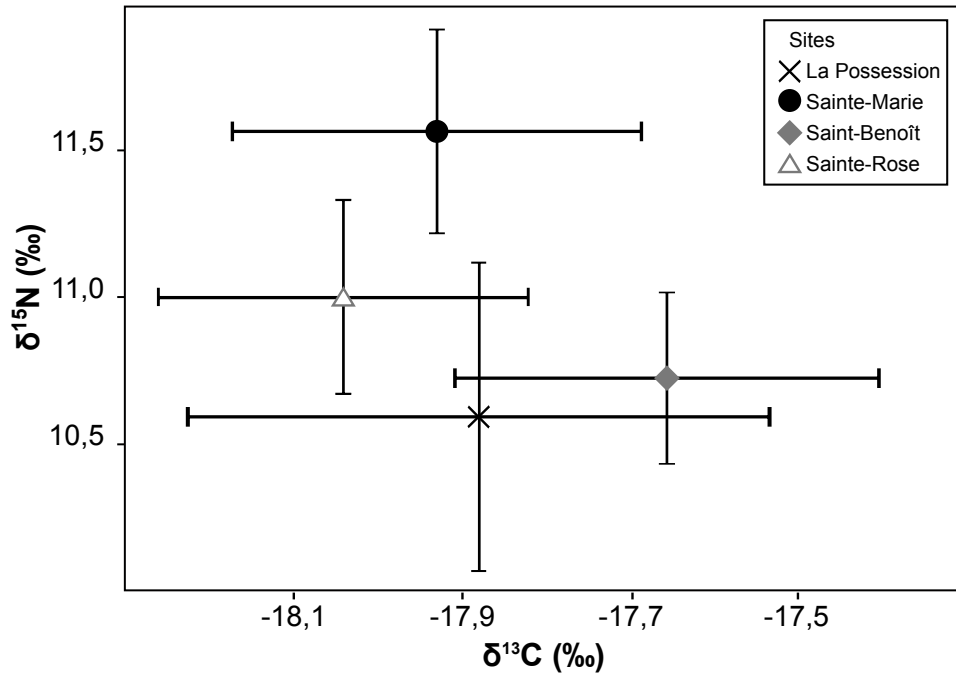


Fig. 4.2 – Ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de *Lutjanus kasmira* sur les différents sites d'étude.

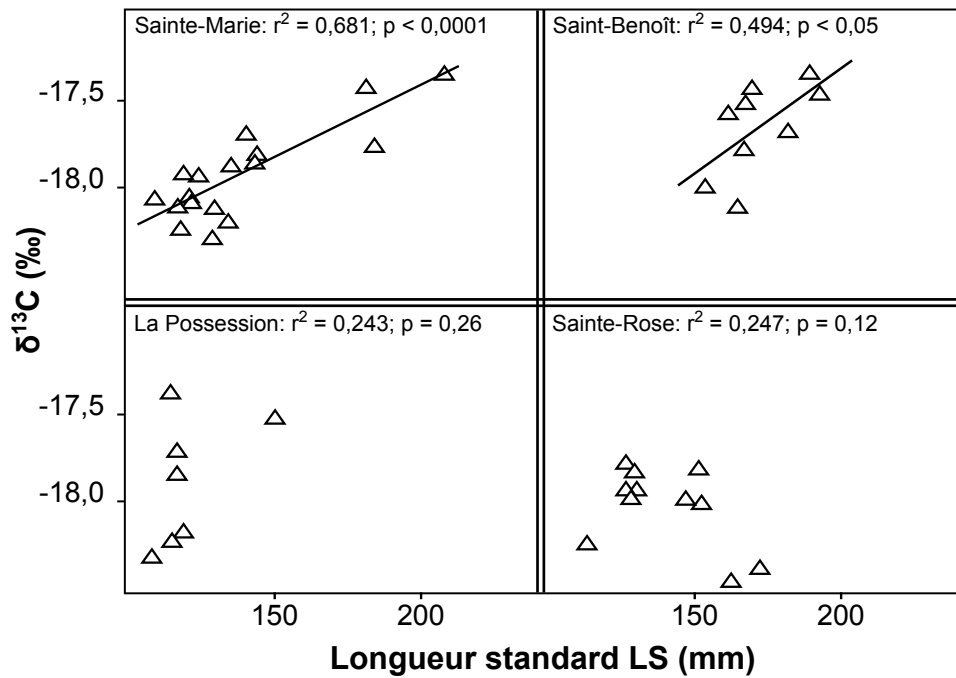


Fig. 4.3 – Évolution du ratio isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) en fonction de la longueur standard (LS) dans les muscles de *Lutjanus kasmira* sur les différents sites d'étude.

2.3 Régime alimentaire de *Lutjanus kasmira*

Seuls 5 estomacs pleins ont été analysés pour Saint-Benoît, et nous n'avons donc pas tenu compte de ces échantillons pour l'analyse du régime alimentaire. Sur les trois autres sites, les *LS* des poissons varient entre $121,5 \pm 10,8$ mm à La Possession et $127,5 \pm 15,3$ mm à Sainte-Rose et aucune différence significative n'a été observée entre les sites ($H = 5,41$; $p = 0,07$), bien que les poissons tendent à être plus petits à La Possession.

Le régime alimentaire de *L. kasmira* est constitué principalement de poissons et de crustacés, dont les proportions varient en fonction du site d'étude (Tab. 4.2). Les larves de poissons sont les proies les plus importantes à La Possession où elles représentent 89,7% du régime alimentaire (Tab. 4.2) ainsi qu'à Sainte-Rose où elles représentent 42,0% du régime alimentaire contre 23,0% pour les crustacés (Tab. 4.2). À Sainte-Marie, *L. kasmira* se nourrit presque exclusivement de crustacés (92,0%) (Tab. 4.2). À Sainte-Rose, l'état de décomposition avancé des crustacés n'a pas permis de les identifier à quelques exceptions près. Les crustacés identifiés à Sainte-Marie sont principalement des crabes (Tab. 4.2). Si l'on prend en compte les proies dont l'habitat (pélagique versus benthique) est connu, la macrofaune benthique représente 5,9% des proies identifiées à La Possession, les autres étant des proies pélagiques. À Sainte-Rose, la macrofaune benthique représente seulement 1,5% du régime alimentaire, les 98,5% restants étant exclusivement constitués de larves de poissons. À Sainte-Marie, 77,7% des proies identifiées sont benthiques, essentiellement des crabes et des gastéropodes (Naticidés). L'indice de Morisita-Horn confirme la similarité uniquement entre le régime alimentaire des poissons à La Possession et à Sainte-Rose ($C_{mh} > 0,6$) (Tab. 4.3).

Le nombre de proies par contenu stomacal est significativement plus faible dans les estomacs des poissons à La Possession ($1,0 \pm 1,2$) que chez les poissons à Sainte-Rose ($3,0 \pm 1,7$) et Sainte-Marie ($3,0 \pm 0,9$) ($H = 16,93$; $p < 0,001$; test *post-hoc*: $p < 0,001$ entre La Possession et Sainte-Rose et $p < 0,01$ entre La Possession et Sainte-Marie) tandis que les poissons ingèrent des proies significativement plus larges à Sainte-Rose ($11,0 \pm 23,3$ mg) et à La Possession ($8,0 \pm 53,6$ mg) qu'à Sainte-Marie ($2,7 \pm 7,4$ mg) ($H = 12,85$; $p < 0,01$; test *post-hoc*: $p < 0,001$ entre Sainte-Rose et Sainte-Marie et entre La Possession et Sainte-Marie). Il n'y a pas d'effet du site sur l'indice de réplétion R_i ($H = 2,91$; $p = 0,23$) ni sur la diversité de proies d dans le régime alimentaire ($H = 1,34$; $p = 0,51$). Les indices de condition BCI ne diffèrent pas significativement en fonction du site ($H = 1,48$; $p = 0,48$) et sont proches de 1 sur tous les sites ($BCI_{Sainte-Rose} = 1,0 \pm 0,1$, $BCI_{Sainte-Marie} = 1,0 \pm 0,1$, et $BCI_{RA} = 1,0 \pm 0,2$).

Tab. 4.2 – Indice d'importance relative en pourcentage ($\%IRI$) de chaque type de proies dans le régime alimentaire de *Lutjanus kasmira* à La Possession, Sainte-Rose et Sainte-Marie (NI = non identifié).

	La Possession	Sainte-Rose	Sainte-Marie
Poissons	89,74	42,03	2,93
Crustacea	7	23,04	92,03
Crabes	0	4,1	82,25
<i>Myra sp.</i>	0	0	0,54
Parthenopiidae	0	0	1,09
Xanthidae	0	0,73	11,97
Crabes NI	0	3,37	68,65
Stomatopoda	0,68	0	1,09
Squillidae	0,68	0	0
Stomatopoda NI	0	0	1,09
Crevettes	4,6	0	0
Crustacea NI	1,72	18,95	8,69
Cephalopoda	2,05	10,57	0
Octopoda	0	10,57	0
Teuthida	2,05	0	0
Gastropoda	0,62	0	0,51
Naticidae	0	0	0,51
Gastropoda NI	0,62	0	0
NI	0,6	24,35	4,53

Tab. 4.3 – Indice de Morisita-Horn (C_{mh}) appliqué aux contenus stomacaux de *Lutjanus kasmira* entre les différents sites d'étude. Le degré de recouvrement entre niches trophiques est significatif lorsque $C_{mh} > 0,6$. Les valeurs de C_{mh} sont indiquées en gras.

	La Possession	Sainte-Rose	Sainte-Marie
La Possession	-	0,95	0,10
Sainte-Rose	[0,65 ; 0,99]	-	0,13
Sainte-Marie	[0,06 ; 0,61]	[0,01 ; 0,42]	-

3 Discussion

3.1 Ratios isotopiques du carbone et de l'azote de la MOP autour de l'île

Autour de La Réunion, deux groupes se distinguent en fonction du $\delta^{13}\text{C}$ et du rapport C:N de la MOP. Les sites de la côte est (est/nord-est dans le Tab. 4.1) sont enrichis en ^{13}C et possèdent un rapport C:N plus faible que les sites de la côte ouest (nord-ouest/ouest/sud-ouest dans le Tab. 4.1) ($\delta^{13}\text{C} = -20,8 \pm 1,2$ et $-22,3 \pm 0,8\%$ et rapport C:N = $5,6 \pm 0,3$ et $6,5 \pm 0,7$ respectivement). Ces deux groupes sont représentatifs de la répartition très inégale des précipitations dans l'île, puisque le groupe de l'est a reçu en moyenne $4,59 \pm 2,16$ mm de précipitations tandis que celui de l'ouest n'a reçu que $0,23 \pm 0,33$ mm au cours du mois précédant l'échantillonnage. La SST est plus faible et la concentration en Chl *a* légèrement plus élevée sur les sites de la côte est (SST = $25,4 \pm 0,1^\circ\text{C}$ et Chl *a* = $0,062 \pm 0,007$ mg.m⁻³) que sur les sites de la côte ouest (SST = $26,0 \pm 0,2^\circ\text{C}$ et Chl *a* = $0,058 \pm 0,004$ mg.m⁻³ respectivement). La culture de la canne à sucre est omniprésente sur l'île de La Réunion. Bien que l'ensemble des abords de l'île soit favorable à la culture de la canne à sucre, la côte est/nord-est possède plus de rivières pérennes du fait des précipitations plus fortes et qui sont donc susceptibles de transporter les résidus de plantes, notamment de canne à sucre. La canne à sucre est une plante en C₄, donc enrichie en ^{13}C ($\delta^{13}\text{C} \sim -13\%$; Philips & Gregg 2001), et le transport vers la mer pourrait expliquer l'enrichissement observé en ^{13}C sur la côte est. Toutefois, les plantes terrestres en C₄ possèdent aussi un rapport C:N élevé (Andrews et al. 1998, Kendall et al. 2001), ce qui est incompatible avec le rapport C:N observé ici sur la côte est. Au contraire, un rapport C:N < 9 est typique de la présence de matière organique phytoplanctonique non dégradée (Thornton & McManus 1994). Une autre possibilité toutefois réside dans l'apport de phytoplancton de rivière, dont le $\delta^{13}\text{C}$ est généralement faible et le rapport C:N est similaire à celui du phytoplancton marin (Riera & Richard 1996). Les précipitations plus élevées sont susceptibles d'apporter des nutriments provenant du bassin versant, notamment des fertilisants issus de l'agriculture. La corrélation avec la SST et la Chl *a* peuvent aussi indiquer que la biomasse en producteurs primaires liée à la diffusion de nutriments des profondeurs vers la surface joue un rôle. L'action plus forte des vents dans l'est de l'île et la SST plus basse peuvent induire une plus faible stratification de la colonne d'eau et donc une diffusion plus efficace des nutriments vers la surface. On peut donc s'attendre à ce que la production primaire y soit plus forte que dans l'ouest (Dandonneau & Gohin 1984, McGuillicuddy et al. 1998). L'augmentation des besoins intracellulaires en CO₂ qui en résulte provoque un enrichissement en ^{13}C du CO₂ dissous et donc une augmentation des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des producteurs primaires (Fogel et al. 1992, Bidigare et al. 1997).

Le site de Sainte-Rose est significativement appauvri en ^{15}N par rapport aux sites de Saint-Pierre

et Saint-Leu et le $\delta^{15}\text{N}$ sur l'ensemble des sites est corrélé significativement et négativement aux précipitations. La proximité de la Rivière de l'Est par rapport au site de Saint-Rose peut expliquer son faible $\delta^{15}\text{N}$, puisque la station d'échantillonnage est située à environ 400 mètres de l'embouchure de cette rivière. Des prélèvements de MOP dans la Rivière des Roches (un peu plus au nord) pris en novembre 2008 indiquent que le $\delta^{15}\text{N}$ est faible (environ 4,3‰) et les échantillons possèdent des rapports C:N pouvant varier entre 6,5 et 31,5, probablement le signe d'une alternance entre apports de plantes terrestres et de phytoplancton/microphytobenthos. Le faible $\delta^{15}\text{N}$ à Sainte-Rose pourrait être le résultat d'une contamination par du phytoplancton/microphytobenthos de rivière au $\delta^{15}\text{N}$ plus bas que le phytoplancton marin (Heaton 1986, Sweeney et al. 1980), puisque son faible rapport C:N exclut toute contamination par du matériel végétal terrestre (Josselyn & Mathieson 1980, Andrews et al. 1998), ou encore à des apports de fertilisants ($\delta^{15}\text{N} \sim 0$ à 3‰; Sigman & Casciotti 2001) en milieu côtier. Dans le sud-ouest (Saint-Pierre, Saint-Leu, Etang-Salé), le $\delta^{15}\text{N}$ moyen est de $6,8 \pm 1,3\%$, un ratio supérieur à celui observé normalement à cette latitude dans l'océan Indien (Altabet & François 1994). La côte ouest est une zone très fréquentée et urbanisée (entre 242 habitants.km⁻² à Saint-Leu et 776 habitants.km⁻² à Saint-Pierre, contre seulement 8 habitants.km⁻² à Sainte-Rose par exemple; source: INSEE - recensements de population 1999 et 2006) et donc il est probable que les eaux des rivières contiennent des nutriments azotés ou de la MOP enrichis en ¹⁵N par l'activité microbienne (dégradation de la MOP, nitrification et dénitrification), et la volatilisation de NH₃ dans le bassin versant (Heaton 1986, Cabana & Rasmussen 1996). Mais, situés à une distance de 500 à 700 m de la côte, les sites sont trop loins pour bénéficier de résurgences ou d'apports terrestres en nutriments azotés, ceux-ci étant déjà à des concentrations faibles aux embouchures des rivières (P. Cuet, comm. pers.). Des stations de l'ouest (Saint-Paul, Saint-Gilles, Trois-Bassin, Saint-Leu, Étang-Salé et Saint-Pierre) ont été à nouveau échantillonnées en 2012. Les valeurs moyennes de la MOP toutes les stations sont supérieures à 6,5‰, excepté celle de Saint-Paul qui possède un $\delta^{15}\text{N}$ de $5,4 \pm 1,2\%$ (S. Jaquemet, *données non publiées*). Les concentrations en éléments traces ont aussi été mesurés dans la matière organique sédimentaire jusqu'à 100 m de profondeur, soit entre $\sim 1,3$ km (Saint-Paul) et $\sim 4,6$ km (Saint-Gilles) de distance de la côte. Les taux de Cr, Ni élevés à Saint-Pierre et Etang-Salé associés à des taux de Pb et de Cu élevés à Étang-Salé spécifiquement témoignent au moins d'un apport terrestres dans le cas de Saint-Pierre et d'apports de matière terrestre polluée pour le site de l'Étang-Salé (S. Jaquemet, *données non publiées*). Ainsi, l'hypothèse d'apports de matières organiques dans cette zone ne peut être écartée. Une autre hypothèse serait la présence d'organismes hétérotrophes dans la MOP filtrée dans l'ouest (Rau et al. 1998).

3.2 Ratios isotopiques du carbone et de l'azote du muscle des poissons

Les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des muscles des poissons ne sont pas corrélés aux $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP respectivement. Il semblerait donc que les patrons dans les ratios isotopiques de la MOP ne soient pas transférés et conservés dans le réseau trophique jusqu'aux poissons côtiers. En outre, les poissons montrent des différences de ratios isotopiques intersites plus faibles que la MOP (ex: la plus grande différence de $\delta^{13}\text{C}$ observée entre deux sites pour la MOP est de 2,4‰ tandis qu'elle n'est que de 0,4‰ chez les poissons). Les variations des proportions de proies benthiques et pélagiques dans le régime alimentaire des poissons modifient probablement le signal isotopique puisque les différences entre producteurs primaires benthiques et pélagiques peuvent atteindre 5‰ ou plus en milieu marin (France 1995), une valeur supérieure aux différences inter-sites maximales observées ici pour la MOP. Par ailleurs, sur les sites où les poissons ont été collectés, la différence maximale de $\delta^{15}\text{N}$ mesurée pour la MOP n'est que de 1,7‰ (entre La Possession et Sainte-Rose), soit moins que l'enrichissement moyen entre un prédateur et sa proie (2,6 à 3,5‰ en moyenne chez les poissons; Vander Zanden & Rasmussen 2001, Elsdon et al. 2010). Le fait que les poissons ingèrent des proies de niveau trophique potentiellement différent (les poissons étant généralement enrichis en ^{15}N comparé aux crustacés; Papiol et al. *in press*) en fonction du site explique probablement pourquoi on n'observe pas de corrélation significative entre les $\delta^{15}\text{N}$ des poissons et ceux de la MOP.

3.3 Régime alimentaire des poissons

Les *L. kasmira* possèdent un régime alimentaire différent en fonction du site d'étude. À La Possession et à Sainte-Rose ce sont les larves de poissons qui dominent le régime alimentaire tandis que les crabes dominent à Sainte-Marie. Martinez-Andrade (2003) note que les crustacés constituent une catégorie de proie qui peut être presque aussi importante que les poissons chez les Lutjanidae de manière générale. Pour rappel, les poissons à La Possession ont été pêchés sur les RA, et Sainte-Rose fait partie de la côte est où les coulées de lave parviennent périodiquement dans la mer au pied du Piton de la Fournaise. Une fois refroidies, les laves offrent alors un environnement particulier et un support plus ou moins solide pour l'installation de nombreux organismes. Les fonds de Sainte-Marie sont au contraire principalement constitués de substrats sédimentaires. Il est bien connu que la structure de l'habitat joue un rôle essentiel dans la distribution des poissons récifaux, notamment durant les premiers stades de vie durant lesquels les poissons tendent à sélectionner des habitats complexes (Andrews & Anderson 2004). L'explication la plus probable aux différences de régime alimentaire de *L. kasmira* entre les sites serait que les espèces de poissons que *L. kasmira* cible ne recrutent que sur des substrats solides et/ou des habitats présentant du volume et de la complexité, soit les RA à La

Possession et les anciennes coulées de lave à Sainte-Rose (Oehler 2005) et qu'à défaut de larves de poissons, ils se spécialisent alors sur des crustacés comme à Sainte-Marie. Cela traduit une certaine plasticité dans les habitudes alimentaires qui peut aussi expliquer le peu de différences observées dans les valeurs isotopiques des poissons.

Selon Svane & Petersen (2001), l'introduction de RA augmenterait inmanquablement la production totale de la faune fixée benthique à condition qu'ils soient stables et augmentent l'hétérogénéité de la zone concernée. Les altérations biophysiques créées par la présence des structures affecteraient aussi l'abondance et/ou la distribution ainsi que la structure des communautés benthiques sédimentaires alentour (Davis et al. 1982, Ambrose & Anderson 1990, Danovaro et al. 2002). L'augmentation de certains organismes de la macrofaune benthique peut en retour représenter une source alimentaire importante pour les espèces de poissons benthopélagiques (Relini et al. 1994, Brickhill et al. 2005). Nous n'avons pu échantillonner les proies potentielles benthiques fixées et sédimentaires, mais nous avons estimé la proportion de proies benthiques et pélagiques dans le régime alimentaire sur les différents sites, en partant du principe que la proportion de proies benthiques disponible (donc fonction de la biomasse des proies benthiques du fait du recrutement et de la prédation) dans le régime alimentaire reflète la disponibilité dans le milieu. Les résultats montrent qu'à La Possession et à Sainte-Rose les proies pélagiques (principalement des larves de poissons) dominent le régime alimentaire, tandis que les proies benthiques sont plus importantes à Sainte-Marie. Cela exclut à priori un effet positif des RA sur le peuplement de proies benthiques, à moins que celles-ci ne soient déjà exploitées par des espèces plus compétitives telles que les Mullidae qui sont abondants aux abords des RA (Tessier 2005a). Il semblerait par contre que la complexité des habitats (y compris dans la dimension verticale) à La Possession et à Sainte-Rose attire les larves de poissons qui constituent des proies pour les plus grands individus déjà installés. Dans la Baie de La Possession, Tessier (2005a) a étudié la répartition moyenne des abondances de *L. kasmira* par classe de taille et par type de récif. Ces récifs étaient de trois types: « amas de galets », « filets » (constitués de cordages et de lanières en plastique) et « maison » (constitués d'un socle en béton et d'un empilement de palettes en PVC). Sur les RA sur lesquels nous avons effectués nos prélèvements (récifs de type « amas de galets »), Tessier (2005a) constate que la fréquence des recrutements diminue alors qu'elle se maintient sur les RA de type « filets » et attribue la baisse de recrutement sur les structures « amas de galets » à la prédation, facteur essentiel de régulation des populations au moment du recrutement et susceptible de faire disparaître une cohorte entière dans les quelques jours suivant l'installation (Dufour 1992).

La disponibilité en proies benthiques semble aussi avoir un impact sur les variations ontogéniques du $\delta^{13}\text{C}$ des poissons. Alors qu'aucune variation ontogénique n'est observée à La Possession et à

Sainte-Rose, les muscles de poissons s'enrichissent en ^{13}C à mesure qu'ils grandissent à Saint-Benoît et à Sainte-Marie. Bien qu'il n'existe pas de différence significative de LS entre les poissons de Sainte-Marie, Sainte-Rose et La Possession, les changements de régime alimentaire en fonction du stade de développement (et donc de la longueur des poissons) ne peut être écartée. En effet, les poissons échantillonnés à Sainte-Marie couvrent un spectre de LS plus important (99 mm) que ceux collectés à La Possession (42 mm) et à Sainte-Rose (59 mm), tandis que les poissons de Saint-Benoît sont significativement plus larges que ceux des autres sites. Il est possible que le passage du compartiment de proies pélagiques à benthiques ne commence qu'à partir d'un(e) certain(e) âge (taille), correspondant à une période à laquelle les migrations hors de la « nurserie » deviennent plus importantes par exemple. En effet, si les juvéniles de *L. kasmira* ($LS < 60$ mm dans l'étude en question) n'effectuent apparemment pas de déplacement à plus de 100 m de la zone de repos (Frederick 1997), les distances de déplacement semblent augmenter au fur et à mesure de leur croissance, même si une certaine fidélité au site de repos est toujours observée (Friedlander et al. 2002). Une autre hypothèse serait que les poissons ne montrent simplement pas de passage du compartiment de proies pélagiques à benthiques à La Possession et à Sainte-Rose, tandis qu'à Sainte-Marie le muscle des poissons ont enregistré cette transition entre proies pélagiques (ex: copépodes; Sampey et al. 2007) et benthiques. Il faudrait collecter un nombre plus conséquent d'estomacs pleins pour l'analyse des contenus stomacaux à Saint-Benoît afin de vérifier cette hypothèse sur ce dernier site.

Le nombre de proies ingéré est plus faible à La Possession que sur les deux autres sites tandis que les proies sont plus larges à La Possession et à Sainte-Rose qu'à Sainte-Marie. Ceci est en partie dû au fait que les proies à Sainte-Marie sont des crustacés, généralement de plus petite taille que les poissons et ingérés en plus grand nombre. Malgré cela, l'indice de réplétion est similaire entre les sites, tout comme le BCI , ce qui signifie que les poissons possèdent un bon état nutritionnel, que ce soit sur les RA de La Possession ou les sites naturels.

4 Conclusion

La MOP des sites de la côte est à l'île de La Réunion est enrichie en ^{13}C comparée à celles des sites de la côte ouest et ceci s'explique vraisemblablement par une production primaire plus importante dans l'est de l'île due à une stratification plus faible de la colonne d'eau. Par ailleurs, bien que les ratios isotopiques et le rapport C:N n'indiquent pas une contribution directe de la MOP provenant du bassin versant, les apports de nutriments (notamment de fertilisants utilisés dans le bassin versant pour l'agriculture) plus importants à cause des précipitations dans l'est sont susceptibles d'encourager la production primaire, mais aussi d'appauvrir le $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP sur les sites de l'est de l'île. Le $\delta^{15}\text{N}$

de la MOP est enrichi sur trois sites de la côte ouest/sud-ouest (Saint-Leu, Étang-Salé et Saint-Pierre) sans qu'il soit possible pour le moment d'apporter une explication claire à cette observation.

Ces tendances dans les ratios isotopiques de la MOP ne se reflètent pas dans les ratios isotopiques des muscles des poissons, qui sont possiblement plus influencés par les changements de régime alimentaire que par les variations de ratios isotopiques à la base du réseau trophique. Toutefois, les poissons n'ont pas été échantillonnés sur la totalité des sites où la MOP a été collectée. Pour le $\delta^{15}\text{N}$ par exemple, rien ne prouve que l'enrichissement observé à Saint-Leu, l'Étang-Salé et Saint-Pierre ne se reflète pas dans les muscles des poissons.

La similarité du régime alimentaire entre les sites de Sainte-Rose et de La Possession suggère que les RA, bien qu'ils ne semblent pas contribuer à l'augmentation des proies benthiques disponibles pour les *L. kasmira*, favorisent le recrutement de larves de poissons dont *L. kasmira* peut se nourrir. Finalement, la similarité des *BCI* entre les sites indique que *L. kasmira* trouve à proximité des structures artificielles des proies en quantité et qualité similaire aux milieux naturels.

DEUXIÈME PARTIE: LES POINTS À RETENIR

Nous avons vu au cours du Chapitre 4 que **la côte est de l'île de La Réunion est enrichie en ^{13}C de 1,5‰ en moyenne comparée à la côte ouest**. Ceci s'explique probablement par un transfert plus important des nutriments de la profondeur vers la surface (brassage plus important et température des eaux de surface plus faible dans l'est) et/ou du bassin versant vers le milieu côtier (notamment des fertilisants).

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP sont particulièrement enrichies dans le sud-ouest de l'île, peut-être dû à des apports de matière organique terrigène.

Ces tendances ne se reflètent pas dans les ratios isotopiques des muscles de *Lutjanus kasmira*. Ceci est probablement dû au fait que l'espèce change de régime alimentaire en fonction du site d'étude (dominance des crustacés ou des poissons), mais aussi au fait qu'elle n'a pu être capturée sur tous les sites d'études sur lesquels la MOP a été collectée.

Troisième partie

Océan Indien ouest

Chapitre 5

Évolution spatiale des ratios isotopiques du carbone et de l'azote des muscles de poissons dans l'ouest de l'océan Indien

Une partie de chapitre a fait l'objet d'une publication en préparation (Annexe B): Mablouké C., Jaquemet S., Kaehler S. (*en préparation*) Coastal fish record changes in baseline stable isotope ratios in the southwest Indian Ocean.

1 Introduction

À l'échelle des bassins océaniques, les processus océanographiques influencent la composition isotopique des producteurs primaires. Le $\delta^{15}\text{N}$ des producteurs primaires varie en fonction de la source prédominante d'azote utilisée (nitrate, ammonium, diazote) et donc en fonction de la transformation de l'azote prédominante dans une zone géographique donnée (Owens 1987). Le $\delta^{13}\text{C}$ des producteurs primaires varie aussi en fonction de la source de carbone utilisée (CO_2 dissous, HCO_3^-), de la concentration en CO_2 dissous – qui elle-même dépend de la température de surface des océans – (François et al. 1993) et du taux de croissance phytoplanctonique (Popp et al. 1998). En milieu côtier, les apports de nutriments et/ou de matière organique provenant du bassin versant peuvent aussi modifier les ratios isotopiques des producteurs primaires. Par exemple, les $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ peuvent être respectivement enrichis et appauvris en éléments lourds dans les rivières anthropisées (Heaton 1986, Cabana & Rasmussen 1996, Lamb & Swart 2008). Enfin, les écosystèmes côtiers présentent des ratios isotopiques

typiques, en particulier pour le $\delta^{13}\text{C}$. Par exemple, les mangroves possèdent des ratios isotopiques appauvris en ^{13}C tandis que les herbiers à phanérogames sont relativement enrichis (Hemminga et al. 1994, Rao et al. 1994). Les herbiers à phanérogames peuvent par contre posséder des $\delta^{15}\text{N}$ faibles du fait de la fixation d'azote d'origine atmosphérique au niveau des racines et rhizomes (Carpenter & Capone 2008).

Les variations dans les ratios isotopiques des producteurs primaires peuvent être reflétés dans les tissus des consommateurs (ex: Takai et al. 2000, Wallace et al. 2006, Kohler et al. 2011). Ces tendances géographiques à la base du réseau trophique sont nommés « isoscapes » (Graham et al. 2010). Ces isoscapes, en plus de fournir des informations sur les processus de recyclage de la matière et les sources d'azote et de carbone à la base du réseau trophique, sont prometteurs pour le suivi des mouvements des individus appartenant à des espèces migratrices (Hobson 1999). Il est donc nécessaire d'identifier précisément les variations géographiques des ratios isotopiques dans l'environnement marin et de comprendre les processus qui causent ces variations (Hobson 1999).

Dans l'ouest de l'océan Indien, Ménard et al. (2007) ont démontré l'existence d'une corrélation significative entre latitude et ratios isotopiques dans les muscles de thons albacore (*Thunnus albacares*) et d'espadon (*Xiphias gladius*). Ils ont observé un enrichissement en éléments lourds des $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ des muscles de poissons entre le sud et le nord du canal du Mozambique, avec des changements plus prononcés des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ (Ménard et al. 2007).

En milieu tropical, les poissons démersaux côtiers sont majoritairement inféodés aux récifs et donc n'entreprennent pas de migrations importantes loin de ceux-ci (au contraire des grands pélagiques comme les thons et les espadons). Ainsi, les muscles des poissons côtiers doivent enregistrer à la fois les changements dans les ratios isotopiques des producteurs primaires liés à la latitude et les changements propres aux milieux côtiers (apports des rivières, différences de ratios isotopiques dus aux apports anthropiques provenant du bassin versant).

Pour la présente étude, des poissons côtiers démersaux ont été échantillonnés le long d'un gradient latitudinal de $21,2^\circ$ dans le sud-ouest de l'océan Indien (dans le canal du Mozambique et le long du plateau des Mascareignes) afin de tester si leurs muscles montrent les mêmes variations de ratios isotopiques avec la latitude que ceux observés dans les muscles des pélagiques par (Ménard et al. 2007). Nous avons aussi testé l'effet de la longueur totale (*LT*) des poissons ainsi que de la profondeur d'échantillonnage (lorsque cette information était disponible) sur les ratios isotopiques des poissons. Enfin, lorsqu'une même espèce était échantillonnée à une même latitude et dans différents écosystèmes, nous avons testé l'effet de l'écosystème sur les ratios isotopiques de l'espèce en question. Bien que nous n'ayons pu systématiquement échantillonner différents écosystèmes (ou environnements de type

embouchures de rivières par exemple) à chaque latitude, nous supposons que si nous n’observons pas d’effet significatif de la latitude dans les ratios isotopiques des muscles de poissons, c’est que l’effet des écosystèmes (ou l’environnement) mène à des variations isotopiques plus fortes que celles provoquées par la latitude.

2 Matériels et méthodes

2.1 Analyse des données

Bien que les poissons aient été collectés durant différentes années et saisons, le jeu de données est trop hétérogène pour tester l’effet de ces deux facteurs. Nous avons donc décidé de nous concentrer sur l’effet latitude en groupant toutes les données sans tenir compte de l’année ou de la saison.

L’existence de corrélations significatives entre ratios isotopiques et latitude, longueur totale (LT) et profondeur d’échantillonnage (lorsque cette donnée était disponible) a été étudiée à l’aide de régressions linéaires multiples (méthode progressive ascendante, *forward selection*). *Lutjanus kasmira* change de $\delta^{15}\text{N}$ avec la LT (cf. Partie I – Chapitre 3), ses valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ donc été corrigées en fonction de la relation observée entre le $\delta^{15}\text{N}$ et le LT de *L. kasmira* dans la Baie de La Possession.

L’effet de l’écosystème a été testé sur deux espèces qui ont été collectées dans deux écosystèmes distincts provenant de la même zone d’échantillonnage et durant la même saison: *L. kasmira* à Mohéli (récifs coralliens versus mangrove) et à La Réunion (récifs coralliens versus baie volcanique) et *Myripristis berndti* (récifs coralliens versus baie volcanique) à La Réunion. Un test t de Welch a été utilisé pour comparer les ratios isotopiques entre les poissons collectés dans les différents écosystèmes.

Les tests statistiques ont été effectués sous R (*R development core team*, www.r-project.com). Le degré de significativité pour l’ensemble des tests statistiques est établi à $p < 0,05$.

Les détails de l’échantillonnage et du traitement (non statistique) des échantillons et des données se trouvent dans le chapitre « Matériel et Méthodes » de cette thèse.

3 Résultats

Un total de 444 échantillons appartenant à huit espèces de poissons ont été analysés pour leur composition en isotopes stables (Tab. 5.1).

Toutes espèces confondues, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ varient entre 8,7‰ (*Epinephelus merra*) et 14,0‰ (*Saurida undosquamis*) et les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ entre -17,1‰ (*Dascyllus trimaculatus*) et -9,8‰ (*L. kasmira*) (Tab. 5.1). Les gammes de $\delta^{15}\text{N}$ au sein de chaque espèce varient de 2,0‰ (*D. trimaculatus*)

à 4,1‰ (*L. kasmira*) (Tab. 5.1). Les gammes de $\delta^{13}\text{C}$ au sein de chaque espèce sont plus importantes que pour le $\delta^{15}\text{N}$ et varient de 1,1‰ (*E. merra*) à 8,6‰ (*L. kasmira*) (Tab. 5.1).

Tab. 5.1 – Valeurs minimales, maximales et moyennes (\pm écart-type) des latitude, longueur totale (*LT*), $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ pour chaque espèce de poisson.

