



**HAL**  
open science

# Etude de l'influence des îles océaniques sur les écosystèmes hauturiers : contribution à la production océanique et anthropisation du milieu marin

Guillaume Chandelier

► **To cite this version:**

Guillaume Chandelier. Etude de l'influence des îles océaniques sur les écosystèmes hauturiers : contribution à la production océanique et anthropisation du milieu marin. Biodiversité et Ecologie. Université de la Réunion, 2024. Français. NNT : 2024LARE0006 . tel-04925946

**HAL Id: tel-04925946**

**<https://theses.hal.science/tel-04925946v1>**

Submitted on 3 Feb 2025

**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.

Thèse pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de La Réunion

École doctorale des Sciences, Technologies, Santé

**Discipline : Biologie & Écologie marine**

---

# **Étude de l'influence d'une île océanique tropicale sur les écosystèmes marins adjacents : contribution à la production océanique et anthropisation du milieu marin**

---



**Présenté par Guillaume CHANDELIER**

---

## **Composition du Jury**

Frédérique VIARD	Directrice de recherches, CNRS	Rapportrice
Frédéric MÉNARD	Directeur de recherches, IRD	Rapporteur
Stéphanie MANEL	Directrice d'études, EPHE	Examinatrice
Henrich BRUGGEMANN	Professeur, Université de La Réunion	Examineur
Hélène MAGALON	Maîtresse de conférences HDR, Université de La Réunion	Co-directrice
Sébastien JAQUEMET	Professeur, Université de La Réunion	Co-directeur



# PARTENAIRES DE LA THÈSE



*« Le voyage pour moi, ce n'est pas arriver, c'est partir. C'est l'imprévu de la prochaine escale, c'est le désir jamais comblé de connaître sans cesse autre chose, c'est demain, éternellement demain. »*  
*Roland Dorgelès*



## PUBLICATIONS

---

- 1. Chandelier, G.,** Kiszka, J.J., Dulau-Drouot, V., Jean, C., Poirout, T., Estrade, V., Barret, M., Fayan, J., Jaquemet, S., 2023. Isotopic niche partitioning of co-occurring large marine vertebrates around an Indian ocean tropical oceanic island. *Marine Environmental Research* 183, 105835. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105835>
- 2. Chandelier, G.,** Laxenaire, R., Blasco, T., Marsan, S., Montanes, M., Magalon, H., Jaquemet, S., Hydrologic characteristics and nearshore-offshore trends in stable isotope ratios of Particulate Organic Matter around an oceanic island of the subtropical gyre of the Indian Ocean: Contribution to the study of the Island Mass Effect (IME). “ under revision in ‘*Journal of Marine Systems*’.
- 3. Chandelier, G.,** Noel, C., Jaquemet, S., Magalon, H., Functional connectivity among aquatic ecosystems on an oceanic tropical island assessed using eDNA (en preparation).
- 4. Chandelier, G.,** Kiszka, J.J., Jean, C., Che, A., Barret, M., Jaquemet, S., Individual trophic specialization of green (*Chelonia midas*) and hawksbill (*Eretmochelys imbricata*) turtles around a trophic oceanic island (en preparation).

## COMMUNICATIONS ORALES

---

1. Répartition des ressources et interactions trophiques entre les organismes de la mégafaune marine autour d'une île océanique tropicale (séminaire Bioecotrop), UMR ENTROPIE, Université de La Réunion (2021).
2. L'Effet de Masse Insulaire (EMI) et ses conséquences sur le fonctionnement des réseaux trophiques pélagiques (séminaire Bioecotrop), UMR ENTROPIE, Université de La Réunion (2022).
3. Effet de Masse Insulaire (EMI) : mécanismes et impact sur la biodiversité marine (séminaire École Bleue Outre-Mer, 2022).
4. Using eDNA to monitor marine biodiversity (séminaire durant la campagne RESILIENCE, 2022).
5. The ecological importance of marine megafauna in the ecosystems of the southwestern Indian Ocean (séminaire durant la campagne RESILIENCE, 2022).
6. How the Insular Mass Effect influences and supports biological processes via physical mechanisms (séminaire durant la campagne SCRATCH, 2021).

# PARTICIPATION À DES CAMPAGNES OCÉANOGRAPHIQUES

---

**1. ILOARUN** : co-chef de projet pour les campagnes océanographiques autour de l'île de La Réunion (chef de mission : Sébastien Jaquemet, 2020-2023).

**2. La Pérouse 2021** : responsable de l'échantillonnage de l'ADN environnemental (ADNe) sur le mont sous-marin Lapérouse (chef de mission : Jean Gadenne, 2021).

[https://www.antsiva-missions-scientifiques.com/missions\\_vecues/mont-la-perouse-reunion/](https://www.antsiva-missions-scientifiques.com/missions_vecues/mont-la-perouse-reunion/).

**3. SCRATCH** : chef de projet pour l'échantillonnage de l'ADN environnemental et de la matière organique particulaire (MOP) autour des îles Éparses, des Comores et de Mayotte (cheffe de mission : Carole Berthod, 2021).

<https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/18002274/fr/>.

**4. RESILIENCE** : chef de projet pour l'échantillonnage de l'ADN environnemental dans le canal du Mozambique et le long de la côte de l'Afrique du Sud (chef de mission : Jean-François Ternon, 2022).

<https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/18001917/fr/>

**5. École Bleue Outre – cap océan indien (EBO)** : chef de projet chargé de former des étudiants internationaux à l'utilisation du matériel océanographique, aux opérations de laboratoire et au traitement des données (chef de mission : Mathieu Le Corre, 2022).

<https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/18002499/fr/>

**6. IOTA II** : chef de projet en charge de la formation des étudiants de Master aux différentes opérations réalisées lors d'une campagne océanographique (chaluts, CTD, filets manta et plancton,...) (chef de mission : Sébastien Jaquemet, 2022).

<https://campagnes.flotteoceanographique.fr/campagnes/18002026/fr/>

**7. ÉPARSES** : chef de projet en charge des déploiements CTD, de l'échantillonnage d'ADN environnemental et de la matière organique particulaire autour des îles Éparses (cheffe de mission : Hélène Magalon, 2022).

<https://sgc.flotteoceanographique.fr/edition/campagne/preview/18002063?lang=fr>



## **PARTICIPATION À DES WORKSHOPS**

---

**1.** Marine megafauna workshop at Nelson Mandela University (Port Elizabeth – South Africa, 2023) – Oral Presentation: Using eDNA to study the diversity of large marine vertebrates in the Mozambique Channel.

**2.** RESILIENCE Workshop (December 2023) – Oral Presentation: Estimating marine biodiversity within front and eddy structures using a high-throughput sequencing approach (eDNA).

## ACTIVITÉS D'ENCADREMENT

---

1. **Alexandre CHE** : Étude de l'écologie trophique des tortues marines de La Réunion par analyse des isotopes stables : Caractérisation et dépendance des zones d'alimentation, position, redondance et compétition trophique. Master 1 Biodiversité, écologie et évolution, parcours Biodiversité et Écosystèmes Tropicaux – Aquatiques Littoraux Insulaires, Université de La Réunion. Direction : **Guillaume CHANDELIER (UR, UMR ENTROPIE)** et co-encadrement : Sébastien JAQUEMET (UR, UMR ENTROPIE) & Claire JEAN (Kelonia), 46 pp.

2. **Mathias HOARAU** : Étude de la dépendance des tortues vertes et imbriquées, du grand dauphin de l'Indo-Pacifique et du dauphin à long bec de La Réunion à différentes ressources côtières pour leur alimentation. Master 2 Biodiversité, écologie et évolution, parcours Biodiversité et Écosystèmes Tropicaux – Aquatiques Littoraux Insulaires, Université de La Réunion. Direction : Sébastien JAQUEMET (UR, UMR ENTROPIE) et co-encadrement : **Guillaume CHANDELIER (UR, UMR ENTROPIE)**, Claire JEAN (Kelonia), & Violaine DULAU (Globice), 78 pp.

3. **Sarah MARSAN** : Caractérisation de la matière organique particulaire (MOP) des abords de l'île de La Réunion par analyses isotopiques du carbone et de l'azote contribution à l'étude de l'effet d'île. Master 2 Biodiversité, écologie et évolution, parcours Biodiversité et Écosystèmes Tropicaux – Aquatiques Littoraux Insulaires, Université de La Réunion. Direction : Sébastien JAQUEMET (UR, UMR ENTROPIE) et co-encadrement : **Guillaume CHANDELIER (UR, UMR ENTROPIE)** & Thierry BLASCO (LOV), 61 pp.

4. **Éva Toussaint** : Stage de découverte du monde de la recherche dans le cadre de son stage de fin d'études de L3. Direction : **Guillaume CHANDELIER (UR, UMR ENTROPIE)**, 41 pp.

5. **Roméo Denis & Tristan Huget** : Stage de découverte du monde de la recherche, bénévoles durant leur L1. Direction : **Guillaume CHANDELIER (UR, UMR ENTROPIE)** & Florian HOARAU (UR, UMR ENTROPIE).

## ACTIVITÉS D'ÉVALUATION

---

1. Reviewer pour le journal Biodiversity and Conservation.

<https://link.springer.com/journal/10531>

2. Nesting habitats characterizations of the Hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) and the Leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*) at 3 major nesting sites in Martinique. Msc MARRES, Université Côte d'Azur (2021).

3. Climate change & ocean acidification, impact on the composition and structure of *Dicentrarchus labra* microbiota. Msc MARRES, Université Côte d'Azur (2021).

4. Feasibility of a blue carbon financing mechanism for sustainable eco mooring projects on posidonia oceanic meadows. Msc MARRES, Université Côte d'Azur (2021).

5. Common Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) social structure in a fish farm in the Aegean Sea. Msc MARRES, Université Côte d'Azur (2021).

6. Corals facing natural acidification gradient in Nikko Bay: A phenotypical biomarker approach. Msc MARRES, Université Côte d'Azur (2021).

7. Juveniles Hawksbill Behaviour in presence of users in La Saline Lagoon, Reunion Island. Msc MARRES, Université Côte d'Azur (2022).

8. Mediterranean teleost ectoparasites and their associated microbiome. Msc MARRES, Université Côte d'Azur (2022).

# IMPLICATION DANS LE MONTAGE DE PROJETS DE RECHERCHE

---

1. **ILOA-RUN** : Étude du système île-océan-atmosphère à La Réunion. Porteur du projet : Pr. Sébastien Jaquemet, Co-porteurs : **Guillaume Chandelier**, Dr. Emmanuel Cordier & Dr. Rémi Laxenaire.

2. **NEAT** : MicroNekton diversity, distribution and abundance using Environmental DNA, Acoustic and Trawls. Porteur du projet : Dr. Angelee Pavanee Annasawmy, Co-porteurs : **Guillaume Chandelier** & Dr. Arthur Blanluet.

3. **Ecologie trophique des tortues marines à La Réunion**. Porteurs du projet : Claire Jean, Pr. Sébastien Jaquemet & **Guillaume Chandelier**.

4. **L'Océan des Possibles expéditions** : Association à but non lucratif qui a pour but de se rapprocher d'un équilibre subtil où sciences riment avec solutions, apprentissage avec humanisme et navigation avec beauté. L'Océan des Possibles Expéditions souhaite agir sur 4 points complémentaires : rendre plus accessible la formation maritime et scientifique à travers le monde, faire des sciences océanographiques un levier de solutions concrètes pour améliorer la synergie entre la planète et les humains, lier les cultures autour de l'art et de la navigation et enfin développer et diffuser des systèmes low-tech répondant à l'urgence de la situation environnementale et sociale (<https://loceandespossibles.com/index.php/carnet-de-voyage/>). Président : Arsène Rousseau & Directeur scientifique : **Guillaume Chandelier**.

# ACTIVITÉS D'ENSEIGNEMENT

---

**1. M2 – S5SV323 – 24h - Études environnementales et valorisation - Encadrement des étudiants de Master 2 durant la campagne océanographique d'enseignement IOTA II.**

**2. L3 - S3SV521 – 72h - Classification, organisation et évolution des Métazoaires - TP de dissection des pièces buccales du criquet et observation de l'anatomie interne d'un poisson.**

**3. L1 - S1SV222 - 140h – Introduction à l'écologie : organisation et fonctionnement de la biosphère.**

**TD 1 :** La biodiversité microbienne.

**TD 2 :** Espaces naturels et anthropisés de La Réunion.

**TD 3 :** Introduction à l'écologie : organisation et fonctionnement de la biosphère.

**TD 4 :** Le peuplement des biomes.

**TD 5 :** Biodiversité à La Réunion.

# ACTIVITÉS DE MÉDIATION SCIENTIFIQUE

---

1. Illustration de la publication scientifique : Elasmobranch Diversity at Reunion Island (Western Indian Ocean) and Catches by Recreational Fishers and a Shark Control Program.  
<https://doi.org/10.3390/d15060768>
2. Un biologiste perdu dans l'océan Indien, Nuit Européenne des Chercheurs (2021).
3. Le tarot des chercheurs, Nuit Européenne des Chercheurs (2023).
4. L'étude de l'écologie trophique de la mégafaune marine, Fête de la Science (2020).  
<https://www.youtube.com/watch?v=vbcV6-tmyYU&t=311s>
5. Quizz : les requins des animaux fascinants et remplis de mystères, Fête de la Science (2021, 2022).
6. Directeur scientifique de l'association « L'Océan Des Possibles – Expéditions ».  
<https://loceandespossibles.com>
7. Différents posters sur la biodiversité des mâchoires des requins côtiers et pélagiques des eaux réunionnaises.
8. Présentations aux différents équipages de mes travaux de thèse durant les différentes campagnes en mer (SCRATCH, RESILIENCE, ÉPARSES).
9. Participation au reportage « Marion Dufresne, une école sur l'océan ».  
<https://www.france.tv/france-3/outremer-ledoc/4929004-marion-dufresne-une-ecole-sur-l-ocean.html>.
10. Participation au JT d'Antenne Réunion pour faire la promotion de la Nuit Européenne des Chercheur (2021).

**11.** Participation à la journée des métiers de l'université de ULCO (2022 & 2023) en tant qu'ancien étudiant et conférencier.

## CONTEXTE DE LA THESE

---

Cette thèse a été effectuée au sein de l'Unité Mixte de Recherche **ENTROPIE (Ecologie marine tropicale des océans Pacifique et Indien)**, à l'université de La Réunion. Les directeurs de cette recherche étaient **Sébastien JAQUEMET**, professeur à l'université de La Réunion et **Hélène MAGALON**, maitresse de conférences HDR à l'université de La Réunion. Pendant une période de trois ans, j'ai bénéficié d'une bourse de **l'école doctorale des Sciences, Technologies et Santé** de l'université de La Réunion, j'ai également occupé le poste **d'enseignant vacataire** au sein du département de biologie de l'université de La Réunion.

Le commencement de ma thèse remonte à octobre 2020, une période qui a malheureusement coïncidé avec la crise liée à la COVID19, engendrant ainsi des difficultés substantielles dans la concrétisation de nombreuses missions, principalement en raison des retards occasionnés dans les départs en mer. Il est important de souligner que la majorité des expéditions en mer ont été planifiées et exécutées au cours de la deuxième et de la troisième année de ma thèse, plutôt que durant la première année, en raison des circonstances exceptionnelles liées à la pandémie. Par ailleurs, la situation a entravé les collaborations internationales qui étaient initialement programmées, notamment avec l'Université de Liverpool. Cela a engendré un retard significatif dans l'analyse de certains échantillons, en particulier ceux liés à l'ADN environnemental (**ADNe**). Des problèmes techniques liés aux machines d'analyses isotopiques du laboratoire LOV ont également joué un rôle dans le retard du processus d'analyse des échantillons de la matière organique particulaire (**MOP**).

Initialement, l'objectif de la thèse était d'étudier le rôle de plusieurs îles présentant des caractéristiques géomorphologiques et anthropiques différentes dans les transferts de matière, qu'ils proviennent de sources côtières ou terrestres, et qu'ils soient d'origine naturelle ou liée aux activités humaines, vers les écosystèmes hauturiers adjacents (écosystèmes océaniques du large). Pour atteindre cet objectif, sept campagnes océanographiques ont été réalisées (**ILOARUN, La Pérouse 2021, SCRATCH, RESILIENCE, Ecole Bleue Outre-mer, IOTA II et ÉPARSES**) sur différents navires tels que le **Marion Dufresne, l'Antea et l'Antsiva**, représentant de nombreux mois passés en mer et des milliers de litres d'eau filtrés. Sept îles (**La Réunion, Mayotte, Europa, Bassas da India, Juan de Nova, l'archipel des Glorieuses et Tromelin**), deux monts sous-marins (**le mont Lapérouse et le mont Zélée**), les côtes de



l'Afrique du Sud, ainsi que des structures océanographiques telles que les fronts et tourbillons méso-échelle du canal du Mozambique ont été échantillonnés. Cependant, en raison de la situation sanitaire et des problèmes techniques, le manuscrit de thèse se concentre uniquement sur l'île de La Réunion.



## CITATION DE LA THÈSE

---

Chandelier Guillaume (2024). Étude de l'influence d'une île océanique tropicale sur les écosystèmes marins adjacents : contribution à la production océanique et anthropisation du milieu marin. Thèse de Doctorat de l'Université de La Réunion. 244 pp.

## REMERCIEMENTS

---

Comment finir cette belle aventure sans vous remercier, vous qui étiez là, dans tous les moments bons comme mauvais, vous qui m'avez permis de m'épanouir que ce soit professionnellement ou personnellement...

Je tiens d'abord à remercier les membres du jury, Frédérique Viard, Frédéric Ménard, Stéphanie Manel et Henrich Bruggemann d'avoir accepté d'être examinateurs ou rapporteurs de cette thèse.

Je tiens sincèrement à exprimer ma profonde gratitude envers **Hélène MAGALON** et **Sébastien JAQUEMET**. Leur confiance m'a été précieuse, tout comme le temps considérable qu'ils m'ont accordé pour répondre à mes interrogations et corriger mes travaux. **Sébastien**, je te suis profondément reconnaissant pour ton soutien indéfectible tout au long de cette thèse. Ta compréhension, ta sympathie, ton humour et ta gentillesse ont été des piliers essentiels. Tu as joué un rôle majeur dans ce travail, et mes remerciements ne seront jamais à la hauteur de ta contribution. Merci d'avoir répondu à ce mail, il y a maintenant presque 5 ans ... Cette réponse a changé ma vie, j'ai quitté mon Lille natal pour découvrir une nouvelle île. Nous avons commencé à travailler ensemble pour mon stage de master 2, et à la suite de cette belle aventure, nous avons décidé de poursuivre pour 3 ans de plus. J'espère sincèrement pouvoir poursuivre cette collaboration fructueuse dans ma future carrière de chercheur. Ton accompagnement a été inestimable, et je suis impatient de continuer à apprendre et à grandir grâce à nos futures collaborations. **Hélène**, je te remercie spécialement pour m'avoir fait découvrir des paysages d'une beauté saisissante et pour m'avoir offert la chance de nager avec des espèces emblématiques qui étaient dans mes rêves depuis mon enfance. Cette expédition extraordinaire dans les îles éparses restera à jamais gravée dans ma mémoire, tant pour les paysages à couper le souffle que pour l'atmosphère chaleureuse et familiale qui a régné lors de cette mission. Merci également pour cette ambiance si agréable durant nos longues journées de manipulation.

Je tiens à exprimer ma gratitude envers l'école doctorale, dirigée par **Alain Bastide**, ainsi que **Maria Mossadaq**, pour leur soutien tout au long de ma thèse. Un grand merci aux personnels d'entretiens de l'Université de La Réunion et particulièrement à **Mr Mistrin**. Merci

pour votre bonne humeur au quotidien et le travail souvent peu reconnu que vous faites et qui permet de rendre vie au boulot plus agréable.

Un grand merci à tous les membres de mon comité de thèse, **Philippe Jourand, Benoit Lebreton, Laurence Humeau**, et en particulier à **Cyril Noel** pour son accueil chaleureux et son aide précieuse lors des analyses de metabarcoding et dans la rédaction de mon chapitre 4 de thèse. Ces trois semaines passées en Bretagne ont été extrêmement bénéfiques et m'ont permis d'apprendre énormément de choses en si peu de temps. Je tiens également à exprimer ma gratitude envers le laboratoire **SEBIMER** et tous ses collègues pour leur formidable accueil. Un immense merci à tous les partenaires de la thèse : **OSUR, Kélonia, Globice, LOV, Marine Conservation Ecology Lab, LACY, TSMOI, SeBiMER, DEAL, le Centre Sécurité Requin, la Flotte Océanographique Française et Météo France**.

Un immense merci à l'ensemble de mes collègues de l'UMR ENTROPIE pour leur soutien quotidien et ces petits moments de vie qui rendent la vie au travail sympathique. Je souhaite particulièrement remercier **Mathieu Lecorre** pour m'avoir chaleureusement accueilli dans son laboratoire et pour les moments de convivialité partagés lors de déjeuners animés par des attaques de moustiques. À **Patrick Frouin** le tonton de tous les doctorants, je te remercie pour nos échanges enrichissants, nos longues conversations qui ont apporté un souffle bienvenu dans une vie de thésard parfois semée d'obstacles. Un grand merci également à **Pascal Cuet** et **Perrine Mangion** pour leurs conseils avisés concernant les isotopes ainsi que pour le prêt du matériel qui a été d'une importance capitale pour mon travail. **Lucie Penin** et **Audrey Jaeger**, je tiens à vous remercier sincèrement pour la confiance que vous m'avez témoignée lors des cours que j'ai eu le privilège de dispenser dans le cadre de vos UE.

Un grand merci à tous les doctorants et post-docs du laboratoire pour leur soutien précieux et les moments de rire partagés (**Ludovic, Élise, Hélène, David, Nicolas** etc.). Un grand merci à **Romain Fernandez** pour son aide dans les derniers moments et notamment pour avoir facilité le planning de mes deux dernières semaines de thèse en prenant une partie de mes cours. Un grand merci à **Arthur Chœur** même si nous n'avons pas été longtemps en thèse ensemble. Tes petits passages à l'improviste dans mon bureau pour me motiver et ta bonne humeur m'ont fait beaucoup de bien. Merci à ma petite **Merlène** pour ce soutien dans la dernière ligne droite, ces petits repas et ces longues nuits de travail... Un grand merci à **Margot Thibault** pour nos moments de complicité et nos instants de légèreté qui ont été essentiels pour

décompresser. Ta présence et nos instants un peu fous ont apporté une bouffée d'air bienvenue. Un clin d'œil à nos minutes de rigolade à regarder les caméras cachées de **François Damiens** qui ont su ajouter une dose de rires à nos journées.

Un message spécial pour la Shark Team, **Florian Hoarau** et **Thomas Poirout**. Je tiens à vous remercier chaleureusement pour ces presque trois années passées à partager le même bureau. Vos conseils précieux, votre aide sur le terrain et lors de mon travail de laboratoire ainsi que la bonne ambiance quotidienne ont été des piliers essentiels de cette expérience. Nos petits BBQ à la fac pendant les vacances vont me manquer.

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance envers **Jennifer Appo** pour avoir été ma camarade et mon soutien indéfectible lors de cette dernière phase de ma thèse. Nos pauses café et ta bonne humeur constante dans le bureau ont été des moments précieux qui ont rendu cette période intense plus agréable. Merci pour ta présence et ton énergie toujours positive, pour avoir pris le temps à répondre à toutes mes questions sur les analyses, l'interprétation des résultats et dernièrement sur les Seychelles. Je sais qu'on va très vite se recroiser et j'espère pour du terrain sur une des plages paradisiaques des Seychelles.

Un immense merci à tous les stagiaires qui ont contribué à cette thèse : **Mathias Hoarau, Alex Che, Eva Toussaint** et **Sarah Marsan**. Leur engagement et leur travail ont été d'une importance cruciale pour cette réalisation, que ce soit sur le terrain en mer, pour les prélèvements en rivière, l'aide dans la préparation des échantillons. Ce travail aurait été plus compliqué sans vous.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à tous les équipages du **Marion Dufresne**, de l'**Antea** et de l'**Antsiva** pour leur bonne humeur et leur précieuse aide lors des missions océanographiques auxquelles j'ai eu la chance de participer. Un immense merci également à tous les scientifiques et étudiants des campagnes **Lapérouse 2021, SCRATCH, RESILIENCE, EBO, IOTA II, EPARSEES 2022** pour les moments de partage et de vie que nous avons vécus ensemble. Leur camaraderie et leur collaboration ont enrichi ces expériences d'une manière inestimable. Je tiens à exprimer ma gratitude à **Michel** et à toute l'équipe de la **TMSOI** pour leur précieuse compagnie sur le terrain, même lors de longues journées sous le soleil ardent ou la pluie battante de l'île de La Réunion .

Merci à **Angelee-pavane Annsawmy**, pour m'avoir fait confiance dans le cadre du projet NEAT et pour ces conseils sur la fin de thèse. Je remercie également **Remi Laxenaire** pour son aide et à sa participation à la publication du chapitre 2, merci de m'avoir épaulé sur la partie océanographique de la thèse.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à **Claire Jean** pour les moments précieux partagés autour de nos projets sur les tortues marines, pour ces moments incroyables passés à Kélonia. Je n'oublierai jamais les premières balises posées sur les tortues et nos après-midis d'échantillonnage dans le lagon. Merci pour ta bienveillance et tes conseils, et je sais qu'on continuera à travailler ensemble pendant longtemps. **Marie Debord ou madame tortue marine** sûrement l'une des plus belles rencontres effectuées sur cette île, merci pour ton soutien, j'espère qu'on se recroisera vite pour une petite plongée entourée de tortues.

Un grand merci à toute l'équipe de géologie (**François Lotter, Anthony Dofal, Laurent Michon etc.**) pour ces moments de rires et de détente autour d'un bon café, rendus possibles par cette incroyable machine (merci GEORUN, on aimerait bien la même à ENTROPIE). Un merci particulier à **Anaïs Rusquet**, pour tous ces repas et bières partagés, j'ai eu de la chance de faire ma thèse en même temps que toi et de partager des moments géniaux ensemble. Je n'oublierais jamais notre mission sur le Marion Dufresne ensemble et nos fous rires à n'importe quelle heure faisant raisonner nos rires dans tout le bateau. Merci pour avoir été une personne à l'écoute dans les moments où j'en avais besoin, pour les précieux conseils que tu m'as donné, notre amitié sera à jamais gravé dans mon cœur. **Anissa Benmamar**, on dit souvent que les rencontres ne sont pas dû au hasard, je ne suis pas superstitieux mais je suis sûr que ta rencontre n'a rien du hasard. Merci pour cette amitié fusionnelle et tout ce que tu as pu m'apporter pendant cette période. **Alix Toulhier**, un grand merci à toi pour ta bonne humeur et ces moments en mer à refaire le monde, je sais que tu es à l'autre bout du monde et que tu ne pourras pas être là pour ma thèse, mais ne t'en fais pas j'arrive très vite.

Un grand merci à **Valentin Lauféron** pour ses magnifiques photos de terrain, je te souhaite pleins de réussite pour ton beau projet en voilier.

Un IMMENSE merci à **Chris Graziano**, aussi connu sous le nom de Grand Chris, mon binôme de choc pour nos sorties en mer autour de La Réunion. Merci infiniment pour tout ce que tu m'as apporté, tu possèdes toutes les qualités pour devenir un biologiste marin

exceptionnel. Nos moments de complicité en dehors du travail ont été également super précieux pour moi. Merci pour cette belle amitié, on se revoit vite en mer mais pour le plaisir cette fois.

Merci à **Cyprien Godisiabois**, une amitié qui a commencé à l'âge de 5 ans, même à l'autre bout du monde tu as été d'une aide précieuse, merci pour toutes tes relectures de manuscrit, article, projets etc... même si la biologie marine n'a jamais été ta spécialité, ton point de vue a toujours grandement amélioré tous mes écrits.

Merci également à tous mes amis, tous les citer est impossible, un merci particulier à **Sébastien Lhoumeau, Vyctoria Marillac, Daed El Safadi, Anatole Delaporte, Allan Lauret, Anouck Loussouarn, Maxime Faure.**

Merci aux différents colocataires que j'ai eus durant ma petite période de vie à La Réunion, qui m'ont permis de vivre des moments intenses sur cette île. Merci à **Paupau, Juju2 ou Juju \* Juju** de la coloc des impasses des Chardons pour ces moments de vie géniaux, nos apéros, nos rigolades, qui m'ont permis de ne pas sombrer dans la dépression après mes retours de mer. Merci à tous les membres de la Kazita, merci à **Smoothie** le mangeur de croquettes, à **Lise** alias la fan de tuning, à **Clara** alias la femme à l'heure, à **Gwenolé** alias le G ou le trailer fou, à **Clémence** la chamane de la maison et à son sourire légendaire, à **Adrien** alias Dadou-sama, pour tous ces petits moments de vie à la coloc qui commencent à beaucoup me manquer. Je suis triste que tu ne sois pas là pour ma thèse, mais je viens vite te voir à Amsterdam. Merci infiniment à ma petite **Cassandra**, ta bonne humeur et nos fous rires m'ont beaucoup manqué pendant la période de ma fin de thèse.

Un merci spécial à **Mathieu Biscar** qui restait éveillé tous les soirs pour qu'on rigole même 5 minutes quand je rentrais super tard de l'université. Pour toutes ces parties de linottes, ces soirées en tête à tête à jouer jusqu'à pas d'heure en réveillant tous les voisins avec nos rires de Jones. Tes petits plats ou tes conseils en cuisine qui m'ont permis d'avoir toujours le ventre remplis. Ces petits moments précieux qui font oublier le stress de la thèse et permettent de garder le moral à fond dans la dernière ligne droite, merci mon frerot, tu ne sais pas à quel point ça a été important pour moi.

**Alice Beaujon**, merci de m'avoir supporté pendant plus de deux ans, merci pour avoir cru en moi, de m'avoir soutenu dans beaucoup de moments décisifs notamment avant le

concours de l'école doctorale. Merci pour tous ces moments de vie simple qui m'ont comblé de bonheur, je n'oublierais jamais tous nos magnifiques moments ensemble.

**Arsène Rousseau**, notre amitié a pris vie à bord du Marion Dufresne, entre nos nuits passées à faire des CTD, toi en tant que lieutenant et moi en tant que biologiste. Sur ce navire, nous avons partagé nos rêves de navigation et d'exploration. Ensemble, nous avons donné naissance à un projet formidable, « L'Océan des Possibles – Expéditions », que tu portes aujourd'hui avec tant de talent. Je suis profondément fier de toi et de tout ce que tu as accompli. Merci de m'avoir inspiré et montré que nos rêves peuvent devenir réalité beaucoup de passion. J'attends avec une grande impatience notre prochaine rencontre en mer.

Un grand merci à **Alex CHE**, je ne pourrais citer tout ce que tu as fait pour moi tant professionnellement que personnellement. Merci pour tout ton aide que ce soit en mer ou en laboratoire, très content que nos chemins se soient croisés dans le cadre de ma thèse mais également en dehors, tu es le genre de personne qu'on a besoin d'avoir à ces côtés durant sa vie de tous les jours. Merci pour ton incroyable soutien, ta bonne humeur, ta bienveillance et ton second degré. Tous tous les moments géniaux que ce soit en dehors, sur et sous l'eau sont gravés à jamais dans mon cœur et ma mémoire. Merci de m'avoir fait penser à autre chose même depuis la Nouvelle Zélande. Notre belle amitié et nos collaborations ne font que commencer.

Merci à toute ma famille pour m'avoir soutenu depuis le début dans mes différents projets et dans ma thèse, même si vous étiez loin. Un grand merci à ma petite **maman, mon papa, Fredo & Céline**, mes parents de cœur, d'avoir tout mis en place pour que je puisse faire ce que j'aimais le plus au monde. C'est sûrement cliché de dire ça, mais c'est la vérité, je n'en serais pas là sans vous. Un grand merci à mes deux frères, **Geoffrey & Tanguy**, qui ont, pendant leur passage sur l'île de La Réunion, participé avec moi à mon échantillonnage en mer. Un moment inoubliable, trois frères, un océan et beaucoup de nourriture donnait aux poissons ahah <3. Un grand merci à mes autres frères et sœurs qui, malheureusement, n'ont pas pu venir mais m'ont toujours soutenu (**Cassandre, Louise, Anais et Richard**).

Et comment ne pas remercier l'île de La Réunion ? Ce territoire situé à 10 000 km de chez moi a été bien plus qu'un simple lieu d'accueil pour moi, elle a été le théâtre de moments inoubliables et de rencontres extraordinaires. Cette île m'a accueilli avec une chaleur bien supérieure à celle de mon autre chez-moi, Lille. Sa culture restera gravée dans mon cœur à tout



jamais. Les paysages à couper le souffle, entre mer et montagnes, m'ont émerveillé à chaque instant. Les rencontres avec des personnes exceptionnelles, animées par une passion et une joie de vivre contagieuses, ont enrichi mon expérience de manière unique. Les journées baignées de soleil, les mélodies envoûtantes de la musique locale, les saveurs exquises de la cuisine réunionnaise ont constitué autant de moments de bonheur. Même face aux événements climatiques extrêmes, tels que la mer en mouvement ou les caprices d'un cyclone, j'ai ressenti la force et la résilience de cette île. La Réunion restera à jamais gravée dans ma mémoire comme un chapitre exceptionnel de ma vie, riche en découvertes, en émotions et en partages. Après 5 ans de vie ici, je vais partir, mais je n'oublierai jamais pourquoi on t'appelle l'île intense. À bientôt, île de La Réunion, avec la certitude que nos chemins se croiseront à nouveau.





# TABLE DES MATIÈRES

---

<b><u>INTRODUCTION GÉNÉRALE .....</u></b>	<b><u>1</u></b>
<b><u>CHAPITRE 1. EFFET DE MASSE INSULAIRE (EMI) ET SES CONSÉQUENCES SUR LE FONCTIONNEMENT DES RÉSEAUX TROPHIQUES PÉLAGIQUES ET ANTHROPISATION DES ÉCOSYSTÈMES OCÉANIQUES.....</u></b>	<b><u>4</u></b>
<b>1. L'EFFET DE MASSE INSULAIRE (EMI).....</b>	<b>6</b>
1.1. FORMATION D'UNE ÎLE OcéANIQUE .....	6
1.2. LES ÎLES TROPICALES, UNE DIVERSITÉ BIEN STRUCTURÉE .....	7
1.3. GÉNÉRALITÉ SUR LES PRODUCTEURS PRIMAIRES OcéANIQUES .....	8
1.4. DÉFINITION DE L'EFFET DE MASSE INSULAIRE (IME).....	10
<b>2. LES MÉCANISMES QUI RÉGULENT L'EFFET DE MASSE INSULAIRE (EMI) .....</b>	<b>11</b>
2.1. LES PROCESSUS PHYSIQUES .....	11
2.1.1. Les interactions courant x île : étude approfondie de la dynamique océanique .....	12
2.1.2. Les interactions complexes vent x île : modulateurs clés de la dynamique océanique	14
2.1.3. Exploration des mécanismes de mélange vertical dans les océans : compréhension et répercussions .....	16
2.1.4. PROCESSUS D'ORIGINES TERRESTRES RÉGULANT L'EFFET DE MASSE INSULAIRE (EMI).....	17
2.1.4.1. Ruissellement naturel et anthropique.....	17
2.1.4.2. Écoulement des flux hydrothermaux à travers d'anciennes formations volcaniques	18
2.1.4.3. Lessivage des atolls .....	19
<b>3. IMPACTS DE L'EFFET DE MASSE INSULAIRE SUR LES RÉSEAUX TROPHIQUES MARINS .....</b>	<b>19</b>
3.1. RAPPELS SUR LES RÉSEAUX TROPHIQUES .....	19
3.1.1. Définition de l'écologie trophique .....	19
3.1.2. Les réseaux trophiques .....	20
3.2. IMPACT DE L'EFFET DE MASSE INSULAIRE SUR LES PRODUCTEURS PRIMAIRES.....	22
3.3. OPPORTUNITÉS ALIMENTAIRES OFFERTES PAR L'EFFET DE MASSE INSULAIRE.....	23
3.4. IMPACT DE L'EFFET DE MASSE INSULAIRE SUR LA STRUCTURATION DE LA BIODIVERSITÉ ET LA BIOMASSE DES GRANDS VERTÉBRÉS MARINS .....	24
<b>4. CHANGEMENT GLOBAL.....</b>	<b>26</b>
4.2. EFFET BÉNÉFIQUE DE L'EFFET DE MASSE INSULAIRE SUR LA RÉSILIENCE DES ÉCOSYSTÈMES INSULAIRES FACE AU CHANGEMENT GLOBAL .....	27
<b>5. LIMITES DE L'EFFET DE MASSE INSULAIRE.....</b>	<b>28</b>
<b>6. OBJECTIFS DE LA THÈSE .....</b>	<b>28</b>

## **CHAPITRE 2. DESCRIPTION DU SITE D'ÉTUDE ET MATÉRIELS & MÉTHODES**

.....**33**

<b>1. LES CARACTERISTIQUES DE L'ILE DE LA REUNION .....</b>	<b>34</b>
1.1. LOCALISATION .....	34
1.2. LES FORÇAGES HYDROLOGIQUES ET CLIMATIQUES SUR L'ILE DE LA REUNION.....	36
1.2.1. Les vents .....	36
1.2.2. Marée .....	36
1.2.3. Hydrodynamismes.....	36
1.3. LES DIFFERENTES MASSES D'EAU AUX ABORDS DE L'ILE DE LA REUNION.....	38
1.4. LE CLIMAT .....	39
1.5. LA PRODUCTION PRIMAIRE A LA REUNION .....	41
<b>2. L'ILE DE LA REUNION UNE ILE ANTHROPISEE .....</b>	<b>43</b>
<b>3. MATERIELS ET METHODES .....</b>	<b>45</b>
3.1. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE .....	45
3.2. ECHANTILLONNAGE DES DONNEES IN-SITU .....	45
3.2.1. Transects en mer.....	45
3.2.2. Analyses des données de CTD .....	50
3.2.2.1. Récupération des données de la bathysonde .....	50
3.2.2.2. Traitements des données .....	50
3.2.3. Échantillonnage des embouchures de rivières .....	52
3.2.4. Analyses des données satellites .....	52
3.2.5. Échantillonnage sur les organismes de la mégafaune marine.....	52
3.3. DESCRIPTION DES DEUX TRACEURS UTILISES DANS LA THESE .....	53
3.3.1. Isotopes stables du carbone et de l'azote .....	53
3.3.1.1. Qu'est-ce qu'un isotope stable .....	53
3.3.1.2. Le fractionnement isotopique .....	54
3.3.1.3. Analyses isotopiques de la matière organique particulaire (MOP).....	55
3.3.1.4. Apports des isotopes stables en écologie trophique .....	56
3.2.2. ADN environnemental (ADNe) .....	57
3.2.2.1. Définition .....	57
3.2.2.2. Comment les espèces laissent-elles de l'ADN dans un environnement ? .....	57
3.2.2.3. État et utilisation de l'ADN.....	58
3.2.2.4. Informations apportées par l'ADN environnemental.....	59
3.2.2.5. Bio-informatique .....	61
<b>4. RECAPITULATIF DU CONTEXTE, DES HYPOTHESES, DES OBJECTIFS ET DES METHODES UTILISEES .....</b>	<b>64</b>

**CHAPITRE 3. CARACTÉRISATION D'UN EFFET DE MASSE INSULAIRE (EMI)  
ASSOCIÉ À L'ÎLE DE LA RÉUNION ..... 67**

1. RECAPITULATIF DU CHAPITRE 3 ..... 68

2. HYDROLOGIC CHARACTERISTICS AND NEARSHORE-OFFSHORE TRENDS IN STABLE ISOTOPE RATIOS OF PARTICULATE ORGANIC MATTER AROUND AN OCEANIC ISLAND OF THE SUBTROPICAL GYRE OF THE INDIAN OCEAN: CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE ISLAND MASS EFFECT (IME) ..... 70

REFERENCES..... 101

**CHAPITRE 4. UTILISATION DE L'ADN ENVIRONNEMENTAL POUR ÉTUDIER  
LES TRANSFERTS DE MATIÈRES ENTRE LES DIFFÉRENTS ÉCOSYSTÈMES  
AQUATIQUES DE L'ÎLE DE LA RÉUNION ..... 121**

1. RECAPITULATIF DU CHAPITRE ..... 122

2. FUNCTIONAL CONNECTIVITY AMONG AQUATIC ECOSYSTEMS ON AN OCEANIC TROPICAL ISLAND ASSESSED USING EDNA..... 124

**CHAPITRE 5. CARACTÉRISATION DES NICHES ISOTOPIQUES DES GRANDS  
VERTÉBRÉS MARINS PRÉSENTS AUTOUR DE L'ÎLE DE LA RÉUNION ..... 161**

1. RECAPITULATIF DU CHAPITRE V ..... 162

2. MANUSCRIT 3 ..... 164

3. ANNEXE 1 : DEPENDANCE AUX SOURCES DE CARBONE ..... 180

**CHAPITRE 6. DISCUSSION GÉNÉRALE & PERSPECTIVES ..... 183**

1. RECAPITULATIF DES RESULTATS DE LA THESE ..... 184

2. CARACTERISTIQUE DE L'EFFET DE MASSE INSULAIRE (EMI) ET DES PROCESSUS PHYSIQUES AUTOUR DE L'ILE DE LA REUNION ..... 186

1.1. LA COURANTOLOGIE DE LA ZONE ET LA TAILLE DE L'ILE ..... 187

1.2. LA BATHYMÉTRIE ..... 188

2. MECANISMES DE TRANSFERTS DE MATIERE DEPUIS L'ILE VERS L'ENVIRONNEMENT MARIN .... 188

2.1. RUISSELLEMENT NATUREL SUR LA COTE AU VENT..... 188

2.2. TRANSFERT D'AZOTE D'ORIGINE HUMAINE VERS LE MILIEU MARIN ..... 189

2.3. EXPORTATION DE NUTRIMENTS AUX ABORDS DES RECIFS CORALLIENS DU SECTEUR OUEST 191

2.4. CONNECTIVITE ET TRANSFERTS DE MATIERE PAR LES ESPECES AMPHIDROMES .....	191
<b>3. INFLUENCE DE L'ILE SUR L'ECOLOGIE DES GRANDS VERTEBRES MARINS .....</b>	<b>193</b>
<b>4. TRANSFERT DE MATIERE ET CONNECTIVITE PAR LE BIAIS DES GRANDS VERTEBRES MARINS .</b>	<b>196</b>
<b>5. INFLUENCE DE L'EFFET DE MASSE INSULAIRE SUR LA DISTRIBUTION DES POISSONS A LA REUNION .....</b>	<b>197</b>
<b>6. REVISION DE LA DEFINITION DE L'EFFET DE MASSE INSULAIRE A LA REUNION.....</b>	<b>199</b>
<b>7. PERSPECTIVES .....</b>	<b>200</b>
7.1. VARIABILITE TEMPORELLE DE L'EFFET DE MASSE INSULAIRE.....	200
7.2. COMPARAISON DE L'EFFET DE MASSE INSULAIRE SELON LA TYPOLOGIE DE L'ILE.....	201
7.3. DELIMITATION DE L'ETENDUE DE L'EFFET DE MASSE INSULAIRE.....	202
<b><u>CONCLUSION GÉNÉRALE .....</u></b>	<b><u>204</u></b>
<b><u>RÉFÉRENCES (HORS PUBLICATIONS).....</u></b>	<b><u>205</u></b>
<b><u>ANNEXE : RESEARCH CV.....</u></b>	<b><u>235</u></b>

## LISTE DES FIGURES (HORS PUBLICATIONS)

---

**Figure 1.** Schéma récapitulatif montrant comment se forment (A) les îles d’arc volcanique, (B) les îles issues d’un rift et (C) la formation et le devenir des îles océaniques tropicales dans le cas d’un point chaud. Source : © Guillaume CHANDELIER inspiré de Encyclopaedia britannica. 7

**Figure 2.** (A) Richesse globale normalisée des espèces marines pour tous les taxons (B) principalement pour les récifs coralliens, (C) les taxons principalement côtiers, et (D) les taxons principalement océaniques. Source : Tittensor et al. 2010. .... 8

**Figure 3.** Carte mondiale de la concentration (A) en nitrate et (B) en chlorophylle a (une estimation du contenu en phytoplancton) en surface, montrant les zones dites « oligotrophes » en bleu et violet, essentiellement en zone intertropicale. Source : World Ocean / NASA. .... 9

**Figure 4.** Résumé des îles et archipels analysés par De Falco et al. (2022) pour étudier l’effet de masse insulaire et les processus physiques prédominants qui favorisent les échanges verticaux dans les eaux voisines. .... 11

**Figure 5.** Schéma montrant les interactions entre les courants océaniques et une île pour (A) un écoulement qui n’est pas modifié, (B) une formation de deux tourbillons de sens opposés, (C) une formation d’une allée de tourbillons de Von Karman et (D) représente l’influence des tourbillons sur les échanges verticaux dans l’hémisphère sud. Source : © Guillaume CHANDELIER inspiré de De Falco et al. 2022 & informations de Chang et al. 2017. .... 12

**Figure 6.** Illustration la circulation et de la configuration des nuages induites par la présence d’une île en fonction de sa hauteur et de la vitesse des vents Illustration : © Guillaume CHANDELIER modifié à partir de De Falco et al. 2022. .... 15

**Figure 7.** Schéma représentant les interactions entre la dynamique océanique et le plateau insulaire qui génèrent un mélange océanique : (A) schéma simple d’une remontée d’eau induite par la topographie et d’un mélange et d’une vorticités induits par le frottement du fond (B) une vague interne se propageant vers le plateau insulaire devient plus raide et finit par se briser, générant un mélange vertical. Source : © Guillaume CHANDELIER. .... 16

<b>Figure 8.</b> Illustration d'un réseau trophique simplifié (rg = rang et C = consommateurs=.	
Source : © Guillaume CHANDELIER. ....	20
<b>Figure 9.</b> Schéma montrant (A) la situation classique de la stratification de la colonne d'eau dans les écosystèmes tropicaux, où la zone euphotique est dominée par les petites formes de phytoplancton et (B) la situation d'un mélange des différentes masses d'eaux de la colonne d'eau avec un fort courant qui entre en friction avec la bathymétrie d'une île océanique tropicale entraînant un changement de communauté phytoplanctonique. Source : © Guillaume CHANDELIER. ....	22
<b>Figure 10.</b> Schéma expliquant le concept de la fosse des prédateurs, modifié à partir de Bakun 2006. ....	23
<b>Figure 11.</b> Structuration de la biodiversité des espèces commerciales autour des îles océaniques selon les observations de Masse & Johannes 1981. Source : © Guillaume CHANDELIER. .	25
<b>Figure 12.</b> (A) île de la Réunion et Maurice, (B) Topographie, (C) SST Laplacian, (D) Précipitation issue de ERA5, (E) Vitesse du vent, (F) Courants issus de la base de données SODA3 et (G) Courant issus de la base de données OSCAR. Source : modifié d'après De Falco et al. 2022. ....	29
<b>Figure 13.</b> Représentation des grande région biogéographie du Sud-Ouest de l'océan Indien (ISSG = Indian South Subtropical Gyre Province, EAFR = Eastern Africa Coastal Province, MONS = Indian Monsoon Gyre Province) et en pointillé rouge représente le hotspot de biodiversité du Sud-Ouest de l'océan Indien modifié selon © CI / CABS & Longhurst 1998	34
<b>Figure 14.</b> Représentation schématique des vents dominants aux abords de l'île de la Réunion. Illustration : © Guillaume CHANDELIER d'après les informations de Réchou et al. 2019. .	35
<b>Figure 15.</b> (A) Principaux courants du Sud-Ouest de l'océan Indien & (B) courant de surface aux abords de l'île de La Réunion. Sources : (A) modifié d'après Schott et al., 2009 et (B) Hydrorun 2011. ....	36



<b>Figure 16.</b> Schéma des différents types de houles aux abords de l'île de La Réunion. Illustration : © Guillaume CHANDELIER à partir des informations de Troadec 1991 ; Cordier 2007 ; Davy et al. 2015 ; Rindraharisaona et al. 2020 ; Météo France.....	37
<b>Figure 17.</b> Localisation des masses d'eau autour de l'île de La Réunion. Illustration : © Guillaume CHANDELIER, basée sur les informations de l'office de l'eau de l'île de La Réunion & DCE de La Réunion.....	38
<b>Figure 18.</b> (A) Illustration montrant les différences de précipitation entre la côte au vent et sous le vent, (B) carte des cumuls de pluie et (C) carte des rapports aux normales de pluie sur l'île de La Réunion pour l'année 2021. Sources : © (A) Guillaume CHANDELIER, (B) et (C) Météo France.....	40
<b>Figure 19.</b> Cycles annuels de la température de surface de la mer et du stress éolien (à partir des moyennes mensuelles décennales) avec écart-type (lignes pointillées) et saisons marines résultantes à l'île de La Réunion. Source : Modifié d'après Conand et al. 2008.....	41
<b>Figure 20.</b> (A) Carte montrant la Chlorophylle a de surface et (B) la profondeur de la Deep Chlorophyll Maximum (DCM) dans le sud-ouest de l'océan Indien. Sources : (A) Huggett & Kyewalyanga 2017 & (B) Jena et al. 2013.....	42
<b>Figure 21.</b> Position des stations d'échantillonnage en mer et schématisation de la stratégie d'échantillonnage des transects. Source : © Guillaume CHANDELIER. ....	45
<b>Figure 22.</b> (A) photo montrant le modèle de bathysonde SBE25plus utilisée durant la thèse, (B) Schéma montrant comment la bathysonde a été déployée durant la thèse. Sources : (A) Valentin Lauferon & (B) Seabirds scientific. ....	46
<b>Figure 23.</b> (A) Position des rivières échantillonnées & (B) exemple de l'échantillonnage dans la rivière des Roches. Source : Office de Tourisme. ....	52
<b>Figure 24.</b> Illustration montrant les différences de structure et de masse entre les différents types d'isotopes. Illustration : © Guillaume CHANDELIER.....	53

<b>Figure 25.</b> Illustration montrant le phénomène de fractionnement isotopique. Source : © Guillaume CHANDELIER, inspiré de l'illustration de Fry 2006.....	54
<b>Figure 26.</b> Fractionnement des isotopes du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) au sein entre les différents maillons d'un réseau trophique. Illustration : © Guillaume CHANDELIER. ...	56
<b>Figure 27.</b> Illustration non exhaustive de comment une espèce peut relâcher de l'ADN dans son environnement et quels facteurs abiotique influencent la dégradation de l'ADN. Illustration : © Guillaume CHANDELIER. ....	58
<b>Figure 28.</b> Détection des espèces de requins avec différentes méthodes d'échantillonnage. Diagramme de Venn montrant les espèces détectées par l'ADN électronique, l'UVC) et le BRUVS. Source : Boussarie et al. 2018 & illustration © M. Dando. ....	60
<b>Figure 29.</b> Schéma représentant les différentes étapes réalisées par le workflow SAMBA, modifié d'après le schéma de Cyril NOËL. ....	63
<b>Figure 30.</b> Schéma récapitulatifs du contexte de la thèse, des objectifs, des méthodes utilisées et des informations que donnent ces méthodes. Illustration : © Guillaume CHANDELIER..	64
<b>Figure 31.</b> Schéma récapitulatif du chapitre 3 issu de la publication Chandelier et al. en révision. Illustration : © Guillaume CHANDELIER.....	68
<b>Figure 32.</b> Schéma récapitulatif du chapitre 4 issu de la publication Chandelier et al. en préparation. Illustration : © Guillaume CHANDELIER.....	122
<b>Figure 33.</b> Schéma récapitulatif du chapitre 5 issu de la publication Chandelier et al. 2023. Illustration : © Guillaume CHANDELIER.....	162
<b>Figure 34.</b> Schéma récapitulatif des objectifs, du matériels et méthodes et des résultats de la thèse. Illustration : © Guillaume CHANDELIER.....	184

**Figure 35.** Schéma d'un réseau trophique auquel appartiennent les espèces de surface (pélagique et côtière) de l'île de La Réunion. La position verticale de chaque nœud correspond à son niveau trophique et sa taille dépend de son importance topologique. L'épaisseur de chaque lien indique l'intensité relative des relations alimentaire. Source : Trystram 2016. .... 193

**Figure 36.** Représentation synthétique de l'effet de masse insulaire illustré par le cas de Fernando de Noronha montrant la distribution asymétrique de la diversité et de la biomasse des poissons. Source : Salvetat et al. 2022. .... 198

**Figure 37.** Représentation de la concentration de chlorophylle dérivée de la couleur globale de l'océan à partir d'observations par satellite autour de La Réunion pour le mois de septembre 2022. .... 201

**Figure 38.** Les différentes zones échantillonnées durant la thèse en dehors de l'île de La Réunion représentant 152 CTD effectuées durant les campagnes océanographiques : SCRATCH, La Pérouse 2021, RESILIENCE, École bleue outre-mer, ÉPARSES. .... 203

## LISTE DES TABLEAUX (HORS PUBLICATIONS)

---

<b>Tableau 1.</b> Flux annuels d'azote apportés dans les masses d'eau côtières de l'île de La Réunion par l'azote lixivié issu de la fertilisation des sols. Source : © État des lieux 2019 b.....	44
<b>Tableau 2.</b> Informations récapitulatives des stations hydrologiques effectuées durant la thèse. .....	48
<b>Tableau 3.</b> Liste des étapes pour le traitement de données des profils hydrologiques.....	51
<b>Tableau 4.</b> Pourcentage de contribution entre les sources récifals, côtières et hauturières pour les différentes espèces de grands vertébrés étudiés.....	181



# INTRODUCTION GÉNÉRALE

---

La planète dans son ensemble connaît des perturbations environnementales majeures, liées à l'Humain (Lewis & Maslin 2015 ; He & Silliman 2019 ; Storch et al. 2022). L'océan est l'unité fonctionnelle de la planète qui a subi le plus de dégradations, étant le réceptacle ultime des émissions anthropiques de carbone depuis le début de l'ère industrielle, mais également le principal réceptacle des pollutions organiques agricoles et industrielles (Mitra & Zaman 2016). Le milieu marin est à l'origine de la vie sur Terre, il abrite l'ensemble des phylums présents sur les terres émergées et des phylums qui lui sont propres (Miller & Bada 1988 ; Tittensor et al. 2010 ; Ramírez et al. 2017). L'océan constitue une ressource fondamentale pour le développement des sociétés humaines. Il produit les principales sources de protéines animales quotidiennes de 20 % de la population mondiale, en particulier dans les petits états insulaires (FAO 2014 a,b). Les dégradations importantes que l'océan mondial subit depuis 150 ans contribuent à l'érosion de la biodiversité (Brooks et al. 2002 ; Mora & Sale 2011 ; Pereira et al. 2012), à la modification des processus de régulation du climat mondial et conduisent à des pertes de biens et de services essentiels pour le développement de la population mondiale (Fischlin et al. 2007 ; Mooney et al. 2009). Dans un suivi à long terme de la qualité des écosystèmes marins et côtiers à l'échelle mondiale, basée sur 17 descripteurs, Halpern et al. (2008 ; 2015) ont montré que (1) aucune région de l'océan mondial n'était épargnée par les perturbations liées aux activités humaines, (2) 41 % des écosystèmes marins étaient fortement affectés par l'activité humaine et (3) sur les dernières années, les tendances s'étaient amplifiées dans 66 % des régions océaniques. Parmi les différents écosystèmes marins, les écosystèmes côtiers sont ceux qui sont les plus impactés par les activités anthropiques, alors que les écosystèmes du large seraient moins perturbés. Ces études ont aussi mis en évidence que les perturbations comme le changement climatique, la surexploitation des stocks et la destruction physique des habitats associées à la pêche industrielle ont des impacts globaux sur l'océan mondial (Halpern et al. 2008 ; 2015), alors que les pollutions liées aux activités anthropiques terrestres comme l'agriculture et l'urbanisation présentent des impacts plus localisées, mais dont les effets cumulés sont aussi importants que les perturbations globales à l'échelle de la planète. En outre, ces impacts locaux se concentrent sur les zones côtières et les plateaux continentaux, à l'interface entre le milieu terrestre et marin (Halpern et al. 2008 ; Mitra & Zaman 2016 ; He & Silliman 2019).

Les océans tropicaux sont principalement constitués d'eaux océaniques oligotrophes, souvent surnommées "déserts océaniques" en raison de leurs faibles concentrations en nutriments, notamment en azote, et de leur faible production primaire, résultant de la forte stratification des eaux de surface (Jena et al. 2013). Dans ces zones, les conditions nécessaires à l'augmentation de la production primaire et à l'abondance des ressources halieutiques sont observées spécifiquement autour de certaines structures hydrodynamiques telles que les tourbillons et les fronts (Bakun 2006) ou autour de structures géologiques comme les monts sous-marins ou les îles (Dower et al. 1992 ; Gove et al. 2016). Les îles océaniques tropicales sont des environnements particuliers, souvent isolées des masses continentales en raison de leur histoire géologique (Wilson 1963 ; Wagner & Funk 1995). Elles présentent des degrés variables de développement et d'anthropisation, intimement liés à leur colonisation par l'Humain. Le phénomène décrivant l'augmentation de la biomasse de producteur primaire à proximité d'une île océanique a été appelé « **Effet de Masse Insulaire** » (**EMI** ; Doty & Oguri 1956). Le phénomène d'**EMI** peut augmenter la production primaire jusqu'à 86 % par rapport aux conditions des écosystèmes hauturiers proches (Gove et al. 2016). Divers mécanismes sont impliqués dans l'apparition du phénomène d'**EMI**, ils peuvent être regroupés en deux grandes catégories distinctes : les processus physiques et ceux associés à des facteurs d'origine terrestre (Gove et al. 2016 ; De Falco et al. 2022). Bien que certaines études aient mis en lumière des processus prédominants, cet effet reste souvent régi par la complexité des interactions entre différents mécanismes, liées à la fois à la géomorphologie, la taille, l'environnement océanique et le degré d'anthropisation de l'île. Néanmoins, l'ensemble de ces processus converge vers un objectif commun : l'apport de nutriments dans la zone euphotique (Lewis et al. 1986 ; Dong et al. 2007 ; Hasegawa et al. 2009 ; Stegner 2014). Les îles, à travers les divers mécanismes de l'**EMI**, favorisent la conversion de l'énergie mécanique du système physique en une énergie trophique accessible aux organismes. En outre, l'**EMI** joue un rôle crucial pour les réseaux trophiques en modifiant les interactions entre les prédateurs et les proies et donc la dynamique des populations dans les écosystèmes. En effet, ces mécanismes fournissent des occasions uniques pour accroître la productivité locale, favorisant ainsi la prolifération d'espèces hautement adaptées et caractérisées par une croissance rapide. Cela entraînant alors une concentration importante de proies, créant ainsi des opportunités alimentaires pour toute la chaîne trophique (Bakun 2006).

L'île de La Réunion fait partie de la province océanique du gyre subtropical Sud de l'océan Indien (Indian South Subtropical Gyre « **ISSG** » ; Longhurst 1988). Cette province se

caractérise par des eaux oligotrophes, où la concentration en chlorophylle *a* (Chl *a*) en surface dépasse rarement 0,05 mg.m<sup>-3</sup>, bien qu'en hiver certains pics de concentration de chlorophylle ont pu atteindre 0,2 mg.m<sup>-3</sup> (Jena et al. 2013). Malgré l'importance écologique reconnue du phénomène de l'**EMI** à l'échelle mondiale (Bakun 2006 ; Gove et al. 2016), il demeure largement sous-étudié dans la région du Sud-Ouest de l'océan Indien, et notamment autour de l'île de La Réunion. Il existe des signes d'un **EMI** dans les abords de La Réunion, mais le phénomène n'a pu être caractérisé avec précision, ni les mécanismes qui le régulent (De Falco et al. 2022).

C'est dans ce contexte que la thèse intitulée « Étude de l'influence d'une île océanique tropicale sur les écosystèmes marins adjacents : Contribution à la production océanique et anthropisation du milieu marin » a été réalisée. La problématique générale de ce projet est de vérifier la présence d'un effet de masse insulaire associé à l'île de La Réunion et le caractériser en analysant en particulier le rôle de l'île dans les transferts de matière depuis les écosystèmes terrestres vers le milieu marin côtier et hauturier, et les conséquences sur la production primaire, la structuration des communautés écologiques et l'écologie alimentaire des grands vertébrés. **Les objectifs** de la thèse ainsi que son **plan détaillé** sont exposés à la conclusion du **chapitre 1**. Ce dernier englobe une synthèse approfondie de la littérature portant sur l'**Effet de Masse Insulaire**, les mécanismes qui le régulent et ses conséquences sur les réseaux trophiques. Cette synthèse permet de mieux appréhender les travaux présentés dans la suite de la thèse, ainsi que la discussion générale qui sera développée dans **le dernier chapitre**.