Espèce	<i>n</i>		Latitude (°N)	<i>LT</i> (mm)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	15	min ; max	-25,6 ; -4,6	65 ; 141	10,22 ; 12,19	-19,12 ; -12,19
		mean \pm SD	-17,92 \pm 7,15	107,31 \pm 21,87	11,42 \pm 0,67	-18,37 \pm 0,54
<i>Epinephelus merra</i>	77	min ; max	-22,3 ; -4,6	100 ; 320	8,69 ; 13,2	-14,28 ; -13,2
		mean \pm SD	-14,17 \pm 4,88	172,47 \pm 38,80	10,15 \pm 1,06	-12,27 \pm 1,43
<i>Gymnocranius griseus</i>	12	min ; max	-21,2 ; -4,9	186 ; 375	9,83 ; 13,37	-17,74 ; -13,37
		mean \pm SD	-12,54 \pm 7,44	249,00 \pm 63,50	11,79 \pm 1,27	-16,51 \pm 0,83
<i>Lutjanus kasmira</i>	194	min ; max	-23,3 ; -4,6	80 ; 290	8,88 ; 12,95	-18,39 ; -9,77
		mean \pm SD	-15,60 \pm 5,07	184,34 \pm 42,90	10,81 \pm 1,02	-14,50 \pm 2,11
<i>Myripristis berndti</i>	67	min ; max	-22,3 ; -11,3	90 ; 261	9,09 ; 12,21	-18,16 ; -12,21
		mean \pm SD	-16,16 \pm 4,19	181,39 \pm 34,14	10,91 \pm 0,65	-16,72 \pm 1,21
<i>Parupeneus macronema</i>	27	min ; max	-25,6 ; -4,6	108 ; 182	9,48 ; 12,57	-18,64 ; -12,57
		mean \pm SD	-17,03 \pm 5,57	147,92 \pm 21,27	11,09 \pm 0,84	-17,37 \pm 0,87
<i>Saurida undosquamis</i>	19	min ; max	-25,4 ; -10,2	166 ; 480	10,48 ; 13,97	-18,2 ; -13,97
		mean \pm SD	-18,35 \pm 6,87	264,53 \pm 77,47	11,90 \pm 0,94	-17,37 \pm 0,41
<i>Upeneus moluccensis</i>	33	min ; max	-25,1 ; -4,4	70 ; 302	8,74 ; 12,77	-18,88 ; -12,77
		mean \pm SD	-16,00 \pm 6,05	150,09 \pm 45,47	10,40 \pm 1,09	-17,83 \pm 0,50

3.1 Effet de la latitude, de la taille (*LT*) des individus et de la profondeur

La latitude explique une part de la variation observée dans le $\delta^{15}\text{N}$ chez six espèces sur les huit étudiées (Tab. 5.2, Fig. 5.1). Pour *D. trimaculatus*, *L. kasmira*, *M. berndti* et *Parupeneus macronema*, la latitude est la seule variable qui explique de façon significative les changements de $\delta^{15}\text{N}$ observés (Tab. 5.2). Toutefois, à l'exception de *D. trimaculatus* chez qui 57,4% de la variabilité est expliquée par la latitude (Tab. 5.2), la latitude explique moins de 50% la variabilité observée dans les muscles des poissons (entre 15,5% chez *M. berndti* et 40,4% chez *P. macronema*), ce qui suggère que d'autres facteurs que nous n'avons pas mesurés sont susceptibles de modifier les $\delta^{15}\text{N}$. Pour *E. merra* et *Gymnocranius griseus*, les meilleurs modèles associent la latitude au *LT* et expliquent 44,1% et 83,8% de

la variance respectivement (Tab. 5.2, Fig. 5.1 et 5.2). Plus précisément, la latitude compte pour 37,6% de la variance et le *LT* compte pour 6,5% seulement chez *E. merra*, tandis que la latitude explique 62,6% et le *LT* explique 21,1% de la variance chez *G. griseus* (Tab. 5.2).

Tab. 5.2 – Résultats des régressions linéaires multiples pour chaque espèce.

Variabiles dépendantes	Espèce	Variabiles indépendantes	F	r ²	p
δ ¹⁵ N	<i>Dascyllus trimaculatus</i> *	Latitude	17,57	0,574	= 0,001
	<i>Epinephelus merra</i>	Latitude	49,80	0,376	< 0,0001
		LT	8,64	0,065	< 0,01
		Modèle	29,22	0,441	< 0,0001
	<i>Gymnocranius griseus</i> *	Latitude	34,74	0,626	< 0,001
		LT	11,72	0,211	< 0,01
		Modèle	23,23	0,838	< 0,001
	<i>Lutjanus kasmira</i>	Latitude	62,79	0,254	< 0,0001
	<i>Myripristis berndti</i>	Latitude	11,93	0,155	< 0,001
	<i>Parupeneus macronema</i> *	Latitude	16,92	0,404	< 0,001
<i>Saurida undosquamis</i> *	LT	24,44	0,590	= 0,0001	
<i>Upeneus moluccensis</i> *	Profondeur	22,24	0,418	< 0,0001	
δ ¹³ C	<i>Dascyllus trimaculatus</i> *	LT	5,36	0,328	< 0,05
	<i>Epinephelus merra</i>	none	–	–	–
	<i>Gymnocranius griseus</i> *	LT	12,29	0,551	< 0,01
	<i>Lutjanus kasmira</i>	none	–	–	–
	<i>Myripristis berndti</i>	none	–	–	–
	<i>Parupeneus macronema</i> *	Profondeur	34,63	0,634	< 0,0001
	<i>Saurida undosquamis</i> *	LT	20,02	0,541	< 0,001
<i>Upeneus moluccensis</i> *	Profondeur	6,38	0,171	= 0,01	

*Espèces pour lesquelles la profondeur d'échantillonnage a été mesurée.

Les δ¹⁵N de *S. undosquamis* sont expliqués uniquement par la *LT*, qui explique 59,0% de la variance (Tab. 5.2, Fig. 5.2). Finalement, la profondeur est la seule variable indépendante qui a un effet sur les valeurs de δ¹⁵N pour *Upeneus moluccensis* et explique 41,8% de la variance (Tab. 5.2, Fig. 5.2).

La latitude n'est corrélée avec le δ¹³C chez aucune espèce. La *LT* est la seule variable explicative significativement corrélée au δ¹³C chez *D. trimaculatus* (32,8%), *G. griseus* (55,1%) et *S. undosquamis* (54,1%) (Tab. 5.2, Fig. 5.3). La profondeur d'échantillonnage explique quant à elle 63,4% et 17,1% de la variabilité observée chez *P. macronema* et *U. moluccensis* respectivement (Tab. 5.2, Fig. 5.3). Enfin, aucune des trois variables considérées n'est significativement corrélée avec les δ¹³C de *G. griseus*, *L.*

kasmira et *M. berndti*.

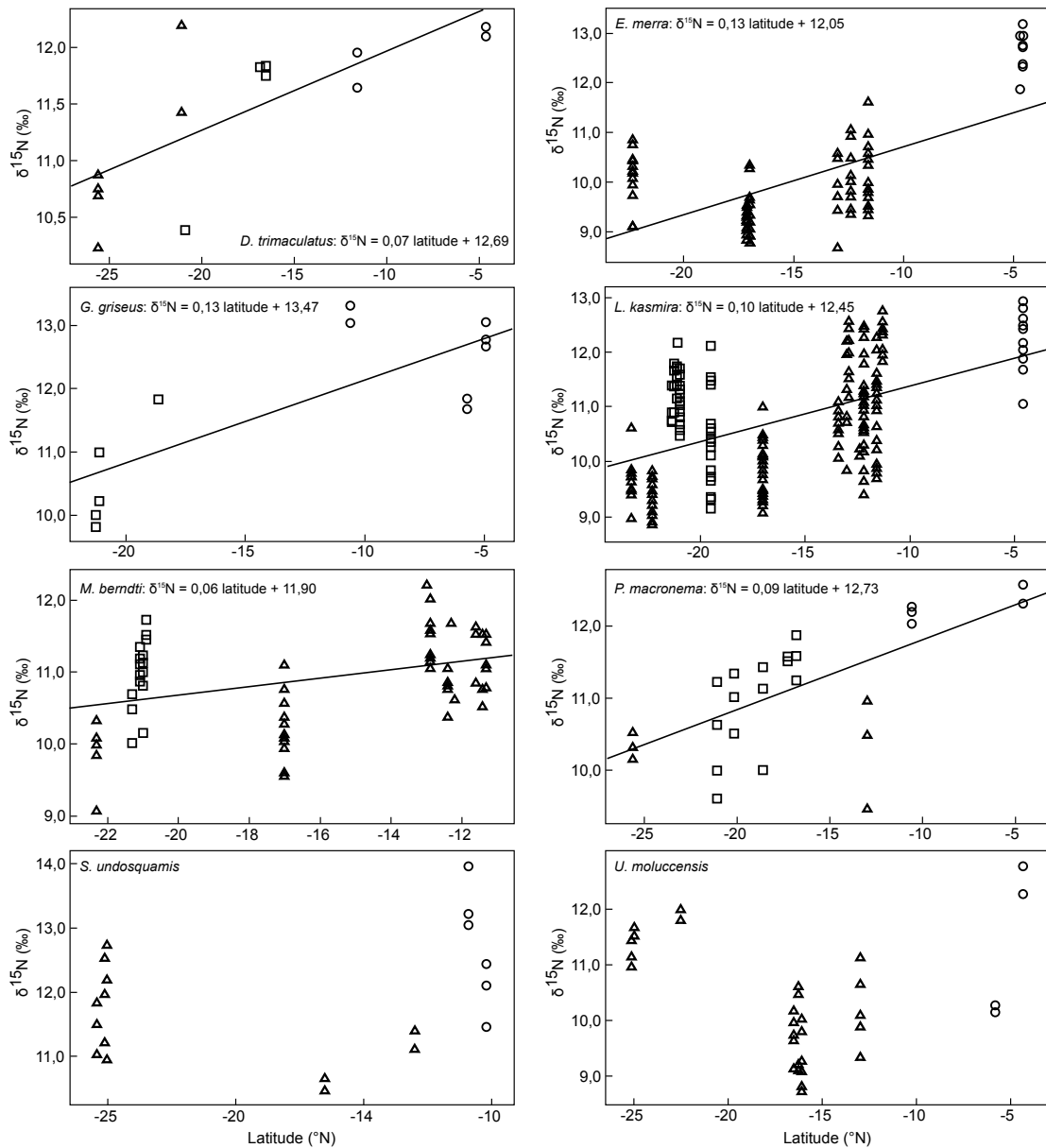


Fig. 5.1 – Valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des espèces de poissons en fonction de la latitude et représentées par différents symboles en fonction de la province océanique de Longhurst (1998): ○ MONS (Indian Ocean MONSsoon), □ ISSG (Indian Ocean South Subtropical Gyre) et △ EAFR (East Africa coastal).

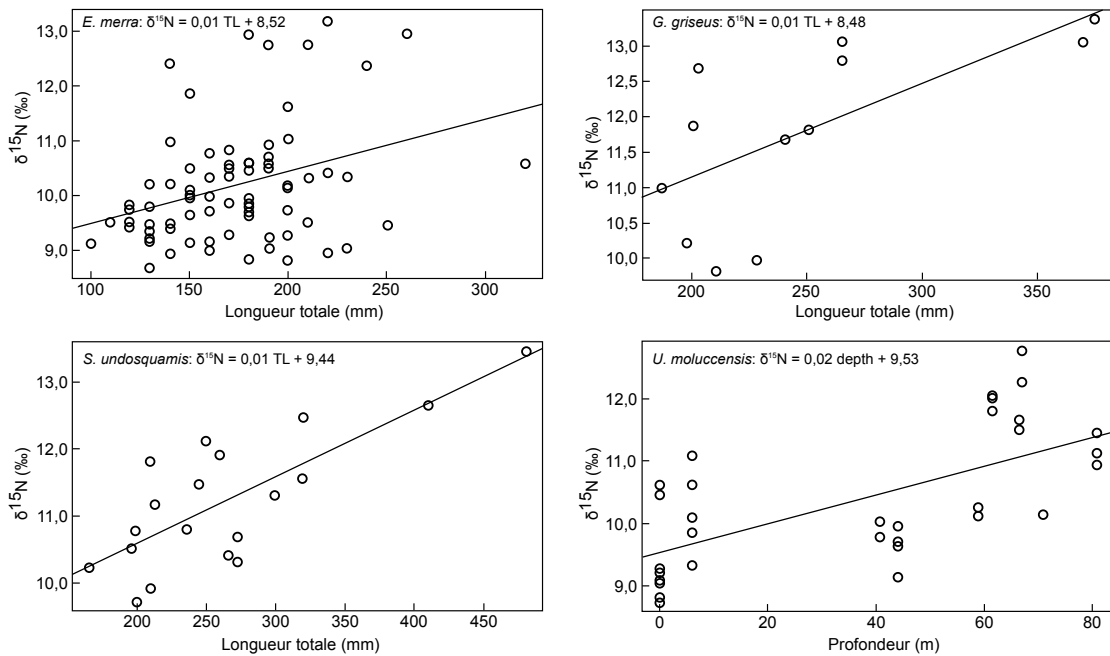


Fig. 5.2 – Valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la longueur totale (LT) (*Epinephelus merra*, *Gymnocranius griseus*, *Saurida undosquamis*) et de la profondeur (*Upeneus moluccensis*).

3.2 Différences entre écosystèmes

À Mohéli, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de *L. kasmira* sont significativement enrichies dans les récifs coralliens ($\delta^{15}\text{N} = 11,3 \pm 0,9\text{‰}$) comparées aux mangroves ($\delta^{15}\text{N} = 10,6 \pm 0,4\text{‰}$; test t de Welch, $t = 2,23$; $p < 0,05$) (Fig. 5.4). *L. kasmira* est aussi significativement plus grand ($t = -2,27$; $p < 0,05$) en milieu corallien ($192,3 \pm 37,9$ mm) que dans les mangroves ($136,7 \pm 31,7$ mm), ce qui suggère que les différences dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont probablement d'origine ontogénique (Fig. 5.4). Bien que *L. kasmira* soit enrichie en ^{13}C dans les mangroves ($\delta^{13}\text{C} = -13,8 \pm 0,8\text{‰}$) comparées aux récifs coralliens ($\delta^{13}\text{C} = -15,1 \pm 2,1\text{‰}$), la différence n'est pas significative ($t = 1,97$; $p = 0,07$). Toutefois, la variance associée aux valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ est plus élevée dans les mangroves que dans les récifs coralliens. En effet, les poissons dont la $LT < 180$ mm, qui ont été majoritairement collectés dans les mangroves, montrent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ values plus élevées et plus variables ($-13,3 \pm 1,4\text{‰}$) que les poissons dont la $LT \geq 180$ mm ($\delta^{13}\text{C} = -16,0 \pm 0,6\text{‰}$), qui ont principalement été pêchés en milieu récifal (Fig. 5.4).

À La Réunion, aucune différence de $\delta^{15}\text{N}$ ($t = -1,61$; $p = 0,12$), de $\delta^{13}\text{C}$ ($t = -2,13$; $p = 0,05$) ni de LT ($t = -1,33$; $p = 0,20$) n'a été observée chez *L. kasmira* entre récifs coralliens et environnement volcanique. De la même façon, à La Réunion, *M. berndti* ne diffère pas dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ ($t = -1,67$; $p = 0,13$), de $\delta^{13}\text{C}$ ($t = 1,26$; $p = 0,23$) ou de LT ($t = -1,85$; $p = 0,09$) entre récifs coralliens et environnement volcanique.

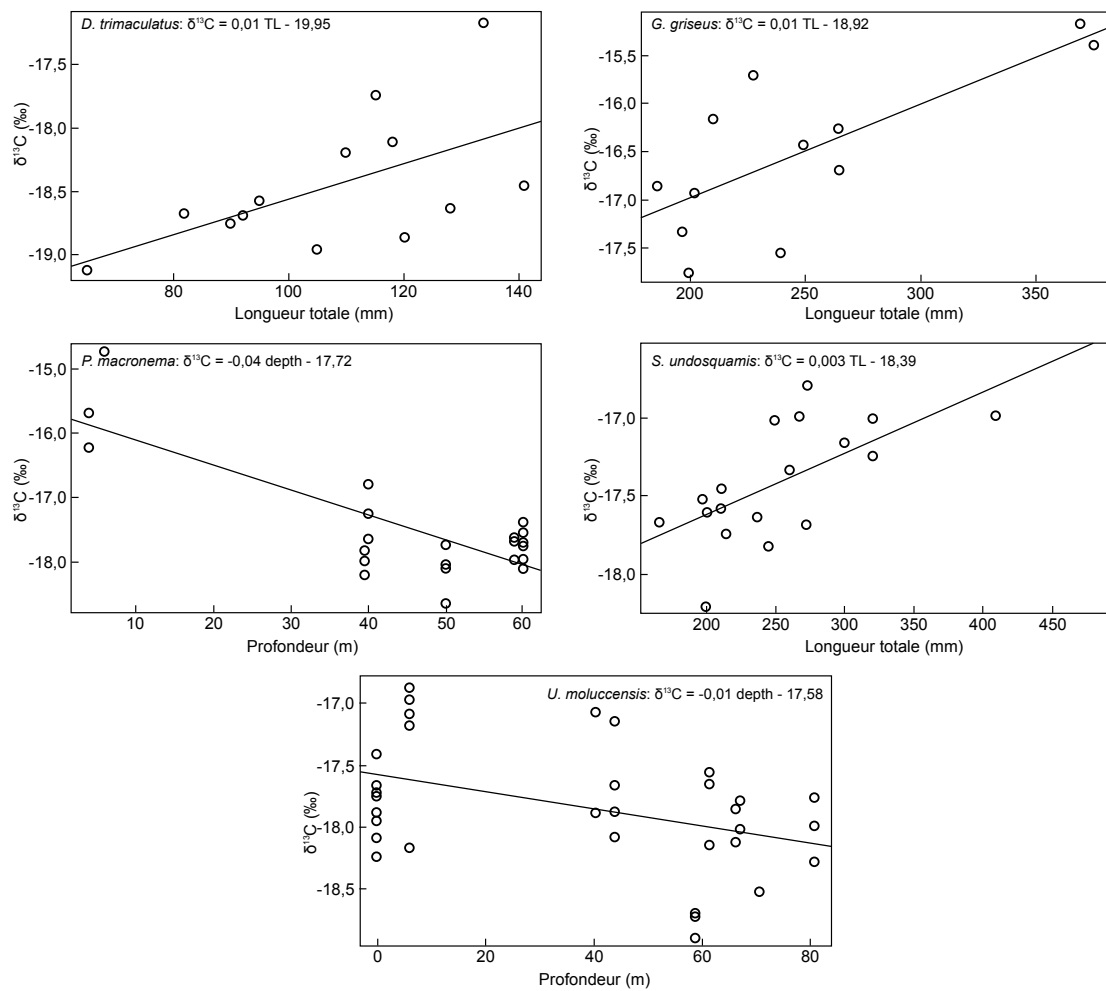


Fig. 5.3 – Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ en fonction de la longueur totale (LT) (*Dascyllus trimaculatus*, *Gymnocranius griseus*, *Saurida undosquamis*) et de la profondeur (*Parupeneus macronema*, *Upeneus moluccensis*).

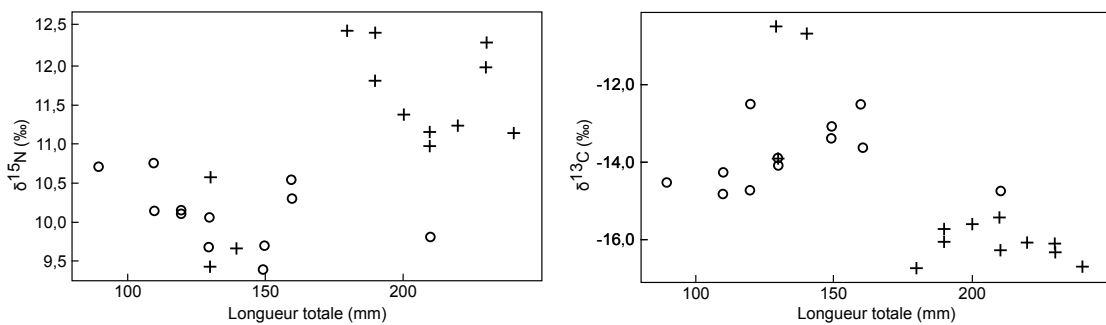


Fig. 5.4 – Valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{13}\text{C}$ de l'espèce *Lutjanus kasmira* en mangrove (○) et en récif corallien (+).

4 Discussion

4.1 Effet de la latitude

Un gradient latitudinal dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ est observé dans l'sud-ouest de l'océan Indien, avec un enrichissement en ^{15}N des muscles des poissons entre le sud et le nord. Pour les espèces chez qui une corrélation significative a été observée entre $\delta^{15}\text{N}$ et latitude, l'effet de la latitude correspond à un changement minimum de 0,07‰ par 1° (*D. trimaculatus*) et une variation maximum de 0,18‰ par 1° (*G. griseus*). Toutes espèces confondues, la variation est en moyenne de 0,10‰ par 1° de latitude. Ménard et al. (2007) ont observé des changements similaires dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des muscles de poissons pélagiques dans le canal du Mozambique, avec des variations de l'ordre de 0,04‰ et 0,10‰ par 1° de latitude chez le thon albacore et l'espadon respectivement, bien que leur étude diffère légèrement de la nôtre en termes de couverture latitudinale. Les changements observés dans le $\delta^{15}\text{N}$ vont de 1,5‰ chez *D. trimaculatus* à 2,9‰ chez *G. griseus*, ce qui correspond à un changement de 0,6 à 1,1 niveau trophique respectivement si on considère un enrichissement de 2,6‰ par niveau trophique (Elsdon et al. 2010). Les changements d'habitats peuvent entraîner un changement de régime alimentaire chez les poissons (ex: Hyndes et al. 1997, Szedlmayer & Lee 2004). Toutefois, il est fortement improbable que les variations de $\delta^{15}\text{N}$ observées dans la présente étude résultent d'un changement de niveau trophique étant donné la régularité des variations avec la latitude (Ménard et al. 2007) et étant donné le nombre d'espèces montrant des tendances similaires. Au contraire, ces variations sont plus probablement dues aux processus océanographiques qui régissent les ratios isotopiques à la base du réseau trophique dans le sud-ouest de l'océan Indien.

Le gyre subtropical de l'océan Indien est une zone oligotrophe où la fixation de diazote d'origine atmosphérique (Gruber & Sarmiento 1997) et/ou l'ammonium issu de la reminéralisation de la matière organique (Dugdale & Wilkerson 1992, Harrison et al. 1996) alimente la majorité de la production primaire. Ces deux mécanismes induisent un appauvrissement en ^{15}N de la production primaire. Plus au nord, en bordure de la péninsule arabique et de la Somalie, l'ammonium subit une dénitrification importante et l'enrichissement en ^{15}N des nitrates produits peut atteindre les 25‰ (Brandes et al. 1998). Les différences de sources et de transformation de l'azote utilisé par la production primaire dans l'ouest de l'océan Indien (fixation de diazote/reminéralisation d'ammonium dans le sud versus upwelling de nitrates issu de la dénitrification dans la colonne d'eau dans le nord) produit un gradient d'enrichissement en ^{15}N entre le sud et le nord qui se reflète dans les tissus des poissons pélagiques (Ménard et al. 2007), mais aussi dans les tissus des poissons côtiers au vu des résultats de la présente étude. Bien que nous n'ayons pas assez d'échantillons pour tester statistiquement l'effet de la latitude province par province, il est clair qu'un gradient est observable à la fois dans le canal du Mozambique

(cf. *L. kasmira*, *E. merra*, *M. berndti* sur la Fig. 5.2) et le long du plateau des Mascareignes (cf. *D. trimaculatus*, *G. griseus*, *P. macronema* sur la Fig. 5.2). Il existe deux sources possibles d'upwelling dans le nord du plateau des Mascareignes. La première se produit entre ~ 5 et 15°S et 45 et 70°E et est due à la divergence d'Ekman le long de la limite nord du Courant Sud Équatorial ([textitSouth Equatorial Current, SEC) (Schott & McCreary 2001, Schott et al. 2002). Un autre upwelling est causé par la divergence du SEC lorsqu'il passe à travers le plateau des Mascareignes, principalement au nord et au sud du Banc de Saya de Malha (Sarma et al. 1990, Galienne et al. 2012). De plus, la rétroflexion vers l'est du courant de Somalie provoque des tourbillons qui peuvent entraîner des remontées d'eaux profondes vers la surface durant la mousson de nord-est, parfois à l'origine d'un bloom phytoplanctonique le long de l'équateur (McClanahan 1988, Longhurst 1998). Ces remontées de nitrates enrichis en ^{15}N créent probablement un gradient dans les $\delta^{15}\text{N}$ des producteurs primaires, et celui-ci est observé dans les tissus des poissons.

Entre les latitudes 30 et 59°S dans l'océan Indien, François et al. (1993) ont observé un enrichissement vers le nord en ^{13}C dans la matière organique particulaire (MOP), avec un enrichissement abrupt au niveau de la convergence subtropicale. Selon les auteurs, la variation latitudinale du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP est essentiellement due au changement de la concentration en CO_2 dissous avec la latitude (François et al. 1993). De la même façon, dans le Canal du Mozambique, Ménard et al. (2007) ont observé un enrichissement en ^{13}C du sud vers le nord. Toutefois, la relation entre le $\delta^{13}\text{C}$ des muscles de poissons et la latitude était relativement faible à cause du faible gradient de température des eaux de surface (qui contrôle la solubilité du CO_2) dans la région (Ménard et al. 2007). Le taux de croissance plus élevé du phytoplancton dans les zones d'upwelling peut entraîner un enrichissement en ^{13}C des producteurs primaires (Graham et al. 2010). On pourrait donc s'attendre à un enrichissement en ^{13}C des signatures dans le nord du plateau des Mascareignes. Or, aucun gradient n'est observé dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des poissons dans le canal du Mozambique et le plateau des Mascareignes. Une explication possible est que, contrairement aux poissons pélagiques, les poissons démersaux peuvent inclure des proies pélagiques mais aussi benthiques dans leur régime alimentaire. Si on calcule le changement de $\delta^{13}\text{C}$ le long de notre zone d'échantillonnage en utilisant les relations entre le $\delta^{13}\text{C}$ des poissons et la latitude obtenues par Ménard et al. (2007), on obtient une variation de $0,6\text{‰}$, ce qui est faible lorsqu'on sait que la différence entre producteurs primaires pélagiques et benthique peut être importante (elle est en moyenne de 5‰ , France 1995). Des différences de régime alimentaire peuvent donc aisément masquer le signal latitudinal. Une autre explication est que, dans les environnements côtiers, les changements journaliers de température de surface de l'eau de mer sont plus importants qu'au large ce qui peut mener à des variations de concentration en CO_2 dissous plus importants en

côtier qu'au large.

4.2 Effet de la longueur standard

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de *E. merra*, *G. griseus*, *U. moluccensis* et *S. undosquamis* sont significativement corrélées avec leur *LT*. Les variations ontogéniques dans le régime alimentaire sont communes chez les poissons (Livingston 1988) et peuvent résulter de changements dans la morphologie ou dans les besoins énergétiques à mesure que les poissons grandissent en longueur, ou de variations dans la disponibilité en proie et dans la pression de compétition lors d'un changement d'habitat (Dahlgreen & Eggleston 2000, Nakamura et al. 2012). Ce changement dans le type de proies dont ils se nourrissent (ex: Roux & Conand 2000, Cocheret de la Morinière et al. 2003) s'accompagne d'un changement possible dans les compositions isotopiques des muscles (ex: Wells et al. 2008, Kolasinski et al. 2009). Parmi les espèces étudiées, seulement deux n'ont pas montré de corrélation entre le $\delta^{15}\text{N}$ et la latitude, dont *S. undosquamis*. De façon intéressante, cette espèce montre la relation la plus forte entre le $\delta^{15}\text{N}$ et la *LT*. Il s'agit d'une espèce qui se nourrit de zooplancton (principalement de copépodes) à l'état larvaire (Sampey et al. 2007) et devient piscivore à l'âge adulte (Thangavelu et al. 2012). Comme la latitude et la *LT* ne sont pas corrélées, il est probable que les variations ontogéniques dans le $\delta^{15}\text{N}$ soient suffisamment fortes chez cette espèce pour masquer l'effet de la latitude.

Une corrélation significative entre $\delta^{13}\text{C}$ et *LT* est observée chez *S. undosquamis*, *G. griseus* et *D. trimaculatus*. Les changements de $\delta^{13}\text{C}$ sont généralement attribués à des changements de régime alimentaire associés à une migration entre habitats (Cocheret de la Morinière et al. 2003). Dans le cas de *S. undosquamis*, le changement de $\delta^{15}\text{N}$ correspond à un enrichissement de 1,3 niveau trophique avec la taille, et le changement de $\delta^{13}\text{C}$ correspond à un changement de 1,2 niveau trophique si on considère un enrichissement trophique de 1,3‰ pour le carbone (Elsdon et al. 2010). Le changement de $\delta^{13}\text{C}$ avec la taille est donc plus probablement lié au changement de niveau trophique que d'habitat chez cette espèce. Un changement de niveau trophique pourrait aussi (du moins partiellement) expliquer la relation entre le $\delta^{13}\text{C}$ de *G. griseus* et le *LT* (correspondant à un changement de 1,3 niveau trophique si on prend en compte le $\delta^{15}\text{N}$ et 1,0 selon le $\delta^{13}\text{C}$). Chez *D. trimaculatus*, aucune corrélation n'a été observée entre les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et la *LT*. Aucun changement ontogénique dans le niveau trophique n'a été observé non plus par Frederich et al. (2009) à Madagascar. Cela s'explique par le fait que l'espèce est zooplanctonophage tout au long de sa vie (Sampey et al. 2007, Frederich et al. 2009). Les Pomacentridae ont une phase de dispersion larvaire au large avant de recruter en milieu corallien récifal (Frederich & Vanderwalle 2011). L'enrichissement en ^{13}C avec la taille traduit probablement la transition entre milieu océanique et habitats coralliens, hypothèse qui est renforcée par la taille

petite des *D. trimaculatus* collectés pour la présente étude. La linéarité de la relation entre $\delta^{13}\text{C}$ et LT résulterait donc de la dilution progressive de la composition isotopique du carbone associée à la migration entre milieux océanique et corallien.

4.3 Effet de la profondeur d'échantillonnage

U. moluccensis montre un enrichissement en ^{15}N significatif avec la profondeur. La matière organique des fonds marins est généralement issue de la MOP qui sédimente dans la colonne d'eau avant d'être complètement décomposée. Cette portion de MOP qui sédimente rapidement est enrichie en ^{15}N comparée à la matière organique fraîche et/ou en suspension à cause de l'activité alimentaire du zooplancton (Checkley & Entzeroth 1985, Altabet 1988) et des processus de décomposition microbienne durant la sédimentation (Minagawa & Wada 1984, Saino & Hattori 1987, Lehmann et al. 2002). L'enrichissement de *U. moluccensis* avec la profondeur est probablement lié à l'enrichissement en ^{15}N à la base du réseau trophique.

Au contraire de ce qui est observé avec l'azote, le $\delta^{13}\text{C}$ des poissons s'appauvrit avec la profondeur chez *P. macronema* et *U. moluccensis*. Ceci peut être dû à la décomposition sélective des carbohydrates et des protéines, qui sont particulièrement sensibles à la dégradation microbienne (Lehmann et al. 2002). Il est à noter que bien que la profondeur modifie le $\delta^{15}\text{N}$, elle ne masque pas l'effet de la latitude dans les muscles des poissons, suggérant que l'effet latitudinal est plus fort que l'effet de la profondeur (sauf chez *U. moluccensis*). Au contraire, l'effet de la profondeur semble plus important que l'effet de la latitude pour le $\delta^{13}\text{C}$, et ceci peut être une explication supplémentaire à l'absence de corrélation entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des muscles de poissons et la latitude.

4.4 Effet de l'écosystème

Seul *L. kasmira* à Mohéli montre des différences significatives dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ entre écosystèmes. Indépendamment de l'écosystème, *L. kasmira* montre un changement abrupt à environ 180 mm de longueur. Les individus < 180 mm dans les récifs coralliens possèdent des $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ similaires à ceux des poissons collectés dans les mangroves, suggérant une migration récente des mangroves vers les récifs coralliens entraînant un enrichissement en ^{15}N et un appauvrissement en ^{13}C . Ceci correspond approximativement à la taille à laquelle *L. kasmira* arrive à maturité (~170 mm, Rangarajan 1971).

La matière organique en suspension dans les mangroves inclut généralement une multiplicité de sources de carbone: feuilles de palétuviers, détritus (originaire des palétuviers ou importés d'écosystèmes adjacents), phytoplancton, microalgues benthiques, dont les proportions varient spatialement au sein

de la mangrove. Le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP peut donc varier dans l'espace, mais aussi au cours du temps (selon la saison ou la marée par exemple; Hemminga et al. 1994, Bouillon et al. 2000, Machiwa 2000, Bouillon et al. 2002, Muzuka & Shunula 2006). Toutefois, cette MOP présente généralement un appauvrissement significatif comparé aux herbiers de phanérogames (Hemminga et al. 1994, Rao et al. 1994, Marguillier et al. 1997) et aux récifs coralliens (Nakamura et al. 2008). Un enrichissement vers la mer en ^{13}C de la MOP a aussi été observé entre mangrove et milieu océanique (Rodelli et al. 1984). En effet, comme le souligne France (1998), qu'ils soient autotrophes ou consommateurs et qu'ils dépendent directement ou non des producteurs primaires de la mangrove (palétuviers), tous les organismes y sont appauvris en ^{13}C comparé aux autres écosystèmes, et ceci est aussi observé chez les poissons (Nakamura et al. 2008). Ceci est contradictoire avec l'enrichissement en ^{13}C des poissons collectés dans les mangroves comparé aux récifs coralliens dans la présente étude. Les individus < 180 mm ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ proches de celles observées chez *L. gibbus* en milieu corallien (Nakamura et al. 2008) ou *L. apodus* dans les herbiers (Nagelkerken et al. 2004). Il est donc plus probable que *L. kasmira* utilise les mangroves comme abris et entreprennent des migrations vers les herbiers (ou récifs coralliens) pour se nourrir. Ce type d'utilisation de l'habitat a été observé chez *L. griseus* qui utilise les mangroves de jour pour se protéger des prédateurs et se nourrit dans les herbiers adjacents la nuit (Luo et al. 2009). Les récifs coralliens possèdent un $\delta^{13}\text{C}$ similaire (Nakamura et al. 2008) ou appauvri en ^{13}C (Cocheret de la Morinière et al. 2003) comparé aux herbiers de phanérogames. En conséquence, il est difficile de dire si l'appauvrissement en ^{13}C chez les individus ≥ 180 mm dans les récifs coralliens est le résultat de la migration entre mangrove et récif ou s'il s'agit en plus d'un changement de régime alimentaire (ex: alimentation sur des proies benthiques à l'état juvénile puis sur des proies pélagiques à l'âge adulte). Il est peu probable que l'enrichissement en ^{15}N des poissons dans les récifs coralliens soit dû à un changement de niveau trophique puisque l'effet de l'ontogénie sur les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des poissons a été corrigé. Cet enrichissement pourrait être dû à un changement dans les ratios isotopiques à la base du réseau trophique. En effet, si la mangrove ne diffère pas des récifs coralliens en termes de valeurs $\delta^{15}\text{N}$ en général (Cocheret de la Morinière et al. 2003), la fixation de diazote peut être très forte dans les herbiers, provoquant un appauvrissement en ^{15}N (Carpenter & Capone 2008). Cette hypothèse vient soutenir l'idée d'une alimentation dans les herbiers à proximité des mangroves quand les *L. kasmira* sont juvéniles et une migration en milieu corallien lorsqu'ils arrivent à maturité à Mohéli.

5 Conclusion

Des corrélations significatives entre $\delta^{15}\text{N}$ et latitude ont été observées chez six espèces sur huit dans la présente étude. Ces résultats sont en accord avec les observations faites par Ménard et al. (2007) en milieu océanique dans le canal du Mozambique. Concernant les deux espèces restantes, il est probable que les changements de $\delta^{15}\text{N}$ avec la *LT* (*S. undosquamis*) ou avec la profondeur (*U. moluccensis*) aient masqué l'effet de la latitude. Bien que l'on n'ait pas pu échantillonner systématiquement différents écosystèmes côtiers à chaque latitude, les résultats suggèrent que l'effet de l'écosystème est plus faible que l'effet latitude dans le sud-ouest de l'océan Indien. En effet, nous n'avons pas observé de différence entre milieu corallien et volcanique à La Réunion, et la différence de $\delta^{15}\text{N}$ entre récif corallien et mangrove à Mohéli est en moyenne de 0,6‰, ce qui est faible comparé à la variation latitudinale de 4,1‰ observée chez *L. kasmira*. Il semblerait que les processus océanographiques à grande échelle (centaines de km) impliquent des changements plus importants à la base du réseau trophique que les processus locaux.