---

**CHAPITRE 1. EFFET DE MASSE INSULAIRE (EMI) ET SES  
CONSÉQUENCES SUR LE FONCTIONNEMENT DES  
RÉSEAUX TROPHIQUES PÉLAGIQUES ET  
ANTHROPISATION DES ÉCOSYSTÈMES OCÉANIQUES**

---



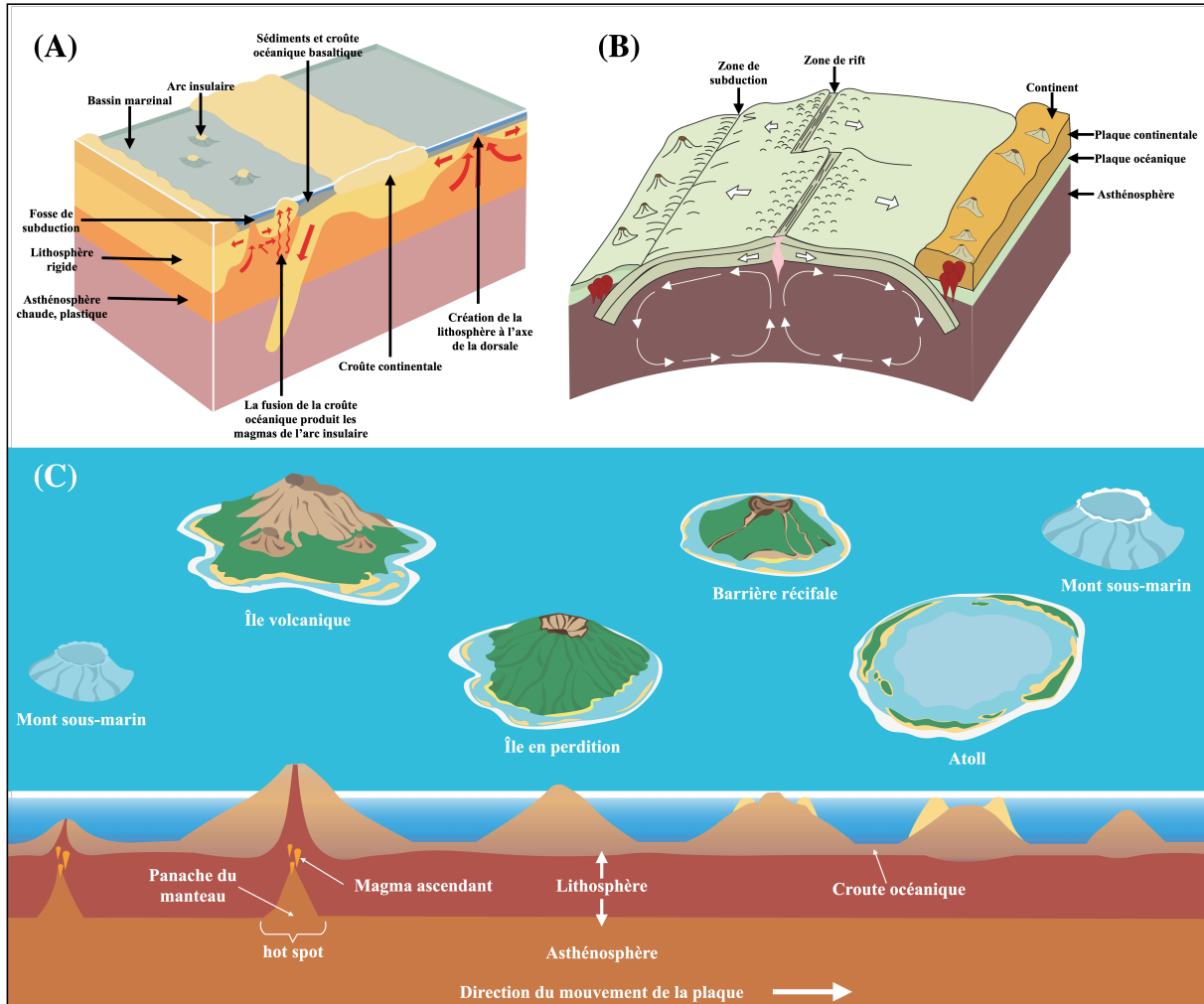
© Guillaume CHANDELIER

## 1. L'Effet de Masse Insulaire (EMI)

### 1.1. Formation d'une île océanique

La formation des îles océaniques s'inscrit dans le contexte complexe des processus géologiques, volcaniques et tectoniques qui façonnent la lithosphère terrestre et océanique (Wilson 1963 ; Nunn 1994). Une île volcanique peut se former de trois manières différentes. Dans un contexte géologique de subduction, les îles émergent lorsque l'une des plaques tectoniques passe sous une autre, un phénomène connu sous le nom d'îles d'arc volcanique (**Figure 1A**). La guirlande d'îles des Antilles, les Kouriles, les Aléoutiennes, les îles Sonda sont des exemples d'îles d'arc volcanique (Nunn 1994). Les îles volcaniques peuvent également émerger lorsqu'une dorsale océanique atteint la surface. Ces zones, communément appelées zones de rift ou dorsales océaniques, sont des endroits où une plaque tectonique se fracture, créant une ouverture par laquelle le magma peut s'échapper (**Figure 1B**). Ces zones de rift peuvent donner naissance à des îles volcaniques lorsque la dorsale océanique émerge au-dessus du niveau de la mer (Passerini et al. 1997 ; Geoffroy et al. 2020). Deux exemples notables sont l'Islande, qui détient le statut de la plus grande île volcanique au monde, et l'île de Jan Mayen, toutes deux situées dans l'océan Atlantique. Le dernier type d'île volcanique se forme au niveau des points chauds volcaniques (**Figure 1C**). Un point chaud est une remontée de magma, provenant du manteau de la planète, la perforation de la croûte océanique par le magma, permet de créer un volcan sous-marin. Au fur et à mesure que l'activité volcanique persiste, la lave et les matériaux éruptifs s'accumulent au-dessus de la surface de l'eau, formant progressivement une île. Le point chaud en tant que phénomène géodynamique stationnaire est toujours situé au même endroit et ses éruptions sont intermittentes. La plaque tectonique, quant à elle, se déplace au-dessus du point chaud. La conjonction de ces phénomènes conduit à la formation de chapelets d'îles alignées dans le sens du mouvement de la plaque. Les îles les plus anciennes sont alors celles qui sont les plus éloignées du point chaud (**Figure 1C** ; Wilson 1963 ; Wagner & Funk 1995). Lorsque la plaque océanique s'éloigne de la dorsale, elle se refroidit, sa densité augmente et elle s'enfonce progressivement, entraînant avec elle les îles volcaniques. Ce phénomène, associé à l'érosion, explique que les îles les plus éloignées du point chaud et donc les plus anciennes, soient les plus basses. Le corail, qui a besoin de lumière et d'eau chaude, se développe à faible profondeur sur les flancs des îles volcaniques se trouvant dans les zones intertropicales. À mesure que la plaque se déplace et que le volcan s'enfonce, le récif corallien se développe verticalement (**Figure 1C** ; Darwin 1842 ; Mielke 1989). Finalement, le volcan disparaît complètement sous l'eau et seul le récif corallien en forme d'anneau subsiste à la surface, donnant naissance à une île corallienne ou atoll. L'atoll ainsi formé finit par disparaître

lorsque la croissance du corail ne compense plus l'enfoncement de la plaque. L'archipel d'Hawaï et l'île de La Réunion sont des exemples de formations issues d'un point chaud (Wilson 1963 ; Morgan 1984 ; Wagner & Funk 1995 ; Mahoney et al. 2002).

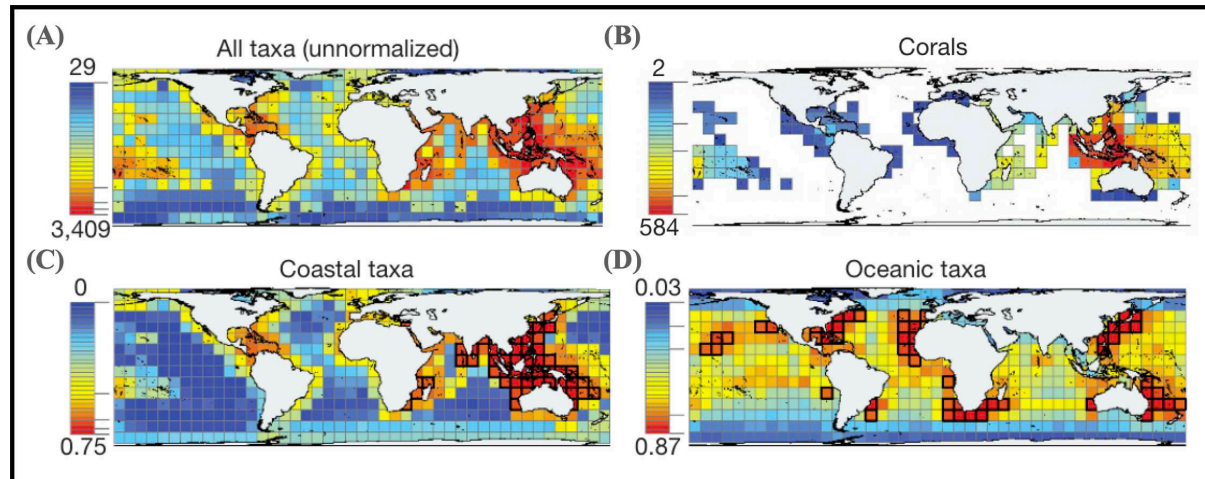


*Figure 1. Schéma récapitulatif montrant comment se forment (A) les îles d'arc volcanique, (B) les îles issues d'un rift et (C) la formation et le devenir des îles océaniques tropicales dans le cas d'un point chaud. Source : © Guillaume CHANDELIER inspiré de Encyclopaedia britannica.*

## 1.2. Les îles tropicales, une diversité bien structurée

Les océans représentent l'un des plus importants réservoirs de biodiversité à l'échelle mondiale, occupant plus de 90 % de la surface habitable de la planète. Ils abritent environ 250 000 d'espèces identifiées, mais la majeure partie de la biodiversité marine, soit environ 91 % reste encore à découvrir et à décrire (Mora & Sale 2011). La répartition spatiale de cette diversité n'est pas uniforme à l'échelle mondiale, et elle semble être régulée par divers facteurs

biotiques et abiotiques. De manière analogue aux écosystèmes terrestres, les régions tropicales se démarquent par leur remarquable diversité (**Figure 2** ; Tittensor et al. 2010 ; Ramírez et al. 2017). Les points chauds de biodiversité marine se concentrent généralement à proximité des îles tropicales (**Figure 2**). Au niveau des îles, la biodiversité marine se structure fortement, en particulier dans les zones abritant des écosystèmes coralliens développés (Ramírez et al. 2017). Les récifs coralliens couvrent à peine 1 % de la surface des océans, mais abritent environ 30 % des espèces marines mondiales, les positionnant parmi les écosystèmes les plus diversifiés et les plus productifs de la planète (Fisher et al. 2015). De plus, ces écosystèmes possèdent une biomasse importante, assurant la sécurité alimentaire des populations humaines insulaires (Cinner 2014 ; Morais & Bellwood 2020). En comparaison avec les récifs coralliens, les océans oligotrophes subtropicaux et tropicaux qui entourent ces îles sont souvent qualifiés de "déserts océaniques" en raison de leur réputation de faible productivité biologique (Watson et al. 2015). Dans ces écosystèmes, la disponibilité de la lumière n'est pas un facteur limitant pour la production primaire, mais l'approvisionnement en nutriments (en particulier l'azote) est limité en raison de la stratification élevée et où la production biologique est généralement faible (Jena et al. 2013) et la diversité moins élevée (**Figure 2** ; Tittensor et al. 2010).

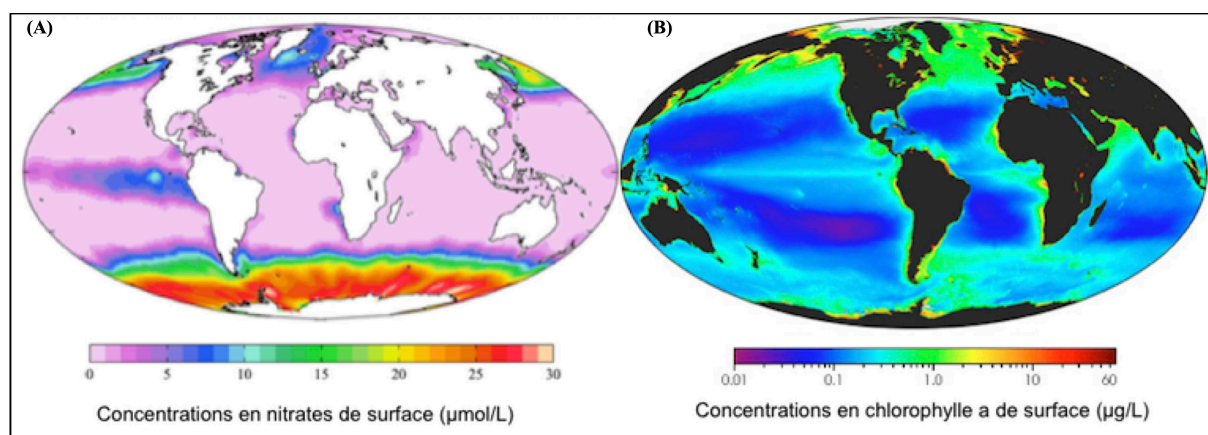


**Figure 2.** (A) Richesse globale normalisée des espèces marines pour tous les taxons (B) principalement pour les récifs coralliens, (C) les taxons principalement côtiers, et (D) les taxons principalement océaniques. Source : Tittensor et al. 2010.

### 1.3. Généralité sur les producteurs primaires océaniques

L'étude des producteurs primaires dans l'environnement océanique est essentielle pour comprendre le fonctionnement des océans. À l'échelle mondiale, les organismes phytoplanctoniques ne représentent que 1 % de la biomasse photosynthétique, mais ils

fournissent plus de 45 % de la production primaire nette annuelle (Chisholm 1995 ; Falkowski et al. 2004). Les producteurs primaires sont le premier maillon de la chaîne alimentaire marine, à la base des réseaux trophiques marins (Hutchings et al. 1995 ; Bennouna et al. 2000). La distribution et l'abondance des producteurs primaires influencent la dynamique et la structuration du réseau trophique global, un phénomène connu sous le nom de contrôle « ascendant ou bottom-up » (Ware & Thomson 2005). À ce titre, ils jouent notamment un rôle important dans les cycles biogéochimiques du carbone, de la silice et de l'azote (Eppley & Peterson 1979 ; Chisholm 1995 ; Falkowski et al. 2004 ; Parekh et al. 2006 ; Sanders et al. 2014). La production primaire océanique est hétérogène dans le temps et dans l'espace, car elle dépend de la nature des producteurs primaires et de la dynamique de l'environnement physico-chimique (**Figure 3** ; Shaffer & Onuf 1985). En effet, les proliférations de phytoplancton dépendent de plusieurs facteurs comme la disponibilité des nutriments (Behrenfeld et al. 2004 ; Napoléon et al. 2013 ; Person 2016), la température (Claquin et al. 2008), les contrôles trophiques (Caraco et al. 2006), les rythmes circadiens et la photopériode (Behrenfeld et al. 2004), la turbidité et les influences anthropiques comme l'eutrophisation. Ces nombreux facteurs diffèrent à la fois verticalement dans la colonne d'eau et horizontalement (latitude et longitude). La production primaire océanique se limite à la zone euphotique, c'est-à-dire la zone dans laquelle l'énergie lumineuse peut pénétrer (entre 0 et ~200 m de profondeur selon l'emplacement géographique ; Riegman & Kraay 2001). La dynamique verticale de la couche de mélange de surface joue également un rôle primordial dans la production primaire océanique (Person 2016).



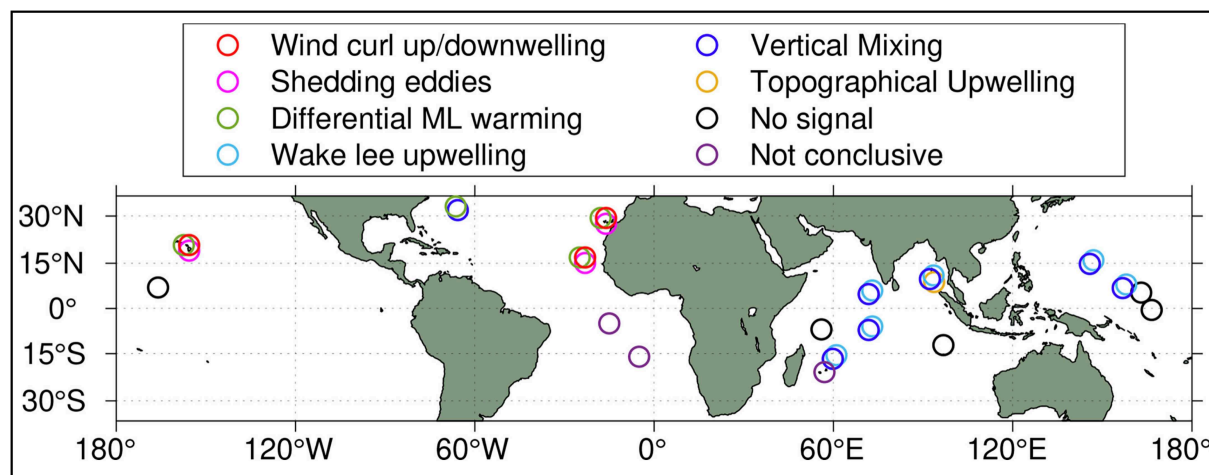
**Figure 3.** Carte mondiale de la concentration (A) en nitrate et (B) en chlorophylle a (une estimation du contenu en phytoplancton) en surface, montrant les zones dites « oligotrophes » en bleu et violet, essentiellement en zone intertropicale. Source : World Ocean / NASA.

#### 1.4. Définition de l'Effet de Masse Insulaire (IME)

Dans l'ensemble de l'océan mondial, l'intensité variable des échanges de fluides verticaux régule le niveau de productivité primaire en fournissant des nutriments issus des eaux profondes à la couche de surface euphotique appauvrie en nutriments (Lewis et al. 1986). Dans les océans oligotrophes qui représentent environ 60 % de la surface océanique mondiale, les conditions biotiques et abiotiques nécessaires à l'augmentation de la production primaire et des ressources halieutiques abondantes ne sont présentes qu'autour de certaines structures comme les fronts, les tourbillons méso-échelles mais également autour des îles en raison de l'apport de nutriments (Bakun 2006 ; Olita et al. 2017). L'augmentation de la productivité primaire autour des îles a été signalée dans les années 1950. En effet, en utilisant la technique de la bouteille de carbone sombre et clair, Doty & Oguri (1956) ont déterminé le potentiel de fixation du carbone photosynthétique dans des échantillons d'eau prélevés dans une série de stations près de l'île d'Oahu (Hawaii). Les résultats révèlent qu'en se rapprochant de la côte de la baie Kaneohe, la productivité augmentait d'au moins deux ordres de grandeur. Ce phénomène décrivant l'augmentation de la biomasse des producteurs primaires ou l'augmentation du taux d'anabolisme (l'anabolisme est l'ensemble des réactions chimiques de synthèse moléculaire d'un organisme), c'est-à-dire une plus grande productivité, ou les deux, à mesure que l'on se rapproche du rivage, a été appelé « **Effet de Masse Insulaire** » (EMI, Doty & Oguri 1956). Cette première définition a été complétée et l'EMI désigne aujourd'hui un ensemble de processus biologiques et physiques à proximité immédiate et en aval des îles qui permettent une augmentation de la production primaire (Hamner & Hauri 1981). En effet, des panaches à fortes concentrations de chlorophylle *a* (Chl *a*) ont été détectés en amont de nombreuses îles (Hamner & Hauri 1981 ; Bakun 2006 ; Li et al. 2014), ainsi qu'en aval de la propagation (Coutis & Middleton 2002 ; Sasamal 2006 ; Dong et al. 2007 ; Andrade et al. 2014 ; Zeiden et al. 2019). Le phénomène de l'EMI peut augmenter jusqu'à 86 % la biomasse planctonique par rapport aux conditions environnantes (Gove et al. 2016), créant des étendues de production primaire, parfois comparables à la surface de la Méditerranée et de la mer de Béring (Shiozaki et al. 2014). En outre, cette productivité peut être exportée sur de très grandes distances dans des zones jusqu'à 3 500 km des îles, influençant ainsi les écosystèmes hauturiers proches des îles (communication Shiozaki, <http://ocean.fs.a.u-tokyo.ac.jp/shiozakiarticle.html>).

Ce phénomène a été décrit dans de nombreux endroits du monde (**Figure 4**), les îles Hawaïennes (Gilmartin & Relevante 1974), l'archipel des Tuamotu (Dandonneau & Charpy 1985), l'archipel des Galapagos (Palacios 2002) les îles Marquises (Signorini et al. 1999 ;

Martinez & Maatuaiahutapu 2004), Îles Canaries (Hernández-León 1988 ; Barton et al. 2004), Kerguelen (Jena 2016), Archipel de Crozet (Bakker et al. 2007), Île de Madère (Caldeira et al. 2002), Polynésie française (James et al. 2020), mont sous-marin Cobb (Dower et al. 1992), l'atoll d'Aldabra (Heywood et al. 1990 ; 1996), archipel Juan Fernandez (Andrade 2014), Australie (Hamner & Hauri 1981), Barbade (Sander 1981), île Cato (Coutis & Middleton 1999), île Izu (Takahashi et al. 1980), Sulu Archipelago (Takeda et al. 2007).



*Figure 4. Résumé des îles et archipels analysés par De Falco et al. (2022) pour étudier l'effet de masse insulaire et les processus physiques prédominants qui favorisent les échanges verticaux dans les eaux voisines.*

## 2. Les mécanismes qui régulent l'effet de masse insulaire (EMI)

Divers mécanismes sont impliqués dans l'apparition du phénomène d'effet de masse insulaire. Ils peuvent être regroupés en deux grandes catégories distinctes : les processus physiques et ceux associés à des facteurs d'origine terrestre. Bien que certaines études aient révélé des processus dominants (**Figure 4**), cet effet demeure généralement régi par la complexité d'interactions entre divers processus (Bakun 2006).

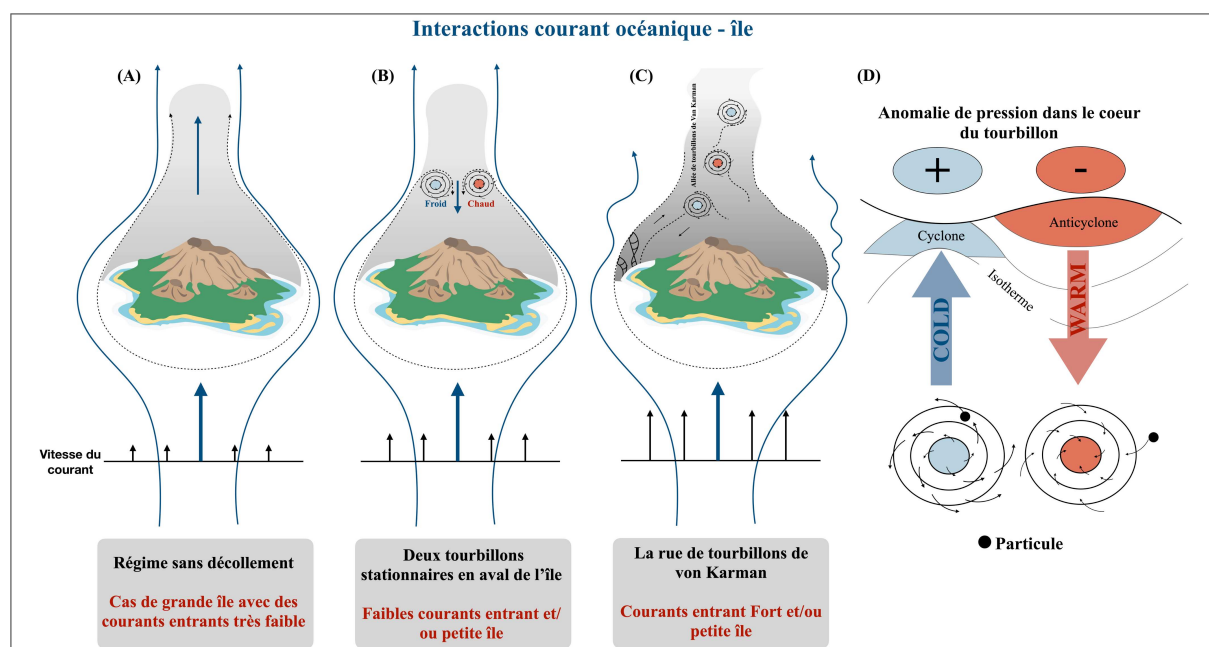
### 2.1. Les processus physiques

Les processus physiques à l'origine de ce phénomène peuvent être différents, mais tous se traduisent par un apport accru de nutriments issus des eaux profondes dans la couche euphotique, ce qui favorise la productivité biologique. L'ensemble de ces processus physiques peuvent être regroupés en trois grands groupes : les interactions courant-île, les interactions vent-île et enfin, le mélange vertical des océans (Bakun 2006 ; Gove et al. 2016 ; De Falco et al. 2022).



### 2.1.1. Les interactions courant x île : étude approfondie de la dynamique océanique

Les îles, en altérant la circulation océanique, jouent un rôle crucial dans la remontée des nutriments. La perturbation des courants dominants va favoriser le transport vertical localement (par exemple, Dong et al. 2007 ; Hasegawa et al. 2009 ; Stegner 2014), permettant une remontée d'eaux riches en éléments nutritifs des profondeurs vers la surface. Ce processus, favorisé par la divergence induite par les îles, stimule la prolifération du phytoplancton aux abords des îles (par exemple, Sasamal 2006 ; Andrade et al. 2014 ; Zeiden et al. 2019). Ce phénomène est classiquement appelé dans la littérature « *forçage topographique* » (Sangrà 2015), et la circulation qui en résulte est liée au problème classique d'un obstacle cylindrique dans un fluide horizontal où les effets de frottement injectent de la vorticité dans le système (Batchelor 1967).



**Figure 5.** Schéma montrant les interactions entre les courants océaniques et une île pour (A) un écoulement qui n'est pas modifié, (B) une formation de deux tourbillons de sens opposés, (C) une formation d'une allée de tourbillons de Von Karman et (D) représente l'influence des tourbillons sur les échanges verticaux dans l'hémisphère sud. Source : © Guillaume CHANDELIER inspiré de De Falco et al. 2022 & informations de Chang et al. 2017.

Dans le cas d'une île de grande taille qui présente des courants entrants très faibles, aucun décollement n'est observé et la présence de l'île n'influe pas sur l'écoulement (**Figure 5A**). Dans le cas d'une île très petites et/ou à des courants plus forts, l'écoulement océanique s'éloignant de l'obstacle est dit « laminaire » et la friction latérale génère deux tourbillons stationnaires de signe opposé (un cyclonique et un anticyclonique) en aval de l'île (**Figure 5B** ;

Heywood et al. 1990 ; Nesterova et al. 2001). Enfin, si les courants entrants sont très forts et stables sur une période suffisamment longue (Martinez & Maamaatuaiahutapu 2004). Le sillage devient instable et des tourbillons se détachent des flancs de l'île, générant une allée de tourbillons de Von Karman en aval de l'île (**Figure 5C** ; Dong et al. 2007 ; Chang et al. 2013 ; Sangrà 2015). La rotation de la Terre génère une force connue sous le nom de force de Coriolis, qui agit perpendiculairement à la direction du mouvement des objets en déplacement par rapport à sa surface. Cette force joue un rôle significatif dans la formation des tourbillons océaniques. Dans un tourbillon cyclonique, la force de Coriolis favorise la divergence, entraînant l'éloignement des eaux vers l'extérieur du tourbillon. Cela conduit à une remontée d'eau au centre du tourbillon (upwelling), généralement associée à des anomalies froides et à des eaux enrichies en nutriments (**Figure 5D**). À l'inverse, dans un tourbillon anticyclonique, la force de Coriolis favorise la convergence des eaux vers le centre du tourbillon. Cette convergence entraîne une descente d'eau au cœur du tourbillon (downwelling), souvent liée à des anomalies chaudes et à des eaux moins riches en nutriments en surface (**Figure 5D** ; Chang et al. 2017).

La dynamique des courants océaniques autour des îles constitue un domaine d'étude crucial pour comprendre les interactions complexes entre la topographie des îles et les courants marins, ainsi que les phénomènes qui en découlent. Des études soulignent la diversité des mécanismes impliqués dans les interactions entre les courants océaniques et les îles, mettant en avant l'importance de la topographie sous-marine, de la taille et de la forme des îles dans la modulation des échanges verticaux, des variations thermiques et de la circulation des nutriments autour des îles océaniques (Barton 2000 ; Hasegawa et al. 2004 ; Li et al. 2014). En effet, une topographie sous-marine caractérisée par des pentes douces favorise le déplacement d'eaux froides et riches en nutriments vers la couche euphotique, par opposition aux pentes abruptes. Ce phénomène entraîne un refroidissement des eaux en amont des îles, souvent associé aux upwellings. En ce qui concerne la taille des îles, les petites perturbent davantage les courants en raison de leur faible inertie hydraulique, provoquant des variations rapides de la vitesse du courant et favorisant les remontées d'eau. À l'inverse, les grandes îles créent des zones d'ombre hydraulique en aval, atténuant les effets sur les courants et les remontées d'eau. Enfin, une topographie sous-marine complexe peut induire des courants provenant de différentes directions, générant des interactions distinctes avec l'île en raison de ses asymétries. Ces variations de courants produisent des "sillages distincts", ayant un impact sur la circulation océanique locale et les écosystèmes marins environnants.

### 2.1.2. Les interactions complexes vent x île : modulateurs clés de la dynamique océanique

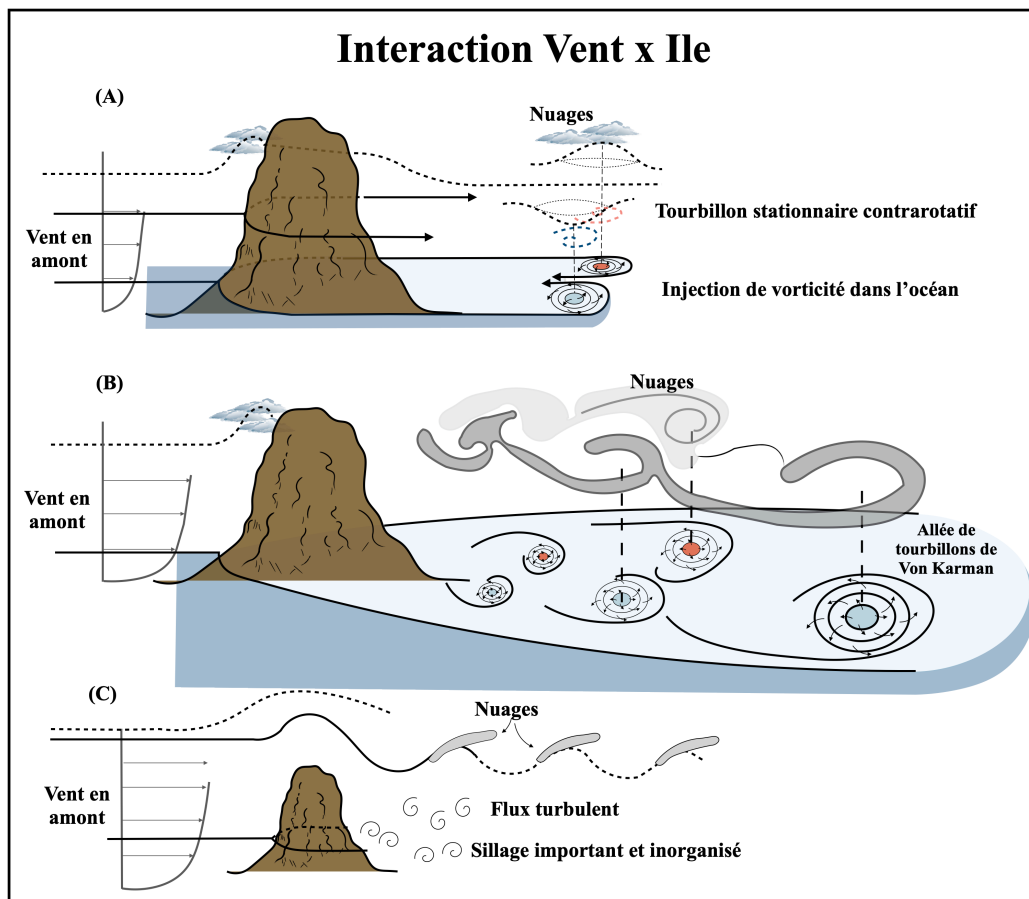
Les interactions entre les vents de basse altitude et les îles isolées possédant des reliefs marqués (les montagnes, les crêtes, les pentes abruptes, ...) sont des phénomènes importants à prendre en compte pour comprendre les répercussions météorologiques associées au relief insulaire. Cette dynamique atmosphérique impacte directement les précipitations et la formation des nuages aussi bien en amont qu'en aval des îles, ce phénomène est connu sous le nom « d'effet d'ombre pluviométrique » (Yang & Chen 2008 ; Houze 2012 ; Stockham et al. 2018). Les contraintes physiques imposées par la présence des îles modifient le flux des vents, les obligeant à contourner ou à surplomber les reliefs. Ces modifications induisent des instabilités et des processus en amont et en aval des îles, créant ainsi des similitudes avec la circulation océanique autour d'un cylindre (**Figure 6**). Pour caractériser de façon précise la circulation atmosphérique induite par la présence d'îles hautes, plusieurs paramètres sont à prendre en compte, notamment la hauteur de l'obstacle et la stabilité du flux en amont. Trois configurations sont possibles :

(1) Une île d'origine volcanique avec une altitude importante (par exemple, Big Island à Hawaii, Yang & Chen 2008) avec de faibles vents en amont ce qui va favoriser la recirculation dans le sillage de l'île (**Figure 6A** ; Barton et al. 2000 ; Hafner & Xie 2003). Cette configuration va conduire à la création de deux grands tourbillons contrarotatifs en aval de l'île (Smolarkiewicz & Rotunno 1989). Ces tourbillons sont stationnaires, et la circulation résultante est similaire à celle de l'exemple 2 présenté dans les interactions courant x île (**Figure 5B & Figure 6A**). Ces processus génèrent fréquemment des dipôles de température en surface, créant des anomalies thermiques distinctes avec un tourbillon avec des eaux chaudes et un tourbillon avec des eaux froides (**Figure 5B & Figure 6A**).

(2) Une île avec un vent ascendant plus intense ou une altitude plus faible, entraînant un sillage plus turbulent et ce sur une zone plus étendue (**Figure 6B**). Le flux d'air contourne la montagne puis s'en sépare, créant ainsi un important cisaillement dans le vent qui peut être sujet à une forte instabilité. Cette instabilité survient lorsque deux couches de fluides se déplacent à des vitesses différentes, créant des tourbillons de sens opposé en aval de l'île. Cette dynamique forme une allée de tourbillon de Von Karman (**Figure 6B**), identifiable dans la structure des nuages de basse altitude (par exemple, stratocumulus), faisant référence au cas représenté dans la **Figure 5C**. Pour les deux premières configurations, la circulation atmosphérique en aval de l'île est caractérisée par de grands tourbillons atmosphériques conduisant à un forçage vers

l'océan. Ce forçage peut entraîner une injection de vorticité dans l'océan supérieur qui peut entraîner des modifications dans la dynamique océanique notamment en influençant les courants marins et les tourbillons océaniques. Ces modifications peuvent avoir pour conséquence d'altérer les conditions de mélange vertical et horizontal, induisant des changements notables dans la circulation océanique à des échelles régionales et locales.

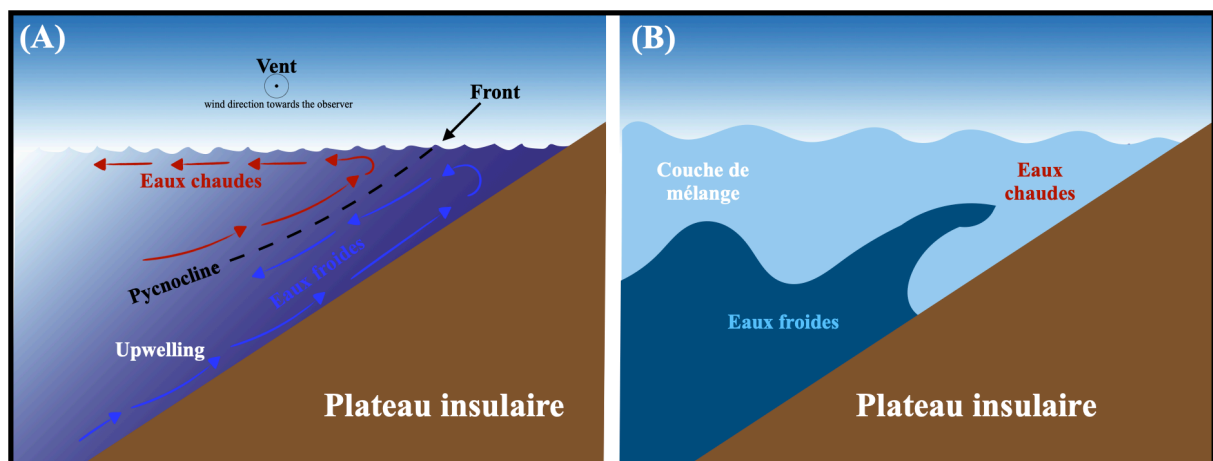
(3) Une île de faible altitude avec des vents en amont très puissants (**Figure 6C**) génère un sillage important par rapport à la taille de l'île et se caractérise par un écoulement très turbulent. Ce dernier cas conduit souvent à la création d'une onde en aval dans la couche limite atmosphérique marine avec de multiples tourbillons anticycloniques et cycloniques de taille relativement petite qui améliorent le mélange vertical de la colonne d'air. Cette agitation, générée par ces tourbillons, provoque une impulsion et un forçage de chaleur dans l'océan qui deviennent alors très variables et difficiles à prédire.



*Figure 6. Illustration la circulation et de la configuration des nuages induites par la présence d'une île en fonction De sa hauteur et de la vitesse des vents Illustration : © Guillaume CHANDELIER modifié à partir de De Falco et al. 2022.*

### 2.1.3. Exploration des mécanismes de mélange vertical dans les océans : compréhension et répercussions

Parmi les mécanismes intrinsèques à l'océan favorisant le mélange vertical, les ondes internes jouent un rôle fondamental en propulsant des eaux froides et riches en nutriments vers la couche euphotique (Martin et al. 2002 ; Storlazzi et al. 2020 ; Wyatt et al. 2020). Ces ondes voyagent le long de l'interface entre des couches de densités différentes souvent à la base de la couche de mélange ou de la pycnocline principale (Klemas 2012). À l'intérieur de l'océan, en l'absence de forçage atmosphérique important, tel que de faibles flux de vent et de chaleur, la fragmentation des ondes internes est une source majeure de mélange vertical (Alford et al. 2011). Trois mécanismes majeurs peuvent altérer cette interface et engendrer des ondes internes : les fluctuations de pression du vent en surface, l'influence des marées sur une topographie irrégulière appelé également « marée interne », et les courants relativement constants sur une topographie rugueuse appelés également « ondes sous le vent » (Figure 7 ; MacKinnon 2013 ; Nikurashin & Ferrari 2013). La capacité de ces ondes à se déplacer le long de la côte est étroitement liée à la forme du fond marin (Merrifield & Holloway 2002). Une pente douce favorise leur progression vers des eaux moins profondes, tandis qu'une topographie abrupte les renvoie au large (Gove et al. 2016). Lorsqu'elles atteignent des eaux peu profondes, ces ondes deviennent plus marquées et finissent par se briser, créant ainsi un brassage vertical (Figure 7).



*Figure 7. Schéma représentant les interactions entre la dynamique océanique et le plateau insulaire qui génèrent un mélange océanique : (A) schéma simple d'une remontée d'eau induite par la topographie et d'un mélange et d'une vorticité induits par le frottement du fond (B) une vague interne se propageant vers le plateau insulaire devient plus raide et finit par se briser, générant un mélange vertical. Source : © Guillaume CHANDELIER.*

Gove et al. (2016) ont décrit un effet de masse insulaire plus prononcé associé à une intensification du mélange vertical pour les îles ayant une bathymétrie présentant une pente douce. L'amélioration du mélange vertical, due aux ondes internes ou à l'interaction avec la bathymétrie, donne lieu à une empreinte presque symétrique, parfois légèrement plus forte en amont de l'île. Cet effet est observé autour de presque toutes les îles, et ne présente pas de saisonnalité. Il est confiné à une région mince autour des îles et peut être masqué par certains des mécanismes décrits précédemment. Ce mécanisme est généralement dominant sur les îles de basses altitudes comme les Maldives, Seychelles et Chagos (De Falco et al. 2022)

#### **2.1.4. Processus d'origines terrestres régulant l'effet de masse insulaire (EMI)**

La matière organique dans les océans provient soit des organismes marins produisant eux-mêmes ces composés (matière organique autochtone), soit de la terre ferme (matière organique allochtone). Celle venant de la terre suit un chemin complexe, passant par différents stades de transformation avant d'atteindre l'océan (Romankevich 1984). Divers facteurs d'origine terrestre peuvent réguler l'effet de masse insulaire, par le biais d'apport de nutriments (notamment en azote) par le ruissellement, qu'il soit naturel ou d'origine anthropique (Dandonneau & Charpy 1985 ; Vitousek et al. 1997), l'écoulement des eaux souterraines (Signorini et al. 1999 ; Hwang et al. 2005 ; Street et al. 2008) ainsi que le lessivage des atolls (Gove et al. 2016). Ces processus peuvent constituer le mécanisme unique responsable d'une augmentation locale de la production primaire autour des petites îles ou agir de manière simultanée.

##### *2.1.4.1. Ruissellement naturel et anthropique*

Le transfert de carbone organique depuis la terre vers les océans, bien que difficile à quantifier avec précision, représente une part non négligeable du bilan mondial du carbone. Des données suggèrent que les îles océaniques hautes pourraient jouer un rôle significatif dans ce transport de carbone organique vers les océans (Lyons et al. 2002 ; Hoover & Mackenzie 2009). Les îles océaniques ne représentent qu'environ 3 % de la masse continentale de la Terre, mais contribueraient de 17 % à 35 % du carbone organique particulaire estimé entrant annuellement dans les océans mondiaux (Lyons et al. 2002). Les petits bassins versants montagneux et les écoulements rapides sont fréquents sur les îles océaniques, en particulier dans les régions tropicales. Les conséquences de ces flux associés aux écoulements autour des îles semblent avoir une importance et un impact à l'échelle régionale (Syvitski et al. 2005). Toutefois, évaluer l'impact précis de ces écoulements sur les écosystèmes côtiers associés peut s'avérer complexe

(Hoover 2002 ; Ringuet & Mackenzie 2005 ; De Carlo et al. 2007). La caractérisation des flux fluviaux est essentielle pour comprendre à la fois le fonctionnement naturel de ces écosystèmes côtiers mais également les impacts potentiels de l'Humain. En outre, bien que les îles océaniques ne soient responsables que d'une partie des apports de l'océan mondial, les apports provenant de ces sources peuvent avoir une importance disproportionnée pour les bilans régionaux de certains éléments (par exemple, le phosphore). En effet, les apports de phosphore à l'océan sont associés principalement aux apports fluviaux (Sundby et al. 1992). Les activités humaines, notamment la déforestation, l'exploitation forestière, l'urbanisation et l'agriculture, semblent avoir amplifié de manière significative à la fois le flux et la nature des apports de matière (Hopkinson & Vallino 1995 ; Lyons et al. 2002). Cette modification de l'utilisation des sols favorise le ruissellement des eaux, entraînant une augmentation notable de l'exportation de sédiments, de matières organiques et d'éléments nutritifs inorganiques. Selon les estimations, les niveaux de carbone organique total dans les rivières auraient augmenté de 3 à 5 fois par rapport aux niveaux naturels (Hopkinson & Valino 1995). De plus, les activités anthropiques ont altéré l'importance relative du carbone organique particulaire par rapport à l'exportation du carbone organique dissous, ainsi que la labilité de la matière organique (Hopkinson & Valino 1995). Le déversement et la dispersion de nutriments, de pesticides et d'autres substances chimiques provenant des terres agricoles représentent une menace pour la qualité des eaux de surface et souterraines (Ahuja 1986).

### *2.1.4.2. Écoulement des flux hydrothermaux à travers d'anciennes formations volcaniques*

Sur une île océanique, l'écoulement des eaux souterraines enrichit les réserves d'eau douce en absorbant divers minéraux tels que le calcium, le potassium et le magnésium lors de leur passage à travers les couches géologiques (Hwang et al. 2005 ; Street et al. 2008). Cette filtration naturelle purifie l'eau tout en lui conférant des propriétés minérales bénéfiques. Ces eaux souterraines, riches en minéraux, ont un impact significatif sur la vie marine, nourrissant les écosystèmes côtiers par l'apport des nutriments essentiels pour la croissance du phytoplancton (Dandonneau & Charpy 1985 ; Signorini et al. 1999 ; Gove et al. 2016). Ces minéraux soutiennent ainsi la biodiversité marine, favorisant la santé et la vitalité des espèces marines. Cette interaction entre les eaux souterraines et la vie marine favorise également l'émergence d'un effet de masse insulaire, soutenant et stimulant l'abondance de la vie dans les zones océaniques environnantes (Dandonneau & Charpy 1985 ; Signorini et al. 1999 ; Gove et al. 2016).

#### 2.1.4.3. *Lessivage des atolls*

Le lessivage des atolls, processus clé dans les écosystèmes marins, se révèle particulièrement prononcé au sein des atolls semi-fermés munis de chenaux naturels menant vers l'océan ouvert (Aucan et al. 2012). Ce phénomène est alimenté par la convergence de puissantes houles océaniques, combinées à l'action des alizés. Ces forces agissent conjointement pour soulever des quantités considérables d'eau au-dessus des barrières de corail émergentes, amorçant ainsi un processus de lessivage à grande échelle. Cette eau chargée de nutriments et de débris s'écoule à travers tout le réseau d'atolls avant de se déverser par les chenaux vers l'océan (Aucan et al. 2012). Le lessivage provoqué par la force des vagues s'avère hautement efficace pour évacuer hors de l'atoll les débris et autres sources de nutriments générés par les récifs coralliens (Callaghan et al. 2006). Cette évacuation rapide de matériaux peut excéder la capacité d'assimilation de la communauté benthique (Atkinson 2011), contribuant ainsi à l'apport supplémentaire de nutriments qui favorisent l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique du littoral (Gove et al. 2016).

Bien que les impacts des effets de masse insulaire soient observés depuis de nombreuses décennies, la compréhension des interactions entre les processus physiques et biogéochimiques à leur origine demeure complexe. Malgré leur importance écologique manifeste, la précision des mécanismes sous-jacents demeure incertaine en raison, (1) de la complexité spatio-temporelle des mouvements de fluides dans les zones d'influence des îles, (2) du défi technique pour réaliser des mesures *in situ* avec une résolution temporelle et spatiale adéquate (Hernández-León 1991), et (3) de la nécessité de recourir à des approches océanographiques interdisciplinaires pour synthétiser les processus physiques, biologiques et chimiques impliqués. Cela soulève encore de nombreuses interrogations, notamment sur la fréquence et les facteurs sous-jacents à ces phénomènes. Certaines études, telles que celles menées par Gove et al. (2016) et De Falco et al. (2022), s'efforcent d'éclaircir ces aspects.

### **3. Impacts de l'Effet de Masse Insulaire sur les réseaux trophiques marins**

#### **3.1. Rappels sur les réseaux trophiques**

##### **3.1.1. Définition de l'écologie trophique**

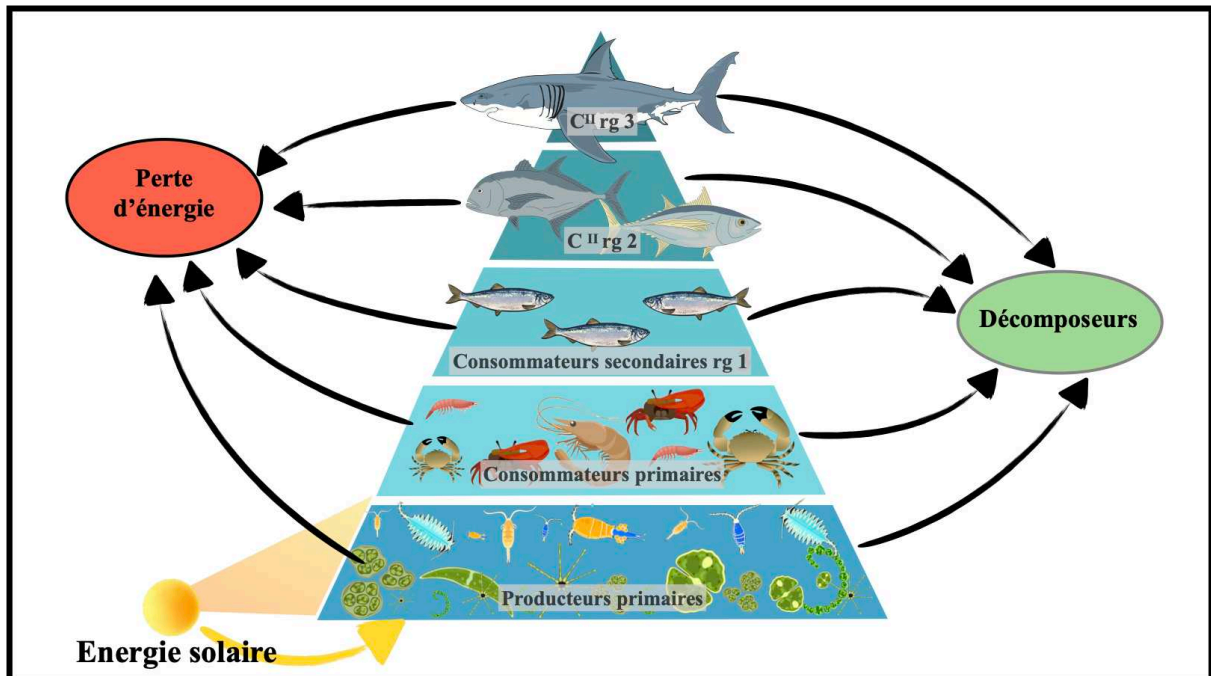
L'écologie trophique vise à comprendre les déterminismes et les conséquences écologiques des relations alimentaires et de l'acquisition des ressources nutritives par les êtres vivants (Perga et al. 2018). L'écologie trophique apparaît aujourd'hui comme un élément clé de réponse aux enjeux majeurs de l'écologie, pour étudier en particulier la réponse des systèmes



écologiques aux perturbations anthropiques (Soliveres et al. 2016 ; Majdi et al. 2018). Son étude permet d'acquérir des informations sur l'écologie des espèces, la dynamique des populations, la structure et le fonctionnement des communautés ou la dynamique des éléments biogéochimiques au sein des écosystèmes (DeNiro & Epstein 1978 ; Thayer et al. 1984).

### 3.1.2. Les réseaux trophiques

Un réseau trophique est ainsi constitué d'un ensemble de chaînes alimentaires interconnectées (**Figure 8**). Il décrit les interactions complexes entre les organismes, mettant en évidence le transfert d'énergie et de nutriments à travers différents niveaux trophiques. La structure d'un réseau trophique peut être comparée à celle d'un immeuble à plusieurs étages. Chaque niveau de cet immeuble représente un échelon trophique, correspondant à un type spécifique d'organisme au sein de ce réseau. Le fonctionnement des réseaux trophiques, quant à lui, renseigne sur une partie des interactions qui peuvent exister entre les différentes composantes d'un écosystème (Bearhop et al. 2004). À la différence d'un immeuble, la taille des étages n'est pas homogène dans un réseau trophique et les limites entre étages sont parfois peu marquées.

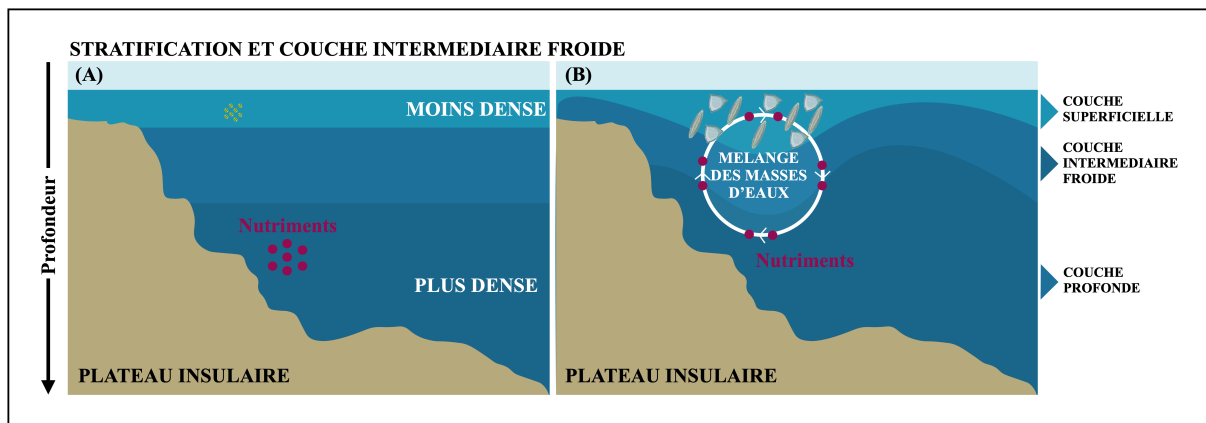


*Figure 8. Illustration d'un réseau trophique simplifié (rg = rang et C = consommateurs=.*  
Source : © Guillaume CHANDELIER.

Le niveau inférieur du réseau trophique est composé des producteurs primaires, constitués en milieu aquatique principalement du phytoplancton, de différents types d'algues mais également de bactéries photosynthétiques. Les producteurs primaires sont autotrophes, c'est-à-dire qu'ils fabriquent de la matière organique à partir de la matière minérale et de l'énergie solaire (**Figure 8**), c'est le principe de la photosynthèse (Paull et al. 1985). Il est possible pour les producteurs primaires d'effectuer un contrôle « bottom up » ou ascendant lorsqu'ils sont les moteurs de la distribution et de l'abondance de leurs consommateurs par le biais de la croissance et de la reproduction. Au premier étage du réseau trophique, sont retrouvés les consommateurs primaires qui sont quant à eux hétérotrophes, c'est-à-dire qu'ils fabriquent leur matière organique en dégradant de la matière organique issue des producteurs primaires, ils font généralement partie des herbivores (**Figure 8**). Au deuxième étage du réseau trophique, sont retrouvés les consommateurs secondaires qui sont hétérotrophes et généralement carnivores ou omnivores. Certains d'entre eux sont caractérisés par un comportement de prédation envers les consommateurs primaires, ce sont les méso-consommateurs (**Figure 8**). Dans certains écosystèmes particuliers, comme les upwellings côtiers, la dynamique trophique sera sous le contrôle des niveaux intermédiaires, dont la biomasse réagit fortement aux forçages environnementaux. Ainsi dans les systèmes d'upwelling, les poissons pélagiques contrôlent la biomasse planctonique et influencent également la dynamique des prédateurs (Cury et al. 2000). Certains consommateurs secondaires adoptent un comportement de prédation envers d'autres consommateurs secondaires. Ceux-ci sont identifiés comme des prédateurs apicaux (**Figure 8**) et occupent le sommet du réseau trophique. Il existe des mécanismes de régulation de la dynamique de la biomasse au sein des réseaux trophiques, compatibles avec des régulations ascendantes. Ces mécanismes sont en grande partie exercés par les prédateurs apicaux. Il s'agit de contrôles descendants (top-down). Dans ce type de contrôles, les consommateurs peuvent influencer leurs proies par le biais de deux processus distincts mais qui agissent généralement en interaction : les effets de prédation directe (également appelés effets de consommation) et les effets de risque (Heithaus et al. 2008). La prédation directe agit sur la démographie des populations de proies en retirant des individus de celles-ci. Les effets de risque agissent également sur la taille des populations de proies en induisant des changements physiologiques ou comportementaux, qui modifient les budgets temps, en réduisant le temps dédié à l'accès aux ressources alimentaires au profit de plus de temps de comportement anti-prédateur. Ces impacts des prédateurs sur les proies interagissent souvent, et la force relative des effets de risque et de la prédation directe peut être induite par le degré de disponibilité des ressources et l'état physiologique des proies (Werner & Peacor 2003).

### 3.2. Impact de l'effet de masse insulaire sur les producteurs primaires

Les changements dans la structure des communautés de phytoplancton sont en grande partie le produit d'une activité de croissance différentielle entre les espèces ou les groupes taxonomiques supérieurs en réponse aux changements des conditions environnementales (Kilham 1980). Parmi les facteurs qui contrôlent la croissance du phytoplancton, les nutriments sont particulièrement importants. En effet, les changements dans la concentration de nutriments déterminent significativement la structure des communautés (par exemple, Turpin & Harrison 1979). Les processus qui régulent le phénomène de l'effet de masse insulaire ont généralement des caractéristiques épisodiques de durée relativement courte, le temps de réponse de croissance des organismes sont donc critiques. Lorsque les eaux sont bien stratifiées comme dans les zones intertropicales, la zone euphotique est pauvre en nutriments, ce sont les petites formes de phytoplancton qui constituent une part importante de la biomasse phytoplanctonique (**Figure 9A**). Cependant il est possible d'observer un changement de dominance lorsqu'autour des îles il y a des apports en nutriments limitants (**Figure 9B**), en lien avec les processus physiques (upwelling, tourbillons, etc.) ou terrestres évoqués précédemment (ruissellement naturel et anthropique). En effet, en présence de forte concentration de nutriments et de silice ( $\text{SiO}_2$ ), les diatomées ont tendance à se développer deux fois plus vite que les petites formes (Bienfang et al. 1982 ; Furuya et al. 1986).

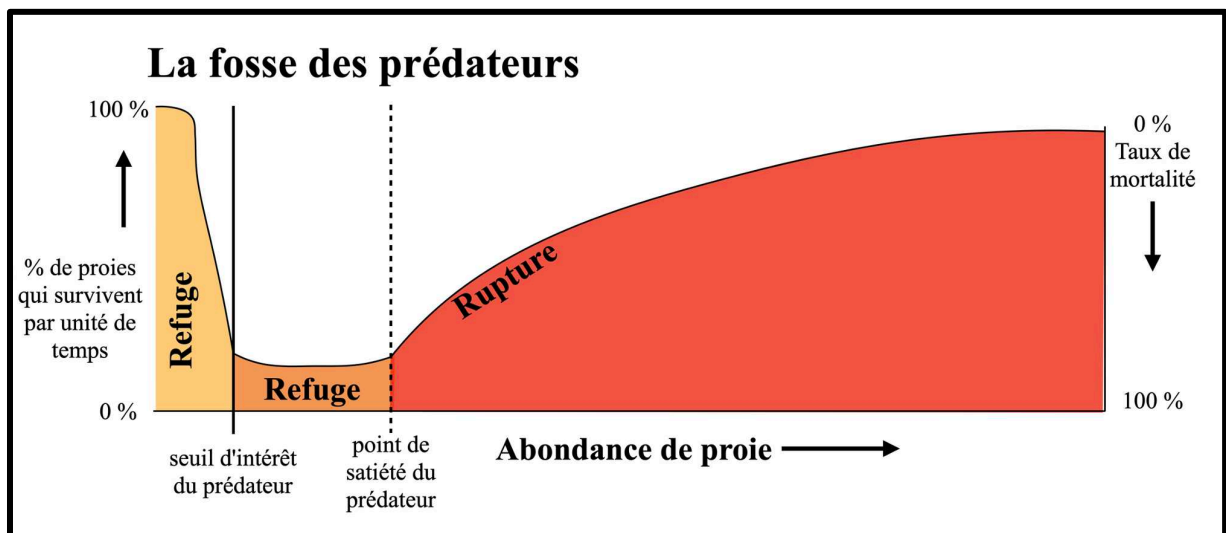


*Figure 9. Schéma montrant (A) la situation classique de la stratification de la colonne d'eau dans les écosystèmes tropicaux, où la zone euphotique est dominée par les petites formes de phytoplancton et (B) la situation d'un mélange des différentes masses d'eau de la colonne d'eau avec un fort courant qui entre en friction avec la bathymétrie d'une île océanique tropicale entraînant un changement de communauté phytoplanctonique. Source : © Guillaume CHANDELIER.*

Dans d'autres cas, l'apport de grandes quantités de fer (Fe) dans les eaux de surface appauvries en nitrate va favoriser davantage la croissance de la cyanobactérie diazotrophique *Trichodesmium* (par exemple, l'archipel des îles Canaries ; Ramos et al. 2005).

### 3.3. Opportunités alimentaires offertes par l'effet de masse insulaire

La production de phytoplancton, en tant que source initiale d'énergie dans les écosystèmes marins, détermine la structure trophique de ces systèmes et influence considérablement le comportement des grands vertébrés marins. L'énergie qu'un prédateur utilise pour chasser une proie, en plus de l'énergie nécessaire pour ses fonctions physiologiques, sa croissance et sa reproduction, doit équilibrer le contenu calorique de la nourriture qu'il consomme. Ce concept est connu sous le nom de l'approvisionnement optimal (optimal foraging ; Charnov 1976).



*Figure 10. Schéma expliquant le concept de la fosse des prédateurs, modifié à partir de Bakun 2006.*

Dans les écosystèmes pélagiques tropicaux, la rareté des ressources alimentaires signifie que ces prédateurs doivent dépenser davantage d'énergie pour trouver de la nourriture pour répondre à leurs besoins énergétiques. La recherche constante de nourriture dans des zones où les ressources sont limitées exige des déplacements fréquents sur de longues distances. Cette activité de recherche et de chasse peut entraîner une dépense énergétique considérable pour ces animaux marins. Les périodes de pénurie alimentaire peuvent également avoir des répercussions sur leur santé reproductive et leur capacité à survivre aux conditions environnementales difficiles (Charnov 1976). Dans ces milieux oligotrophes, la population de proies est souvent maintenue à un effectif bas en raison de la forte pression de prédation exercée

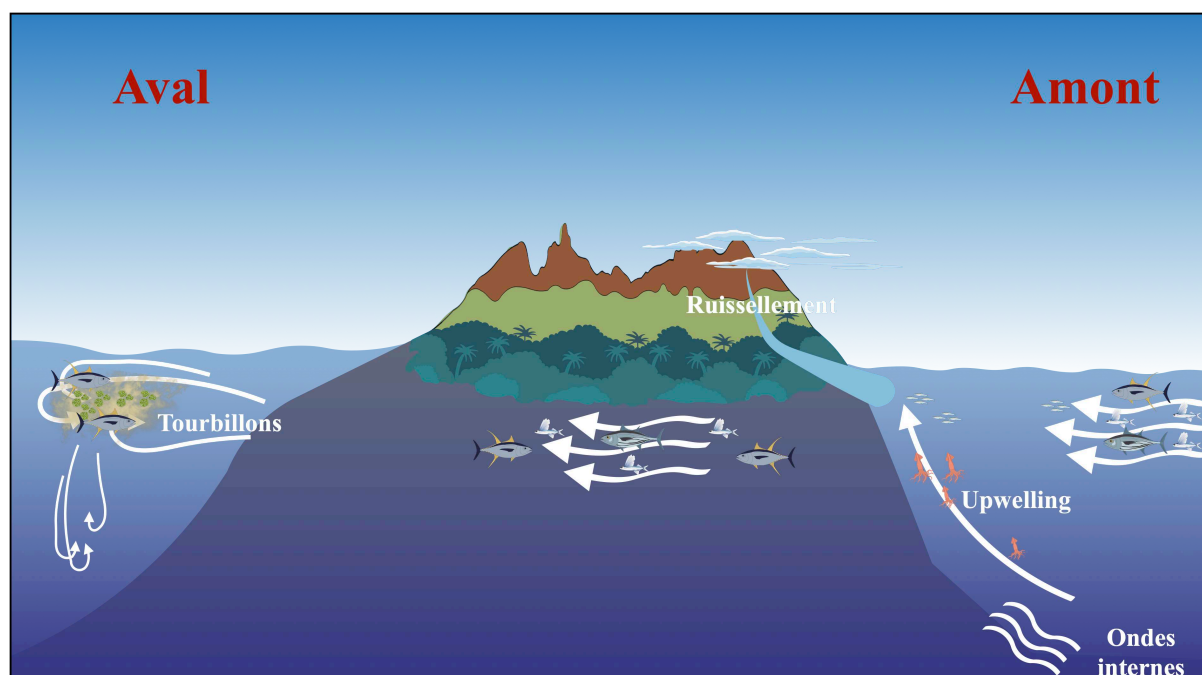
par une espèce prédatrice, c'est le concept de la fosse aux prédateurs (**Figure 10** ; Predator Pit ; Bakun 2006). La conséquence est qu'une grande partie de ces milieux oligotrophes peut être enfermée dans une situation de « gain net minimal », où la productivité de chaque niveau trophique est poussée à un niveau très bas par une surexploitation incessante exercée par le niveau trophique immédiatement supérieur.

Contrairement au milieu hauturier, la biomasse de phytoplancton est généralement importante près des îles océaniques tropicales. En effet, ces oasis océaniques peuvent augmenter la biomasse phytoplanctonique jusqu'à 86 % par rapport aux conditions océaniques oligotrophes (Gove et al. 2016). L'effet de masse insulaire offre une excellente situation nutritionnelle pour les larves de poissons et d'invertébrés récifaux. Ce développement de populations planctoniques denses peut supporter des stocks importants d'anchois (Tester 1951), ou encore des stocks de certaines espèces pélagiques (Blackburn 1965 ; Sund et al. 1981). L'effet de masse insulaire joue un rôle crucial pour les réseaux trophiques marins en les sortant du phénomène de la fosse aux prédateurs (**Figure 10**), en concentrant une grande quantité de proies dans une zone spécifique ce qui va créer des opportunités alimentaires pour les prédateurs. En trouvant ces points de concentration de proies, les prédateurs peuvent accéder à une source alimentaire abondante, échappant ainsi à la contrainte alimentaire qui les obligerait à maintenir les populations de proies à des niveaux d'effectifs bas (Bakun 2006). Les îles via les différents mécanismes de l'effet de masse insulaire, permettent de rendre l'énergie mécanique du système physique disponible pour augmenter l'énergie trophique disponible pour les organismes biologiques. Ces mécanismes offrent des opportunités exceptionnelles pour l'amélioration de la productivité locale, favorisant ainsi la prolifération d'espèces hautement adaptées et caractérisées par une croissance rapide.

### **3.4. Impact de l'effet de masse insulaire sur la structuration de la biodiversité et la biomasse des grands vertébrés marins**

Comme vu précédemment dans la partie 2.1.1., l'obstruction de l'île peut créer une zone abritée d'écoulement relativement calme qui s'étend en aval de l'île, généralement associée à la présence d'une paire de tourbillons (cyclonique et anticyclonique ; Heywood et al. 1990 ; Nesterova et al. 2001). Ce type d'écoulement particulier va avoir des conséquences non négligeables sur la structuration de la biodiversité marine. Par exemple, la biomasse des thons et des poissons volants aux abords des îles va être majoritairement retrouvée dans les bandes étroites de courant particulièrement fort circulant le long des côtes extérieures de chacun des

tourbillons (**Figure 11** ; Masse & Johannes 1985). Ces écoulements peuvent également entraîner des zones de fortes concentrations d'organismes, ainsi qu'une certaine quantité d'objets flottants à la dérive, qui peuvent attirer des espèces océaniques tels que des poissons volants et d'autres planctophages, qui à leur tour peuvent attirer des thons et d'autres poissons prédateurs (**Figure 11** ; Masse & Johannes 1985), comme le font les Dispositifs de Concentration de Poissons (DCP ; Dagorn et al. 2000). En effet, dans les milieux marins, les objets flottants exercent une influence multidimensionnelle sur le comportement des poissons (Castro et al. 2002). Ces éléments dérivants représentent des refuges efficaces en offrant une protection notamment contre les prédateurs et les forces de courant. De plus, ils constituent des micro-habitats abritant une biodiversité de micro-organismes, constituant une source de nourriture pour les poissons (Castro et al. 2002). Certains de ces objets peuvent jouer un rôle crucial en tant que sites de reproduction, assurant ainsi la viabilité des populations juvéniles. En suivant ces objets dérivants, les poissons optimisent leur dépense énergétique lors de leurs déplacements dans le milieu marin. Enfin, ces éléments favorisent également des interactions sociales complexes, pouvant mener à la formation de bancs de poissons agrégés autour de ces structures flottantes (Lewis et al. 2005).



*Figure 11. Structuration de la biodiversité des espèces commerciales autour des îles océaniques selon les observations de Masse & Johannes 1981. Source : © Guillaume CHANDELIER.*

Ainsi, ces objets flottants ne doivent pas être simplement considérés comme des débris, mais comme des composants intégraux contribuant à l'équilibre et à la vitalité des écosystèmes marins près des îles. La présence d'un effet de masse insulaire induit généralement une altération notable dans les schémas de déplacement horizontaux et verticaux des calmars, des poissons et d'autres organismes planctoniques, qui effectuent des migrations nyctémérales vers les zones côtières pour se nourrir, typiquement dans les secteurs d'upwelling situés en amont et en aval des îles (Gove et al. 2016). Cette modification dans les trajectoires migratoires de ces organismes influence également les déplacements des prédateurs pélagiques qui ajustent leurs mouvements selon ceux de la communauté du micro-necton. Par ailleurs, l'effet de masse insulaire exerce une influence sur les schémas migratoires inter-îles des grands prédateurs marins, tels que le requin tigre (*Galeocerdo cuvier* ; Papastamatiou et al. 2013). Cette variation de la biomasse phytoplanctonique semble déterminer les itinéraires empruntés par cette espèce, vraisemblablement attribuable à un avantage énergétique net associé à l'augmentation de la densité des proies disponibles (Papastamatiou et al. 2013).

## 4. Changement global

### 4.1. Contexte

Dans un suivi à long terme de la qualité des écosystèmes côtiers à l'échelle mondiale, Halpern et al. (2008 ; 2015) ont montré qu'aucune région mondiale n'était épargnée par les perturbations liées aux activités humaines. Parmi les différents écosystèmes marins, les écosystèmes océaniques du large sont moins perturbés. Ces études ont aussi mis en évidence que les perturbations comme le changement climatique, la surexploitation des stocks et la destruction physique des habitats associées à la pêche industrielle ont des impacts globaux sur l'océan mondial, alors que les pollutions liées aux activités humaines terrestres comme l'agriculture et l'urbanisation ont des impacts plus locaux mais non moins conséquents. Ces effets cumulés affectent principalement les zones côtières et les plateaux insulaires, à l'interface entre les environnements terrestre et marin (Halpern et al. 2008 ; He & Silliman 2019). Bien qu'il soit nécessaire de réduire les émissions de gaz à effet de serre pour diminuer le taux de réchauffement et ses impacts associés, il est probable qu'un réchauffement d'au moins 1,5°C se produira dans les prochaines décennies, même avec une réduction presque complète des émissions (Moore & Schindler 2022). Par conséquent, il est important d'identifier et de promouvoir les conditions locales qui renforcent la résilience des espèces et des écosystèmes au changement climatique à court terme.

#### **4.2. Effet bénéfique de l'effet de masse insulaire sur la résilience des écosystèmes insulaires face au changement global**

Selon les projections, les modifications du cycle biogéochimique (par exemple, celui du carbone, de l'azote et de l'oxygène) et du brassage océanique associées au changement climatique réduiront la disponibilité des nutriments et la production primaire dans les régions tropicales et subtropicales (Doney 2010), ce qui aura un impact sur les pêcheries et compromettra certains des services écosystémiques offerts par l'océan à la population humaine (Blanchard et al. 2012). Cependant, il est important de noter que les modèles climatiques de pointe utilisés dans les projections de l'évolution de la production primaire ne prennent pas en compte les interactions biogéophysiques complexes qui régulent certains phénomènes comme l'effet de masse insulaire, et qui se produisent à l'échelle de l'écosystème île-récif. Karnauskas & Cohen (2012) ont estimé que le réchauffement et le déclin de la productivité autour de certaines îles du Pacifique seront atténués par l'amélioration de la remontée d'eau associée à un renforcement du contre-courant équatorial. En effet, l'amélioration de la remontée topographique agira comme une rétroaction négative, atténuant localement le réchauffement de la surface. Par exemple, aux îles Gilbert, le taux de réchauffement sera réduit de  $0,7 \pm 0,3^{\circ}\text{C}$  par siècle, soit un effet de refroidissement global comparable à l'anomalie locale d'un El Niño, d'ici la fin de ce siècle (Karnauskas & Cohen 2012). Cependant la dynamique du sous-courant équatorial reste limitée à l'équateur, seule une poignée de récifs coralliens peuvent bénéficier de cet effet d'île équatoriale. Néanmoins, ceux qui en bénéficient seront confrontés à un taux de réchauffement plus faible, ce qui leur confère un avantage significatif par rapport aux systèmes récifaux voisins. De plus, les caractéristiques biophysiques de l'effet de masse insulaire pourraient agir comme des soutiens pour accroître la résilience des écosystèmes de récifs coralliens contre les épisodes de stress thermique à venir, incluant le phénomène de blanchissement corallien associé à ces événements (Karnauskas & Cohen 2012). En effet, l'apport d'eaux profondes chargées de particules par les remontées d'eau et les ondes internes, pourrait fournir un sursis thermique aux coraux pendant les périodes prolongées de températures anormalement chaudes (Boss & Zaneveld 2003).

L'étude de l'effet de masse insulaire relève d'une importance capitale pour appréhender la manière dont les écosystèmes insulaires réagiront et s'adapteront aux impacts du réchauffement climatique. Ces écosystèmes, souvent uniques et sensibles aux changements, peuvent fournir des informations cruciales sur la résilience des habitats insulaires face aux stress environnementaux, y compris les effets de l'augmentation des températures et des



modifications climatiques globales. Comprendre les mécanismes biogéophysiques qui régulent ce phénomène, est essentiel pour développer des stratégies de conservation et d'adaptation efficaces pour ces écosystèmes vulnérables et prédire avec précision la trajectoire des écosystèmes marins et des millions de personnes qu'ils font vivre en cet ère de changement global.

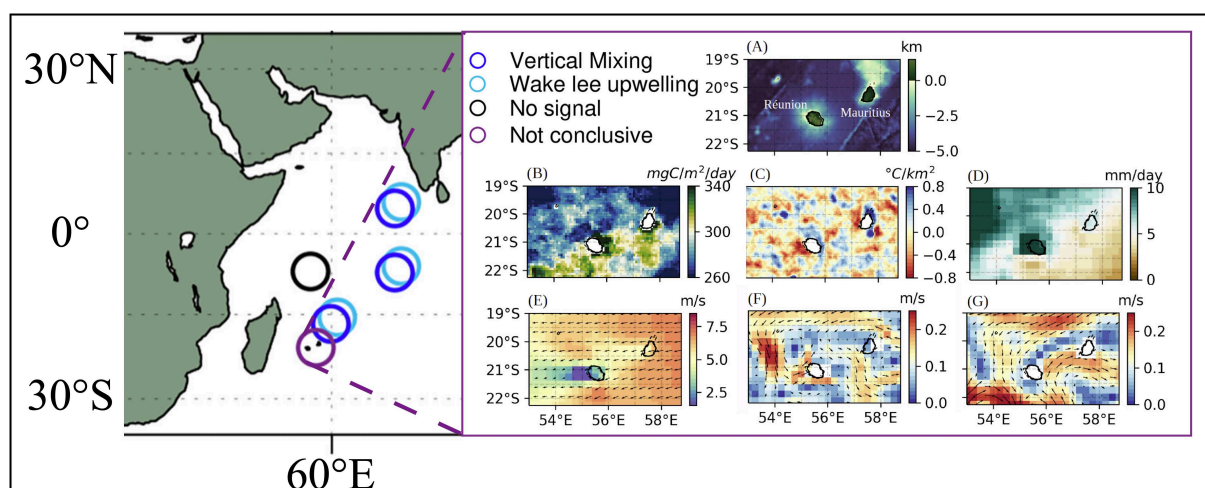
## 5. Limites de l'effet de masse insulaire

La distribution et l'abondance de la production primaire autour d'une île sont extrêmement variables, et une augmentation régulière vers la côte n'est pas une règle absolue (De Falco et al. 2022). En effet, dans certains cas, les changements de biomasse en producteurs primaires ne seraient pas évidents dans le cas où la remontée des eaux se poursuivrait pendant une très courte période, de sorte que les nutriments remontés seraient dispersés en se mélangeant trop rapidement avec les eaux oligotrophes environnantes ne permettant pas à la biomasse phytoplanctonique de se développer (Furuya et al. 1986). D'autres facteurs, notamment la quantité d'irradiation solaire entrante, la profondeur de la couche de mélange et l'intensité du broutage des herbivores peuvent également limiter la croissance du phytoplancton (Nelson & Smith 1991 ; Platt et al. 2003). De plus dans certains cas, la présence d'une forte concentration en phytoplancton en surface et en aval d'une île n'indique pas nécessairement une augmentation de la productivité primaire mais peut être le signe d'une remontée passive du maximum de chlorophylle profond (Deep Chlorophyll Maximum) à la surface en lien avec les échanges verticaux (Hasegawa et al. 2009).

## 6. Objectifs de la thèse

Malgré l'importance écologique reconnue du phénomène de l'effet de masse insulaire dans de nombreuses zones du monde (Bakun 2006 ; Gove et al. 2016), il demeure largement sous-étudié dans la région du Sud-Ouest de l'océan Indien, et notamment autour de l'île de La Réunion (**Figure 12**). Dans leur analyse, De Falco et al. (2022) soulignent un possible effet de masse insulaire autour de l'île de La Réunion, tout en mettant en lumière la complexité inhérente à l'étude de ce phénomène dans cette région spécifique. Leur étude met en évidence la complexité des schémas de circulation entre l'île de La Réunion et l'île Maurice, caractérisée par des courants principalement dirigés vers le Nord-Ouest d'avril à septembre, et vers le Sud-Est pendant l'hiver et au début du printemps, avec des fluctuations significatives entre ces deux directions saisonnières. Ils ont également observé des pics de production primaire nette autour

de l'île de La Réunion. Cependant, l'analyse a été limitée par des incohérences constatées entre les différentes bases de données de courants utilisées, ce qui a restreint les possibles interprétations concernant les causes de l'augmentation de la production primaire autour de l'île. Les facteurs potentiels tels que la courantologie et l'apport de matière lié aux précipitations sont demeurés difficiles à appréhender et à isoler en raison de ces incohérences, limitant ainsi la profondeur des conclusions et la compréhension des mécanismes sous-jacents à ce phénomène (**Figure 12**).



**Figure 12.** (A) île de la Réunion et Maurice, (B) Topographie, (C) SST Laplacian, (D) Précipitation issue de ERA5, (E) Vitesse du vent, (F) Courants issus de la base de données SODA3 et (G) Courant issu de la base de données OSCAR. Source : modifié d'après De Falco et al. 2022.

La problématique générale de cette thèse consiste à vérifier la présence d'un effet de masse insulaire autour de l'île de La Réunion et le caractériser en analysant en particulier le rôle de l'île dans les flux de matière, qu'ils proviennent de sources terrestres ou côtières, qu'ils soient d'origines naturelles ou anthropiques, vers les écosystèmes marins adjacents, ainsi que leurs conséquences écologiques. Les objectifs spécifiques de cette recherche sont les suivants :

- (1) Évaluer la présence d'un effet de masse insulaire associé à l'île de La Réunion.
- (2) Examiner le rôle de l'île dans les échanges de matière le long du continuum écosystèmes terrestres, côtiers et hauturiers.
- (3) Analyser les conséquences de ce phénomène sur la structuration de la diversité des vertébrés et des eucaryotes autour de l'île.

(4) Étudier l'impact de l'effet de masse insulaire sur l'écologie trophique des grands vertébrés marins de La Réunion.

Pour répondre à ces objectifs nous avons utilisé conjointement plusieurs méthodes et outils : les isotopes stables ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ), l'ADN environnemental (ADNe), des données satellitaires de la production primaire de surface et de la circulation océanique de surface, et des données *in situ* de température, salinité, oxygène dissout et d'activité photosynthétique mesurées à l'aide d'une bathysonde SBE25<sub>plus</sub>.

Pour répondre à ces interrogations, le plan de la thèse est le suivant :

Dans **le chapitre 2**, nous allons décrire les différentes caractéristiques hydrologiques, climatiques, biologiques et les activités anthropiques de l'île de La Réunion. Enfin, nous allons détailler la stratégie d'échantillonnage et les différentes méthodes qui sont utilisées dans la thèse.

Dans **le chapitre 3**, nous allons examiner la présence d'un effet de masse insulaire associé à l'île de La Réunion, en utilisant une combinaison d'échantillons et de mesure *in situ* et de télédétection. L'objectif principal est de mettre en évidence l'impact de l'île sur la circulation des courants marins, d'analyser les transferts de matière entre les différents écosystèmes et d'évaluer s'il existe une augmentation de la production primaire près des côtes de l'île.

Dans **le chapitre 4**, nous allons utiliser l'ADN environnemental (ADNe) pour étudier la structuration de la diversité autour de l'île de La Réunion dans trois écosystèmes aquatiques connectés afin de voir si cette méthode peut être utilisée pour caractériser les transferts de matières et la connectivité entre ces différents écosystèmes.

Dans **le chapitre 5**, nous allons procéder à la caractérisation des niches isotopiques des grands vertébrés marins présents autour de l'île de La Réunion. L'objectif principal est de décrire l'écologie trophique de 21 espèces de grands vertébrés marins à l'aide des rapports isotopiques  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  afin d'estimer l'influence de la présence de l'île sur leur signature isotopique.

Enfin, **le chapitre 6** de la thèse est constitué d'une discussion générale, de perspectives de recherche et d'une conclusion.





---

## CHAPITRE 2. DESCRIPTION DU SITE D'ÉTUDE ET MATÉRIELS & MÉTHODES

---



## 1. Les caractéristiques de l'île de La Réunion

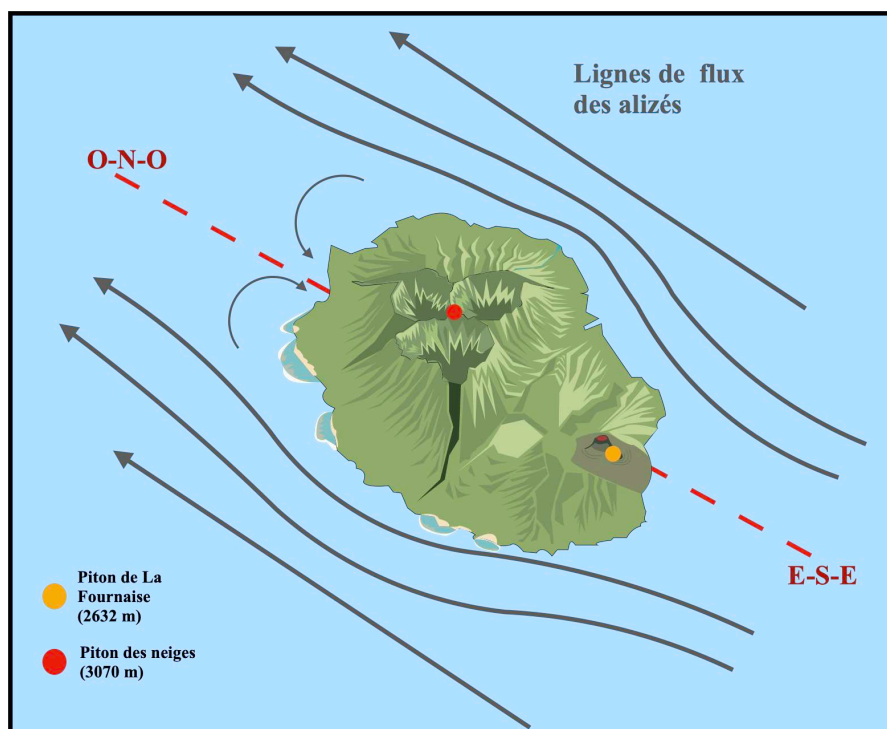
### 1.1. Localisation

L'île de La Réunion est une île volcanique jeune située au Sud-Ouest de l'océan Indien ( $21^{\circ}07' S$ ,  $55^{\circ}32' E$  ; **Figure 13**). De forme ellipsoïdale, elle mesure près de 70 km selon son grand axe (NO- SE) et environ 50 km suivant son petit axe (NE-SO). Il s'agit d'un complexe volcanique récent issu d'un point chaud, dont l'émersion est estimée à quelques millions d'années (Duncan et al. 1989). L'île se positionne à environ 300 km au nord du tropique du Capricorne et à plus de 700 km à l'est de Madagascar. Avec les îles Maurice et Rodrigues, l'île de La Réunion constitue l'archipel des Mascareignes (**Figure 13**). Selon la classification de Longhurst et al. (1998), l'île de La Réunion fait partie de la province Indian South Subtropical Gyre (ISSG ; **Figure 13**). Elle fait partie du point chaud (hotspot) de biodiversité de Madagascar et des îles de l'océan Indien (**Figure 13** ; Myers et al. 2000 ; Brooks et al. 2002). Initialement reconnu pour sa biodiversité végétale, ce point chaud se distingue également par sa biodiversité marine remarquable, étant classé parmi les 10 points chauds de la biodiversité marine (Roberts et al. 2002).



**Figure 13.** Représentation des grande région biogéographie du Sud-Ouest de l'océan Indien (ISSG = Indian South Subtropical Gyre Province, EAFR = Eastern Africa Coastal Province, MONS = Indian Monsoon Gyre Province) et en pointillé rouge représente le hotspot de biodiversité du Sud-Ouest de l'océan Indien modifié selon © CI / CABS & Longhurst 1998

L'île de La Réunion est le résultat de millions d'années d'activité volcanique. Sa géomorphologie est principalement façonnée par ses volcans, notamment le Piton des Neiges et le Piton de la Fournaise, qui sont les points culminants de l'île (**Figure 14** ; Duncan et al. 1989 ; Oehler et al. 2008). Le Piton des Neiges, éteint depuis longtemps, constitue le cœur de l'île (Deniel et al. 1992). C'est le sommet le plus élevé de l'île et même du Sud-Ouest de l'océan Indien, avec une altitude de plus de 3070 m. Le Piton de la Fournaise, quant à lui, est l'un des volcans les plus actifs au monde (Deniel et al. 1992), Il est situé sur la moitié sud-est de l'île. La forme et le relief de l'île sont continuellement modifiés par les éruptions qui créent de nouvelles coulées de lave et modèlent le paysage. La géomorphologie de l'île est également marquée par des cirques (Cilaos, Mafate et Salazie ; Oehler et al. 2008). Les ravines et les cours d'eau, résultant des fortes précipitations dues à la topographie montagneuse, sillonnent l'île et contribuent à l'érosion et à la formation d'impressionnantes ravines (Sisavath 2011 ; Réchou et al. 2019). Le plateau insulaire est étroit (jusqu'à 5 km dans l'ouest de l'île ; Tessier et al. 2008) et les eaux profondes de pleine mer sont à proximité immédiate du littoral (McDougall 1971). Les récifs coralliens frangeants sont répartis le long de la côte ouest de l'île et les eaux qui entourent l'île sont décrites comme oligotrophes (Jena et al. 2013).



*Figure 14. Représentation schématique des vents dominants aux abords de l'île de la Réunion. Illustration : © Guillaume CHANDELIER d'après les informations de Réchou et al. 2019.*



## 1.2. Les forçages hydrologiques et climatiques sur l'île de la Réunion

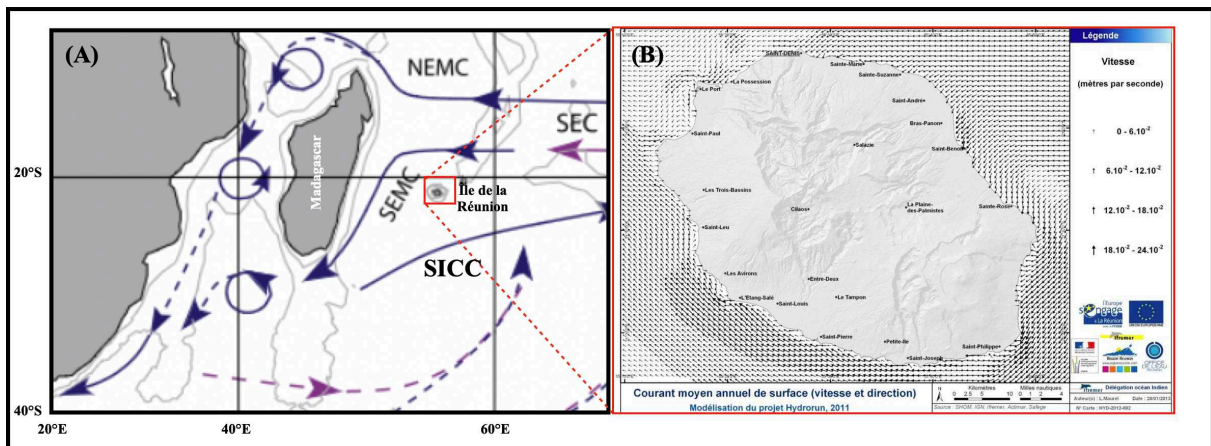
### 1.2.1. Les vents

Le régime des vents sur l'île de La Réunion est largement déterminé par les alizés, des vents caractérisés par leur constance et leur force (Réchou et al. 2019). Ces vents prédominants soufflent essentiellement d'une direction sud-sud-est à est-sud-est (**Figure 14**). L'origine de ces vents découle du différentiel de pression entre les hautes pressions subtropicales et les basses pressions équatoriales. Ce gradient de pression crée un flux d'air régulier et soutenu. À La Réunion, les alizés présentent une activité maximale pendant la saison fraîche, de mai à octobre (Réchou et al. 2019).

### 1.2.2. Marée

À La Réunion, le régime des marées est semi-diurne à inégalité diurne. Cette oscillation maritime atteint les côtes ouest de l'île depuis le sud. Les amplitudes maximales mesurées varient entre 0,1 m pour les marées de mortes eaux et 0,9 m pour les marées de vives eaux (Farrow & Brander 1971). En dehors de ces phénomènes marins plus intenses, les variations moyennes des marées sur l'île de La Réunion se situent entre 40 et 60 cm pour les marées de vives eaux, et entre 10 et 30 cm pour les marées de mortes eaux (Cordier 2007).

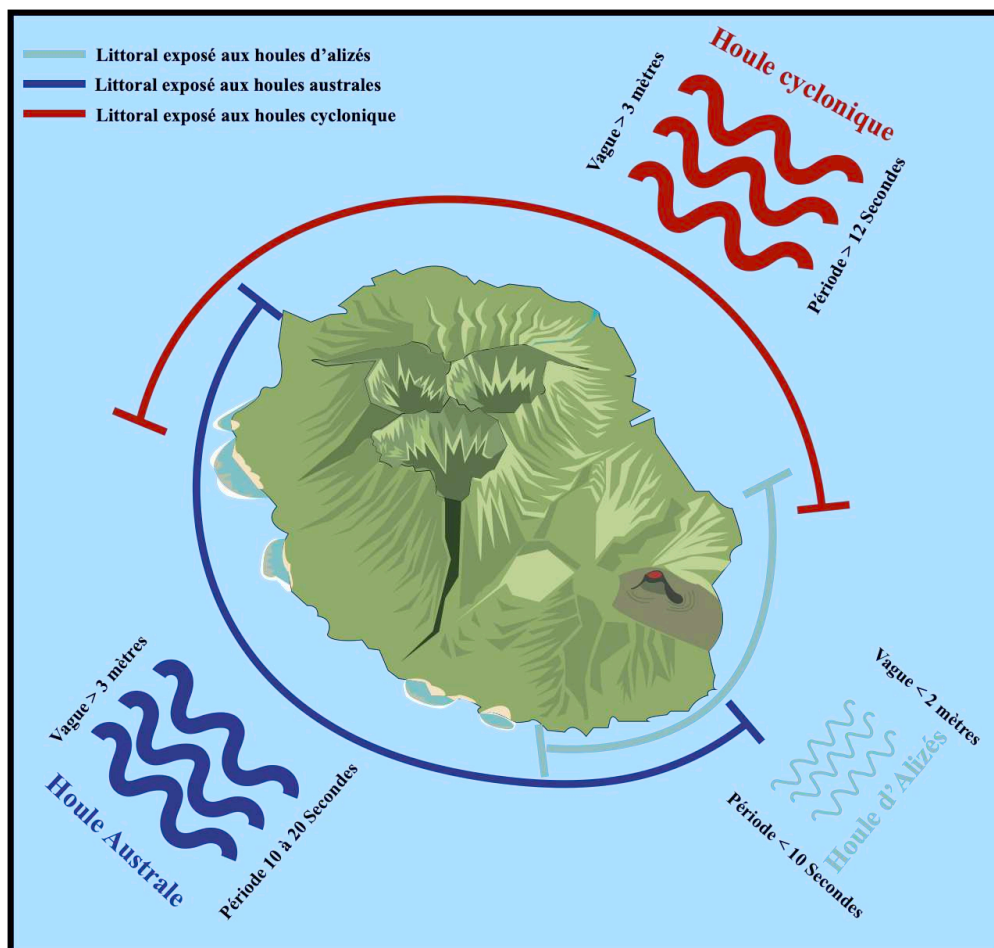
### 1.2.3. Hydrodynamismes



*Figure 15. (A) Principaux courants du Sud-Ouest de l'océan Indien & (B) courant de surface aux abords de l'île de La Réunion. Sources : (A) modifié d'après Schott et al., 2009 et (B) Hydrorun 2011.*

À l'échelle océanique, la zone comprise entre 12° et 20°S où se trouve l'île de La Réunion est impactée par différents courants. Le courant principal est le « Courant Sud

Équatorial (South Equatorial Current : SEC, **Figure 15**) : il est très intense en surface et forme la frontière nord du gyre anticyclonique de l'océan subtropical Indien, puis il se sépare en deux branches au niveau du plateau des Mascareignes (55 – 60°E). Le « Courant Nord-Est de Madagascar » (North East Madagascar Current : NEMC, **Figure 15**) est une branche du SEC qui longe les côtes malgaches vers le nord pour rejoindre le canal du Mozambique et le courant côtier Est-Africain. Le « Courant Sud-Est de Madagascar » qui est la deuxième branche du SEC qui longe les côtes malgaches vers le sud pour se diviser à nouveau : une branche rejoint un courant jet-like vers l'est : le « Contre-Courant Sud Indien (South Indian Counter Current : SICC), l'autre devient des séries de tourbillons. L'île de La Réunion subit également une forte contrainte hydrologique, étant impactée par trois catégories distinctes de houles : les houles d'Alizés, cycloniques et australes, chacune présentant ses propres origines et caractéristiques, notamment en termes de longueur d'onde et de période. (**Figure 16** ; Météo FRANCE).



**Figure 16.** Schéma des différents types de houles aux abords de l'île de La Réunion. Illustration : © Guillaume CHANDELIER à partir des informations de Troadec 1991 ; Cordier 2007 ; Davy et al. 2015 ; Rindraharisaona et al. 2020 ; Météo France.

### 1.3. Les différentes masses d'eau aux abords de l'île de La Réunion

Autour de l'île de La Réunion, sont retrouvées cinq typologies différentes de masses d'eau (Figure 17) :

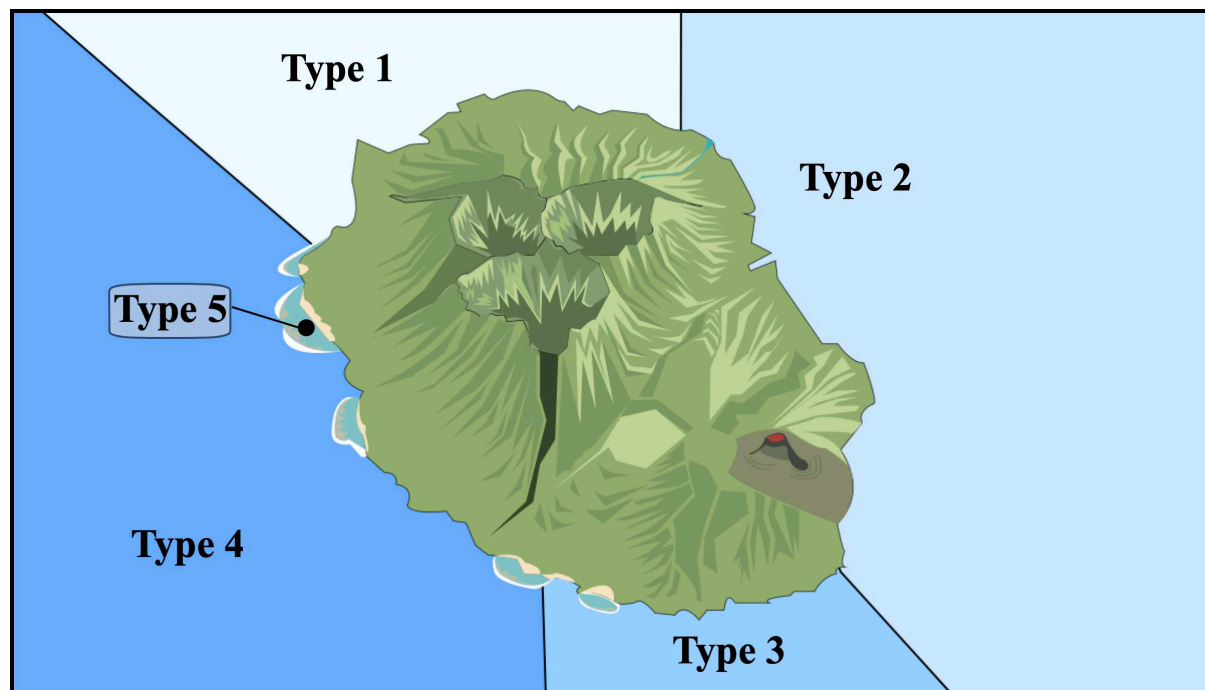


Figure 17. Localisation des masses d'eau autour de l'île de La Réunion. Illustration : © Guillaume CHANDELIER, basée sur les informations de l'office de l'eau de l'île de La Réunion & DCE de La Réunion.

(1) **La première masse d'eau** est située dans le nord de l'île et se caractérise par une bathymétrie allant de peu profonde à moyennement profonde, avec un fond composé d'un substrat meuble de sable et de vase. Les vagues ont une hauteur moyenne relativement basse, avec une exposition limitée aux houles australes mais une forte exposition aux houles cycloniques.

(2) **La deuxième masse d'eau** est localisée à l'est de l'île, elle présente une bathymétrie variant de moyennement profonde à profonde, avec un fond composé d'un substrat hétérogène. Les vagues atteignent une hauteur moyenne relativement élevée, avec une exposition aux houles australes plus ou moins faible, mais une exposition très marquée à la houle cyclonique.

(3) **La troisième masse d'eau** est retrouvée dans le sud, elle est caractérisée par une bathymétrie de fond très profonde et d'un substrat composé principalement de basalte et de

zones sablo-vaseuses vers le large. Les vagues y atteignent une hauteur considérable. Cette zone est fortement exposée à la houle australe et modérément exposée à la houle cyclonique.

(4) **La quatrième masse d'eau** est retrouvée à l'ouest de l'île. Elle présente une bathymétrie de profondeur moyenne, avec un substrat basaltique près de la côte évoluant vers du sable en s'éloignant du rivage. Les vagues ont une hauteur allant de moyenne à élevée. Cette côte est exposée à des niveaux moyens pour la houle australe et à des niveaux faibles pour la houle cyclonique.

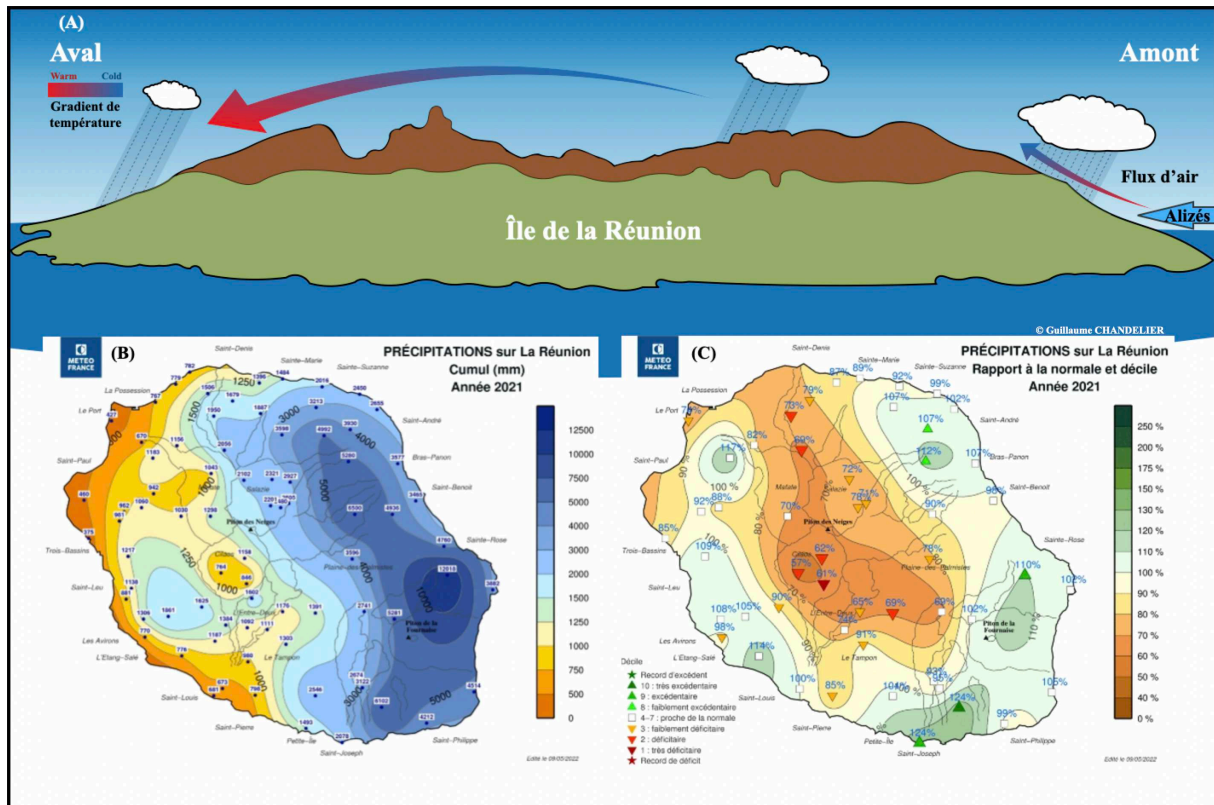
(5) Enfin, **la dernière masse d'eau** est de nature récifale, principalement située à l'Ouest. Elle se caractérise par des fonds peu profonds (< 1 m) avec un substrat constitué de récifs coralliens. Les vagues atteignent une hauteur moyenne à relativement élevée, étant modérément influencées par la houle australe et faiblement influencées par la houle cyclonique.

### 1.4. Le climat

#### *Climat terrestre*

En raison de sa proximité avec le tropique du Capricorne, l'île de La Réunion bénéficie d'un climat tropical humide, caractérisé globalement par deux saisons distinctes (Météo France). Entre mai et octobre, La Réunion connaît sa saison sèche et relativement fraîche, marquée par des températures plus basses et des précipitations moins fréquentes. En revanche, de novembre à avril, l'île vit sa saison humide et plus chaude, période où les températures augmentent et les précipitations sont abondantes, notamment pendant la saison cyclonique. La géomorphologie de l'île de La Réunion joue un rôle crucial dans la distribution des précipitations. Les sommets de l'île, notamment le Piton des Neiges et le Piton de la Fournaise, influencent grandement le schéma de précipitations de l'île (Réchou et al. 2019 ; <https://meteofrance.re/fr/actualites/la-saison-des-pluies-2021-2022-la-reunion>). Les sommets agissent comme des barrières physiques pour les vents dominants, en particulier les alizés chargés d'humidité qui viennent de l'Est (Houze 2012 ; Stockham et al. 2018). Lorsque ces vents humides rencontrent ces reliefs, ils sont forcés de s'élever, ce qui provoque le refroidissement de l'air. En conséquence, l'air froid retient moins d'humidité, ce qui entraîne la condensation de la vapeur d'eau et la formation de nuages (**Figure 18**). Ces nuages se traduisent par des précipitations abondantes en aval des montagnes, créant des conditions plus humides dans l'est de l'île (**Figure 18** ; Météo France). En revanche, les versants en aval des montagnes reçoivent moins de précipitations car une fois que l'air s'est élevé et a libéré une grande partie de son

humidité sur la côte en amont de l'île, il redescend et se réchauffe, ce qui limite la formation de nuages et de précipitations sur le versant aval de l'île (Houze 2012 ; Stockham et al. 2018). Ainsi, la géomorphologie de l'île, avec ses reliefs montagneux, crée un phénomène connu sous le nom d'effet d'ombre pluviométrique, où une zone peut recevoir des précipitations beaucoup plus importantes que d'autres en raison du blocage des vents chargés d'humidité par les montagnes (**Figure 18** ; Houze 2012 ; Stockham et al. 2018).



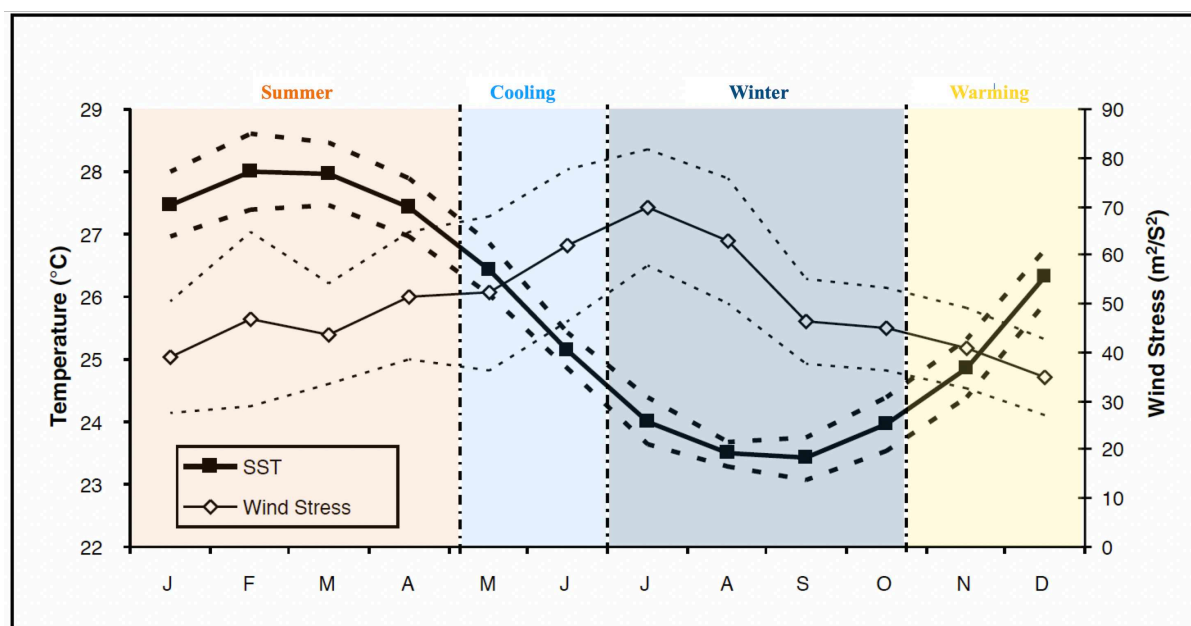
**Figure 18.** (A) Illustration montrant les différences de précipitation entre la côte au vent et sous le vent, (B) carte des cumuls de pluie et (C) carte des rapports aux normales de pluie sur l'île de La Réunion pour l'année 2021. Sources : © (A) Guillaume CHANDELIER, (B) et (C) Météo France.

La partie est de l'île se caractérise par une humidité bien plus marquée qu'à l'ouest, abritant une partie importante des rivières permanentes présentes sur l'île ainsi qu'un des trois petits étangs côtiers. Cependant, les cours d'eau retrouvés sur l'île demeurent relativement modestes et sont principalement connectés de façon unidirectionnelle et intermittente à l'océan. Contrairement à d'autres régions, les rivières et étangs de l'île ne possèdent pas de véritable delta et d'embouchures. Ils sont liés à l'océan par de petits cours d'eau ou séparés par des

formations dunaires constituées de galets ou de sable basaltique, pouvant parfois céder sous l'effet des vagues et du débit des rivières.

### *Climat marin*

Le climat marin a été défini par Conand et al (2008), il est caractérisé par deux saisons distinctes et deux intersaisons (**Figure 19**). L'été austral, qui s'étend de janvier à avril, représente la saison chaude et humide, marquée par des précipitations abondantes et la présence éventuelle de cyclones. Cette saison est suivie d'une période de transition appelée « Cooling », qui se situe de mai à juin, marquée par une diminution des températures. Ensuite, survient l'hiver austral, s'étalant de juillet à octobre, marquant la saison fraîche et sèche. Enfin, une autre période de transition, appelée « Warming », se situe de novembre à décembre, marquée par une remontée des températures (**Figure 19** ; Conand et al. 2008).

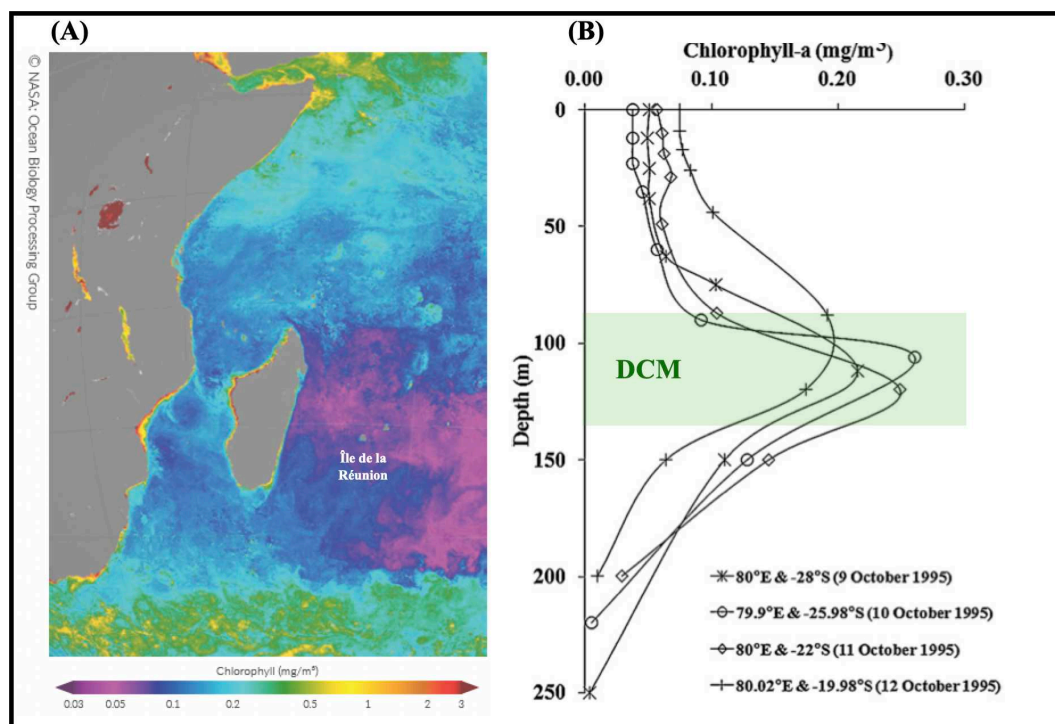


**Figure 19.** Cycles annuels de la température de surface de la mer et du stress éolien (à partir des moyennes mensuelles décennales) avec écart-type (lignes pointillées) et saisons marines résultantes à l'île de La Réunion. Source : Modifié d'après Conand et al. 2008.

### **1.5. La production primaire à La Réunion**

L'île de La Réunion se trouve dans le gyre subtropical de l'océan Indien. Son centre est caractérisé par une zone de haute pression, associée à une circulation océanique anticyclonique, provoque un downwelling (Karstensen & Quadfasel 2002) ce qui conduit à une faible productivité faible en surface (Karl et al. 1996 ; Barlow et al. 2007 ; Jena et al. 2013). En effet,

dans les gyres subtropicaux, le maximum d'activité photosynthétique se situe en profondeur du fait d'une stratification importante des masses d'eau de surface et des mouvements verticaux descendants (downwelling). La salinité (halocline), la température (thermocline) et la densité (pycnocline) sont des paramètres physico-chimiques procurant des propriétés différentes aux masses d'eau. Celles-ci vont former des couches agissant comme des barrières au mélange de l'eau et aux sels nutritifs entre les différentes couches (Yamaguchi & Suga 2019). Ainsi, la DCM (Deep Chlorophyll Maximum - Profondeur Maximale de Chlorophylle) se situe à une profondeur d'environ 100 m (**Figure 20** ; Jena et al. 2013). La production primaire limitée de cette zone (**Figure 20**) en fait un milieu oligotrophe (Falkowski et al. 1991 ; Piton & Taquet 1992 ; Karl et al. 1996 ; Barlow et al. 2007 ; Jena et al. 2012 ; 2013 ; Ko et al. 2018).



**Figure 20.** (A) Carte montrant la Chlorophylle a de surface et (B) la profondeur de la Deep Chlorophyll Maximum (DCM) dans le sud-ouest de l'océan Indien. Sources : (A) Huggett & Kyewalyanga 2017 & (B) Jena et al. 2013.

Les connaissances concernant la production primaire autour de l'île de La Réunion demeurent très limitées, avec peu d'études ayant été menées à ce sujet. La majorité des études entreprises ont été réalisées dans le cadre de la Directive Cadre-Eau (DCE). Ces études se concentrent principalement sur des points spécifiques autour de l'île de La Réunion, se limitant généralement aux zones côtières ou directement au sein du lagon (Goffart 2021 ; Renouvel

2021 ; GT DCE Réunion 2020). Ces recherches ont mis en évidence des différences notables dans la concentration moyenne de Chl *a* entre les stations exposées au vent (plus chargées) et celles situées sous le vent (moins chargées ; Goffart 2021 ; GT DCE Réunion 2020). De plus, des disparités de composition ont été observées : par exemple, la biomasse totale des pico-phytoplancton et nano-phytoplancton sont plus abondants sur la côte exposée au vent de l'île que sur la façade située sous le vent (Goffart 2021 ; GT DCE Réunion 2020).

## **2. L'île de La Réunion une île anthropisée**

L'île de La Réunion est une zone dense en population avec en janvier 2023, une population de 873 100 habitants soit une densité de 349 habitants.km<sup>-2</sup> (INSEE). Cette population se concentre sur une frange littorale d'une vingtaine de kilomètres de large. La répartition de l'urbanisation est paradoxalement peu dense : seulement 10 % de l'île est urbanisée, et la grande majorité de la population se concentre dans les grandes villes telles que St Denis, St Paul et Saint Pierre, regroupant à elles seules près de 40 % de la population réunionnaise totale (Le Berre et al. 2012). De manière plus globale, la quasi-totalité des grandes aires urbaines se situe sur le littoral, accueillant plus de 80 % de la population totale de l'île (Le Berre et al. 2012). Cette exigüité de l'espace habité entraîne des enjeux exacerbés et des conflits d'usages entre urbanisation galopante, développement industriel, essor touristique, agriculture et problématiques environnementales (Le Berre et al. 2012). Les eaux usées, le ruissellement urbain et les activités agricoles figurent parmi les principales forces de pression anthropique sur l'île de La Réunion.

**(1)** Le traitement des eaux usées est réparti entre l'assainissement collectif dans les grandes villes et l'assainissement non collectif dans les zones rurales. Les rejets des stations d'épuration, les débordements des réseaux et les rejets des collecteurs d'eaux pluviales affectent principalement les eaux côtières, principalement dans les masses d'eau de Saint-Denis, Saint-Benoit, Saint-Louis et Saint-Paul (État des lieux 2019 c).

**(2)** Les précipitations sur les zones urbanisées de La Réunion entraînent le ruissellement urbain, transportant diverses pollutions vers l'environnement côtier. Ce processus mobilise des polluants provenant des surfaces imperméabilisées telles que les toitures, les routes et les installations industrielles, ainsi que par l'érosion des matériaux de surface (État des lieux 2019 d). Les résidus azotés, phosphatés et des métaux comme le zinc, le plomb et le cuivre sont transportés par les eaux de ruissellement. La pression est significativement plus élevée dans les



secteurs Nord et Sud-Ouest, caractérisés par une forte urbanisation et une imperméabilisation accrue du sol. En revanche, dans les zones Est et Sud-Est, moins urbanisées, les pressions dues au ruissellement sont généralement considérées comme faibles à modérées (État des lieux 2019 d).

(3) L'activité agricole occupe environ 17 % de la surface de La Réunion, principalement dédiée à la culture de la canne à sucre, à l'élevage et à d'autres cultures diverses. Les pressions agricoles se traduisent par des excès en azote, en phosphore et l'utilisation de produits phytosanitaires, notamment en raison d'une sur-fertilisation des sols et d'une gestion imparfaite des effluents d'élevage. Ces pressions sont plus marquées sur les façades Est et Sud-Ouest de l'île, affectant également les masses d'eau récifales (**Tableau 1**).

*Tableau 1. Flux annuels d'azote apportés dans les masses d'eau côtières de l'île de La Réunion par l'azote lixivié issu de la fertilisation des sols. Source : © État des lieux 2019 b.*

Code masse d'eau	Nom masse d'eau	Azote transféré en kg/ha	Pression
LC01	Saint - Denis	3,54	Nulle ou faible
LC02	Saint - Benoit	16,07	Forte
LC03	Volcan	17,17	Forte
LC04	Saint - Joseph	20,08	Forte
LC05	Saint - Louis	12,57	Moyenne
LC06	Ouest	8,35	Modérée
LC07	Saint - Paul	2,36	Nulle ou faible
LC08	Le Port	0,29	Nulle ou faible
LC09	Saint - Pierre	32,38	Très forte
LC10	Etang Salé	0,32	Nulle ou faible
LC11	Saint - Leu	11,61	Moyenne
LC12	Saint - Gilles	7,1	Modérée

### 3. Matériels et méthodes

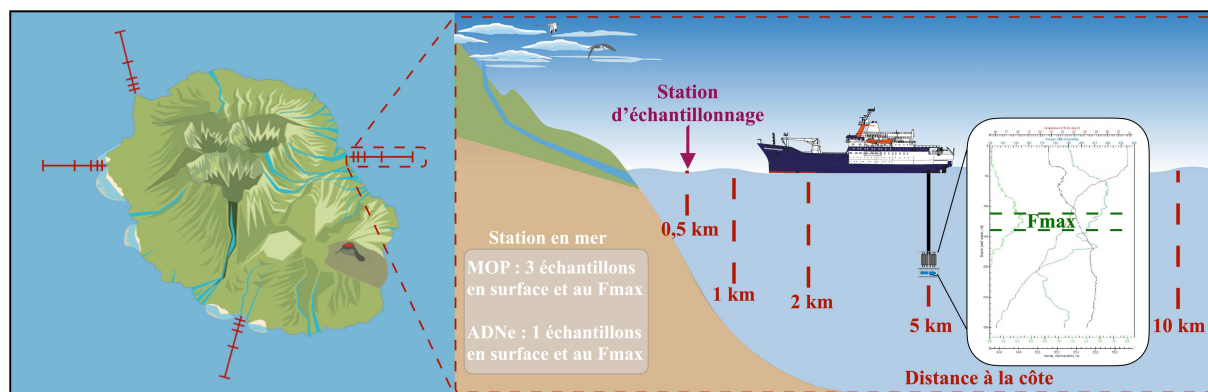
#### 3.1. Stratégie d'échantillonnage

La méthode d'échantillonnage employée vise à explorer le rôle de l'île de La Réunion dans les transferts de matière, incluant ceux d'origine terrestre ou côtière, naturelle ou liée aux activités humaines, vers les écosystèmes hauturiers adjacents, afin de comprendre leurs conséquences sur les écosystèmes marins. Pour ce faire, nous avons utilisé un couplage entre les données satellitaires et les observations *in situ*.

#### 3.2. Echantillonnage des données in-situ

##### 3.2.1. Transects en mer

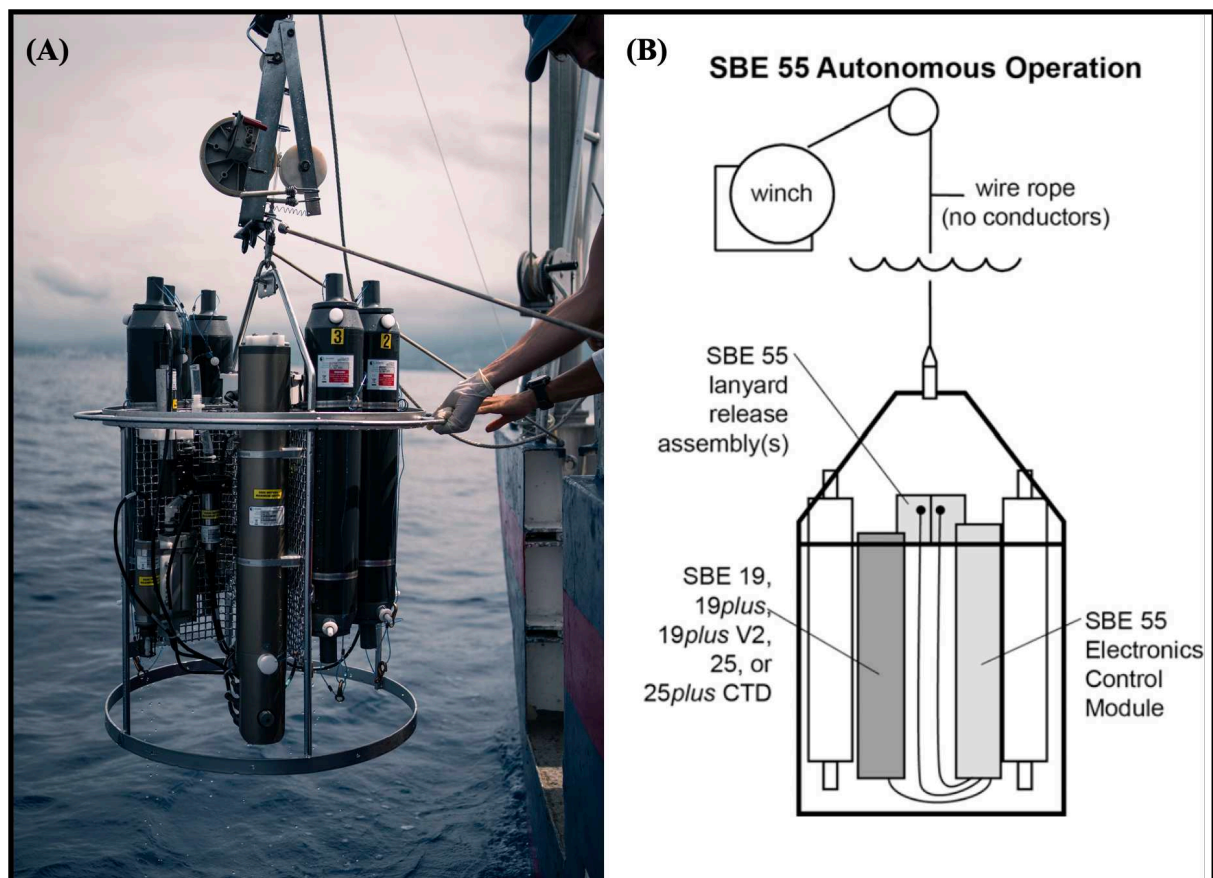
Le flux principal autour de l'île de La Réunion se déplace d'est en ouest, considérant l'est comme la partie amont et l'ouest comme la partie aval de l'île. Dans le cadre du projet ILOARUN, quatre transects côte / large ont été établis, chacun comprenant 5 stations, s'étendant de 500 m jusqu'à 10 km des côtes (**Figure 21**). Le premier transect a été réalisé du côté amont du flux principal, à l'est de l'île, tandis qu'un autre a été mené du côté aval, à l'ouest. Deux autres transects ont été effectués respectivement au nord-ouest et au sud-ouest (**Figure 21**). Des points supplémentaires ont été échantillonnés de manière opportuniste, à différents endroits lors d'autres campagnes d'échantillonnage.



**Figure 21.** Position des stations d'échantillonnage en mer et schématisation de la stratégie d'échantillonnage des transects. Source : © Guillaume CHANDELIER.

Pour chaque station des profils hydrologiques ont été effectués à l'aide d'une bathysonde SBE 25<sub>plus</sub> (**Figure 22**) sur une profondeur qui variait en fonction de la bathymétrie. Notre bathysonde SBE 25<sub>plus</sub> était équipée de divers capteurs : un capteur de température (SBE 3F ; Seabird Scientific), un capteur de conductivité (SBE 4C ; Seabird Scientific), un

capteur d'oxygène dissous (SBE 43 Dissolved Oxygen Sensor ; Seabird Scientific), un altimètre (VA 500 ; Altimeter, Valeport) et un fluorimètre (ECO Fluorometer ; Seabird Scientific). Durant la thèse, la sonde SBE 25<sub>plus</sub> a été déployée en mode « Autonome », ce mode permet la mise à l'eau de la sonde sans câble électro-porteur (**Figure 22**). En effet, l'échantillonneur d'eau SBE 55 ECO possède des capacités intégrées similaires à celles d'un échantillonneur d'eau à carrousel SBE 32 intégré à un module AF (Auto Fire), ce qui permet au SBE 55 de fonctionner de manière autonome. Le SBE 55 surveille en temps réel les données de pression enregistrées par le système SBE25<sub>plus</sub>, fermant les bouteilles Niskin à des pressions (profondeurs) prédéfinis. Le numéro de la bouteille, la confirmation de la mise à feu et les données CTD sont enregistrés dans la mémoire du SBE 55 pour chaque bouteille, ce qui nous a permis d'avoir accès aux informations précises sur les paramètres environnementaux pour chaque échantillonnage.



**Figure 22.** (A) photo montrant le modèle de bathysonde SBE25<sub>plus</sub> utilisée durant la thèse, (B) Schéma montrant comment la bathysonde a été déployée durant la thèse. Sources : (A) Valentin Lauferon & (B) Seabirds scientific.

Au cours de la thèse, dans le cadre de différentes campagnes de recherche et d'enseignements, 35 profils hydrologiques ont été réalisés autour de l'île de La Réunion. La position des différentes stations sont disponibles dans le **Tableau 2**. Parmi tous les profils, 11 ont été effectués dans le secteur nord, 8 dans le secteur est, 12 dans le secteur ouest et 4 dans le secteur sud de l'île de La Réunion. Ces analyses hydrologiques ont fourni des données détaillées sur divers paramètres abiotiques, tout en permettant de déterminer la profondeur maximale de fluorescence (Fmax). En plus des profils hydrologiques la bathysonde SBE25<sub>plus</sub>, nous a permis d'effectuer des prélèvements d'eau de mer. Pour chaque station hydrologique, 24 litres d'eau de mer ont été prélevés à la surface et 24 litres à la profondeur du maximum de fluorescence (Fmax), à l'exception des stations à 500 m de la côte où uniquement la surface a été échantillonnée, car la bathymétrie était très faible. L'eau prélevée a été passée sur des filtres de nature et de taille de mailles différentes pour y concentrer le matériel à analyser en laboratoire (ADN environnemental « ADNe » ou matière organique particulaire « MOP »).