Au contraire, aucune corrélation n'a été observée entre le $\delta^{13}\text{C}$ des poissons et la latitude. Ceci confirme que l'effet de la latitude est plus prononcé sur le $\delta^{15}\text{N}$ que le $\delta^{13}\text{C}$ en milieu subtropical/tropical dans l'ouest de l'océan Indien (Ménard et al. 2007). Dans les environnements côtiers, il semblerait que les changements latitudinaux dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ à la base du réseau trophique soient moins importants que les gradients océanique – néritique ou pélagique – benthique. Ces tendances s'expliquent à la fois par des conditions hydrogéologiques et par des différences dans les communautés de producteurs primaires. Au vu de l'effet des changements globaux sur les conditions physico-chimiques du milieu marin et sur les assemblages biotiques, il faudrait évaluer comment l'évolution des processus à l'échelle locale et à l'échelle des bassins océaniques pourrait affecter le signal isotopique à la base des réseaux trophiques et leur transfert vers les consommateurs et prédateurs supérieurs.

TROISIÈME PARTIE: LES POINTS À RETENIR

À l'échelle de la partie sud-ouest de l'océan Indien, un enrichissement en ^{15}N du sud vers le nord est observé dans les muscles de poissons côtiers dans le canal du Mozambique et sur le plateau des Mascareignes. Ceci témoigne de l'influence des upwellings au nord du canal du Mozambique (province MONS) et dans le nord du plateau des Mascareignes tandis que le sud de la zone d'échantillonnage est sous l'influence de la fixation de N_2 d'origine atmosphérique et/ou de l'utilisation d'ammonium reminéralisé par les producteurs primaires.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des muscles de poissons ne montrent pas de tendance latitudinale. Ceci suggère que les variations dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ à la base du réseau trophique sont faibles dans la zone d'échantillonnage et que des processus à l'échelle locale (ex: profondeur d'échantillonnage) influencent plus les $\delta^{13}\text{C}$ des producteurs primaires.

Quatrième partie

Synthèse générale et perspectives

Chapitre 6

Synthèse générale et perspectives

1 Contribution à la connaissance des habitudes alimentaires des poissons d'intérêt commercial à La Réunion

Cette thèse a permis d'apporter des premiers éléments sur le régime alimentaire de poissons côtiers d'importance commerciale dans la Baie de La Possession. Les poissons ont été échantillonnés autour de récifs artificiels (RA) immergés entre 15 et 25 m de profondeur. Trois espèces, parmi les plus abondantes autour des récifs, ont été sélectionnées pour cette étude. Le ti-jaune *Lutjanus kasmira* et le beauclaire *Priacanthus hamrur* sont des poissons démersaux, très prisés pour la consommation locale, en particulier *L. kasmira*. Le pêche cavale *Selar crumenophthalmus* est un petit pélagique utilisé pour la consommation mais aussi comme appât vivant pour la pêche aux thons autour des dispositifs de concentration de poissons (DCP) (Biais & Taquet 1992). Mis à part le pêche cavale dont le régime alimentaire a été étudié par Roux & Conand (2000) dans une zone comprenant la Baie de La Possession et la Baie de Saint-Paul (~5 km plus au sud), rien n'a été publié localement concernant le régime alimentaire de ces espèces, et la littérature est aussi assez pauvre et ancienne sur le sujet (cf. Mablouké et al. *sous presse*: Annexe A). Les résultats (Partie I – Chapitres 2 et 3) indiquent que les trois espèces dépendent essentiellement de la voie trophique pélagique. En effet, *S. crumenophthalmus* et *P. hamrur* se nourrissent quasi exclusivement de larves pélagiques, et concernant *L. kasmira*, seulement 15% des individus consomment des proies benthiques (gastéropodes et polychaetes) qui constituent moins de 7% du régime alimentaire. Plus précisément, *L. kasmira* se nourrit principalement de larves de poissons qui représentent environ 50% des proies retrouvées dans leurs estomacs, ainsi que de larves de décapodes. *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* se nourrissent surtout de larves de crustacés, avec une co-dominance des larves de décapodes (majoritairement des larves de crabes) et de stomatopodes pour *P. hamrur* et une dominance des larves de crabes pour *S. crumenophthalmus*, suivis des larves

de poissons et des octopodes pélagiques. Le régime alimentaire de ces espèces côtières est très proche de la composition du régime alimentaire des thons pêchés sur des DCP ancrés plus au large de La Réunion (Jaquemet et al. 2011). Ceci confirme l'appartenance des trois espèces étudiées à des réseaux trophiques pélagiques. La dynamique de la biomasse dans ces réseaux semble donc être fortement associée à la migration nyctémérale du zooplancton et du micronecton qui remontent vers les eaux de surface la nuit, comme cela a déjà été décrit pour le Pacifique tropical (Roger & Grandperrin 1976).

L'intensité de la compétition pour les ressources alimentaire est un élément fortement structurant des réseaux trophiques (Persson & Hansson 1999), et plus largement de la structure des communautés (Tilman 1982). Nous avons testé l'existence d'un recouvrement entre les niches trophiques de *L. kasmira*, *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* durant une période définie (mars – avril 2009 – 2010) (Partie I – Chapitre 2, Annexe A), et les résultats ont révélé une ségrégation des niches trophiques des trois espèces. Les contenus stomacaux nous ont permis de détecter des différences dans la nature des proies exploitées par *L. kasmira* d'une part et *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* d'autre part. Les isotopes stables ont permis de mettre en évidence que malgré la similarité dans le régime alimentaire des deux dernières espèces, les sources de carbone qu'ils utilisent sont différentes, ce qui suggèrent qu'il existe des contributions relatives différentes des proies au régime alimentaire des deux espèces. Une autre hypothèse serait que les individus ne s'alimentent pas dans les mêmes habitats. Contrairement à *P. hamrur* qui présente une gamme étroite de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, la large gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de *S. crumenophthalmus* indique une spécialisation individuelle sur différentes sources de carbone (sans corrélation significative entre $\delta^{13}\text{C}$ et taille des individus) (Mablouké et al. *sous presse*: Annexe A). Contrairement aux poissons démersaux, *S. crumenophthalmus* n'est pas inféodé à un habitat particulier. La plus forte variabilité dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ pourrait indiquer que les individus se nourrissent dans différents habitats de la baie sur une période suffisamment longue pour intégrer leur signature isotopique. Ces résultats soulignent l'utilité des isotopes stables dans l'étude de la ségrégation des niches. En effet, si les trois espèces avaient eu des ratios isotopiques similaires, nous n'aurions pas pu tirer de conclusion solide puisque cela pourrait signifier que les espèces se nourrissent de proies différentes mais possédant des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ similaires. Au contraire, dans le cas présent, la différence dans les ratios isotopiques des poissons confirme l'utilisation de sources de carbone différentes.

L'étude des variations ontogéniques du régime alimentaire (Partie I – Chapitre 3) effectuée sur les individus pêchés entre 2007 et 2010 sur les RA a permis de révéler que, bien que les proies préférentielles restent les mêmes chez chaque espèce (larves de poissons chez *L. kasmira*, larves de crustacés décapodes et stomatopodes chez *P. hamrur*, larves de crustacés décapodes chez *S. crumenophthalmus*), la proportion en larves de poissons s'accroît avec la taille des individus chez les trois

espèces. Ceci se fait au détriment des larves de crustacés. Ces changements de régime alimentaire se traduisent par un enrichissement en ^{15}N des muscles des poissons, signe d'un changement de niveau trophique au fur et à mesure que les individus grandissent. Ce type de variations ontogéniques est typique chez de nombreuses espèces de poissons qui se nourrissent de zooplancton au début de leur vie pour se nourrir soit de proies benthiques, soit de poissons lorsqu'ils deviennent adultes (Wootton 1998). Ceci s'explique par la théorie de l'approvisionnement optimal. Cette théorie est basée sur le principe selon lequel la recherche alimentaire présente à la fois des profits (l'énergie issue des proies) et des coûts (l'énergie dépensée dans la recherche de proies et leur manipulation): les individus qui maximisent l'apport énergétique par l'alimentation et minimisent la perte d'énergie due à la recherche et la manipulation des proies seront ceux qui maximiseront leur survie et leur valeur sélective (*fitness*) (Townsend & Winfield 1985). En grandissant, les poissons améliorent leur capacité natatoire et leur acuité sensorielle (Helfman et al. 1997), ce qui leur permet de cibler des proies de plus grande taille et présentant un avantage énergétique sans dépenser plus d'énergie en recherche alimentaire. De plus leur appareil buccal peut évoluer pour s'adapter à une consommation de proies de plus grande taille (Helfman et al. 1997). Les poissons sont des proies apportant généralement plus d'énergie que les crustacés (Ferraton 2007), ce qui explique leur importance grandissante dans le régime alimentaire de poissons qui deviennent de plus en plus mobiles en grandissant. Roux & Conand (2000) ont étudié l'évolution du régime alimentaire de *S. crumenophthalmus* en relation avec la taille des individus dans la Baie de La Possession avant l'immersion des RA. Les poissons ont été analysés par classes de tailles, et les résultats indiquaient une préférence pour les euphausiidés chez les petits individus (100 – 119 mm), pour les larves de crabes chez les moyens (120 – 159 mm) et pour les poissons chez les grands (160 – 219 mm) (Roux & Conand 2000). Bien que nous ne connaissions pas l'abondance des proies pélagiques dans le milieu naturel, la connaissance du régime alimentaire de *S. crumenophthalmus* avant installation des RA permet de supposer que l'espèce, généraliste et opportuniste (Mavuti et al. 2004), a changé son régime alimentaire qui était essentiellement piscivore à l'état adulte pour se nourrir aujourd'hui d'une proportion plus importante de larves de crustacés telles que les crabes. Cette évolution du régime alimentaire pourrait être expliqué soit par une diminution naturelle de l'abondance en larves de poissons dans le milieu (variations interannuelles dans le recrutement des poissons), soit par une réponse à la compétition avec *L. kasmira*, les deux hypothèses n'étant pas mutuellement exclusives. En effet, les poissons démersaux sont plus enclins à s'associer aux RA et *L. kasmira* est une espèce connue pour être compétitive dans l'occupation de l'espace (Schumacher & Parrish 2005), ce qui lui donnerait un meilleur accès aux larves de poissons qui recrutent sur ces RA.

Si nous possédons des informations sur le régime alimentaire de *S. crumenophthalmus* dans la

Baie de La Possession avant l'installation des RA, nous n'avons pas d'information sur les autres espèces et pouvons nous demander si le régime alimentaire observé est similaire à celui des milieux naturels pour ces dernières ou s'il est le résultat de l'effet de l'installation des structures artificielles. Un élément de réponse est apporté au Chapitre 4 (Partie II) pour *L. kasmira*. Nous y avons comparé son régime alimentaire dans différents habitats naturels, tels que des fonds meubles constitués de sédiments (Sainte-Marie) très proches de l'environnement de la Baie de La Possession et des substrats durs (Sainte-Rose), échantillonnés en même temps que les RA de La Possession, en novembre 2010. Les résultats indiquent que le régime alimentaire de *L. kasmira* est dominé par les larves de poissons sur les RA et à Sainte-Rose, tandis que les crustacés dominent à Sainte-Marie. Ceci montre que le régime alimentaire de l'espèce sur les RA est proche de celui des habitats naturels dominés par du substrat solide (Sainte-Rose). La présence des RA aurait donc pu modifier localement le fonctionnement des réseaux trophiques en favorisant l'agrégation de larves de poisson, en plus de la présence de biomasse pélagique à migration nyctémérale. L'exploitation de ces larves, dont la valeur nutritionnelle est plus élevée que celle des crustacés, explique probablement la réussite de *L. kasmira* autour des RA.

2 Récifs artificiels: attraction ou production dans la Baie de La Possession ?

La majorité des études s'accordent sur le fait que la biomasse, l'abondance et/ou la densité de poissons sont généralement supérieures autour des RA qu'en milieu naturel (ex: DeMartini et al. 1989, Hobson & Swarbrick 1989, Bohnsack 1991, Bohnsack et al. 1994). S'il est avéré que les RA facilitent les captures en attirant les poissons, contribuent-ils véritablement à une augmentation nette de la biomasse des stocks? Cette question est à la base du débat « attraction – production » associé à la mise en place de RA dont le but est de soutenir directement la pêche artisanale. L'hypothèse de productivité repose sur l'idée que les RA fournissent un habitat supplémentaire qui augmenterait ainsi la capacité de charge de l'environnement et de la même façon la biomasse associée aux RA (Polovina 1994). Les RA fourniraient un habitat pour le recrutement des larves de poissons qui autrement seraient perdues pour la population ainsi qu'une protection contre la prédation, et favoriseraient ainsi la croissance et la survie des individus en favorisant le recrutement de proies potentielles et donc des opportunités d'alimentation (Bohnsack 1989, Brickhill et al. 2005). Selon l'hypothèse d'attraction, les RA ne font qu'agrèger et concentrer des ressources existantes et donc engendreraient une redistribution spatiale de la biomasse mobile plutôt qu'une augmentation nette de celle-ci (Bohnsack 1989, Bohnsack et al. 1994, Pickering & Whitmarsh 1997).

Selon Bohnsack et al. (1994), il n'existe aucune façon de discerner de façon définitive si (1) les poissons observés autour des RA auraient trouvé un habitat approprié si ceux-ci étaient absents; (2) si ces poissons montrent un meilleur taux de survie ou de croissance sur les RA comparé aux milieux naturels; (3) si l'efficacité d'alimentation et le transfert de matière et d'énergie au sein du réseau trophique est améliorée par la présence des RA et (4) si l'immigration des poissons depuis les habitats naturels vers les RA est compensée de sorte que la population totale augmente. Toutefois, il est possible de se concentrer sur des questionnements plus modestes, et qui nous permettraient de progresser dans la compréhension du fonctionnement des RA et de leur impact sur les populations de poissons (Borton 1998).

De nombreux éléments laissent à penser que les RA ont un effet positif en termes de production de poissons. L'étude du recrutement sur les RA entreprise par Tessier (2005a) confirme que les Lutjanidae ont un recrutement similaire et les Priacanthidae ont un recrutement supérieur à celui des récifs naturels. De plus, les résultats de la présente étude montrent que les espèces les plus abondantes autour des RA parviennent à exploiter plus ou moins efficacement les ressources pélagiques en limitant la compétition. Enfin, l'étude concentrée sur *L. kasmira* montre que l'espèce se nourrit de proies au potentiel énergétique élevé, et l'indice de condition similaire sur les RA et dans les milieux naturels permet de conclure que l'état nutritionnel de l'espèce est aussi bon sur les RA qu'en milieu naturel.

Toutefois, un certain nombre de points soulèvent la question de l'équilibre des populations de poissons à long terme:

(1) Bien que les espèces montrent des variations ontogéniques dans leur régime alimentaire, ces variations sont faibles et la compétition intraspécifique reste forte. La compétition intraspécifique se fait généralement au détriment des nouvelles recrues, puisque les poissons plus larges ont tendance à se nourrir de façon plus efficace que les petits, bien que ces derniers possèdent des besoins énergétiques plus grands (Hamrin & Persson 1986), les rendant par conséquent plus vulnérables à l'effet de la compétition (Ward et al. 2006).

(2) La pression de prédation est potentiellement élevée sur les larves de poissons après installation sur les RA, y compris par des individus de la même espèce. La préférence alimentaire de *L. kasmira* pour les poissons (ainsi que leur forte présence dans le régime alimentaire des deux autres espèces) soulève toutefois la question de la pression de prédation sur les populations de poissons au niveau des RA. La prédation sur les larves de poissons joue en effet un rôle essentiel dans la régulation de la densité de la population (Hixon 1991), pouvant causer la disparition d'une cohorte entière dans les quelques jours suivant l'installation des larves (Dufour 1992). Ainsi, bien que consommées par les adultes de *S. crumenophthalmus* avant l'installation des RA (Roux & Conand 2000), il est légitime

de se demander si les larves de poissons subissent une pression plus importante à l'échelle de la baie du fait de l'installation des RA qui favoriserait leur agrégation et leur taux de rencontre avec des prédateurs.

(3) Les RA sont exploités par les pêcheurs professionnels et les captures sont essentiellement centrées sur les juvéniles et les jeunes adultes qui n'ont pas encore atteint l'âge à première maturité, les adultes étant quasi-absents (Tessier 2005a).

Le terme de « piège écologique » anthropique (Dwernychuk & Boag 1972, Gates & Gysel 1978) est utilisé pour décrire une situation dans laquelle l'attractivité d'un habitat et ses qualités en termes de survie et de reproduction sont découplées (Robertson & Hutto 2006). Les RA, en augmentant la complexité des habitats côtiers, les rendent attractifs pour le recrutement de larves de poissons. L'effet positif sur le recrutement peut être contrecarré par les trois éléments précédemment cités, et les RA pourraient ainsi se révéler un piège écologique pour les populations nouvellement recrutées. Robertson & Hutto (2006) définissent trois mécanismes par lesquels les habitats peuvent se révéler être des pièges écologiques: (1) une augmentation de l'attractivité d'un habitat en l'absence d'un changement de sa qualité, (2) une réduction de la qualité d'un habitat sans perte d'attractivité, (3) une augmentation de l'attractivité d'un habitat et une réduction de sa qualité. Les RA de la Baie de La Possession pourraient alors correspondre aux situations (1) ou (3) évoquées par Robertson & Hutto (2006).

3 Contributions des isotopes stables à la connaissance du fonctionnement des réseaux trophiques côtiers non-récifaux: cas de La baie de La Possession

Sur la Fig. 6.1 sont représentés les ratios isotopiques (valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ en fonction des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$) de *L. kasmira*, *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* ainsi que de différentes proies potentielles pélagiques et benthiques, de la matière organique particulaire (MOP), de la matière organique sédimentaire (MOS) et d'algues benthiques échantillonnés à proximité des RA, et d'espèces de grands pélagiques (familles Scombridae, Coryphaenidae, Sphyraenidae et Carangidae) échantillonnées au large dans l'ouest de l'île de La Réunion (S. Jaquemet, *données non publiées*). Autant que possible, tous les échantillons ont été collectés en saison chaude (novembre – avril), excepté pour les organismes benthiques qui ont été collectés au mois d'octobre. Les différentes voies de transfert de matière et d'énergie ont été tracées en prenant pour enrichissement entre deux niveaux trophique (en anglais *trophic enrichment factor*, TEF) les valeurs de 2,6‰ et de 1,3‰ pour l'azote et le carbone respectivement (Elsdon et al. 2010).

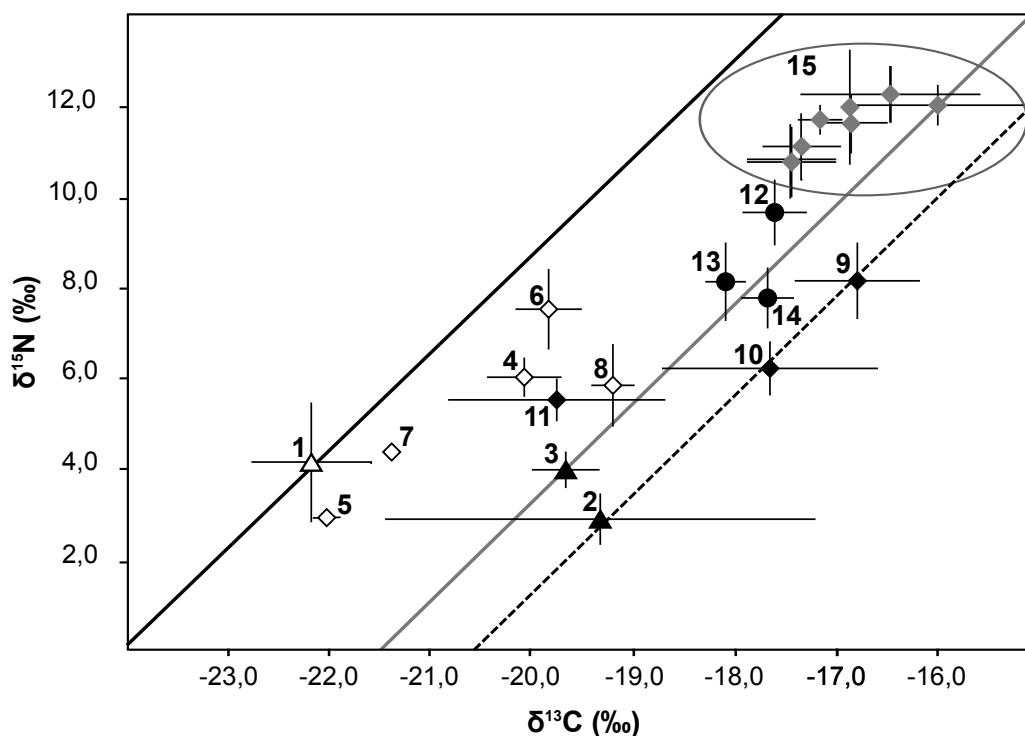


Fig. 6.1 – Ratios isotopiques du carbone et de l'azote des poissons côtiers, ainsi que de différentes proies potentielles pélagiques et benthiques, de la MOP, de la MOS et des algues benthiques échantillonnés à proximité des récifs artificiels, et des grands pélagiques échantillonnés au large; 1: MOP ($n = 18$), 2: algues benthiques ($n = 5$), 3: MOS ($n = 7$), 4: *Acanthurus triostegus* (post-larves, $n = 4$), 5: larves de crabes ($n = 6$), 6: *Odontodactylus scyllarus* (larves, $n = 7$), 7: Euphausiidae ($n = 14$), 8: octopodes pélagiques ($n = 2$), 9: carnivores benthiques ($n = 12$), 10: détritivores benthiques ($n = 6$), 11: filtreurs benthiques ($n = 6$), 12: *Lutjanus kasmira* ($n = 39$), 13: *Priacanthus hamrur* ($n = 24$), 14: *Selar crumenophthalmus* ($n = 35$), 15: grands pélagiques (cf. Tab. 6.1). Les différentes lignes correspondent aux différentes voies de transfert de matière et d'énergie (ligne pleine noire: pélagique dépendant de la MOP, ligne pleine grise: benthique dépendant des algues fixées, ligne en pointillés noirs: benthique dépendant de la MOS), considérant un TEF de 2,6‰ pour l'azote et 1,3‰ pour le carbone.

Dans la baie, les algues benthiques et la MOS montrent un enrichissement en ^{13}C significatif comparé à la MOP pélagique, typique des environnements aquatiques (France 1995, Hecky & Hesslein 1995, Post 2002, Dittel et al. 2006). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des proies potentielles reflètent les tendances observées chez les producteurs primaires. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ des organismes pélagiques tels que les larves de crabes, de stomatopodes et de poissons indiquent qu'ils dépendent majoritairement de la voie trophique partant de la MOP tandis que celles des carnivores et détritivores benthiques dépendent des voies trophiques partant des algues benthiques et de la MOS. Enfin, les valeurs de

$\delta^{13}\text{C}$ des organismes filtreurs, plus négatives que celles des autres proies benthiques, suggèrent que celles-ci dépendent à la fois des compartiments benthiques et pélagiques. En effet, les filtreurs ont généralement un régime alimentaire composé de microphytobenthos et matière organique détritique en resuspension, ainsi que de MOP fraîche (Riera & Richard 1996, Rossi et al. 2004). Les octopodes pélagiques possèdent eux-aussi des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ intermédiaires, sans que nous puissions expliquer pourquoi.

Tab. 6.1 – Ratios isotopiques du carbone et de l'azote des grands pélagiques échantillonnés au large dans l'ouest de l'île de La Réunion (S. Jaquemet, *données non publiées*).

	<i>n</i>	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Acanthocybium solandri</i>	10	-16,46 ± 0,90	12,28 ± 0,64
<i>Caranx ignobilis</i>	12	-15,99 ± 0,84	12,02 ± 0,45
<i>Katsuwonus pelamis</i>	13	-17,44 ± 0,45	10,82 ± 0,80
<i>Sphyraena barracuda</i>	5	-16,85 ± 0,39	11,66 ± 0,93
<i>Thunnus albacares</i>	15	-17,34 ± 0,39	11,16 ± 0,76
<i>Thunnus alalunga</i>	2	-17,16 ± 0,24	11,76 ± 0,34
<i>Coryphaena hippurus</i>	3	-16,85 ± 0,07	12,01 ± 1,30

La position isotopique des poissons côtiers est surprenante puisque leurs $\delta^{13}\text{C}$ est proche de la voie trophique benthique, ce qui est en contradiction avec les résultats des contenus stomacaux qui indiquent que les proies benthiques sont consommées en proportions faibles (*L. kasmira*) voire quasi-nulles (*P. hamrur* et *S. crumenophthalmus*). Il est peu probable que ces poissons côtiers consomment des proies benthiques qui seraient digérées plus vite que les autres proies, puisque les proies benthiques présentent généralement un test ou une coquille calcaire qui n'est pas digérée contrairement au test de chitine des larves de crustacés pélagiques. Plus surprenante encore est la position des grands pélagiques évoluant au large, dont les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ indiquent aussi une forte dépendance vis-à-vis de la voie trophique benthique côtière. Les familles auxquelles appartiennent ces grands pélagiques possèdent un régime piscivore plus ou moins marqué; une hypothèse pourrait donc être qu'ils effectuent des incursions à la côte très régulières et qu'ils se nourrissent abondamment de poissons qui dépendent eux-mêmes fortement de la voie trophique benthique. Par exemple, les Mullidae et Acanthuridae sont consommés par la bonite (*Katsuwonus pelamis*) et le thon albacore (*Thunnus albacares*) collectés autour des DCP à La Réunion, mais ces espèces possèdent tout de même un régime alimentaire généraliste (Jaquemet et al. 2011). Une autre hypothèse serait qu'un enrichissement de 1,3‰ entre

deux niveaux trophiques serait insuffisant en milieu tropical. Un autre aspect des isotopes stables à étudier serait donc l'enrichissement spécifique des isotopes du carbone entre deux niveaux trophiques dans ces environnements, et ce en milieu contrôlé dans le cas des petits poissons côtiers.

4 Variations dans les ratios isotopiques de la MOP et des poissons à différentes échelles géographiques

Sur les Fig. 6.2 (et 6.3) sont représentées les variations des ratios isotopiques de l'azote (et du carbone) de la MOP et des muscles de poissons côtiers à différentes échelles spatiales. Pour éviter un éventuel effet de l'espèce sur les ratios isotopiques des poissons, seules les données concernant l'espèce *L. kasmira* (la plus représentative en termes d'échantillonnage) ont été utilisées. Les barres représentent la gamme de valeurs isotopiques observées et centrées (à chaque échelle géographique, la hauteur de la barre représente les différences entre ratios isotopiques moyens minimum et maximum).

Seuls les ratios isotopiques des muscles de poisson de la Baie de La Possession n'ont pas été représentés sur les Fig. 6.2 et 6.3, car la période d'échantillonnage des poissons (novembre – juillet) ne couvre pas celle de l'échantillonnage de la MOP (septembre – janvier). De la même façon, les poissons n'ont été échantillonnés que sur une station, celle des RA, contrairement à la MOP qui a été échantillonné sur diverses stations de la baie. Ainsi, il serait hasardeux d'effectuer une comparaison entre les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP et celles des poissons.

4.1 Ratios isotopiques de l'azote

À microéchelle dans la MOP

Nous savons qu'en milieu tropical, les paramètres susceptibles d'influencer les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la production primaire sont principalement les sources d'azote (nitrates, ammonium, diazote) et les processus océanographiques tels que les apports de nutriments des profondeurs (upwelling), les apports de nutriments ou de matière organique terrestres ou la dénitrification. Nous avons vu au Chapitre 1 (Partie I) qu'à l'échelle de la Baie de La Possession les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP ne diffèrent pas significativement entre les stations.

Ces faibles variations à microéchelle impliquent qu'il n'y a pas de variation spatiale dans les processus océanographiques à cette échelle, ou que celles-ci n'influencent pas les valeurs isotopiques de la MOP.

Les variations des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ au cours du temps sont par contre marquées dans la Baie de La Possession (Partie I – Chapitre 1) et couvrent une gamme de valeurs plus importante que la variabilité

spatiale (Fig. 6.2). Celles-ci diminuent sur l'ensemble des stations entre septembre 2010 et janvier 2011, ce qui correspond à la fin de la saison fraîche (septembre – octobre) et au début de la saison chaude (novembre – janvier). Les deux principales hypothèses sont une fixation plus importante de diazote par les cyanobactéries (probablement encouragée par l'élévation des températures et la diminution de la concentration en nitrates; Carpenter & Capone 2008), et/ou une importance croissante de l'utilisation d'ammonium reminéralisé en saison chaude du fait d'une stratification plus importante des eaux en été. Ces deux processus favorisent la production d'une biomasse phytoplanctonique relativement pauvre en ^{15}N (Checkley & Miller 1989, Montoya et al. 2002).

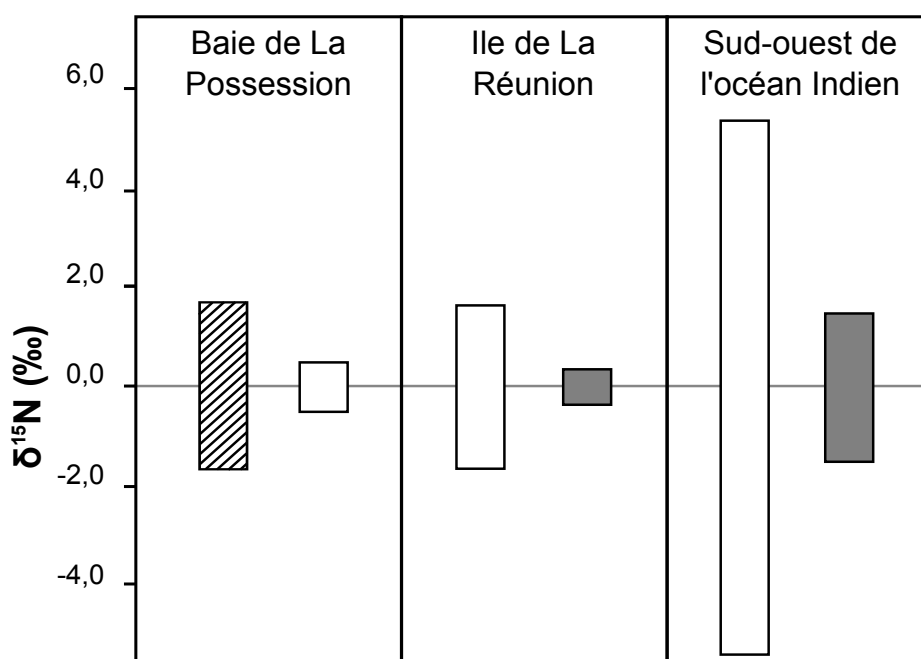


Fig. 6.2 – Variation dans les ratios isotopiques de l'azote de la MOP et des poissons côtiers. La barre rayée représente le degré de variabilité dans la MOP en fonction du temps, les barres blanches représentent le degré de variabilité dans la MOP en fonction de l'espace, les barres pleines (en gris) représentent le degré de variabilité dans les muscles de poissons côtiers (*Lutjanus kasmira*) en fonction de l'espace.

À mésoéchelle dans la MOP et les muscles de poissons

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP varient significativement entre stations à l'échelle de l'île de La Réunion, et les résultats du Chapitre 4 (Partie II) montrent que les stations de la zone sud-ouest

sont enrichies en ^{15}N par rapport aux autres stations de l'île. Cet enrichissement semble être lié à des apports de matière organique d'origine anthropique.

Malheureusement, les résultats observés dans les muscles de poissons ne permettent pour l'instant pas de savoir si ces tendances sont conservées dans les tissus des prédateurs. On peut voir sur la Fig. 6.2 que la variabilité est plus grande dans la MOP que dans les muscles de poissons. Toutefois, les poissons n'ont été échantillonnés qu'à La Possession, Saint-Benoît, Sainte-Rose et Sainte-Marie, et le régime alimentaire n'était pas le même sur toutes les stations. Les variations de niveaux trophiques jouent donc probablement un rôle plus important que les variations spatiales des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$. Il faudrait tenter à nouveau d'obtenir des échantillons de *L. kasmira* dans le sud-ouest de l'île afin de tester si l'enrichissement significatif observé dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP dans cette zone sont observés dans les muscles des poissons.

À macroéchelle dans la MOP et dans les muscles de poissons

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP indiquent un enrichissement en ^{15}N entre le sud et le nord dans le sud-ouest de l'océan Indien, avec une corrélation significative entre les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP et la latitude (Jaquemet et al. *en préparation*).

Dans le sud-ouest de l'océan Indien, huit espèces de poissons côtiers ont été échantillonnées entre les latitudes 25,6°S et 4,4°S, et un enrichissement en ^{15}N est aussi observé entre le sud et le nord dans les muscles de six espèces de poissons sur huit, avec une relation significative entre $\delta^{15}\text{N}$ et latitude (Partie III – Chapitre 5). Les ratios isotopiques de l'azote des poissons reflètent donc les tendances observées dans la MOP. Ces tendances avaient déjà été mises en évidence dans de grands poissons pélagiques (Ménard et al. 2007). Ces tendances s'expliquent par les différences de sources et de processus de transformation de l'azote utilisé par la production primaire dans la zone: fixation de diazote et/ou reminéralisation d'ammonium dans le sud au centre du gyre subtropical versus upwelling de nitrates issus des eaux profondes et de la dénitrification dans la colonne d'eau dans le nord (Ménard et al. 2007, Graham et al. 2010).

La variabilité dans les ratios isotopiques des muscles des poissons est plus faible que celle de la MOP (Fig. 6.2). Ce résultat n'est pas surprenant dans la mesure où la production primaire possède un taux de renouvellement rapide et donc peut montrer une variabilité temporelle importante qui est intégrée dans les muscles des poissons. De plus, les variations d'alimentation et l'influence locale des apports terrigènes peuvent influencer les valeurs isotopiques des poissons.

4.2 Ratios isotopiques du carbone

À microéchelle dans la MOP

Dans la Baie de La Possession, la MOP est légèrement enrichie en ^{13}C sur la station Littoral Nord ($-21,6 \pm 0,6\text{‰}$) comparé aux stations RA ($-22,7 \pm 0,7\text{‰}$) et Large ($-22,7 \pm 0,6\text{‰}$), mais pas sur la station Port Est ($-22,4 \pm 0,6\text{‰}$). La station Littoral Nord et la station Port Est se trouvent à proximité de la côte mais leur profondeur d'échantillonnage diffère (plus de 25 m de profondeur pour la station côte est contre environ 10 m de profondeur pour la station Littoral Nord) (Chapitre 1 – Partie I). C'est donc probablement la remise en suspension de matériel sédimentaire dans la colonne d'eau par les frottements sur le fond des courants orbitaux générés par la houle (Pinault & Nicet 2008) qui explique cet enrichissement. L'enrichissement en ^{13}C de la MOP selon le gradient large-côte est relativement classique (France 1995, Hobson et al. 1994). Le $\delta^{13}\text{C}$ relativement enrichi combiné au faible rapport C:N indique qu'il s'agit de matière organique fraîche d'origine marine, probablement de la production primaire benthique.

La variabilité temporelle des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP est faible comparée à la variabilité spatiale (Fig. 6.3). La station qui montre l'évolution temporelle la plus marquée est la station Littoral Nord, du fait d'un l'enrichissement en ^{13}C de la MOP marqué en septembre et octobre (Partie I – Chapitre 1). Les études menées jusqu'à présent en milieu tropical suggèrent que la variabilité saisonnière des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ du phytoplancton sont faibles (Kolasinski et al. 2009) voire nulles (Lamb & Swart 2008). Dans la Baie de La Possession, cette tendance se confirme, puisque la majorité des stations ne présente pas d'évolution significative des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP entre l'hiver et l'été.

À mésoéchelle dans la MOP et dans les muscles de poissons

La MOP autour de l'île de La Réunion montre un enrichissement en ^{13}C de $\sim 1,5\text{‰}$ en moyenne sur la côte est par rapport à la côte ouest (Partie II – Chapitre 4). Celui-ci est dû aux apports de fertilisants du bassin versant par les fortes précipitations dans l'est et/ou une plus faible thermocline dans l'est permettant une meilleure diffusion des nutriments vers la surface, favorisant ainsi la production primaire dans l'est de l'île.

Chez les poissons, la variabilité dans les ratios isotopiques du carbone est faible comparé à celle de la MOP (Fig. 6.3), et les tendances observées dans la MOP ne sont pas observées dans les muscles des poissons (Partie II – Chapitre 4). Une fois de plus, l'alimentation et peut être certains mécanismes d'assimilation de la matière par les poissons doivent expliquer cette différence.