*Tableau 2. Informations récapitulatives des stations hydrologiques effectuées durant la thèse.*

ID_station	Secteur	Date	Latitude	Longitude	Distance à la côte (km)	Bathymétrie (m)	Longueur du profil (m)
CTD01	Nord	07/01/2022	-20,85	55,275	10	1220	300
CTD02	Nord	07/01/2022	-20,892	55,278	5	910	300
CTD03	Nord	07/01/2022	-20,925	55,281	1	53	52
CTD04	Nord	14/03/2022	-20,85	55,275	10	1220	300
CTD05	Nord	14/03/2022	-20,892	55,278	5	910	300
CTD06	Nord	14/03/2022	-20,917	55,28	2	350	300
CTD07	Nord	14/03/2022	-20,925	55,281	1	53	85
CTD08	Nord	12/09/2022	-20,85	55,275	10	1220	300
CTD09	Nord	12/09/2022	-20,917	55,28	5	910	215
CTD10	Nord	12/09/2022	-20,892	55,278	2	350	220
CTD11	Nord	12/09/2022	-20,892	55,278	1	53	82
CTD12	Est	12/01/2022	-21,051	55,821	10	2050	300
CTD13	Est	12/01/2022	-21,048	55,782	5	1450	300
CTD14	Est	12/01/2022	-21,048	55,754	2	650	300
CTD15	Est	12/01/2022	-21,047	55,743	1	320	50
CTD16	Est	17/03/2022	-21,051	55,821	10	2050	300
CTD17	Est	17/03/2022	-21,048	55,782	5	1450	300
CTD18	Est	17/03/2022	-21,048	55,754	2	650	225
CTD19	Est	17/03/2022	-21,047	55,743	1	320	42
CTD20	Ouest	11/01/2022	-21,054	55,128	10	580	300
CTD21	Ouest	11/01/2022	-21,054	55,174	5	100	71
CTD22	Ouest	11/01/2022	-21,054	55,204	2	55	36
CTD23	Ouest	11/01/2022	-21,054	55,213	1	25	19
CTD24	Ouest	15/03/2022	-21,054	55,128	10	580	300
CTD25	Ouest	15/03/2022	-21,054	55,174	5	100	92

## Chapitre 2

---

CTD26	Ouest	15/03/2022	-21,054	55,204	2	55	36
CTD27	Ouest	15/03/2022	-21,054	55,213	1	25	156
CTD28	Ouest	13/09/2022	-21,054	55,128	10	580	300
CTD29	Ouest	13/09/2022	-21,054	55,174	5	100	224
CTD30	Ouest	13/09/2022	-21,054	55,204	2	55	37
CTD31	Ouest	13/09/2022	-21,054	55,213	1	25	16
CTD32	Sud	10/01/2022	-21,435	55,459	10	1000	300
CTD33	Sud	10/01/2022	-21,392	55,469	5	650	300
CTD34	Sud	10/01/2022	-21,366	55,474	2	90	72
CTD35	Sud	10/01/2022	-21,358	55,476	1	48	32

---

### 3.2.2. Analyses des données de CTD

#### 3.2.2.1. Récupération des données de la bathysonde

Pendant la thèse, la sonde SBE 25plus a été déployée en mode « Autonome ». Dans ce mode, il n'était pas possible d'accéder aux profils hydrologiques en direct. Nous devons attendre que la sonde remonte à bord du bateau pour pouvoir télécharger les données. Une fois téléchargées, une prévisualisation du profil était réalisée afin de déterminer la profondeur de la fluorescence maximale (Fmax). Ensuite, la sonde était de nouveau déployée pour effectuer les échantillonnages au niveau de la profondeur de Fmax.

#### 3.2.2.2. Traitements des données

Une fois de retour sur la terre ferme, nous avons traité les données stockées dans le fichier .xml afin de pouvoir effectuer nos analyses sur les différents paramètres collectés par la bathysonde SBE25plus. Pour cela, nous avons suivi plusieurs étapes de traitement des données en suivant les recommandations du fournisseur de la sonde (Seabird Scientific). L'objectif de ce traitement de données était notamment de supprimer les valeurs aberrantes et d'aligner les valeurs des différents capteurs (voir **Tableau 3**).

Dans un premier temps, nous avons procédé à la conversion des données binaires brutes provenant de **SEASAVE** en données physiques telles que la pression, la température, la salinité, l'oxygène dissous et la fluorescence. Cette conversion a été réalisée en utilisant les coefficients des divers capteurs intégrés dans le fichier de configuration (\*.CON) via le module **DATAENV**. Ensuite, nous avons synchronisé les temps de réponse des capteurs, en particulier pour l'oxygène par rapport à la pression, à l'aide du module **ALIGNCTD**. En effet, les mesures dans une masse d'eau ne se produisent pas simultanément pour tous les capteurs. Ce processus vise à regrouper toutes les données collectées sur un même échantillon d'eau. Par la suite, le module **WILDEDIT** a été utilisé pour examiner les mesures et repérer celles qui semblent potentiellement incorrectes, c'est-à-dire celles s'écartant significativement (au-delà de l'écart type calculé sur 24 mesures, soit une mesure toutes les secondes). Dans l'étape suivante, le module **CELLTM** a été appliqué pour corriger l'inertie thermique lors du calcul de la conductivité. Ensuite, le module **FILTER** a été utilisé pour appliquer un filtre 'passe-bas' à la conductivité (0,03 s) et à la pression (0,15 s). Afin de vérifier l'exactitude du déplacement vertical de la sonde, le programme **LOOPEDIT** a été utilisé pour identifier : (1) les mesures où la variation de pression est opposée au déplacement vertical moyen (descente ou montée), (2) les mesures pour lesquelles la vitesse verticale est inférieure à 25 cm/s. Par la suite, nous

avons calculé la dérivée par rapport au temps du courant d'oxygène et de la teneur en oxygène (exprimée en  $\text{ml.l}^{-1}$  et en  $\mu\text{mol.kg}^{-1}$ ), nous avons également calculé la salinité grâce au module **DERIVE**. Nous avons effectué une moyenne des mesures en fonction de la pression tous les décibars, en supprimant les mesures aberrantes détectées par **WILEDIT** et **LOOPEDIT** à l'aide du programme **BINAVG**. Pour l'étape suivante, nous avons séparé les profils de descente et de montée tout en conservant les deux profils grâce au programme **SPLIT**. Enfin, nous avons généré un fichier au format "ascii" contenant les résultats des mesures pour tous les paramètres sélectionnés en utilisant le module **ASCIIOUT**.

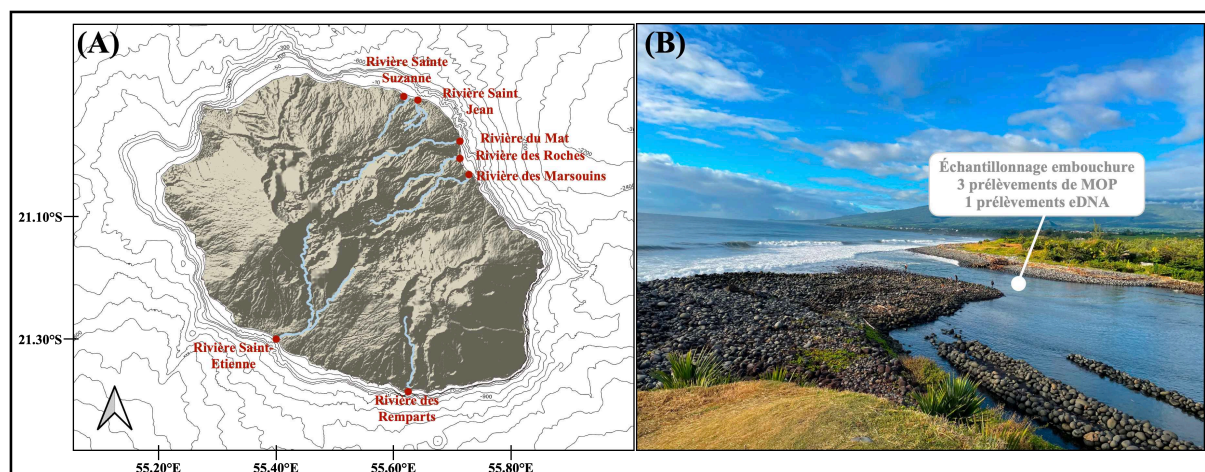
*Tableau 3. Liste des étapes pour le traitement de données des profils hydrologiques.*

Programmes Seabird	Fonction	Fichiers en entrée	Fichiers en sortie
SEASAVE	Acquisition des données à 4Hz	Seasave.cfg	*.DAT *.BL
DATCNV	Conversion des données	*.DAT *.BL datcnv.cfg	*.CNV *.ROS
ALIGNCTD	Recalage des valeurs d'oxygène par rapport à la pression	*.CNV alignctd.cfg	*.CNV
WILDEDIT	Test des valeurs aberrantes	*.CNV wildededit.cfg	*.CNV
CELLTM	Correction de l'effet de pression sur la conductivité	*.CNV celltm.cfg	*.CNV
FILTER	Filtre "pass-bas"	*.CNV filter.cfg	*.CNV
LOOPEDIT	Vérification de la descente régulière de la bathysonde	*.CNV loopedit.cfg	*.CNV
DERIVE	Calcul de l'oxygène, Salinité etc	*.CNV derive.cfg	*.CNV
BINAVG	Moyenne	*.CNV binavg.cfg	*.CNV
SPLIT	Séparation des profils montée, descente	*.CNV split.cfg	*.CNV
ASCIIOUT	Conversion des données binaires en ascII	*.CNV asciiout.cfg	*.ASC



### 3.2.3. Échantillonnage des embouchures de rivières

Afin de mettre en avant les transferts de matière entre les écosystèmes terrestres et aquatiques, sept des principales rivières pérennes de l'île de La Réunion ont été étudiées (**Figure 23**). Un suivi régulier des embouchures a été réalisé mensuellement sur ces 7 cours d'eau spécifiques pendant environ une année. Parmi les sept rivières étudiées, cinq sont situées sur la côte est, en amont de l'île et 2 dans le sud-ouest de l'île (**Figure 23**).



*Figure 23. (A) Position des rivières échantillonnées & (B) exemple de l'échantillonnage dans la rivière des Roches. Source : Office de Tourisme.*

Chaque mois, pour chaque embouchure de rivière, un échantillon d'ADN environnemental « ADNe » a été prélevé et trois échantillons de matière organique particulaire « MOP » ont été collectés. Cependant, en raison de problèmes techniques survenus au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV), les échantillons de MOP issus des rivières n'ont pas pu être analysés et ne sont donc pas inclus dans les données utilisées pour cette thèse.

### 3.2.4. Analyses des données satellites

Afin de caractériser la courantologie et la production primaires aux abords de l'île de La Réunion des images satellites ont été utilisées. Les détails des méthodes utilisées sont disponibles dans le matériels et méthodes de la publication du **chapitre 3**.

### 3.2.5. Échantillonnage sur les organismes de la mégafaune marine

Afin de voir s'il la présence de l'île influençait l'écologie alimentaire des prédateurs, des prélèvements de tissus ont été effectués afin d'y effectuer des analyses d'isotopes stables ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ). Ces analyses ont eu pour but de mettre en avant la dépendance des organismes

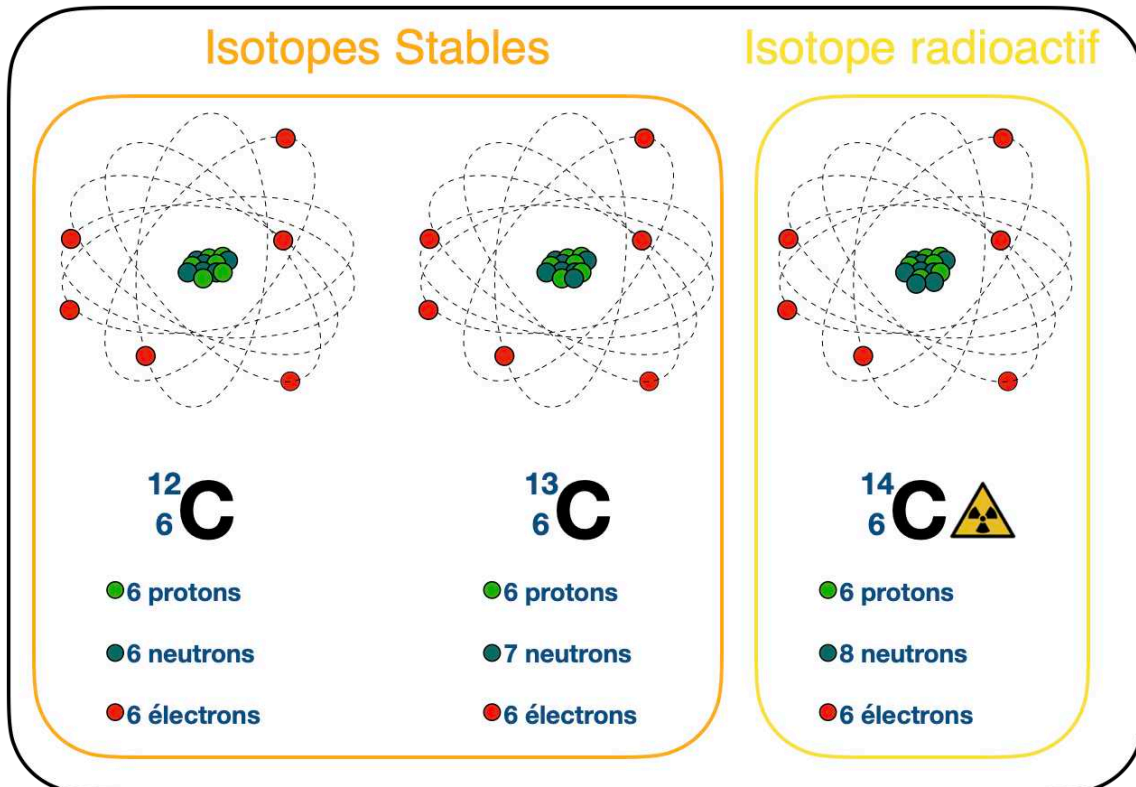
à certaines sources de carbone offertes par l'île, mais également de voir quelles sources de carbone sont intégrées dans les tissus des grands vertébrés marins. Au total ce n'est pas moins de 1568 échantillons qui ont été collectés sur 7 espèces de requins, 7 espèces de grands poissons pélagiques, 4 espèces de dauphins, 2 espèces de tortues et une espèce d'oiseau marin. Le détail du matériel et méthode de cette partie est disponible dans le matériel et méthodes de la publication du **chapitre 5**.

### 3.3. Description des deux traceurs utilisés dans la thèse

#### 3.3.1. Isotopes stables du carbone et de l'azote

##### 3.3.1.1. Qu'est-ce qu'un isotope stable

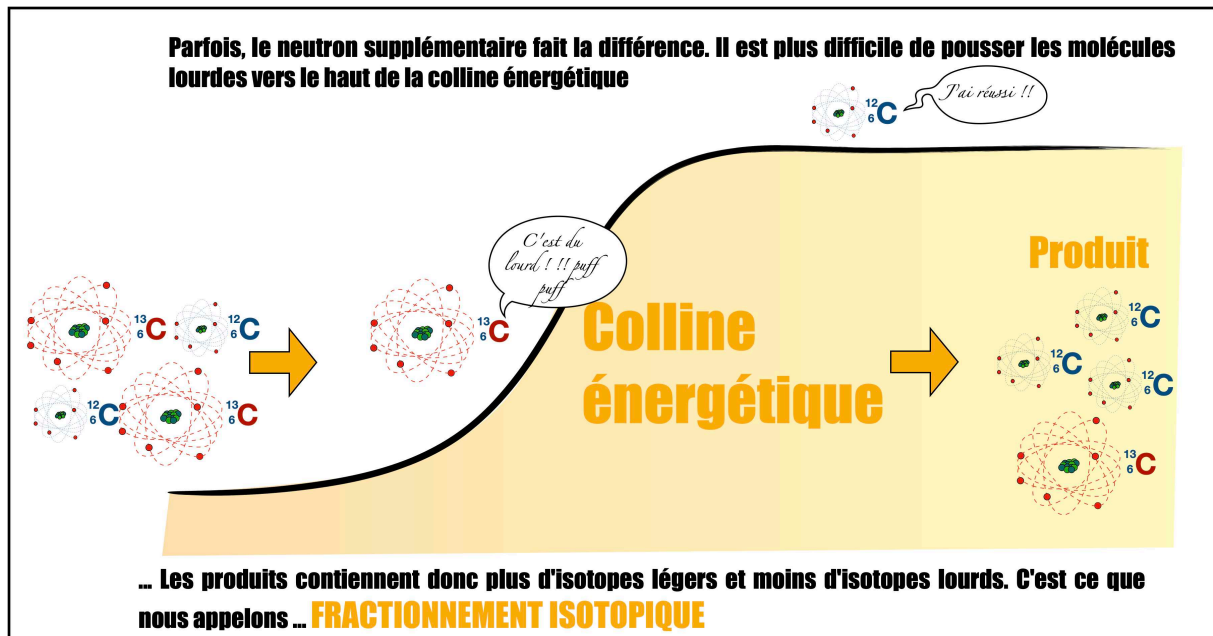
Les isotopes correspondent à plusieurs formes d'un même élément chimique, qui diffèrent par leur nombre de neutrons dans le noyau, mais qui ont le même nombre de protons et d'électrons. Cette différence de nombre de neutrons entraîne des différences de masse atomique. Il est ainsi possible de distinguer des éléments lourds et légers (Fry 2006). Le mot stable veut dire que l'isotope n'est pas modifié dans le temps, contrairement à un isotope radioactif comme le  $^{14}\text{C}$  (**Figure 24**).



*Figure 24. Illustration montrant les différences de structure et de masse entre les différents types d'isotopes. Illustration : © Guillaume CHANDELIER.*

3.3.1.2. *Le fractionnement isotopique*

Les masses légèrement différentes des isotopes d'un élément leur confèrent des propriétés physiques et chimiques qui leur sont propres. Les isotopes légers étant moins stables que les lourds, ils ont tendance à réagir plus vite et sont mobilisés plus rapidement par l'organisme (Ghashghaie et al. 2001). Par conséquent, la proportion d'isotopes lourds par rapport aux éléments légers va augmenter au sein de l'organisme (Peterson & Fry 1987), c'est le fractionnement isotopique (**Figure 25**). Le fractionnement isotopique est à l'origine des différences d'abondances naturelles des isotopes stables entre les divers niveaux trophiques présents de la chaîne alimentaire (Ghashghaie et al. 2001). Ce processus sert de base à l'utilisation des isotopes stables comme traceur trophique (Owens 1988).



*Figure 25. Illustration montrant le phénomène de fractionnement isotopique. Source : © Guillaume CHANDELIER, inspiré de l'illustration de Fry 2006.*

Le rapport isotopique (**noté  $\delta$ , Eq 1**) peut être calculé pour chaque échantillon étudié. Il désigne la mesure relative de la composition isotopique de cet échantillon par rapport à un standard international (McKinney et al. 1950) :

**Eq 1 :**

$$\delta X (\text{‰}) = \left( \frac{R \text{ échantillon}}{R \text{ référencé}} - 1 \right) \times 1000$$

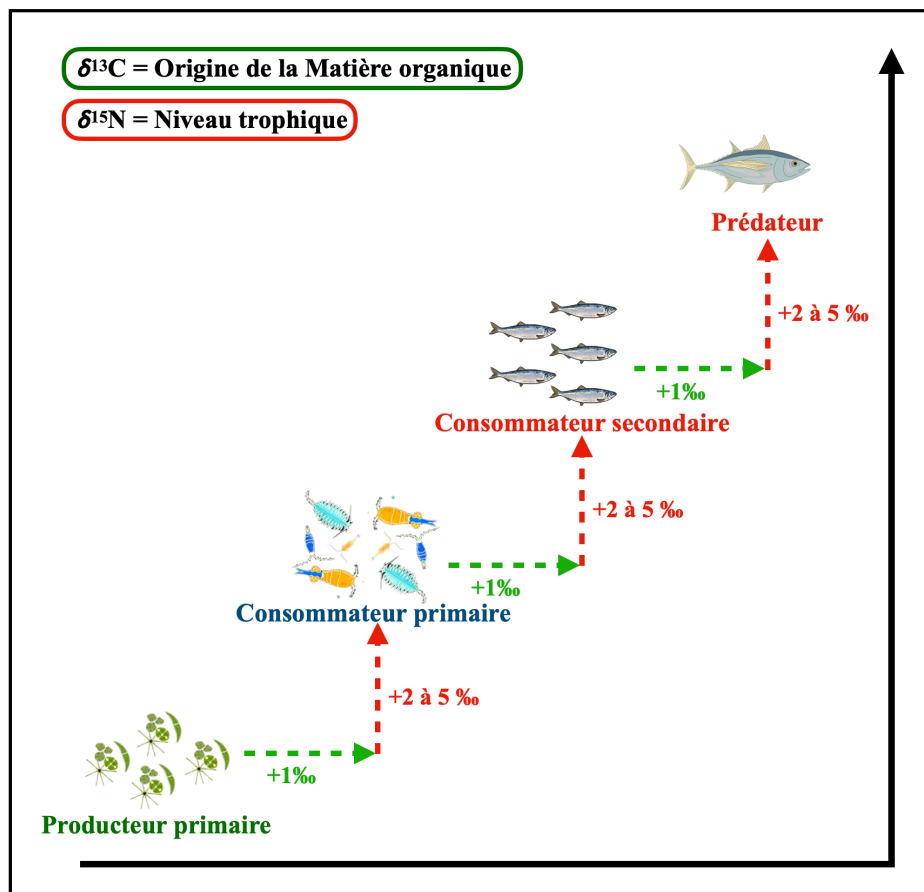
### 3.3.1.3. Analyses isotopiques de la matière organique particulaire (MOP)

Les systèmes côtiers et pélagiques se distinguent par divers apports de matière organique particulaire (MOP) d'origine autochtone ou allochtone. La matière organique se compose essentiellement de carbone (C) et d'hydrogène (H), tout en contenant également, dans des proportions moindres, de l'azote (N), de l'oxygène (O) et du phosphore (P). Ces éléments, ainsi que leurs isotopes sont précieux pour caractériser à la fois l'origine et la composition totale de la MOP (Savoye et al. 2003). Le rapport des concentrations de COP sur NP (Carbone Organique Particulaire / Azote Particulaire ; noté C/N), permet notamment de discriminer les différentes sources de matière organique (Brzezinski 1985 ; Montagnes et al. 1994 ; Savoye et al. 2003). Dans les systèmes côtiers, le matériel phytoplanctonique présente des valeurs de C/N comprises entre 6 et 10 mol.mol<sup>-1</sup> (Brzezinski 1985 ; Montagnes et al. 1994 ; Savoye et al. 2003). Le matériel terrigène présente quant à lui des rapports C/N supérieurs à 12 mol.mol<sup>-1</sup> (Thornton & McManus 1994). Enfin, les organismes hétérotrophes ont généralement des valeurs comprises entre 3 et 6 mol.mol<sup>-1</sup> (Faganeli et al. 1988). La mesure des rapports isotopiques, notamment du carbone (<sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C) et de l'azote (<sup>14</sup>N/<sup>15</sup>N), sont utilisées pour identifier et tracer l'origine de la matière organique (Faganeli et al. 1988 ; Thornton & McManus 1994). Le  $\delta^{13}\text{C}$  et le  $\delta^{15}\text{N}$  permettent (1) de discriminer les signatures des différentes sources de matière organique (Hecky & Hesslein 1995) (2) de suivre leur transfert vers d'autres compartiments/organismes en considérant un fractionnement isotopique entre la source et le consommateur (Rau et al. 1983 ; Minagawa & Wada 1984). Le rapport isotopique du pool de MOP est considéré comme un indicateur représentatif de l'impact relatif de chaque source. La variation de la signature en  $\delta^{13}\text{C}$  des producteurs primaires résulte de plusieurs facteurs : (1) les différentes méthodes de fixation du carbone inorganique chez les producteurs primaires (O'Leary 1981), (2) la composition isotopique de la source de carbone inorganique dissous utilisée (Owens 1988) et (3) l'équilibre entre l'offre et la demande en carbone inorganique (Riebesell et al. 1993). Par exemple, les plantes terrestres en C3 présentent des signatures très appauvries en <sup>13</sup>C avec des  $\delta^{13}\text{C}$  variant entre -35 et -25 ‰ contrairement aux plantes en C4 qui présentent des signatures en <sup>13</sup>C plus enrichies avec des  $\delta^{13}\text{C}$  variant entre -16 à -9 ‰ (Finlay & Kendall 2007). Les macro-algues montrent une large gamme de  $\delta^{13}\text{C}$  allant de -30 ‰ à -8 ‰ pour certaines algues rouges (Leclerc et al. 2013). Les phanérogames marines ont une signature généralement comprise entre -15 et -10 ‰ (Kang et al. 1999 ; Dubois et al. 2014). Le phytoplancton marin se caractérise par un  $\delta^{13}\text{C}$  généralement compris entre -24 et -17 ‰ (Brzezinski 1985 ; Fry & Wainright 1991 ; Savoye et al. 2003) tandis que le phytoplancton d'eau douce présente des valeurs comprises entre -35 à -26 ‰ (Sato et al. 2006 ; Savoye et al.

2003). Le microphytobenthos est, quant à lui, compris entre -24 et -17 ‰ (Riera & Richard 1996 ; Malet et al. 2008). De la même manière que pour le  $\delta^{13}\text{C}$ , le  $\delta^{15}\text{N}$  des producteurs primaires dépend des voies de synthèse organiques ainsi que de la signature isotopique des nutriments utilisés et de leur disponibilité (Montoya 2007). Cependant, le  $\delta^{15}\text{N}$  ne possède pas de valeurs caractéristiques de sources notamment du fait de la forte variabilité des signatures isotopiques des nutriments azotés (Peterson 1999).

### 3.3.1.4. Apports des isotopes stables en écologie trophique

L'analyse des rapports isotopiques stables du carbone et de l'azote est un outil couramment utilisé en écologie trophique. Les rapports des isotopes stables lourds et légers du carbone ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) et de l'azote ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) sont utilisés comme des traceurs de l'origine et du cheminement de la matière ingérée par les organismes dans les réseaux trophiques (**Figure 26** ; DeNiro & Epstein 1978 ; Peterson & Fry 1987 ; Wells et al. 2008).



**Figure 26.** Fractionnement des isotopes du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) au sein entre les différents maillons d'un réseau trophique. Illustration : © Guillaume CHANDELIER.

En effet, quand une proie est consommée, le prédateur assimile dans ses tissus les caractéristiques isotopiques de cette proie, qui se retrouvent ainsi dans les tissus du prédateur suite aux processus de digestion, d'assimilation et d'excrétion (Cresson et al. 2014). Le taux de renouvellement protéique des tissus est plus long que la digestion et fait donc des isotopes stables des intégrateurs à long terme de l'alimentation des organismes (Hobson 1999). Dans le cas de  $\delta^{15}\text{N}$ , l'augmentation de la proie au prédateur est généralement estimée à 2-5 ‰ par niveau trophique, permettant de déterminer les positions trophiques (**Figure 26**, McCutchan et al. 2003 ; Sponheimer et al. 2003 ; Caut et al. 2009 ; Hussey et al. 2010). Plus un individu a un haut niveau trophique, plus l'individu aura un  $\delta^{15}\text{N}$  élevé (Cabana & Rasmussen 1994). Le fractionnement est plus conservateur dans le cas de  $\delta^{13}\text{C}$ , généralement avec 0-1 ‰ par niveau trophique (**Figure 26**), et est généralement utilisé pour identifier la production à la base de la chaîne alimentaire et de l'habitat d'alimentation (Barnes et al. 2009 ; Kolasinski et al. 2012 ; Cresson et al. 2014).

### 3.2.2. ADN environnemental (ADNe)

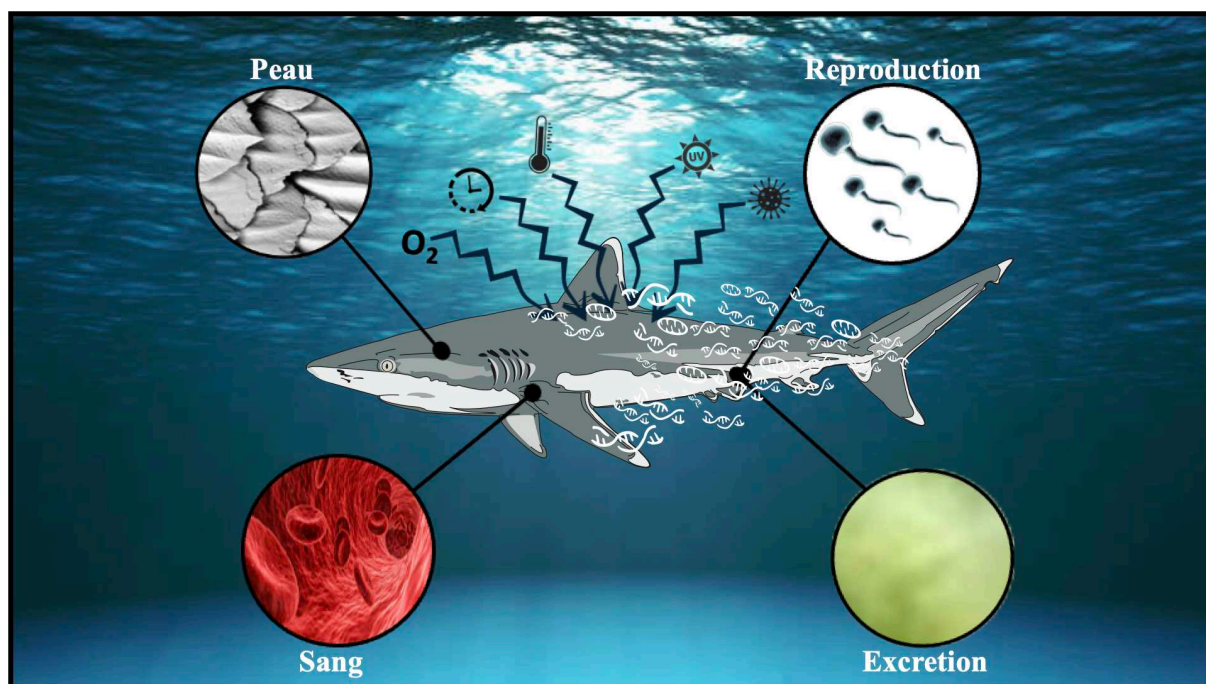
#### 3.2.2.1. Définition

Le principe de l'ADN environnemental (ADNe) repose sur le prélèvement et l'analyse de l'ADN présent dans un environnement. Cet environnement peut être variable, soit de l'eau (douce ou marine ; Ficetola et al. 2008 ; Thomsen et al. 2012 ; Tarberlet et al. 2018), des sols (Hartvig et al. 2021) ou encore le contenu d'un tube digestif (Siegenthaler et al. 2018). L'ADN étant le support universel de l'information génétique (équivalent de la carte d'identité pour les espèces), l'analyse de ses séquences permet donc de différencier des individus et d'accéder à une multitude d'informations contenues dans celles-ci. Cette méthode permet grâce à des protocoles simples d'avoir accès à des quantités importantes d'informations qui peuvent être utilisées pour détecter des espèces invasives (Hatzenbuehler et al. 2017 ; Larson et al. 2020), ou des espèces rares, même en milieu marin (Boussarie et al. 2018).

#### 3.2.2.2. Comment les espèces laissent-elles de l'ADN dans un environnement ?

Les organismes d'un écosystème interagissent en permanence entre eux et avec leur environnement. Ces interactions peuvent entraîner la libération d'ADN dans le milieu. Cet ADN provient en général de cellules contenues dans des sécrétions, des excréments (fèces ou urine), des tissus perdus lors du renouvellement cellulaire (la peau par exemple) ou par des blessures (**Figure 27** ; Ficetola et al. 2008). L'ADN libéré peut soit être toujours emprisonné

dans les cellules, soit directement en contact avec le milieu après une rupture de la membrane plasmique des cellules.



*Figure 27. Illustration non exhaustive de comment une espèce peut relâcher de l'ADN dans son environnement et quels facteurs abiotique influencent la dégradation de l'ADN. Illustration : © Guillaume CHANDELIER.*

### 3.2.2.3. État et utilisation de l'ADN

La préservation de l'ADN dans un état favorable dépend étroitement des conditions environnementales, telles que la température et le niveau d'oxygène (**Figure 27** ; Dell'Anno & Danovaro 2005 ; Nielsen et al. 2007). Cette durée de conservation peut varier considérablement, allant de quelques minutes dans un tube digestif à plusieurs centaines de milliers d'années dans des sédiments ou dans la glace. La survie de l'ADN extracellulaire dans l'eau de mer est sujette à divers facteurs, notamment l'espèce à laquelle il appartient, la distance par rapport à la côte et à la surface, ainsi que la température de l'eau (Nielsen et al. 2007). Des études ont montré que cette durée peut s'étendre de 6 heures (Paul et al. 1987) à 10 jours (Bazelyan & Ayzatullin 1979). Divers éléments peuvent altérer la durée de vie de l'ADN dans l'eau de mer, comme sa dispersion le long des courants ou les éventuelles contaminations (Lafferty et al. 2018). Actuellement, la forme sous laquelle l'ADN se présente dans l'eau n'est pas clairement définie, les processus de dissémination de l'ADN n'étant pas entièrement compris (Civade 2016). Cela rend difficile la détermination des formes ou états spécifiques

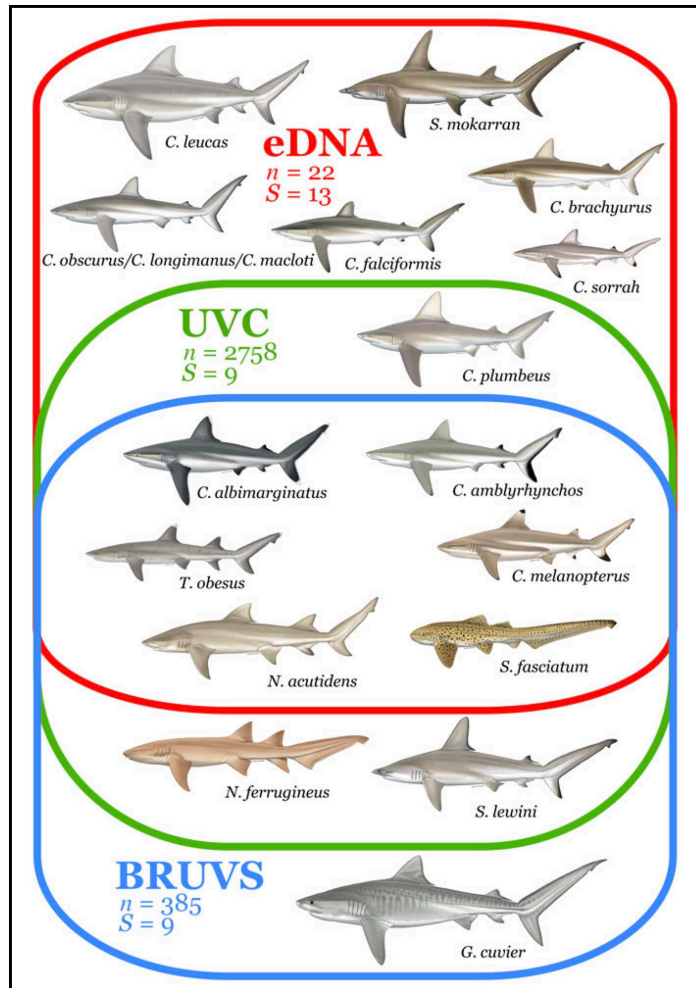
dans lesquels l'ADN se trouve dans l'environnement, qu'il soit intracellulaire, extracellulaire, particulaire et/ou libre/dissous. Cependant, en récupérant cet ADN présent dans la colonne d'eau et en filtrant l'eau dans laquelle il se trouve, il devient possible d'effectuer une étude génétique afin de le comparer à des séquences génétiques connues (disponibles dans les bases de données génétiques où sont répertoriées les espèces et leurs séquences d'ADN). Cette démarche permet d'identifier génétiquement une ou plusieurs espèces (Ficetola et al. 2008).

#### *3.2.2.4. Informations apportées par l'ADN environnemental*

Un recensement précis et complet des communautés marines demeure essentiel pour analyser les schémas de distribution des espèces et suivre leur évolution spatio-temporelle en réaction aux influences externes. La plupart des méthodes traditionnelles de recensement de la biodiversité marine reposent sur une identification visuelle des espèces, nécessitant ainsi une expertise taxonomique importante et un échantillonnage conséquent pour garantir une description fiable et exhaustive des espèces présentes. Chaque méthode conventionnelle (par exemple, pêche électrique, pêche au chalut, recensement en plongée, déploiement de caméras appâtées) présente différents biais, adaptée aux caractéristiques spécifiques de l'environnement ciblé et aux méthodes utilisées (Bain et al. 1985 ; Huysman et al. 2018 ; Kelkar & Dey 2020 ; Irigoyen et al. 2018 ; Langlois et al. 2020). Les progrès technologiques dans le domaine de l'écologie moléculaire (par exemple, les techniques de séquençage), pourraient offrir de nombreux avantages pour surveiller la biodiversité. Ils permettraient de caractériser de manière rapide et efficiente l'état et l'évolution des différentes communautés (Goodwin et al. 2017).

De multiples études ont révélé que l'ADNe permet de détecter une diversité supérieure, à celle des méthodes d'échantillonnage conventionnelles dans divers milieux (Pont et al. 2018 ; Cilleros et al. 2019 ; Seymour et al. 2021). Dans le contexte marin, l'ADNe dépasse généralement d'autres méthodes, que ce soit pour l'analyse des communautés (Polanco-Fernandez et al. 2021) ou pour repérer des espèces emblématiques (**Figure 28** ; Bakker et al. 2017 ; Boussarie et al. 2018). En raison de sa brève persistance (Murakami et al. 2019), l'ADNe s'est avéré efficace pour décrire les communautés à une échelle spatiale fine (Berger et al. 2020 ; Dugal et al. 2023). À une échelle régionale, l'ADNe permet également de cartographier les schémas de distribution des poissons et d'estimer leur diversité (Consuegra et al. 2021 ; West et al. 2021 ; Juhel et al. 2022).





**Figure 28.** Détection des espèces de requins avec différentes méthodes d'échantillonnage. Diagramme de Venn montrant les espèces détectées par l'ADN électronique, l'UVC) et le BRUVS. Source : Boussarie et al. 2018 & illustration © M. Dando.

Outre la description taxonomique des communautés, l'ADNe peut renseigner sur leur diversité fonctionnelle et phylogénétique lorsque les séquences peuvent être attribuées à des espèces ou des genres spécifiques (Pont et al. 2018 ; Marques et al. 2021). L'ADNe peut également nous donner des informations sur les transferts de matière entre les différents écosystèmes. Le transport de l'ADN environnemental fait référence aux déplacements passifs de l'ADN via les flux d'eau ou le vent dans l'environnement. Cela signifie que l'ADN peut être échantillonné dans un endroit différent de celui où il a été produit. Par exemple, des études ont estimé que l'ADN peut voyager sur au moins 10 km le long des ruisseaux (Deiner & Altermatt 2014 ; Civade et al. 2016) et pouvant parcourir jusqu'à 100 km dans de grandes rivières en environ 41 heures (Pont et al. 2018). Les recherches suggèrent que l'ADN environnemental se comporte comme de la matière organique à particules fines et que la distance de transport

dépend des propriétés hydrauliques du cours d'eau. L'étude de la structuration de la biodiversité entre différents écosystèmes proches, tels que les écosystèmes d'eau douce (rivières), les zones côtières et les habitats en haute mer, peut fournir des informations cruciales sur le transfert de matière entre ces milieux. Par exemple, certaines espèces sont spécifiques aux écosystèmes d'eau douce ; détecter leur ADN dans les écosystèmes du large peut révéler des informations sur les échanges de matière entre ces deux écosystèmes.

L'ADNe représente donc une méthode non-invasive et non-destructrice qui permet de caractériser les communautés marines à différentes échelles spatio-temporelles. Cette approche permet de contourner le besoin d'une expertise taxonomique pour l'identification et de réduire les biais liés à la détection. Son utilisation croissante dans le domaine de la biologie marine entraîne de nombreux développements et améliorations de protocoles, notamment en ce qui concerne les aspects quantitatifs et bio-informatiques (Yao et al. 2022).

### 3.2.2.5. *Bio-informatique*

#### *(1) Comparaison entre les méthodes OTU et ASV*

En biologie moléculaire, notamment dans le domaine du métabarcoding, les "Operational Taxonomic Unit" ou OTUs sont utilisées pour regrouper des séquences d'ADN similaires, permettant ainsi de représenter des groupes taxonomiques tels que des espèces ou des groupes taxonomiques plus larges comme les genres ou les familles (Moyer et al. 1994). Lorsque l'on séquence des échantillons environnementaux pour étudier la diversité génétique présente, on obtient un grand nombre de séquences. Ces séquences peuvent varier, même si elles proviennent de la même espèce ou du même groupe taxonomique. Pour simplifier l'analyse et réduire le bruit, on regroupe ces séquences similaires en OTUs en utilisant des méthodes de clustering basées sur la similarité des séquences (Stackebrandt & Goebel 1994). Contrairement aux OTUs, qui sont basées sur la similarité des séquences, les « Amplicon Sequence Variant » ou ASVs sont définies par des séquences uniques (Callahan et al. 2017). L'approche par ASV utilise une méthode de denoising qui est proposée par l'algorithme DADA2 (Callahan et al. 2016), qui vise à corriger les erreurs de séquençage en se basant sur des modèles d'erreurs construits à partir des données de séquençage. Les ASV offrent l'avantage d'une résolution plus fine dans l'identification de la diversité présente dans un échantillon, ce qui est particulièrement important pour étudier des populations complexes où des espèces très similaires peuvent être présentes (Callahan et al. 2017). Bien que cette méthode puisse parfois surestimer la biodiversité, des méthodes de bio-informatique sont disponibles pour atténuer ces biais (par exemple, dbOTU3).

Enfin, un avantage significatif de l'approche par ASV est sa comparabilité entre les études, contrairement à l'approche par OTU, qui dépend fortement des jeux de données utilisés. Dans le cadre de la thèse la méthode des ASV a été choisie pour analyser les jeux de données.

## (2) SAMBA

SAMBA (Standardized and Automated MetaBarcoding Analyses workflow) est un Workflow évolutif FAIR (Findable, Accessible, Interoperable, Reusable) intégrant, dans un outil unique, des méthodes bioinformatiques et statistiques de pointe pour effectuer des analyses reproductibles de l'ADNe à l'aide de Nextflow (<https://github.com/ifremer-bioinformatics/samba>), il est optimisé pour le cluster de calcul DATARMOR (**Figure 29**). Durant la thèse, nous avons utilisé ce workflow afin d'analyser nos données. SAMBA commence le traitement en vérifiant l'intégrité des lectures brutes et des métadonnées (**Data integrity**). Cette phase implique la validation de plusieurs aspects cruciaux : le démultiplexage correct des données, l'efficacité de l'amplification PCR, et l'évaluation de la profondeur de séquençage pour garantir sa pertinence. Ensuite les étapes de pré-traitement bio-informatiques commencent avec l'utilisation de **QIIME 2**. Cette phase vise à éliminer les amorces mais également supprimer les séquences dépourvues d'amorces. Ensuite, nous avons utilisé l'étape **DADA2**, qui filtre les séquences en fonction d'un score de qualité, corrige les erreurs et assigne les séquences à des ASV. Bien que **DADA2** soit un outil de référence dans les analyses de métabarcoding, cette étape peut entraîner une surestimation de la biodiversité. Pour atténuer ce biais, SAMBA intègre une étape supplémentaire avec **dbOTU3**. Cette étape vise à réduire la surestimation de la diversité en identifiant les ASV de la même espèce et en les regroupant. Pour ce faire, **dbOTU3** fonctionne en trois étapes distinctes. La première étape consiste à identifier les ASVs phylogénétiquement proches, étant donné que les ASVs appartenant à une même espèce sont nécessairement phylogénétiquement proches. Ensuite, la deuxième étape implique l'analyse de la distribution des ASVs identifiés comme étant phylogénétiquement proches. Enfin, la troisième étape se concentre sur l'évaluation de l'abondance des ASVs phylogénétiquement proches. Cette dernière étape est particulièrement cruciale car les ASVs appartenant à la même espèce devraient présenter des différences d'abondance significatives, étant donné que les erreurs sont généralement moins fréquentes que la réalité biologique. Ensuite, chaque ASV est assigné à une taxonomie en utilisant un modèle naïf bayésien. Une étape de décontamination est ensuite effectuée utilisant **Micro-Decon**. Cette étape utilise les échantillons contrôle réalisés durant les différentes étapes du processus de laboratoire. Dans un premier temps, cette étape élimine les séquences spécifiques aux contrôles, puis identifie les

séquences principalement présentes dans les échantillons contrôles et les élimine. Enfin, les ASVs présents principalement dans les échantillons biologiques, mais également en faible quantité dans les échantillons contrôles, sont partiellement éliminés des échantillons biologiques et totalement des échantillons contrôles. Ces étapes aboutissent à une table d'abondance ne contenant que les séquences présentes dans les échantillons biologiques. Enfin, SAMBA produit un rapport HTML dynamique complet comprenant les ressources utilisées, les commandes exécutées, les résultats intermédiaires, les analyses statistiques et les figures.

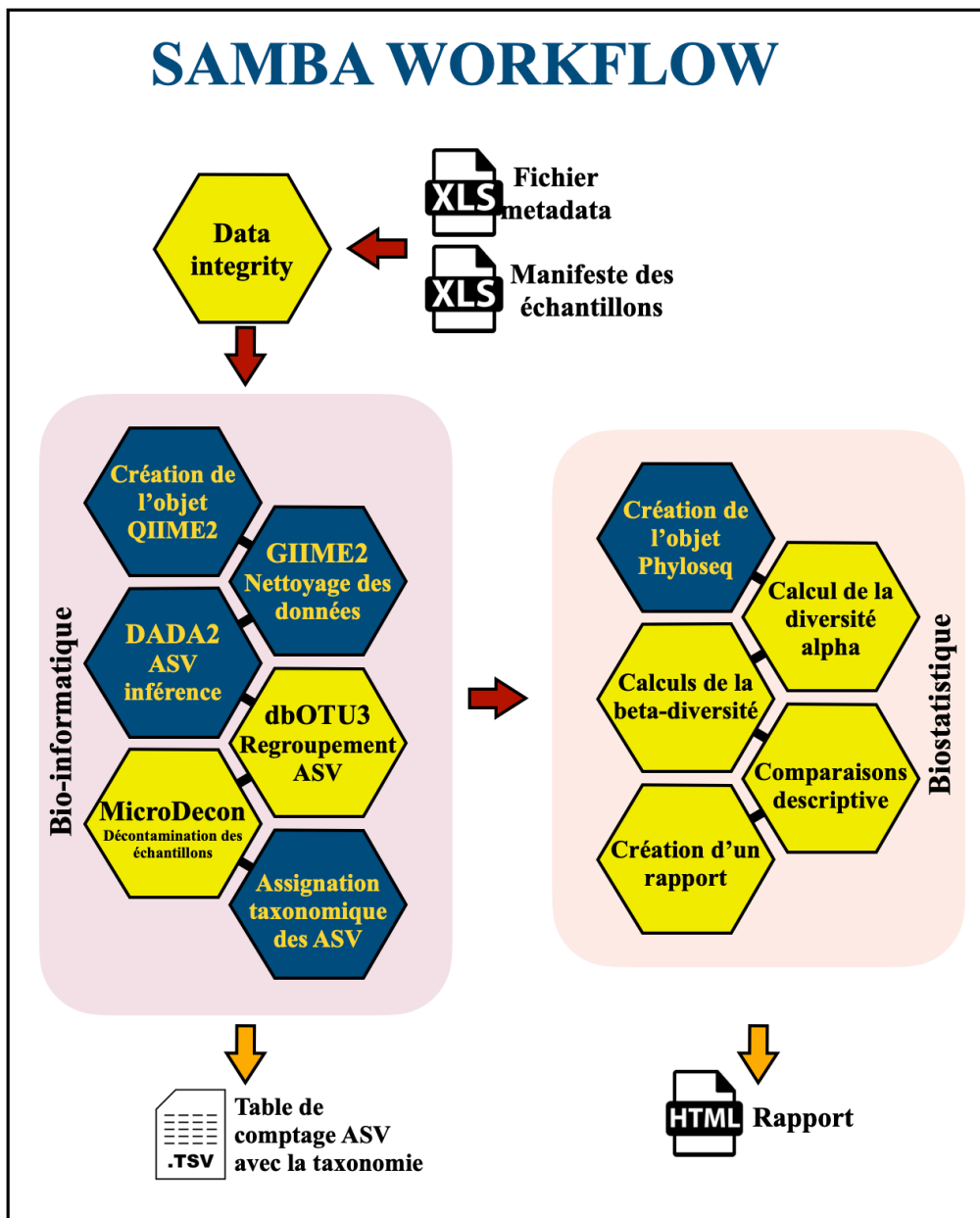


Figure 29. Schéma représentant les différentes étapes réalisées par le workflow SAMBA, modifié d'après le schéma de Cyril NOËL.

**4. Récapitulatif du contexte, des hypothèses, des objectifs et des méthodes utilisées**

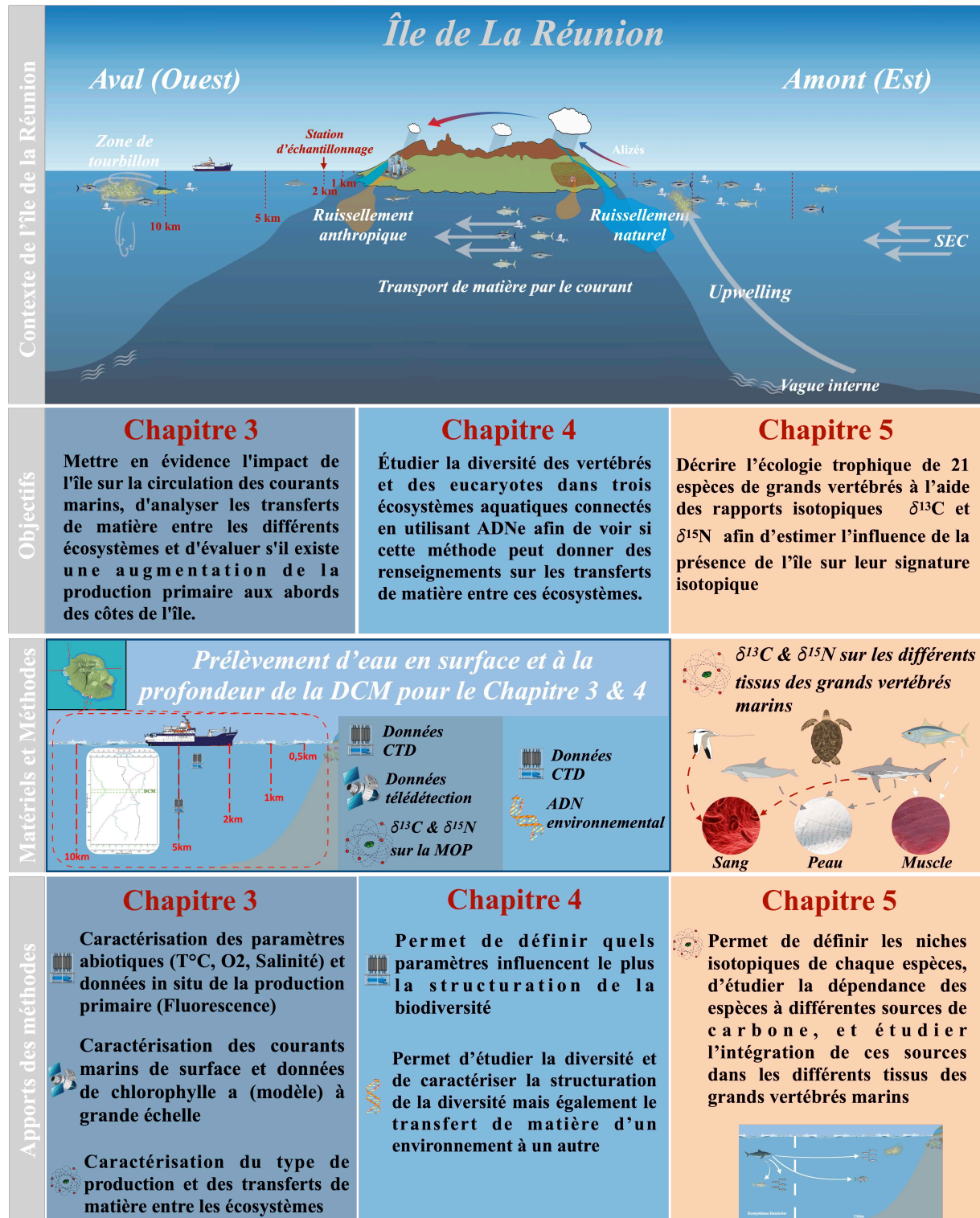


Figure 30. Schéma récapitulatifs du contexte de la thèse, des objectifs, des méthodes utilisées et des informations que donnent ces méthodes. Illustration : © Guillaume CHANDELIER.





---

***CHAPITRE 3. CARACTÉRISATION D'UN EFFET DE MASSE  
INSULAIRE (EMI) ASSOCIÉ À L'ÎLE DE LA RÉUNION***

---





# 1. Récapitulatif du chapitre 3

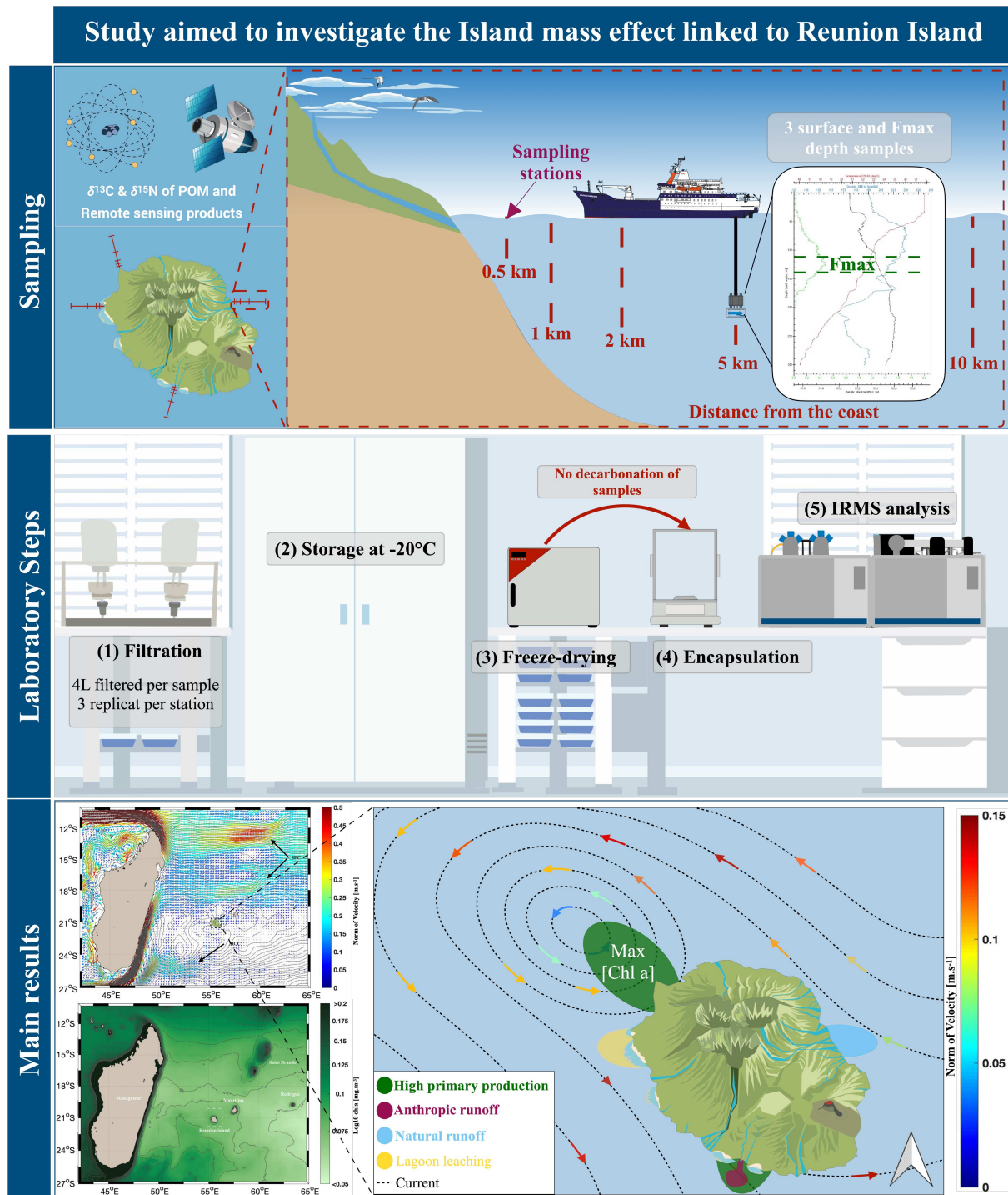


Figure 31. Schéma récapitulatif du chapitre 3 issu de la publication Chandelier et al. en révision. Illustration : © Guillaume CHANDELIER.

Dans les régions tropicales, la forte stratification des eaux de surface entrave les échanges entre les eaux profondes riches en nutriments et la couche euphotique appauvrie en nutriments, ce qui entraîne souvent une réduction de la production biologique (Jena et al. 2013). Dans les écosystèmes océaniques éloignés des continents, seules certaines îles présentent des conditions favorables à la production primaire et aux ressources halieutiques en raison des apports en nutriments, un phénomène connu sous le nom d'effet de masse insulaire (EMI ; Doty & Oguri 1956). Cette étude vise à comprendre l'influence de l'île de La Réunion sur les courants, le transfert de matière organique et la production primaire afin d'identifier si un EMI est associé à l'île (**Figure 31**). Pour cela, nous avons combiné les données de télédétection, les propriétés physico-chimiques des masses d'eau, et les valeurs isotopiques du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) de la matière organique particulaire (MOP) collectées à la surface et au maximum de fluorescence (Fmax) tout autour de l'île de La Réunion (**Figure 31**).

Nos résultats suggèrent que l'île de La Réunion agit comme une perturbation du flux dominant à faible vitesse, provoquant le contournement de l'île par les courants venant du secteur Ouest et Est, formant une circulation anticyclonique de méso-échelle au Nord-Ouest de l'île, associée à des maxima locaux allant jusqu'à  $0,15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  de vitesse (**Figure 31**). C'est également dans ce secteur que les valeurs de MOP sont parmi les plus enrichies en  $\delta^{13}\text{C}$  et que la concentration de chlorophylle-*a* est la plus élevée (fluorescence mesurée in situ jusqu'à  $0,83 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  dans le secteur Nord) par rapport aux écosystèmes océaniques environnants (Jena et al. 2013 ; Annasawmy et al. 2018). Les données de  $\delta^{13}\text{C}$  de la MOP associées aux paramètres mesurés à l'aide de la bathysonde SBE25<sub>plus</sub> (température, oxygène dissout, salinité et à la fluorescence) indiquent une distinction entre les eaux côtières et océaniques, habituellement observée à une distance de 2 à 5 kilomètres des côtes. Cependant, cette distance semble être plus courte le long de la côte **est** et plus importante le long de la côte **ouest**, probablement influencée par la forme du plateau insulaire (Tessier et al. 2008). La signature de la matière organique particulaire pour le  $\delta^{15}\text{N}$  suggère une anthropisation des eaux côtières dans les secteurs nord et sud de l'île

Malgré certaines limites, cette étude pionnière dans la région a permis de mettre en évidence un effet de masse insulaire faible à proximité de l'île de La Réunion. Cependant, les mécanismes physiques et biologiques conduisant à l'existence de ce phénomène et à son extension ne sont pas entièrement compris et nécessitent des recherches plus approfondies.

**2. Hydrologic characteristics and nearshore-offshore trends in stable isotope ratios of Particulate Organic Matter around an oceanic island of the subtropical gyre of the Indian Ocean: Contribution to the study of the Island Mass Effect (IME)**

Article en révision dans « Journal of Marine Systems »

---

**Authors list:** Guillaume CHANDELIER (1\*), Remi LAXENAIRE (2,3), Thierry BLASCO (4), Sarah MARSAN (1), Maryline MONTANES (4), Hélène MAGALON (1,5) and Sébastien JAQUEMET (1)

(1) UMR ENTROPIE (Univ. Réunion, IRD, CNRS, Ifremer, Univ. Nlle Calédonie), Université de la Réunion, 97400 Saint Denis, Ile de La Réunion, France

(2) Laboratoire de l'Atmosphère et des Cyclones, LACy, UMR 8105, CNRS, Université de La Réunion, Météo-France, 97400 Saint-Denis, Ile de La Réunion, France

(3) Laboratoire de Météorologie Dynamique, LMD-IPSL, UMR 8539 École Polytechnique, ENS, CNRS, Paris, France

(4) Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV), Sorbonne Université/CNRS, 06230 Villefranche sur Mer, France

(5) Laboratoire d'Excellence CORAIL, Perpignan, France

(\*) corresponding author: [guillaume.chandelier@univ-reunion.fr](mailto:guillaume.chandelier@univ-reunion.fr)

**Abstract:**

In tropical regions, the high stratification of surface waters hinders exchange between nutrient-rich deep waters and the nutrient-depleted euphotic layer, often resulting in reduced biological production. In oceanic ecosystems far from continents, only some islands present favourable conditions for primary production and fishery resources due to nutrient inputs, a phenomenon known as the island mass effect (IME). This study aims to understand the influence of Reunion Island on currents, organic matter transfer and primary production to identify whether an IME is associated to the island. We combined remote sensing data, physico-chemical properties of the water masses, and carbon and nitrogen isotopic values of POM collected at the surface and at Fmax to investigate. Our results suggest that Reunion Island acts as a perturbation to the dominant low-velocity flow, causing currents from west and east to bypass the island and form an anticyclonic mesoscale circulation northwest of the island, associated with local maxima of up to  $0.15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  velocity. It is also in this sector that particulate organic matter (POM) values are among the most  $\delta^{13}\text{C}$ -enriched and chlorophyll-*a* concentration higher (*in situ* measured fluorescence up to  $0.83 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  in the northern sector) compared to the surrounding oceanic ecosystems. Despite limitations, this pioneering study in the region has provided evidence for a weak island mass effect in the vicinity of Reunion Island. However, the physical and biological mechanisms leading to the existence of this phenomenon and its extension are not fully understood and require further investigation.

**Keywords:** Southwest Indian Ocean, Reunion Island,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ , Fluorescence, POM, Decarbonation, Velocity

### ***1. Introduction***

Primary producers are essential in defining the structure and dynamics of marine food webs (Ware and Thomson, 2005). Their influence extends from biogeochemical cycles of essential elements such as carbon, silica and nitrogen to the biological carbon pump (Eppley and Peterson, 1979; Chisholm, 1995; Parekh et al., 2006; Sanders et al., 2014). Subtropical and tropical oceans, which account for approximately 60% of the world's ocean surface area, are considered as oligotrophic, and as such, are commonly referred to as "ocean deserts" (Mannocci et al., 2013; Rousseaux and Gregg, 2013). In these regions of light blue water, light is not limiting for primary producers for the photosynthesis, unlike nutrients. The strong stratification of surface waters impedes exchange between nutrient-rich deep waters and the nutrient-depleted euphotic layer where primary production is possible (Mahadevan, 2016), often resulting in reduced biological production in the upper part of the water column. In addition, these ecosystems are structured around anticyclonic gyres (Longhurst et al., 1995), leading to downwelling movements of water (Bakun, 2006), which push nutrients and chlorophyll deeper in the water column. In some regions however, mechanisms favour primary production close to the surface, such as upwelling (Longhurst et al., 1995). Another notable mechanism is observed near oceanic islands, where long-term phytoplankton biomass can be as much as 86% higher than in surrounding oceanic ecosystems (Gove et al., 2016).