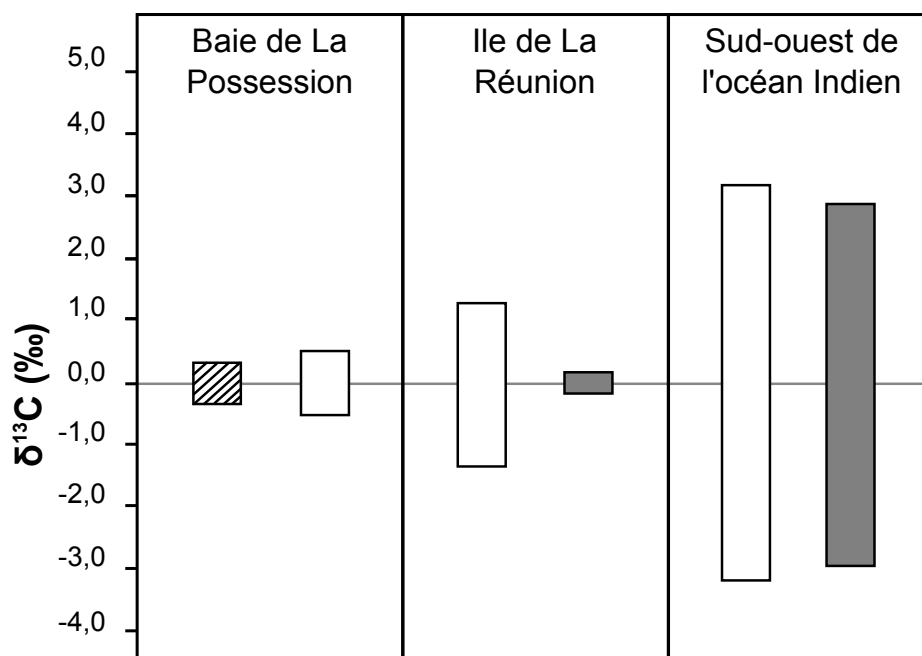


Fig. 6.3 – Variation dans les ratios isotopiques du carbone de la MOP et des poissons côtiers. La barre rayée représente le degré de variabilité dans la MOP en fonction du temps, les barres blanches représentent le degré de variabilité dans la MOP en fonction de l'espace, les barres pleines (en gris) représentent le degré de variabilité dans les muscles de poissons côtiers (*Lutjanus kasmira*) en fonction de l'espace.

À macroéchelle dans la MOP et dans les muscles de poissons

Les ratios isotopiques du carbone de la MOP s'enrichissent en ^{13}C en direction du nord dans le sud-ouest de l'océan Indien, avec une corrélation significative avec la latitude (Jaquemet et al. *en préparation*).

Ces tendances ne sont pas observées dans les muscles de poissons côtiers. Toutefois, bien que non corrélés avec la latitude, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des muscles de poissons montrent presque autant de variations que la MOP (Fig. 6.3). Nous avons montré au cours du Chapitre 5 (Partie III) que d'autres paramètres tels que la profondeur ou encore l'écosystème dans lequel l'espèce évolue pouvaient expliquer les variations des ratios isotopiques du carbone. Il est fort probable que les variations dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ à l'échelle locale (effet de la profondeur d'échantillonnage, large/profond *versus* côte/surface, différence de $\delta^{13}\text{C}$ entre écosystèmes) soient plus importantes que les variations latitudinales dans la zone tropicale de l'ouest de l'océan Indien.

4.3 Utilité des isotopes dans l'étude de l'écologie des poissons

Les isotopes stables permettent de répondre à de nombreuses problématiques touchant à l'écologie des poissons: régime alimentaire et niche trophique, variation ontogéniques du régime alimentaire, utilisation des habitats côtiers pour les espèces migratrices... Les paragraphes suivants résument les potentialités d'utilisation de cet outil pour la compréhension de l'écologie des poissons côtiers à différentes échelles géographiques dans le sud-ouest de l'océan Indien.

Ratios isotopiques de l'azote

Les variations (spatiales, temporelles) des ratios isotopiques de la MOP sont susceptibles de se refléter dans les muscles des poissons côtiers qui dépendent du réseau trophique pélagique. En conséquence, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des muscles de poissons doivent résulter (1) des variations spatiales et (2) temporelles des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP ainsi que (3) des changements de niveau trophique des poissons. Dans le cas de la Baie de la Possession, il n'existe pas de variation spatiale dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP. Donc les $\delta^{15}\text{N}$ des poissons peuvent refléter les variations spatiales des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP ou les changements de niveau trophique des poissons. Nous avons montré au cours du Chapitre 3 (Partie I), que les poissons dans la baie possèdent une large gamme de $\delta^{15}\text{N}$ et nous avons interprété les corrélations significatives entre $\delta^{15}\text{N}$ et longueur standard comme un changement de niveau trophique des poissons en fonction du stade ontogénique. Comme les poissons n'ont pas été échantillonnés durant la même période que celle de l'étude des variations temporelles des ratios isotopiques de la MOP, il nous est impossible de savoir si une partie de la variation dans la MOP explique la variabilité dans les signatures des poissons. Ce point reste à éclaircir avec un échantillonnage approprié.

Le fait que les ratios isotopiques de l'azote ne varient pas significativement entre les différentes stations de la baie permet d'utiliser cet outil pour le calcul du niveau trophique sans se soucier de la façon dont les poissons utilisent l'habitat. Dans le cas de *S. crumenophthalmus* par exemple, qui n'est pas inféodé aux RA dans la baie, l'utilisation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP échantillonnée à proximité des RA doit permettre de calculer son niveau trophique sans qu'il n'y ait de biais (lié au fait que *S. crumenophthalmus* puisse aussi intégrer la signature de la MOP d'autres zones de la baie).

À plus grande échelle se pose la problématique de l'utilisation de l'habitat: les isotopes stables pourraient permettre d'identifier la migration des poissons ou leur sédentarisation, et donc la connectivité des habitats côtiers à méso (dans le cas de poissons côtiers pélagiques ou démersaux) et macroéchelle (dans le cas de la migration de grands pélagiques).

À mésoéchelle, les ratios isotopiques de l'azote semblent constituer un outil intéressant pour l'étude

des zones d'alimentation des poissons autour de l'île. Saint-Pierre est la station la plus enrichie et Sainte-Rose est la plus appauvrie, et la gamme de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de l'ensemble des stations indique des différences inter-station allant jusqu'à 3,3‰ (Fig. 6.2). Si les isotopes stables ne permettront pas de délimiter avec exactitude si les poissons se nourrissent dans telle ou telle station, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des muscles de poissons pourront nous indiquer par exemple dans le cas d'une espèce échantillonnée à proximité de Saint-Pierre si elle s'est alimentée uniquement sur la côte ouest ou si elle a effectué des migrations sur la côte est, à condition de connaître le niveau trophique auquel elle se nourrit.

À macroéchelle, les variations dans les muscles de poissons sont suffisamment importantes pour conclure que les données de $\delta^{15}\text{N}$ peuvent être utilisées pour étudier les zones d'alimentation des grands migrateurs au sein de l'océan Indien occidental. Nos données confirment donc les conclusions de Ménard et al. (2007). Cet enrichissement existe dans le canal du Mozambique et le long du plateau des Mascareignes, et la latitude n'explique pas la totalité des variations en $\delta^{15}\text{N}$, ce qui signifie qu'il existe une variabilité à l'échelle locale en plus de l'effet latitude et qui est probablement expliquée par des processus propres au milieu côtier (anthropisation, apports de matière organique terrestre...). L'utilisation des isotopes stables de l'azote devra donc être accompagnée d'un outil complémentaire comme le marquage des poissons afin au moins de délimiter si les déplacements des poissons étudiés sont limités au canal du Mozambique ou au plateau des Mascareignes. Si les poissons sont issus de zones suffisamment contrastées (grande différence latitudinale), les isotopes de l'azote doivent permettre d'identifier l'origine d'un individu. Couplée à la génétique, l'analyse des isotopes stables pourrait s'avérer intéressante pour étudier la connectivité et la dynamique des stocks d'espèces exploitées à l'échelle du sud-ouest de l'océan Indien.

Ratios isotopiques du carbone

La variabilité spatiale allant jusqu'à 2‰ en saison fraîche et 1‰ en saison chaude dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP dans la Baie de La Possession est suffisant pour travailler sur les phénomènes de compétition et donc de recouvrement/ségrégation de niches trophiques entre espèces (cf. Partie I – Chapitre 2). La différence de ratios isotopiques entre les stations est par contre trop faible pour estimer l'utilisation des différentes zones de la baie par les poissons, puisque plus la différence entre les sources est grande et proche de la valeur du TEF pour le $\delta^{13}\text{C}$ et plus le risque d'erreur est grand lors de l'utilisation d'un modèle de mélange (Caut et al. 2008).

L'utilisation des ratios isotopiques du carbone à l'échelle de l'île de La Réunion pour identifier les zones d'alimentation paraît limitée. En effet, bien que les stations de l'est de l'île soient enrichies en ^{13}C , ceci n'est pas observé chez les poissons qui pourtant ont été échantillonnés sur les stations dont

la MOP possède des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ différentes ($\delta^{13}\text{C}$ de la MOP à La Possession = $-22,3 \pm 0,3\text{‰}$, valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP à Saint-Benoît = $-19,9 \pm 1,5\text{‰}$).

Bien qu'un enrichissement faible mais positif en ^{13}C de la MOP soit observé entre le sud et le nord dans le sud-ouest de l'océan Indien (Jaquemet et al. *en préparation*), nos résultats indiquent que l'évolution des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ne se reflète pas dans les muscles des poissons côtiers. Ménard et al. (2007) observent toutefois une corrélation significative entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des muscles de poissons et de la MOP chez les grands pélagiques. Toutefois, leurs données indiquent que la différence entre le sud et le nord du canal du Mozambique n'est que de $0,6\text{‰}$. Ces variations sont trop faibles et l'importance de l'impact des processus locaux sur les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP et des poissons ne permet pas l'utilisation des ratios isotopiques du carbone pour étudier les zones d'alimentation des poissons dans le sud-ouest de l'océan Indien.

5 Perspectives

5.1 Améliorer les connaissances sur l'écologie trophique des poissons côtiers

Notre étude a permis d'identifier que *L. kasmira*, *P. hamrur* et *S. crumenophthalmus* dépendaient principalement de la voie pélagique dans la Baie de La Possession. Toutefois, la petite taille des proies consommées fait qu'elles sont généralement très digérées et le fait que les proies soient majoritairement des larves rend difficile l'identification à une échelle taxonomique pertinente. Les techniques moléculaires d'identification des espèces sont prometteuses pour identifier les proies consommées par les prédateurs (Jarman et al. 2004). L'intérêt de la méthode est qu'elle permet l'identification de proies dont la morphologie a été détruite par la digestion, comme c'est souvent le cas pour les proies au corps mou (Jarman et al. 2004). À partir des pièces retrouvées dans les contenus stomacaux des poissons côtiers puis pesées et/ou mesurées, l'idée serait d'identifier les espèces auxquelles elles appartiennent pour ensuite reconstruire les contributions de ces espèces au régime alimentaire. Cette méthode est donc complémentaire à l'identification traditionnelle basée sur des critères morphologiques (Smith et al. 2005). Un autre avantage est que l'identification (même si celle-ci n'est que qualitative) des espèces contenues dans les estomacs permettrait de mieux cibler l'échantillonnage des proies en milieu naturel afin de mesurer leurs ratios isotopiques. Ainsi, si les proies diffèrent effectivement dans leurs ratios isotopiques, leur contribution au régime alimentaire pourra être reconstruit à partir de modèles de mélanges isotopiques.

Un échantillonnage plus exhaustif est aussi nécessaire pour mieux comprendre le rôle des récifs artificiels sur le comportement alimentaire des espèces. Enfin un suivi à long terme du régime alimentaire

et des ratios isotopiques des espèces sur les mêmes stations d'échantillonnage permettrait d'identifier des changements dans la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques des écosystèmes côtiers des abords de La Réunion. Ces changements pourraient affecter la dynamique des ressources exploitées et ceci est une connaissance indispensable à avoir pour une gestion durable des stocks soumis à exploitation, en particulier dans le contexte du changement global.

5.2 Étude des enrichissements entre niveaux trophiques (*trophic enrichment factor*, TEF)

Les calculs de contribution des proies au régime alimentaire utilisant les modèles de mélanges nécessitent de connaître les ratios isotopiques des proies et du prédateur. De plus, l'utilisation d'un TEF approprié est essentiel pour obtenir avec la plus grande exactitude possible les contributions relatives des proies (Ben-David & Schell 2001, Caut et al. 2008). Généralement, une valeur moyenne issue de la littérature est utilisée (Caut et al. 2009). Or, le TEF peut varier selon différents paramètres (espèce étudiée, environnement), et les ratios isotopiques du carbone en particulier peuvent varier en fonction du régime alimentaire (et par extension en fonction de l'espèce) chez les poissons (Caut et al. 2009). La position isotopique des poissons côtiers dans le réseau trophique de la Baie de La Possession suggère une contribution forte des proies benthiques, ce qui est en contradiction avec les résultats des contenus stomacaux qui indiquent que les proies benthiques sont faiblement représentées dans le régime alimentaire des poissons. Cela signifie que (1) les poissons se nourrissent de proies qui dépendent directement ou indirectement des sources benthiques et qui manqueraient à notre échantillonnage ou (2) l'enrichissement en ^{13}C des espèces est plus important que celui généralement mentionné dans la littérature. Il serait donc intéressant d'étudier les TEF des muscles de poissons soumis à des régimes alimentaires contrôlés par exemple. La petite taille de ces espèces rend envisageable de telles expérimentations en bassin, et pourrait être une activité future du pôle régional mer qui a des bassins dans lesquels étaient maintenus des géniteurs d'espèces préalablement exploitées en aquaculture dans la baie de Saint-Paul.

5.3 Améliorer la connaissance des patrons de ratios isotopiques aux différentes échelles spatiales

Nous avons identifié des tendances clés dans les changements des ratios isotopiques à différentes échelles spatiales, notamment l'enrichissement marqué en ^{15}N dans le sud-ouest de l'île de La Réunion, ainsi que la conservation des tendances latitudinales dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des poissons côtiers. Il est à présent nécessaire dans un premier temps d'identifier avec exactitude la cause des enrichisse-

ments observés. Par exemple, dans le sud-ouest de l'île, la recherche de la présence d'éléments traces marqueurs de pollution (ex: Pb, Cu) ou de tout autre polluant d'origine anthropique dans la MOP pourrait confirmer l'impact des apports organiques terrigènes issus des activités humaines sur les ratios isotopiques de l'azote. Une autre méthode serait de mesurer directement les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP issue des sources potentielles d'enrichissement. Par ailleurs, les stations autour de l'île de La Réunion n'ont été échantillonnées qu'à un temps donné (novembre 2010). Or, nous avons vu dans la Baie de La Possession que les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ pouvaient varier de façon importante au cours du temps. Il serait donc intéressant d'analyser les variations mensuelles dans les ratios isotopiques de la MOP sur l'ensemble des stations autour de l'île au cours d'une année. À l'échelle du sud-ouest de l'océan Indien, l'effet de la saison sur les variations latitudinales dans les ratios isotopiques de l'azote devrait aussi être analysée, ainsi que celles liées à la profondeur d'échantillonnage en fonction du contexte océanographique. Une connaissance du régime alimentaire des espèces est aussi indispensable pour mieux comprendre les différences observées entre sites proches.

Bibliographie

Abdurahiman KP (2006) Studies on food and feeding of marine demersal finfishes with special reference to trophic interactions. Thèse de Doctorat, Université de Cochin, Inde.

Ahyong ST & Lowry JK (2001) Stomatopoda: Families. Version 1: 1 September 2001. <http://www.crustacea.net>

Allen GR (1985) FAO species catalogue. 6. Snappers of the world. An annotated and illustrated catalogue of lutjanid species known to date. *FAO Fisheries Synopsis* **6 (125)**, 208 pp.

Altabet MA (1988) Variations in nitrogen isotopic composition between sinking and suspended particles: implications for nitrogen cycling and particle transformation in the open oceans. *Deep-Sea Research* **35**: 535-554.

Altabet MA & Francois R (1994) Sedimentary nitrogen isotopic ratio as a recorder for surface ocean nitrate utilization. *Global Biogeochemical Cycles* **8**: 103-116.

Ambrose RF & Anderson TW (1990) Influence of an artificial reef on the surrounding infaunal community. *Marine Biology* **107**: 41-52.

Ambrose RF & Swarbrick SL (1989) Comparison of fish assemblages on artificial and natural reefs off the coast of southern California. *Bulletin of Marine Science* **44**: 718-733.

Andrews JE, Greenaway AM & Dennis PF (1998) Combined carbon isotope and C/N ratios as indicators of source and fate of organic matter in a poorly flushed, tropical estuary: Hunts Bay, Kingston Harbour, Jamaica. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **46**: 743-756.

Andrews KS & Anderson TW (2004) Habitat-dependent recruitment of two temperate reef fishes at multiple spatial scales. *Marine Ecology Progress Series* **277**: 231-244.

Arrington DA, Winemiller KO, Loftus WF & Akin S (2002) How often do fishes « run on empty »?. *Ecology* **83**: 2145-2151.

Bacha M & Amara R (2009) Spatial, temporal and ontogenetic variation in diet of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) on the Algerian coast (SW Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*

85: 257-264.

Baird ME, Timko PG, Middleton JH, Mullaney TJ, Cox DR & Suthers IM (2008) Biological properties across the Tasman Front off southeast Australia. *Deep-Sea Research I* **55**: 1438-1455.

Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA & MacLeod H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* **73**: 1007-1012.

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.

Ben-David M & Schel DMI (2001) Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a response. *Oecologia* **127**: 180-184.

Bentaleb I, Fontugne M, Descolas-Gros C, Girardin C, Mariotti A, Pierre C, Brunet C & Poisson A (1998) Carbon isotopic fractionation by plankton in the Southern Indian Ocean: relationship between $\delta^{13}\text{C}$ of particulate organic carbon and dissolved carbon dioxide. *Journal of Marine Systems* **17**: 39-58.

Berger WH & Parker FL (1970) Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science* **168**: 1345-1347.

Biais G & Taquet M (1992) La pêche locale aux abords de la Réunion. *Repères Océan* **2**, 78 pp.

Bigot L, Quod JP, Troadec R, Tessier E, Aichelmann C & Dutrieux E (1998) Etude du suivi du milieu marin de la Baie de la Possession et de la Pointe des Galets – volet 4. Synthèse / Diagnostic de l'état initial. Définition du suivi 1998-2000. Rapport technique, ARVAM/IARE pour la CCI-DDE/SPBA.

Bohnsack JA (1989) Are high densities of fishes at artificial reefs the result of habitat limitation or behavioral preference?. *Bulletin of Marine Science* **44**: 631-645.

Bohnsack JA (1991) Habitat structure and the design of artificial reefs. In: Bell S. S., McCoy E. D., Mushinsky H. R. (eds) *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*, Chapman and Hall Ltd., London, pp. 412-426.

Bohnsack JA & Sutherland DL (1985) Artificial reef research: a review with recommendations for future priorities. *Bulletin of Marine Science* **37**: 11-39.

Bohnsack JA, Harper DE, McClellan DB & Hulsbeck M (1994) Effects of reef size on colonization and assemblage structure of fishes at artificial reefs off southeastern Florida, USA. *Bulletin of Marine Science* **55**: 796-823.

Bolnick DI, Svanback R, Araujo MS & Persson L (2007) Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**: 10075-10079.

Bolnick DI, Svanback R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD & Forister ML (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*

161: 1-28.

Bolnick DI, Yang LH, Fordyce JA, Davis JM & Svanback R (2002) Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* **83**: 2936-2941.

Borne D, Tirelli V, Brandt SB, Umani SF & Arneri E (2009) Diet of *Engraulis encrasicolus* in the northern Adriatic Sea (Mediterranean): ontogenetic changes and feeding selectivity. *Marine Ecology Progress Series* **392**: 193-209.

Borton SA (1998) Resolving the attraction-production dilemma in artificial reef research: some yeas and nays. *Fisheries* **23**: 6-10.

Bouillon S, Chandra Mohan P, Sreenivas N & Dehairs F (2000) Sources of suspended organic matter and selective feeding by zooplankton in an estuarine mangrove ecosystem as traced by stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* **208**: 79-92.

Bouillon S, Koedam N, Raman AV & Dehairs F (2002) Primary producers sustaining macro-invertebrate communities in intertidal mangrove forests. *Oecologia* **130**: 441-448. Bourmaud CAF, Abouïdane A, Boissier P, Leclère L, Mirault E & Pennober G (2005) Coastal and marine biodiversity of La Réunion. *Indian Journal of Marine Sciences* **34**: 98-103.

Bowen SH, Lutz EV & Ahlgren MO (1995) Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. *Ecology* **76**: 899-907.

Brandes JA, Devol AH, Yoshinari T, Jayakumar DA & Naqvi SWA (1998) Isotopic composition of nitrate in the central Arabian Sea and eastern tropical North Pacific: a tracer for mixing and nitrogen cycles. *Limnology and Oceanography* **43**: 1680-1689.

Brett JR & Groves TDD (1979) Physiological energetics. In: Hoar WS, Randall DJ, Brett JR (eds) *Fish physiology Vol. VIII, Bioenergetics and growth*, Academic Press, New York, pp. 279-352.

Brickhill MJ, Lee SY & Connolly RM (2005) Fishes associated with artificial reefs: attributing changes to attraction or production using novel approaches. *Journal of Fish Biology* **67**: 53-71.

Brito EF, Moulton TP, de Souza ML & Bunn SE (2006) Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. *Austral Ecology* **31**: 623-633.

Burkhardt S, Riebesell U & Zondervan I (1999) Effects of growth rate, CO₂ concentration, and cell size on the stable carbon isotope fractionation in marine phytoplankton. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **63**: 3729-3741.

Cabana G & Rasmussen JB (1996) Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **93**: 10844-10847.

Carpenter EJ & Capone DG (2008) Nitrogen fixation in the marine environment. In: Capone

DG, Bronk DA, Mulholland MR, Carpenters EJ (eds) *Nitrogen in the marine environments, 2nd ed.*, Academic Press, New York, pp. 141-198.

Carpenter EJ, Harvey HR, Fry B & Capone DG (1997) Biogeochemical tracers of the marine cyanobacterium *Trichodesmium*. *Deep-Sea Research I* **44**: 27-38.

Case JE, Westneat MW & Marshall CD (2008) Feeding biomechanics of juvenile red snapper (*Lutjanus campechanus*) from the northwestern Gulf of Mexico. *The Journal of Experimental Biology* **211**: 3826-3835.

Caut S, Angulo E & Courchamp F (2008) Caution on isotopic model use for analyses of consumer diet. *Canadian Journal of Zoology* **86**: 438-445.

Caut S, Angulo E & Courchamp F (2009) Variation in discrimination factors ($\Delta\delta^{15}\text{N}$ and $\Delta\delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* **46**: 443-453.

Checkley DM & Entzeroth LC (1985) Elemental and isotopic fractionation of carbon and nitrogen by marine, planktonic copepods and implications to the marine nitrogen cycles. *Journal of Plankton Research* **7**: 553-568.

Checkley DM & Miller CA (1989) Nitrogen isotope fractionation by oceanic zooplankton. *Deep-Sea Research* **36**: 1449-1456.

Cherel Y & Hobson KA (2007) 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.

Chisholm BS, Nelson DE, Hobson KA, Schwarcs HP & Knyf M (1983) Carbon isotope measurement techniques for bone collagen: notes for the archaeologist. *Journal of Archaeological Science* **10**: 335-360.

Church MR, Ebersole JL, Rensmeyer KM, Couture RB, Barlows FT & Noakes DLG (2009) Mucus: a new tissue fraction for rapid determination of fish diet switching using stable isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**: 1-5.

Clementz MT & Koch PL (2001) Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecologia* **129**: 461-472.

Cline JD & Kaplan IR (1975) Isotopic fractionation of dissolved nitrate during denitrification in the eastern tropical north Pacific Ocean. *Marine Chemistry* **3**: 271-299.

Cocheret de la Morinière E, Pollux BJA, Nagelkerken I, Hemminga MA, Huiskes AHL & van der Velde G (2003) Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove-seagrass-reef continuum: stable isotopes and gut-content analysis. *Marine Ecology Progress Series* **246**: 279-289.

Cortès E (1997) A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach

contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 726-738.

CRPMEM (2007) *Etude de faisabilité et fabrication de prototypes de récifs artificiels*, 87 pp.

Dahlgren CP & Eggleston DB (2000) Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology* **81**: 2227-2240.

Dandonneau Y & Gohin F (1984) Meridional and seasonal variations of the sea surface chlorophyll concentration in the southwestern tropical Pacific (14 to 32°S, 160 to 175°E). *Deep-Sea Research* **31**: 1377-1393.

Danovaro R, Gambi C, Mazzola A & Mirto S (2002) Influence of artificial reefs on the surrounding infauna: analysis of meiofauna. *ICES Journal of Marine Science* **59**: 356-362.

Davis N, VanBlaricom GR & Dayton PK (1982) Man-made structures on marine sediments: effects on adjacent benthic communities. *Marine Biology* **70**: 295-303. DeFelice RC & Parrish JD (2003) Importance of benthic prey for fishes in coral reef-associated sediments. *Pacific Science* **57**: 359-384.

Dehairs F, Kopczynska E, Nielsen P, Lancelot C, Bakker DCE, Koeve TW & Goeyens L (1997) $\delta^{13}\text{C}$ of Southern Ocean suspended organic matter during spring and early summer: regional and temporal variability. *Deep-Sea Research II* **44**: 129-142.

DeMartini EE, Roberts DA & Anderson TW (1989) Contrasting patterns of fish density and abundance at an artificial rock reef and a cobble-bottom kelp forest. *Bulletin of Marine Science* **44**: 881-892.

DeNiro MJ & Epstein S (1977) Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* **197**: 261-263.

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.

Dittel AI, Epifanio CE & Fogel ML (2006) Trophic relationships of juvenile blue crabs (*Callinectes sapidus*) in estuarine habitats. *Hydrobiologia* **568**: 379-390.

Doherty PJ, Dufour V, Galzin R, Hixon MA, Meekan MG & Planes S (2004) High mortality during settlement is a population bottleneck for a tropical surgeonfish. *Ecology* **85**: 2422-2428.

Dore JE, Brum JR, Tupas LM & Karl DM (2002) Seasonal and interannual variability in sources of nitrogen supporting export in the oligotrophic subtropical north Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography* **47**: 1595-1607.

Dufour V (1992) Colonisation des récifs coralliens par les larves de poissons. Thèse de Doctorat,

Université Pierre et Marie Curie, Université de Perpignan, France.

Dugdale RC & Wilkerson FP (1992) Nutrient limitation of new production in the sea. In: Falkowski PG Woodhead AD (eds) *Primary productivity and biogeochemical cycles in the seas*, Plenum, New-York, pp. 107-122.

Durville P (2002) Colonisation ichtyologique des platiers de La Réunion et biologie des post-larves de poissons coralliens. Thèse de Doctorat, Université de La Réunion, Université de Perpignan, France.

Dwernychuk LW & Boag DA (1972) Ducks nesting in association with gulls – an ecological trap? *Canadian Journal of Zoology* **50**: 559-563.

Elsdon TS, Ayvazian S, McMahon KW & Thorrold SR (2010) Experimental evaluation of stable isotope fractionation in fish muscle and otoliths. *Marine Ecology Progress Series* **408**: 195-205.

Farquhar GD, O'Leary MH & Berry JA (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* **9**: 121-137.

Ferraton F, Harmelin-Vivien M, Mellon-Duval C & Souplet A (2007) Spatio-temporal variation in diet may affect condition and abundance of juvenile European hake in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* **337**: 197-208.

Fogel ML, Cifuentes LA, Velinsky DJ & Sharp JH (1992) Relationship of carbon availability in estuarine phytoplankton to isotopic composition. *Marine Ecology Progress Series* **82**: 291-300.

Fontugne MR & Duplessy J (1981) Organic carbon isotopic fractionation by marine plankton in the temperature range -1 to 31°C. *Oceanologica Acta* **4**: 85-90.

France R (1998) Estimating the assimilation of mangrove detritus by fiddler crabs in Laguna Joyuda, Puerto Rico, using dual stable isotopes. *Journal of Tropical Ecology* **14**: 413-425.

France RL (1995) Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series* **124**: 307-312.

Francois R, Altabet MA & Goericke R (1993) Changes in the $\delta^{13}\text{C}$ of surface water particulate organic matter across the subtropical convergence in the SW Indian Ocean. *Global Biogeochemical Cycles* **7**: 627-644.

Frédérich B & Vandewalle P (2011) Bipartite life cycle of coral reef fishes promotes increasing shape disparity of the head skeleton during ontogeny: an example from damselfishes (Pomacentridae). *BMC Evolutionary Biology* **11**: 82.

Frédérich B, Fabri G, Lepoint G, Vandewalle P & Parmentier E (2009) Trophic niches of thirteen damselfishes (Pomacentridae) at the Grand Récif of Toliara, Madagascar. *Ichthyological Research* **56**: 10-17.

- Frederick JL (1997) Post-settlement movement of coral reef fishes and bias in survival estimates. *Marine Ecology Progress Series* **150**: 65-74.
- Friedlander A, Parrish J & DeFelice R (2002) Ecology of the introduced snapper *Lutjanus kasmira* (Forsskal) in the reef fish assemblage of a Hawaiian bay. *Journal of Fish Biology* **60**: 28-48.
- Fry B (2002) Conservative mixing of stable isotopes across estuarine salinity gradients: a conceptual framework for monitoring watershed influences on downstream fisheries production. *Estuaries* **25**: 264-271.
- Fry B & Arnold C (1982) Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ Turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia* **54**: 200-204.
- Fry B & Sherr EB (1984) $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contribution in Marine Science* **27**: 13-47.
- Fry B & Wainright SC (1991) Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs. *Marine Ecology Progress Series* **76**: 149-157.
- Gabrié C & Montaggioni L (1985) Sediments from fringing reefs of Reunion Island, Indian Ocean. *Sedimentary Geology* **31**: 281-301.
- Gallienne CP, Conway DVP, Robinson J, Naya N, William JS, Lynch T & Meunier S (2012) Epipelagic mesozooplankton distribution and abundance over the Mascarene Plateau and Basin, southwestern Indian Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **84**: 1-8.
- Gannes LZ, del Rio CM & Koch P (1998) Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology* **119A**: 725-737.
- Gates JE & Gysel LW (1978) Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* **59**: 871-883.
- Gérard A, Thouard E, Véron G, Denis J & Thébaud O (2008) Les récifs artificiels: état des connaissances et recommandations Rapport technique, IFREMER.
- Gerking SD (1994) *Feeding ecology of fish*, Academic Press, USA, 416 pp.
- Giraudoux P (2012) pgirmess: Data analysis in ecology. R package version 1.5.6. <http://cran.r-project.org/web/packages/pgirmess/index.html>
- Goericke R & Fry B (1994) Variations of marine plankton $\delta^{13}\text{C}$ with latitude, temperature, and dissolved CO_2 in the world ocean. *Global Biogeochemical Cycles* **8**: 85-90.
- Goericke R, Montoya JP & Fry B (1994) Physiology of isotope fractionation in algae and cyanobacteria. In: Lajtha K, Michener B (eds) *Stable isotopes in ecology and environmental science*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 187-221.

Graham BS, Grubbs D, Holland K & Popp BN (2007) A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Marine Biology* **150**: 647-658.

Graham BS, Koch PL, Newsome SD, McMahon KW & Aurioles D (2010) Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. In: West JB, Bowen GJ, Dawson TE, Tu KP (eds) *Isoscapes: understanding movement, patterns, and processes on Earth through isotope mapping*, Springer Science + Business Media BV 2010, pp. 299-318.

Griffiths H (1991) Applications of stable isotope technology in physiological ecology. *Functional Ecology* **5**: 254-269.

Grimes CB (1979) Diet and feeding ecology of the vermilion snapper, *Rhomboplites aurorubens* (Cuvier) from North Carolina and South Carolina waters. *Bulletin of Marine Science* **29**: 53-61.

Gruber N & Sarmiento JL (1997) Global patterns of marine nitrogen fixation and denitrification. *Global Biogeochemical Cycles* **11**: 235-266.

Guelinckx J, Maes J, Van Den Driessche P, Geysen B, Dehairs FA & Ollevier FP (2007) Changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in different tissues of juvenile sand goby *Pomatoschistus minutus*: a laboratory diet-switch experiments. *Marine Ecology Progress Series* **341**: 205-215.

Hamrin SF & Persson L (1986) Asymmetrical competition between age classes as a factor causing population oscillations in an obligate planktivorous fish. *Oikos* **47**: 223-232.

Harrison WG, Harris LR & Irwin BD (1996) The kinetics of nitrogen utilization in the oceanic mixed layer: nitrate and ammonium interactions at nanomolar concentrations. *Limnology and Oceanography* **41**: 16-32.

Harvey HR, Tuttle JH & Bell JT (1995) Kinetics of phytoplankton decay during simulated sedimentation: changes in biochemical composition and microbial activity under oxic and anoxic conditions. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **59**: 3367-3377.

Heaton THE (1986) Isotopic studies of nitrogen pollution in the hydrosphere and atmosphere: a review. *Chemical Geology* **59**: 87-102.

Hecky RE & Hesslein RH (1995) Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *Journal of the North American Benthological Society* **14**: 631-653.

Helfman GS, Colette BB & Facey DE (1997) *The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology*, Blackwell Science, Oxford, 736 pp.

Hemminga MA, Slim FJ, Kazungu J, Ganssen GM, Nieuwenhuize J & Kruyt NM (1994) Carbon outwelling from a mangrove forest with adjacent seagrass beds and coral reefs (Gazi Bay, Kenya). *Marine Ecology Progress Series* **106**: 291-301.

Hesslein RH, Hallard KA & Ramlal P (1993) Replacement of sulfur, carbon and nitrogen in tissue

of growing Broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 2071-2076.

Hiatt RW & Strasburg DW (1960) Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecological Monographs* **30**: 65-127.

Hill JM, McQuaid CD & Kaehler S (2006) Biogeographic and nearshore–offshore trends in isotope ratios of intertidal mussels and their food sources around the coast of southern Africa. *Marine Ecology Progress Series* **318**: 63-73.

Hixon MA (1991) Predation as a process structuring coral reef fish communities. In: Sale PF (ed) *The ecology of fishes on coral reefs*, Academic Press, San Diego, pp. 475-508.

Hobson KA (1999) Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* **120**: 314-326.

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 KA & Welch HE (1992) Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series* **84**: 9-18.

Hobson KA, Piatt JF & Pitocchelli J (1994) Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *Journal of Animal Ecology* **63**: 786-798.

Hopkinson CS (1985) Shallow-water benthic and pelagic metabolism: evidence of heterotrophy in the nearshore Georgia Bight. *Marine Biology* **87**: 19-32.

Horn HS (1966) Measurement of overlap in comparative ecological studies. *American Naturalist* **100**: 419-423.

Hyndes GA, Platell ME & Potter IC (1997) Relationships between diet and body size, mouth morphology, habitat and movements of six sillaginid species in coastal waters: implications for resource partitioning. *Marine Biology* **128**: 585-598.

Jackson AL, Inger R, Parnell AC & Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* **80**: 595-602.

Jackson MC, Donohue I, Jackson AL, Britton JR, Harper DM & Grey J (2012) Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology. *PLoS ONE* **7**: e31757.

Jaeger A (2009) Etude isotopique des variations saisonnières et à long terme de l'écologie alimentaire des oiseaux marins de l'océan Austral. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie, France.

Jaquemet S, Cherel Y, Ménard F, Kaehler S, Pakhomov E, Ramos J, Potier M & Le Corre M (*en préparation*) From Antarctica to Equator isotopic gradients reflect in marine predators.

Jaquemet S, Potier M & Ménard F (2011) Do drifting and anchored Fish Aggregating Devices (FADs) similarly influence tuna feeding habits? A case study from the western Indian Ocean. *Fisheries Research* **107**: 283-290.

Jarman SN, Deagle BE & Gales NJ (2004) Group-specific polymerase chain reaction for DNA-based analysis of species diversity and identity in dietary samples. *Molecular Ecology* **13**: 1313-1322.

Jenkins GP, Milward NE & Hartwick RF (1984) Food of larvae of Spanish mackerels, genus *Scomberomorus* (Teleostei: Scombridae), in shelf waters of the Great Barrier Reefs. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **35**: 477-482.

Jennings S & Warr KJ (2003) Environmental correlates of large-scale spatial variation in the $\delta^{15}\text{N}$ of marine animals. *Marine Biology* **142**: 1131-1140.

Jones GP (1987) Competitive interactions among adults and juveniles in a coral reef fish. *Ecology* **68**: 1534-1547.