Since the pioneering work of Doty and Oguri (1956) around Hawaii, the various phenomena that contribute to the biological enrichment of waters near small islands have been collectively referred to as the "island mass effect" (IME). Despite its importance, the full complexity of the IME remains to be explored due to the multiple interactions between biological and physical processes (Hamner and Hauri, 1981; De Falco et al., 2022), and the unique configuration of each case (i.e. size, geomorphology of the islands and surrounding oceanic forcing). On the one hand, biological processes such as nitrogen fixation, decomposition, and the actions of reef-associated fish and benthic organisms contribute to nutrient availability in the water column and sediments (Dandonneau and Charpy, 1985; Signorini et al., 1999; Shiozaki et al., 2014). On the other hand, the IME involves interactions among currents, winds, and island shape, resulting in vertical mixing (see De Falco et al., 2022 for a review). In addition, natural transfers of land-based nutrients in coastal areas occur through rivers. Finally, human activities such as agriculture, urban development, and wastewater treatment contribute to nutrient inputs too. These multiple drivers result in highly variable outcomes, depending on the specific topography, oceanographic conditions, biological

characteristics, and human context of each island. This complexity leads to phytoplankton biomass being confined to the coastline or, in the presence of large-scale ocean currents, extending into plumes that flow either upstream (Hamner and Hauri, 1981; Gove et al., 2006; Liu et al., 2014) or downstream (Coutis and Middleton, 2002; Dong et al., 2007; Andrade et al., 2014; Zeiden et al., 2019).

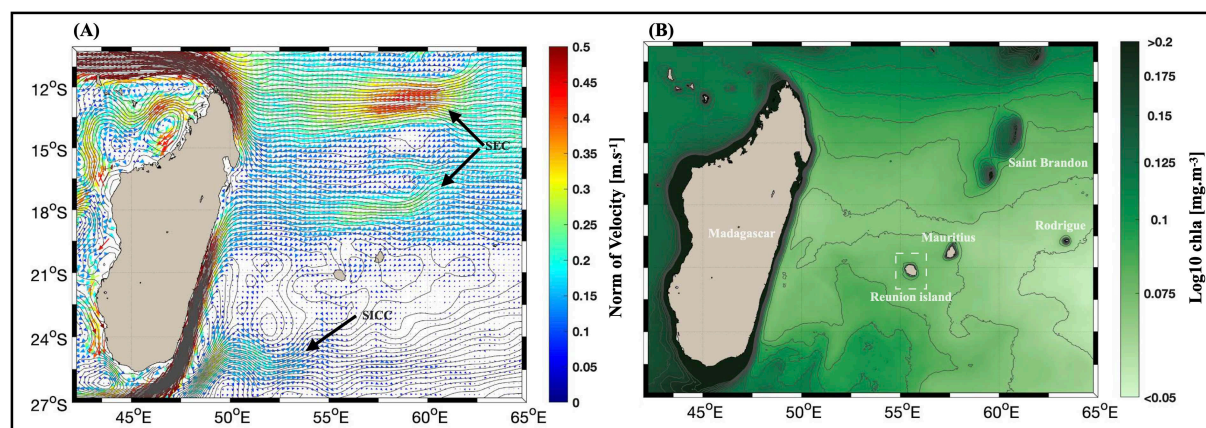
De Falco et al. (2022) conducted a review of the oceanic physical processes leading to the island mass effect, where they studied, among many other systems, the Mascarene Archipelago (Reunion Island and the main island of Mauritius) in the southwest Indian Ocean. Although the authors suggest the presence of an island mass effect around Reunion Island, large-scale satellite data do not allow to definitively conclude on the mechanisms leading to the presence of this phenomenon (De Falco et al., 2022). Research conducted locally on both natural and anthropogenic nutrient inputs, and their effects on primary production has focused mainly on reef ecosystems along the west coast of the island (Kolasinski et al., 2011; Tedetti et al., 2020). Although oceanographic cruises have been conducted in the vicinity of Reunion Island (Gamberoni et al., 1982; Piton and Taquet, 1991; Annasawmy et al., 2018) patterns of primary production and nutrient dynamics around the island remain poorly studied. Piton and Taquet (1991) suggested that an IME is very likely close to Reunion Island and should be investigated in deep. To the best of our knowledge, such phenomenon has never been investigated locally until now.

The main aim of this study was to investigate the island mass effect associated to Reunion Island, using a combination of *in situ* samples and measurements, and remote sensing derived products. We hypothesized that downstream the island, the primary production should be higher as a consequence of the transfer of coastal nutrients offshore, where they are naturally limiting in surface waters in the region (Longhurst et al., 1995). For this, we used a combination of outputs from an operational global ocean analysis system, gridded altimetric fields from satellite and velocity fields derived from surface buoys to characterize surface and geostrophic currents in the vicinity of Reunion Island. Conductivity Temperature Depth (CTD) casts were conducted along four nearshore-offshore transects east, northwest, west and southwest of the island to profile temperature, salinity, dissolved oxygen and fluorescence of the water column from the surface up to 300 m. Fluorometry profiles were used to measure the intensity of the phytoplanktonic activity and determine the depth of the deep chlorophyll maximum (DCM). Seawater samples were collected in surface and at the depth of the DCM using Niskin bottles

to characterize the particulate organic matter (POM), using stable isotope ratios of carbon ( $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ ). Carbon and nitrogen isotopes of organic matter and their ratio (COP to NP) are commonly used as qualitative and quantitative Tools to determine the origin and composition of POM (De Niro and Epstein, 1978; Minagawa and Wada, 1984; Kolasinski et al., 2012).

## 2. Materials & methods

### 2.1. Study site



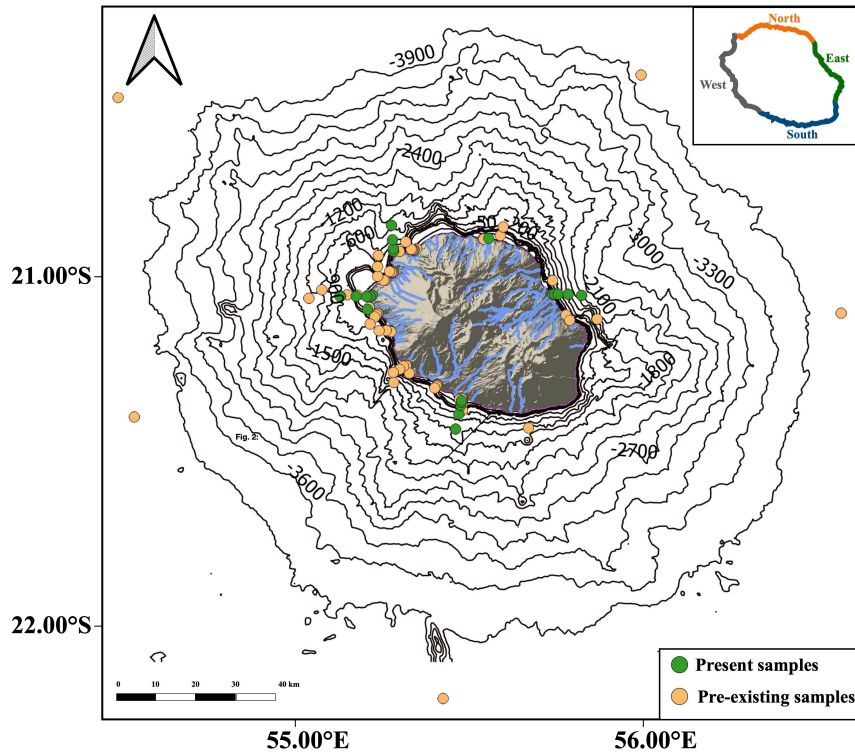
**Fig. 1.** Time-averaged (A) geostrophic streamlines (contours from altimetric satellites) and near-surface currents (arrows from surface drifter climatology) and (B) chlorophyll concentration derived from global ocean colour from satellite observations. SEC = South Equatorial Current et SICC = Southern Indian Ocean Counter Current.

Reunion Island ( $21^{\circ}07'S$ ,  $55^{\circ}32'E$ ) is located 800 km east of Madagascar, in the Mascarene Archipelago and in the biogeochemical province of the Indian South Subtropical Gyre (ISSG) of the Indian Ocean. The ISSG ranges between  $10^{\circ}S$  and  $40^{\circ}S$ , is characterised by a large-scale anticyclonic circulation and is considered to be oligotrophic (Fig. 1; Longhurst, 2007; George et al., 2013). Reunion Island is an oceanic volcanic island characterized by a high topography with several peaks, the highest of which reaches 3,070 m. Its narrow insular shelf, which is more developed in the north-western part of the island (Tessier et al., 2008; up to 5 km), creates a proximity between coastal ecosystems and the deep waters of the open ocean (McDougall, 1971). Reunion Island has an uneven rainfall distribution, with the west coast considered semi-arid, the western upper part of the island has moderate rainfalls, and the east coast is characterized by abundant rainfall, the source of major rivers (Louvat et al., 2014). The population is approximately 873,102 inhabitants, concentrated mainly along the coast (source: INSEE <https://www.insee.fr/fr/statistiques/1893198>). Reunion Island has fringing coral reefs along the west coast and the surrounding waters are considered oligotrophic, meaning that primary production is very low compared to other locations in the southwest Indian Ocean, such as the coast of Madagascar or around Saint Brandon (Antoine et al., 1996; Mannocci et al., 2013; Rousseaux and Gregg 2013). Reunion Island is located in a zone of low upper ocean kinetic energy between the South Equatorial Current (Fig. 1, SEC, Wyrтки, 1973; Schott and McCreary 2001; Jury, 2018) and the Southern Indian Ocean Counter Current (SICC, Siedler et



al., 2006; Schott et al., 2009). The island is under the influence of the south-easterly trade winds, which are reinforced between April and October, during austral winter (Schott and McCreary, 2001).

## 2.2. Sample collection



*Fig. 2. Map of the study area with samples location for present samples collected with SBE25<sub>plus</sub> CTD and pre-existing samples collected with various equipment prior to 2012.*

Between November 2020 and September 2022, 9 nearshore-offshore transects were conducted around Reunion Island (Fig. 2). Each transect consisted of five stations located at 0.5 km, 1 km, 2 km, 5 km and 10 km from the coast (Fig. 2). For each station except at 0.5 km, a hydrologic profile between the surface and down to 300 m depth, depending on the bathymetry, was made using an SBE 25plus CTD rosette to which a dissolved oxygen sensor (SBE 43 dissolved oxygen sensor, Seabird Scientific) and a fluorometer (ECO fluorometer, Seabird Scientific) were attached. During each hydrologic profile, three water samples were collected at the surface (< 5 m, POM-Surface) and at the depth of the deep maximum fluorescence (POM-Fmax) for carbon and nitrogen characteristics of the particulate organic matter (POM). Water samples were conserved in dedicated plastic containers stored in cool boxes at ~15°C to limit the phytoplanktonic and bacterial activity between collection and

treatment of the samples. To remove any organic traces, water samples were filtered on pre-combusted (4 h at 450°C) 25 mm glass-fibre filters (Whatman, GF/F). Filtrations (4 L of water per filter) were conducted at the laboratory less than 4h after collection. Filters were then dried in an oven at 50°C for 24 h and stored in a freezer until further analyses in the laboratory.

A dataset of POM samples processed without decarbonation already existed before the acquisition of the SBE-25plus CTD. A subset of 427 samples were collected around Reunion Island between 2002 and 2012 at different distances and depths (Fig. 2) as part of various research activities. These data were added to the present sampling dataset to increase the number of replicates, but also to increase the distance up to 85 km from the shore. POM samples collected with the SBE25plus CTD will refer to present samples and the additional samples collected before 2012 will refer to pre-existing samples in the whole study.

### **2.3. Decarbonation**

During January 2022 sampling campaign, two filters were sampled in addition to the three replicates to perform decarbonation tests. Indeed, POM samples can contain significant amount of inorganic carbon that has to be removed prior to measure of the isotopic composition (Lorrain et al., 2003). An estimate of the average amount of inorganic carbon compared to organic carbon gave a ratio of 1/25 indicating a very small amount of inorganic carbon (mainly carbonates) in the samples. The non-significant difference in POM  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) with or without acidification, combined with the low heterogeneity of the replicates (with or without acidification) indicated that no decarbonation of the samples was necessary. Therefore, the remaining replicates were prepared and analysed without acidification. It also allowed using the pre-existing samples without any analytical correction. Full details of this section are available in Supplementary Material I.

### **2.4. Isotopic analyses**

The carbon and nitrogen isotopic ratios of the POM samples were measured at the Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV, Sorbonne Université/CNRS, France) using an Elemental Analyzer (Elemental Vario PyroCube analyzer) coupled to an isotope ratio mass spectrometer (Isoprime 100). Prior to their analyses, all filters were packed in tin capsules. All isotopic data are expressed in the conventional notation (*Eq. 1*), as the isotopic ratio normalized to the reference gas.

**Eq. 1.**

$$\delta_{\text{sample}} = [(R_{\text{samples}} / R_{\text{ref}}) - 1]$$

where  $\delta_{\text{sample}}$  is expressed in ‰ and  $R_{\text{samples}}$  and  $R_{\text{ref}}$  are the isotopic ratio (heavy/light isotope) of the sample and the gas reference of the element, respectively.

Certified standard IAEA-600 caffeine was used in each batch for isotopic data monopoint correction (Paul et al., 2007, according to *Eq. 2.*)

**Eq. 2.**

$$\delta^{13}\text{C}^{\text{c}}_{\text{sample}} = ((\delta^{13}\text{C}^{\text{m}}_{\text{sample}} + 1000) \times (\delta^{13}\text{C}^{\text{t}}_{\text{standard}} + 1000) / (\delta^{13}\text{C}^{\text{m}}_{\text{standard}} + 1000)) - 1000$$

Where  $\delta^{13}\text{C}^{\text{c}}_{\text{sample}}$  is corrected  $\delta^{13}\text{C}$  value for sample,  $\delta^{13}\text{C}^{\text{m}}_{\text{sample}}$  is measured  $\delta^{13}\text{C}$  value for sample,  $\delta^{13}\text{C}^{\text{t}}_{\text{standard}}$  is certified  $\delta^{13}\text{C}$  value for standard (here caffeine) and  $\delta^{13}\text{C}^{\text{m}}_{\text{standard}}$  is measured  $\delta^{13}\text{C}$  value for standard. Replicate measurements of internal laboratory standards (acetanilide) indicate repeatability measurement (Giesen 2016) of 0.10‰ for both  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values. Some nitrogen values exhibited linear drift and thus required additional time drift correction.

## **2.5. Data analyses**

The time-averaged near-surface currents were derived from Drifter-Derived Climatology of Global Near-Surface Currents v. 3.09, as documented in Laurindo et al., (2017). Time-averaged isolines of Absolute Dynamical Topography, which serve as a proxy for Sea Surface Height (SSH), were generated by averaging delayed-time altimetric maps from January 1, 1993, to December 31, 2021. These maps were produced by Ssalto/Duacs and distributed by the Copernicus Marine Environment Monitoring Service (<http://marine.copernicus.eu/>), based on the version released in April 2018 (Taburet et al., 2019; Ballarotta et al., 2019). Both time-averaged near-surface currents and SSH isolines from numerical simulations were computed using daily outputs from January 1, 2020, to December 31, 2022. This data was sourced from the Operational Mercator global ocean analysis and forecast at a 1/12-degree resolution (Global Ocean Physics Analysis and Forecast, 2023). Time-averaged satellite-derived chlorophyll-a concentrations were computed using daily outputs from January 1, 1998, to December 31, 2022. This data was sourced from the 4-km cloud-free version of the Global Ocean Colour product (Copernicus-GlobColour, 2023).

CTD data were processed using the SBE data processing software (v. 7.26.7.1). All data processing steps are listed in Appendix 1. Based on hydrologic profiles, we determined the  $F_{max}$  value, which represents the maximum fluorescence of the profile (Appendix 2). The mixed layer depth (MLD) was calculated using the method of de Boyer Montegut (2004), which identifies the depth where the temperature difference with the 20-m level is greater than  $0.2^{\circ}\text{C}$ . If the  $F_{max}$  is deeper than the MLD,  $F_{max}$  is interpreted as a deep chlorophyll maximum (DCM). To assess the thickness of the DCM, we calculated the average fluorescence over the profile and included all values exceeding this average in the DCM (see Appendix 2).

The 2D interpolations of the data from the CTD SBE25plus were carried out with the ODV software using visualisation type «Section» and algorithm «Diva gridding». Isotopic values were interpolated using the “Surface” visualization and the “Diva gridding” algorithm.

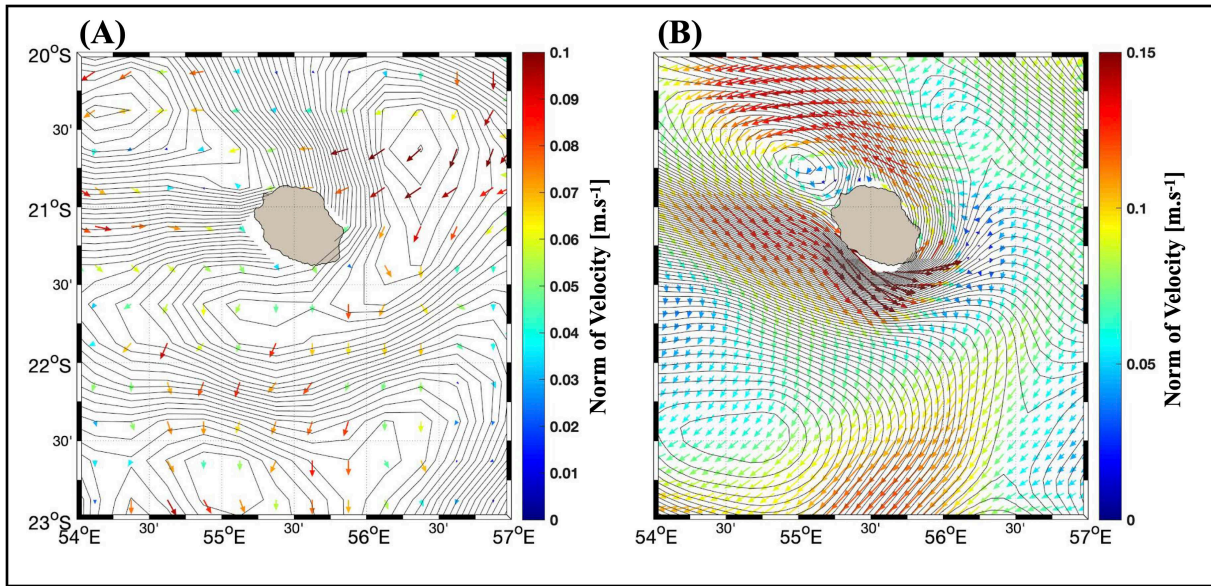
We then examined whether there were any differences between the data obtained using the SBE25plus (temperature, salinity, dissolved oxygen, fluorescence), isotopic values (present samples only) and various parameters such as location relative to the island, distance and depth, using permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) with 10,000 permutations.

We used present and pre-existing POM data to specifically investigate the effect of the distance from the shore on the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . Linear regressions were used to test the influence of distance from the coast on  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values. To compare the different sampling stations, we applied an analysis of variance (ANOVA) on the values of POM,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . Whenever the ANOVA revealed significant differences, it was followed by Tukey's HSD (Honestly Significant Difference) pairwise comparisons.

Data analyses were performed using R (Version 4.2.3; R Development Core Team, 2014), Qgis (Version 3.30.1) and ODV (Version 5.6.3).

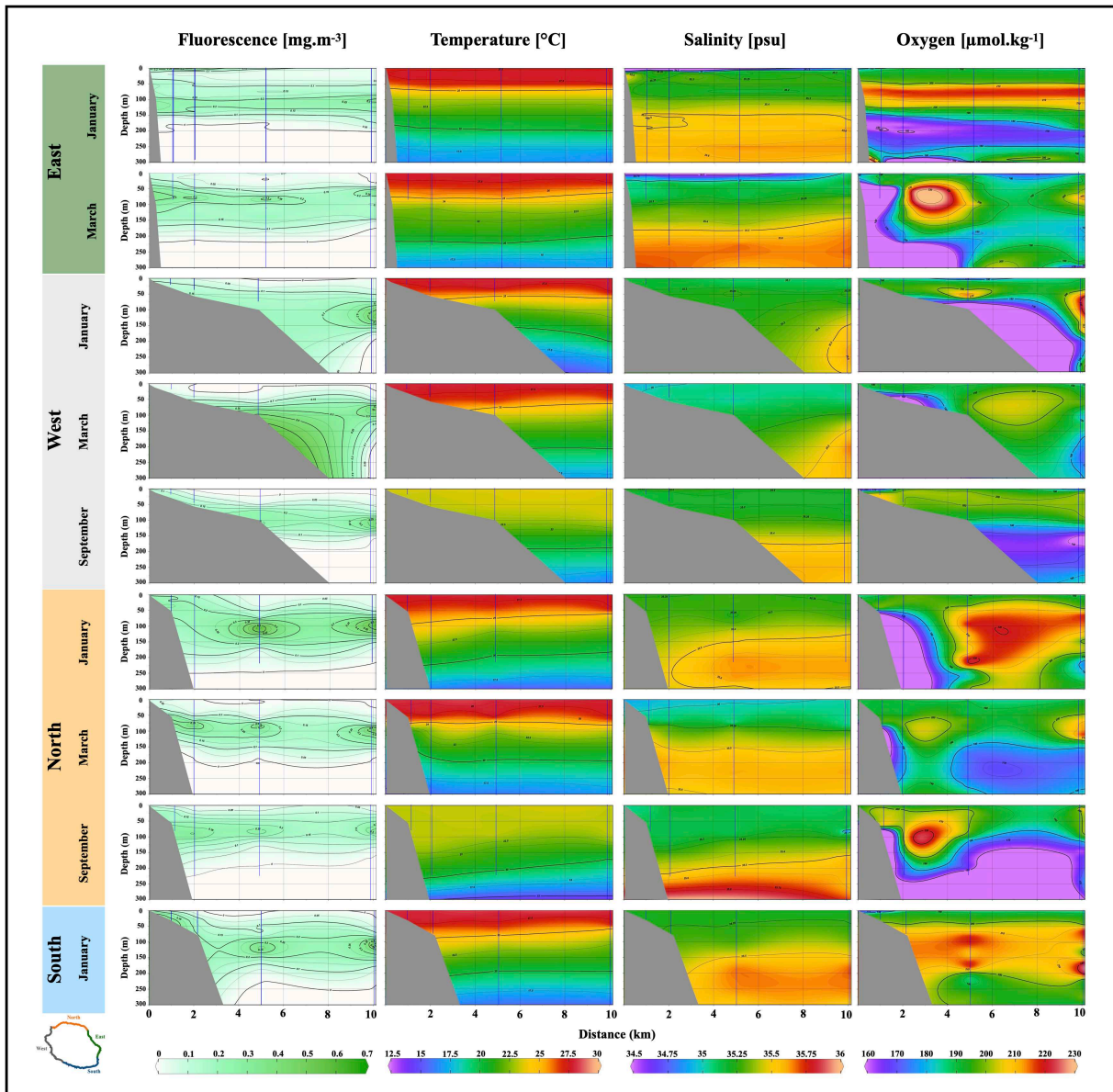
### 3. Results

#### 3.1. Oceanographic conditions in the study area



*Fig. 3. Time-averaged streamlines (contours) of geostrophic currents and near-surface currents (arrows) from (A) satellite altimetry and surface drifter climatology, and (B) operational numerical simulation analysis.*

Remote sensing derived results revealed that Reunion Island is in an area of low velocity (both near-surface and geostrophic; Fig. 1A) and low surface chlorophyll-*a* concentration (Fig. 1B). Further north at 12°S, the SEC flows westward with near-surface currents up to 0.5 m.s<sup>-1</sup> north of Saint-Brandon Archipelago and when reaching the east coast of Madagascar. Further south at 25°S, the SICC current flows eastward with speed up to 0.3 m.s<sup>-1</sup>. Around Reunion Island, the near-surface circulation is complex and, when time averaged, seems structured along a northwest-southeast axis, leading to the development of an anticyclonic mesoscale feature northwest of the island (Fig. 3A,B). In the north sector, the flow of water has a higher velocity up to 0.15 m.s<sup>-1</sup>, originates from the east and is predominantly westward. In the west and south sectors between 21°S and 21°45'S of latitude, the flow of water has a higher velocity of 0.15 m.s<sup>-1</sup> too and a southeast direction. Furthermore, in the south sectors between 21°45'S and 23°S of latitude, the flow of water has a south-southwest direction.



*Fig. 4. Sectional interpolation of CTD data using Diva gridding as a function of geographical position and sampling month. Blue lines represent CTD profiles collected 1, 2, 5 and 10 km from the coast. The gray shape represents the insular shelf.*

### **3.2. *In situ hydrologic characteristics***

#### **3.2.1. *Temperature***

Sampled temperatures ranged from 15.08 to 28.23°C (Fig. 4). Temperature differed significantly as a function of depth and distance from the shore (PERMANOVA,  $F_{1,235} = 280.29$ ;  $F_{3,235} = 7.24$ , respectively, all  $p < 0.05$ ), but not as a function of geographic sectors (PERMANOVA,  $F_{3,235} = 7.24$ ,  $p = 0.052$ ). Indeed, a surface/depth temperature gradient is revealed, with temperatures at the surface significantly warmer than 300 m depth ( $p < 0.05$ ). The minimum temperature was observed deeper than 200 m along all transects, but this minimum was reached at different distances from the coast according to the extent of the insular shelf (Fig. 4). Overall, higher temperatures were recorded in coastal and shallow water stations (1 to 2 km) compared to offshore stations (5 to 10 km) ( $p < 0.05$ ).

#### **3.2.2. *Salinity***

Salinity ranged from 34.51 to 35.72 psu (Fig. 4) and differed significantly among geographic sectors (PERMANOVA,  $F_{3,235} = 12.76$ ,  $p < 0.05$ ), with depth (PERMANOVA,  $F_{1,235} = 397.03$ ,  $p < 0.05$ ) and with distance from the coast (PERMANOVA,  $F_{3,235} = 36.10$ ,  $p < 0.05$ ). Overall, around the island, salinity increased significantly with depth ( $p < 0.05$ ) and with distance from the coast, with significantly lower salinity values measured near the coast (1 to 2 km) compared to offshore (10 km) (all  $p < 0.05$ ). In the east sector, closer to the coast and at the surface, salinity values were the lowest (Fig. 4).

#### **3.2.3. *Dissolved oxygen***

Dissolved oxygen ranged from 160.01 to 246.69  $\mu\text{mol.kg}^{-1}$ . Dissolved oxygen data showed differences between surface and depth (PERMANOVA  $F_{1,235} = 175.91$ ,  $p < 0.05$ ), with dissolved oxygen minima generally found at depth (Fig. 4 and Table 1). Neither significant difference was observed with distance from the coast nor among geographic sectors.

#### **3.2.4. *Mixed Layer Depth (MLD)***

MLD ranged from 16 to 110 m (Fig. 5D and Table 1) and showed no significant differences between distance from the coast and geographic sectors (PERMANOVA,  $F_{3,29} = 1.06$  and  $F_{3,29} = 1.14$ , all  $p > 0.05$ )

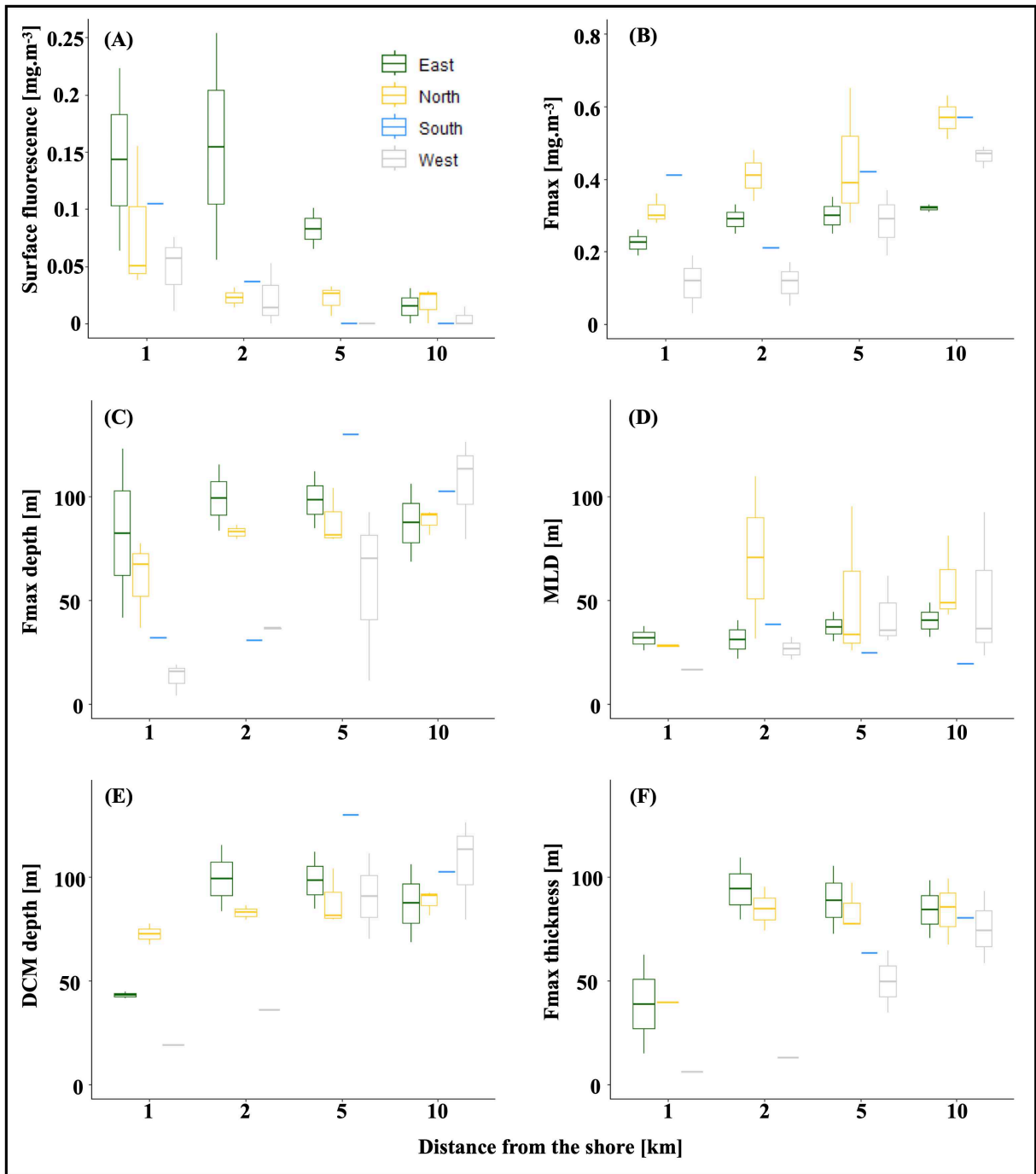
#### **3.2.5. *Fluorescence***

High fluorescence layers extended horizontally from the coast to the open ocean with fluorescence values ranging from 0 to  $0.83 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  (Fig. 4, Fig. 5A, B and Table 1). Fluorescence varied significantly among geographic sectors (PERMANOVA,  $F_{3, 235} = 285.99$ ,  $p < 0.05$ ), with the west sector showing the lowest fluorescence values (all  $p < 0.05$ , Fig. 4, Fig. 5A, B and Table 1). The west sector had significantly lower fluorescence values than the north sector ( $p < 0.05$ ). The north and south transects showed the highest fluorescence values (Fig. 4, Fig. 5A, B and Table 1), with no significant difference. Fluorescence differed between surface and depth (PERMANOVA,  $F_{1, 235} = 285.99$ ,  $p < 0.05$ ), with Fmax values ranging from 4 to 130 m and an average Fmax generally observed near 73 m ( $\pm 35\text{m}$ ) (Fig. 4, Fig. 5C and Table 1). Fluorescence varied significantly with distance from the coast (PERMANOVA,  $F_{3, 235} = 16.86$ ,  $p < 0.05$ ), with offshore stations sampled between 5 and 10 km with significantly higher fluorescence values than coastal stations ( $p < 0.05$ ), especially in the west sector, where fluorescence values were very low near the coast compared to further offshores. However, there were a few exceptions, such as in the east sector sampled in January 2022, which showed significantly higher values near the shore and at the surface (Fig. 4 and Fig. 5A).

### **3.2.6. Deep Chlorophyll Maximum (DCM)**

Among the 35 hydrologic profiles, seven showed no clear DCM as the maximum of fluorescence was in the mixed layer. These profiles were all located between 1 and 2 km from the coast, mainly along the west coast and none in the east sector (Fig. 4, Fig. 5E and Table 1). The depth of the DCM varied from 19 to 130 m (Fig. 4, Fig. 5E and Table 1) and showed significant differences among geographical sectors (PERMANOVA,  $F_{1, 235} = 31.82$ ,  $p < 0.05$ ) and distance from the coast (PERMANOVA,  $F_{3, 235} = 101.89$ ,  $p < 0.05$ ). The DCM of stations sampled in the north and east sectors was deeper than that in the south and west sectors (all  $p < 0.05$ ). There was neither difference in DCM depth among stations sampled in the north and east sectors ( $p = 0.85$ ) and nor among stations sampled in the west and south sectors ( $p = 0.17$ ). Stations closer to the coast (1 to 2 km) had significantly shallower DCM than stations further offshore (5 to 10 km) (all  $p < 0.05$ , Fig. 5E). DCM thickness ranged from 6 to 109 (Fig. 5F, Table 1) and differed significantly with distance from the coast (PERMANOVA,  $F_{3, 25} = 7.8$ ,  $p < 0.05$ ), with stations sampled at 10 km exhibiting significantly thicker DCM than stations at 1 km from the coast ( $p < 0.05$ ).



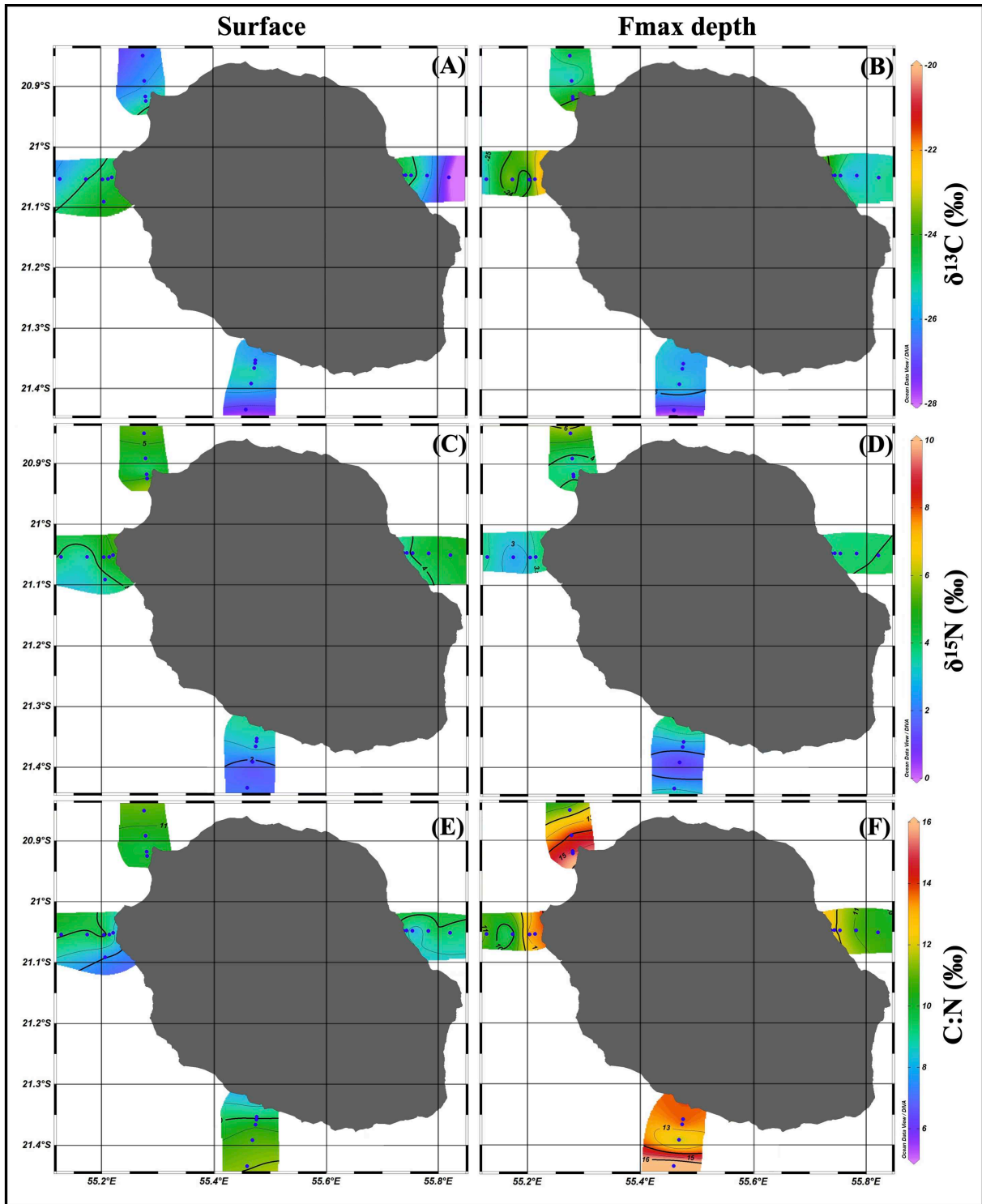


*Fig. 5. Boxplot of (A) surface fluorescence ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ), (B) maximum fluorescence ( $F_{\text{max}}$ ), (C) depth of  $F_{\text{max}}$ , (D) mixed layer depth (MLD), (E) depth of the deep Chlorophyll Maximum (DCM) and (F) thickness of DCM measured with the SBE25<sub>Plus</sub> bathysonde.*

### 3.3. Stables isotope analyses of the Particulate Organic Matter (POM)

#### 3.3.1. POM isotopic values with environmental data (present samples)

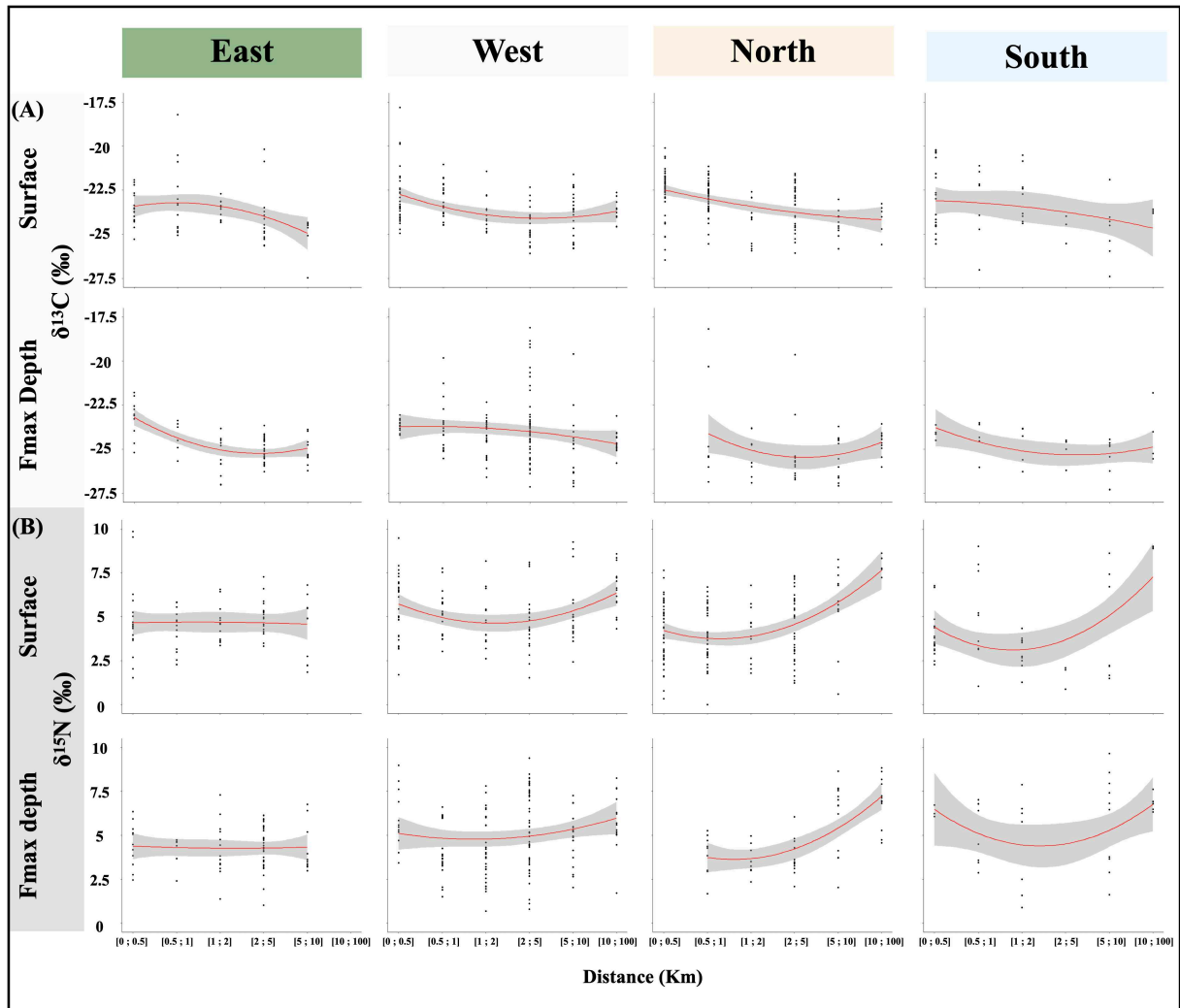
POM  $\delta^{13}\text{C}$  differed among geographic sectors (PERMANOVA,  $F_{3, 224} = 11.20$ ,  $p < 0.05$ ; Table 2), with significantly lower values in the east and south sectors compared to the west sector ( $p < 0.05$ ). The north and west sectors showed no significant difference in POM  $\delta^{13}\text{C}$  values ( $p = 0.21$ ). Interpolation confirmed that the north and the west sectors exhibited the highest POM-surface  $\delta^{13}\text{C}$  values, ranging from  $-19.96\text{‰} \pm 1.13$  to  $-25.05\text{‰} \pm 0.2$  and POM-Fmax  $\delta^{13}\text{C}$  values ranging from  $-23.18\text{‰} \pm 0.72$  to  $-26.39\text{‰} \pm 0.4$  (Fig. 6A, B and Table 2A). A decreasing nearshore-offshore gradient of POM-surface  $\delta^{13}\text{C}$  was evidenced in the east sector, with values ranging from  $-23.72\text{‰} \pm 0.23$  at 0.5 km from the coast to  $-25.81\text{‰} \pm 0.52$  at 10 km (Fig. 6A and Table. 2) The same pattern was observed in POM-Fmax  $\delta^{13}\text{C}$  values but was less pronounced (Fig. 6B and Table. 2). In the south sector, both POM-surface and POM-Fmax  $\delta^{13}\text{C}$  values were the lowest compared to the other sectors, ranging from  $-24.2\text{‰} \pm 0.11$  to  $-25.53\text{‰} \pm 0.83$  and  $-25.06\text{‰} \pm 0.39$  to  $-27.71\text{‰} \pm 0.26$ , respectively (Fig. 6A, B and Table 2), and they showed no clear depletion with distance from the shore compared to other sectors. POM  $\delta^{15}\text{N}$  differed among geographic sectors (PERMANOVA,  $F_{3, 222} = 11.38$ ,  $p < 0.05$ ) with significantly lower values in the south sector compared to all other sectors (all  $p < 0.05$ ). Interpolation confirmed these lowest POM-surface  $\delta^{15}\text{N}$  values in the south ranging from  $1.65\text{‰} \pm 0.38$  to  $3.6\text{‰} \pm 0.35$  and POM-Fmax  $\delta^{15}\text{N}$  values ranging from  $0.41\text{‰} \pm 0.05$  to  $3.6\text{‰} \pm 0.34$  (Fig. 6C, D and Table 2). POM  $\delta^{15}\text{N}$  in all other sectors ranged from 4‰ to 6‰ (Fig. 6C, D and Table 2), except for some low POM  $\delta^{15}\text{N}$  values observed in the west sector similar to those of the south sector. POM C:N did not differ significantly among geographical sector (PERMANOVA,  $F_{3, 193} = 2.11$ ,  $p = 0.08$ ). POM C:N differed significantly with the distance from the coast and depth (PERMANOVA,  $F_{3, 193} = 5.62$ ,  $p < 0.001$  and  $F_{1, 193} = 34.18$ ,  $p < 0.05$ ), with offshore stations (10 km) with significantly lowest POM C:N values than stations sampled between 1 and 5 km (all  $p < 0.05$ ), and POM C:N values sampled at Fmax generally higher than those at the surface ( $p < 0.05$ ). POM-surface C:N values ranged from  $7.62\text{‰} \pm 0.11$  to  $12.19\text{‰} \pm 1.19$  and POM-Fmax C:N values ranged from  $9.84\text{‰} \pm 1.9$  to  $17.57\text{‰} \pm 0.37$  (Fig. 6E, F and Table 2A).



*Fig. 6. Interpolation of  $\delta^{13}\text{C}$  (‰),  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) and C:N (‰) isotope values around Reunion Island using the DIVA gridding method. The blue dots represent the sampling stations.*

### ***3.3.2. Variation of POM isotopic values with distance from the coast (pre-existing and present samples)***

When considering present and pre-existing samples, the nearshore-offshore gradient ranged up to 85 km from the coast (Appendix 3). All geographical sectors showed a significant relationship between POM-surface and distance, except for south sector (Fig. 7 and Table 3). POM-Fmax  $\delta^{13}\text{C}$  values showed a significant relationship with distance from the coast in the east and south sectors (Fig. 7 and Table 3). The coefficients of determination  $R^2$  were low for most relationships, indicating that distance from the coast had a limited influence on the variability of  $\delta^{13}\text{C}$  values (Fig. 7 and Table 3). In the east sector, both POM-surface and POM-Fmax  $\delta^{13}\text{C}$  values at 1 km from the coast were significantly higher than in other stations further offshore (one-way ANOVA surface,  $F_{4, 65} = 4.62$ ,  $p < 0.05$ ; one-way ANOVA Fmax,  $F_{4, 68} = 13.82$ ,  $p < 0.05$ , respectively; Appendix 3). The same trend was found for the west and the north sectors at the surface (one-way ANOVA,  $F_{5, 120} = 7.3$ ,  $p < 0.05$ ;  $F_{5, 150} = 5.92$ ,  $p < 0.05$ , Appendix 3) and at Fmax to a lesser extent for the west sector (one-way ANOVA,  $F_{5, 143} = 3.94$ ,  $p < 0.05$ , Appendix 3). In the north sector at both surface and Fmax and in the south sector at the surface, a significant relationship between distance from the coast and POM  $\delta^{15}\text{N}$  values existed, although the coefficients of determination  $R^2$  was low for both relationships (Table 3), indicating that distance from the coast had a limited influence on the variability of  $\delta^{15}\text{N}$  values (Fig. 7 and Table 3). Significantly lower  $\delta^{15}\text{N}$  values were measured near the coast compared to offshore stations in the north sector, both at the surface (one-way ANOVA,  $F_{5, 143} = 7.76$ ,  $p < 0.05$ , Appendix 3) and at Fmax (one-way ANOVA,  $F_{5, 51} = 14.18$ ,  $p < 0.05$ ) (Fig. 7, Table 2B and Table 3) and in the south sector in surface (one-way ANOVA,  $F_{5, 43} = 5.81$ ,  $p < 0.05$ ; Appendix 4).



*Fig. 7. Polynomial relationship between carbon (A) and nitrogen (B) isotopic values as a function of distance from the coast. The 95% confidence interval is shown in grey.*

#### **4. Discussion**

In this study, we combined remote sensing data, physico-chemical properties of the water masses and carbon and nitrogen isotopic values of POM collected in surface and at Fmax to investigate whether an island mass effect is associated to Reunion Island. The results showed that Reunion Island acts as an obstacle to the general ocean circulation, leading to oceanic recirculation to the northwest of Reunion Island. The results also highlighted nutrients and organic matter transfers among terrestrial, coastal and offshore ecosystems, associated with a slight increase in primary production around the island. Our results agree with the conclusion of De Falco et al. (2022) on the existence of a limited island mass effect associated to the island. However, the physical and biological mechanisms leading to the existence of this phenomenon and its extension are not fully understood and require further investigation. Satellite-derived surface chlorophyll-*a* concentration and fluorescence measured *in situ* in the euphotic layer remain low, suggesting a localized phenomenon with limited impact on the overall production and export of biomass in the surrounding oceanic ecosystems. This could be related to both the narrow island shelf, the low velocity and the multidirectional nature of near-surface currents in the vicinity of the island that could limit both mechanisms that favour the input of nutrients in the euphotic zone and the transfer of coastal production offshore.

##### **4.1. Reunion Island lies in a few dynamic and oligotrophic environment**

The southwestern Indian Ocean is characterized by areas with high velocity values up to  $0.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  in the South Equatorial Current (Fig. 1, Schott and McCreary, 2001; Jury, 2018) or up to  $0.35 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  in the South Indian Ocean Counter Current (Fig. 1, Siedler et al., 2006; Schott et al., 2009). Reunion Island is located between these two structuring currents of the subtropical gyre of the Indian Ocean, in a region of low velocity (Fig. 1 and 3, Debayle and L ev eque, 1997; Pous et al., 2014), typical of the ISSG biogeochemical province (Longhurst, 2007). In this province, downwelling processes dominate vertical movements of the water masses, leading to (1) low nutrients and chlorophyll-*a* concentration in surface waters as observed in our results, (2) deep chlorophyll maximum ( $F_{\text{max}} = 73 \pm 36 \text{ m}$ , Longhurst, 2007; Phillips et al., 2021) and (3) lower micronektonic biomass compared to the more productive Mozambique Channel, west of Madagascar (Annasawmy et al., 2018). The island lies in an oligotrophic environment with a complex dynamic (Pous et al., 2014). While the dominant flow around Reunion Island is supposed to be westward (Piton and Taquet, 1992), further east between 20 and 30 S, the surface geostrophic flow of the Indian Ocean is generally eastward and extends between the surface and 200-300 m depth. These near-surface eastward flows are associated with very low

nutrient and chlorophyll-*a* concentrations ( $< 0.1 \text{ mg.m}^{-3}$ ) and also with very low primary production (Phillips et al., 2021). Our results suggest that Reunion Island acts as a perturbation to the dominant low velocity flow, causing currents from the west and east to bypass the island, forming an anticyclonic mesoscale circulation northwest of the island, associated to local maxima of velocity up to  $0.15 \text{ m.s}^{-1}$  and higher chlorophyll-*a* concentration (*in situ* measured fluorescence up to  $0.83 \text{ mg.m}^{-3}$  in the north sector) compared to the surrounding oceanic ecosystems (Annasawmy et al., 2018; Phillips et al., 2021). However, the perturbations in the current flow and the biological activity associated to the island remain limited in intensity and extension according to the remote sensing observations and models.

#### ***4.2. Hydrologic characteristics of the water masses around Reunion Island***

Overall, the data of the hydrologic profiles agree with previous measurements around Reunion Island (Gamberoni et al., 1982; Piton and Taquet, 1992) and with the general characteristics of the ISSG province (Longhurst, 2007; Georges et al., 2013; Annasawmy et al., 2018; Phillips et al., 2021). Between 0 and 300 m depth, the water masses are typical of tropical waters without seasonal cooling by upwelling. They are characterized by a strong stratification, a mixed layer generally shallower than 50 m depth, with high SST in summer and an annual amplitude  $< 5^\circ\text{C}$ . The highest measured SST was  $30^\circ\text{C}$ , which is higher than the  $29.2^\circ\text{C}$  measured in February 1987 (Piton and Taquet 1992) and the  $29.1^\circ\text{C}$  measured between 1993 and 2004 nearshore along the west coast of the island (Conand et al., 2008), and this is coherent with the fact that the tropical Indian Ocean SST has warmed faster over the period since 1950 than either the tropical Pacific or Atlantic (Phillips et al., 2021). Salinity was between 34 and 35.42 and was lower in surface than between 200 m and 300 m depth. This agrees with the maximum of salinity measured at 230 m depth off Reunion Island (Gamberoni et al., 1982) and corresponds to the salty subtropical underwater formed at  $30\text{-}35^\circ\text{S}$  in the southern Indian Ocean subtropical salinity maximum, where evaporation is higher than precipitations (Piton and Taquet, 1992; Phillips et al., 2021). The lower values of surface salinity are associated with inputs of freshwater from either rainfalls or rivers. This surface desalination is typical of tropical regions and related to the heavy rainfalls during the rainy season (Longhurst, 2007), between January and April in Reunion Island. Our results showed surface desalination all around the island in January and March in relation with the rainy season, though it was more marked in the east sector where the lowest salinities were recorded in March. This is where the rainfalls are mostly located in warm season and where the rivers are the largest. In the east and north sectors, the low surface salinities were recorded up to 10 km offshore, while they remain coastal

in the west sector, where rivers are absent and rains sparser. Minimum dissolved oxygen was observed around 200 m as expected for tropical waters (Piton and Taquet, 1992).

The distance of the shift between coastal and offshore waters differs between geographical sectors. For the north and east sectors, our results showed a transition zone between coastal and offshore waters at between 1 and 2 km from the coast, with stations at 1 km having coastal characteristics and stations > 2 km being similar to oceanic waters of the ISSG. For the south and west sectors, the shift seems between 2 and 5 km, with a transition zone further offshore for the west sector than for the south sector. The differences are likely related to the size of the island shelf, which has a maximum extension to the west, and the currents around the island. In the east and north sectors, the narrow island shelf, the dominant westward flow and the anticyclonic circulation favour the presence of oceanic waters to the coast. In the west sector, the dominant flow is parallel to the coast, limiting the input of oceanic waters close to the coast. In the south sector, the southwest direction of the flow explains the intermediate situation among the north, east and west sectors. Overall, the export of coastal nutrients and biomass offshore could be the most important off the leeward coast of the island.

#### ***4.3. Nearshore-offshore gradients of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of Particulate Organic Matter***

$\delta^{13}\text{C}$  values of both POM-surface and POM-Fmax became depleted with distance from the shore in all sectors when present and pre-existing data were combined. This is in relation with a shift from a coastal carbon supply to oceanic carbon source.  $\delta^{13}\text{C}$  values of POM-surface on coastal stations (0.5 km) were similar to those found on the outer slope of coral reefs of the west coast of the island (Kolasinski et al., 2011), and both  $\delta^{13}\text{C}$  values of POM-surface and POM-Fmax of offshore stations (> 5km) were similar to those measured in the ISSG (Annasawmy et al., 2018). Overall, the data fell into the  $\delta^{13}\text{C}$  range previously reported for oceanic phytoplankton, suggesting limited contribution of terrestrial plants, macroalgae and seagrasses to the POM-surface composition. In addition,  $\delta^{13}\text{C}$  POM-surface and POM-Fmax were not significantly different, reinforcing the idea that POM-surface composition is close to the POM-Fmax, which is supposed to be mostly made of fresh phytoplankton.

$\delta^{15}\text{N}$  values of both POM-surface and POM-Fmax show overall enrichment with distance from the shore, though this was not very marked for the east and west sectors. As  $\delta^{15}\text{N}$  POM values of offshore stations fell into the range of data for the ISSG (Annasawmy et al., 2018), the depleted values closer to the coast must be due to local processes. A higher



availability of nitrogen in coastal waters could lead to higher fractionation during photosynthesis and would explain these lower  $\delta^{15}\text{N}$  values (Altabet, 2006). As no upwelling that could make nutrients available in surface waters was evidenced close to the coast around the island, the inputs of nitrogen are likely to come from land via rivers and runoff during heavy rains. These inputs can have a natural or anthropogenic origin, especially urbanization of the coast and agriculture, this latter being well developed on the island and highly consuming chemical inputs (above all for sugar cane), resulting in significant nitrogen flows from watersheds to coastal waters (up to  $32 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ; Renouvel, 2021). Fertilizers are characterized by  $\delta^{15}\text{N}$  values between  $-4$  and  $4 \text{ ‰}$ , as the majority of them are produced using atmospheric nitrogen fixation, leading to a  $\delta^{15}\text{N}$  around  $0 \text{ ‰}$  (Kendall, 1998).

A minimum of  $\delta^{15}\text{N}$  in POM-surface and POM-Fmax between 1 and 5 km is observed in all sectors. In the east sector, the values were very similar along the transect and C:N ratio of POM-surface was typical of marine phytoplankton (C:N between 6 and 10 ‰ Brzezinski, 1985; Montagnes et al., 1994; Thornton and McMacnus, 1994). Despite the high level of agriculture, the use of fertilizers, the heavy rains and large rivers along the east coast of Reunion Island, the  $\delta^{15}\text{N}$  and C:N ratio of POM-surface suggest that the dominant westward current brings high amount of oceanic waters nearshore, limiting the effect of nitrogen inputs from land. As such, the extent of the coastal waters would be 1 km in this sector. In the north sector, the minimum of  $\delta^{15}\text{N}$  is reached at 1-2 km from the coast and is associated with C:N ratio of POM-surface typical of marine phytoplankton too. The mesoscale anticyclonic recirculation in this area probably brings and concentrates oceanic waters, while closer to the coast, in the absence of strong agricultural land. The presence of a fishing and industrial port associated with maritime traffic and industrial sites could explain the low  $\delta^{15}\text{N}$  values. In the west sector,  $\delta^{15}\text{N}$  values in POM suggest that the extension of coastal waters is up to 5 km offshore. Like for  $\delta^{13}\text{C}$  values, this is in relation with the south-westward flow of water and a retention zone along the leeward coast. Finally in the south sector, the minimum of  $\delta^{15}\text{N}$  values in POM-surface was at 5 km too. In addition, C:N values in the POM were  $> 11$ , suggesting significant terrestrial inputs. In this sector, the nitrogen flows related to agriculture are the highest of the whole island (Renouvel, 2021) and the watershed is narrow and receives heavy rains.

## **5. Conclusion**

While the concept of the island mass effect and its ecological significance have been recognized for decades (Doty and Oguri, 1956), encompassing its role in providing feeding opportunities throughout the entire food web (Bakun 2006; Chandelier et al., 2023), the investigation of its implications on Reunion Island remains relatively unexplored. Despite being subject to temporal and spatial constraints, this pioneering study in the region has unveiled indications of an island mass effect in the vicinity of Reunion Island. Although our findings suggest a relatively modest impact on the overall productivity of oceanic ecosystems associated with the island, further research is imperative to gain deeper insights into the governing mechanisms of this phenomenon around Reunion Island. An avenue for improvement lies in the exploration of sample collections from the island's river systems, which would significantly enhance our understanding of terrigenous contributions. Furthermore, the inclusion of comprehensive nutrient analyses would furnish valuable insights into the diverse input sources, further enriching the characterization of these processes. It would be interesting to carry out more detailed sampling in the north-western region of the island, where the anticyclonic recirculation zone is located, to investigate the possibility of isopycnal upwelling, highlighting possible vertical movements that could lead to nutrient supply.

### **Acknowledgment:**

We gratefully thank to C. Graziano, A. Che, E. Toussain and V. Lauferon for their assistance in the field and the laboratory work. We appreciate the expertise and valuable support provided by Jean-François Ternon in the analysis of the CTD data. This project was financially supported by the Fédération de Recherche OMNCG of Reunion Island University (Iloa-Run project). GC benefited from a PhD bursary of the doctorate school “Sciences, Technologies, Santé” of Reunion Island University.

**Table. 1:** Summary of all data from the SBE25<sub>plus</sub> bathysonde: DFC = distance from the coast, TS = Surface Temperature = Tmax; TFmax = Temperature at Fluorescence Maximum (Fmax); Tmin = Minimum Temperature; TminD = Minimum Temperature Depth; SS = Surface Salinity, SFmax = Salinity at Fmax; Smax = Maximum Salinity; SmaxD = Maximum Salinity Depth; Smin = Minimum Salinity; SminD = Minimum Salinity Depth.