Josselyn MN & Mathieson AC (1980) Seasonal influx and decomposition of autochthonous macrophyte litter in a north temperate estuary. *Hydrobiologia* **71**: 197-208.

Kaehler S, Pakhomov EA & McQuaid CD (2000) Trophic structure of the marine food web at the Prince Edward Islands (Southern Ocean). *Marine Ecology Progress Series* **208**: 13-20.

Kawamoto PY (1973) Management investigation of the akule or bigeye scad, *Trachuroops crumenophthalmus* (Bloch) Technical report, Hawaii Department of Fish and Game Project Report H-4-r.

Kendall C, Silva SR & Kelly VJ (2001) Carbon and nitrogen isotopic compositions of particulate organic matter in four large river systems across the United States. *Hydrological Process* **15**: 1301-1346.

Kizhakudan SJ & Zala MS (2006) Dynamics of *Priacanthus hamrur* (Forsskal) exploited off Saurashtra coast. *Indian Journal of Fisheries* **53**: 409-416.

Kline TC (1999) Temporal and spatial variability of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ in pelagic biota of Prince William Sound, Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**: 94-117.

Kohler SA, Connan M, Hill JM, Mablouké C, Bonnevie B, Ludynia K, Kemper J, Huisamen J, Underhill LG, Cherel Y, McQuaid CD & Jaquemet S (2011) Geographical variations in the trophic ecology of an avian rocky shore predator, the African black oystercatcher, along the southern African coastline. *Marine Ecology Progress Series* **435**: 235-249.

Kolasinski J, Frouin P, Sallon A, Rogers K, Bruggemann HJ & Potier M (2009) Feeding ecology and ontogenetic dietary shift of yellowstripe goatfish *Mulloidichthys flavolineatus* (Mullidae) at Reunion Island, SW Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **386**: 181-195.

Kolasinski J, Kaehler S & Jaquemet S (2012) Distribution and sources of particulate organic matter in a mesoscale eddy dipole in the Mozambique Channel (south-western Indian Ocean): insight from C and N stable isotopes. *Journal of Marine Systems* **96-97**: 122-131.

Krogdahl A, Hemre GI & Mommsen TP (2005) Carbohydrates in fish nutrition: digestion and absorption in postlarval stages. *Aquaculture Nutrition* **11**: 103-122.

Labropoulou M, Machias A, Tsimenides N & Eleftheriou A (1997) Feeding habits and ontogenetic diet shift of the striped red mullet, *Mullus surmuletus* Linnaeus, 1758. *Fisheries Research* **31**: 257-267.

Lamb K & Swart PK (2008) The carbon and nitrogen isotopic values of particulate organic material from the Florida Keys: a temporal and spatial study. *Coral Reefs* **27**: 351-362.

Laws EA, Bidigare RR & Popp BN (1997) Effect of growth rate and CO₂ concentration on carbon isotopic fractionation by the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Limnology and Oceanography* **42**: 1552-1560.

Laws EA, Popp BN, Bidigare RR, Kennicutt MC & Macko SA (1995) Dependence of phytoplankton carbon isotopic composition on growth rate and [CO₂]_{aq}: Theoretical considerations and experimental results. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **59**: 131-138.

Layman CA, Arrington SA, Montana CG & Post DM (2007) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology* **88**: 42-48.

Le Blanc J (2002) The Indian Ocean Climatology & Oceanography (IOCO) Gateway. <http://indianocean.free.fr>

Le Corre M, Cherel Y, Lagarde F, Lormee H & Jouventin P (2003) Seasonal and inter-annual variation in the feeding ecology of a tropical oceanic seabird, the red-tailed tropicbird *Phaethon rubricauda*. *Marine Ecology Progress Series* **255**: 289-301.

Lehmann MF, Bernasconi SM, Barbieri A & McKenzie JA (2002) Preservation of organic matter and alteration of its carbon and nitrogen isotope composition during simulated and in situ early sedimentary diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **66**: 3573-3584.

Letourneur Y (1992) Dynamique des peuplements ichtyologiques des platiers récifaux de l'île de La Réunion. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille II, France.

Letourneur Y, Chabanet P, Vigliola L & Harmelin-Vivien M (1998) Mass settlement and post-settlement mortality of *Epinephelus merra* (Pisces: Serranidae) on Réunion coral reefs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **78**: 307-319.

Liu K & Kaplan IR (1989) The eastern tropical Pacific as a source of ¹⁵N-enriched nitrate in seawater off southern California. *Limnology and Oceanography* **34**: 820-830.

Liu K, Su M, Hsueh C & Gong G (1996) The nitrogen isotopic composition of nitrate in the Kuroshio Water northeast of Taiwan: evidence for nitrogen fixation as a source of isotopically light

nitrate. *Marine Chemistry* **54**: 273-292.

Livingston RJ (1988) Inadequacy of species-level designations for ecological studies of coastal migratory fishes. *Environmental Biology of Fishes* **22**: 225-234.

Livingstone RJ (1982) Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Marine Ecology Progress Series* **7**: 1-12.

Longhurst AR (1995) Seasonal cycles of pelagic production and consumption. *Progress in Oceanography* **36**: 77-167.

Longhurst AR (1998) *Ecological geography of the sea*, Academic Press, New York, 398 pp.

Lorrain A, Paulet Y, Chauvaud L, Savoye N, Donval A & Saout C (2002) Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **275**: 47-61.

Lourey MJ, Trull TW & Tilbrook B (2004) Sensitivity of $\delta^{13}\text{C}$ of Southern Ocean suspended and sinking organic matter to temperature, nutrient utilization, and atmospheric CO_2 . *Deep-Sea Research I* **51**: 281-305.

Lucena FM, Teodoro V, Ellis JR & O'Brien CM (2000) Seasonal variation in the diets of bluefish, *Pomatomus saltatrix* (Pomatomidae) and striped weakfish, *Cynoscion guatucupa* (Sciaenidae) in southern Brazil: implications of food partitioning. *Environmental Biology of Fishes* **57**: 423-434.

Luo J, Serafy JE, Sponaugle S, Teare PB & Kieckbusch D (2009) Movement of gray snapper *Lutjanus griseus* among subtropical seagrass, mangrove, and coral reef habitats. *Marine Ecology Progress Series* **380**: 255-269.

Luo Y-W, Doney SC, Anderson LA, Benavides M, Berman-Frank I, Bode A, Bonnet S, Bostrom KH, Bottjer D, Capone DG, Carpenter EJ, Chen YL, Church MJ, Dore JE, Falcon LI, Fernandez A, Foster RA, Furuya K, Gomez F, Gundersen K, Hynes AM, Karl DM, Kitajima S, Langlois RJ, LaRoche J, Letelier RM, Maranon E, McGillicuddy Jr. DJ, Moisander PH, Moore CM, Mourino-Carballido B, Mulholland MR, Needoba JA, Orcutt KM, Poulton AJ, Rahav E, Raimbault P, Rees AP, Riemann L, Shiozaki T, Subramaniam A, Tyrrell T, Turk-Kubo KA, Varela M, Villareal TA, Webb EA, White AE, Wu J & Zehr JP (2012) Database of diazotrophs in global ocean: abundance, biomass and nitrogen fixation rates. *Earth System Science Data* **4**: 47-73.

Lutjeharms JRE (1988) Remote sensing corroboration of retroreflection of the East Madagascar Current. *Deep-Sea Research* **35**: 2045-2050.

Lutjeharms JRE & Machu E (2000) An upwelling cell inshore of the East Madagascar Current. *Deep-Sea Research I* **47**: 2405-2411.

Mablouké C, Kolasinski J, Potier M, Cuvillier A, Potin G, Bigot L, Frouin P & Jaquemet S (*sous*

presse) Feeding habits and food partitioning between three commercial fish associated to artificial reefs in a tropical coastal environment. *African Journal of Marine Science*.

Machiwa JF (2000) $\delta^{13}\text{C}$ signatures of flora, macrofauna and sediment of a mangrove forest partly affected by sewage wastes. *Tanzania Journal of Science* **26**: 15-27.

Macko SA & Estep MLF (1984) Microbial alteration of stable nitrogen and carbon isotopic compositions of organic matter. *Organic Geochemistry* **6**: 787-790.

Macko SA & Ostrom NE (1994) Pollution studies using stable isotopes. In: Lajtha K, Michener R (eds) *Stable isotopes in ecology and environmental science*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 45-62.

Macko SA, Entzeroth L & Parker PL (1984) Regional differences in nitrogen and carbon isotopes on the continental shelf of the Gulf of Mexico. *Naturwissenschaften* **71**: 374-375. Macko SA, Fogel-Estep ML, Engel MH & Hare PE (1986) Kinetic fractionation of nitrogen isotopes during amino acid transamination. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **50**: 2143-2146.

MacNeil MA, Drouillard KG & Fisk AT (2006) Variable uptake and elimination of stable nitrogen isotopes between tissues in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**: 345-353.

Mahaffey C, Michaels AF & Capone DG (2005) The conundrum of marine N_2 fixation. *American Journal of Science* **305**: 546-595.

Marguillier S, van der Velde G, Dehairs F., Hemminga MA & Rajagopal S (1997) Trophic relationships in an interlinked mangrove-seagrass ecosystem as traced by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Marine Ecology Progress Series* **151**: 115-121.

Martinez-Andrade F (2003) A comparison of life histories and ecological aspects among snappers (Pisces: Lutjanidae). Thèse de Doctorat, Louisiana State University, USA.

Mavuti KM, Nyunja JA & Wakwabi EO (2004) Trophic ecology of some common juvenile fish species in Mtwapa Creek, Kenya. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* **3**: 179-187.

McClanahan TR (1988) Seasonality in East Africa's coastal waters. *Marine Ecology Progress Series* **44**: 191-199.

McCormick MI (1998) Ontogeny of diet shifts by a microcarnivorous fish, *Cheilodactylus spectabilis*: relationship between feeding mechanics, microhabitat selection and growth. *Marine Biology* **132**: 9-20.

McCutchan JH, Lewis WM, Kendall C & McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* **102**: 378-390.

McGillicuddy DJ, Robinson AR, Siegel DA, Jannasch HW, Johnson R, Dickey TD, McNeil J, Michaels AF & Knap AH (1998) Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. *Nature* **394**: 263-266.

McHugh P, Budy P, Thiede G & VanDyke E (2008) Trophic relationships of nonnative brown trout, *Salmo trutta*, and native Bonneville cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii utah*, in a northern Utah, USA rivers. *Environmental Biology of Fishes* **81**: 63-75.

McIntyre JK, Beauchamp DA, Mazur MM & Overman NC (2006) Ontogenetic trophic interactions and benthopelagic coupling in Lake Washington: evidence from stable isotopes and diet analysis. *Transactions of the American Fisheries Society* **135**: 1312-1328.

Ménard F, Labrune C, Shin Y & Bard AAF (2006) Opportunistic predation in tuna: a size-based approach. *Marine Ecology Progress Series* **323**: 223-231.

Ménard F, Lorrain A, Potier M & Marsac F (2007) Isotopic evidence of distinct feeding ecologies and movement patterns in two migratory predators (yellowfin tuna and swordfish) of the western Indian Ocean. *Marine Biology* **153**: 141-152.

Michener RH & Kaufman L (2007) Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. In: Michener R, Lajtha K (eds) *Stable isotopes in ecology and environmental science, 2nd ed.*, Blackwell Publishing, Malden, MA, pp. 238-282.

Michener RH & Schell DM (1994) Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In: Lajtha K, Michener R (eds) *Stable isotopes in ecology and environmental science*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 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 et Cosmochimica Acta* **48**: 1135-1140.

Miyake Y & Wada E (1967) The abundance ratio of $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ in marine environments. *Records of Oceanographic Work in Japan* **9**: 32-53.

Miyama T, McCreary JP, Jensen TG, Loschnigg J, Godfrey S & Ishida A (2003) Structure and dynamics of the Indian-Ocean cross-equatorial cell. *Deep-Sea Research II* **50**: 2023-2047.

Montoya JP (1990) Natural abundance of ^{15}N in marine and estuarine plankton: studies of biological isotopic fractionation and plankton processes. Thèse de Doctorat, Harvard University, USA.

Montoya JP (2007) Natural abundance of ^{15}N in marine planktonic ecosystems. In: Michener R, Lajtha K (eds) *Stable isotopes in ecology and environmental science, 2nd ed.*, Blackwell Publishing, Malden, MA, pp. 176-201.

Montoya JP, Carpenter EJ & Capone DG (2002) Nitrogen fixation and nitrogen isotope abundances in zooplankton of the oligotrophic North Atlantic. *Limnology and Oceanography* **47**: 1617-1628.

Mook WG & Tan FC (1991) Stable carbon isotopes in rivers and estuaries. In: Degens ET, Kempe S, Richey JE (eds) *Biogeochemistry of major world rivers*, Scope, John Wiley & Sons Ltd, London, pp. 245-264.

Morato T, Santos RS & Andrade JP (2000) Feeding habits, seasonal and ontogenetic diet shift of blacktail comber, *Serranus atricauda* (Pisces: Serranidae), from the Azores, north-eastern Atlantic. *Fisheries Research* **49**: 51-59.

Muzuka ANN & Shunula JP (2006) Stable isotope compositions of organic carbon and nitrogen of two mangrove stands along the Tanzanian coastal zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **66**: 447-458.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB & Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853-858.

Nagelkerken I & van der Velde G (2004) Relative importance of interlinked mangroves and seagrass beds as feeding habitats for juvenile reef fish on a Caribbean island. *Marine Ecology Progress Series* **274**: 153-159.

Nagelkerken I, Dorenbosch M, Verberk W, de la Moriniere EC & van der Velde G (2000) Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Marine Ecology Progress Series* **194**: 55-64.

Nakamura Y, Hirota K, Shibuno T & Watanabe Y (2012) Variability in nursery function of tropical seagrass beds during fish ontogeny: timing of ontogenetic habitat shift. *Marine Biology* **159**: 1305-1315.

Nakamura Y, Horinouchi M, Shibuno T, Tanaka Y, Miyajima T, Koike I, Kurokura H & Sano M (2008) Evidence of ontogenetic migration from mangroves to coral reefs by black-tail snapper *Lutjanus fulvus*: stable isotope approach. *Marine Ecology Progress Series* **355**: 257-266.

Oda DK & Parrish JD (1981) Ecology of commercial snappers and groupers introduced to Hawaiian reefs. In: Gomez ED, Birkeland CE, Buddemeier RW, Johannes RE, Marsh JA, Tsuda RT (eds) *The reef and man*, Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium Vol. 1, Quezon City, Philippines: Marine Sciences Center, University of the Philippines, pp. 59-67.

Oehler J (2005) Les déstabilisations de flanc des volcans de l'île de La Réunion (Océan Indien): mise en évidence, implications et origines. Thèse de Doctorat, Université Blaise Pascal, France.

Owens NJP (1987) Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Advances in Marine Biology* **24**: 389-451.

Owens NJP, Woodward EMS, Aiken J, Bellan IE & Rees AP (1990) Primary production and nitrogen assimilation in the North Sea during July 1997. *Netherlands Journal of Sea Research* **25**: 143-154.

Paerl HW & Fogel ML (1994) Isotopic characterization of atmospheric nitrogen inputs as sources of enhanced primary production in coastal Atlantic Ocean waters. *Marine Biology* **119**: 635-645.

Palastanga V, van Leeuwen PJ, Schouten MW & de Ruijter WPM (2006) Flow structure and

variability in the subtropical Indian Ocean: instability of the South Indian Ocean Countercurrent. *Journal of Geophysical Research* **112**: C01001.

Papiol V, Cartes JE, Fanelli E & Rumolo P (2013) Food web structure and seasonality of slope megafauna in the NW Mediterranean elucidated by stable isotopes: relationship with available food sources. *Journal of Sea Research* **77**: 53-69.

Parnell A & Jackson A (2011) SIAR: Stable isotope analysis in R. R package version 4.1.3

Persson A & Hansson L-A (1999) Diet shift in fish following competitive release. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**: 70-78.

Philip KP (1998) Food and feeding habits of *Priacanthus hamrur* (Forsskal) from the upper east coast. *Bulletin of Fisheries Survey of India* **26**: 12-25.

Phillips DL & Eldridge PM (2006) Estimating the timing of diet shifts using stable isotopes. *Oecologia* **147**: 195-203.

Phillips DL & Gregg JW (2001) Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* **127**: 171-179.

Pianka ER (1988) *Evolutionary ecology*, Harper and Row, New York, 468 pp.

Pickering H & Whitmarsh D (1997) Artificial reefs and fisheries exploitation: a review of the « attraction versus production » debate, the influence of design and its significance for policy. *Fisheries Research* **31**: 39-59.

Pinault M (2010) Rapport annuel 2009 de suivi scientifique des récifs artificiels de La Possession, Le Port et St-Leu. Suivi de la faune ichtyologique et de l'intégrité structurelle des récifs artificiels Rapport technique, PARETO/ARVAM.

Pinault M & Nicet J (2008) Suivi scientifique des récifs artificiels de la Baie de La Possession. Rapport final. Bilan de 5 ans de suivi scientifique Rapport technique, PARETO/ARVAM.

Pinnegar JK & Polunin NVC (1999) Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology* **13**: 225-231.

Piton B & Taquet M (1992) Océanographie physique des parages de l'île de la Réunion (Océan Indien). Document Scientifique ORSTOM La Réunion.

Polovina JJ (1994) Function of artificial reefs. *Bulletin of Marine Science* **55**: 1349. Popp BN, Laws EA, Bidigare RR, Dore JE, Hanson KL & Wakeham SG (1998) Effect of phytoplankton cell geometry on carbon isotopic fractionation. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **62**: 69-77.

Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* **83**: 703-718. Post DM, Layman CA, Arrington DA, Takimoto G, Quattrochi J & Montana CG (2007) Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing

with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* **152**: 179-189.

Pothin K, Tessier E, Turquet J, Jacquet C, Chabanet P & Quod J (2001) Suivi de la colonisation de récifs artificiels en 2001 en baie de Saint-Paul. Rapport technique, ARVAM.

Potin G (2009) Distribution spatiale de poissons grégaires dans un réseau de structures artificielles: le cas de la baie de Saint-Paul à l'île de la Réunion. Thèse de Doctorat, Université de la Réunion, France.

Poulton AJ, Stinchcombe MC & Quartly GD (2009) High numbers of *Trichodesmium* and diazotrophic diatoms in the southwest Indian Ocean. *Geophysical Research Letters* **36**: L15610.

Premalatha P (1997) On the fishery and biology of *Priacanthus hamrur* Forsskal along the southwest coast of India. *Indian Journal of Fisheries* **44**: 265-270.

Pyke GH, Pulliam HR & Charnov EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology* **52**: 137-154.

Quartly GD & Srokosz MA (2004) Eddies in the southern Mozambique Channel. *Deep-Sea Research II* **51**: 69-83.

Quevedo M, Svanback R & Eklov P (2009) Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology* **90**: 2263-2274.

Raj RP, Peter BN & Pushpadas D (2010) Oceanic and atmospheric influences on the variability of phytoplankton bloom in the Southwestern Indian Ocean. *Journal of Marine Systems* **82**: 217-229.

Randall JE & Brock VE (1960) Observations on the ecology of Epinepheline and Lutjanid fishes of the Society Islands, with emphasis on food habits. *Transactions of the American Fisheries Society* **89**: 9-16.

Rangarajan K (1970) Food and feeding habits of the snapper, *Lutjanus kasmira* (Forsk.) from the Andaman Sea. *Indian Journal of Fisheries* **17**: 43-52.

Rangarajan K (1971) Maturity and spawning of the snapper, *Lutjanus kasmira* (Forsk.) from the Andaman Sea. *Indian Journal of Fisheries* **18**: 114-125.

Rao RG, Woitchik AF, Goeyens L, van Riet A, Kazungu J & Dehairs F (1994) Carbon, nitrogen contents and stable carbon isotope abundance in mangrove leaves from an east African coastal lagoon (Kenya). *Aquatic Botany* **47**: 175-183.

Rau GH, Ainley DG, Bengtson JL, Torres JJ & Hopkins TL (1992) $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in Weddell Sea birds, seals, and fish: implications for diet and trophic structure. *Marine Ecology Progress Series* **84**: 1-8.

Rau GH, Chavez FP & Friederich GE (2001) Plankton $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ variations in Monterey Bay, California: evidence of non-diffusive inorganic carbon uptake by phytoplankton in an upwelling environment.

Deep-Sea Research I **48**: 79-94.

Rau GH, Low C, Pennington JT, Buck KR & Chavez FP (1998) Suspended particulate nitrogen $\delta^{15}\text{N}$ versus nitrate utilization: observations in Monterey Bay, CA. *Deep-Sea Research II* **45**: 1603-1616.

Rau GH, Sullivan CW & Gordon LI (1991) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ variations in Weddell Sea particulate organic matter. *Marine Chemistry* **35**: 355-369.

Rau GH, Takahashi T & Marais DJD (1989) Latitudinal variations in plankton $\delta^{13}\text{C}$: Implications for CO_2 and productivity in past oceans. *Nature* **341**: 516-518.

Relini G, Zamboni N, Tixi F & Torchia G (1994) Patterns of sessile macrobenthos community development on an artificial reef in the Gulf of Genoa (Northwestern Mediterranean). *Bulletin of Marine Science* **55**: 745-771.

Reshetnikov YS, Claro R & Silva A (1972) The pattern of feeding and the rate of digestion in some tropical predatory fish. *Journal of Ichthyology* **12**: 818-824.

Revell AT, Young JW & Lansdell M (2009) Stable isotopic evidence for trophic groupings and bio-regionalization of predators and their prey in oceanic waters off eastern Australia. *Marine Biology* **156**: 1241-1253.

Ridderinkhof H & de Ruijter WPM (2003) Moored current observations in the Mozambique Channel. *Deep-Sea Research II* **50**: 1933-1955.

Riera P & Richard P (1996) Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **42**: 347-360.

Robertson BA & Hutto RL (2006) A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology* **87**: 1075-1085.

Robinson JS & Mead JF (1973) Lipid absorption and deposition in Rainbow Trout (*Salmo gairdnerii*). *Canadian Journal of Biochemistry* **51**: 1051-1058.

Rodelli MR, Gearing JN, Gearing PJ, Marshall N & Sasekumar A (1984) Stable isotope ratio as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems. *Oecologia* **61**: 326-333.

Roger C & Grandperrin R (1976) Pelagic food webs in the tropical Pacific. *Limnology and Oceanography* **21**: 731-735.

Rooker JR (1995) Feeding ecology of the schoolmaster snapper, *Lutjanus apodus* (Walbaum), from southwestern Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science* **56**: 881-894.

Roos D, Roux O & Conand F (2007) Notes on the biology of the bigeye scad, *Selar crumenophthalmus* (Carangidae) around Reunion Island, southwest Indian Ocean. *Scientia Marina* **71**: 137-144.

Rossi F, Herman PMJ & Middelburg JJ (2004) Interspecific and intraspecific variation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in deposit and suspension-feeding bivalves (*Macoma balthica* and *Cerastoderma edule*): evidence of ontogenetic changes in feeding mode of *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography* **49**: 408-414.

Roughgarden J (1972) Evolution of niche width. *American Naturalist* **106**: 683-718.

Roughgarden J (1979) *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*, Macmillan, New York, 612 pp.

Roux O & Conand F (2000) Feeding habits of the bigeye scad, *Selar crumenophthalmus* (Carangidae), in La Reunion Island waters (south-western Indian Ocean). *Cybium* **24**: 173-179.

Saino T & Hattori A (1980) ^{15}N natural abundance in oceanic suspended particulate matter. *Nature* **283**: 752-754.

Saino T & Hattori A (1987) Geographical variation of the water column distribution of suspended particulate organic nitrogen and its ^{15}N natural abundance in the Pacific and its marginal seas. *Deep-Sea Research* **34**: 807-827.

Sampey A, McKinnon AD, Meekan MG & McCormick MI (2007) Glimpse into guts: overview of the feeding of larvae of tropical shorefishes. *Marine Ecology Progress Series* **339**: 243-257.

Sarma YVB, Gopala Krishna VV, Rao DP & Sastry JS (1990) Thermohaline circulation and water characteristics around Mauritius group of islands. *Indian Journal of Marine Sciences* **19**: 196-200.

Savoie N, Aminot A, Tréguer P, Fontugne M, Naulet N & Kérouel R (2003) Dynamics of particulate organic matter $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Marine Ecology Progress Series* **255**: 27-41.

Scharf FS, Juanes F & Rountree RA (2000) Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series* **208**: 229-248.

Schoener TW (1982) The controversy over interspecific competition: despite spirited criticism, competition continues to occupy a major domain in ecological thought. *American Scientist* **70**: 586-595.

Schott FA & McCreary JP (2001) The monsoon circulation of the Indian Ocean. *Progress in Oceanography* **51**: 1-123.

Schott FA, Dengler M & Schoenefeldt R (2002) The shallow overturning circulation of the Indian Ocean. *Progress in Oceanography* **53**: 57-103.

Schott FA, Xie S & McCreary JP (2009) Indian Ocean circulation and climate variability. *Reviews of Geophysics* **47**: RG1002.

Schumacher BD & Parrish JD (2005) Spatial relationships between an introduced snapper and

native goatfishes on Hawaiian reefs. *Biological Invasions* **7**: 925-933.

Sedberry G & Cuellar N (1993) Planktonic and benthic feeding by the reef associated vermilion snapper, *Rhomboplites aurorubens* (Teleostei, Lutjanidae). *Fishery Bulletin* **91**: 699-709.

Sherwood GD & Rose GA (2005) Stable isotope analysis of some representative fish and invertebrates of the Newfoundland and Labrador continental shelf food webs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* : 537-549.

Siedler G, Rouault M & Lutjeharms JRE (2006) Structure and origin of the subtropical South Indian Ocean Countercurrent. *Geophysical Research Letters* **33**: L24609.

Sigman DM & Casciotti KL (2001) Nitrogen isotopes in the ocean. In: Steele JH, Thorpe SA, Turekian KK (eds) *Encyclopedia of ocean sciences*, Academic Press, New York, pp. 1884-1894.

Sih A, Crowley P, McPeck M, Petranka J & Strohmeier K (1995) Predation, competition and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**: 269-311.

Smietana M (2011) Pétrologie, géochronologie (K-Ar) et géochimie élémentaire et isotopique (Sr, Nd, Hf, Pb) de laves anciennes de la Réunion: implications sur la construction de l'édifice volcanique. Thèse de Doctorat, Université de la Réunion, France.

Smith FA & Walker NA (1980) Photosynthesis by aquatic plants: effects of unstirred layers in relation to assimilation of CO₂ and HCO₃⁻ and to carbon isotopic discrimination. *New Phytologist* **86**: 245-259.

Smith PJ, McVeagh SM, Allain V & Sanchez C (2005) DNA identification of gut contents of large pelagic fishes. *Journal of Fish Biology* **67**: 1178-1183.

Soluri EA & Woodson VA (1990) World vector shoreline. International Hydrographic Review, LXVII(1). <http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/fliers/93magg01.html>

Soria M, Dagorn L, Potin G & Fréon P (2009) First field-based experiment supporting the meeting point hypothesis for schooling in pelagic fish. *Animal Behaviour* **78**: 1441-1446.

Spilmont N, Meziane T, Seuront L & Welsh DT (2009) Identification of the food sources of sympatric ghost shrimp (*Trypaea australiensis*) and soldier crab (*Mictyris longicarpus*) populations using a lipid biomarker, dual stable isotope approach. *Austral Ecology* **34**: 878-888.

Svanback R & Bolnick DI (2007) Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society* **274**: 839-844.

Swane I & Petersen JK (2001) On the problems of epibioses, fouling and artificial reefs, a review. *Marine Ecology* **22**: 169-188.

Sweeney RE, Kalil EK & Kaplan IR (1980) Characterisation of domestic and industrial sewage in Southern California coastal sediments using nitrogen, carbon, sulphur and uranium tracers. *Marine*

Environmental Research **3**: 225-243.

Szedlmayer ST (2007) An evaluation of the benefits of artificial habitats for red snapper, *Lutjanus campechanus*, in the northeast Gulf of Mexico. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fishery Institute* **59**: 223-230.

Szedlmayer ST & Lee JD (2004) Diet shifts of juvenile red snapper (*Lutjanus campechanus*) with changes in habitat and fish size. *Fishery Bulletin* **102**: 366-375.

Takai N, Onaka S, Ikeda Y, Yatsu A, Kidokoro H & Sakamoto W (2000) Geographical variations in carbon and nitrogen isotopes ratios in squid. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **80**: 675-684.

Tamelaender T, Kivimäe C, Bellerby RGJ, Renaud PE & Kristiansen S (2009) Base-line variations in stable isotope values in an Arctic marine ecosystem: effects of carbon and nitrogen uptake by phytoplankton. *Hydrobiologia* **630**: 63-73.

Tanaka M, Kaji T, Nakamura Y & Takahashi Y (1996) Developmental strategies of scombrid larvae: high growth potential related to food habits and precocious digestive system development. In: Watanabe Y, Yamashita Y, Oozeki Y (eds) *Survival strategies in early life stages of marine resources*, AA Balkema, Rotterdam, pp. 125-139.

Tengberg A, Almroth E & Hall P (2003) Resuspension and its effects on organic carbon recycling and nutrient exchange in coastal sediments: in situ measurements using new experimental technology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **285-286**: 119-142.

Tessier E (2004) Les peuplements ichtyologiques des récifs artificiels de la baie de la Possession. Rapport final première année de suivi. Rapport technique, CRPMEM de La Réunion.

Tessier E (2005a) Dynamique des peuplements ichtyologiques associés aux récifs artificiels à l'île de la Réunion (ouest de l'océan Indien) – Implication dans la gestion des pêcheries côtières. Thèse de Doctorat, Université de La Réunion, France.

Tessier E (2005b) Les peuplements ichtyologiques des récifs artificiels de la baie de la Possession. Mars 2003 - Mars 2005. Rapport final. Rapport technique, CRPMEM de La Réunion.

Thangavelu R, Anbarasu M, Zala MS, Koya KM, Sreenath KR, Mojjada SK & Shiju P (2012) Food and feeding habits of commercially important demersal finfishes off Veraval coast. *Indian Journal of Fisheries* **59**: 77-87.

Thornton SF & McManus J (1994) Application of organic carbon and nitrogen stable isotope and C/N ratios as source indicators of organic matter provenance in estuarine systems: evidence from the Tay Estuary, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **38**: 219-233.

Tilman D (1982) *Resource competition and community structure*, Monographs in Population Bio-

logy, Princeton University Press, Princeton, 296 pp.

Townsend CR & Winfield IJ (1985) The application of optimal foraging theory to feeding behaviour in fish. In: Tytler P, Calow P (eds) *Fish Energetics*, Croom Helm, London, pp. 67-98.

Troadec R (1991) Courantologie et sédimentologie des Baies de Saint-Paul et de La Possession à l'île de La Réunion. Thèse de Doctorat, Université d'Aix Marseille II, Université de La Réunion, France.

Trueman CN, McGill RAR & Guyard PH (2005) The effect of growth rate on tissue-diet isotopic spacing in rapidly growing animals. An experimental study with Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **19**: 3239-3247.

Turquet J, Tessier E, Bosc P & Quod JP (1998) Les récifs artificiels et le recrutement larvaire Rapport technique, CRPMEM/ARVAM/ARDA

Van Valen L (1965) Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist* **99**: 377-377.

Vander Zanden MJ & 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.

Vigliola L (1998) Contrôle et régulation du recrutement des Sparidae (poissons, téléostéens) en méditerranée: importance des processus pré et post-installation benthique. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille II, France.

Vignon M & Dierking J (2011) Prey regurgitation and stomach vacuity among groupers and snappers. *Environmental Biology of Fishes* **90**: 361-366.

Vinson MR & Budy P (2011) Sources of variability and comparability between salmonid stomach contents and isotopic analyses: study design lessons and recommendations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **68**: 137-151.

Voss M, Altabet MA & Bodungen BV (1996) $\delta^{15}\text{N}$ in sedimenting particles as indicator of euphotic-zone processes. *Deep-Sea Research I* **43**: 33-47.

Voss M, Dippner JW & Montoya JP (2001) Nitrogen isotope patterns in the oxygen-deficient waters of the Eastern Tropical North Pacific Ocean. *Deep-Sea Research I* **48**: 1905-1921.

Wada E & Hattori A (1976) Natural abundance of ^{15}N in particulate organic matter in the North Pacific Ocean.. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **40**: 249-251.

Wada E & Hattori A (1978) Nitrogen isotope effects in the assimilation of inorganic nitrogenous compounds by marine diatoms. *Geomicrobiology Journal* **1**: 89-101.

Wada E & Hattori A (1991) *Nitrogen in the sea: forms, abundances and rate processes*, CRC Press, Boca Raton, FL, 208 pp.

Wada E, Kabaya Y & Kurihara Y (1993) Stable isotopic structure of aquatic ecosystems. *Journal of BioSciences* **18**: 483-499.

Wada E, Kadonaga T & Matsu S (1975) ^{15}N abundance in nitrogen of naturally occurring substances and global assessment of denitrification from isotopic viewpoint. *Geochemical Journal* **9**: 139-148.

Wainwright PC & Richard BA (1995) Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes* **44**: 97-113.

Wallace BP, Seminoff JA, Kilham SS, Spotila JR & Dutton PH (2006) Leatherback turtles as oceanographic indicators: stable isotope analyses reveal a trophic dichotomy between ocean basins. *Marine Biology* **149**: 953-960.

Ward AJW, Webster MM & Hart PJB (2006) Intraspecific food competition in fishes. *Fish and Fisheries* **7**: 231-261.

Waser NAD, Harrison PJ, Nielsen B & Calvert SE (1998) Nitrogen isotope fractionation during the uptake and assimilation of nitrate, nitrite, ammonium, and urea by a marine diatom. *Limnology and Oceanography* **43**: 215-224.

Webster MS (2004) Density dependence via intercohort competition in a coral-reef fish. *Ecology* **85**: 986-994.

Wells RJD, Cowan JH & Fry B (2008) Feeding ecology of red snapper *Lutjanus campechanus* in the northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* **361**: 213-225.

Werner EE & Gilliam JF (1984) Ontogenetic niche and species interaction in size-structured population. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 393-425.

Werner EE & Hall DJ (1979) Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. *Ecology* **60**: 256-264.

Wootton RJ (1998) *Ecology of teleost fishes, 2nd ed.*, Springer-Verlag, New York, 386 pp.

Zaret TM & Rand AS (1971) Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* **52**: 336-342.

Appendices

Mablouké et al., African Journal of Marine Science *sous presse*

Feeding habits and food partitioning between three
commercial fish associated to artificial reefs in a tropical
coastal environment

Cécile Mablouké^{1*}, Joanna Kolasinski², Michel Potier³, Alexis Cuvillier¹, Gaël
Potin¹, Lionel Bigot¹, Patrick Frouin¹, Sébastien Jaquemet^{1,4}

¹*Université de La Réunion, Laboratoire ECOMAR FRE 3560 (CNRS/INEE/UR), 15 Avenue
René Cassin, CS 92003, 97744 Saint-Denis Cedex 09, France*

²*IsoEnvironmental Lab, Botany Department, Rhodes University, PO Box 94, Grahamstown 6140,
South Africa*

³*IRD, UMR 212 EME (IRD/IFREMER/UM2), Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne
et Tropicale, Avenue Jean Monet, BP 171, 34 203 Sète Cedex, France*

⁴*IRD, UMR 212 EME (IRD/IFREMER/UM2), Botany Department, Rhodes University, PO Box
94, Grahamstown 6140, South Africa*

**Corresponding author, e-mail: mablouke.cec@gmail.com*

Abstract

In Reunion Island (southwestern Indian Ocean), artificial reefs were immersed in 2003 in a bay and soon colonized by fish, among which the highly abundant commercial species *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* and *Selar crumenophthalmus*. The high concentration and diversity of fish around the artificial reefs is surprising, considering the low abundance of potential benthic prey. We investigated the diet and food partitioning between the aforementioned species using stomach content and stable isotopes analyses ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$). *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus* fed on a larger prey diversity and significantly overlapped in their diets with crustacean larvae as dominant prey, while fish larvae dominated *L. kasmira*'s diet. $\delta^{15}\text{N}$ values confirmed *L. kasmira*'s higher trophic level, and differences in $\delta^{13}\text{C}$ between *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus* indicated niche segregation between these two species, probably as a way to reduce competition. *P. hamrur* exhibited a smaller isotopic niche than *S. crumenophthalmus* that is characterized by a smaller $\delta^{13}\text{C}$ range. $\delta^{15}\text{N}$ correlated significantly with fish standard length for the three species suggesting that ontogeny partially explained the niche breadth. $\delta^{13}\text{C}$ was also correlated with length for *L. kasmira*, while individual specialization was prevailing for *S. crumenophthalmus*.