ID_station	Location	Date	Latitude	Longitude	DFC [km]	Bathymetrie [m]	Profile length [m]	TS [°C]	TFmax [°C]	Tmin [°C]	TminD [m]	SS	SFmax	Smax	SmaxD [m]	Smin	SminD [m]
CTD01	North	07/01/2022	-20.85	55.275	10	1220	300	27.56	22.97	15.08	306.05	35.24	35.35	35.64	208.89	35.23	30.14
CTD02	North	07/01/2022	-20.892	55.278	5	910	300	27.9	22.98	15.29	300	35.18	35.37	35.68	271.99	35.18	100.77
CTD03	North	07/01/2022	-20.892	55.278	1	53	51.67	27.72	27.14	26.59	48.64	35.23	35.27	35.28	18.50	35.26	48.64
CTD04	North	14/03/2022	-20.85	55.275	10	1220	300	27.81	23.87	16.83	300	35.02	35.16	35.62	228.06	35.01	0
CTD05	North	14/03/2022	-20.892	55.278	5	910	300	28.23	24.05	16.01	300	34.93	35.18	35.65	236.59	34.92	1.09
CTD06	North	14/03/2022	-20.917	55.28	2	350	300	28.16	23.80	15.90	293.75	34.96	35.26	35.65	241.75	34.89	0
CTD07	North	14/03/2022	-20.925	55.281	1	53	85.45	28.14	23.86	22.97	84.26	34.94	35.33	35.38	80.16	34.90	1.37
CTD08	North	12/09/2022	-20.85	55.275	10	1220	300	23.45	23.20	17.99	231.83	35.15	35.13	35.63	190.22	35.11	7.47
CTD09	North	12/09/2022	-20.917	55.28	5	910	215	23.44	23.26	19.60	215.05	35.14	35.13	35.62	210.26	35.12	1.36
CTD10	North	12/09/2022	-20.892	55.278	2	350	220	23.42	23.25	19.90	225.31	35.15	35.13	35.57	223.26	35.11	1.37
CTD11	North	12/09/2022	-20.892	55.278	1	53	82.51	23.38	23.24	23.19	16.44	35.08	35.12	35.14	80.84	35.06	8.90
CTD12	East	12/01/2022	-21.051	55.821	10	2050	300	27.62	22.82	16.32	300	35.03	35.29	35.64	254.75	34.80	2.05
CTD13	East	12/01/2022	-21.048	55.782	5	1450	300	27.53	22.60	16.83	300	34.76	35.38	35.64	247.90	34.52	4.11
CTD14	East	12/01/2022	-21.048	55.754	2	650	300	27.42	22.68	16.77	290.35	34.09	35.35	35.6	273.23	34.58	6.16
CTD15	East	12/01/2022	-21.047	55.743	1	320	50	27.14	26.48	16.61	300	33.19	34.25	35.59	271.86	34.74	5.48
CTD16	East	17/03/2022	-21.051	55.821	10	2050	300	27.80	24.72	17.02	300	35.06	35.19	35.69	245.85	34.99	1.37
CTD17	East	17/03/2022	-21.048	55.782	5	1450	300	27.70	24.58	16.35	300,00	34.45	35.22	35.72	227.37	34.57	6.16
CTD18	East	17/03/2022	-21.048	55.754	2	650	225	27.82	24.63	19.77	221.89	34.50	35.20	35.66	217.10	34.56	7.53
CTD19	East	17/03/2022	-21.047	55.743	1	320	42	27.76	26.84	26.80	42.48	34.50	35.06	35.17	35.63	34.51	6.16
CTD20	West	11/01/2022	-21.054	55.128	10	580	300	27.77	22.34	16.08	300,00	35.10	35.41	35.61	221.90	35.11	2.05
CTD21	West	11/01/2022	-21.054	55.174	5	100	71	27.82	23.86	23.85	71.25	35.09	35.20	35.3	39.74	35.09	6.16
CTD22	West	11/01/2022	-21.054	55.204	2	55	36	27.68	26.56	26.63	35.63	35.16	35.20	35.25	32.89	35.16	4.11
CTD23	West	11/01/2022	-21.054	55.213	1	25	19	27.67	27.46	27.45	16.44	35.15	35.16	35.17	15.76	35.15	2.74

### Chapitre 3

---

CTD24	West	15/03/2022	-21.054	55.128	10	580	300	27.75	21.86	17.25	300,00	35.07	35.19	35.68	201.36	35.03	36.31
CTD25	West	15/03/2022	-21.054	55.174	5	100	92	27.77	24.21	24.21	92.48	35.06	35.12	35.17	73.99	35.02	56.18
CTD26	West	15/03/2022	-21.054	55.204	2	55	36	28.18	27.97	27.48	37	34.92	34.99	35.06	19.19	35.03	37
CTD27	West	15/03/2022	-21.054	55.213	1	25	15.9	28.01	27.96	27.91	15.76	34.97	34.96	34.99	15.76	34.96	4.79
CTD28	West	13/09/2022	-21.054	55.128	10	580	300	23.77	22.76	16.29	300,00	35.22	35.32	35.64	256.80	35.17	25.35
CTD29	West	13/09/2022	-21.054	55.174	5	100	224	23.69	22.65	19.22	224.63	35.20	35.28	35.58	214.37	35.18	56.86
CTD30	West	13/09/2022	-21.054	55.204	2	55	37	23.60	23.43	23.42	37.68	35.24	35.18	35.64	1.37	35.18	33.57
CTD31	West	13/09/2022	-21.054	55.213	1	25	16	23.77	23.47	23.47	13.70	35.30	35.17	35.28	1.37	35.17	11.16
CTD32	South	10/01/2022	-21.435	55.459	10	1000	300	27.99	22.61	15.48	300	35.19	35.36	35.7	193.83	35.18	4.79
CTD33	South	10/01/2022	-21.392	55.469	5	650	300	28.15	22.48	15.98	300	35.22	35.38	35.68	191.09	35.21	3.42
CTD34	South	10/01/2022	-21.366	55.474	2	90	72	28.09	27.88	25.89	71.25	35.23	35.22	35.27	63.03	35.22	1.37
CTD35	South	10/01/2022	-21.358	55.476	1	48	32	28.05	27.86	27.85	31.51	35.22	35.21	35.28	2.06	35.18	0.68

---

*Continuation of Table 1:  $O_2S$  = Dissolved Oxygen at Surface,  $O_2Fmax$  = Dissolved Oxygen at  $Fmax$ ;  $O_2max$  = Maximum Dissolved Oxygen;  $O_2maxD$  = Maximum Dissolved Oxygen Depth;  $O_2min$  = Minimum Dissolved Oxygen;  $O_2minD$  = Minimum Dissolved Oxygen Depth;  $MLD$  = Mixed Layer Depth;  $FS$  = Fluorescence at Surface;  $\bar{x}F$  = Mean Fluorescence;  $Fmax$  = Maximum Fluorescence;  $FmaxD$  = Maximum Fluorescence Depth;  $DCMT$  = DCM thickness.*

<b>ID_station</b>	<b><math>O_2S</math> [<math>\mu\text{mol.kg}^{-1}</math>]</b>	<b><math>O_2Fmax</math> [<math>\mu\text{mol.kg}^{-1}</math>]</b>	<b><math>O_2max</math> [<math>\mu\text{mol.kg}^{-1}</math>]</b>	<b><math>O_2maxD</math> [m]</b>	<b><math>O_2min</math> [<math>\mu\text{mol.kg}^{-1}</math>]</b>	<b><math>O_2minD</math> [m]</b>	<b>MLD [m]</b>	<b>FS [<math>\text{mg.m}^{-3}</math>]</b>	<b><math>\bar{x}F</math> [<math>\text{mg.m}^{-3}</math>]</b>	<b>Fmax [<math>\text{mg.m}^{-3}</math>]</b>	<b>Fmax [m]</b>	<b>DCM [m]</b>	<b>DCM thickness [m]</b>
CTD01	190.19	215.39	246.69	300	177.77	215.73	43.16	0.03	0.18	0.63	91.41	91.41	99.33
CTD02	192.46	216.80	220.30	212.37	182.318	259.00	25.92	0.03	0.13	0.65	104.32	104.32	97.34
CTD03	190.55	197.98	202.19	48.65	187.3	0.68	28.03	0.16	0.22	0.30	36.74	Na	Na
CTD04	188.93	210.18	238.28	300	170.88	199.30	48.64	0	0.13	0.51	92.40	92.40	67.54
CTD05	190.36	198.15	242.13	300	161.47	1.06	33.33	0.01	0.18	0.39	79.48	79.49	77.47
CTD06	188.10	199.25	242.64	293.75	174.70	183.56	31.51	0.01	0.13	0.48	79.49	79.49	74.46
CTD07	190.82	198.10	213.09	84.27	190.18	2.05	28.09	0.05	0.17	0.36	77.49	77.49	39.74
CTD08	181.69	198.66	232.71	231.83	160.62	17.79	81.01	0.03	0.14	0.83	81.47	81.47	85.42
CTD09	193.70	200.46	225.88	215.05	164.47	180.13	95.22	0.03	0.19	0.28	81.47	81.48	77.49
CTD10	194.58	200.15	225.10	225.32	162.52	1.37	109.6	0.03	0.13	0.34	86.44	86.44	95.36
CTD11	199.56	200.74	213.07	14.39	183.35	1.37	Na	0.04	0.19	0.28	67.57	67.57	Na
CTD12	187.23	209.30	240.58	300	166.75	213.68	48.64	0.03	0.13	0.33	106.31	106.31	70.52
CTD13	190.55	206.78	238.19	300	161.44	199.30	44.53	0.10	0.11	0.25	112.26	112.29	72.50
CTD14	190.90	207.13	238.51	290.36	160.01	200.67	40.42	0.25	0.12	0.25	115.25	115.25	79.46
CTD15	189.00	187.82	239.21	300	160.19	183.56	37.68	0.22	0.14	0.26	123.19	45	62.57
CTD16	184.20	205.68	237.22	286.91	165.08	1.37	32.2	0	0.09	0.31	68.56	68.56	98.34
CTD17	184.52	200.39	240.38	300	161.74	2.05	30.14	0.07	0.12	0.35	84.61	84.61	105.28
CTD18	190.24	199.77	225.49	221.90	177.16	222.57	21.92	0.06	0.12	0.33	83.46	83.47	109.27
CTD19	189.23	192.75	200.60	42.48	181.79	1.37	26.03	0.06	0.09	0.19	41.78	41.78	14.96
CTD20	190.47	206.37	241.76	300	165.07	208.89	36.31	0.02	0.19	0.49	126.17	126.17	93.43
CTD21	181.12	217.67	209.99	71.25	173.94	2.74	35.62	0	0.07	0.19	70.32	70.33	34.76
CTD22	187.65	199.11	200.98	35.63	187.15	3.42	32.2	0.05	0.09	0.17	35.78	35.78	12.92

### Chapitre 3

---

CTD23	187.76	194.72	198.37	16.45	185.69	2.05	16.44	0.08	0.09	0.19	18.89	18.89	5.97
CTD24	190.21	192.78	236	300	172.78	225.31	23.29	0	0.14	0.43	79.49	79.49	74.40
CTD25	191.19	195.18	209.33	92.49	190.16	13.70	30.83	0	0.14	0.37	92.41	Na	Na
CTD26	176.70	190.17	197.94	37	190.42	8.22	21.24	0.01	0.02	0.05	36.78	Na	Na
CTD27	190.43	191.23	197.14	15.76	190.78	5.48	Na	0.01	0.02	0.03	3.97	Na	Na
CTD28	182.26	184.92	240.74	300	154.06	166.44	92.48	0	0.15	0.47	113.25	113.25	58.60
CTD29	200.01	177.58	227.83	224.63	162.47	189.03	61.66	0	0.14	0.29	11.27	111.27	64.57
CTD30	202.36	200.74	212.09	37.69	199.60	30.14	Na	0	0.06	0.12	36.77	Na	Na
CTD31	162.54	199.51	211.94	14.39	162.54	1.36	Na	0.06	0.08	0.12	15.92	Na	Na
CTD32	187.80	211.31	244.69	300	186.34	300,00	19.18	0	0.17	0.57	102.33	102.34	80.43
CTD33	189.17	210.75	241.95	300	186.71	1.37	24.66	0	0.15	0.42	130.15	130.15	63.57
CTD34	190.84	197.46	202.86	71.25	190.59	2.74	38.37	0.04	0.13	0.21	30.80	Na	Na
CTD35	181.41	198.04	197.04	31.52	165.01	2.05	Na	0.10	0.25	0.41	31.82	Na	Na

---

**Table 2:** Data summary of isotopic analyses ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) of particulate organic matter (POM) collected around Reunion Island using the SBE25<sub>plus</sub> bathysonde. Fmax: depth at which fluorescence is maximal; n: number of samples; se: standard error =  $sd/\text{racine}(n)$

Distance (km)		$\delta^{13}\text{C}$					$\delta^{15}\text{N}$					C:N					
		[0; 0.5]	[0.5; 1]	[1; 2]	[2; 5]	[5; 10]	[0; 0.5]	[0.5; 1]	[1; 2]	[2; 5]	[5; 10]	[0; 0.5]	[0.5; 1]	[1; 2]	[2; 5]	[5; 10]	
East	Surface	n	9	10	9	9	10	9	10	9	9	10	9	10	9	9	10
		Mean	-23.72	-23.97	-23.73	-24.64	-25.81	4.27	3.93	4.53	4.48	4.29	9.29	9.53	7.62	9.81	9.16
		se	0.23	0.3	0.15	0.26	0.52	1.2	0.36	0.4	0.26	0.58	0.81	0.78	0.11	0.43	0.46
	Fmax	n	6	6	10	10	10	6	6	10	10	10	6	6	10	10	10
		Mean	-23.47	-24.29	-25.84	-25.4	-25.11	3.51	4.08	3.9	3.57	4.23	10.71	9.84	12.79	9.94	10.37
		se	0.46	0.36	0.4	0.19	0.24	0.32	0.37	0.45	0.33	0.44	2.36	1.9	1.42	0.76	0.92
West	Surface	n	16	13	12	13	11	16	13	12	13	11	16	13	12	13	11
		Mean	-19.69	-23.39	-23.96	-24.12	-24.19	4.73	4.92	4.83	3.87	4.02	9.91	9.78	9.77	9.54	10.58
		se	1.13	0.29	0.2	0.22	0.33	0.35	0.35	0.48	0.28	0.22	1.02	0.64	0.99	0.78	0.8
	Fmax	n		13	13	12	12		13	13	12	12		13	13	12	12
		Mean		-23.18	-24.74	-24.64	-25.74		3.36	2.93	2.99	4.07		13.01	12.25	14.73	15.37
		se		0.72	0.3	0.46	0.74		0.19	0.34	0.31	0.33		1.41	1.08	1.51	1.32
North	Surface	n	6	12	12	13	11	6	12	12	13	11	6	12	12	13	11
		Mean	-24.4	-23.81	-24.26	-24.84	-25.05	5.55	4.71	4.01	5.14	4.68	12.19	9.95	10.5	10.91	11.11
		se	0.72	0.24	0.34	0.19	0.2	0.36	0.42	0.46	0.49	0.72	1.9	0.79	0.5	0.65	1.49
	Fmax	n		10	9	13	7		10	9	13	7		10	9	13	7
		Mean		-23.32	-25.21	-25.28	-26.39		3.89	3.54	3.76	4.86		13.61	10.61	13.78	16.31
		se		1.14	0.37	0.54	0.4		0.34	0.28	0.29	0.73		1.54	0.66	1.35	2.11
South	Surface	n	3		4	3	3	3	4	4	3	3	3	4	4	3	3
		Mean	-25.1		-24.2	-24.64	-25.53	3.56	2.74	3.6	1.65	1.89	9.44	12.09	11.02	11.38	11.68
		se	0.32		0.11	0.46	0.83	0.33	0.58	0.35	0.38	0.22	0.61	2.09	0.85	0.44	1.31
	Fmax	n		1	1	4	4		4	2	2	4		1	1	2	4

### Chapitre 3

---

	Mean		-26.02	-26.27	-25.06	-27.71		3.6	1.27	0.41	2.99		12.23	17.37	15.42	17.57
	se				0.39	0.26		0.34	0.55	0.05	0.49				5.16	0.37



**Tab. 3:** Regression equations displaying the relationship between stables isotopes and distance (km) from the coast. Shown in gray are equations for which the correlation coefficient is significantly different from 0 ( $p < 0.05$ ) and  $R^2 > 0.1$ ;  $n$  = number of samples. Fmax: depth at which fluorescence is maximal.

Location	Isotopes	Depth	Equation	P-value	Adjusted R-squared
East	$\delta^{13}\text{C}$	Surface	$\delta^{13}\text{C} = -23.05 - 0.41 * \text{distance}$	< 0.05	0.12
		Fmax	$\delta^{13}\text{C} = -23.66 - 0.48 * \text{distance}$	< 0.05	0.28
	$\delta^{15}\text{N}$	Surface	$\delta^{15}\text{N} = 4.63 + 0.02 * \text{distance}$	0.84	0.005
		Fmax	$\delta^{15}\text{N} = 4.34 - 0.01 * \text{distance}$	0.87	0.0003
West	$\delta^{13}\text{C}$	Surface	$\delta^{13}\text{C} = -22.15 - 0.61 * \text{distance}$	< 0.05	0.2
		Fmax	$\delta^{13}\text{C} = -23.21 - 0.33 * \text{distance}$	< 0.05	0.06
	$\delta^{15}\text{N}$	Surface	$\delta^{15}\text{N} = 5.31 + 0.02 * \text{distance}$	0.80	0.005
		Fmax	$\delta^{15}\text{N} = 4.63 + 0.16 * \text{distance}$	0.16	0.01
Noth	$\delta^{13}\text{C}$	Surface	$\delta^{13}\text{C} = -22.59 - 0.32 * \text{distance}$	< 0.05	0.11
		Fmax	$\delta^{13}\text{C} = -24.38 - 0.17 * \text{distance}$	0.38	0.01
	$\delta^{15}\text{N}$	Surface	$\delta^{15}\text{N} = 3.84 + 0.39 * \text{distance}$	< 0.05	0.1
		Fmax	$\delta^{15}\text{N} = 2.2 + 0.88 * \text{distance}$	< 0.05	0.4
South	$\delta^{13}\text{C}$	Surface	$\delta^{13}\text{C} = -23.02 - 0.27 * \text{distance}$	0.07	0.06
		Fmax	$\delta^{13}\text{C} = -24.16 - 0.39 * \text{distance}$	< 0.05	0.16
	$\delta^{15}\text{N}$	Surface	$\delta^{15}\text{N} = 3.72 + 0.32 * \text{distance}$	0.09	0.05
		Fmax	$\delta^{15}\text{N} = 4.96 + 0.16 * \text{distance}$	0.46	0.01

---

**References**

Andrade, I., Sangrà, P., Hormazabal, S., Correa-Ramirez, M., 2014. Island mass effect in the Juan Fernández Archipelago (33°S), Southeastern Pacific. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 84, 86–99. [doi.org/10.1016/j.dsr.2013.10.009](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.10.009)

Annasawmy, P., Ternon, J.F., Marsac, F., Cherel, Y., Béhagle, N., Roudaut, G., Lebourges-Dhaussy, A., Demarcq, H., Moloney, C.L., Jaquemet, S., Ménard, F., 2018. Micronekton diel migration, community composition and trophic position within two biogeochemical provinces of the South West Indian Ocean: Insight from acoustics and stable isotopes. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 138, 85–97. [doi.org/10.1016/j.dsr.2018.07.002](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.07.002)

Antoine, D., André, J., Morel, A., 1996. Oceanic primary production: 2. Estimation at global scale from satellite (Coastal Zone Color Scanner) chlorophyll. *Global Biogeochemical Cycles* 10, 57–69. [doi.org/10.1029/95GB02832](https://doi.org/10.1029/95GB02832)

Bakun, A., 2006. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Sci. Mar.* 70, 105–122. [doi.org/10.3989/scimar.2006.70s2105](https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70s2105)

Ballarotta, M., Ubelmann, C., Pujol, M.-I., Taburet, G., Fournier, F., Legeais, J.-F., Faugère, Y., Delepouille, A., Chelton, D., Dibarboue, G., Picot, N., 2019. On the resolutions of ocean altimetry maps. *Ocean Sci.* 15, 1091–1109. [doi.org/10.5194/os-15-1091-2019](https://doi.org/10.5194/os-15-1091-2019)

Brzezinski, M.A., 1985. THE Si:C:N RATIO OF MARINE DIATOMS: INTERSPECIFIC VARIABILITY AND THE EFFECT OF SOME ENVIRONMENTAL VARIABLES<sup>1</sup>. *Journal of Phycology* 21, 347–357. [doi.org/10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x)

Chandelier, G., Kiszka, J.J., Dulau-Drouot, V., Jean, C., Poirout, T., Estrade, V., Barret, M., Fayon, J., Jaquemet, S., 2023. Isotopic niche partitioning of co-occurring large marine vertebrates around an Indian ocean tropical oceanic island. *Marine Environmental Research* 183, 105835. [doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105835](https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105835)

Chisholm, S.W., 1995. The iron hypothesis: Basic research meets environmental policy. *Reviews of Geophysics* 33, 1277–1286. [doi.org/10.1029/95RG00743](https://doi.org/10.1029/95RG00743)

Conand, F., Marsac, F., Tessier, E., Conand, C., 2009. A Ten-year Period of Daily Sea Surface Temperature at a Coastal Station in Reunion Island, Indian Ocean (July 1993 – April 2004): Patterns of Variability and Biological Responses. *West Ind. Oc. J Mar. Sci.* 6. [doi.org/10.4314/wiojms.v6i1.48222](https://doi.org/10.4314/wiojms.v6i1.48222)

Coutis, P.F., Middleton, J.H., 2002. The physical and biological impact of a small island wake in the deep ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 49, 1341–1361. [doi.org/10.1016/S0967-0637\(02\)00029-8](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(02)00029-8)

Dandonneau, Y., Charpy, L., 1985. An empirical approach to the island mass effect in the south tropical Pacific based on sea surface chlorophyll concentrations. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 32, 707–721. [doi.org/10.1016/0198-0149\(85\)90074-3](https://doi.org/10.1016/0198-0149(85)90074-3)

De Boyer Montégut, C., 2004. Mixed layer depth over the global ocean: An examination of profile data and a profile-based climatology. *J. Geophys. Res.* 109, C12003. [doi.org/10.1029/2004JC002378](https://doi.org/10.1029/2004JC002378)

De Falco, C., Desbiolles, F., Bracco, A., Pasquero, C., 2022. Island Mass Effect: A Review of Oceanic Physical Processes. *Front. Mar. Sci.* 9, 894860. [doi.org/10.3389/fmars.2022.894860](https://doi.org/10.3389/fmars.2022.894860)

Debayle, E., Lévêque, J.J., 1997. Upper mantle heterogeneities in the Indian Ocean from waveform inversion. *Geophysical Research Letters* 24, 245–248. [doi.org/10.1029/96GL03954](https://doi.org/10.1029/96GL03954)

DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42, 495–506. [doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)

Dong, C., McWilliams, J.C., Shchepetkin, A.F., 2007. Island Wakes in Deep Water. *Journal of Physical Oceanography* 37, 962–981. [doi.org/10.1175/JPO3047.1](https://doi.org/10.1175/JPO3047.1)

Doty, M.S., Oguri, M., 1956. The Island Mass Effect. *ICES Journal of Marine Science* 22, 33–37. [doi.org/10.1093/icesjms/22.1.33](https://doi.org/10.1093/icesjms/22.1.33)

Eppley, R.W., Peterson, B.J., 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean | Nature. Nature 282, 677–680. [doi.org/10.1038/282677a0](https://doi.org/10.1038/282677a0)

E.U Copernicus Marine Service Information (CMEMS), Marine Data Store (MDS), [doi.org/10.48670/moi-00280](https://doi.org/10.48670/moi-00280) (Accessed on 18 April 2023)

Gamberoni, L., Geronimi, J., Jeannin, P.F., Murail, J.F., 1982. Study of frontal zones in the Crozet-Kerguelen region. Oceanologica 5, 289–299. [archimer.ifremer.fr/doc/00120/23166/21011.pdf](http://archimer.ifremer.fr/doc/00120/23166/21011.pdf)

George, J.V., Nuncio, M., Chacko, R., Anilkumar, N., Noronha, S.B., Patil, S.M., Pavithran, S., Alappattu, D.P., Krishnan, K.P., Achuthankutty, C.T., 2013. Role of physical processes in chlorophyll distribution in the western tropical Indian Ocean. Journal of Marine Systems 113–114, 1–12. [doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.12.001](https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.12.001)

Giesen, E., 2015. Quality management for robust and reliable research. Int. J. Metrol. Qual. Eng. 6, 407. [doi.org/10.1051/ijmqe/2015029](https://doi.org/10.1051/ijmqe/2015029)

Gove, J.M., McManus, M.A., Neuheimer, A.B., Polovina, J.J., Drazen, J.C., Smith, C.R., Merrifield, M.A., Friedlander, A.M., Ehses, J.S., Young, C.W., Dillon, A.K., Williams, G.J., 2016. Near-island biological hotspots in barren ocean basins. Nat Commun 7, 10581. [doi.org/10.1038/ncomms10581](https://doi.org/10.1038/ncomms10581)

Hamner, W.M., Hauri, I.R., 1981. Effects of island mass: Water flow and plankton pattern around a reef in the Great Barrier Reef lagoon, Australia. Limnol. Oceanogr. 26, 1084–1102. [doi.org/10.4319/lo.1981.26.6.1084](https://doi.org/10.4319/lo.1981.26.6.1084)

Hasegawa, D., Lewis, M.R., Gangopadhyay, A., 2009. How islands cause phytoplankton to bloom in their wakes. Geophys. Res. Lett. 36, L20605. [doi.org/10.1029/2009GL039743](https://doi.org/10.1029/2009GL039743)

Jury, M.R., 2018. South Indian Ocean Rossby Waves. Atmosphere-Ocean 56, 322–331. [doi.org/10.1080/07055900.2018.1544882](https://doi.org/10.1080/07055900.2018.1544882)

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. [doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.02.015](https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.02.015)

Kolasinski, J., Rogers, K., Cuet, P., Barry, B., Frouin, P., 2011. Sources of particulate organic matter at the ecosystem scale: a stable isotope and trace element study in a tropical coral reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 443, 77–93. [doi.org/10.3354/meps09416](https://doi.org/10.3354/meps09416)

Laurindo, L.C., Mariano, A.J., Lumpkin, R., 2017. An improved near-surface velocity climatology for the global ocean from drifter observations. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 124, 73–92. [doi.org/10.1016/j.dsr.2017.04.009](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.04.009)

Longhurst, A., Sathyendranath, S., Platt, T., Caverhill, C., 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *J Plankton Res* 17, 1245–1271. [doi.org/10.1093/plankt/17.6.1245](https://doi.org/10.1093/plankt/17.6.1245)

Longhurst, A., 2007. The Indian Ocean-Indian South Subtropical Gyre Province (ISSG). *Ecological Geography of the Sea*. p. 285.

Lorrain, A., Savoye, N., Chauvaud, L., Paulet, Y.-M., Naulet, N., 2003. Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Analytica Chimica Acta* 491, 125–133. [doi.org/10.1016/S0003-2670\(03\)00815-8](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(03)00815-8)

Louvat, P., Gayer, E., Gaillardet, J., 2014. Boron Behavior in the Rivers of Réunion Island, Inferred from Boron Isotope Ratios and Concentrations of Major and Trace Elements. *Procedia Earth and Planetary Science* 10, 231–237. [doi.org/10.1016/j.proeps.2014.08.029](https://doi.org/10.1016/j.proeps.2014.08.029)

Mannocci, L., Laran, S., Monestiez, P., Dorémus, G., Van Canneyt, O., Watremez, P., Ridoux, V., 2014a. Predicting top predator habitats in the Southwest Indian Ocean. *Ecography* 37, 261–278. [doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00317.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00317.x)

Mannocci, L., Laran, S., Monestiez, P., Dorémus, G., Van Canneyt, O., Watremez, P., Ridoux, V., 2014b. Predicting top predator habitats in the Southwest Indian Ocean. *Ecography* 37, 261–278. [doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00317.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00317.x)

McDougall, I., 1971. The geochronology and evolution of the young volcanic island of Réunion, Indian Ocean. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 35, 261–288. [doi.org/10.1016/0016-7037\(71\)90037-8](https://doi.org/10.1016/0016-7037(71)90037-8)

Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: Further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48, 1135–1140. [doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90204-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90204-7)

Montagnes, D.J.S., Berges, J.A., Harrison, P.J., Taylor, F.J.R., 1994. Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll *a* from volume in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 39, 1044–1060. [doi.org/10.4319/lo.1994.39.5.1044](https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.5.1044)

Parekh, P., Follows, S., Dutkiewicz, S., Ito, T., 2006. Physical and biological regulation of the soft tissue carbon pump. *Advancing Earth and Space Sciences* 21, 1\*11. [doi.org/10.1029/2005PA001258](https://doi.org/10.1029/2005PA001258)

Paul, D., Skrzypek, G., Fórizs, I., 2007. Normalization of measured stable isotopic compositions to isotope reference scales – a review. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 21, 3006–3014. [doi.org/10.1002/rcm.3185](https://doi.org/10.1002/rcm.3185)

Phillips, H.E., Tandon, A., Furue, R., Hood, R., Ummenhofer, C.C., Benthuysen, J.A., Menezes, V., Hu, S., Webber, B., Sanchez-Franks, A., Cherian, D., Shroyer, E., Feng, M., Wijesekera, H., Chatterjee, A., Yu, L., Hermes, J., Murtugudde, R., Tozuka, T., Su, D., Singh, A., Centurioni, L., Prakash, S., Wiggert, J., 2021. Progress in understanding of Indian Ocean circulation, variability, air–sea exchange, and impacts on biogeochemistry. *Ocean Sci.* 17, 1677–1751. [doi.org/10.5194/os-17-1677-2021](https://doi.org/10.5194/os-17-1677-2021)

Pous, S., Lazure, P., André, G., Dumas, F., Halo, I., Penven, P., 2014. Circulation around La Réunion and Mauritius islands in the south-western Indian Ocean: A modeling perspective. *J. Geophys. Res. Oceans* 119, 1957–1976. [doi.org/10.1002/2013JC009704](https://doi.org/10.1002/2013JC009704)

Renouvel, Q., 2021. Impact de l'activité humaine sur les communautés phytoplanctoniques des eaux côtières de La Réunion. <http://hdl.handle.net/2268.2/12856>

Rousseaux, C., Gregg, W., 2013. Interannual Variation in Phytoplankton Primary Production at A Global Scale. *Remote Sensing* 6, 1–19. [doi.org/10.3390/rs6010001](https://doi.org/10.3390/rs6010001)

Sander, F., 1981. A preliminary assessment of the main causative mechanisms of the 'island mass' effect of Barbados. *Mar. Biol.* 64, 199–205. [doi.org/10.1007/BF00397109](https://doi.org/10.1007/BF00397109)

Schott, F.A., McCreary, J.P., 2001. The monsoon circulation of the Indian Ocean. *Progress in Oceanography* 51, 1–123. [doi.org/10.1016/S0079-6611\(01\)00083-0](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(01)00083-0)

Schott, F.A., Xie, S.-P., McCreary, J.P., 2009. Indian Ocean circulation and climate variability. *Rev. Geophys.* 47, RG1002. [doi.org/10.1029/2007RG000245](https://doi.org/10.1029/2007RG000245)

Shiozaki, T., Kodama, T., Furuya, K., 2014. Large-scale impact of the island mass effect through nitrogen fixation in the western South Pacific Ocean: SHIOZAKI ET. AL.; ISLAND MASS EFFECT THROUGH N<sub>2</sub> FIXATION. *Geophys. Res. Lett.* 41, 2907–2913. [doi.org/10.1002/2014GL059835](https://doi.org/10.1002/2014GL059835)

Signorini, S.R., McClain, C.R., Dandonneau, Y., 1999. Mixing and phytoplankton bloom in the wake of the Marquesas Islands. *Geophys. Res. Lett.* 26, 3121–3124.

Taburet, G., Sanchez-Roman, A., Ballarotta, M., Pujol, M.-I., Legeais, J.-F., Fournier, F., Faugere, Y., Dibarboure, G., 2019. DUACS DT2018: 25 years of reprocessed sea level altimetry products. *Ocean Sci.* 15, 1207–1224. [doi.org/10.5194/os-15-1207-2019](https://doi.org/10.5194/os-15-1207-2019)

Tedetti, M., Bigot, L., Turquet, J., Guigue, C., Ferretto, N., Goutx, M., Cuet, P., 2020. Influence of Freshwater Discharges on Biogeochemistry and Benthic Communities of a Coral Reef Ecosystem (La Réunion Island, Indian Ocean). *Front. Mar. Sci.* 7, 596165. [doi.org/10.3389/fmars.2020.596165](https://doi.org/10.3389/fmars.2020.596165)

Tessier, E., Bigot, L., Cadet, C., Cauvin, B., Chabanet, P., Conand, C., Nicet, J.-B., Quod, J.-P., 2008. Les récifs coralliens de la Réunion en 2007 : état des lieux et réseau de suivi. *revec* 63, 85–102. [doi.org/10.3406/revec.2008.1400](https://doi.org/10.3406/revec.2008.1400)

Thornton, S.F., 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. [doi.org/10.1006/ecss.1994.1015](https://doi.org/10.1006/ecss.1994.1015)

Ware, D.M., Thomson, R.E., 2005. Bottom-Up Ecosystem Trophic Dynamics Determine Fish Production in the Northeast Pacific | *Science*. *Science* 308, 1280–1284. [www.science.org/doi/10.1126/science.1109049](http://www.science.org/doi/10.1126/science.1109049)

Wyrtki, K., 1973. An Equatorial Jet in the Indian Ocean. *Science* 181, 262–264. [doi.org/DOI: 10.1126/science.181.4096.262](https://doi.org/10.1126/science.181.4096.262)

Zeiden, K.L., Rudnick, D.L., MacKinnon, J.A., 2019. Glider Observations of a Mesoscale Oceanic Island Wake. *Journal of Physical Oceanography* 49, 2217–2235. [doi.org/10.1175/JPO-D-18-0233.1](https://doi.org/10.1175/JPO-D-18-0233.1)



### Supplementary materials I

The ocean contains both organic and inorganic elements (Meybeck 1982, Hedges & Keil 1995, Volkman & Tanoue 2002, Hecq 2003). This study focuses specifically on Particulate Organic Matter (POM), which includes Particulate Organic Carbon (POC) and Particulate Organic Nitrogen (PON). In order to analyse only the POM, a treatment is sometimes necessary to get rid of the inorganic carbon fraction that could influence the measured isotopic carbon values, this is decarbonation (Hedges & Stern 1984, Kolasinski et al. 2011, Blasco et al. 2021). During the January 2022 sampling campaign, two filters were sampled in addition to the three replicas in order to perform acidification tests (decarbonation).

Taking into consideration the risks and hazards associated with the handling of 37% HCl and 2N HCl, acidification tests were carried out under collective protective equipment, the fume cupboard, and adopting personal protective equipment (gown, nitrile gloves, protective glasses). The following protocol was adopted, with F1 and F2 corresponding to two filters obtained per station and per depth for oceanic sampling:

- **F1:** one filter analysed without acidification for total carbon (TC) and total nitrogen (TN) characterization.
- **F2:** an acidified filter following the standard protocol, i.e. successive passages of a volume VHCl of 2N HCl until effervescence disappeared. These filters were used as tests by acidifying them with successive passages of the same known volume of HCl (VHCl = 20  $\mu$ L, at least 5 passages for a global mini volume of 100 $\mu$ l). No strong effervescence was observed. Filters were weighed before and after acidification. After acidification, filters had a higher mass due to the formation of hygroscopic salts (Hedges & Stern 1984, Nieuwenhuize et al. 1994), which does not affect the quality of the isotopic analyses.

A Kolmogorov-Smirnov test was performed to assess the effect of sample acidification on the isotopic values of particulate organic matter (POM). Three factors were considered separately in the analysis: distance from shore, geographic location, and depth. Categories were defined for each of these factors. For depth, two categories were defined: surface (POM-Surface) and deep maximum fluorescence (POM-Fmax), for geographical location, four categories were defined, corresponding to the different geographical sectors (north, south, east and west of the island), and for the distance from the coast, five categories were used: 0.5 km, 1 km, 2 km, 5 km and 10 km. For each factor considered, confidence ellipses for a given 95% probability level have been plotted.

In addition, the heterogeneity of the replicas from four stations without acidification was evaluated. For this purpose, a station to the north and one to the east at the same DCM (100 m) and distance from the coast (5 km) were used, as well as two stations to the southwest, one of which was at 0.5 km from the coast and at the surface, and one at 10 km from the coast and at 100 m depth. The heterogeneity of replicas from a coastal station (0.5 km distance from the coast and 0 m depth) in Saint-Gilles, with acidification was also evaluated. The standard deviations obtained for each of the stations, without acidification, were compared with each other, as well as with the standard deviation obtained on all the samples without acidification. The standard deviation obtained for the station with acidification was compared to the standard deviation of the stations (with 5 replicas) without acidification and to the standard deviation of all samples with acidification.

The average proportion of inorganic to organic matter in samples was quantified using the following equation:

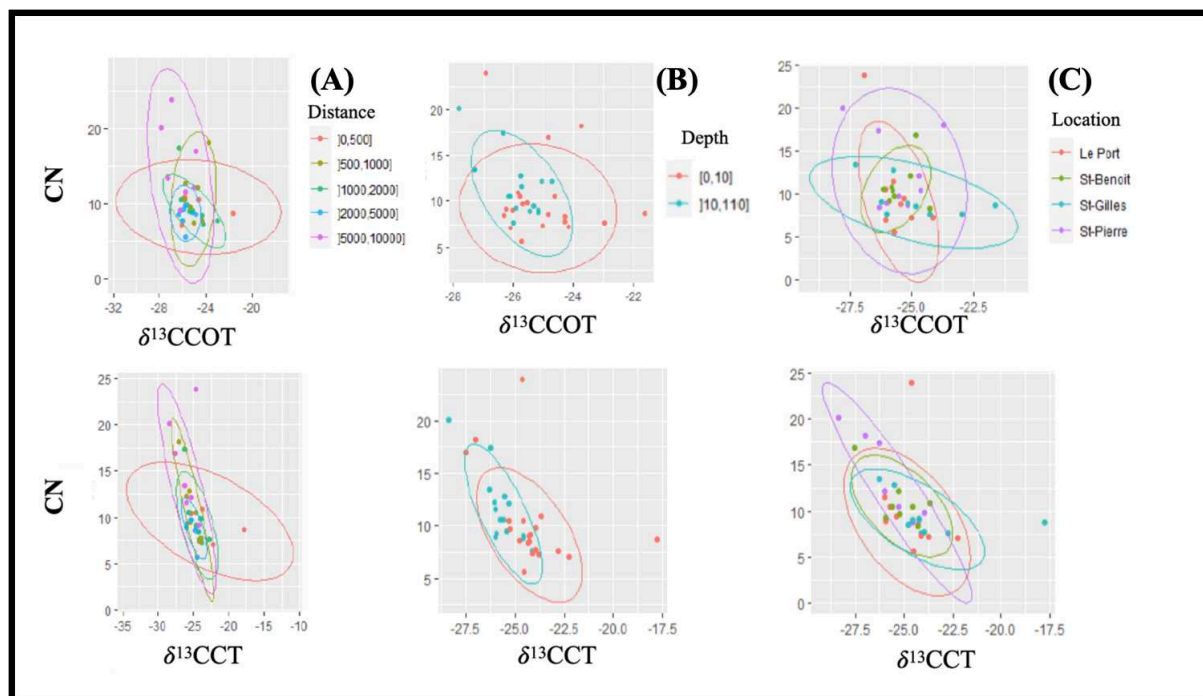
$$\delta C_{\text{total}} = \frac{m_{co} * \delta C_o + m_{ci} * \delta C_i}{m_{co} + m_{ci}}$$

with  $m_{ci}$  the mass of inorganic carbon,  $m_{co}$  the mass of organic carbon,  $\delta C_o$  the isotopic value of organic carbon,  $\delta C_i$ , the isotopic value of inorganic carbon,  $\delta C_{\text{total}}$  the isotopic value of total carbon (organic and inorganic combined). For each of the isotope values an average estimate was used.

Acidification of the samples had no significant effect on POM  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) values for the entire dataset (Kolmogorov-Smirnov test;  $D = 0.31429$ ;  $p = 0.063$ ). However, the ellipses after acidification are less overlapping between categories for each factor, and the centre of these ellipses is unchanged (*Fig. Ibis*). The tests on the replicas showed that with or without acidification, the replicas had low heterogeneity. The standard deviation of the acidified replicas (1.16‰) was slightly higher than that of the non-acidified replicas (1.10‰), which was lower than the standard deviation of all samples without acidification (1.74‰). Finally, the standard deviation of the acidified replicas was equal to the standard deviation of all samples with acidification (1.17‰).

An average estimate of the amount of inorganic carbon compared to organic carbon gave a ratio of 1/25, i.e. a very small amount of inorganic carbon (mainly carbonates) in the

samples. The non-significant difference in  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) with or without acidification, combined with the low heterogeneity of the replicates (with or without acidification), allowed us to conclude that decarbonation of the samples was not necessary. Therefore, the remaining replicates were prepared and analysed without acidification.



**Fig. 1bis:** Plot of  $\delta^{13}\text{C}$  (in ‰) with  $\delta^{13}\text{CCOT}$ ) or without ( $\delta^{13}\text{CCT}$ ) acidification as a function of C:N ratio (noted CN) for three factors: (a) distance from coast (in m); (b) sampling depth (in m); (c) geographical position. For each graph, the confidence ellipse for a given 95% probability level is shown. Each color corresponds to a category.

### References:

Blasco, T., Migon, C., Morin, G., Dufour, A., Vigier, N., Marty, S., Doxaran, D., 2021. Carbon stable isotope ratio as a revealer of incomplete decarbonation for particulate organic carbon measurement in river plumes. *Geo-Mar Lett* 41, 4. <https://doi.org/10.1007/s00367-020-00676-2>

Hecq, J.-H., 2003. Modélisation conceptuelle et numérique de l'écosystème planctonique océanique. *Bull. Soc. R. Sci. Liege*.

Hedges, J.I., Keil, R.G., 1995. Sedimentary organic matter preservation: an assessment and speculative synthesis. *Marine Chemistry* 49, 81–115. [https://doi.org/10.1016/0304-4203\(95\)00008-F](https://doi.org/10.1016/0304-4203(95)00008-F)

Hedges, J.I., Stern, J.H., 1984. Carbon and nitrogen determinations of carbonate-containing solids. *Limnology and Oceanography* 29, 657–663. <https://doi.org/10.4319/lo.1984.29.3.0657>

King, P., Kennedy, H., Newton, P.P., Jickells, T.D., Brand, T., Calvert, S., Cauwet, G., Etcheber, H., Head, B., Khripounoff, A., Manighetti, B., Carlos Miquel, J., 1998. Analysis of total and organic carbon and total nitrogen in settling oceanic particles and a marine sediment: an interlaboratory comparison. *Marine Chemistry* 60, 203–216. [https://doi.org/10.1016/S0304-4203\(97\)00106-0](https://doi.org/10.1016/S0304-4203(97)00106-0)

Kolasinski, J., Rogers, K., Cuet, P., Barry, B., Frouin, P., 2011. Sources of particulate organic matter at the ecosystem scale: a stable isotope and trace element study in a tropical coral reef. *Marine Ecology Progress Series* 443, 77–93. <https://doi.org/10.3354/meps09416>

Lorrain, A., Savoye, N., Chauvaud, L., Paulet, Y.-M., Naulet, N., 2003. Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Analytica Chimica Acta* 491, 125–133. [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(03\)00815-8](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(03)00815-8)

Meybeck, M., 1982. Carbon, nitrogen, and phosphorus transport by world rivers. *Am. J. Sci.* 282. <https://doi.org/10.2475/ajs.282.4.401>

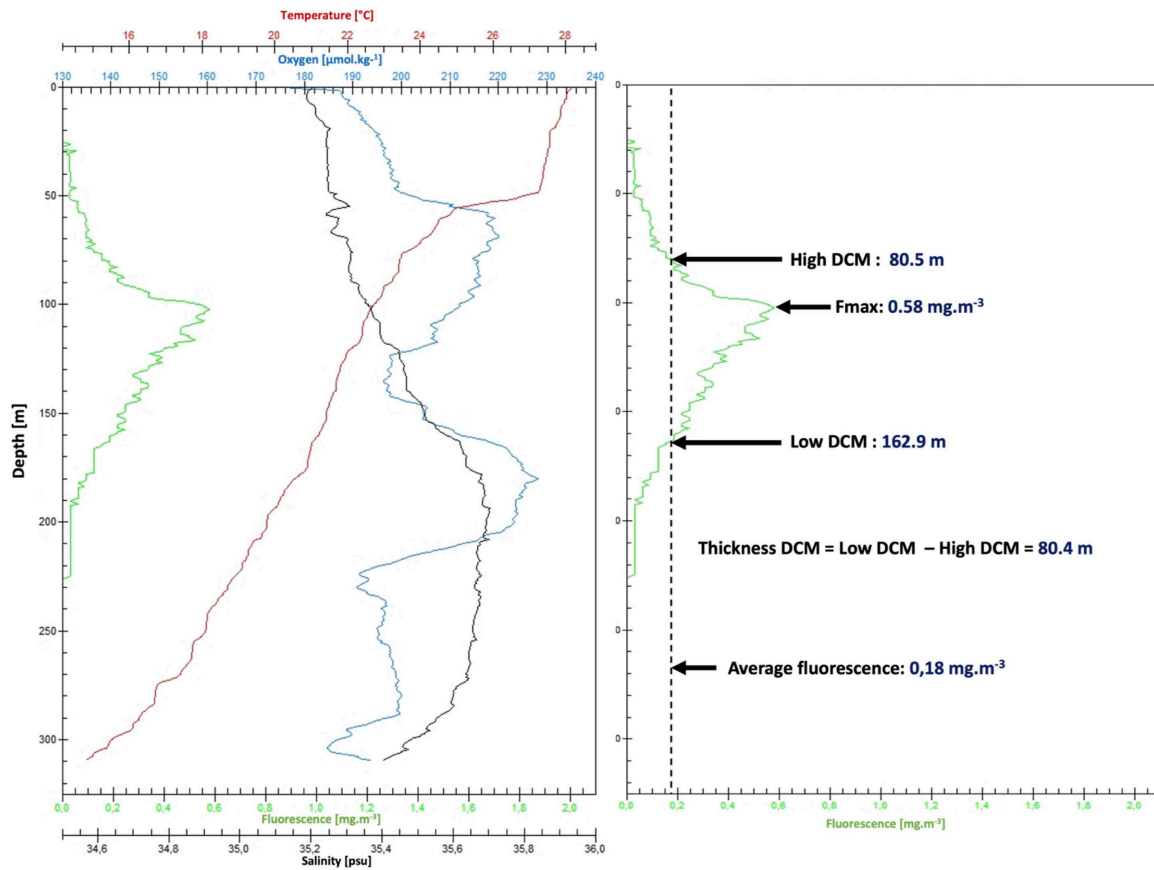
Nieuwenhuize, J., Maas, Y.E.M., Middelburg, J.J., 1994. Rapid analysis of organic carbon and nitrogen in particulate materials. *Marine Chemistry* 45, 217–224. [https://doi.org/10.1016/0304-4203\(94\)90005-1](https://doi.org/10.1016/0304-4203(94)90005-1)

Volkman, J.K., Tanoue, E., 2002. Chemical and Biological Studies of Particulate Organic Matter in the Ocean. *Journal of Oceanography* 58, 265–279. <https://doi.org/10.1023/A:10158097086>

*Appendix 1. Different stages of CTD data processing using Seabird processing algorithms.*

Programs Seabirds	Function
SEASAVE	Data acquisition at 24 Hz
DATCNV	Data conversion
ALIGNCTD	Recalibration of oxygen values in relation to pressure
WILDEDIT	Outlier test
CELLTM	Correction of pressure effect on conductivity
FILTER	Low-pass filter
LOOPEDIT	Check that the probe is lowered evenly
ROSSUM	Bottle file creation
DERIVE	Oxygen calculation
BINAVG	Average
DERIVE	Salinity calculation
SPLIT	Separation of up and down profiles
ASCIIOUT	Converting binary data to ascii

*Appendix 2. Example of data collected for each hydrological profile (Fmax = Maximum Fluorescence, Depth Fmax, Deep Chlorophyll Maximum (DCM) thickness) on CTD sample 36 taken 10 km off Saint Pierre (South), on 10 January 2022.*



*Appendix 3. Data summary of isotopic analyses ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) of particulate organic matter (POM) collected around Reunion Island using present and pre-existing samples. Fmax: depth at which fluorescence is maximal; n: number of samples; se: standard error =  $sd/\text{racine}(n)$ .*

		$\delta^{13}\text{C}$						
distance		[0; 0.5]	[0.5; 1]	[1; 2]	[2; 5]	[5; 10]	[10; 100]	
East	surface	n	19	13	12	17	9	
		Mean	-23.44	-23.02	-23.63	-23.92	-25.56	
		se	0.22	0.57	0.15	0.41	0.51	
	Fmax	n	12	6	13	32	10	
		Mean	-23.16	-24.29	-25.49	-25.1	-25.08	
		se	0.29	0.36	0.36	0.12	0.24	
West	surface	n	34	19	13	22	21	16
		Mean	-21.9	-23.05	-23.76	-24.5	-23.85	-25.4
		se	0.6	0.23	0.27	0.21	0.28	0.6
	Fmax	n	13	21	29	42	18	14
		Mean	-23.6	-23.42	-24.11	-24.44	-25.34	-25.01
		se	0.09	0.45	0.19	0.17	0.5	0.44
North	surface	n	48	42	13	34	13	6
		Mean	-22.48	-22.93	-24.26	-23.43	-24.33	-24.13
		se	0.18	0.14	0.33	0.22	0.19	0.35
	Fmax	n		9	9	13	13	12
		Mean		-23.32	-25.21	-25.28	-25.59	-24.57
		se		1.2	0.37	0.54	0.37	0.19
South	surface	n	19	7	9	3	7	3
		Mean	-23.17	-23.22	-22.8	-24.64	-24.76	-23.69
		se	0.42	0.8	0.48	0.46	0.65	0.06
	Fmax	n	4	5	5	4	13	5
		Mean	-24.08	-24.4	-24.75	-25.06	-26.51	-25.63
		se	0.18	0.45	0.5	0.39	0.42	0.68

$\delta^{15}\text{N}$

distance			[0; 0.5]	[0.5; 1]	[1; 2]	[2; 5]	[5; 10]	[10; 100]
East	surface	n	18	13	12	17	9	
		Mean	4.79	4.27	4.65	4.98	4.52	
		se	0.5	0.34	0.31	0.25	0.6	
	Fmax	n	12	6	13	32	10	
		Mean	4.45	4.08	4.23	4.33	4.24	
		se	0.36	0.37	0.43	0.22	0.44	
West	surface	n	31	19	13	22	20	16
		Mean	5.75	5.27	4.83	4.6	5.11	6.57
		se	0.36	0.29	0.44	0.37	0.4	0.35
	Fmax	n	13	21	28	51	18	14
		Mean	5.88	4.21	4.01	5.61	4.82	5.81
		se	0.44	0.34	0.36	0.32	0.35	0.44
North	surface	n	47	38	12	33	12	6
		Mean	4.24	3.98	4.01	4.48	6.07	7.98
		se	0.24	0.23	0.46	0.33	0.44	0.21
	Fmax	n		10	9	12	13	12
		Mean		3.91	3.54	3.76	6.07	6.94
		se		0.34	0.28	0.3	0.55	0.41
South	surface	n	18	9	10	2	7	3
		Mean	3.93	5.1	0.04	2.04	4.33	8.94
		se	0.21	0.88	0.29	0.06	1.17	0.04
	Fmax	n	3	8	7		13	6
		Mean	6.35	5.18	4.49		5.22	6.85
		se	0.19	0.62	1.04		0.75	0.18



*Appendix 4. P-value from One-way ANOVA showing differences in  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{15}N$  values between and among distance from the coast for each geographical position. \*: p-value <0.05, \*\*: p-value <0.01, \*\*\*p-value <0.001, \*\*\*\* p-value <0.0001.*

East						
Surface						
$\delta^{13}C$						
Distance (km)	[0 ; 0.5]	[0.5 ; 1]	[1 ; 2]	[2 ; 5]	[5 ; 10]	[10 ; 100]
[0.5 ; 1]	0.92					
[1 ; 2]	0.99	0.83				
[2 ; 5]	0.86	0.46	0.98			
[5 ; 10]	**	**	*	0.05		
[10 ; 100]						

Fmax						
Distance (km)	[0 ; 0.5]	[0.5 ; 1]	[1 ; 2]	[2 ; 5]	[5 ; 10]	[10 ; 100]
[0.5 ; 1]	0.87					
[1 ; 2]	0.99	0.97				
[2 ; 5]	0.99	0.7	0.97			
[5 ; 10]	0.99	0.99	1	0.94		
[10 ; 100]						

West						
Surface						
$\delta^{13}C$						
Distance (km)	[0 ; 0.5]	[0.5 ; 1]	[1 ; 2]	[2 ; 5]	[5 ; 10]	[10 ; 100]
[0.5 ; 1]	0.44					
[1 ; 2]	0.1	0.94				
[2 ; 5]	***	0.28	0.92			
[5 ; 10]	*	0.84	1	0.92		
[10 ; 100]	****	*	0.34	0.8	0.26	

Fmax						
Distance (km)	[0 ; 0.5]	[0.5 ; 1]	[1 ; 2]	[2 ; 5]	[5 ; 10]	[10 ; 100]
[0.5 ; 1]	0.93					
[1 ; 2]	0.58	0.97				
[2 ; 5]	0.16	0.8	0.99			
[5 ; 10]	0.78	1	0.99	0.92		
[10 ; 100]	0.62	0.23	0.07	**	0.12	

Chapitre 3

North						
Surface						
$\delta^{13}\text{C}$						
Distance (km)	[0 ; 0.5]	[0.5 ; 1]	[1 ; 2]	[2 ; 5]	[5 ; 10]	[10 ; 100]
[0.5 ; 1]	0.59					
[1 ; 2]	***	*				
[2 ; 5]	*	0.57	0.4			
[5 ; 10]	*	0.36	0.9	0.98		
[10 ; 100]	*	0.29	1	0.83	0.98	
Fmax						
Distance (km)	[0 ; 0.5]	[0.5 ; 1]	[1 ; 2]	[2 ; 5]	[5 ; 10]	[10 ; 100]
[0.5 ; 1]	0.98					
[1 ; 2]	0.99	1				
[2 ; 5]	0.98	0.81	0.96			
[5 ; 10]	0.07	*	0.13	0.25		
[10 ; 100]	****	****	****	****	0.06	

South						
Surface						
$\delta^{13}\text{C}$						
Distance (km)	[0 ; 0.5]	[0.5 ; 1]	[1 ; 2]	[2 ; 5]	[5 ; 10]	[10 ; 100]
[0.5 ; 1]	1					
[1 ; 2]	0.99	0.99				
[2 ; 5]	0.74	0.83	0.60			
[5 ; 10]	0.3	0.55	0.23	1		
[10 ; 100]	0.99	0.99	0.97	0.98	0.94	
Fmax						
Distance (km)	[0 ; 0.5]	[0.5 ; 1]	[1 ; 2]	[2 ; 5]	[5 ; 10]	[10 ; 100]
[0.5 ; 1]	0.63					
[1 ; 2]	0.81	0.16				
[2 ; 5]	0.74	0.29	0.98			
[5 ; 10]	0.99	0.96	0.71	0.63		
[10 ; 100]	**	*	***	**	**	

Chapitre 3

East						
Surface						
$\delta^{15}\text{N}$						
Distance (km)	[0 ; 0.5]	[0.5 ; 1]	[1 ; 2]	[2 ; 5]	[5 ; 10]	[10 ; 100]
[0.5 ; 1]	0.09					
[1 ; 2]	****	0.05				
[2 ; 5]	****	0.24	0.67			
[5 ; 10]	****	0.43	0.8	1		
[10 ; 100]						

Fmax						
Distance (km)	[0 ; 0.5]	[0.5 ; 1]	[1 ; 2]	[2 ; 5]	[5 ; 10]	[10 ; 100]
[0.5 ; 1]	0.98					
[1 ; 2]	0.99	0.99				
[2 ; 5]	0.99	0.99	0.99			
[5 ; 10]	0.99	0.99	1	1		
[10 ; 100]						

West						
Surface						
$\delta^{15}\text{N}$						
Distance (km)	[0 ; 0.5]	[0.5 ; 1]	[1 ; 2]	[2 ; 5]	[5 ; 10]	[10 ; 100]
[0.5 ; 1]	1					
[1 ; 2]	0.94	0.73				
[2 ; 5]	1	0.98	0.91			
[5 ; 10]	0.06	**	0.18	**		
[10 ; 100]	0.28	0.1	0.63	0.14	0.99	

Distance (km)	[0 ; 0.5]	[0.5 ; 1]	[1 ; 2]	[2 ; 5]	[5 ; 10]	[10 ; 100]
[0.5 ; 1]	0.13					
[1 ; 2]	0.07	1				
[2 ; 5]	0.99	0.06	*			
[5 ; 10]	0.64	0.91	0.84	0.66		
[10 ; 100]	1	0.15	0.08	0.99	0.69	

**North**

Surface

$\delta^{15}\text{N}$

Distance (km)	[0 ; 0.5]	[ 0.5 ; 1]	[ 1 ; 2]	[ 2 ; 5]	[ 5 ; 10]	[ 10 ; 100]
[ 0.5 ; 1]						
[ 1 ; 2]		0.56				
[ 2 ; 5]		0.42	1			
[ 5 ; 10]		0.23	0.99	0.99		
[ 10 ; 100]		0.91	0.94	0.89	0.7	

Fmax

Distance (km)	[0 ; 0.5]	[ 0.5 ; 1]	[ 1 ; 2]	[ 2 ; 5]	[ 5 ; 10]	[ 10 ; 100]
[ 0.5 ; 1]						
[ 1 ; 2]		0.98				
[ 2 ; 5]		0.99	0.99			
[ 5 ; 10]		**	***	**		
[ 10 ; 100]		****	****	****	0.54	

**South**

Surface

$\delta^{15}\text{N}$

Distance (km)	[0 ; 0.5]	[ 0.5 ; 1]	[ 1 ; 2]	[ 2 ; 5]	[ 5 ; 10]	[ 10 ; 100]
[ 0.5 ; 1]	0.99					
[ 1 ; 2]	0.97	0.99				
[ 2 ; 5]	0.91	0.97	0.99			
[ 5 ; 10]	*	0.06	0.18	0.46		
[ 10 ; 100]	0.9	0.98	1	1	0.26	

Fmax

Distance (km)	[0 ; 0.5]	[ 0.5 ; 1]	[ 1 ; 2]	[ 2 ; 5]	[ 5 ; 10]	[ 10 ; 100]
[ 0.5 ; 1]	0.93					
[ 1 ; 2]	0.74	0.97				
[ 2 ; 5]						
[ 5 ; 10]	0.93	1	0.95			
[ 10 ; 100]	0.99	0.62	0.32		0.57	



---

**CHAPITRE 4. UTILISATION DE L'ADN  
ENVIRONNEMENTAL POUR ÉTUDIER LES TRANSFERTS  
DE MATIÈRES ENTRE LES DIFFÉRENTS ÉCOSYSTÈMES  
AQUATIQUES DE L'ÎLE DE LA RÉUNION**

---



1. Récapitulatif du chapitre

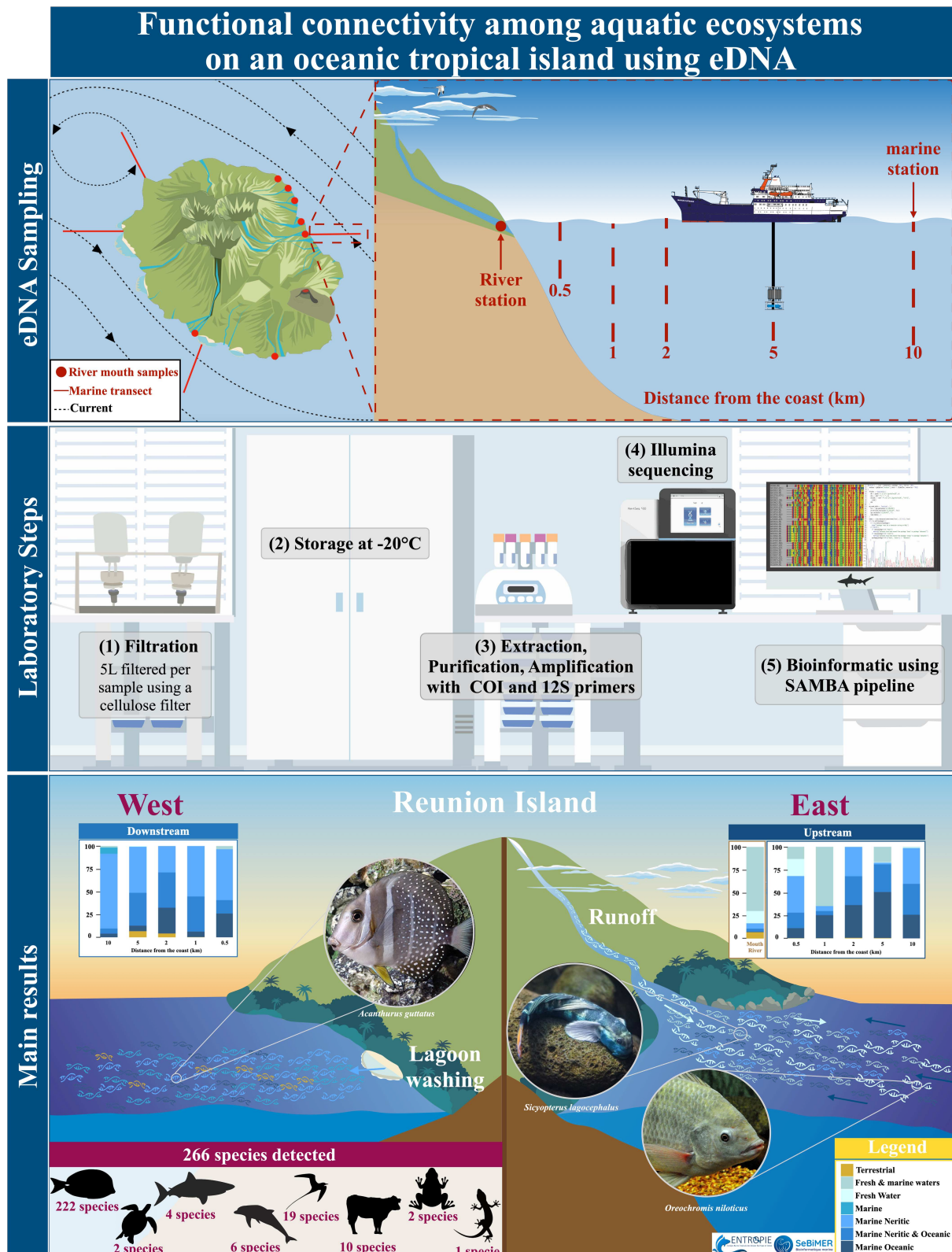


Figure 32. Schéma récapitulatif du chapitre 4 issu de la publication Chandelier et al. en préparation. Illustration : © Guillaume CHANDELIER.

Les îles océaniques représentent des systèmes écologiques distincts où les écosystèmes terrestres, d'eau douce et marins sont étroitement liés. La connectivité biologique entre ces habitats aquatiques a des implications importantes sur la distribution des espèces et la dynamique de la biodiversité. L'objectif de cette étude était d'évaluer la diversité des vertébrés et des eucaryotes dans trois écosystèmes aquatiques distincts de l'île de La Réunion, située dans le Sud-Ouest de l'océan Indien, en utilisant l'ADN environnemental (ADNe). Pour cela, des échantillons d'eau ont été prélevés à l'embouchure de sept rivières, principalement sur la côte est (en amont), nous avons également effectué un échantillonnage le long de quatre transects « côte-large » composé de 5 stations allant de 500 m jusqu'à 10 km des côtes. Deux amorces ont été utilisées, la 12S pour l'analyse de la diversité des vertébrés et le COI pour les eucaryotes.

L'amorce COI a montré une faible précision d'affectation, 78 % des séquences étant associées à des Eucaryotes, Ascomycota ou Arthropodes inconnus. Cela révèle à la fois un manque de séquences dans les bases de données et un manque de puissance dans la discrimination des espèces avec ce marqueur généraliste, ce qui conduit à une sous-estimation de la richesse des espèces eucaryotes. L'amorce 12S a permis de détecter 266 espèces de vertébrés, dont 222 espèces de poissons osseux, 19 espèces d'oiseaux, 16 espèces de mammifères, 4 espèces de poissons cartilagineux, 2 espèces de tortues marines, 2 espèces d'amphibiens et 1 espèce de lézard. L'étude a révélé une connectivité entre les écosystèmes terrestres, d'eau douce et marins, en particulier dans le secteur Est, en amont de l'île. Dans l'ensemble, les habitats côtiers partageaient le plus d'espèces avec les deux autres écosystèmes, ce qui est logique puisqu'ils se trouvent à l'interface entre les rivières et les écosystèmes du large. Les résultats ont montré une distribution asymétrique de la diversité des vertébrés entre l'amont et l'aval de l'île, en lien avec la circulation locale de l'eau, la présence de rivières majeures et à la distribution principale des récifs coralliens. Nous suggérons donc que l'effet de masse insulaire ne conduit pas seulement à une augmentation de la productivité primaire à travers des processus physiques du côté aval des îles, mais qu'il détermine également la distribution des vertébrés et notamment les poissons en façonnant les habitats.

Pour conclure, les statuts UICN locaux révèlent une méconnaissance profonde des espèces de l'île de La Réunion. L'utilisation de l'ADN environnemental dans ce contexte pourrait représenter une méthode prometteuse pour renforcer le suivi de divers taxons afin d'acquérir des connaissances essentielles pour mieux gérer la biodiversité et d'éclairer les décisions politiques.