Keywords: food partitioning, *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur*, Reunion Island, *Selar crumenophthalmus*, stable isotopes, stomach contents, trophic niche width

1 Introduction

Artificial reefs are important fisheries management tools and are increasingly used in coastal environments for various purposes such as limiting unsustainable fishing practises or creating additional habitats for marine organisms (Bohnsack and Sutherland 1985). In Reunion Island, in order to provide additional habitats for fish targeted by local fishermen while redirecting fishing activities away from sensitive natural coral reef zones, artificial reefs were immersed on the northwest coast of the island, in the Bay of La Possession (Tessier 2005a). This bay is naturally protected from the main swell thus providing good fishing conditions but the fish productivity is historically low because of the lack of suitable habitats for fish and other organisms. Fish colonised the artificial reefs within the first few weeks following their immersion, mainly via the recruitment of juveniles (Tessier 2005b). The majority of fish species observed around these reefs are of commercial interest ($> 75\%$ of the total biomass of fish – Pinault 2010). The highest densities were recorded for two demersal species, the blueline snapper *Lutjanus kasmira* and the moontail bullseye *Priacanthus hamrur* (Tessier 2005a, Pinault 2010). In addition, the bigeye scad *Selar crumenophthalmus*, a small pelagic fish already exploited in the bay prior to the immersion of artificial reefs, is also highly attracted to these structures (Tessier 2005a, 2005b, Pinault 2010).

In the Bay of La Possession, the high concentration and diversity of fish around artificial reefs contrasts with the scarcity of potential benthic prey resources that seems to be related to the sediment reworking by wave orbital current (Pinault 2010) and to the low benthic habitats diversity (Troadek 1991). Limiting resources can increase intra- and inter-specific competition and strongly affect individuals' survival and fitness, thus playing an essential role in the dynamics of populations (Jones 1987, Ward et al. 2006). In response to low prey availability, predictions are that fish species would tend to increase their dietary diversity, thereby widening their population trophic niche width (Svanback and Bolnick 2007). Concomitantly, species would tend to reduce their niche overlap with other species populations (Zaret and Rand 1971, Schoener 1982, Pianka 1988). High feeding overlap around prey-depauperate area (i.e. competition for food) could indeed have negative effects on subsequent juvenile growth and survivorship.

The combined use of stomach content and stable isotope analyses is increasingly used when investigating the feeding habits of fish (e.g. Pinnegar and Polunin 2000, Davenport and Bax 2002). Stomach content analysis provides information about recently ingested prey, thereby serving as an indicator of short-term diet (Bowen 1996). However, difficulties associated with prey identification, biomass quantification (Garrison and Link 2000), and characterisation of the sources at the base of the food web from which fish derive their energy have led to the development of additional techniques to

better understand trophodynamics (Harrigan et al. 1989). Unlike stomach content analysis, naturally occurring stable isotope ratios of an animal's tissues provide information about the food assimilated over a longer period of time. Depending on the tissue, the turnover rate of protein typically ranges from days, in liver or blood plasma (Hobson and Clark 1993), to years in bone collagen (Chisholm et al. 1983). In fish, muscle records dietary habits over approximately the one to nine past months, depending on factors such as species, habitat, season or age (Guelinckx et al. 2007, Perga and Gerdeaux 2005, Church et al. 2009, Quevedo et al. 2009). Additionally, there are relatively consistent enrichments between prey and its predator tissues isotopic ratios. The ^{15}N -enrichment between a predator and its prey is large (2.6‰ to 3.5‰ for fish species; Vander Zanden and Rasmussen 2001, Elsdon et al. 2010) and it allows assessing the trophic position of organisms in food chains (Vander Zanden and Rasmussen 2001). The ^{13}C -enrichment for consumers' muscle tissue is small (0.62 to 1.52‰ for non herbivorous fish species; Vander Zanden and Rasmussen 2001, Elsdon et al. 2010) and can be used to estimate the contributions of different food sources at the base of the food web, when the isotopic ratios of the sources are different (Hecky and Hesslein 1995). Typically, benthic and pelagic or coastal and offshore carbon sources are isotopically distinct, with benthic and coastal primary producers being enriched in ^{13}C compared to pelagic and offshore ones (France 1995).

L. kasmira, *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus* are the three more abundant fish species associated to artificial reefs in the Bay of La Possession. Combining stomach content and stable isotope analyses, this study primarily aims at describing their diet and trophic niche characteristics, and in addition to evaluate their dietary overlap and thus food partitioning between them. Because of the lack of natural suitable habitats and food resources in the bay, we hypothesised that species would tend to avoid competition and thus show a low trophic niche overlap as suggested by Zaret and Rand (1971) and Pianka (1988).

2 Methods

2.1 Study sites and sample collection

The study was conducted on the northwest coast of Reunion Island in the Bay of La Possession (Fig. A.1). Apart from fringing coral reefs located on the west coast (~ 25 km), rocky and sandy basaltic environments dominate the ~ 215 km of shoreline of this volcanic island (Bourmaud et al. 2005). The environment of the Bay of La Possession is typically volcanic with a bottom substrate dominated by small-sized non-cohesive basaltic sediments, with few suitable habitats for fish and macrobenthic sediment communities. Solid substrates are encountered ashore or nearshore and consist essentially

of artificial zones (e.g. dikes enclosing the East Harbour), basaltic pebbles and a natural narrow reef bank next to the Lataniers ravine (Fig. A.1).

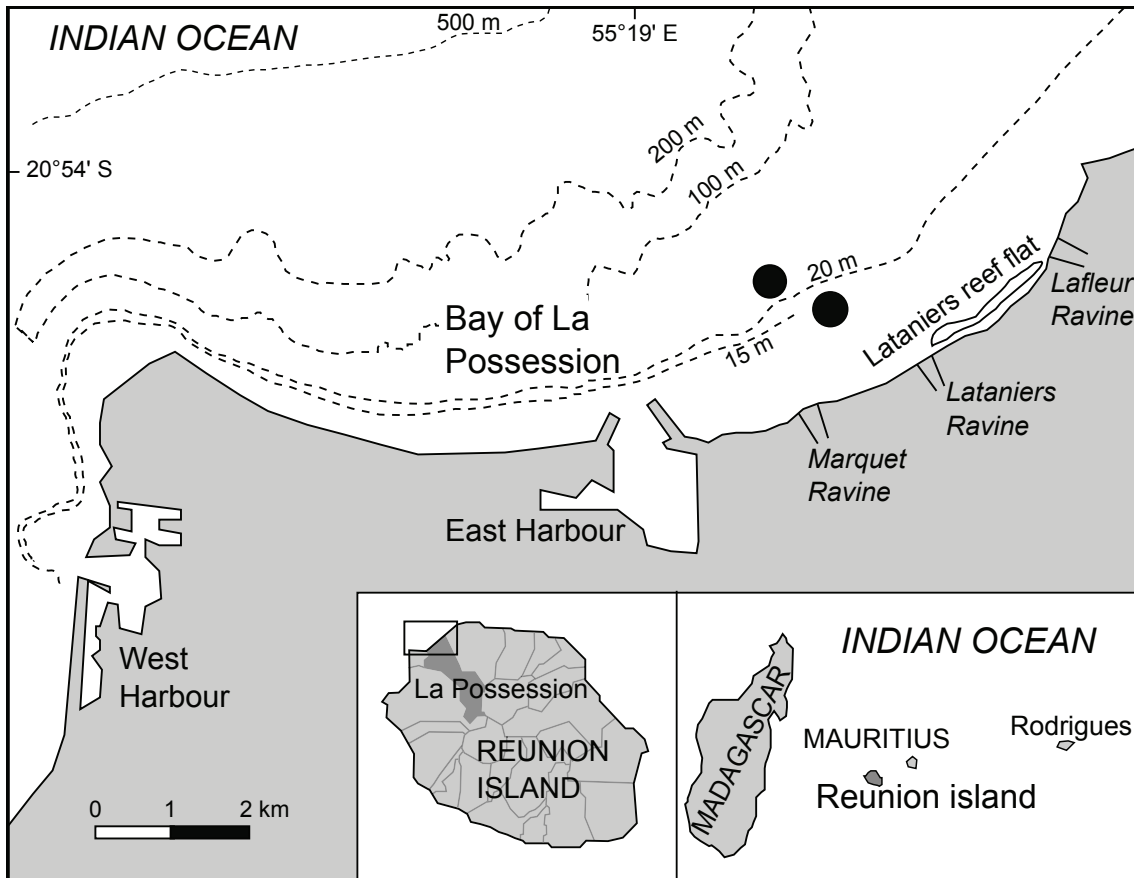


Fig. A.1 – Location of the artificial reefs in the Bay of La Possession, Reunion Island.

A total of eight artificial reefs were immersed in 2003 and four in 2008 on the sandy bottom along the 15 and 25 m isobaths respectively. The structures that were sampled the most for this study are the ones laying on the 15 m isobaths. Each structure comprises 300 m³ of 0.5 to 1 m of diameter rocky blocs for a mean surface of 300 m² (Tessier 2005b). In order to minimize fish movements from one artificial structure to another or between artificial reefs and natural zones, artificial reefs were disposed at least 300 m away one from each other, and at least 500 m away from coastal natural habitats (Tessier 2005a).

Fish were sampled during evening sessions (5:00 to 10:00 pm) in March and April 2009 and 2010 using artisanal vertical bottom lines. Onboard, fish were kept in a cool box and frozen thereafter at -20°C in the laboratory until further analyses.

2.2 Stomach content processing and analysis

Between 37 (*L. kasmira*) and 76 (*S. crumenophthalmus*) individuals were analysed for stomach contents. All fish were juveniles (Premalatha 1997, Roos et al. 2007), except for *L. kasmira* for which 27.0% of the individuals exceeded the length at first maturity reported by Rangarajan (1971). We lack specific information about the sizes of *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus*, but *L. kasmira* individuals around artificial reefs usually measures between 40 to 150 mm although individuals larger than 150 mm can be observed (Tessier 2005b).

In the laboratory, fish were defrosted, weighed to the nearest 0.01 g and their standard length (*SL*) measured to the nearest mm prior to stomach content analyses.

Stomachs were removed from each fish and their contents were analysed. Prey were sorted and identified to the lowest possible taxonomic level, and individuals belonging to each prey taxa were counted and weighed to the nearest 0.01 g.

Three diet indices were used to infer the contribution of the different prey taxa to each fish species diet. The frequency of occurrence (*%OC*) was defined as the percentage of non-empty stomachs containing at least one individual belonging to each prey taxa. Mean percentage abundance (*%MN*) and mean percentage weight (*%MW*) were calculated using the percent proportion of each prey taxa compared to the total amount of prey present in each individual stomach, and then by calculating the mean of the percent proportions found across all stomachs for each prey taxa. Individual stomachs constituted thus a sampling unit, which allowed computing standard deviations (Graham et al. 2007).

The repletion index (R_i), expressed as the stomach content weight divided by the body weight of an individual, and the percentage of empty stomachs (*%ES*) were used to assess the feeding efficiency of fish.

The population total niche width (*TNW*) was calculated using initial Roughgarden's measure of prey variability based on the Shannon-Weaver diversity index (Roughgarden 1979, Bolnick et al. 2002):

$$TNW = - \sum_j q_j \ln q_j$$

where q_j is the proportion of the j^{th} resource category in the population's niche.

According to Roughgarden (1972), the *TNW* of a population can be broken down in two components: the within-individual component (*WIC*, variation in resource use within individuals) and the between-individual component (*BIC*, variation in resource use between individuals). The smaller the proportion of *TNW* explained by *WIC*, the smaller the dietary variation within individuals, and thus the more prevailing the degree of individual specialization (Bolnick et al. 2003). We thus used the

ratio of WIC to TNW as a measure of the degree of individual specialization (Bolnick et al. 2002), and WIC was calculated using the following formula:

$$WIC = \sum_i p_{i\bullet} \left(- \sum_j p_{ij} \ln p_{ij} \right)$$

where $p_{i\bullet}$ is the proportion of all resources used by the population that are used by individual i , and p_{ij} is the proportion of the j th resource category in individual i 's diet.

The Morisita-Horn index (C_{mh} ; Horn 1966) was used to assess the degree of diet overlap between fish species and was calculated using the following formula:

$$C_{mh} = 2 \sum_{i=1}^S p_{A,i} \times p_{B,i} \times \left(\sum_{i=1}^S p_{A,i}^2 + \sum_{i=1}^S p_{B,i}^2 \right)^{-1}$$

where C_{mh} is the Morisita-Horn overlap index between predator A and B , S is the total weight of identified prey species in the feeding regime of both predators, $p_{A,i}$ is the proportion weight of individuals of prey species i consumed by predator A , and $p_{B,i}$ is the proportion weight of individuals of prey species i consumed by predator B . C_{mh} varies between 0 and 1 as the overlap between the predators' diets increases (Horn 1966). The overlap is considered significant at $C_{mh} \geq 0.6$ (Zaret and Rand 1971). 95% confidence intervals (conf. int.) were estimated using bootstrap technique based on 1000 iterations.

2.3 Stable isotope analysis

A total of 30 fish per species were randomly selected for stable carbon and nitrogen isotope analyses. A portion of dorsal white muscle tissue was dissected, skinned and washed with distilled water. This sample was then freeze-dried for 48 hours and grounded into a fine and homogeneous powder. Eight samples of *P. hamrur* and one sample of *S. crumenophthalmus* were accidentally damaged and thus lost before stable isotope analysis.

All samples were analysed for nitrogen and carbon isotopic composition using a continuous flow mode Isotope Ratio Mass Spectrometre (IRMS), after sample combustion in on-line Carlo-Erba preparation units. Nitrogen and carbon isotopic ratios are expressed in delta notation in per mil (‰) relative to the levels of ^{15}N in atmospheric N_2 and ^{13}C in Pee Dee Belemnite standard respectively, and calculated according to the following equation:

$$\delta X = (R_{\text{sample}} \times R_{\text{standard}}^{-1} - 1) \times 1000$$

where X is ^{15}N or ^{13}C and R represents the $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ or $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio. Repeated analyses of internal standards yielded a precision of 0.09‰ for nitrogen and 0.05‰ for carbon.

$\delta^{13}\text{C}$ values were not corrected for potential lipid effect because fish average C/N ratios were < 3.3 , a value consistent with the expected low lipid content of dorsal muscle (Post et al. 2007).

Isotopic niche characteristics of the three species were assessed using metrics derived from Layman et al. (2007), but instead of applying the metrics at the community level, we applied them at the species level and used individuals from the different species populations as measurement units.

The total isotopic niche width of a population can be inferred via the total area (TA) index, which is a measure of the area of the polygon delineated by the line drawn through the most extreme data points of a population in the $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ niche space (Layman et al. 2007). However, this index will tend to increase with sample size even if the underlying population has remained the same, thus rendering difficult to compare the TA between populations with different sample sizes (Jackson et al. 2012). As a replacement to the TA index originally suggested by Layman et al. (2007), Jackson et al. (2011) introduced the standard ellipse area (SEA). SEA is a measure of the mean core population isotopic niche width and contains approximately 40% of the data (Jackson et al. 2011). To assess the isotopic niche width of each species population we used the SEA_c , which produces a Bayesian estimate for the standard ellipse SEA and is the corrected version that is to be used when the sample size is < 30 (Jackson et al. 2011).

NR and CR are the distances between the two individuals with the most enriched and the most depleted $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values respectively within a species. They thus correspond to the total $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ ranges exploited by the individuals in the study population. NR is an indicator of the vertical structure within the population, as large range in $\delta^{15}\text{N}$ within a population of consumers generally suggests more trophic levels and thus a greater degree of trophic diversity (Layman et al. 2007). CR is an indicator of multiple basal sources exploitation within a species population, as large range in $\delta^{13}\text{C}$ among a population of consumers generally indicates niche diversification at the base of the food web they depend on (Layman et al. 2007).

The mean distance to the centroid (CD) is the Euclidian distance between each individual and the $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ centroids of the species (i.e. its mean $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values). The distance of each individual to the centroid gives information on the distribution of the individual coordinates in the bivariate space and thus measures the average degree of trophic diversity within each species population (Layman et al. 2007).

The mean nearest neighbour distance ($MNND$) corresponds to the smallest Euclidean distance between each individual and the other individuals of the population and measures the density of individuals packing within a species population (Layman et al. 2007). A small $MNND$ is a synonym for increased trophic redundancy within individuals whereas large $MNND$ means more divergence in

terms of individual trophic niche (Layman et al. 2007). The standard deviation associated to *MNND* (*SDNND*) is a measure of the evenness of the individuals packing in the bivariate space (Layman et al. 2007).

Finally, the area of overlap between the two species SEA_c was calculated to assess the extent of isotopic niche overlap between two species. This overlap index ranges from 0 to 1, with values closer to 1 representing more overlap.

2.4 Statistical analysis

Data were tested for normality and homoscedasticity using Shapiro-Wilk and Bartlett's tests respectively. Non-parametric procedures were used when data did not fulfil these requirements. One way analysis of variance ANOVA (followed by Tukey multiple comparisons test), Kruskal-Wallis tests (followed by a multiple comparison test using the « *kruskalmc* » procedure of the « *pgirmess* » package in R, Giraudoux 2012), and Chi-squared tests were used to investigate differences in diet indexes and stable isotope ratios between fish species. Pearson and Spearman (rank) correlation coefficient tests were used to assess significant relationships between $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ and standard length. All isotopic niche metrics (*NR*, *CR*, *CD*, *MNND*, *SDNND*, SEA_c and the overlap between species' SEA_c) were calculated using the SIAR package (Parnell and Jackson 2011). To identify differences in *SDNND* (standard deviation of *MNND*) we tested for differences in the variances between species *MNND* using the Bartlett's test. The level of significance was established at $p < 0.05$ for all statistical tests. All statistics were performed using R (R Development Core Team, www.r-project.org).

3 Results

3.1 Prey species composition

The overall diet of the three species was mainly composed of pelagic prey items, most of them being crustaceans (86.8% of the number of prey), fish (5.8%) and cephalopods (4.0%).

L. kasmira primarily preyed on fish larvae (Tab. A.1), but their advanced stage of digestion prevented any accurate identification. Crustaceans ranked second and the identified ones were exclusively composed of decapods (crab larvae and shrimps) (Tab. A.1), except for a stomatopod

Tab. A.1 – Percent number (%MN) and weight (%MW) and percentage of occurrence (%OC) of each prey type in *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* and *Selar crumenophthalmus* diets. Values are mean \pm SD.

Fish species	Prey	%MN	%MW	%OC
<i>L. kasmira</i>	Crustaceans	30.87 \pm 39.25	20.72 \pm 35.93	48.15
	Decapods	16.95 \pm 29.56	7.94 \pm 20.44	37.04
	Stomatopods	2.47 \pm 12.83	3.13 \pm 16.28	3.70
	Unidentified crustaceans	11.45 \pm 28.79	9.65 \pm 27.77	18.52
	Fish	42.39 \pm 47.87	47.60 \pm 48.15	59.26
	Cephalopods	2.58 \pm 8.34	3.54 \pm 12.05	11.11
	Octopods*	0.62 \pm 3.21	0.76 \pm 3.95	3.70
	Squids	1.43 \pm 4.32	1.86 \pm 6.00	11.11
	Unidentified cephalopods	0.53 \pm 2.75	0.93 \pm 4.81	3.70
	Gastropods	5.11 \pm 15.42	4.09 \pm 12.89	14.81
	Neogastropods	1.85 \pm 9.62	1.85 \pm 9.62	3.07
	Unidentified gastropods	3.26 \pm 12.56	2.24 \pm 9.07	11.11
	Unidentified molluscs	0.90 \pm 3.48	2.55 \pm 10.31	7.41
	Polychaetes	1.11 \pm 5.77	0.62 \pm 3.21	3.70
	Canalipalpata	0.37 \pm 1.92	0.41 \pm 2.14	3.70
	Unidentified polychaetes	0.74 \pm 3.85	0.21 \pm 1.07	3.70
	Unidentified prey	17.04 \pm 36.57	20.87 \pm 40.02	22.22
<i>P. hamrur</i>	Crustaceans	69.59 \pm 23.30	64.95 \pm 29.36	100.00
	Decapods	40.31 \pm 26.37	30.09 \pm 25.06	91.67
	Stomatopods	26.31 \pm 19.78	31.44 \pm 23.24	80.56
	Unidentified crustaceans	1.08 \pm 4.47	3.43 \pm 15.25	16.67
	Fish	11.99 \pm 15.72	19.03 \pm 20.98	61.11
	Aulopiforms	0.28 \pm 1.67	0.50 \pm 2.97	2.78
	Beryciforms	0.81 \pm 3.42	0.92 \pm 3.83	5.56
	Perciforms	2.13 \pm 5.03	5.82 \pm 13.18	22.22
	Tetraodontiforms	0.11 \pm 0.64	0.46 \pm 2.76	2.78
	Unidentified fish	8.66 \pm 15.13	11.33 \pm 18.08	47.22
	Cephalopods	9.73 \pm 13.50	11.11 \pm 19.43	55.56
	Octopods*	1.84 \pm 4.92	1.14 \pm 2.85	16.67
	Squids	6.81 \pm 11.80	8.23 \pm 17.69	38.89
	Unidentified cephalopods	1.08 \pm 4.47	1.74 \pm 7.79	22.22
	Gastropods	7.52 \pm 16.64	1.23 \pm 2.65	3.33
	Neogastropods	2.94 \pm 14.58	0.34 \pm 1.59	5.56
	Neotaenioglossa	0.56 \pm 3.33	0.09 \pm 0.54	2.78
Unidentified gastropods	4.02 \pm 7.92	0.80 \pm 2.09	27.78	
Unidentified prey	1.08 \pm 4.47	3.68 \pm 15.94	8.33	
<i>S. crumenophthalmus</i>	Crustaceans	78.12 \pm 25.75	70.42 \pm 32.47	95.89
	Decapods	60.20 \pm 31.30	48.80 \pm 34.92	91.78
	Stomatopods	14.62 \pm 22.30	17.52 \pm 27.41	49.32

Tab. A.1 – (continued)

Fish species	Prey	%<i>MN</i>	%<i>MW</i>	%<i>OC</i>
	Unidentified crustaceans	3.30 ± 13.45	4.10 ± 16.67	12.33
	Fish	9.66 ± 19.16	16.15 ± 27.40	43.84
	Anguilliforms	0.12 ± 1.06	0.63 ± 5.35	1.37
	Aulopiforms	0.24 ± 1.95	1.07 ± 8.51	2.74
	Beryciforms	0.20 ± 1.67	0.57 ± 4.83	1.37
	Perciforms	0.43 ± 2.66	1.44 ± 9.01	2.74
	Scorpaeniforms	0.23 ± 1.95	0.06 ± 0.48	1.37
	Unidentified fish	8.44 ± 18.59	12.40 ± 24.18	39.73
	Cephalopods	8.03 ± 15.62	8.39 ± 16.70	32.88
	Octopods*	2.95 ± 6.78	2.60 ± 6.16	26.03
	Squids	4.94 ± 10.76	5.77 ± 12.92	26.03
	Unidentified cephalopods	0.14 ± 1.17	0.02 ± 0.18	1.37
	Gastropods	0.12 ± 1.06	0.01 ± 0.12	1.37
	Insects	0.20 ± 0.98	0.65 ± 3.93	4.11
		3.87 ± 14.14	4.37 ± 16.26	13.70
	Unidentified prey			

*Octopods are pelagic species.

larvae (*Odontodactylus scyllarus*) found in one fish stomach. Gastropods were the third most important prey group, closely followed by cephalopods (Tab. A.1). When pooled, benthic organisms (gastropods and polychaetes) were found in 14.8% of the stomachs, and represented $6.2 \pm 14.7\%$ and $4.7 \pm 17.2\%$ of the prey biomass and number respectively.

Crustaceans occurred in all *P. hamrur*'s stomachs and dominated the biomass and the number of prey (Tab. A.1). Stomatopod larvae dominated the biomass of crustaceans but decapods were numerically dominant and occurred slightly more frequently in the contents (Tab. A.1). Approximately two third of these decapods were crab larvae with the remaining fraction constituted of shrimps (among which individuals belonging to the genus *Enoplometopus* were identified). Fish constituted the second group of prey and was most likely composed of larvae only, though only one quarter was clearly identified as such (Tab. A.1). Taxonomically identified fish belonged to diverse families (Acanthuriidae, Apogonidae, Diodonhidae, Gobiidae, Holocentridae, Lutjanidae, Pomacentridae, Priacanthidae, Ptereleotridae and Synodontidae), but unidentified individuals dominated the fish prey (Tab. A.1). Cephalopods were third in importance (Tab. A.1). They occurred in more than half of the stomachs and were mainly squids (Tab. A.1). Gastropods were numerically almost equivalent to cephalopods but represented a lower proportion of the prey biomass and only occurred in 3.33% of the stomachs (Tab. A.1).

Crustaceans also dominated *S. crumenophthalmus*' diet (Tab. A.1). They were mostly decapods followed by stomatopod larvae (dominated by *O. scyllarus*) (Tab. A.1). Slightly more than three quarter of the decapods consisted of crab larvae and the remaining fraction were unidentified shrimps, among which – like for *P. hamrur* – some *Enoplometopus* sp. were identified. Fish ranked second and were closely followed by cephalopods (Tab. A.1). Like for the two other species, most of the fish prey were unidentified. One third was preserved enough to identify larval stages, and some of them belonged to the families Muraenidae, Synodontidae, Holocentridae, Lutjanidae, Acanthuridae and Platycephalidae.

3.2 Feeding patterns

The repletion index R_i was significantly different between the three species and was the highest for *P. hamrur* and the lowest for *L. kasmira* (Tab. A.2). *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus* ingested a significantly higher number of prey per individual than *L. kasmira* (Tab. A.2). In addition, according to the average prey mass found in individual stomach contents, *L. kasmira* fed on the smallest prey while *P. hamrur* ingested the largest ones (Tab. A.2). The frequency of empty stomachs (%ES) was low for *S. crumenophthalmus* and *P. hamrur*, both species differing significantly from *L. kasmira* for which 27.0% of the stomachs were empty (Tab. A.2).

Tab. A.2 – Characteristics of the stomach contents of *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* and *Selar crumenophthalmus*. Sample size (n) is indicated. Values are mean \pm SD, and median is indicated in brackets. Differing superscript Latin letters (a , b , c) indicate significant differences between values. Results of the Kruskal-Wallis tests estimating between-species differences in standard length (SL), repletion index (R_i), prey number and prey mass. Results of the Chi-squared test are given for the comparison between species percentage of empty stomachs (%ES).

	<i>L. kasmira</i>	<i>P. hamrur</i>	<i>S. crumenophthalmus</i>	Statistics
n	37	38	76	
SL (mm)	113.96 \pm 21.62 ^{a,b} (115)	98.67 \pm 23.41 ^a (102.00)	125.53 \pm 18.27 ^b (123)	H = 31.27, $p < 0.001$
R_i	0.98 \pm 1.64 ^a (0.23)	6.77 \pm 5.43 ^b (5.37)	2.72 \pm 5.21 ^c (1.77)	H = 51.67, $p < 0.01$
Prey number	3.82 \pm 4.48 ^a (1)	11.75 \pm 6.80 ^b (11)	23.51 \pm 79.65 ^b (7)	H = 27.18, $p < 0.001$
Prey mass (mg)	17.00 \pm 48.94 ^a (3)	34.20 \pm 36.50 ^b (24)	31.22 \pm 71.89 ^c (15)	H = 43.01, $p < 0.001$
%ES	27.03 ^a	5.26 ^b	3.95 ^b	$\chi^2 = 5.09, p < 0.05$

3.3 Dietary niche width and individual level of specialization

L. kasmira's population trophic niche width (*TNW*) was about twice as small as *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus*' (Tab. A.3). Individual specialization in diet, indicated by a low *WIC/TNW* value, was more important in *S. crumenophthalmus*' population and less pronounced in *L. kasmira*'s (Tab. A.3).

Tab. A.3 – Population trophic niche width (*TNW*), within individual component of the population niche width *WIC* and individual specialization calculated as the ratio of *WIC* to *TNW* (*WIC/TNW*) for *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* and *Selar crumenophthalmus*.

	<i>TNW</i>	<i>WIC</i>	<i>WIC/TNW</i>
<i>L. kasmira</i>	0.86	0.48	0.56
<i>P. hamrur</i>	1.78	0.43	0.24
<i>S. crumenophthalmus</i>	1.64	0.18	0.11

3.4 Dietary overlap

The Morisita-Horn index revealed a significant ($C_{mh} > 0.60$) dietary overlap between *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus* ($C_{mh} = 0.79$, conf. int. = [0.60 - 0.91]). Overlaps were low and non-significant between *L. kasmira* and *S. crumenophthalmus* ($C_{mh} = 0.24$, conf. int. = [0.14 - 0.41]) and between *L. kasmira* and *P. hamrur* ($C_{mh} = 0.25$, conf. int. = [0.15 - 0.42]).

3.5 Stable isotopes composition

L. kasmira $\delta^{15}\text{N}$ ratio was significantly ^{15}N -enriched compared to the two other species that exhibited close and non-significantly different $\delta^{15}\text{N}$ values (Tab. A.4). *P. hamrur*'s $\delta^{13}\text{C}$ value was significantly ^{13}C -depleted compared to both *S. crumenophthalmus* and *L. kasmira*'s, which did not significantly differ (Tab. A.4).

L. kasmira's standard length showed a significant and positive relationship with $\delta^{15}\text{N}$ values (Spearman rank correlation $S = 2195.16$, $r^2 = 0.262$, $p < 0.01$) and $\delta^{13}\text{C}$ values ($S = 2783.38$, $r^2 = 0.145$, $p < 0.05$) (Fig. A.2). The relationship between *P. hamrur*'s isotopic composition and standard length was highly significant for nitrogen (Pearson correlation $t = 5.46$, $r^2 = 0.599$, $p < 0.001$), but not for carbon ($t = 0.40$, $r^2 = 0.008$, $p = 0.694$) (Fig. A.2). *S. crumenophthalmus*' $\delta^{15}\text{N}$ values

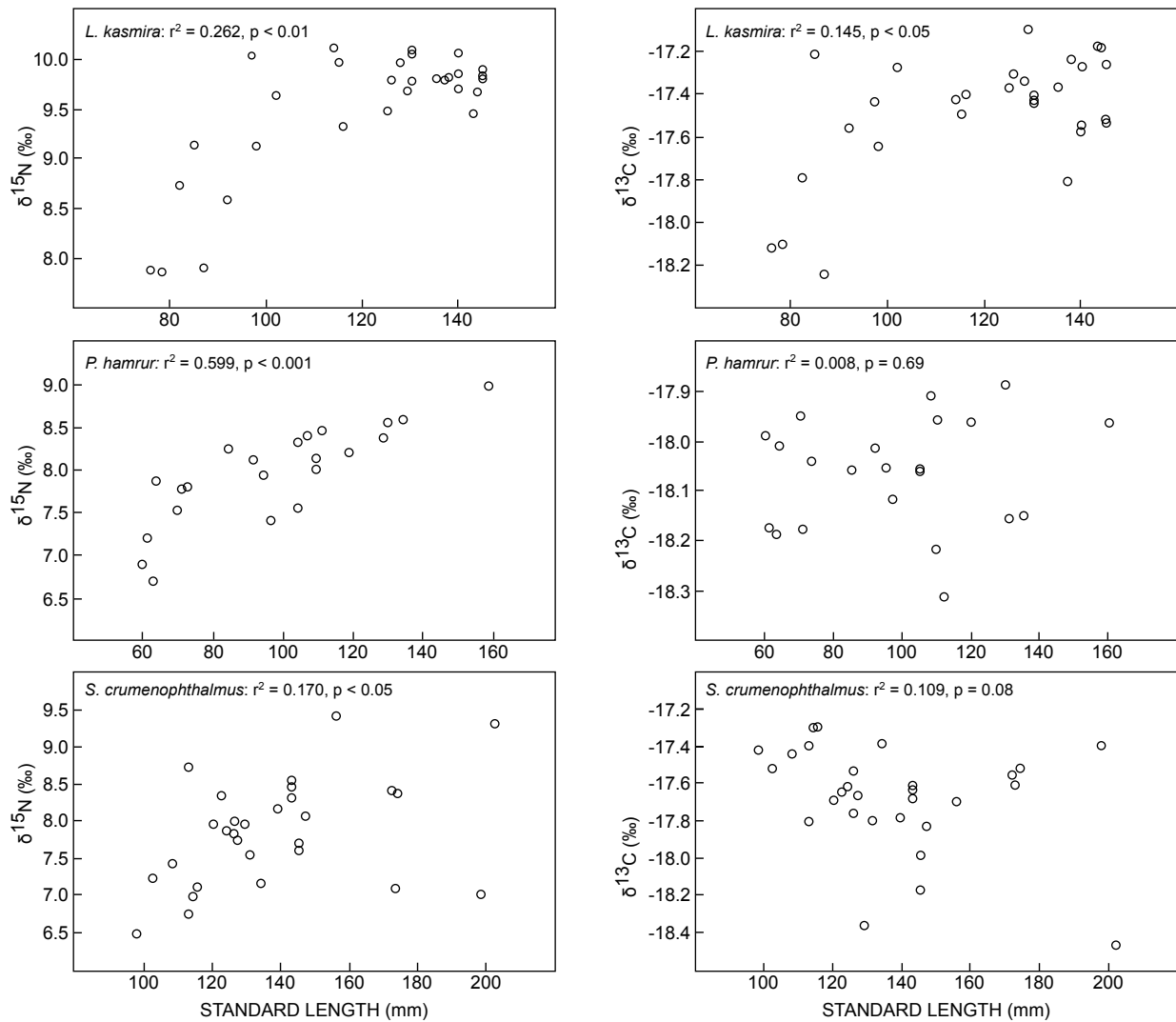


Fig. A.2 – Plots representing stable isotopes ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) as a function of standard length (SL) for *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* and *Selar crumenophthalmus*.

correlated significantly with standard length ($t = 2.35$, $r^2 = 0.170$, $p < 0.05$) but $\delta^{13}\text{C}$ values did not ($S = 5399.98$, $r^2 = 0.109$, $p = 0.080$) (Fig. A.2).

Tab. A.4 – Stable isotopes compositions and population isotopic niche metrics of *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* and *Selar crumenophthalmus*. Values are mean \pm SD, and median is indicated in brackets. Sample size (n) is indicated. Differing superscript Latin letters (a , b) indicate significant differences between values. Results of the Kruskal-Wallis tests estimating between-species differences in standard length (SL), stable isotopes ratios of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$), distance to centroid (CD) and mean nearest neighbour distance ($MNND$) are given. Results of the Bartlett's test are given for the comparison between species standard deviations to $MNND$ ($SDNND$).

	<i>L. kasmira</i>	<i>P. hamrur</i>	<i>S. crumenophthalmus</i>	Statistics
n	30	22	29	
SL (mm)	119.73 ± 22.88^a (128.50)	$98.03 \pm 27.66^{a,b}$ (101.00)	137.31 ± 26.34^a (131.00)	H = 19.88, $p < 0.001$
C/N ratio	3.23 ± 0.09	3.19 ± 0.07	3.23 ± 0.14	
$\delta^{15}N$ (‰)	9.49 ± 0.66^a	7.96 ± 0.57^b	7.85 ± 0.71^b	H = 43.14, $p < 0.001$
$\delta^{13}C$ (‰)	-17.43 ± 0.28^b	-18.06 ± 0.11^a	-17.68 ± 0.28^b	H = 37.16, $p < 0.001$
NR	2.24	2.30	2.92	
CR	1.14	0.42	1.16	
SEA_c	0.411	0.206	0.563	
CD	0.56^a	0.47^a	0.63^a	H = 2.97, $p = 0.227$
$MNND$	0.11^a	0.13^a	0.18^a	H = 5.22, $p = 0.073$
$SDNND$	0.09^a	0.10^a	0.17^b	<i>S. crumenophthalmus</i> and <i>P. hamrur</i> : K = 6.38, $p = 0.01$; <i>S. crumenophthalmus</i> and <i>L. kasmira</i> : K = 11.72, $p < 0.001$

3.6 Isotopic niche characteristics and overlap

S. crumenophthalmus' NR ($\delta^{15}N$ range) was the largest, followed by *P. hamrur* and *L. kasmira* (Tab. A.4, Fig. A.3). *S. crumenophthalmus* and *L. kasmira*'s CR ($\delta^{13}C$ range) were almost three times larger than *P. hamrur*'s (Tab. A.4, Fig. A.3). Contrary to the results of stomach content analysis, the species niche width estimated with the use of stable isotopes (SEA_c) was more important for *S. crumenophthalmus* and *L. kasmira* than for *P. hamrur* (Tab. A.4, Fig. A.3). The age of *L. kasmira* individuals (the 11 fish that had greater SL than the species' length at first maturity) did not explain the larger niche calculated for this species because when these individuals were subtracted from the analysis, the estimated niche width value was 0.453, which is similar to the value of 0.411 initially calculated for the whole population (juveniles and young adults).