## **2. Functional connectivity among aquatic ecosystems on an oceanic tropical island assessed using eDNA**

Article en préparation

---

**Authors list:** Guillaume CHANDELIER (1\*), Cyril NOEL (2), Sébastien JAQUEMET (1), Hélène MAGALON (1,3)

(1) UMR ENTROPIE, Université de La Réunion, 15 avenue René Cassin, 97744, Saint Denis Cédex 9, Ile de La Réunion, France

(2) Ifremer, IRSI, SeBiMER Service de Bioinformatique de l'ifremer, F-29280 Plouzané, France

(3) Laboratoire d'Excellence CORAIL, Perpignan, France

(\*) corresponding author: [guillaume.chandelier@univ-reunion.fr](mailto:guillaume.chandelier@univ-reunion.fr)

**Abstract:**

Oceanic islands are distinct ecological systems where terrestrial, freshwater, and marine ecosystems are closely interconnected. The biological connectivity between these aquatic habitats has significant implications for species distribution and biodiversity dynamics. The objective of this study was to assess the vertebrate and eukaryotic diversity in three distinct aquatic ecosystems in Reunion Island (Western Indian Ocean) using environmental DNA (eDNA). Water samples were collected at the mouths of seven rivers, mainly on the east windward coast, and along four upstream and downstream coastal-offshore transects up to 10 km from the shore. For vertebrates and eukaryotes, the 12SF1R1 and COI primers were respectively used. The COI primers demonstrated low assignment accuracy, with 78% of sequences being associated with Unknown Eukaryote, Ascomycota, or Arthropoda. This reveals both a lack of sequences in databases and of power in discriminating species with this generalist marker, leading to underestimating the eukaryotic species richness. The 12SF1R1 primers detected 266 vertebrate species, comprising 222 bony fish species, 19 bird species, 16 mammal species, 4 cartilaginous fish species, 2 marine turtle, species 2 amphibian species, and 1 lizard specie. Results indicate the presence of freshwater and neritic organisms up to 10 km offshore outside the island shelf, highlighting high level of connectivity among freshwater, coastal and offshore marine ecosystems in the vicinity of the island.

**Keywords:** eDNA, Aquatic ecosystems, Ecosystems connectivity, Vertebrate, Eukaryote

## 1. Introduction

Although only making up a few percent of the planet's land area, oceanic islands are critical systems for considering the fate of biodiversity in the Anthropocene (Russell & Kueffer 2019). They formed through the accumulation of submarine magma, have never been connected to continents, and as such they exhibit unique assemblages of terrestrial and aquatic species that were able to colonize them. Oceanic islands are unique ecological systems where terrestrial, freshwater and marine ecosystems are closely connected (Deiner & Altermatt 2014). In the vast oceanic tropical regions, surface waters are considered oligotrophic, because vertical movement of waters that inject nutrients to the euphotic zone are limited (Jena et al. 2013). In such environment, oceanic islands can favour the vertical transport, the transfer of nutrients and organic matter from land to coastal waters, and overall enhance the marine production (for a review, see De Falco et al. 2022). This process, known as the island mass effect (Doty & Oguri 1956; Gove et al. 2016), is an example of the importance of functional connectivity between ecosystems of different nature. Overall, the interconnection of energy, materials, and organisms is necessary to maintain the structure and function of freshwater and marine ecosystems (Cloern 2007; Mattocks et al. 2017; Dias et al. 2019). The biological connectivity between aquatic habitats has significant and long-lasting effects on species distribution (Dias et al. 2014), population and community dynamics (Perkin & Gido 2012), and biodiversity (Jeltsch et al. 2013).

Reunion Island (21°07'S, 55°32'E), located 800 km east of Madagascar (**Fig. 1**), is part of the Mascarene Archipelago and is within the biogeochemical province of the South Indian Subtropical Gyre (ISSG) in the Indian Ocean (Longhurst 1998). It is a volcanic oceanic island with a high relief reaching 3 070 m (Piton des Neiges), steep underwater slopes and a narrow island shelf (< 5 km), mostly developed along the north-western coast (Tessier et al. 2008). This geomorphology creates proximity between rivers, coastal and offshore ecosystems (McDougall 1970). Rainfall distribution is uneven, with a semi-arid west coast, where are located coral reefs, and abundant rainfalls on the east windward coast, where are the main rivers (Louvat et al. 2014). The near-surface circulation around the island follows a complex pattern that seems to be arranged along a northeast-southwest axis (Chandelier et al. in revision). The mass effect associated to the island is weak (De Falco et al. 2022; Chandelier et al. in revision). Although the export of coastal and terrestrial organic matter is limited to 2 to 5 km (Chandelier et al. in revision), this seems to have a significant impact on the oceanic high-trophic level predators that forage in coastal waters where they find higher feeding opportunities than further offshore

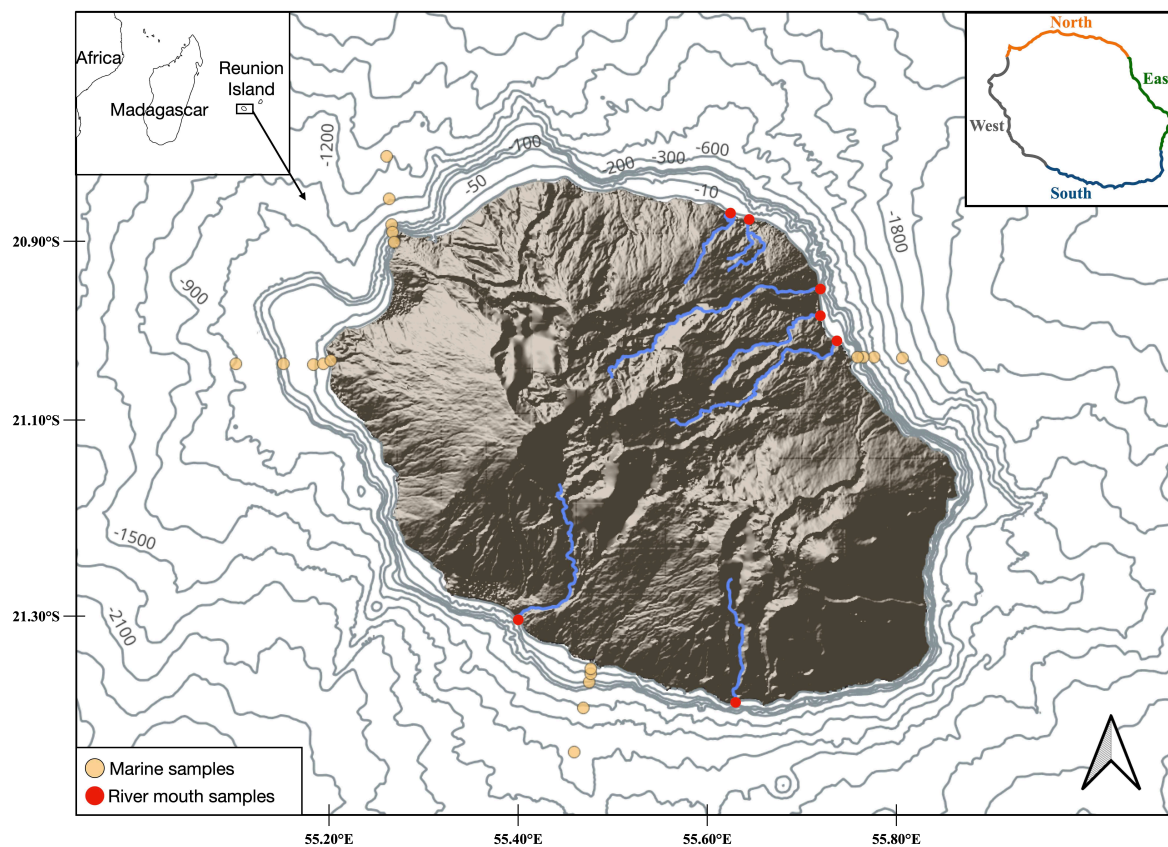
(Chandelier et al. 2023). To our knowledge, no study on island mass effect has ever used eDNA to show community change. Reunion Island has a significant aquatic biodiversity, with many fish species (Wickel et al. 2020; Jaquemet et al. 2023), including several amphidromous Gobidae species (Lagarde et al. 2017). These latter, by their unique life cycle (adults breeding in rivers and developing until their recruitment at river mouths (Teichert et al. 2012) may provide a functional link between freshwater and marine ecosystems around Reunion Island, needed to be correctly evaluated.

Rivers connect land to oceans and transport natural and anthropogenic materials, including environment DNA (eDNA; Deiner & Altermatt 2014), which has quickly attracted interest to study mass island effect. Indeed, eDNA has emerged as a powerful tool to investigate the aquatic biodiversity and to assess ecological communities through metabarcoding (Kelly et al. 2014; Mariani et al. 2021; Ficetola & Tarbelet 2023; Sahu et al. 2023). eDNA from water samples can broadly survey community biodiversity in a rapid, repeatable and affordable manner (Deiner & Altermatt 2014) with minimal disturbance to ecosystems (Weltz et al. 2017). Since the first detection of vertebrates in water samples by Ficetola et al. (2008), eDNA became a crucial method for estimating the distribution and relative abundance of macro-organisms (Jo et al. 2022) and has been used to study the diversity and structure of communities in different environments, such as rivers, ponds or coastal (*e.g.* Minamoto et al. 2012; Taberlet et al. 2012; Thomsen et al. 2012; Tréguier et al. 2014; Fukumoto et al. 2015; Goldberg et al. 2016; Yamamoto et al. 2017; Bista et al. 2017; Boussarie et al. 2018; Djurhuus et al. 2020; Mariani et al. 2021). In river ecosystems, downstream movement of eDNA has been extensively studied (Jane et al. 2015; Sansom & Sassoubre 2017; Stoeckle et al. 2017; Nukazawa et al. 2018; Fremier et al. 2019; Laporte et al. 2020), demonstrating that the maximum detection distance from the source in large rivers is around 60 km (Deiner & Altermatt 2014; Pont et al. 2018). Understanding the transport of eDNA in dynamic environments, such as rivers or marine environments, is a real challenge due to complex hydrodynamic processes compared to closed or semi-closed systems (Port et al. 2016; Shogren et al. 2017; Fremier et al. 2019). Significant biases associated with eDNA transport may lead to inaccurate biodiversity estimates and increase the risk of false positive inferences of species presence at a site (Barnes & Turner 2016; Darling et al. 2021). The resulting inaccurate observations of biodiversity could lead to mismanagement of marine environments (Roussel et al. 2015).

In this context, the objectives of the study were (1) to describe the Vertebrate and eukaryotic diversity in three connected ecosystems using eDNA along inshore-offshore gradients from river mouth to the open ocean, (2) to investigate the impact of the island on the distribution of species in marine ecosystems, and (3) to examine the role of rivers in exporting genetic material of terrestrial and freshwater species into the sea.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Sampling



*Fig. 1. Map of the study area around Reunion Island (Southwestern Indian Ocean) with location for marine samples collected with SBE25<sub>plus</sub> CTD and river samples.*

Between November 2020 and September 2022, four inshore-offshore transects were conducted around Reunion Island (**Fig. 1**). Each transect consisted of five stations located at 0.5 km, 1 km, 2 km, 5 km, and 10 km from the shore (**Fig. 1**) that were sampled 1 (southwest transect), 2 (eastern transect) and 3 times (west and northwest transects). Sea water samples were collected at each station using an SBE 25plus CTD rosette (Seabird Scientific). During each hydrological profile, one water sample was taken at the surface (< 5 m) and at the depth of maximum fluorescence (F<sub>max</sub>, ~100 m, Chandelier et al. submitted). During the same period of time, freshwater samples were collected at seven river mouths, mainly on the east coast of the island (**Fig. 1**). Water samples were preserved in specially designed plastic containers stored in cool boxes to limit DNA degradation. Less than 4 h after collection, each water sample was filtered using a cellulose filter (Millipore, 47 mm diameter and 0.45 µm pore size). Filters were then folded, covered with silica beads, and stored at -20°C in individual 2 mL screw-capped tubes. For marine samples, 4 L were filtered and 1 L for river samples, as the filter was rapidly

clogged with particulate organic matter. Between each filtration, filtration device was washed three times with 10% bleach, 70° alcohol and distilled water to remove all DNA fragments from the previous samples that could have deposited on the funnel wall. On six occasions, 4 L of commercial mineral water were processed similarly to field samples to produce blanks. These samples were used in bioinformatics analyses to remove ASVs that may have resulted from contamination during filtration. In total, 182 filtered samples, including 89 from the sea and 93 from the river were obtained for later laboratory analysis.

## 2.2. DNA extraction, amplification, and sequencing

Before extraction, the filters were halved. One of the two parts was cut into small pieces and used for extraction. DNA was extracted from the filters using the Qiagen PowerSoil DNA Isolation Kit. During each session, a DNA extraction “blank” was also created using only extraction buffer, in order to measure the extent of contamination associated with the extraction. A total of 6 extraction blanks were processed. DNA concentration of extracts was checked using a NanoDrop. The COI region (400 bp) was amplified with primers from Leray et al. (2013), targeting Eucaryotes [Euk\_CO1\_forward\_OK\_jgHCO2198 (5'-GGWACWRGWTGRACWITITAYCCYCC-3') and Euk\_CO1\_reverse\_OK\_mlCOIintF-XT (5'-TAIACYTCIGGRTGICCRARAAYCA-3')] and the V5 region of the 12S rRNA gene (100 bp) with primers 12SF1/R1 (Riaz et al. 2011) that are supposed to be more specific for Vertebrates [12SF1/R1-F (5'-ACTGGGATTAGATACCCC-3') and 12SF1/R1-R (5'-TAGAACAGGCTCCTCTAG-3')]. The extracted DNA was sent to the ADNiD platform (Montpellier, France) for PCR and sequencing, using the following thermocycle program: 40 × (94°C for 30 s + 60°C for 30 s) for 12SF1R1 primer (no elongation step at 72°C to avoid A-artefact) and 30 × (94°C for 30 s + 46°C for 30 s + 72°C for 40 s) for COI primer. The PCR products obtained were sequenced using an Illumina MiSeq platform (Illumina, San Diego, CA).

## 2.3. Bioinformatic

Raw data were analysed using the SAMBA V4 workflow (<https://gitlab.ifremer.fr/bioinfo/workflows/samba>), a standardised and automated metabarcoding analysis tool developed by the Ifremer Bioinformatics Department (SeBiMER). SAMBA was developed using the NextFlow workflow manager (Di Tommaso et al. 2017) and consists of three main parts: data integrity control, bioinformatics processes and statistical analyses. The workflow uses QIIME 2 (Boyle et al. 2019) and DADA2 (Divisive Amplicon

Denoising Algorithm, Callahan et al. 2016). The integrity of the raw data was first checked. Then, bioinformatic process was realised with DADA2: (1) sequencing primers were trimmed from reads, (2) bad quality reads were filtered, (3) sequencing errors were corrected, (4) paired reads were overlapped, (5) Amplicon Sequence Variants (ASVs) were inferred, and (6) chimeras were removed. To counterbalance the known overestimation of diversity generated by DADA2, a complementary ASV clustering step was performed using dbOTU3 (Olesen et al. 2017). dbOTU3 follows three steps: (1) identification of phylogenetically close ASVs, (2) investigation of the distribution of the phylogenetically close ASVs, and (3) analysis of the abundance of the phylogenetically close ASVs. The generated ASVs were then taxonomically assigned using a naive Bayesian method against the NCBI 12S database and COI MIDORI database.

#### **2.4. Data analyses**

Data were analysed using R software (R Core Team, 2023). The classification of coastal and offshore waters was based on the findings of Chandelier et al. (in revision), with a limit between 2 and 5 km depending on the transects. All diversity analyses were performed using the phyloseq R object generated by the SAMBA workflow. All ASVs that discontinued affiliation before the family rank were removed from the datasets for both primers. The UpSetR graph, which is like a Venn diagram (Conway et al. 2017), was used to identify unique and overlapping ASVs in the three ecosystems. The ggplot2 package was used to generate pie and bar plots. The assignment of a ASV to a habitat was determined using information from the IUCN Red List (<https://www.iucnredlist.org>), Fishbase (<https://www.iucnredlist.org>), WoRMS (<https://www.marinespecies.org>), and the Muséum national d'histoire naturelle de Paris (<https://inpn.mnhn.fr/accueil/recherche-de-donnees/especes/>) whenever possible. For the 12S marker, species were assigned to one of the seven following ecological categories: Terrestrial, Freshwater, Fresh & Marine Water, Marine, Marine Neritic, Marine Neritic & Oceanic, and Marine Oceanic. As part of the beta diversity analysis, a hierarchical ascending classification analysis was used to carry out an interspecific comparison of the samples. Ward's hierarchical cluster analysis (Ward & Hook 1963) was used to separate the clusters. The 'stats' package with the 'hclust' function and the 'ward.D2' method' were used for classification.



### 3. Results

Samples taken at the surface and at the depth of maximum of fluorescence showed no significant difference of diversity structuring for the two primers (12S, Permanova,  $F_{1,89} = 0.78$ ,  $p = 0.9$  and COI, Permanova,  $F_{1,89} = 2.9$ ,  $p = 0.06$ ). Therefore, surface and Fmax samples were analyzed together in all following analyses.

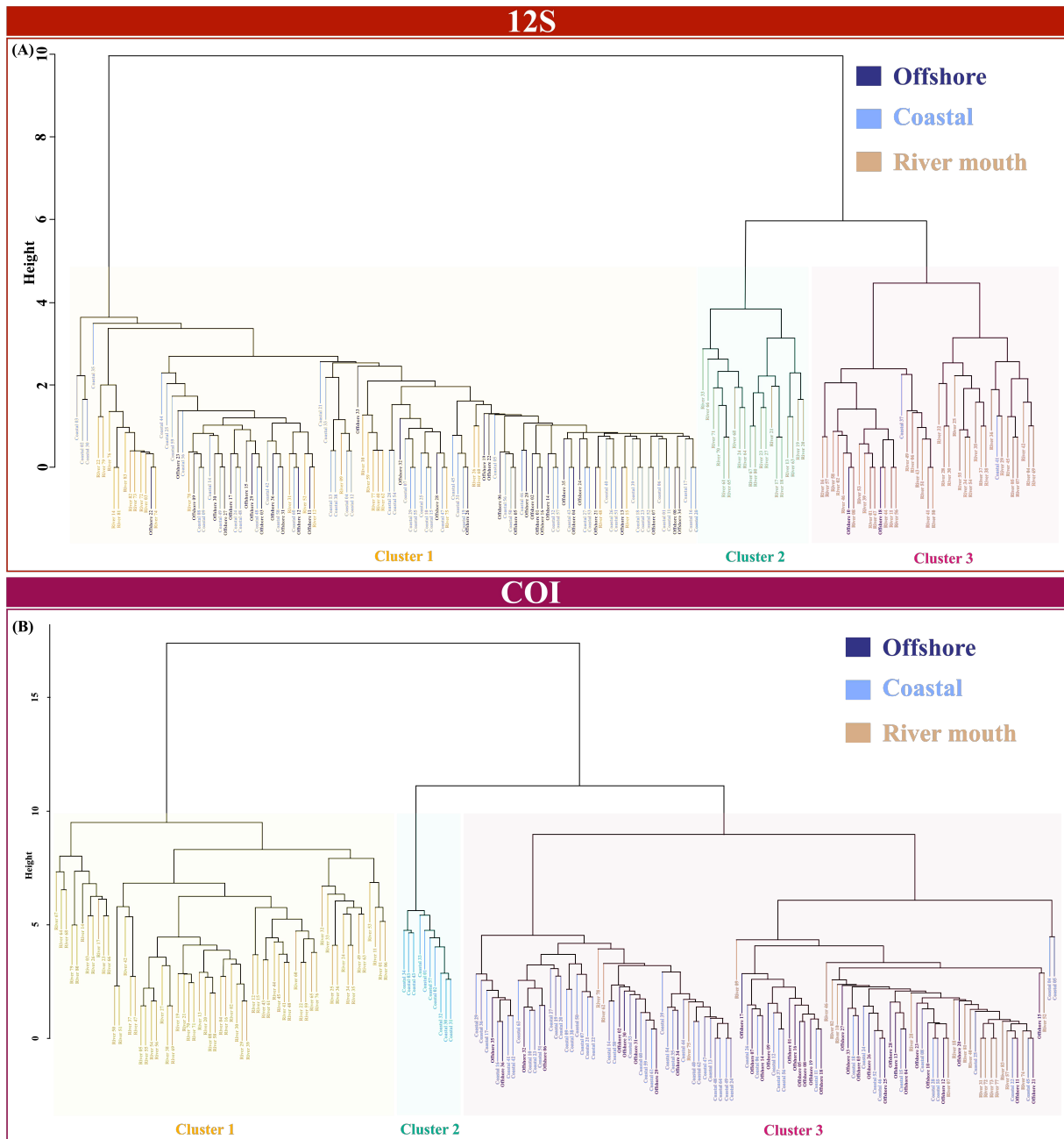


Fig. 2. Cluster analyses of all samples for 12S region (A) and COI region (B).

### ***3.1. General description of the diversity in the different ecosystems***

#### ***12S***

We detected 6 different classes with the 12S primers: Actinopterygii, Mammalia, Aves, Amphibia, Chondrichthyes and Reptilia. Cluster analysis of all samples showed a grouping into three distinct clusters (**Fig. 2A**). Cluster 1 consisted mainly of samples from the two marine habitats, while clusters 2 and 3 consisted almost exclusively of river samples (**Fig. 2A**). All classes were detected in all habitats. Actinopterygii accounted for at least 75% of the reads detected in the three aquatic ecosystems (**Fig. 3A**), with all other classes detected in lower proportion. Amphibia were mainly found in rivers, while Chondrichthyes represented only 0.1% of the relative abundance in this habitat.

#### ***COI***

Cluster analysis revealed that the samples could be classified into three distinct clusters (**Fig. 2B**). Cluster 1 comprised solely of river samples, while clusters 2 and 3 were predominantly composed of samples from marine ecosystems. Cluster 2 exclusively consisted of coastal samples, whereas Cluster 3 was a mixture of coastal and offshore samples (**Fig. 2B**). The diversity of eukaryotes was classified into 32 phyla, three of which were very abundant: Unknown Eukaryota, Arthropoda and Ascomycota (**Fig. 3B**). Bacillariophyta was present in all three habitats, while Chlorophyta were mainly detected in the marine environment, and Oomycota mainly in rivers.

### ***3.2. Diversity of vertebrate among habitats***

The COI sequences contained several sequences that could only be assigned to phylum or order. Therefore, we used only the 12S sequences for the rest of the analyses, keeping only sequences that were identified at least at the family level. The diversity of Vertebrates between the three habitats showed significant differences (Permanova,  $F_{2, 182} = 5.08$ ,  $p < 0.05$ ). We identified a total of 107 Vertebrate families from 182 samples (**Fig. 4A**). Of these, 64 families were found in rivers, 25 of which were exclusive to this habitat. In coastal waters, 73 families were detected, 26 of which were exclusive to this habitat. In offshore waters, 40 families were detected, 7 of which were exclusive to this habitat (**Fig. 4A**). Overall, 21 families were common to the three studied habitats, among which were the Gobiidae, Cichlidae, and Carangidae. Sixteen families were detected in both rivers and coastal ecosystems, such as Anguillidae and Eleotridae. Salmonidae and Gekkonidae were found exclusively in rivers and offshore ecosystems. Finally, 10 families were detected exclusively in marine ecosystems.

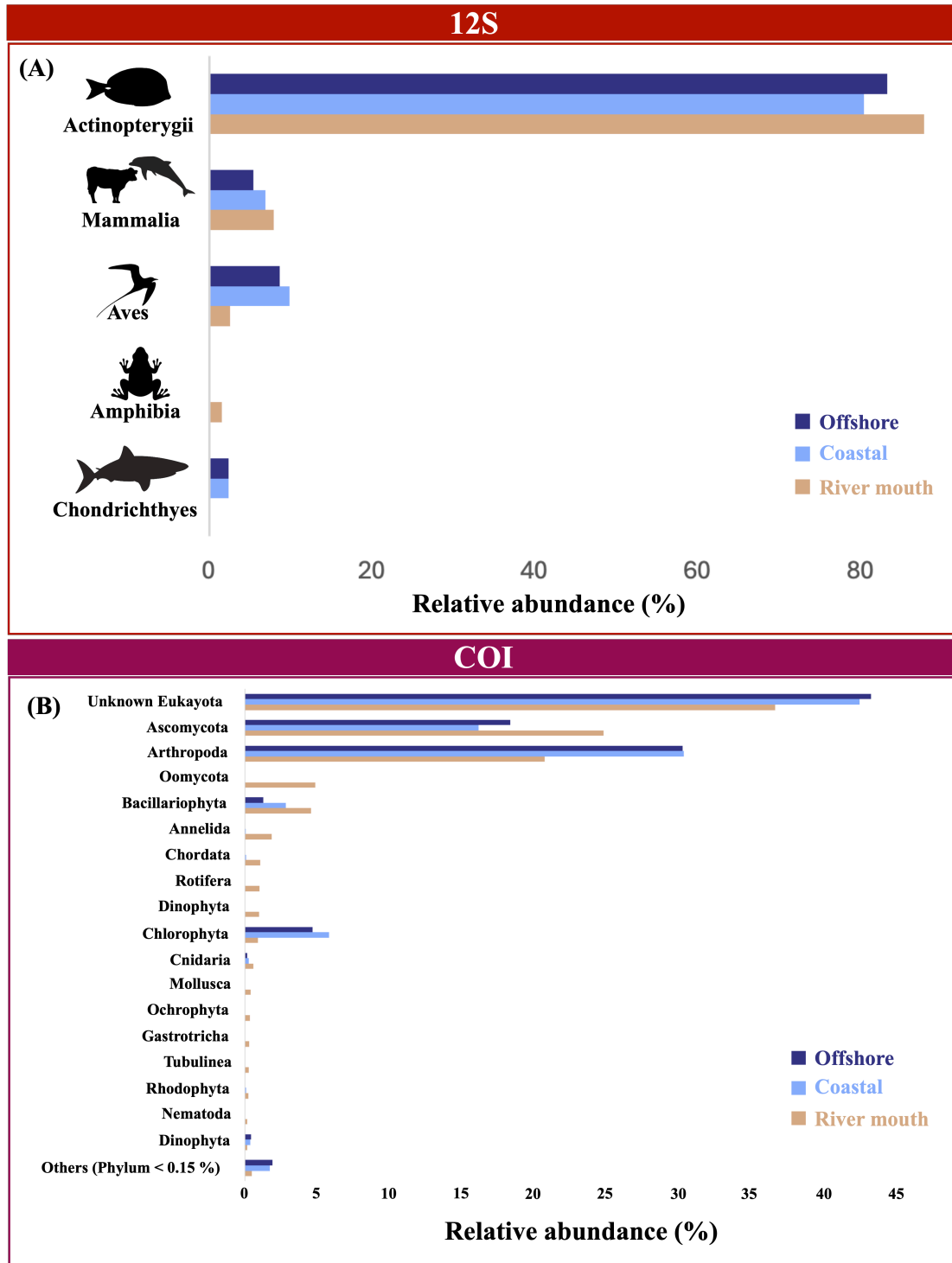
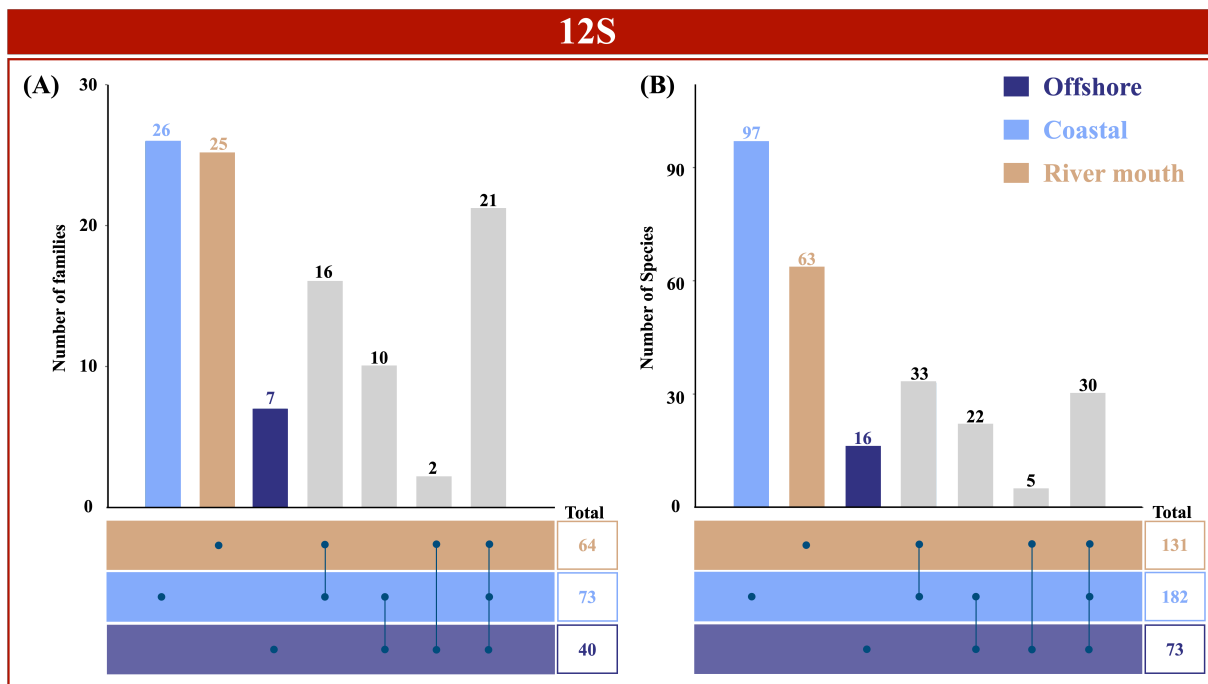


Fig. 3. Relative abundance of detection by class of Vertebrates for 12S (A) and phylum for COI (B).

The composition and structure of the river diversity differed significantly from those of the two marine habitats (all  $p < 0.05$ ). Rivers were dominated by Gobiidae (34.6%), Eleotridae (16.5%), Cichlidae (9.6%) and Anguillidae (7%, **Fig. 5A**). These family were mostly associated with species living in freshwater ecosystems (12.4%) or diadromous (70%, **Fig. 5B**). The highest abundance of terrestrial organisms was also detected in rivers (7%, **Fig. 5B**), mostly Muridae (5.6%). No significant difference in diversity was observed between coastal and offshore habitats ( $p = 0.08$ ). In coastal habitats, some families, such as Acanthuridae (13.2%), Gobiidae (8.7%), Scombridae (13.2%) Labridae (6.4%) and Delphinidae (5.4%) were found in high relative abundance (**Fig. 5A**). Offshore habitats were dominated by Xiphiidae (19.1%), Acanthuridae (16.1%), and Labridae (16%). Coastal and offshore habitats harboured mainly families associated with marine waters (86.1% and 92.7% respectively, **Fig. 5B**).

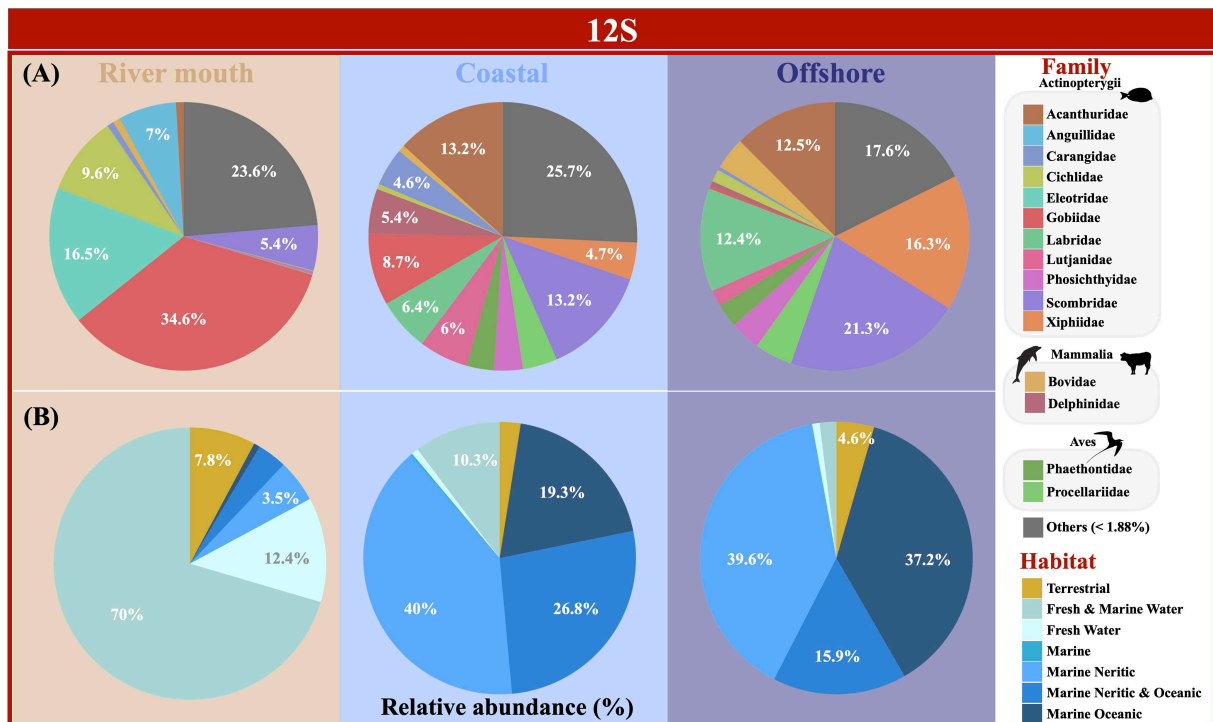


**Fig.4.** (A) Number of families specific (colors) to or common (grey) to different ecosystems, (B) number of species specific (colors) to or common (grey) to different ecosystems.

### 3.3. Biodiversity structure by geographical sectors and distance from the coast

The vertebrate diversity differed significantly among geographical sectors (Permanova,  $F_{3, 182} = 2.1$ ,  $p < 0.05$ ), especially between samples collected upstream (east) and downstream the island (west north, and south) ( $p < 0.01$ ). Differences in vertebrate diversity composition were also found as a function of distance from the coast upstream (Permanova,  $F_{5, 83} = 2.23$ ,  $p < 0.001$ ). Samples taken from rivers, which were predominantly composed of Gobidae (30.2%),

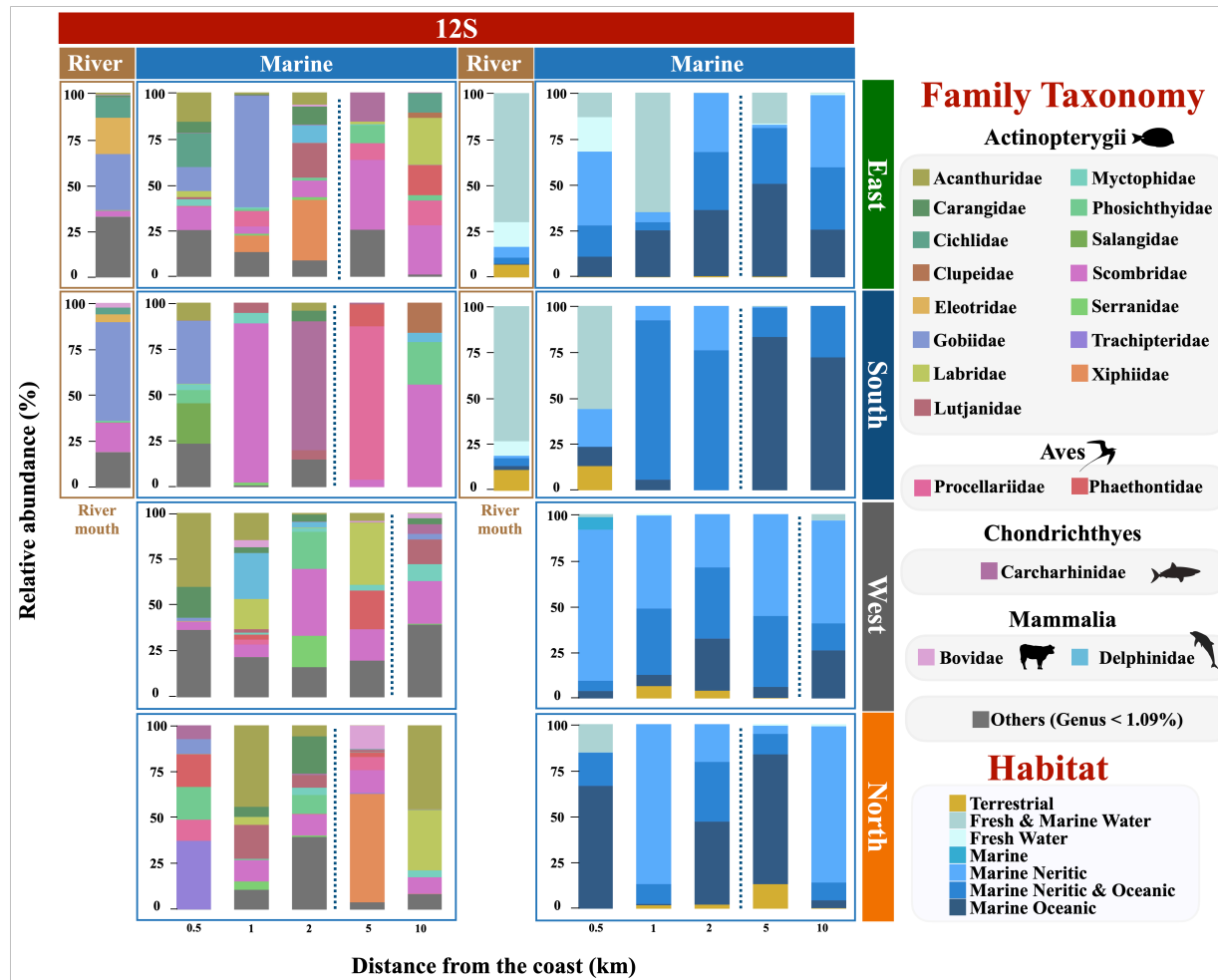
Eleotridae (19.6%), and Ciclidae (11%), showed significant differences from all seawater samples ( $p < 0.05$ ). Along the transect, the diversity of stations located 0.5 km and 1 km from the coast is mainly composed of families associated with freshwater environments (Cichlidae), seawater (Acanthuridae), and both freshwater and marine ecosystems (Gobiidae, **Fig. 6**). Overall, upstream the island, two opposite inshore-offshore gradients in the detection of the families associated with oceanic waters and freshwater with the distance from the coast (**Fig. 6**): Inshore and offshore freshwater oceanic families were pmore abundant in the west and north sectors, respectively. It is worth noting that traces of families associated with freshwater were detected up to the farthest offshore station (10 km, **Fig. 6**). No significant differences in the diversity downstream as a function of distance from the coast were detected (Permanova,  $F_{4, 31} = 1.04, p = 0.27$ ), though neritic families decreased with distance from the coast (**Fig. 5**). Family diversity associated with neritic habitats was detected even at 10 km from the coast (**Fig. 5**). The southern sector seemed to show a clear difference in diversity between coastal and offshore habitats (**Fig. 5**). No pattern was observed in the northern sector (**Fig. 5**).



**Fig.5.** Relative abundance of Vertebrates (A) per family and (B) per habitat found for 12S region.

### 3.4. Specific diversity

A total of 266 different vertebrate species were identified in all samples (**Appendix 1**), including 222 species of bony fishes, 19 species of birds, 16 species of mammals, 4 species of cartilaginous fishes, 2 species of marine turtles and amphibians, and one species of lizard (**Appendix 1**). In rivers, 131 species were recorded, of which 63 were exclusively found in this environment. In coastal ecosystems, 182 species were recorded, 97 of which were exclusive to this environment. Finally, 73 species were detected in offshore ecosystems, 16 of which were exclusive to this environment. Finally, river and coastal ecosystems shared the most species (33), followed by coastal and offshore ecosystems (22). The IUCN statuses associated with the detected species are shown in **Appendix 1**. The IUCN status of more than half the species detected in Reunion Island has not been assessed (56.6%, **Appendix 1**). Additionally, only 3.9% of the detected species are considered threatened



*Fig.6. Relative abundance of Vertebrata families (A) and habitats (B) according to the distance from the coast (x-axis) and geographical sector (at the right of the graphs) for 12S region. The dotted line represents the distance delimiting coastal and offshore ecosystems around Reunion Island : distance threshold delimiting according to Chandelier et al. in revision.*

## 4. Discussion

### 4.1. eDNA limits

In this study, analysis of water samples using the COI primers showed a very low assignment rate. Indeed, 78% of detected reads could not be assigned to the family level, which is much higher than in other studies that also use water samples (*e.g.* 58.2%, Bakker et al. 2019). These sequences were mainly assigned to unknown Eukaryota, unknown Arthropoda or unknown Ascomycota. This indicates that the sampled communities contain a significant amount of microeukaryotic diversity not yet described or absent from COI reference databases (Bakker et al. 2019). Successful taxonomic identification in eDNA-based research relies on the taxonomic coverage of reference databases. Despite their great diversity, tropical ecosystems remain poorly sampled (Collins et al. 2018), and this is particularly true for the Indian Ocean, which is one of the least studied oceans (Hood et al. 2009). Reference sequence databases for this ocean are less abundant than for other oceans, which could introduce bias into the analyses (Belle et al. 2019; Weigand et al. 2019). Consequently, it is very likely that the species richness was mis- or underestimated in this study and could increase significantly as databases improve (Bakker et al. 2019). For the 12S primers, the assignment rate was higher, but some reads were associated to species that are not known to occur in Reunion Island aquatic ecosystems (**Appendix 1**), highlighting the need to improve the development of local databases of reference with local specimens thoroughly identified and barcoded.

### 4.2. Description of the biodiversity detected by the 12S marker

For the 12S marker, over 75% of the identified taxa were associated with the class Actinopterygii, which is similar to other studies using these primers (Collins et al. 2019; Burrian et al. 2023; Min et al. 2023). The proportions of other vertebrates (mammals, birds, reptiles, and amphibians) were often lower, as found by Zhang et al. (2019). Then 266 taxa were identified up to the species, of which 222 were associated with bony fish species (Actynopterygii), which is only a small fraction of the 1143 fish species identified in Reunion Island (Wickel et al. 2020). However, our objective was not to provide an exhaustive description of fish diversity, but rather to capture the distribution of species in the main sectors of the island in relation with the distribution of the main rivers and the island mass effect. Detected fish species included 179 species already documented locally (Wickel et al. 2020; Muséum national d'Histoire naturelle: <https://inpn.mnhn.fr/accueil/a-propos-inpn>) and 33 species identified as exotic or undocumented in or around Reunion Island waters. These results can be explained by incomplete reference databases for local species, suggesting that sampling efforts



are needed to improve the knowledge on the fish biodiversity of the region. Several species that were not documented in Reunion Island were identified in nearby areas, such as the seamount Mount La Perouse (19°43'S, 54°10'E). For instance, 13 out of the 18 species of Myctophidae that were detected were not included in the list of species found around Reunion Island but were described on the La Perouse seamount (Cherel et al. 2020). Four species of Chondrichthyes were identified in our study, the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) and the bull shark (*Carcharhinus leucas*) had already been detected by Mariani et al. (2021), in contrast to the rough-skinned dogfish (*Centroscyrmnus owstonii*) and the pink whipray (*Pateobatis fai*). However, these species have already been observed in Reunion Island (Jaquemet et al. 2023). Similarly, the 6 marine mammal species detected have been previously documented in Reunion Island (Dulau-Druot et al. 2008). Our results showed the presence of terrestrial mammals associated with human activity, such as *Bos taurus* or *Gallus gallus* (see **Appendix. 1** for all the list), even at offshore stations. Although these species represented a low percentage of reads, this reveals the export of terrestrial material into the ocean, including of alien species, and highlights the global impact of human activities on the world ocean (Halpern et al. 2008).

#### **4.3. The role of rivers in the export of genetic material from terrestrial and freshwater species to the sea.**

Rivers connect the land to the ocean and transport natural and anthropogenic materials, including DNA (Deiner & Altermatt 2014). Upstream the island in the east sector, there was a clear inshore-offshore gradient, with an increase in oceanic taxa and a decrease in taxa associated with coastal and freshwater ecosystems as one moves further to the coast. Diadromous gobies are abundant in Reunion Island (Lagarde et al. 2017). These species have a unique life cycle: adults breed in rivers and larvae passively drift to the sea immediately after hatching (Teichert et al. 2012). Our results indicate a strong presence of diadromous gobies in all studied habitats in the east sector, in front of the main rivers. While eDNA is a technique that allows efficient ecosystem monitoring (Goldberg et al. 2016; Deiner et al. 2018; Zhu & Iwasaki 2023), it does not provide information on the physiology or life cycle of species (Barnes & Turner 2016; Goldberg et al. 2016; Hering et al. 2018). As a result, it is difficult to determine whether the presence of diadromous species in the marine environment is due to the transport of their DNA from rivers to marine ecosystems, their life cycle, or a combination of both. However, salinity data collected during the same sampling campaign indicated that the east sector had low surface salinity values up to 10 km offshore, highlighting the presence of freshwater in surface waters (Chandelier et al. in revision). This suggests that at least some of

the genetic material detected offshore may have been transported from rivers to the open sea. Considering the size of the rivers locally, export of genetic material by rivers to 10 km is in agreement with a maximum export of 60 km for larger rivers (Deiner & Altermatt 2014; Pont et al. 2018). Alternatively, the presence of freshwater at 10 km offshore may act as a signal for the larvae to orientate and find the river mouths where they recruit. The significant detection of organisms using both freshwater and marine ecosystems, combined with possible DNA transport (Deiner & Altermatt 2014; Pont et al. 2018), demonstrates significant connectivity between freshwater and marine ecosystems upstream the island up to 10 km at least (sampling limit herein). Previous studies have shown that connectivity between different aquatic ecosystems is critical for nutrient and energy flows that enable the functioning and resilience of these ecosystems (Lundberg & Moberg 2003; Mattocks et al. 2017).

#### **4.4. Reef flushing**

The results suggest that the diversity of the western sector, i.e. downstream the island, is primarily associated with taxa that exploit neritic habitats. This finding is consistent with the fact that coral reefs are located along the west coast (Chabanet et al. 2000). Despite their small size, coral reefs have a significant impact on biodiversity composition up to a distance of 10 km from the coast. A gradient in the presence of taxa associated with neritic habitats has been observed as a function of distance from the coast. Reef species are generally associated with a territory and rarely move offshore, except during the larval stage (Sale 2013). Two of the three transects in the western sector were conducted in summer; which has been shown to be the most important season for larval recruitment (Robertson 1990; Letourneur 1996). The presence of these organisms 10 km from the coast suggests the transportation of genetic material or larvae from the coast to the open sea (Simpson et al. 2014). It is hypothesized that the genetic material of these species found offshore is due to reef flushing, which exports water containing genetic material from the reef to offshore areas (Gove et al. 2016).

#### **4.5. Revisiting the Island Mass effect (IME)**

The island mass effect describes well the higher primary and secondary productivity on the leeward side due to turbulent mixing and advection created by eddies in the wake of the islands (De Falco et al. 2022). However, the IME on tertiary productivity remains rather unknown or is described as isotropic around oceanic islands (Gove et al. 2016). However, studies have shown a structuring of fish diversity as a function of island mass effect and proposed a new conceptual distribution with an asymmetric response of fish distribution (Bakun

2006; Salvetat et al. 2022). Our study also showed an asymmetrical distribution upstream and downstream the island, linked to the local water circulation, the presence of major rivers and the main coral distribution along the coast. Therefore we suggest that the IME does not only lead to increase in primary productivity through physical processes on the leeward side of islands, but also determines fish distribution by shaping habitats.

## 5. Conclusion

This study used environmental DNA to describe the composition of vertebrate and eukaryotic biodiversity in three connected aquatic ecosystems (river mouth, coast and offshore) in Reunion Island in link with Island Mass Effect. The study revealed connectivity between terrestrial, freshwater, and marine ecosystems, particularly upstream the island, in the east region. The results revealed differences in the composition and diversity of organisms among ecosystems, but also according to their position in relation to the main current. Overall, the highest diversity was in coastal habitats with the highest percentage of shared species with the two other ecosystems, which makes sense as they are at the interface between rivers and offshore ecosystems. Despite the prevalence of agriculture, high rainfall and large rivers in the area, few taxa associated with agriculture were found in marine ecosystems, showing the limitations of our study in detecting anthropogenic impact on marine ecosystems. Finally, a total of 266 vertebrate species, mainly bony fish, were recorded. Local IUCN status indicates a lack of knowledge about most of these species on Reunion Island. Environmental DNA could improve monitoring of various taxa. To improve biomonitoring of aquatic biodiversity and assess ecosystem health locally, it would be useful to carry out sampling campaigns to complete reference databases, focusing on sequencing the least studied taxa. This will provide valuable knowledge for the biodiversity management and policy decisions.

**Acknowledgment :** We gratefully thank to C. Graziano, A. Che, E. Toussain and V. Lauferon for their assistance in the field and the laboratory work. This project was financially supported by the Fédération de Recherche OMNCG of Reunion Island University (Iloa-Run project). GC benefited from a PhD bursary of the doctorate school “Sciences, Technologies, Santé” of Reunion Island University.

## 6. References

- Bakker, J., Wangensteen, O.S., Baillie, C., Buddo, D., Chapman, D.D., Gallagher, A.J., Guttridge, T.L., Hertler, H., Mariani, S., 2019. Biodiversity assessment of tropical shelf eukaryotic communities via pelagic eDNA metabarcoding. *Ecology and Evolution* 9, 14341–14355. <https://doi.org/10.1002/ece3.5871>
- Bakun, A., 2006. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Sci. Mar.* 70, 105–122. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70s2105>
- Barnes, M.A., Turner, C.R., 2016. The ecology of environmental DNA and implications for conservation genetics. *Conserv Genet* 17, 1–17. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0775-4>
- Bista, I., Carvalho, G.R., Walsh, K., Seymour, M., Hajibabaei, M., Lallias, D., Christmas, M., Creer, S., 2017. Annual time-series analysis of aqueous eDNA reveals ecologically relevant dynamics of lake ecosystem biodiversity. *Nat Commun* 8, 14087. <https://doi.org/10.1038/ncomms14087>
- Bolyen, E., Rideout, J.R., Dillon, M.R., Bokulich, N.A., Abnet, C.C., Al-Ghalith, G.A., Alexander, H., Alm, E.J., Arumugam, M., Asnicar, F., Bai, Y., Bisanz, J.E., Bittinger, K., Brejnrod, A., Brislawn, C.J., Brown, C.T., Callahan, B.J., Caraballo-Rodríguez, A.M., Chase, J., Cope, E.K., Da Silva, R., Diener, C., Dorrestein, P.C., Douglas, G.M., Durall, D.M., Duvallet, C., Edwardson, C.F., Ernst, M., Estaki, M., Fouquier, J., Gauglitz, J.M., Gibbons, S.M., Gibson, D.L., Gonzalez, A., Gorlick, K., Guo, J., Hillmann, B., Holmes, S., Holste, H., Huttenhower, C., Huttley, G.A., Janssen, S., Jarmusch, A.K., Jiang, L., Kaehler, B.D., Kang, K.B., Keefe, C.R., Keim, P., Kelley, S.T., Knights, D., Koester, I., Kosciulek, T., Kreps, J., Langille, M.G.I., Lee, J., Ley, R., Liu, Y.-X., Loftfield, E., Lozupone, C., Maher, M., Marotz, C., Martin, B.D., McDonald, D., McIver, L.J., Melnik, A.V., Metcalf, J.L., Morgan, S.C., Morton, J.T., Naimey, A.T., Navas-Molina, J.A., Nothias, L.F., Orchanian, S.B., Pearson, T., Peoples, S.L., Petras, D., Preuss, M.L., Pruesse, E., Rasmussen, L.B., Rivers, A., Robeson, M.S., Rosenthal, P., Segata, N., Shaffer, M., Shiffer, A., Sinha, R., Song, S.J., Spear, J.R., Swafford, A.D., Thompson, L.R., Torres, P.J., Trinh, P., Tripathi, A., Turnbaugh, P.J., Ul-Hasan, S., Van Der Hooft, J.J.J., Vargas, F., Vázquez-Baeza, Y., Vogtmann, E., Von Hippel, M., Walters, W., Wan, Y., Wang, M., Warren, J., Weber, K.C., Williamson, C.H.D., Willis, A.D., Xu, Z.Z., Zaneveld, J.R., Zhang, Y., Zhu, Q., Knight, R., Caporaso, J.G., 2019. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2. *Nat Biotechnol* 37, 852–857. <https://doi.org/10.1038/s41587-019-0209-9>
- Boussarie, G., Bakker, J., Wangensteen, O.S., Mariani, S., Bonnin, L., Juhel, J.-B., Kiszka, J.J., Kulbicki, M., Manel, S., Robbins, W.D., Vigliola, L., Mouillot, D., 2018. Environmental DNA illuminates the dark diversity of sharks. *Sci. Adv.* 4, eaap9661. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aap9661>
- Burian, A., Bruce, K., Toveia, E., Bakker, J., Balcells, L., Bennett, R., Chordekar, S., Costa, H.M., Crampton-Platt, A., De Boer, H., Ross-Gillespie, V., De Sacramento, A., Sidat, N., Simbine, L., Ready, J., Tang, C., Mauvisseau, Q., 2023. Merging two eDNA metabarcoding approaches and citizen-science-based sampling to facilitate fish

- community monitoring along vast Sub-Saharan coastlines. *Molecular Ecology Resources* 23, 1641–1655. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13839>
- Callahan, B.J., McMurdie, P.J., Rosen, M.J., Han, A.W., Johnson, A.J.A., Holmes, S.P., 2016. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nat Methods* 13, 581–583. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3869>
- Chabanet, P., Bigot, L., Naim, O., Garnier, R., Tessier, E., Moyne-Picard, M., 2002. Coral reef monitoring at Reunion island (Western Indian Ocean) using the GCRMN method. In *Proceedings of the Ninth International Coral Reef Symposium, Bali, 2*, 873–878.
- Chandelier, G., Kiszka, J.J., Dulau-Drouot, V., Jean, C., Poirout, T., Estrade, V., Barret, M., Fayan, J., Jaquemet, S., 2023. Isotopic niche partitioning of co-occurring large marine vertebrates around an Indian ocean tropical oceanic island. *Marine Environmental Research* 183, 105835. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105835>
- Chandelier, G., Laxenaire, R., Blasco, T., Marsan, S., Montanes, M., Magalon, H., Jaquemet, S., In revision. Hydrologic characteristics and nearshore-offshore trends in stable isotope ratios of Particulate Organic Matter around an oceanic island of the subtropical gyre of the Indian Ocean: Contribution to the study of the Island Mass Effect (IME). *Journal of Marine Systems*.
- Cherel, Y., Romanov, E.V., Annasawmy, P., Thibault, D., Ménard, F., 2020. Micronektonic fish species over three seamounts in the southwestern Indian Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 176, 104777. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104777>
- Cloern, J.E., 2007. Habitat Connectivity and Ecosystem Productivity: Implications from a Simple Model. *The American Naturalist* 169, E21–E33. <https://doi.org/10.1086/510258>
- Collins, R.A., Bakker, J., Wangensteen, O.S., Soto, A.Z., Corrigan, L., Sims, D.W., Genner, M.J., Mariani, S., 2019. Non-specific amplification compromises environmental DNA metabarcoding with COI. *Methods Ecol Evol* 10, 1985–2001. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13276>
- Conway, J.R., Lex, A., Gehlenborg, N., 2017. UpSetR: an R package for the visualization of intersecting sets and their properties. *Bioinformatics* 33, 2938–2940.
- De Falco, C., Desbiolles, F., Bracco, A., Pasquero, C., 2022. Island Mass Effect: A Review of Oceanic Physical Processes. *Front. Mar. Sci.* 9, 894860. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.894860>
- Deiner, K., Altermatt, F., 2014. Transport Distance of Invertebrate Environmental DNA in a Natural River. *PLOS ONE* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088786>
- Di Tommaso, P., Chatzou, M., Floden, E.W., Barja, P.P., Palumbo, E., Notredame, C., 2017. Nextflow enables reproducible computational workflows. *Nature Biotechnology* 35, 316–319. <https://doi.org/10.1038/nbt.3820>
- Dias, B.S., Frisk, M.G., Jordaan, A., 2019. Opening the tap: Increased riverine connectivity

- strengthens marine food web pathways. *PLoS ONE* 14, e0217008. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217008>
- Dias, M.S., Oberdorff, T., Hugueny, B., Leprieur, F., Jézéquel, C., Cornu, J.-F., Brosse, S., Grenouillet, G., Tedesco, P.A., 2014. Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters* 17, 1130–1140. <https://doi.org/10.1111/ele.12319>
- Djurhuus, A., Closek, C.J., Kelly, R.P., Pitz, K.J., Michisaki, R.P., Starks, H.A., Walz, K.R., Andruszkiewicz, E.A., Olesin, E., Hubbard, K., Montes, E., Otis, D., Muller-Karger, F.E., Chavez, F.P., Boehm, A.B., Breitbart, M., 2020. Environmental DNA reveals seasonal shifts and potential interactions in a marine community. *Nat Commun* 11, 254. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-14105-1>
- Doty, M.S., Oguri, M., 1956. The Island Mass Effect. *ICES Journal of Marine Science* 22, 33–37. <https://doi.org/10.1093/icesjms/22.1.33>
- Dulau-Drouot, V., Boucaud, V., Rota, B., 2008. Cetacean diversity off La Réunion Island (France). *J. Mar. Biol. Ass.* 88, 1263–1272. <https://doi.org/10.1017/S0025315408001069>
- Ficetola, G.F., Miaud, C., Pompanon, F., Taberlet, P., 2008. Species detection using environmental DNA from water samples. *Biology Letters* 4, 423–425. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0118>
- Ficetola, G.F., Taberlet, P., 2023. Towards exhaustive community ecology via DNA metabarcoding. *Molecular Ecology* 32, 6320–6329. <https://doi.org/10.1111/mec.16881>
- Fremier, A.K., Strickler, K.M., Parzych, J., Powers, S., Goldberg, C.S., 2019. Stream Transport and Retention of Environmental DNA Pulse Releases in Relation to Hydrogeomorphic Scaling Factors. *Environ. Sci. Technol.* 53, 6640–6649. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b06829>
- Fukumoto, S., Ushimaru, A., Minamoto, T., 2015. A basin-scale application of environmental DNA assessment for rare endemic species and closely related exotic species in rivers: a case study of giant salamanders in Japan. *Journal of Applied Ecology* 52, 358–365. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12392>
- Goldberg, C.S., Turner, C.R., Deiner, K., Klymus, K.E., Thomsen, P.F., Murphy, M.A., Spear, S.F., McKee, A., Oyler-McCance, S.J., Cornman, R.S., Laramie, M.B., Mahon, A.R., Lance, R.F., Pilliod, D.S., Strickler, K.M., Waits, L.P., Fremier, A.K., Takahara, T., Herder, J.E., Taberlet, P., 2016. Critical considerations for the application of environmental DNA methods to detect aquatic species. *Methods Ecol Evol* 7, 1299–1307. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12595>
- Gove, J.M., McManus, M.A., Neuheimer, A.B., Polovina, J.J., Drazen, J.C., Smith, C.R., Merrifield, M.A., Friedlander, A.M., Ehses, J.S., Young, C.W., Dillon, A.K., Williams, G.J., 2016. Near-island biological hotspots in barren ocean basins. *Nat Commun* 7, 10581. <https://doi.org/10.1038/ncomms10581>

- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* 319, 948–952. <https://doi.org/10.1126/science.1149345>
- Hering, D., Borja, A., Jones, J.I., Pont, D., Boets, P., Bouchez, A., Bruce, K., Drakare, S., Hänfling, B., Kahlert, M., Leese, F., Meissner, K., Mergen, P., Reyjol, Y., Segurado, P., Vogler, A., Kelly, M., 2018. Implementation options for DNA-based identification into ecological status assessment under the European Water Framework Directive. *Water Research* 138, 192–205. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2018.03.003>
- Hood, R.R., Wiggert, J.D., Naqvi, S.W.A., 2009. Indian Ocean research: Opportunities and challenges, in: Wiggert, J.D., Hood, R.R., Naqvi, S.W.A., Brink, K.H., Smith, S.L. (Eds.), *Geophysical Monograph Series*. American Geophysical Union, Washington, D. C., pp. 409–429. <https://doi.org/10.1029/2008GM000714>
- Jane, S.F., Wilcox, T.M., McKelvey, K.S., Young, M.K., Schwartz, M.K., Lowe, W.H., Letcher, B.H., Whiteley, A.R., 2015. Distance, flow and PCR inhibition: eDNA dynamics in two headwater streams. *Molecular Ecology Resources* 15, 216–227. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12285>
- Jaquemet, S., Oury, N., Poirout, T., Gadenne, J., Magalon, H., Gauthier, A., 2023. Elasmobranch Diversity at Reunion Island (Western Indian Ocean) and Catches by Recreational Fishers and a Shark Control Program. *Diversity* 15, 768. <https://doi.org/10.3390/d15060768>
- Jeltsch, F., Bonte, D., Pe'er, G., Reineking, B., Leimgruber, P., Balkenhol, N., Schröder, B., Buchmann, C.M., Mueller, T., Blaum, N., Zurell, D., Böhning-Gaese, K., Wiegand, T., Eccard, J.A., Hofer, H., Reeg, J., Eggers, U., Bauer, S., 2013. Integrating movement ecology with biodiversity research - exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. *Movement Ecology* 1, 6. <https://doi.org/10.1186/2051-3933-1-6>
- Jena, B., Sahu, S., Avinash, K., Swain, D., 2013. Observation of oligotrophic gyre variability in the south Indian Ocean: Environmental forcing and biological response. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 80, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.06.002>
- Jo, T., Takao, K., Minamoto, T., 2022. Linking the state of environmental DNA to its application for biomonitoring and stock assessment: Targeting mitochondrial/nuclear genes, and different DNA fragment lengths and particle sizes. *Environmental DNA* 4, 271–283. <https://doi.org/10.1002/edn3.253>
- Kelly, R.P., Port, J.A., Yamahara, K.M., Crowder, L.B., 2014. Using Environmental DNA to Census Marine Fishes in a Large Mesocosm. *PLOS ONE* 9, e86175. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086175>
- Lagarde, R., Teichert, N., Grondin, H., Magalon, H., Pirog, A., Ponton, D., 2017. Temporal variability of larval drift of tropical amphidromous gobies along a watershed in Réunion

- Island. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 74, 948–957. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0101>
- Laporte, M., Bougas, B., Côté, G., Champoux, O., Paradis, Y., Morin, J., Bernatchez, L., 2020. Caged fish experiment and hydrodynamic bidimensional modeling highlight the importance to consider 2D dispersion in fluvial environmental DNA studies. *Environmental DNA* 2, 362–372. <https://doi.org/10.1002/edn3.88>
- Letourneur, Y., 1996. Dynamics of fish communities on Reunion fringing reefs, Indian Ocean. II. Patterns of temporal fluctuations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 195, 31–52. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00090-9](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00090-9)
- Longhurst, A.R., 1998. The Indian Ocean, in: *In Ecological Geography of the Sea*. p. 398.
- Louvat, P., Gayer, E., Gaillardet, J., 2014. Boron Behavior in the Rivers of Réunion Island, Inferred from Boron Isotope Ratios and Concentrations of Major and Trace Elements. *Procedia Earth and Planetary Science* 10, 231–237. <https://doi.org/10.1016/j.proeps.2014.08.029>
- Lundberg, J., Moberg, F., 2003. Mobile Link Organisms and Ecosystem Functioning: Implications for Ecosystem Resilience and Management. *Ecosystems* 6, 0087–0098. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0150-4>
- Mariani, S., Fernandez, C., Baillie, C., Magalon, H., Jaquemet, S., 2021. Shark and ray diversity, abundance and temporal variation around an Indian Ocean Island, inferred by eDNA metabarcoding. *Conservat Sci and Prac* 3, e407. <https://doi.org/10.1111/csp2.407>
- Mattocks, S., Hall, C.J., Jordaan, A., 2017. Damming, Lost Connectivity, and the Historical Role of Anadromous Fish in Freshwater Ecosystem Dynamics. *BioScience* 67, 713–728. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix069>
- McDougall, I., 1971. The geochronology and evolution of the young volcanic island of Reunion, Indian Ocean. *Geochimics et Cosmochimics Acta* 35, 261–288. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(71\)90037-8](https://doi.org/10.1016/0016-7037(71)90037-8)
- Min, X., Li, F., Zhang, X., Guo, F., Zhang, F., Zhang, Y., 2023. Choice of primer pairs and PCR polymerase affect the detection of fish eDNA. *Environ Sci Eur* 35, 103. <https://doi.org/10.1186/s12302-023-00812-6>
- Minamoto, T., Yamanaka, H., Takahara, T., Honjo, M.N., Kawabata, Z., 2012. Surveillance of fish species composition using environmental DNA. *Limnology* 13, 193–197. <https://doi.org/10.1007/s10201-011-0362-4>
- Nukazawa, K., Hamasuna, Y., Suzuki, Y., 2018. Simulating the Advection and Degradation of the Environmental DNA of Common Carp along a River. *Environ. Sci. Technol.* 52, 10562–10570. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b02293>
- Olesen, S.W., Duvallet, C., Alm, E.J., 2017. dbOTU3: A new implementation of distribution-based OTU calling. *PLOS ONE* 12, e0176335. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176335>



- Perkin, J.S., Gido, K.B., 2012. Fragmentation alters stream fish community structure in dendritic ecological networks. *Ecological Applications* 22, 2176–2187. <https://doi.org/10.1890/12-0318.1>
- Pont, D., Rocle, M., Valentini, A., Civade, R., Jean, P., Maire, A., Roset, N., Schabuss, M., Zornig, H., Dejean, T., 2018. Environmental DNA reveals quantitative patterns of fish biodiversity in large rivers despite its downstream transportation. *Sci Rep* 8, 10361. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28424-8>
- Port, J.A., O'Donnell, J.L., Romero-Maraccini, O.C., Leary, P.R., Litvin, S.Y., Nickols, K.J., Yamahara, K.M., Kelly, R.P., 2016. Assessing vertebrate biodiversity in a kelp forest ecosystem using environmental DNA. *Molecular Ecology* 25, 527–541. <https://doi.org/10.1111/mec.13481>
- Robertson, D.R., 1990. Differences in the seasonalities of spawning and recruitment of some small neotropical reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 144, 49–62. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(90\)90019-9](https://doi.org/10.1016/0022-0981(90)90019-9)
- Roussel, J., Paillisson, J., Tréguier, A., Petit, E., 2015. The downside of eDNA as a survey tool in water bodies. *Journal of Applied Ecology* 52, 823–826. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12428>
- Russell, J.C., Kueffer, C., 2019. Island Biodiversity in the Anthropocene. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 44, 31–60. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-101718-033245>
- Sahu, A., Kumar, N., Pal Singh, C., Singh, M., 2023. Environmental DNA (eDNA): Powerful technique for biodiversity conservation. *Journal for Nature Conservation* 71, 126325. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2022.126325>
- Sale, P.F., 2013. *The ecology of fishes on coral reefs.*, Elsevier.
- Salvetat, J., Bez, N., Habasque, J., Lebourges-Dhaussy, A., Lopes, C., Roudaut, G., Simier, M., Travassos, P., Vargas, G., Bertrand, A., 2022. Comprehensive spatial distribution of tropical fish assemblages from multifrequency acoustics and video fulfils the island mass effect framework. *Sci Rep* 12, 8787. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-12409-9>
- Sansom, B.J., Sassoubre, L.M., 2017. Environmental DNA (eDNA) Shedding and Decay Rates to Model Freshwater Mussel eDNA Transport in a River. *Environ. Sci. Technol.* 51, 14244–14253. <https://doi.org/10.1021/acs.est.7b05199>
- Shogren, A.J., Tank, J.L., Andruszkiewicz, E., Olds, B., Mahon, A.R., Jerde, C.L., Bolster, D., 2017. Controls on eDNA movement in streams: Transport, Retention, and Resuspension. *Sci Rep* 7, 5065. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-05223-1>
- Simpson, S.D., Harrison, H.B., Claereboudt, M.R., Planes, S., 2014. Long-Distance Dispersal via Ocean Currents Connects Omani Clownfish Populations throughout Entire Species Range. *PLoS ONE* 9, e107610. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107610>
- Stoeckle, B.C., Beggel, S., Cerwenka, A.F., Motivans, E., Kuehn, R., Geist, J., 2017. A systematic approach to evaluate the influence of environmental conditions on eDNA

- detection success in aquatic ecosystems. PLoS ONE 12, e0189119. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189119>
- Taberlet, P., Coissac, E., Pompanon, F., Brochmann, C., Willerslev, E., 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. *Molecular Ecology* 21, 2045–2050. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05470.x>
- Teichert, N., Richarson, M., Valade, P., Gaudin, P., 2012. Reproduction and marine life history of an endemic amphidromous gobiid fish of Reunion Island. *Aquat. Biol.* 15, 225–236. <https://doi.org/10.3354/ab00420>
- Tessier, E., Bigot, L., Cadet, C., Cauvin, B., Chabanet, P., Conand, C., Nicet, J.-B., Quod, J.-P., 2008. Les récifs coralliens de la Réunion en 2007 : état des lieux et réseau de suivi. *revec* 63, 85–102. <https://doi.org/10.3406/revec.2008.1400>
- Thomsen, P.F., Kielgast, J., Iversen, L.L., Møller, P.R., Rasmussen, M., Willerslev, E., 2012. Detection of a Diverse Marine Fish Fauna Using Environmental DNA from Seawater Samples. PLoS ONE 7, e41732. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041732>
- Tréguier, A., Paillisson, J., Dejean, T., Valentini, A., Schlaepfer, M.A., Roussel, J., 2014. Environmental DNA surveillance for invertebrate species: advantages and technical limitations to detect invasive crayfish *P. rocambarus clarkii* in freshwater ponds. *Journal of Applied Ecology* 51, 871–879. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12262>
- Ward, J.H., Hook, M.E., 1963. Application of an Hierarchical Grouping Procedure to a Problem of Grouping Profiles. *Educational and Psychological Measurement* 23, 69–81. <https://doi.org/10.1177/001316446302300107>
- Weltz, K., Lyle, J.M., Ovenden, J., Morgan, J.A.T., Moreno, D.A., Semmens, J.M., 2017. Application of environmental DNA to detect an endangered marine skate species in the wild. PLoS ONE 12, e0178124. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178124>
- Wickel, J., Fricke, R., Durville, P., Chabanet, P., Dumestre, L., Gadenne, J., Guyomard, D., Jaquemet, S., Mulochau, T., Pinault, M., Tessier, E., 2020. Updated checklist of the fish species of Reunion Island.
- Yamamoto, S., Masuda, R., Sato, Y., Sado, T., Araki, H., Kondoh, M., Minamoto, T., Miya, M., 2017. Environmental DNA metabarcoding reveals local fish communities in a species-rich coastal sea. *Sci Rep* 7, 40368. <https://doi.org/10.1038/srep40368>
- Zhang, S., Zhao, J., Yao, M., 2020. A comprehensive and comparative evaluation of primers for metabarcoding eDNA from fish. *Methods Ecol. Evol.* 11, 1609–1625. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13485>
- Zhu, T., Iwasaki, W., 2023. MultiBarcodeTools: Easy selection of optimal primers for eDNA multi-metabarcoding. *Environmental DNA* 5, 1793–1808. <https://doi.org/10.1002/edn3.499>

**Appendix 1:** List of Vertebrate species detected in all samples. The presence, IUCN status, and habitat in Reunion Island were determined using FishBase (<https://fishbase.mnhn.fr/search.php>), the website of the Muséum National d'Histoire Naturelle (<https://inpn.mnhn.fr/accueil/index>) and in the literature (Cherel et al. 2020; Wickel et al. 2020; Jaquemet et al. 2023).