The mean distance to the centroid CD and the mean nearest neighbour distance $MNND$ did not significantly differ between *L. kasmira*, *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus* (Tab. A.4). $SDNND$ was more important for *S. crumenophthalmus* and less important for *L. kasmira*, and *S. crumenophthalmus* differed significantly from the two other species (Tab. A.4).

Isotopic overlap was almost null between *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus* (overlap = 0.01) (Fig. A.3). No overlap was found between *L. kasmira* and *P. hamrur*, nor between *L. kasmira* and *S. crumenophthalmus* (overlap = 0.00 for both combinations of species) (Fig. A.3).

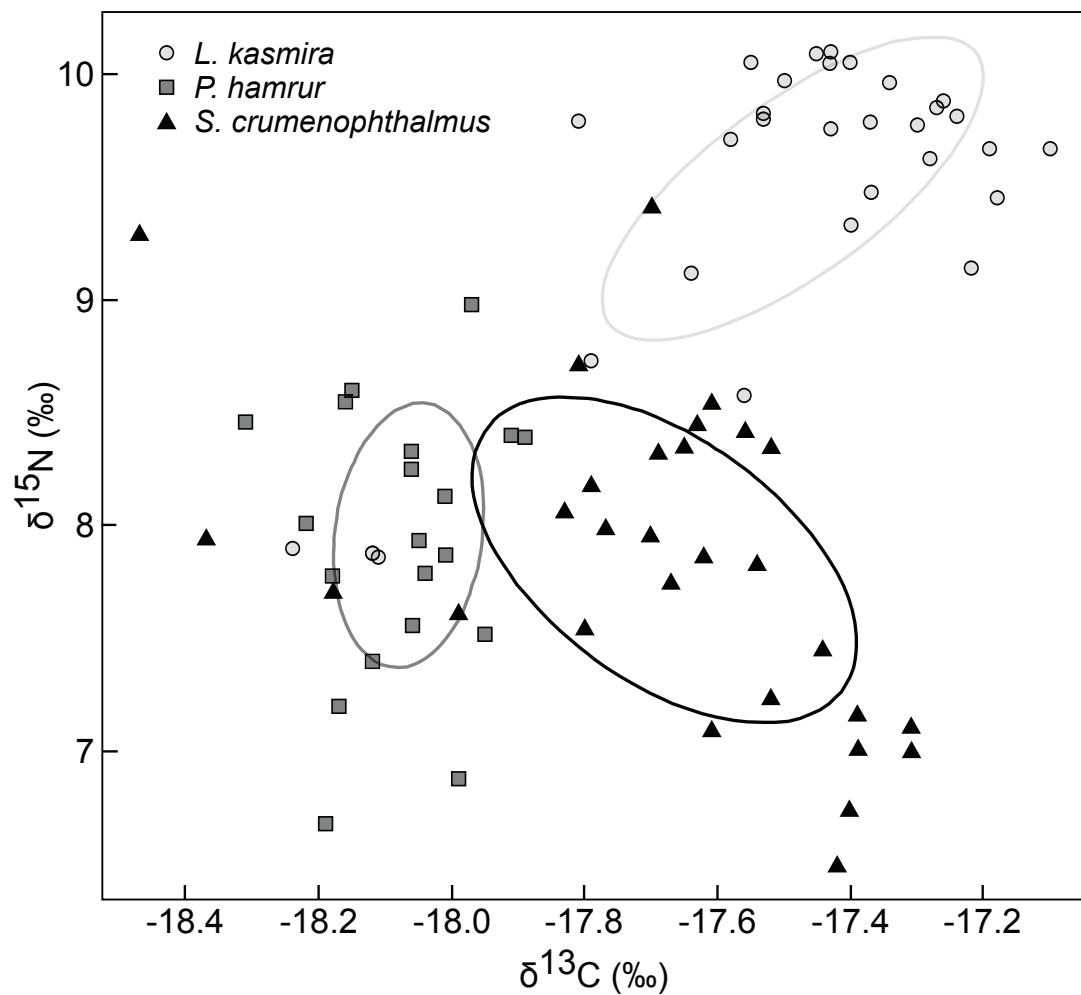


Fig. A.3 – Bi-plot representing individual stable isotopes ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) and illustrating the standard ellipse area ($SEAc$) (coloured ellipses) calculated for *Lutjanus kasmira*, *Priacanthus hamrur* and *Selar crumenophthalmus*.

4 Discussion

4.1 Dietary composition

L. kasmira, *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus* caught in the Bay of La Possession are carnivorous fishes that share similar prey, but in different proportions. They mainly feed on crustaceans and fish larvae and to a lesser extent on cephalopods. While the diet composition suggests food competition between the three species, stable isotope values show that this competition for resources is not so intense.

L. kasmira primarily targets fish larvae, which constitute almost half of the prey recorded in the stomach contents, crab larvae and shrimps. In Tahiti, fish also constituted almost half of *L. kasmira*'s diet composition, while decapods and benthic crustaceans contributed for ~22% each (Randall and Brock 1960). Similar results were recorded around the Andaman Islands (Rangarajan 1970) where fish, crab megalops and young prawns were the main food items ingested by *L. kasmira* (measuring between 70 and 239 mm total length - *TL*). The author concluded that *L. kasmira* was essentially a column feeder that fed occasionally on bottom prey (Rangarajan 1970). In the Bay of La Possession, like in the Andaman Islands, *L. kasmira* seems to favour the water column to forage. In Hawaii, benthic shrimps dominated the number and the biomass of prey whereas fish constituted less than 3% of the prey number and less than 20% in volume (DeFelice and Parrish 2003). Fish sampled in that study were slightly larger than in Reunion Island (100-179 mm *SL* compared to 87-145 mm in the present study). An ontogenetic-related dietary shift could explain the differences between the Bay of La Possession and Hawaii. Indeed, a significant and positive change in both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ occurred in relation with body length in Reunion Island, suggesting an age-related shift in the dietary habits or in the foraging habitats.

In the Bay of La Possession, *P. hamrur*'s diet consisted mainly of decapod crab larvae and shrimps, followed by fish and cephalopods. These results are similar to previous studies conducted along the coasts of India, where pelagic crustaceans dominated the diet by occurrence and by volume (Philip 1998, Sivakami et al. 2001, Kizhakudan and Zala 2006). The type of pelagic crustaceans that dominated the diet of *P. hamrur* in Reunion Island and India differ, probably as the result of temporal and/or spatial variations in pelagic prey community, or as a result of feeding shift due to competition pressure. For example, Kizhakudan and Zala (2006) did not report stomatopods in *P. hamrur*'s diet whereas, in the Bay of La Possession, 80.6% of them fed on those prey (26.3 and 31.4% of the prey number and biomass respectively). To our knowledge, information do not exist about the life cycle of the stomatopod species found in the fish diet in Reunion Island. However, it is known that stomatopod larvae can be particularly abundant in the plankton during summer in tropical areas (Ahyong and

Lowry 2001) and this seasonality could reflect in fish gut contents. Finally, along the southeastern Arabian Sea, Abdurahiman et al. (2010) found that the smallest individuals (151-190 mm *TL*) ingested a high proportion of polychaete worms and detritus, which were far more important than pelagic crustaceans and fish. These results contrast greatly with the observations made in the Bay of La Possession and indicate that the species has an opportunistic feeding behaviour and randomly targets prey as a function of their availability.

S. crumenophthalmus' diet was very similar to that of *P. hamrur*, with a high proportion of crustaceans, followed by fish. Roux and Conand (2000) analysed *S. crumenophthalmus*' diet in a study encompassing the Bay of La Possession and the Bay of Saint-Paul, situated a few kilometres further south. They found similar prey preferences for crustaceans in the two bays, but euphausiids dominated the crustacean fraction of the diet (Roux and Conand 2000) instead of decapods in the present study. In the Marshall Islands, *S. crumenophthalmus* juveniles' diet consisted of foraminifera, gastropods, fish and pelagic shrimps, by order of preference, and the presence of pebble and sand grains indicated benthivory (Hiatt and Strasburg 1960). The authors noted that the high occurrence of benthic prey might have an ontogenetic explanation, and implied that the species might shift to a diet made of larval fish as an adult (Hiatt and Strasburg 1960). In Hawaii, fish stomachs primarily contained small pelagic fish and crustaceans such as stomatopods, crab megalops, shrimps and copepods (Kawamoto 1973). Finally, a recent study conducted in Kenya concluded that juveniles (120–150 mm *SL*) preyed on zooplankton, zoobenthos, detritus and phytoplankton (the last two occurring in 100% of the contents), a composition typical of an omnivorous diet (Mavuti et al. 2004). These various trends observed in *S. crumenophthalmus* juveniles' diet are probably due to differences in prey availability, and indicate that the species shows plasticity in its feeding habits, explained by an opportunistic feeding behaviour as already stressed by Mavuti et al. (2004). *S. crumenophthalmus* is a non reef-obligated pelagic fish of coastal environment and its dietary composition reflects therefore the variety of habitat where it might feed (DeFelice and Parrish 2003).

The three study species appear to be able to take advantage of benthic prey resources in other locations, yet no or few bottom feeding seems to take place in the Bay of La Possession. As no information is available about benthic prey assemblages in the Bay of La Possession (nor in the areas where the other studies took place) it is difficult to assess if these dietary differences result from differences in prey availability and abundance and/or if they are a response to inter/intraspecific competition for food.

4.2 Feeding efficiency

One would expect piscivorous predators to eat prey of bigger volume but in lower numerical abundance than predator feeding on crustaceans. In the Bay of La Possession, *L. kasmira* ingested prey in lower abundance compared to *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus*, and the prey found in the former's stomachs were also lighter. This resulted in *L. kasmira* having the weakest repletion index (R_i) and thus a lower feeding efficiency compared to the two other species. *L. kasmira* showed also a high percentage of empty stomachs (%ES). Three possibilities can be proposed to explain these findings. The first is that, when caught, *L. kasmira* underwent high barotropic stress and thus regurgitated stomach content as a result of the pressure exerted on the stomach by the swim bladder. This phenomenon was reported to occur frequently with a closely related species, *L. campechanus* (Szedlmayer 2007). However, as all fish were not caught deeper than 25 m, this hypothesis seems few realistic. The second possible explanation lies to the fact that piscivorous fish tend to have higher %ES. According to Arrington et al. (2002), differences in prey nutritional value would force fishes to forage more often to maintain positive energy balance when feeding on energy-poor food like invertebrates, whereas piscivorous fish that ingest energy-rich food would not need to eat as often to meet their nutritional needs (Brett and Groves 1979, Bowen et al. 1995). As the dominant prey of *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus* are crustacean larvae, one can suppose that they provide less energy because of exoskeleton chitin that is more energetically costly to digest than soft tissues (Krogdhal et al. 2005). It implies that these two species should ingest food in higher quantities and more frequently compared to *L. kasmira* to fulfil their energetic requirements. Furthermore, fish prey are digested faster than crustaceans (Beukers-Stewart and Jones 2004). This means that *L. kasmira*'s high %ES would be an artefact inherent to its feeding preferences. Finally the third hypothesis is that the results can be biased due to a mismatch between the timing of the catches of *L. kasmira* and its foraging period. Fishing sessions occurred between 5:00 and 10:00 pm, and most of *L. kasmira* individuals were caught in the beginning of the sessions (whereas the two other species were rather fished at the end). *L. kasmira* is a nocturnal feeder (Oda and Parrish 1981) and Lutjanids reportedly take between 24 and 33 hours to digest prey (Reshetnikov et al. 1972), thus the low %ES associated to the high percentage of unidentified prey items in the species stomach contents suggest that the prey found in the stomachs could be remains of the previous night meal.

4.3 Trophic niche width and individual specialization

P. hamrur and *S. crumenophthalmus* showed larger population trophic niche widths than *L. kasmira*, confirming that they exploited a more diverse array of prey taxa. This result could be biased,

however, because *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus* prey items (e.g. fish larvae) were usually less digested than for *L. kasmira*, leading to a greater degree of prey resolution. *S. crumenophthalmus* and *P. hamrur*'s low WIC/TNW ratio indicates higher individual specialization in resource exploitation within these two species compared to *L. kasmira*. Indeed, individual niche component (WIC) represented between 10.8% (*S. crumenophthalmus*) and 24.4% (*P. hamrur*) of the population's total niche (TNW), while it represented 56.2% of *L. kasmira*'s. The highest degree of individual specialization of *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus* compared to *L. kasmira* supports the prediction that the more generalist the population, the higher the level of individual specialization (Van Valen 1965, Bolnick et al. 2007).

TNW and WIC/TNW can result from short-term processes such as the stochastic effects of foraging in a patchy environment and from long-term effects such as persistent phenotypic or behavioural variation (Bolnick et al. 2003). Compared to stomach contents that are a snapshot of recently ingested prey, stable isotope analysis of fish muscle can help identifying longer-term niche width and individual specialization (Bearhop et al. 2004). Contrary to stomach content composition, *P. hamrur* showed the smallest isotopic niche width (SEA_c), essentially explained by the smallest carbon sources range exploited by the species. The degree of individual specialization was similar among the three fish species as shown by the absence of statistical difference in mean nearest neighbour distance ($MNND$). *S. crumenophthalmus* however tended to show slightly more important $MNND$ and significantly higher $SDNND$, which indicated less evenness in the distribution of the individuals in the $\delta^{13}C$ - $\delta^{15}N$ niche space.

Trophic diversity and individual specialization can be explained by ontogenetic shift in prey use (Bolnick et al. 2003). The three fish $\delta^{15}N$ values showed positive and significant relationship with fish length, meaning that part of the species niche variation is explained by dietary ontogenetic shift from low to higher trophic level prey. Only *L. kasmira* showed significant increase in $\delta^{13}C$ value with size, and *S. crumenophthalmus*' large CR ($\delta^{13}C$ range) indicated individual specialization on different sources of carbon unexplained by ontogeny. Artificial reefs were constructed at least 300 metres apart from each other and from the natural habitats of the bay to limit fish migration between artificial structures/natural habitats (Tessier 2005a). *L. kasmira* and *P. hamrur* are demersal reef-associated species and as such probably show high fidelity to these artificial reefs. Juveniles *L. kasmira* in natural environments show high site fidelity (Vignon et al. 2008), forming aggregations close to the reef during day and engaging in nocturnal migration away from the reef, but not further than 150 metres in almost every case (Frederick 1997, Friedlander et al. 2002). In contrast, *S. crumenophthalmus* is not reef-obligate and has been shown to exhibit an exploratory behaviour over an array of fish aggrega-

ting devices (FADs) moored in the bay of Saint-Paul (Capello et al. 2012). These were heterogeneous structures like anchored buoys, fishing anchored FADs or wrecks with marker buoys, immersed between the 15 and 50 m isobaths, where *S. crumenophthalmus* was found to visit different artificial structures in one night (Capello et al. 2012). Furthermore, they showed individual specialization in their associative behaviour, with some groups of fish spending more time at some particular FADs. If *S. crumenophthalmus* shows the same individual specialization in the Bay of La Possession (with certain schools of fish showing higher association time with certain structures) and if the artificial reefs/the natural habitats in the Bay of La Possession differ in their baseline isotopic ratios, this could explain the highest individual specialization degree observed in the isotopic niche of the species.

4.4 Resources partitioning

Morisita-Horn index confirmed high dietary overlap between *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus* that shared common important prey resources such as crustacean decapods and stomatopods. Also, no overlap existed between these species and *L. kasmira*'s diet, due to the latter's preference for fish larvae. *P. hamrur* (as well as *L. kasmira*) recruits and is present in the bay only since the immersion of the artificial reefs. These structures consequently appear to bring in competition the formerly present *S. crumenophthalmus* and the new inhabitant, possibly at the expense of *S. crumenophthalmus* since *P. hamrur* shows higher repletion index and thus feeding efficiency. However, *S. crumenophthalmus*' generalist feeding and non reef-obligate character make them supposedly less sensitive to competition risk (Mavuti et al. 2004) as they can adapt their diet and foraging ground.

The measure of isotopic overlap confirmed niche partitioning between *L. kasmira* and the two other species. The higher $\delta^{15}\text{N}$ value of *L. kasmira* reveals that it feeds on prey of higher trophic level, in agreement with the stomach content results since fish usually occupy higher trophic level than crustaceans (e.g. Papiol et al. 2013). Stable isotopes also indicated niche segregation between *P. hamrur* and *S. crumenophthalmus*. Their similar $\delta^{15}\text{N}$ but different $\delta^{13}\text{C}$ values show that they feed on prey of same trophic level but relying on different carbon sources. Interestingly, *S. crumenophthalmus* was enriched in ^{13}C compared to *P. hamrur*, but both fish diets indicate a very low proportion of benthic prey. The most likely explanation for their different $\delta^{13}\text{C}$ values is that the two species feed on the same prey species but in significantly different proportions, which agrees with the diet results. Although 30 samples are usually considered a sufficient sampling size for stomach content studies (Bell and Harmelin-Vivien 1983, Vinson and Budy 2011), the advanced digestion state and differential digestion rate between prey types can prevent detailed description of diet (i.e. at the species level, Hyslop 1980), and lead to differences observed between stomach content and stable isotopes analyses.

The almost null overlap between the three species isotopic niches is however in agreement with the prediction that fish tend to limit trophic niche overlap in prey-poor areas (Zaret and Rand 1971, Schoener 1982, Pianka 1988).

Several case studies support the finding that stable isotopes allow to distinguish niche segregation where stomach content study fail to do so (e.g. Beaudoin et al. 1999, McIntyre et al. 2006). According to Vinson and Budy (2011) stable isotopes would better detect differences in proportions of prey between predators, leading to greater niche segregation than suggested by stomach content observation alone, mostly because they provide information over different temporal scales. The distinct isotopic compositions of the three fish species clearly points to different sources, while similar isotopic compositions do not necessarily mean that consumers used the same source. Stable isotopes thus provided here extra information otherwise missed if we only had used stomach content data.

Finally, it appears that competition for food is low between the study species, and this is likely due to their opportunistic feeding behavior. This suggests that the artificial reefs might act as producers of biomass, by providing additional habitats in the Bay of La Possession that increase the settlement of new recruits for *P. hamrur* and *L. kasmira* (Tessier 2005b) and by giving them access to food sources.

Acknowledgements — The authors thank E Evariste, AJ Bazin, A Leduc, R Loublier for laboratory work, the “Dodo Palmé” scuba diving club, the fishermen F Payet and C Delmas, M Pinault and S Bollard (ARVAM-PARETO), and T and S Rungassamy for fieldwork. This study was financially supported by Reunion Island Regional Council (Programmes Annuels 2008), Reunion Island University (RECOPIC project), and the European project RUN Sea Science (FP7-Capacities). C Mablouké benefits from a PhD grant from Reunion Island Regional Council and the European Social Fund. Stable isotope analyses were performed under the supervision of J Lanham at the Stable Light Isotope Laboratory, University of Cape Town.

References

- Abdurahiman KP, Nayak TH, Zacharia PU, Mohamed KS. 2010. Trophic organisation and predator-prey interactions among commercially exploited demersal finfishes in the coastal waters of the southeastern Arabian Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87: 601-610.
- Ahyong ST, Lowry JK. 2001. Stomatopoda: Families. Version 1: 1 September 2001. Available at <http://www.crustacea.net> [accessed 8 January 2013].
- Arrington DA, Winemiller KO, Loftus WF, Akin S. 2002. How often do fishes « run on empty »? *Ecology* 83: 2145-2151.
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, MacLeod H. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73: 1007-1012.
- 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.
- Bell JD, Harmelin-Vivien ML. 1983. Fish fauna of French Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. 2: Feeding habits. *Tethys* 11: 1-14.
- Beukers-Stewart BD, Jones GP. 2004. The influence of prey abundance on the feeding ecology of two piscivorous species of coral reef fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 299: 155-184.
- Bohnsack JA, Sutherland DL. 1985. Artificial reef research: a review with recommendations for future priorities. *Bulletin of Marine Science* 37: 11-39.
- Bolnick DI, Svanback R, Araujo MS, Persson L. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 10075-10079.
- Bolnick DI, Svanback R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161: 1-28.
- Bolnick DI, Yang LH, Fordyce JA, Davis JM, Svanback R. 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* 83: 2936-2941.
- Bourmaud CAF, Abou-dane A, Boissier P, Leclerc L, Mirault E, Pennober G. 2005. Coastal and marine biodiversity of La Réunion. *Indian Journal of Marine Sciences* 34: 98-103.
- Bowen SH, Lutz EV, Ahlgren MO. 1995. Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. *Ecology* 76: 899-907.
- Bowen S. 1996. Quantitative description of the diet. In: Murphy BR, Willis DW (eds), *Fisheries techniques (2nd edn)*. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society. pp 513-532.

- Brett JR, Groves TDD. 1979. Physiological energetics. In: Hoar WS, Randall DJ, Brett JR (eds), *Fish physiology Vol. VIII, Bioenergetics and growth*. New-York: Academic Press. pp 279-352.
- Capello M, Soria M, Cotel P, Potin G, Dagorn L, Fr-on P. 2012. The heterogeneous spatial and temporal patterns of behavior of small pelagic fish in an array of Fish Aggregating Devices (FADs). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 430-431: 56-62.
- Chisholm BS, Nelson DE, Hobson KA, Schwarcs HP, Knyf M. 1983. Carbon isotope measurement techniques for bone collagen: notes for the archaeologist. *Journal of Archaeological Science* 10: 335-360.
- Church MR, Ebersole JL, Rensmeyer KM, Couture RB, Barlows FT, Noakes DLG. 2009. Mucus: a new tissue fraction for rapid determination of fish diet switching using stable isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 66: 1-5.
- Davenport SR, Bax NJ. 2002. A trophic study of a marine ecosystem off southeastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 59: 514-530.
- DeFelice RC, Parrish JD. 2003. Importance of benthic prey for fishes in coral reef-associated sediments. *Pacific Science* 57: 359-384.
- Elsdon TS, Ayvazian S, McMahon KW. 2010. Experimental evaluation of stable isotope fractionation in fish muscle and otoliths. *Marine Ecology Progress Series* 408: 195-205.
- France RL. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series* 124: 307-312.
- Frederick JL. 1997. Post-settlement movement of coral reef fishes and bias in survival estimates. *Marine Ecology Progress Series* 150: 65-74.
- Friedlander A, Parrish J, DeFelice R. 2002. *Ecology of the introduced snapper Lutjanus kasmira* (Forsskal) in the reef fish assemblage of a Hawaiian bay. *Journal of Fish Biology* 60: 28-48.
- Garrison LP, Link JS. 2000. Dietary guild structure of the fish community in the Northeast United States continental shelf ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 202: 231-240.
- Giraudoux P. 2012. pgirmess: Data analysis in ecology. R package version 1.5.6. Available at <http://cran.r-project.org/web/packages/pgirmess/index.html> [accessed 5 January 2013].
- Graham BS, Grubbs D, Holland K, Popp BN. 2007. A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Marine Biology* 150: 647-658.
- Guelinckx J, Maes J, Driessche PVD, Geysen B, Dehairs FA, Ollevier FP. 2007. Changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in different tissues of juvenile sand goby *Pomatoschistus minutus*: a laboratory diet-switch experiments. *Marine Ecology Progress Series* 341: 205-215.
- Harrigan P, Zieman JC, Macko SA. 1989. The base of nutritional support for the gray snapper

(*Lutjanus griseus*): an evaluation based on a combined stomach content and stable isotope analysis. *Bulletin of Marine Science* 44: 65-77.

Hecky RE, Hesslein RH. 1995. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *Journal of the North American Benthological Society* 14: 631-653.

Hiatt RW, Strasburg DW. 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecological Monographs* 30: 65-127.

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.

Horn H. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *American Naturalist* 100: 419-424.

Hyslop EJ. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.

Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80: 595-602.

Jackson MC, Donohue I, Jackson AL, Britton JR, Harper DM, Grey J. 2012. Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology. *Plos ONE* 7: e31757.

Jones GP. 1987. Competitive interactions among adults and juveniles in a coral reef fish. *Ecology* 68: 1534-1547.

Kawamoto PY. 1973. Management investigation of the akule or bigeye scad, *Trachuroops crumenophthalmus* (Bloch). Report No. H-4-r. Hawaii Department of Fish and Game.

Kizhakudan SJ, Zala MS. 2006. Dynamics of *Priacanthus hamrur* (Forsskal) exploited off Saurashtra coast. *Indian Journal of Fisheries* 53: 409-416.

Krogdahl A, Hemre GI, Mommsen TP. 2005. Carbohydrates in fish nutrition: digestion and absorption in postlarval stages. *Aquaculture Nutrition* 11: 103-122.

Layman CA, Arrington DA, Montana CG, Post DM. 2007. Can stable isotopes ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88: 42-48.

Mavuti KM, Nyunja JA, Wakwabi EO. 2004. Trophic ecology of some common juvenile fish species in Mtwapa Creek, Kenya. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 3: 179-187.

McIntyre JK, Beauchamp DA, Mazur MM, Overman NC. 2006. Ontogenetic trophic interactions and benthopelagic coupling in Lake Washington: evidence from stable isotopes and diet analysis. *Transactions of the American Fisheries Society* 135: 1312-1328.

Oda DK, Parrish JD. 1981. *Ecology of commercial snappers and groupers introduced to Hawaiian reefs*. In: Gomez ED and Birkeland CE and Buddemeier RW and Johannes RE and Marsh JA Jr. and Tsuda RT (eds), *The reef and man. Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium Vol. 1*. Quezon City, Philippines: Marine Sciences Center, University of the Philippines. pp 59-67.

Papiol V, Cartes JE, Fanelli E, Rumolo P. 2013. Food web structure and seasonality of slope megafauna in the NW Mediterranean elucidated by stable isotopes: relationship with available food sources. *Journal of Sea Research* 77: 53-69.

Parnell A, Jackson A. 2011. SIAR: Stable isotope analysis in R. R package version 4.1.3. Available at <http://cran.r-project.org/web/packages/siar/index.html> [accessed 5 September 2012]

Perga ME, Gerdeaux D. 2005. « Are fish what they eat » all year round? *Oecologia* 144: 598-606.

Philip KP. 1998. Food and feeding habits of *Priacanthus hamrur* (Forsskal) from the upper east coast. *Bulletin of Fisheries Survey of India* 26: 12-25.

Pianka E. 1988. *Evolutionary ecology*, Harper and Row, New York.

Pinault M. 2010. Rapport annuel 2009 de suivi scientifique des récifs artificiels de La Possession, Le Port et St-Leu. Suivi de la faune ichthyologique et de l'intégrité structurelle des récifs artificiels. Technical report. PARETO, ARVAM.

Pinault M, Nicet JB. 2007. Suivi scientifique des récifs Artificiels de la Baie de la Possession. Rapport annuel 2006. Technical report. PARETO, ARVAM.

Pinault M, Nicet JB. 2008. Suivi scientifique des récifs artificiels de la Baie de La Possession. Rapport final. Bilan de 5 ans de suivi scientifique. Technical report. PARETO, ARVAM.

Pinnegar JK, Polunin NVC. 2000. Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia* 122: 399-409.

Post DM, Layman CA, Arrington DA, Takimoto G, Quattrochi J, Montana CG. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152: 179-189.

Premalatha P. 1997. On the fishery and biology of *Priacanthus hamrur* Forsskal along the southwest coast of India. *Indian Journal of Fisheries* 44: 265-270.

Quevedo M, Svanback R, Eklov P. 2009. Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology* 90: 2263-2274.

Randall JE, Brock VE. 1960. Observations on the ecology of Epinepheline and Lutjanid fishes of the Society Islands, with emphasis on food habits. *Transactions of the American Fisheries Society* 89: 9-16.

Rangarajan K. 1970. Food and feeding habits of the snapper, *Lutjanus kasmira* (Forsk.) from the

Andaman Sea. *Indian Journal of Fisheries* 17: 43-52.

Rangarajan K. 1971. Maturity and spawning of the snapper, *Lutjanus kasmira* (Forsk.) from the Andaman Sea. *Indian Journal of Fisheries* 18: 114-125.

Reshetnikov YS, Claro R, Silva A. 1972. The pattern of feeding and the rate of digestion in some tropical predatory fish. *Journal of Ichthyology* 12: 818-824.

Roos D, Roux O, Conand F. 2007. Notes on the biology of the bigeye scad, *Selar crumenophthalmus* (Carangidae) around Reunion Island, southwest Indian Ocean. *Scientia Marina* 71: 137-144.

Roughgarden J. 1972. Evolution of niche width. *American Naturalist* 106: 683-718.

Roughgarden J. 1979. Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction, Macmillan, New York, USA.

Roux O, Conand F. 2000. Feeding habits of the bigeye scad, *Selar crumenophthalmus* (Carangidae), in La Reunion Island waters (south-western Indian Ocean). *Cybiurn* 24: 173-179.

Schoener TW. 1982. The controversy over interspecific competition: despite spirited criticism, competition continues to occupy a major domain in ecological thought. *American Scientist* 90: 586-595.

Sivakami S, Raje SG, Khan MF, Shobha JK, Vivekanandan E, Rajkumar U. 2001. Fishery and biology of *Priacanthus hamrur* (Forsskal) along the Indian coast. *Indian Journal of Fisheries* 48: 277-289.

Svanback R, Bolnick DI. 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society* 274: 839-844.

Szedlmayer ST. 2007. An evaluation of the benefits of artificial habitats for red snapper, *Lutjanus campechanus*, in the northeast Gulf of Mexico. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fishery Institute* 59: 223-230.

Tessier E. 2005a. Dynamique des peuplements ichthyologiques associés aux récifs artificiels - Ile de la Réunion (ouest de l'océan Indien) - Implication dans la gestion des p-cheres c-ti-res. PhD thesis, University of La Réunion, France.

Tessier E. 2005b. Les peuplements ichthyologiques des récifs artificiels de la baie de la Possession. Mars 2003 - Mars 2005. Rapport final. Technical report. CRPMEM, Reunion Island.

Troadec R. 1991. Courantologie et sédimentologie des Baies de Saint-Paul et de La Possession - Ile de La Réunion. PhD thesis, University of Aix Marseille II, University of La Réunion, France.

Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist* 99: 377-377.

Vander Zanden MJ, Rasmussen JB. 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: impli-

cations for aquatic food web studies. *Limnology and oceanography* 46: 2061-2066.

Vignon M, Morat F, Galzin R, Sasal P. 2008. Evidence for spatial limitation of the bluestripe snapper *Lutjanus kasmira* in French Polynesia from parasite and otolith shape analysis. *Journal of Fish Biology* 73: 2305-2320.

Vinson MR, Budy P. 2011. Sources of variability and comparability between salmonid stomach contents and isotopic analyses: study design lessons and recommendations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 68: 137-151.

Ward AJW, Webster MM, Hart PJB. 2006. Intraspecific food competition in fishes. *Fish and Fisheries* 7: 231-261.

Zaret TM, Rand AS. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52: 336-342.

Mablouké et al., *en préparation*

Coastal fish record changes in baseline nitrogen stable isotope ratios in the southwest Indian Ocean

Cécile Mablouké^{1*}, Sébastien Jaquemet^{1,2}, Sven Kaehler³

¹ *Université de La Réunion, Laboratoire ECOMAR FRE 3560 (CNRS/INEE/UR), 15 Avenue René Cassin, CS 92003, 97744 Saint-Denis Cedex 09, France*

² *IRD, UMR 212 EME (IRD/IFREMER/UM2), Botany Department, Rhodes University, PO Box 94, Grahamstown 6140, South Africa*

³ *IsoEnvironmental Lab, Botany Department, Rhodes University, PO Box 94, Grahamstown 6140, South Africa*

* *Corresponding author, e-mail: mablouke.cec@gmail.com*

1 Introduction

Stable isotope composition (mainly carbon and nitrogen) of consumers and prey tissues has proven to be a valuable tool to examine the trophic relationships and transfer of organic matter along food chains (Michener & Kaufman 2007). At local spatial scale, nitrogen and carbon isotopic ratios are enriched in heavy isotopes between predator and prey because of isotopic fractionation during assimilation and protein synthesis and/or the excretion of isotopically light isotope (Minagawa & Wada 1984, Michener & Kaufman 2007). At larger scale (100's km), oceanographic processes can affect the isotopic composition of primary producers. Indeed, marine primary producers $\delta^{15}\text{N}$ values vary according to the predominant source of nitrogen used (i.e. ammonium, nitrate, N_2) and thus according to the dominant form of nitrogen cycling in a given oceanographic region (Owens 1987). In oxygen minimum zones (Eastern Tropical Pacific Ocean, Arabian Sea), denitrification processes in the water column produce the largest known nitrogen isotope fractionation and increase the $\delta^{15}\text{N}$ of the produced NO_3^- (Mariotti et al. 1981, Owens 1987) by up to 25‰ (Brandes et al. 1998). This ^{15}N -enriched NO_3^- is believed to cause enrichment in the $\delta^{15}\text{N}$ values of sea surface particular organic matter (POM) due to vertical mixing of the water column and subsequent upwelling of nutrients (Liu & Kaplan 1989, Brandes et al. 1998). On the contrary, because dissolved N_2 has a low $\delta^{15}\text{N}$ value (~ 0.6 , Karl et al. 2002) and because there is only modest fractionation during N_2 -fixation (Carpenter et al. 1997), diazotrophy generates primary production with relatively low $\delta^{15}\text{N}$ values (Saino & Hattori 1987, Carpenter et al. 1997) in areas where N_2 -fixation prevails like in North Pacific subtropical gyre and the Sargasso Sea (Saino & Hattori 1987, Carpenter et al. 1997, Karl et al. 2002). Finally, although most terrestrial nitrogen comes from atmospheric N_2 -fixation, continental nitrogen inputs to coastal areas are not well characterized as they depend on the level of anthropic activity (Cabana & Rasmussen 1996) and nitrogen transformations (i.e. nitrification, denitrification, NH_3 volatilization) in the catchment (Heaton 1986). Nutrient availability and isotopic fractionation during nutrient uptake are also of major importance in defining primary producers $\delta^{15}\text{N}$ values (Savoie et al. 2003). The existence of an inverse relationship between NO_3^- depletion (utilization) by primary producers and $\delta^{15}\text{N}$ values of near-surface phytoplankton has been demonstrated both in space (e.g. Altabet & François 1994, Mino et al. 2002), and time (e.g. Goering et al. 1990, Altabet et al. 1991, Savoie et al. 2003). For example, at higher latitudes, the vertical mixing of water facilitates nitrate transfer from deeper layers to the euphotic zone, which enhances uptake by primary producers as nitrate concentration increases. Phytoplankton nitrate uptake in these environments is however saturated at high concentration due to low light intensity (Takai et al. 2000) and/or lack of trace elements, leading to characteristically low $\delta^{15}\text{N}$ values compared to subtropical areas (Altabet & François 1994, Mino et al. 2002).

The carbon isotopic composition of marine primary producers is primarily determined by the isotopic composition of the source of dissolved inorganic carbon (DIC, François et al. 1993), DIC uptake mechanism (Burkhardt et al. 1999, Tortell et al. 2000), DIC cellular demand and thus by extension growth rate and sea surface temperature (Rau et al. 1982, François et al. 1993, Goericke & Fry 1994), variation in aeration surrounding algae caused by turbulence (France 1995), and by cell size, geometry and growth rate (Popp et al. 1998). As a result, the baseline carbon composition becomes ^{13}C -enriched from pelagic to benthic compartments (France 1995), and from oceanic to coastal waters (Hobson et al. 1994, Cherel & Hobson 2007). At the scale of oceanic basin, marine phytoplankton $\delta^{13}\text{C}$ values are ^{13}C -depleted in polar regions compared to subtropical areas (Rau et al. 1982, François et al. 1993, Goericke & Fry 1994). This phenomenon has been explained by the water temperature (Fontugne & Duplessy 1981), the CO_2 concentration in the water, which is temperature-dependent (François et al. 1993), and the phytoplankton growth rate (Popp et al. 1998).

The effects of distinct carbon and nitrogen sources and cycling processes on baseline isotopic compositions penetrate trophic web and reflect in the tissues of higher trophic levels organisms (e.g. Takai et al. 2000, Kohler et al. 2011). These patterns in baseline stable isotopes composition are named isoscapes (Graham et al. 2010). These isoscapes, in addition to giving information about processes at the base of the trophic webs according to the geographic position, are useful to monitor movements of individuals that migrate between isotopically distinct food webs (Hobson 1999). It is thus relevant to accurately identify the natural isotopic patterns in the marine environment and understand the processes leading to them (Hobson 1999).

In the western Indian Ocean, Ménard et al. (2007) showed the existence of a relationship between latitude and stable isotope composition of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and swordfish (*Xiphias gladius*) muscles. Both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values increased from south to north in the Mozambique Channel, with $\delta^{15}\text{N}$ values showing more pronounced changes, and these were attributed to the effect of oceanographic processes at the base of the food webs (Ménard et al. 2007).

Since they are mostly reef-obligate species, coastal demersal fish do not undertake large migration away from reefs (contrary to pelagic species like tuna and swordfish). Thus, they should record changes in local isotopic composition of the primary producers between oceanic regions. Furthermore, they thrive at the interface between continental and marine zones and as such they are likely to register changes in baseline stable isotope composition affected by coastal phenomenon like river discharge. In the present study, demersal fish were sampled in the southwestern Indian Ocean (in the Mozambique Channel and along the Mascarene Plateau) to investigate whether the latitudinal changes observed in the stable isotopes ratios in large pelagic fish of the region (Ménard et al. 2007) are recorded in coastal

fish species. We also investigated the importance of fish length and sampling depth (when data were available) in driving the observed changes in stable isotopes composition.

2 Methods

2.1 Samples collection and treatment

Lutjanus kasmira, *Myripristis berndti* and *Epinephelus merra* were opportunistically collected or bought to local fishermen on different islands of the Mozambique Channel (Moheli, Grande Comore, Mayotte, Glorieuse, Europa, Geysier, Juan de Nova), in Madagascar (Sainte-Marie island, Nosy Be, Tulear) and along the Mascarene Plateau (the Seychelles, the Banks of Saya de Malha and Nazareth, Rodrigues and Reunion Islands) from 2007 to 2010 (Fig. B.1). The other fish species were collected during oceanographic cruises carried out along the coast of Madagascar and on the Mascarene Plateau aboard the Dr. Fridtjof Nansen fishery research vessel in 2008 and 2009 (Fig. B.1). For all fish, total length (*TL*) was measured to the nearest 1 mm and the geographic coordinates of the sampling site were taken. Also, for the fish sampled aboard the Dr. Fridtjof Nansen, depth at which fish were caught was registered.

Dorsal white muscle tissues were cut from fish collected aboard the Dr. Fridtjof Nansen, and immediately oven-dried for 24h at 60°C. Dorsal white muscle tissues were also cut from the fish bought with local fishermen. For practical reasons, these samples were preserved in alcohol until further laboratory treatment and then were oven-dried for 24h at 60°C.

All dorsal muscle samples were ground into a fine and homogeneous powder before being analysed for carbon and nitrogen isotopic composition using a Europa Scientific 20/20 isotope ratio mass spectrometer interfaced to an ANCA-SL elemental analyser (continuous flow EA-IRMS). Carbon and nitrogen isotopic ratios are expressed in delta notation in per mil (‰), relative to the levels of ¹³C in Pee Dee Belemnite standard and ¹⁵N in atmospheric N₂, and calculated according to the following equation:

$$\delta X = (R_{\text{sample}} \times R_{\text{standard}}^{-1} - 1) \times 1000$$

where X is ¹³C or ¹⁵N and R represents the ¹³C/12C or ¹⁵N/14N ratio. Repeated measurements of an internal standard exhibited a precision of ± 0.05‰ for δ¹³C and ± 0.09‰ for δ¹⁵N.

As lipids are depleted in ¹³C relative to other tissue components (De Niro & Epstein 1977), the variation of lipid content among fish individual muscles can affect δ¹³C values and thus ecological interpretations (Post et al. 2007). The δ¹³C values of fish muscle tissues were normalized for lipid

content according to the mathematical normalization equation developed by Post et al. (2007) when fish C:N ratio > 3.5, indicating a high lipid content (Post et al. 2007).

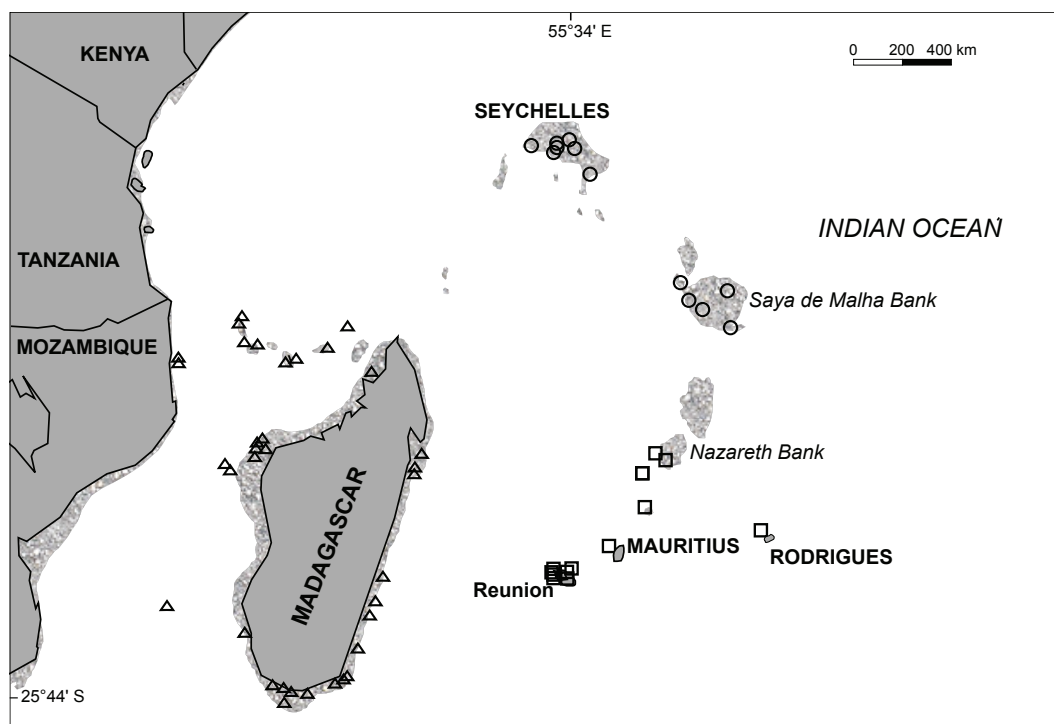


Fig. B.1 – Map of the Western Indian Ocean showing study stations at which fish were sampled. Each province is represented by a different symbol: ○ MONS (Indian Ocean Monsoon gyre), □ ISSG (Indian Ocean South Subtropical Gyre) and △ EAFR (East Africa Coastal province).

2.2 Data analysis

Although fish were collected in different years and seasons, data were too unbalanced to investigate these effects in the present study. Consequently, all samples were analysed together.

Forward stepwise multiple linear regressions were made to investigate how fish isotopic compositions correlated with latitude, TL and depth when the latter was measured. Because *L. kasmira* shows ontogenetic changes in nitrogen composition (Mablouké, unpublished data), the $\delta^{15}N$ values of fish collected for the present study were corrected based on the relationship observed between $\delta^{15}N$ values and TL of *L. kasmira* previously collected for the purpose of another study in the Bay of La Possession, Reunion Island ($n = 81$ samples).

The level of significance was established at $p < 0.05$ for all statistical tests. All statistics were performed using R (R Development Core Team, www.r-project.org).

3 Results

Eight species and a total of 444 samples were analysed for stable isotopes composition (Tab. B.1).

Considering all species, $\delta^{15}\text{N}$ values ranged between 8.7‰ (*E. merra*) and 14.0‰ (*Saurida undosquamis*) and $\delta^{13}\text{C}$ values between -19.1‰ (*Dascyllus trimaculatus*) and -9.8‰ (*L. kasmira*) (Tab. B.1). $\delta^{15}\text{N}$ ranges within species varied between 2.0‰ (*D. trimaculatus*) and 4.1‰ (*L. kasmira*) (Tab. B.1). $\delta^{13}\text{C}$ ranges within species tended to be larger than $\delta^{15}\text{N}$ ranges and varied between 1.1‰ (*E. merra*) and 8.6‰ (*L. kasmira*) (Tab. B.1).

Tab. B.1 – Range and mean (\pm SD) latitude, total length (*TL*), $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ for each fish species.

Espèce	<i>n</i>		Latitude (°N)	<i>LT</i> (mm)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	15	min ; max	-25.6 ; -4.6	65 ; 141	10.22 ; 12.19	-19.12 ; -12.19
		mean \pm SD	-17.92 \pm 7.15	107.31 \pm 21.87	11.42 \pm 0.67	-18.37 \pm 0.54
<i>Epinephelus merra</i>	77	min ; max	-22.3 ; -4.6	100 ; 320	8.69 ; 13.2	-14.28 ; -13.2
		mean \pm SD	-14.17 \pm 4.88	172.47 \pm 38.80	10.15 \pm 1.06	-12.27 \pm 1.43
<i>Gymnocranius griseus</i>	12	min ; max	-21.2 ; -4.9	186 ; 375	9.83 ; 13.37	-17.74 ; -13.37
		mean \pm SD	-12.54 \pm 7.44	249.00 \pm 63.50	11.79 \pm 1.27	-16.51 \pm 0.83
<i>Lutjanus kasmira</i>	194	min ; max	-23.3 ; -4.6	80 ; 290	8.88 ; 12.95	-18.39 ; -9.77
		mean \pm SD	-15.60 \pm 5.07	184.34 \pm 42.90	10.81 \pm 1.02	-14.50 \pm 2.11
<i>Myripristis berndti</i>	67	min ; max	-22.3 ; -11.3	90 ; 261	9.09 ; 12.21	-18.16 ; -12.21
		mean \pm SD	-16.16 \pm 4.19	181.39 \pm 34.14	10.91 \pm 0.65	-16.72 \pm 1.21
<i>Parupeneus macronema</i>	27	min ; max	-25.6 ; -4.6	108 ; 182	9.48 ; 12.57	-18.64 ; -12.57
		mean \pm SD	-17.03 \pm 5.57	147.92 \pm 21.27	11.09 \pm 0.84	-17.37 \pm 0.87
<i>Saurida undosquamis</i>	19	min ; max	-25.4 ; -10.2	166 ; 480	10.48 ; 13.97	-18.2 ; -13.97
		mean \pm SD	-18.35 \pm 6.87	264.53 \pm 77.47	11.90 \pm 0.94	-17.37 \pm 0.41
<i>Upeneus moluccensis</i>	33	min ; max	-25.1 ; -4.4	70 ; 302	8.74 ; 12.77	-18.88 ; -12.77
		mean \pm SD	-16.00 \pm 6.05	150.09 \pm 45.47	10.40 \pm 1.09	-17.83 \pm 0.50

The latitude explained part of the variation in $\delta^{15}\text{N}$ values in 6 out of the 8 species (Tab. B.2; Fig. B.2). For *D. trimaculatus*, *L. kasmira*, *M. berndti* and *P. macronema*, the latitude was the only variable explaining significant changes in $\delta^{15}\text{N}$ values (Tab. B.2). However, latitude explained less than half of the variability (between 15.5% of the variability for *M. berndti* and 40.4% for *P. macronema*), apart from *D. trimaculatus* for which 57.4% of the variation was explained by latitude (Tab. B.2),

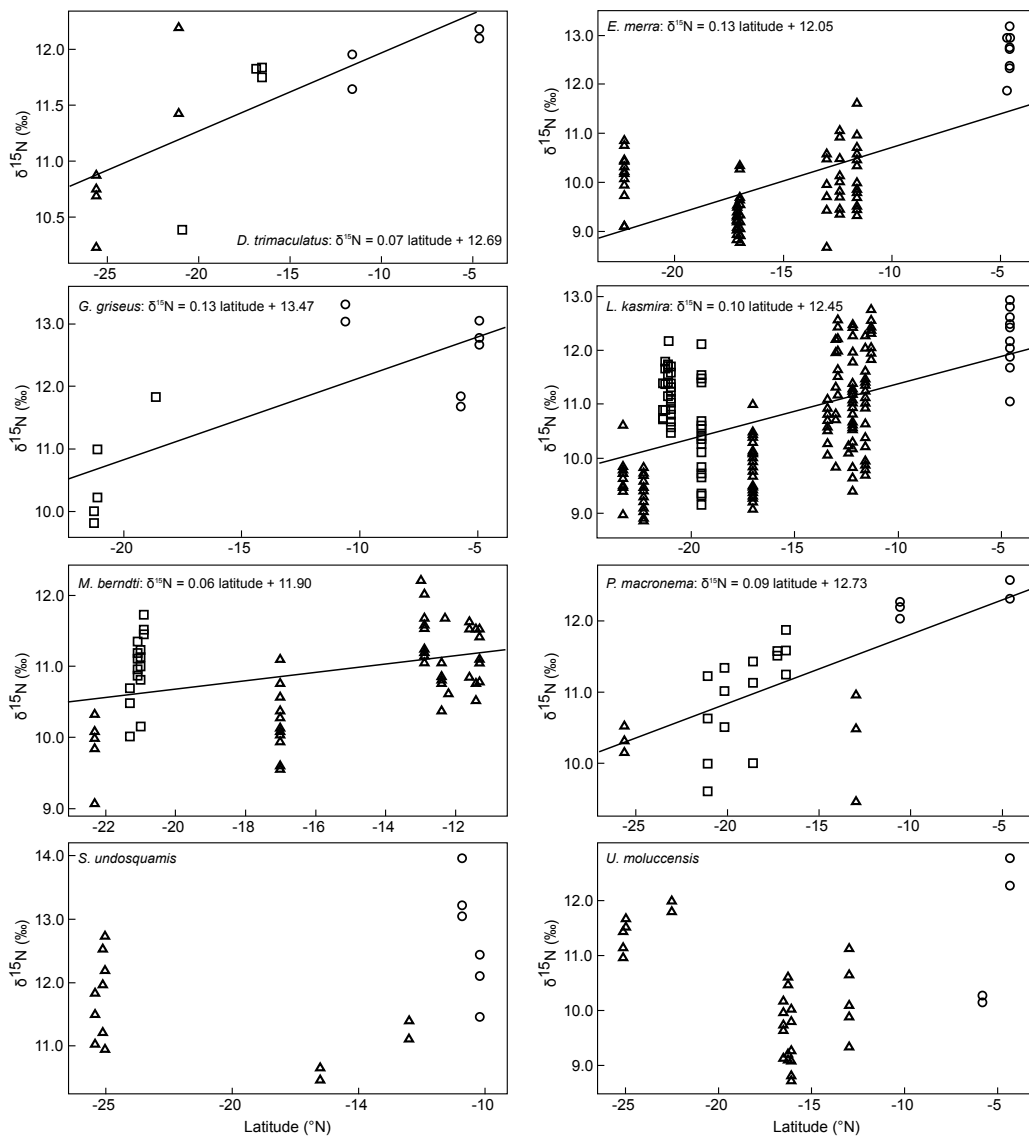


Fig. B.2 – Fish species $\delta^{15}\text{N}$ as a function of latitude. Each province is represented by a different symbol: \circ MONS (Indian Ocean Monsoon gyre), \square ISSG (Indian Ocean South Subtropical Gyre) and \triangle EAFR (East Africa Coastal province).

suggesting that other factors that were not measured might play a more important role in driving the $\delta^{15}\text{N}$ values. For *E. merra* and *G. griseus*, the best models combined latitude and *TL* and they explained 44.1% and 83.8% of the variation in the two species $\delta^{15}\text{N}$ values respectively (Tab. B.2; Fig. B.2 and B.3). More precisely, latitude accounted for 37.6% of the variance for *E. merra* and *TL* accounted only for 6.5%, while for *G. griseus* latitude explained 62.6% and *TL* explained 21.1% of the variance (Tab. B.2). *S. undosquamis*' $\delta^{15}\text{N}$ values were driven only by *TL*, which explained 59.0% of the variance (Tab. B.2; Fig. B.3). Finally, depth was the only independent variable that had an effect

on $\delta^{15}\text{N}$ values for *U. moluccensis* and accounted for 41.8% of the variance (Tab. B.2; Fig. B.3).

Tab. B.2 – Statistical outputs of multilinear regressions for every study species.

Dependant variable	Species	Independant variable	F	r^2	p
$\delta^{15}\text{N}$	<i>Dascyllus trimaculatus</i> *	Latitude	17.57	0.574	= 0.001
	<i>Epinephelus merra</i>	Latitude	49.80	0.376	< 0.0001
		TL	8.64	0.065	< 0.01
		Modèle	29.22	0.441	< 0.0001
	<i>Gymnocranius griseus</i> *	Latitude	34.74	0.626	< 0.001
		TL	11.72	0.211	< 0.01
		Modèle	23.23	0.838	< 0.001
	<i>Lutjanus kasmira</i>	Latitude	62.79	0.254	< 0.0001
	<i>Myripristis berndti</i>	Latitude	11.93	0.155	< 0.001
	<i>Parupeneus macronema</i> *	Latitude	16.92	0.404	< 0.001
	<i>Saurida undosquamis</i> *	TL	24.44	0.590	= 0.0001
	<i>Upeneus moluccensis</i> *	Depth	22.24	0.418	< 0.0001
$\delta^{13}\text{C}$	<i>Dascyllus trimaculatus</i> *	TL	5.36	0.328	< 0.05
	<i>Epinephelus merra</i>	none	–	–	–
	<i>Gymnocranius griseus</i> *	TL	12.29	0.551	< 0.01
	<i>Lutjanus kasmira</i>	none	–	–	–
	<i>Myripristis berndti</i>	none	–	–	–
	<i>Parupeneus macronema</i> *	Depth	34.63	0.634	< 0.0001
	<i>Saurida undosquamis</i> *	TL	20.02	0.541	< 0.001
	<i>Upeneus moluccensis</i> *	Depth	6.38	0.171	= 0.01

*Species for which depth was measured.

Latitude was never significant for $\delta^{13}\text{C}$. *TL* was the only independent variable for *D. trimaculatus* (32.8%), *G. griseus* (55.1%) and *S. undosquamis* (54.1%) $\delta^{13}\text{C}$ (Tab. B.2; Fig. B.4). Depth was a significant independent variable for *P. macronema* and *U. moluccensis*, and explained 63.4% and 17.1% of the variance respectively (Tab. B.2; Fig. B.4), while no variable was significantly linked to $\delta^{13}\text{C}$ values for *G. griseus*, *L. kasmira* and *M. berndti*.

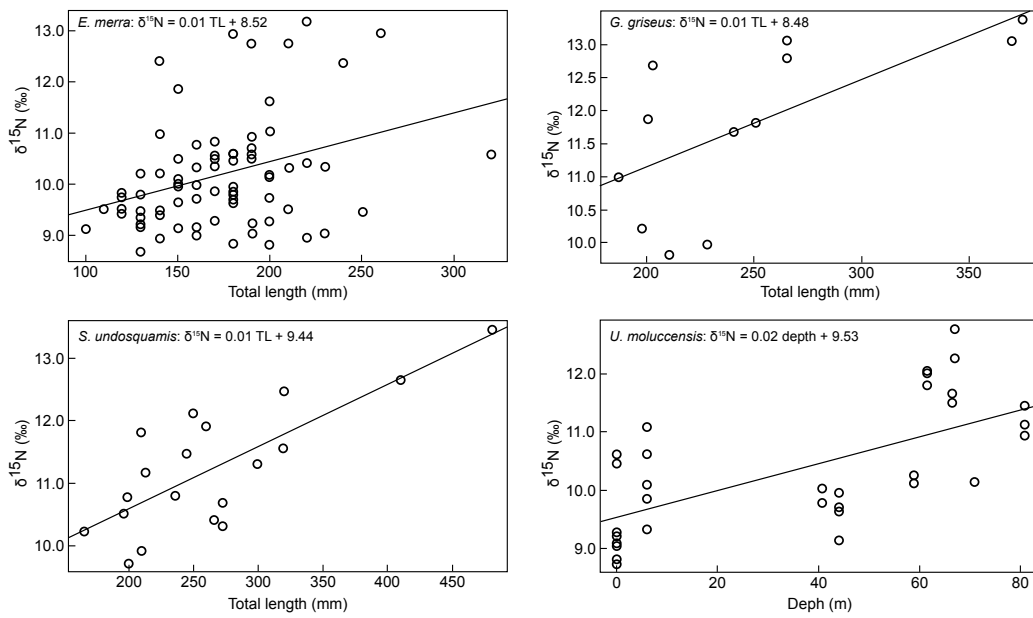


Fig. B.3 – Fish species $\delta^{15}\text{N}$ as a function of TL (*Epinephelus merra*, *Gymnocranius griseus*, *Saurida undosquamis*) and depth (*Upeneus moluccensis*).

4 Discussion

4.1 Effect of latitude

A latitudinal gradient in fish $\delta^{15}\text{N}$ values was observed with a northward ^{15}N -enrichment in fish muscle in the western Indian Ocean. For species exhibiting significant correlation between $\delta^{15}\text{N}$ and latitude, the latitudinal effect corresponded to a change of 0.07‰ per 1° (*D. trimaculatus*) to 0.18‰ per 1° (*G. griseus*). Considering all species together, the mean variation was of 0.10‰ per 1° . Ménard et al. (2007) observed similar changes in pelagic fish muscles $\delta^{15}\text{N}$ values in the Mozambique Chanel, with variations of 0.04‰ per 1° for yellowfin tuna and 0.10‰ per 1° for swordfish, although the two studies differed slightly in their latitudinal coverage. In the present study, over the study area, the changes in $\delta^{15}\text{N}$ ranged from 1.5‰ for *D. trimaculatus* to 2.9‰ for *G. griseus*, which correspond to changes of 0.6 to 1.1 trophic levels if we consider a trophic level enrichment of 2.6‰ (Elsdon et al. 2010). Indeed, habitat shifts lead to dietary changes in many fish species (e.g. Hyndes et al. 1997, Szedlmayer & Lee 2004) and the generalist trophic niche exhibited by some of the species sampled in this present study do not disprove a possible change in trophic level between study sites (e.g. *D. trimaculatus*: Frederich et al. 2009, Priyadharsini et al. 2012; *E. merra*: Randall & Brock 1960; *L. kasmira*: Martinez-Andrade 2003). However, the $\delta^{15}\text{N}$ changes recorded in the present study are highly unlikely to be concomitant to trophic level changes, given the regularity of the variations in fish $\delta^{15}\text{N}$ values with latitude (Ménard et al. 2007) and given the number of species showing such

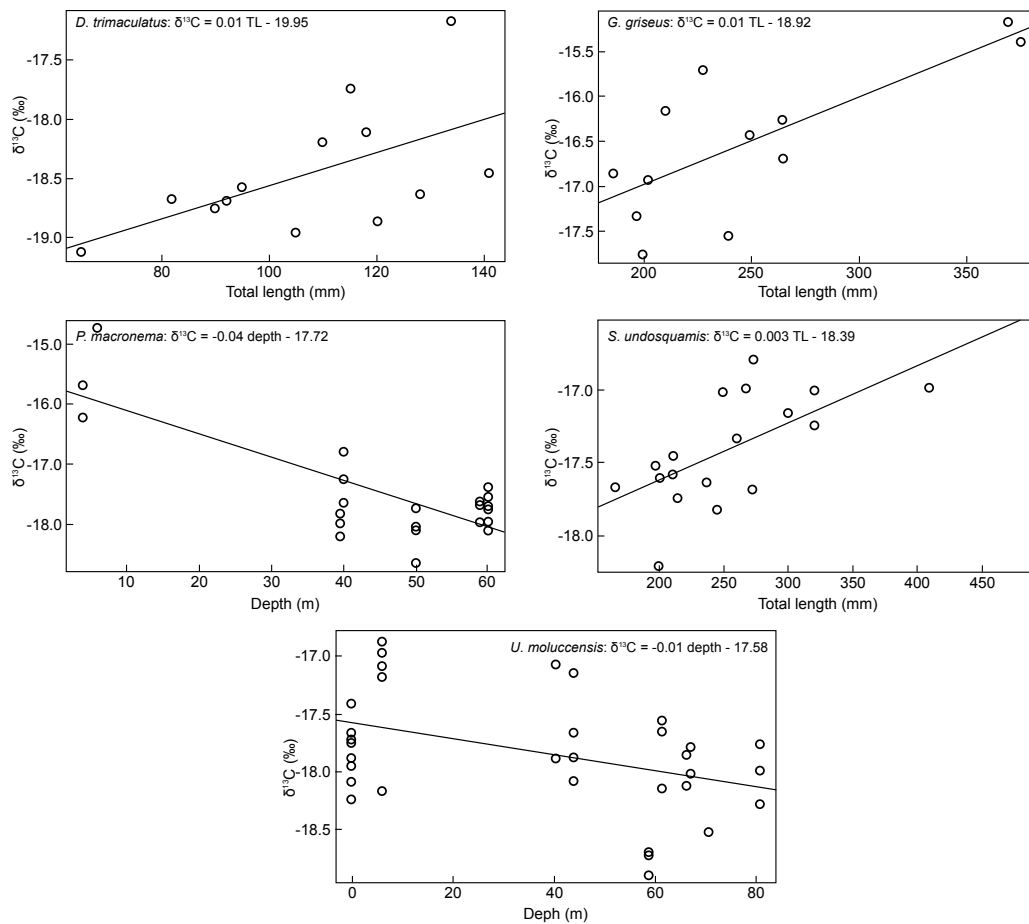


Fig. B.4 – Fish species $\delta^{13}\text{C}$ as a function of TL (*Dascyllus trimaculatus*, *Gymnocranius griseus*, *Saurida undosquamis*) and depth (*Parupeneus macronema*, *Upeneus moluccensis*).

similar trends. Instead, this is most likely due to patterns of oceanographic processes that influence $\delta^{15}\text{N}$ values of primary producers across the Indian Ocean.

The subtropical Indian Ocean gyre is an oligotrophic zone where N_2 -fixation (Gruber & Sarmiento 1997) and/or remineralized NH_4^+ (Dugdale & Wilkerson 1992, Harrison et al. 1996) are believed to sustain most of the primary production. Both these mechanisms yield primary production with relatively low $\delta^{15}\text{N}$ values. On the contrary, strong upwelling regime occurs seasonally along the coasts of Somalia and the Arabian Peninsula (Schott et al. 2002). In the suboxic intermediate waters of the Arabian Sea, denitrification processes leave the remaining nitrate pool enriched in ^{15}N by up to 25% (Brandes et al. 1998). The differences in sources and cycling of nitrogen available for primary production (N_2 -fixation/ NH_4^+ remineralization versus upwelling of denitrified NO_3^-) along the western Indian Ocean produces a northward gradient of ^{15}N -enrichment in primary production $\delta^{15}\text{N}$ that reflects in pelagic fish (Ménard et al. 2007). Although we did not collect enough samples per species to investigate the latitudinal effect over the same area than Ménard et al. (2007), in the present study

it is clear that a gradient of ^{15}N -enrichment from south to north is observed in the Mozambique Channel (Fig. B.2) like in pelagic fish (Ménard et al. 2007), but also along the Mascarene Plateau (*D. trimaculatus*, *G. griseus*, *P. macronema* were mostly caught on the Mascarene Plateau). There are possibly two sources of upwelling in the north of the Mascarene Plateau. The first one occurs between $\sim 5^\circ\text{S} - 15^\circ\text{S}$ and $45^\circ\text{E} - 70^\circ\text{E}$ and is due to Ekman divergence along the northern edge of the predominantly westward flowing South Equatorial Current (SEC) (Schott & McCreary 2001, Schott et al. 2002). Another source of upwelling of nutrient-rich water is caused by the divergence of the SEC when passing through the Mascarene Ridge, each side of the Saya de Malha Bank (Sarma et al. 1990, Galienne et al. 2012). In addition, the eastward retroflexion of the southward flow of the Somalia Current causes eddy upwelling in the retroflexion area during the northeast monsoon, sometimes causing a bloom along the equator that can extend as far east as the Maldives (McClanahan 1988, Longhurst 1998). These upwellings of $^{15}\text{N}\text{-NO}_3^-$ rich water must create a gradient in primary producers $\delta^{15}\text{N}$ values along the Mascarene Plateau, which is transferred through the food chain and reflects in fish muscles isotopic composition.

Between 59°S and 30°S in the southwest Indian Ocean, François et al. (1993) observed a northward ^{13}C -enrichment in POM carbon isotope ratio, with an abrupt increase in ^{13}C at the subtropical convergence. According to them, these changes in POM $\delta^{13}\text{C}$ values are essentially driven by latitudinal change in dissolved CO_2 concentration (François et al. 1993). Similarly in the Mozambique Channel, Ménard et al. (2007) observed an increase in pelagic fish $\delta^{13}\text{C}$ values from south to north. However, the relationship between $\delta^{13}\text{C}$ values and latitude was weak since the gradient of sea surface temperature (which controls CO_2 solubility) is small in this region (Ménard et al. 2007). Phytoplankton higher growth rates in upwelling regions can result in higher $\delta^{13}\text{C}$ values (Graham et al. 2010). Thus, one would expect an increase in POM $\delta^{13}\text{C}$ values in the upwelling region north the Mascarene plateau (described in the previous paragraph), compared to the southern tip of the plateau where nutrient concentration is low. However, such a gradient in $\delta^{13}\text{C}$ values was neither recorded in the samples from the Mozambique Channel nor in those from the Mascarene Plateau. One possible explanation is that, contrary to pelagic fish, demersal fish are likely to include pelagic as well as benthic prey in their diet. Although change in feeding compartment might be occasional, differences in primary producers $\delta^{13}\text{C}$ values between pelagic and benthic compartments can be high (up to 5‰ according to France 1995). In this study, the change of $\delta^{13}\text{C}$ values with latitude over the study area, using the predicted relationship between pelagic fish $\delta^{13}\text{C}$ values and latitude yielded by Ménard et al. (2007), is only of 0.6‰; a value that can be covered by the changes of feeding compartment. Finally, in coastal environments, daily changes of seawater temperature are higher than in offshore ecosystems and this

can lead to higher variations of CO₂ concentration. This would also affect the $\delta^{13}\text{C}$ values of primary producers more than the latitudinal effect.

4.2 Effect of fish length

E. merra, *G. griseus*, *U. moluccensis* and *S. undosquamis* showed significant correlation between $\delta^{15}\text{N}$ values and *TL*. Ontogenetic changes in diet are common in fish (Livingston 1988) and they result from morphological changes, energetic needs as fish growth in size, variations in the prey accessibility and competition pressure for fish undergoing habitat shift (Dahlgren & Eggleston 2000, Nakamura et al. 2012). This generally implies changes in the type of prey they feed on (e.g. Roux & Conand 2000, Cocheret de la Morinière et al. 2003), and thus a possible shift in muscle stable isotope composition with size (e.g. Wells et al. 2008, Kolasinski et al. 2009). Among the study species, only two species did not show correlation between $\delta^{15}\text{N}$ and latitude, one of them being *S. undosquamis*. Interestingly, this species exhibited the strongest relationship between $\delta^{15}\text{N}$ and *TL*.

Significant correlations between $\delta^{13}\text{C}$ and *TL* were also observed for *S. undosquamis*, *G. griseus* and *D. trimaculatus*. $\delta^{13}\text{C}$ changes are usually attributed to changes in feeding habits associated with migration between habitats (Cocheret de la Morinière et al 2003), as $\delta^{13}\text{C}$ allows to track changes in the sources used at the base of the food web (Hecky & Hesslein 1995). In the case of *S. undosquamis* for which the shift in $\delta^{15}\text{N}$ corresponds to an increase of 1.3 trophic level with size, the change in $\delta^{13}\text{C}$ do not seem to be related to a change of habitat however. The $\delta^{13}\text{C}$ change corresponds to an increase of 1.2 trophic level, considering a trophic enrichment factor of 1.3‰ for carbon (Elsdon et al. 2010). Then the change in $\delta^{13}\text{C}$ apparently tracks the change in trophic level more than a shift of habitat. A similar change of trophic level might also explain (at least partly) the relationship observed between *G. griseus*' $\delta^{13}\text{C}$ values and *TL* (corresponding to a shift of 1.3 trophic level according to $\delta^{15}\text{N}$ and 1.0 trophic level according to $\delta^{13}\text{C}$). For *D. trimaculatus* no correlation between $\delta^{15}\text{N}$ and *TL* exists. In Madagascar, no ontogenetic-related change of trophic level was observed for the species (Frederich et al. 2009), and this makes sense as larvae eat pelagic copepods (Sampey et al. 2007) and adults eat mostly zooplankton (Frederich et al. 2009). Pomacentridae have a bipartite life cycle, with a pelagic dispersion phase before juveniles settle down in coral reefs (Frederich & Vandewalle 2011). The ¹³C-enrichment with size is thus probably a record of the transition between open-ocean and coral reefs habitats, which is supported by the relative small size of the *D. trimaculatus* collected. The linearity between $\delta^{13}\text{C}$ and *TL* would then result from the progressive dilution of the carbon isotope composition associated with ontogenetic trophic shift from oceanic to neritic domains.

4.3 Effect of sampling depth

The benthic *U. moluccensis* showed significant ^{15}N -enrichment with depth. Organic matter in the marine sediment is usually derived from particulate organic matter that sinks to the bottom before being totally decomposed. This fast sinking organic matter is ^{15}N -enriched compared to the surface suspended organic matter because of the feeding activities of zooplankton (Checkley & Entzeroth 1985, Altabet 1988) and decomposition processes during sinking that selectively release ^{15}N -depleted dissolved nitrogen (Minagawa & Wada 1984, Saino & Hattori 1987, Lehmann et al. 2002). Then the enrichment in the trophic baseline $\delta^{15}\text{N}$ value likely explains the *U. moluccensis*' ^{15}N -enrichment with depth.

Contrary to what was observed with nitrogen, fish $\delta^{13}\text{C}$ decreased with depth for *P. macronema* and *U. moluccensis*. This can be the consequence of a selective loss of carbohydrates and proteins, which are particularly susceptible to microbial degradation (Lehmann et al. 2002) in the sinking POM as depth increases. It is important to notice that although depth also modifies $\delta^{15}\text{N}$ values, a change in $\delta^{15}\text{N}$ with latitude was recorded in fish, suggesting that the latitudinal effect is stronger than the depth effect. Contrarily, the effect of depth on $\delta^{13}\text{C}$ seems to be stronger than the latitudinal effect and this can be another explanation to the absence of correlation between fish $\delta^{13}\text{C}$ and latitude, as the depth of capture was not available for most of the species.

5 Conclusion

In the present study, significant correlations between $\delta^{15}\text{N}$ and latitude were found in six out of eight coastal fish species. This result conforms to the observations made on large pelagic fish in offshore ecosystems of the southwest Indian Ocean (Ménard et al. 2007). For the two remaining species, changes of $\delta^{15}\text{N}$ with *TL* (*S. undosquamis*) or depth (*U. moluccensis*) likely masked the effect of latitude. Although fish were sampled in different coastal environments, the data set was too unbalanced to test the effect of ecosystems (e.g. coral reefs *versus* mangrove) or other environmental factors (e.g. presence of river) on fish $\delta^{15}\text{N}$ values. However, the significant correlation between fish $\delta^{15}\text{N}$ and latitude suggests that oceanographic processes at large scale (100's km) drive larger changes in the baseline $\delta^{15}\text{N}$ values of coastal ecosystems than local processes. On the other hand, no correlation was found between fish $\delta^{13}\text{C}$ and latitude, which agrees with the fact that changes in isotopes composition were stronger in $\delta^{15}\text{N}$ than in $\delta^{13}\text{C}$ in the subtropical/tropical southwestern Indian Ocean (Ménard et al. 2007). In coastal environment, it appears that latitudinal changes in baseline $\delta^{13}\text{C}$ values are less important than oceanic – neritic or pelagic – benthic gradients. These patterns are related to both

the hydrological conditions and the composition of the communities of primary producers. With the increasing impact of global change on abiotic conditions and biotic assemblages, it will be of interest to evaluate how local and large scale processes could affect the isotopic signal of the baseline in tropical coastal ecosystems and how this will transfer along the food chains to the predators.