Class	Order	Family	Species	River	Coastal	Offshore	Present on Reunion Island	Habitat used	Local IUCN statut	Global IUCN statut
Actinopterygii	Scombriformes	Scombridae	<i>Acanthocybium solandri</i>	X			X	Marine Neritic & Oceanic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Acanthurus blochii</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Acanthurus guttatus</i>	X	X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Acanthurus leucosternon</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Acanthurus mata</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Acanthurus nigricauda</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<b><i>Acanthurus nigrofuscus</i></b>	X	X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<b><i>Acanthurus thompsoni</i></b>	X	X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<b><i>Acanthurus triostegus</i></b>	X	X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Acanthurus xanthopterus</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Mugiliformes	Mugilidae	<i>Agonostomus catalai</i>	X			X*	Fresh & Marine Water		DD
Actinopterygii	Perciformes	Ambassidae	<i>Ambassis ambassis</i>	X			X	Fresh & Marine Water	DD	LC
Actinopterygii	Perciformes	Ambassidae	<i>Ambassis gymnocephalus</i>	X			X	Fresh & Marine Water	NE	LC
Actinopterygii	Perciformes	Cirrhitidae	<i>Amblycirrhitus bimacula</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Gobiiformes	Gobiidae	<i>Amoya signata</i>		X		X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Anguillidae	<i>Anguilla bicolor</i>	X			X	Fresh & Marine Water	NE	NE
Actinopterygii	Anguilliformes	Anguillidae	<i>Anguilla marmorata</i>	X	X		X	Fresh & Marine Water	NT	LC
Actinopterygii	Kurtiformes	Apogonidae	<i>Apogon semiornatus</i>			X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Congridae	<i>Ariosoma shiroanago</i>		X			Marine Neritic		NE
Actinopterygii	Pleuronectiformes	Bothidae	<i>Arnoglossus polyspilus</i>		X			Marine Neritic		LC
Actinopterygii	Tetraodontiformes	Tetraodontidae	<i>Arothron hispidus</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Tetraodontiformes	Tetraodontidae	<i>Arothron immaculatus</i>	X			X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Atheriniformes	Atherinidae	<i>Atherina boyeri</i>		X			Fresh & Marine Water		LC

## Chapitre 4

Actinopterygii	Scombriformes	Scombridae	<i>Auxis thazard</i>	X	X	X	X	Marine Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Gobiiformes	Gobiidae	<i>Awaous commersoni</i>	X	X		X	Fresh & Marine Water	CR	VU
Actinopterygii	Gobiiformes	Gobiidae	<i>Awaous ocellaris</i>	X				Fresh & Marine Water		NE
Actinopterygii	Gobiiformes	Gobiidae	<i>Bathygobius cocosensis</i>	X			X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Gobiiformes	Gobiidae	<i>Bathygobius cyclopterus</i>	X			X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Scombriformes	Trichiuridae	<i>Benthodesmus tenuis</i>	X				Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Benthosema fibulatum</i>	X	X	X	X	Marine Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Bolinichthys longipes</i>		X			Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Bolinichthys supralateralis</i>	X		X	X	Marine Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Pleuronectiformes	Bothidae	<i>Bothus pantherinus</i>	X			X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Gadiformes	Bregmacerotidae	<i>Bregmaceros maclellandi</i>			X	X	Marine Oceanic	NE	NE
Actinopterygii	Lutjaniformes	Lutjanidae	<i>Caesio teres</i>		X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Calotomus carolinus</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Carangiformes	Carangidae	<i>Carangoides ferdau</i>		X		X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Carangiformes	Carangidae	<i>Carangoides malabaricus</i>		X			Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Carangiformes	Carangidae	<i>Caranx ignobilis</i>	X	X		X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Carangiformes	Carangidae	<i>Caranx melampygus</i>	X			X	Marine Neritic & Oceanic	LC	LC
Actinopterygii	Carangiformes	Carangidae	<i>Caranx papuensis</i>	X			X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Carangiformes	Carangidae	<i>Caranx sexfasciatus</i>	X	X	X	X	Marine Neritic & Oceanic	NT	LC
Actinopterygii	Lophiiformes	Ceratiidae	<i>Ceratias uranoscopus</i>			X		Marine Oceanic		NE
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	X	X	X	X	Marine Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Chaetodontiformes	Chaetodontidae	<i>Chaetodon citrinellus</i>		X		X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Chaetodontiformes	Chaetodontidae	<i>Chaetodon kleinii</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Chaetodontiformes	Chaetodontidae	<i>Chaetodon vagabundus</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Beloniformes	Exocoetidae	<i>Cheilopogon intermedius</i>			X		Marine Neritic		NE
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Chlorurus japanensis</i>		X		X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Chlorurus sordidus</i>		X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Choerodon robustus</i>	X			X	Marine Neritic	NE	LC

## Chapitre 4

Actinopterygii	Euteleostomorpha	Pomacentridae	<i>Chromis weberi</i>	X			X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Perciformes	Cirrhitidae	<i>Cirrhichthys oxycephalus</i>	X			X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Perciformes	Cirrhitidae	<i>Cirrhitis pinnulatus</i>	X			X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Blenniiformes	Blenniidae	<i>Cirripectes polyzona</i>	X	X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Cichliformes	Cichlidae	<i>Coptodon zillii</i>	X			X	Fresh & Marine Water	NE	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Coris caudimacula</i>	X	X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Carangiformes	Coryphaenidae	<i>Coryphaena hippurus</i>		X		X	Marine Neritic & Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Mugiliformes	Mugilidae	<i>Crenimugil crenilabis</i>	X			X	Fresh & Marine Water	DD	LC
Actinopterygii	Mugiliformes	Mugilidae	<i>Crenimugil seheli</i>	X			X	Fresh & Marine Water	LC	LC
Actinopterygii	Pleuronectiformes	Bothidae	<i>Crossorhombus valderostratus</i>	X			X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Ctenochaetus strigosus</i>		X		X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Scombriformes	Nomeidae	<i>Cubiceps baxteri</i>	X			X*	Marine Oceanic	NE	NE
Actinopterygii	Scombriformes	Nomeidae	<i>Cubiceps whiteleggii</i>	X			X	Marine Oceanic	NE	NE
Actinopterygii	Stomiiformes	Gonostomatidae	<i>Cyclothone alba</i>	X	X		X	Marine Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Stomiiformes	Gonostomatidae	<i>Cyclothone microdon</i>	X			X	Marine Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Characiformes	Curimatidae	<i>Cyphocharax gilbert</i>			X		Fresh Water		LC
Actinopterygii	Beloniformes	Exocoetidae	<i>Cypselurus poecilopterus</i>		X		X	Marine Oceanic	NE	NE
Actinopterygii	Beloniformes	Belonidae	<i>Decapterus macarellus</i>	X	X		X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Diaphus effulgens</i>		X		X	Marine Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<b><i>Diaphus fragilis</i></b>	X	X	X	X*	Marine Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Diaphus fulgens</i>	X	X		X*	Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Diaphus garmani</i>		X	X	X*	Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Diaphus splendidus</i>	X	X		X*	Marine Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Diaphus suborbitalis</i>	X	X		X*	Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Diaphus watasei</i>		X		X*	Marine Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Stomiiformes	Diplhidae	<i>Diplophos taenia</i>		X	X	X*	Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Syngnathiformes	Syngnathidae	<i>Doryrhamphus excisus</i>	X			X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Ophichthidae	<i>Echelus uropterus</i>		X		X*	Marine Neritic	NE	LC

## Chapitre 4

Actinopterygii	Carangiformes	Carangidae	<i>Elagatis bipinnulata</i>		X	X		X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Gobiiformes	Eleotridae	<i>Eleotris acanthopoma</i>	X	X			X	Fresh & Marine Water	CR	LC
Actinopterygii	Gobiiformes	Eleotridae	<i>Eleotris fusca</i>	X				X	Fresh & Marine Water	EN	LC
Actinopterygii	Gobiiformes	Eleotridae	<i>Eleotris klunzingerii</i>	X				X	Fresh & Marine Water	NE	NE
Actinopterygii	Euteleostei	Emmelichthyidae	<i>Emmelichthys struhsakeri</i>		X				Marine Neritic	NE	NE
Actinopterygii	Anguilliformes	Muraenidae	<i>Enchelycore pardalis</i>	X	X			X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Muraenidae	<i>Enchelynassa canina</i>		X			X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Pleuronectiformes	Bothidae	<i>Engyprosopon longipelvis</i>		X				Marine Neritic		DD
Actinopterygii	Blenniiformes	Tripterygiidae	<i>Enneapterygius etheostomus</i>	X					Marine Neritic		DD
Actinopterygii	Perciformes	Serranidae	<i>Epinephelus hexagonatus</i>	X				X	Marine Neritic	NT	LC
Actinopterygii	Perciformes	Serranidae	<i>Epinephelus merra</i>	X				X	Marine Neritic	NT	LC
Actinopterygii	Clupeiformes	Dussumieriidae	<i>Etrumeus teres</i>		X	X			Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Scombriformes	Scombridae	<i>Euthynnus affinis</i>		X			X	Marine Neritic & Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Beloniformes	Exocoetidae	<i>Exocoetus volitans</i>	X	X			X	Marine Neritic & Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Syngnathiformes	Fistulariidae	<i>Fistularia petimba</i>					X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Chaetodontiformes	Leiognathidae	<i>Gazza minuta</i>	X				X	Fresh & Marine Water	NE	LC
Actinopterygii	Gerreiformes	Gerreidae	<i>Gerres longirostris</i>	X				X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Gobiiformes	Gobiidae	<i>Glossogobius giurus</i>	X				X	Fresh & Marine Water	DD	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Congridae	<i>Gnathophis heterognathos</i>	X					Marine Neritic		LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Gomphosus caeruleus</i>		X			X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Perciformes	Serranidae	<i>Grammistes sexlineatus</i>	X				X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Muraenidae	<i>Gymnothorax eurostus</i>		X			X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Muraenidae	<i>Gymnothorax meleagris</i>	X				X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Muraenidae	<i>Gymnothorax punctatofasciatus</i>		X				Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Muraenidae	<i>Gymnothorax reevesii</i>	X					Marine Neritic		LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Muraenidae	<i>Gymnothorax rueppellii</i>		X			X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Muraenidae	<i>Gymnothorax zonipectis</i>		X			X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Halichoeres cosmetus</i>		X			X	Marine Neritic	LC	LC

## Chapitre 4

Actinopterygii	Beloniformes	Hemiramphidae	<i>Hemiramphus far</i>		X		X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Clupeiformes	Dorosomatidae	<i>Herklotsichthys quadrimaculatus</i>	X			X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Congridae	<i>Heteroconger hassi</i>			X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Perciformes	Proiacanthidae	<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>		X		X	Marine Neritic & Oceanic	LC	LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Hygophum proximum</i>		X	X	X*	Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Iniistius pentadactylus</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Blenniiformes	Blenniidae	<i>Istiblennius enosimae</i>	X	X			Marine Neritic		LC
Actinopterygii	Istiophoriformes	Istiophoridae	<i>Istiophorus platypterus</i>			X	X	Marine Oceanic	NE	VU
Actinopterygii	Scombriformes	Scombridae	<b><i>Katsuwonus pelamis</i></b>	X	X	X	X	Marine Neritic & Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Centrarchiformes	Kuhliidae	<i>Kuhlia mugil</i>	X	X		X	Fresh & Marine Water	LC	LC
Actinopterygii	Centrarchiformes	Kyphosidae	<i>Kyphosus vaigiensis</i>	X	X		X	Marine	LC	LC
Actinopterygii	Tetraodontiformes	Tetraodontidae	<i>Lagocephalus sceleratus</i>		X		X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<b><i>Lampanyctus alatus</i></b>	X	X	X	X*	Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Euteleostomorpha	Pomacentridae	<i>Lepidozygus tapeinosoma</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Perciformes	Lethrinidae	<i>Lethrinus semicinctus</i>		X	X		Marine Neritic		LC
Actinopterygii	Lutjaniformes	Lutjanidae	<i>Lutjanus bohar</i>	X		X	X	Marine Neritic	VU	LC
Actinopterygii	Lutjaniformes	Lutjanidae	<b><i>Lutjanus kasmira</i></b>	X	X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Lutjaniformes	Lutjanidae	<i>Macolor niger</i>		X		X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Euteleostomorpha	Malacanthidae	<i>Malacanthus brevirostris</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Stomiiformes	Stomiidae	<i>Malacosteus niger</i>	X			X*	Marine Oceanic		NE
Actinopterygii	Osmeriformes	Salangidae	<i>Mallotus villosus</i>		X		X*	Fresh & Marine Water		NE
Actinopterygii	Spariformes	Lethrinidae	<i>Monotaxis grandoculis</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Mugiliformes	Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i>	X			X	Fresh & Marine Water	NE	LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Myctophum lychnobium</i>		X	X		Marine Oceanic	NE	NE
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Myctophum nitidulum</i>		X		X*	Marine Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<b><i>Myctophum orientale</i></b>	X	X	X		Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Holocentriformes	Holocentridae	<i>Myripristis berndti</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Holocentriformes	Holocentridae	<i>Myripristis murdjan</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC

## Chapitre 4

Actinopterygii	Holocentriformes	Holocentridae	<i>Myripristis pralinia</i>	X			X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Naso annulatus</i>	X			X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Naso brevirostris</i>	X			X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Naso hexacanthus</i>	X	X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Naso minor</i>	X	X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Naso thynnoides</i>			X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Naso tuberosus</i>	X			X	Marine Neritic	DD	DD
Actinopterygii	Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Naso unicornis</i>	X	X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Derichthyidae	<i>Nessorhamphus ingolfianus</i>	X				Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Notolychnus valdiviae</i>	X			X*	Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Odonus niger</i>	X			X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Salmoniformes	Salmonidae	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	X	X		X	Fresh Water	NE	NE
Actinopterygii	Gobiiformes	Eleotridae	<i>Ophiocara porocephala</i>	X			X	Fresh & Marine Water	NE	LC
Actinopterygii	Cichliformes	Cichlidae	<i>Oreochromis mossambicus</i>	X	X		X	Fresh Water	NE	VU
Actinopterygii	Cichliformes	Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>	X		X	X	Fresh Water	NE	LC
Actinopterygii	Kurtiformes	Apogonidae	<b><i>Ostorhinchus aureus</i></b>	X	X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Syngnathiformes	Mullidae	<i>Parupeneus barberinus</i>		X		X	Marine Neritic	VU	LC
Actinopterygii	Syngnathiformes	Mullidae	<i>Parupeneus ciliatus</i>	X	X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Syngnathiformes	Mullidae	<i>Parupeneus cyclostomus</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Syngnathiformes	Mullidae	<i>Parupeneus rubescens</i>	X	X		X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Pempheriformes	Pempheridae	<i>Pempheris adusta</i>	X			X	Marine Neritic	LC	DD
Actinopterygii	Tetraodontiformes	Monacanthidae	<i>Pervagor janthinosoma</i>	X			X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Stomiiformes	Stomiidae	<i>Photonectes margarita</i>	X			X*	Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Perciformes	Cottidae	<i>Plectorhinchus gaterinus</i>	X	X		X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Perciformes	Pomacentridae	<i>Plectroglyphidodon imparipennis</i>		X		X	Marine Neritic	LC	NE
Actinopterygii	Perciformes	Pomacentridae	<i>Plectroglyphidodon leucozonus</i>	X	X		X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Perciformes	Pomacentridae	<i>Plectroglyphidodon phoenixensis</i>		X		X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i>	X			X	Fresh Water	NE	NE



## Chapitre 4

Actinopterygii	Perciformes	Serranidae	<i>Pogonoperca punctata</i>		X		X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Stomiiformes	Phosichthyidae	<i>Pollichthys maui</i>		X		X	Marine Oceanic	DD	LC
Actinopterygii	Euteleosteomorpha	Polynemidae	<i>Polydactylus plebeius</i>	X	X		X	Marine Neritic	LC	NE
Actinopterygii	Euteleosteomorpha	Pomacentridae	<i>Pomacentrus sulfureus</i>		X		X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Lutjaniformes	Haemulidae	<i>Pomadasys kaakan</i>		X			Marine Neritic		LC
Actinopterygii	Kurtiformes	Apogonidae	<i>Pristiapogon kallopterus</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Tetraodontiformes	Monacanthidae	<i>Pseudalutarius nasicornis</i>			X	X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Perciformes	Serranidae	<i>Pseudanthias bicolor</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Perciformes	Serranidae	<i>Pseudanthias hypselosoma</i>		X			Marine Neritic		LC
Actinopterygii	Perciformes	Serranidae	<i>Pseudanthias marcia</i>	X	X			Marine Neritic		LC
Actinopterygii	Perciformes	Serranidae	<i>Pseudanthias squamipinnis</i>	X	X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Pseudobalistes flavimarginatus</i>	X			X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Pseudobalistes fuscus</i>			X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Pseudocheilinus hexataenia</i>		X	X	X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Pseudocoris yamashiroi</i>		X		X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Lutjaniformes	Lutjanidae	<b><i>Pterocaesio marri</i></b>	X	X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Lutjaniformes	Lutjanidae	<i>Pterocaesio tile</i>		X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Rhinecanthus aculeatus</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Chaetodontiformes	Leiognathidae	<i>Sapsap dentu</i>		X		X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Clupeiformes	Clupeidae	<i>Sardinella melanura</i>		X		X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Holocentriformes	Holocentridae	<i>Sargocentron ittodai</i>		X		X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Aulopiformes	Synodontidae	<i>Saurida gracilis</i>		X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Scarus frenatus</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Scarus psittacus</i>		X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Scombriformes	Scombridae	<b><i>Scomber scombrus</i></b>	X	X	X		Marine Neritic & Oceanic		LC
Actinopterygii	Perciformes	Scorpaenidae	<i>Scorpaena miostoma</i>		X			Marine Neritic	NE	NE
Actinopterygii	Carangiformes	Carangidae	<i>Selar crumenophthalmus</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Euteleosteomorpha	Siganidae	<i>Sianus sutor</i>	X			X	Marine Neritic	LC	LC

## Chapitre 4

Actinopterygii	Gobiiformes	Gobiidae	<i>Sicyopterus lagocephalus</i>	X	X	X	X	Fresh & Marine Water	NT	LC
Actinopterygii	Gobiiformes	Gobiidae	<i>Sicyopterus microcephalus</i>	X	X			Fresh & Marine Water		LC
Actinopterygii	Perciformes	Sphyraenidae	<i>Sphyraena barracuda</i>		X		X	Marine Neritic	NT	LC
Actinopterygii	Euteleosteomorpha	Pomacentridae	<i>Stegastes fasciolatus</i>		X		X	Marine Neritic	NE	NE
Actinopterygii	Gobiiformes	Gobiidae	<i>Stenogobius polyzona</i>	X			X	Fresh & Marine Water	DD	VU
Actinopterygii	Gobiiformes	Gobiidae	<i>Stethojulis albovittata</i>	X			X	Fresh & Marine Water	LC	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Stethojulis bandanensis</i>		X		X*	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Sufflamen bursa</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Sufflamen chrysopterum</i>			X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Symbolophorus evermanni</i>		X	X	X*	Marine Oceanic		LC
Actinopterygii	Pempheriformes	Acropomatidae	<i>Synagrops japonicus</i>		X		X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Aulopiformes	Synodontidae	<i>Synodus binotatus</i>		X		X	Marine Neritic	DD	LC
Actinopterygii	Aulopiformes	Synodontidae	<i>Synodus variegatus</i>		X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Thalassoma amblycephalum</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Thalassoma lunare</i>	X	X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Labriformes	Labridae	<i>Thalassoma purpureum</i>	X	X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Clupeiformes	Engraulidae	<i>Thryssa baelama</i>		X		X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Scombriformes	Scombridae	<i>Thunnus alalunga</i>		X	X	X	Marine Neritic & Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Scombriformes	Scombridae	<b><i>Thunnus albacares</i></b>	X	X	X	X	Marine Neritic & Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Scombriformes	Scombridae	<b><i>Thunnus obesus</i></b>	X	X	X	X	Marine Neritic & Oceanic	NE	VU
Actinopterygii	Scombriformes	Scombridae	<i>Thunnus tonggol</i>	X	X			Marine Neritic & Oceanic		DD
Actinopterygii	Syngnathiformes	Mullidae	<b><i>Upeneus vittatus</i></b>	X	X	X	X	Fresh Water	NE	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Congridae	<i>Uroconger lepturus</i>		X			Marine Neritic		LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Muraenidae	<i>Uropterygius macrocephalus</i>	X	X		X	Marine Neritic	NE	LC
Actinopterygii	Anguilliformes	Muraenidae	<i>Uropterygius macularius</i>	X				Marine Neritic		LC
Actinopterygii	Mugiliformes	Mugilidae	<i>Valamugil robustus</i>	X			X	Fresh & Marine Water	NE	LC
Actinopterygii	Stomiiformes	Phosichthyidae	<b><i>Vinciguerria nimbaria</i></b>	X	X	X		Marine Oceanic	NE	LC
Actinopterygii	Istiophoriformes	Xiphiidae	<i>Xiphias gladius</i>	X	X		X	Marine Oceanic	NE	NT

## Chapitre 4

Actinopterygii	Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Xiphophorus hellerii</i>	X			X	Fresh Water	NE	NE
Actinopterygii	Acanthuriformes	Zanclidae	<i>Zanclus cornutus</i>		X	X	X	Marine Neritic	LC	LC
Actinopterygii	Lampriformes	Trachipteridae	<i>Zu cristatus</i>		X	X		Marine Oceanic		LC
Amphibia	Anura	Bufo	<i>Bufo gutturalis</i>	X			X	Fresh Water	NE	LC
Amphibia	Anura	Ptychadena	<b><i>Ptychadena mascareniensis</i></b>	X	X	X	X	Fresh Water	NE	LC
Aves	Passeriformes	Sturnidae	<i>Acridotheres tristis</i>	X			X	Terrestrial	LC	LC
Aves	Anseriformes	Anatidae	<b><i>Anas platyrhynchos</i></b>	X	X	X	X	Terrestrial	NE	LC
Aves	Passeriformes	Motacillidae	<i>Anthus richardi</i>		X			Terrestrial		NE
Aves	Procellariiformes	Procellariidae	<b><i>Ardenna pacifica</i></b>	X	X	X	X	Marine Oceanic	NT	LC
Aves	Pelecaniformes	Ardeidae	<i>Butorides striata</i>	X				Terrestrial		LC
Aves	Anseriformes	Anatidae	<b><i>Cairina moschata</i></b>	X	X	X	X	Terrestrial	NE	LC
Aves	Columbiformes	Columbidae	<i>Columba livia</i>	X			X	Terrestrial	NE	LC
Aves	Passeriformes	Fringillidae	<i>Emberiza godlewskii</i>	X				Terrestrial		LC
Aves	Galliformes	Phasianidae	<i>Excalfactoria chinensis</i>		X		X	Terrestrial	NE	NE
Aves	Gruiformes	Rallidae	<i>Gallinula chloropus</i>	X			X	Terrestrial	NT	LC
Aves	Columbiformes	Columbidae	<i>Geopelia striata</i>	X			X	Terrestrial	NE	LC
Aves	Galliformes	Phasianidae	<i>Meleagris gallopavo</i>	X	X			Terrestrial		LC
Aves	Galliformes	Numididae	<i>Numida meleagris</i>	X			X	Terrestrial	NE	LC
Aves	Charadriiformes	Laridae	<i>Onychoprion fuscatus</i>		X		X	Marine Neritic & Oceanic	LC	LC
Aves	Pelecaniformes	Phaethontidae	<b><i>Phaethon lepturus</i></b>	X	X	X	X	Marine Neritic & Oceanic	LC	LC
Aves	Procellariiformes	Procellariidae	<i>Procellaria aequinoctialis</i>		X		X	Marine Oceanic	NE	VU
Aves	Procellariiformes	Procellariidae	<b><i>Pterodroma hasitata</i></b>	X	X	X		Marine Oceanic		EN
Aves	Passeriformes	Pycnonotidae	<i>Pycnonotus jocosus</i>	X			X	Terrestrial	NE	LC
Aves	Pelecaniformes	Sulidae	<i>Sula sularubripes</i>	X	X			Marine Neritic & Oceanic		NE
Chondrichthyes	Carcharhiniformes	Carcharhinidae	<b><i>Carcharhinus leucas</i></b>	X	X	X	X	Fresh & Marine Water	NE	VU
Chondrichthyes	Squaliformes	Somniosidae	<i>Centroscymnus owstonii</i>			X	X	Marine Oceanic	NE	VU
Chondrichthyes	Carcharhiniformes	Carcharhinidae	<b><i>Galeocerdo cuvier</i></b>	X	X	X	X	Marine Neritic & Oceanic	NE	NT
Chondrichthyes	Myliobatiformes	Dasyatidae	<i>Pateobatis fai</i>		X		X	Marine Neritic	NE	VU

## Chapitre 4

Mammalia	Artiodactyla	Bovidae	<i>Bos taurus</i>	X	X	X	X	Terrestrial	NE	NE
Mammalia	Artiodactyla	Bovidae	<i>Capra hircus</i>	X			X	Terrestrial	NE	NE
Mammalia	Carnivora	Felidae	<i>Felis catus</i>	X			X	Terrestrial	NE	NE
Mammalia	Artiodactyla	Delphinidae	<i>Lagenodelphis hosei</i>		X	X	X	Marine Neritic & Oceanic	DD	LC
Mammalia	Artiodactyla	Balaenopteridae	<i>Megaptera novaeangliae</i>		X		X	Marine Neritic & Oceanic	VU	LC
Mammalia	Cetartiodactyla	Delphinidae	<i>Orca orcinus</i>			X	X	Marine Neritic & Oceanic	NE	DD
Mammalia	Chiroptera	Pteropodidae	<i>Pteropus niger</i>	X			X	Terrestrial	CR	EN
Mammalia	Rodentia	Muridae	<i>Rattus norvegicus</i>	X			X	Terrestrial	NE	LC
Mammalia	Rodentia	Muridae	<i>Rattus rattus</i>	X			X	Terrestrial	NE	LC
Mammalia	Rodentia	Muridae	<i>Rattus tanezumi</i>	X			X	Terrestrial	NE	LC
Mammalia	Artiodactyla	Cervidae	<i>Rusa timorensis</i>	X			X	Terrestrial	NE	VU
Mammalia	Artiodactyla	Delphinidae	<i>Stenella attenuata</i>			X	X	Marine Neritic & Oceanic	LC	LC
Mammalia	Artiodactyla	Delphinidae	<i>Stenella longirostris</i>		X		X	Marine Neritic & Oceanic	DD	LC
Mammalia	Eulipotyphla	Soricidae	<i>Suncus murinus</i>	X			X	Terrestrial	NE	LC
Mammalia	Afrotheria	Tenrecidae	<i>Tenrec ecaudatus</i>	X			X	Terrestrial	NE	LC
Mammalia	Artiodactyla	Delphinidae	<i>Tursiops truncatus</i>	X	X		X	Marine Neritic & Oceanic	DD	LC
Reptilia	Testudines	Cheloniidae	<i>Chelonia mydas</i>			X	X	Marine Neritic & Oceanic	EN	EN
Reptilia	Testudines	Cheloniidae	<i>Eretmochelys imbricata</i>		X		X	Marine Neritic & Oceanic	CR	CR
Reptilia	Squamata	Gekkonidae	<i>Gehyra mutilata</i>	X		X	X	Terrestrial	NE	LC



---

**CHAPITRE 5. CARACTÉRISATION DES NICHES  
ISOTOPIQUES DES GRANDS VERTÉBRÉS MARINS  
PRÉSENTS AUTOUR DE L'ÎLE DE LA RÉUNION**

---



# 1. Récapitulatif du chapitre V

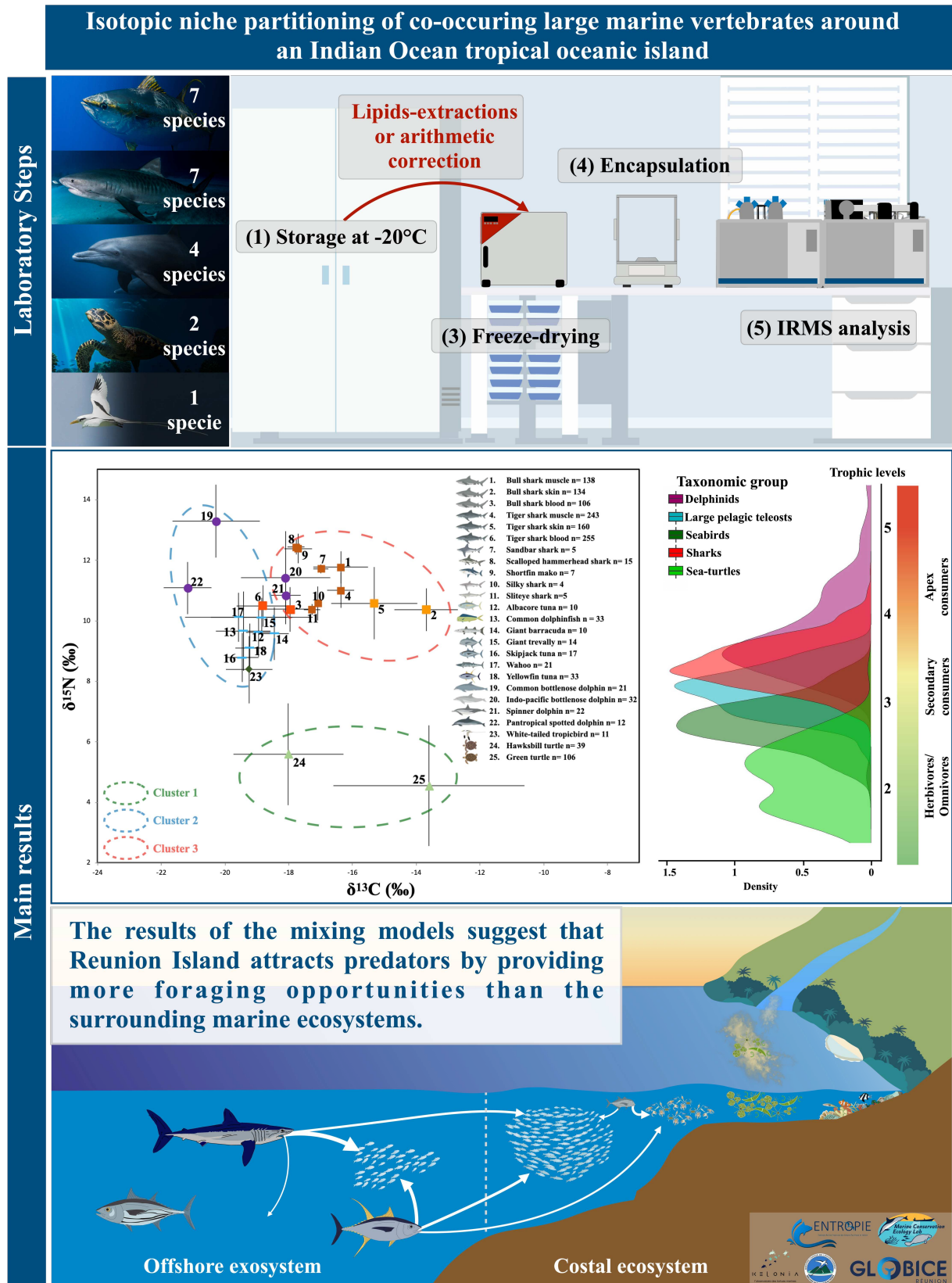


Figure 33. Schéma récapitulatif du chapitre 5 issu de la publication Chandelier et al. 2023.

Illustration : © Guillaume CHANDELIER.

Les océans tropicaux abritent une grande diversité d'espèces, y compris de grands vertébrés marins. Dans ces écosystèmes oligotrophes (Jena et al. 2013), les îles océaniques favorisent souvent l'agrégation des espèces de grands vertébrés marins car elles offrent des opportunités d'alimentation liées aux mécanismes de **l'effet de masse insulaire** « EMI » (Bakun 2006 ; Gove et al. 2016). Le Sud-Ouest de l'océan Indien est un point chaud (Hotspot) de la biodiversité marine en générale et de la mégafaune marine en particulier (Temple et al. 2018). Les eaux entourant l'île de La Réunion accueillent des oiseaux marins, de grands téléostéens pélagiques, des élasmobranches, des delphinidés et des tortues marines. Nous avons étudié la répartition des niches isotopiques, la dépendance aux différentes sources de carbone et la comparaison des niveaux trophiques de 21 espèces de grands vertébrés à l'aide d'analyses isotopiques stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ).

La large gamme de valeurs isotopiques confirme que les grands vertébrés marins ont des rôles trophiques différents dans les réseaux alimentaires marins côtiers autour de cette île océanique, ce qui limite leur potentiel de compétition entre les espèces. Dans l'ensemble, les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  étaient très variables entre les taxons, ce qui indique que les espèces exploitent de multiples habitats de recherche de nourriture le long d'un gradient côte-large. Le chevauchement des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  était limité, sauf pour les espèces de téléostéens, les deux espèces de tortues de mer et deux espèces de delphinidés, le grand dauphin de l'Indo-Pacifique (*Tursiops aduncus*) et le dauphin à long bec (*Stellena longirostris*). Globalement, la communauté des grands consommateurs semble structurée par l'effet de masse insulaire (EMI). Les résultats des modèles de mélange montrent que certaines espèces connues pour dépendre des ressources océaniques à l'échelle globale ont autour de l'île de La Réunion des valeurs isotopiques montrant une part importante de dépendance à différentes sources de carbone d'origine côtière (par exemple, *Isurus oxyrinchus* ; **Annexe 1**).

En conclusion, les résultats de cette étude suggèrent que la proximité des habitats côtiers et hauturiers autour de l'île de La Réunion favorise les déplacements des prédateurs marins entre ces zones. L'agrégation d'organismes fourragers autour de l'île, combinée à l'exportation de matière organique et de nutriments depuis celle-ci, pourrait favoriser la coexistence de grands vertébrés marins à proximité de l'île en créant un gradient significatif de matière et d'énergie entre la côte et l'océan ouvert.



## 2. Manuscript 3

Marine Environmental Research 183 (2023) 105835



Contents lists available at ScienceDirect

Marine Environmental Research

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/marenvrev](http://www.elsevier.com/locate/marenvrev)

## Isotopic niche partitioning of co-occurring large marine vertebrates around an Indian ocean tropical oceanic island

Guillaume Chandelier<sup>a</sup>, Jeremy J. Kiszka<sup>b</sup>, Violaine Dulau-Drouot<sup>c</sup>, Claire Jean<sup>d</sup>, Thomas Poirout<sup>a</sup>, Vanessa Estrade<sup>c</sup>, Mathieu Barret<sup>d</sup>, Jacques Fayon<sup>e</sup>, Sébastien Jaquemet<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup> UMR Entropie, Université de la Réunion, 15 avenue René Cassin, 97744, Saint Denis Cédex 9, Ile de La Réunion, France

<sup>b</sup> Department of Biological Sciences, Florida International University, 3000 NE 151th Street, North Miami, FL, 33181, USA

<sup>c</sup> Groupe Local d'Observation et d'Identification des Cétacés (GLOBICE), 97432, Ravine des Cabris, Ile de La Réunion, France

<sup>d</sup> Kelonia, l'observatoire des tortues marines, 46 rue du Général de Gaulle, 97436, Saint Leu, Ile de La Réunion, France

<sup>e</sup> Brigade Nature Océan Indien (BNOI), 12 All de la forêt parc de la providence, 97400, Saint-Denis, Ile de La Réunion, France

## ARTICLE INFO

## Keywords:

Marine megafauna  
Trophic ecology  
Island shelf  
 $\delta^{13}\text{C}$   
 $\delta^{15}\text{N}$   
Sharks  
Cetaceans  
Green turtle  
Tropicbird  
Tuna

## ABSTRACT

Tropical oceans host a high diversity of species, including large marine consumers. In these oligotrophic ecosystems, oceanic islands often favour the aggregation of species and biomass as they provide feeding opportunities related to the mechanisms of island mass effect. As such, the waters surrounding La Reunion (Southwest Indian Ocean) host seabirds, large pelagic teleosts, elasmobranchs, delphinids and sea turtles. Isotopic niche partitioning and comparison of trophic levels among these species ( $n = 21$ ) were investigated using stable carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) isotope analysis. Overall,  $\delta^{13}\text{C}$  values were highly variable among taxa, indicating that the species exploit multiple foraging habitats along a coast-open ocean gradient. Overlap in  $\delta^{15}\text{N}$  values was limited, except for teleost species, the two species of sea turtles and two species of delphinids, the Indo-pacific bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*) and the Spinner dolphin (*Stellena longirostris*). Stable isotope analyses of samples collected over a 9-years period on different tissues with different integration times provide a consistent picture of the structure of the community of large marine vertebrates species around La Reunion and highlight the underlying mechanisms to limit the competition between species. The wide range of isotopic values confirms that large marine vertebrates have different trophic roles in coastal marine food webs around this oceanic island, which limits their potential of competitive interactions for resources.

## 1. Introduction

Large vertebrates fulfill important and diverse set of roles in marine ecosystems (Heithaus et al., 2008; Estes et al., 2016). They can exert top-down controls through consumptive and non-consumptive effects, but also stimulate bottom-up processes through the translocation of nutrients within and across ecosystems (Helfield and Naiman 2006; Schmitz et al., 2010). Changes in the abundance and distribution of large marine vertebrates can affect the structure and functioning of food webs, particularly in coastal marine ecosystems (Jackson et al., 2011; Estes et al., 2016). In ecosystems in which resources are limited, the coexistence of sympatric predatory species with similar trophic roles requires some degree of habitat and trophic resource partitioning (Pianka 1974; Kiszka et al., 2011; Match et al., 2017). Ecological niche theory states that each ecological niche is multidimensional,

encompassing a species habitat, use, trophic interactions and their temporal variability (Grinnell 1917). A shared resource with a limited supply will result in competition between members of the same species (intraspecific competition) or between individuals of different species (interspecific competition) (Roughgarden 1976). Assessing the extent of trophic redundancy within predator guilds (i.e., whether the role of a particular species can be filled by another) is particularly important to predict the potential impacts of changes in predator abundance on the functioning and the resilience of ecosystems (Peterson et al., 1998; Mouillot et al., 2013).

Around oceanic islands, the high diversity of the marine megafauna can be explained by both the presence of a wide range of marine habitats that occur in close proximity to each other (Kiszka et al., 2011) and the island-mass effect that enhances marine productivity (Doty and Oguri 1956; Hernandez-Leon, 1991; Martinez and Maamaatuaiahutapu 2004;

\* Corresponding author.

E-mail address: [sebastien.jaquemet@univ-reunion.fr](mailto:sebastien.jaquemet@univ-reunion.fr) (S. Jaquemet).

<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105835>

Received 21 January 2022; Received in revised form 23 November 2022; Accepted 25 November 2022

Available online 10 December 2022

0141-1136/© 2022 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Hasegawa et al., 2008). Oceanic islands act as discontinuities where primary production is usually higher compared to the surrounding oceanic habitat, which promotes higher abundances of low and intermediate trophic level organisms (Benoit-Bird and Au 2006), and ultimately provides foraging opportunities for high trophic level predators (Piontkovski, 1995; Bakun 2006). These islands are also important for large grazers since macrophyte communities usually develop in coastal waters (Zubia et al., 2018a, b).

Numerous studies have investigated the trophic ecology within large marine vertebrate communities using several methods, including direct observations, stomach content and feces analysis, or fatty acid and stable isotope analysis (e.g., Cortes 1999; Simpfendorfer et al., 2001; Matich et al., 2010; Linchant et al., 2015; Navia et al., 2017; Dicken et al., 2017; Meyer et al., 2021). The use of stable nitrogen and carbon isotopes has allowed increasing our understanding of the trophic structure and roles of many marine predator communities (Cherel et al., 2008; Gross et al., 2009; Kiszka et al., 2015; Burkholder et al., 2011; Li et al., 2016a). The carbon and nitrogen isotope ratios ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ , hereafter expressed as  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  respectively) of a consumer reflect those of their diet in a predictable manner (Das et al., 2003). While many studies have used stable isotopes at the species level (Graham et al., 2007; Jaquemet et al., 2008; Vander Zanden et al., 2013; Dicken et al., 2017), taxonomic communities (Cherel et al., 2008; Kiszka et al., 2014; Pratte et al., 2019) or guilds (Kitchell et al., 2002; Heithaus et al., 2013; Kiszka et al., 2015; Li et al., 2016a), few have attempted to compare isotopic niches and trophic levels within assemblages of large marine vertebrates. The examination of specific interactions and the degree to which the trophic roles are complementary or redundant among species is, however, fundamental to understand the effects of exploitation, anthropogenic threats, and global environmental changes on the structure and function of communities (Heithaus et al., 2013; Whalen et al., 2020). In this context, the objective of the study was to investigate the trophic relationships among large marine vertebrates co-occurring in

the waters of the oceanic island of La Reunion, Southwest Indian Ocean, using stable carbon and nitrogen values collected from multiple tissues.

## 2. Materials & methods

### 2.1. Study area

La Reunion ( $21^{\circ}07' \text{ S}$ ,  $55^{\circ}32' \text{ E}$ ) is an oceanic island of volcanic origin located in the Southwest Indian Ocean, 800 km east of Madagascar (Fig. 1). The insular shelf is narrow (up to 5 km) and deep open-ocean waters are in close proximity to the coastline (McDougall 1970). Fringing coral reefs are distributed along the west coast of the island and the shelf is the most developed in the northwestern part of the study area (Tessier et al. 2008). The waters around the island are oligotrophic (Jena et al., 2013), yet a wide range of large marine vertebrates are permanently present in these waters, including cetaceans (Dulau-Drouot et al., 2008), large pelagic teleosts (Le Manach et al., 2015), sea turtles (Jean et al., 2010; Chassagneux et al. 2013), elasmobranchs (Trystram et al., 2017; Guyomard et al., 2019), and seabirds (Jaquemet et al., 2004).

### 2.2. Sample collection and preparation

Between October 2010 and November 2019, a total of 1568 samples from 7 species of sharks, 7 large pelagic teleosts, 4 delphinids, 2 sea turtles and 1 seabird were collected mainly off the west coast of the island (Table 1, Fig. 1). Shark samples were mostly collected from individuals caught during dedicated shark population control operations off La Reunion, either as target or by-catch species (Guyomard et al., 2019). A portion of white muscle was sampled from the back of each individual, below the first dorsal fin. For Bull shark (*Carcharhinus leucas*) and Tiger shark (*Galeocerdo cuvier*), the target species of these control operations, blood and skin samples were additionally collected during

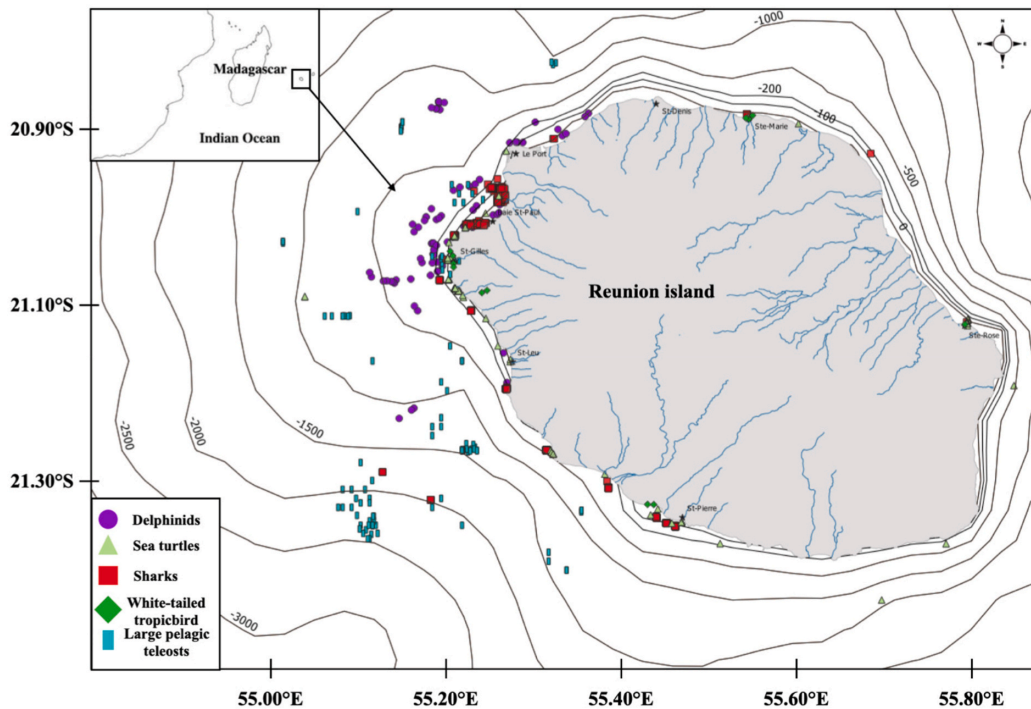


Fig. 1. Map of the study area with samples location by main taxonomic groups of species.

**Table 1**

Trophic discrimination values ( $\Delta^{13}\text{C}$  and  $\Delta^{15}\text{N}$  in ‰) and turnover rates of studied species based on controlled feeding studies. (a) Turner Tomaszewicz et al., 2017; (b) Pajuelo et al., 2012; (c) Pajuelo et al., 2010; (d) Vander Zanden et al., 2014a,b; (e) Gimenez et al., 2016; (f) Bearhop et al., (2002); (g) Madigan et al., 2012; (h) Hussey et al., 2010; (i) Malpica-Cruz et al. (2013).

Taxonomic groups	Tissue	$\Delta^{13}\text{C}$	$\Delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$ half-life	$\delta^{15}\text{N}$ half-life
Sea-turtles	Epidermis	2.3 (a)	4.1 (a)	45 days to 2 months (b,c,d)	45 days to 2 months (b,c,d)
Delphinids	Epidermis	1.01 (e)	1.57 (e)	24.16 ± 8.19 days (e)	47.63 ± 19 days (e)
Sea-birds	Whole blood	1 (f)	3 (f)	14.4 days (f)	15.7 days (f)
Large pelagic teleosts	Muscle	1.9 (g)	1.8 (g)	255 days (g)	167 days (g)
Elasmobranchs	Muscle	0.90 (h)	2.29 (h)	130–180 days (h)	80–100 (h)
Elasmobranchs	Skin	0.90 (h)	2.29 (h)	several months	several months
Elasmobranchs	Blood	2.9 (i)	2.6 (i)	45 days (i)	51 days (i)

necropsies. Sea turtle samples were taken from free-ranging individuals caught by hand while scuba diving. By-caught sea turtles in good body condition were also sampled. Skin samples were taken at the junction of one of the posterior flippers, in the scaleless part, using a sterilized scalpel and stored in a hypersaline solution (Barrow et al., 2008). Dolphin samples were collected using a crossbow (BARNETT Phantom® Class, 60 lb draw weight) with Finn Larsen (Ceta-Dart, Copenhagen, Denmark) bolts and tips (25/7 mm). Samples of ~0.5–1 cm<sup>3</sup> were exclusively collected from adult individuals (based on relative body size). Seabird blood samples were directly collected from the heart using a single-use syringe on dead specimens recovered by the local bird conservation organization (SEOR) and kept frozen at -20 °C. Large pelagic teleost white muscle samples were collected from professional fishermen. All samples were kept frozen at -20 °C shortly after sampling until further analyses.

All frozen samples were freeze-dried at -50 °C for 48 h using a CRIOS Cryotec freeze dryer. Dry samples were reduced by milling for 3 min to a homogeneous powder using a Mixer Mill Retsch MM400 at 30 Hz. Between 0.1 and 1.5 mg of powder was packed in tin capsules. Samples were weighed using a precision balance to the nearest 0.1 mg. Capsules were then folded into small spheres, placed in a 96-sink plate and sent to the IRMS platform, University of La Rochelle, France. Reference standards for carbon and nitrogen were VPDB and AIR, respectively, and internal standards (caffeine, USGS-61 and USGS-63). Repeated analyses of internal standards yielded a precision of 0.1‰ for nitrogen and 0.15‰ for carbon. Some studies have highlighted the presence of biases in the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values due to lipids and urea in the white muscles (Hussey et al., 2010; Li et al., 2016b). Lipids present in the tissues of species studied cause a decrease in  $\delta^{13}\text{C}$  values. Urea and trimethylamine oxide (TMAO) present in elasmobranch muscles, and used to maintain the osmotic balance, are <sup>15</sup>N-depleted, which may result in lower  $\delta^{15}\text{N}$  values. To limit these biases, we applied arithmetic corrections to muscle isotope values implemented by Li et al. (2016b) for elasmobranchs, except the Bull shark (*Carcharhinus leucas*) and the Tiger shark (*Galeocerdo cuvier*), for which we used the arithmetic corrections published by Martin and Jaquet (2019). For delphinids, isotopes values were measured in epidermis (hereafter skin) samples. Because lipids are <sup>13</sup>C-depleted relative to other tissue components and are abundant in delphinids' skin, lipid-extractions were performed. For lipid-extractions, an aliquot of approximately 100 mg of fine powder was stirred with 4 mL of cyclohexane for 1 h at room temperature, this operation being repeated three times. Then, the sample was centrifuged for 5 min at 4000 g and the supernatant containing lipids was discarded. The sample was dried in an oven at 45 °C for 48 h, and 0.35 ± 0.05 mg subsamples of lipid-free powder were then weighed in tin cups for stable isotope analyses. For all other samples, C:N ratios were <3.5, which is considered as an indicator of low lipid contents and as such lipid extraction was not required (Post et al., 2007).

2.3. Data analysis

In addition to species-specific differences in turnover rates, isotopic discrimination values (i.e., enrichment or depletion between trophic

steps) also vary across species and tissues, necessitating adjustments to stable isotope values prior to comparisons across taxa (reviewed by McCutchan et al., 2003; Vanderklift and Ponsard 2003). Therefore, the tissues collected from each species for stable isotope were adjusted for differences in discrimination values prior to statistical analyses (Table 1).

Statistical analyses were performed using R (Version 4.0.2; R Development Core Team, 2014). All statistical analyses were carried out for species with sample size >3. Mean stable carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) values for each species were investigated using the Ward's hierarchical clustering analysis (Ward and Hook 1963). To investigate differences between clusters obtained with the Ward's method, a Multivariate Analysis of Variance (MANOVA, Wilk's' lambda) was performed using  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of each species, followed by Tukey's HSD (Honestly Significant Difference) paired comparisons. To investigate isotopic niche space and isotopic niche overlap among species and the distance to the centroids, we used a Bayesian approach based on multivariate ellipse metrics (SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses within the R-package siar; Jackson et al., 2011). Standard ellipses are a representation of the core area of the population in the isospace, enclosing 40% of the of bivariate data.. This analysis generates standard ellipse areas corrected for small sample sizes (SEAc), which can be compared among species to determine differences in core isotopic niche space and core niche overlap (Jackson et al., 2011). The degree of niche overlap among species was calculated using the OVERLAP function. The percentage overlap between two standard ellipse areas (SEAc) was calculated as follows:

$$\left( \frac{\text{Overlap}}{\text{SEAc}} \right) \times 100$$

2.4. Trophic levels (TL)

The trophic level (TL) of individual species was estimated from nitrogen stable isotope values following the scaled  $\Delta^{15}\text{N}$  framework approach based on a dietary  $\delta^{15}\text{N}$  value-dependent  $\Delta^{15}\text{N}$  model (Hussey et al., 2014a, b).

Relative TL was calculated as follows:

$$TL = \frac{\log(\delta^{15}N_{im} - \delta^{15}N_{base}) - \log(\delta^{15}N_{im} - \delta^{15}N_{TL})}{k} + TL_{base}$$

Where TL<sub>base</sub> is the TL of the baseline species,  $\delta^{15}N_{im}$  the saturating isotope value, k represents the rate at which  $\delta^{15}N_{TL}$  approaches  $\delta^{15}N_{im}$  and  $\delta^{15}N_{TL}$  is the  $\delta^{15}\text{N}$  value of the large marine vertebrates species. The baseline was established using POM, SOM and seagrass isotopic values from La Reunion (Kolasinski et al., 2011; Cuvillier 2016). To estimate the potential contributions of the different sources to the diet of each species, we applied stable isotope analysis in R (MixSIAR) Bayesian isotopic mixing models (Stock et al., 2018). This model estimates the relative contribution of each source item to the diet of the consumer based on  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of the consumer and its potential source. This model allows the inclusion of variability in the stable isotope ratios of the predator and the potential prey isotopic discrimination factors

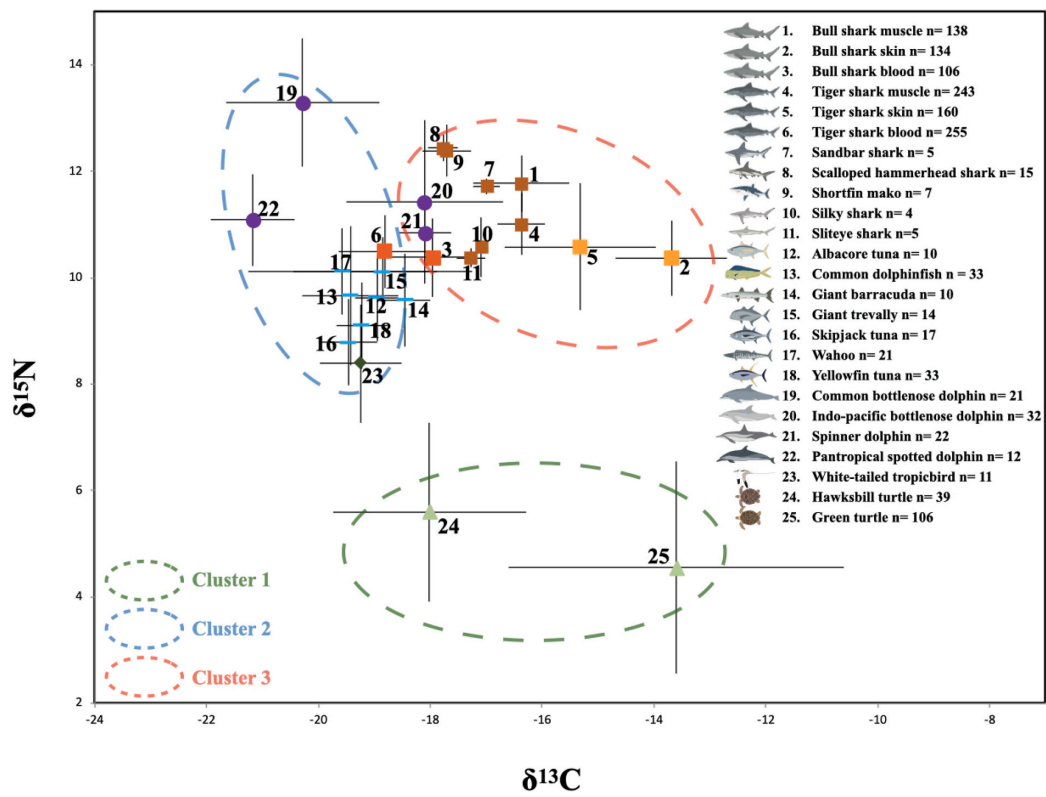


Fig. 2. Biplot of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values (mean  $\pm$  SD). Sharks skin (orange square), Sharks blood (red square), Sharks muscle (dark orange square), delphinids (purple circle), sea turtles (green triangle), White-tailed tropicbird (green diamond) and large pelagic teleost (blue stick). Illustrations: ©Guillaume CHANDELIER.

(Stock et al., 2018). The baseline was calculated as follows:

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{base}} = \sum_k^n (S_k * P_k)$$

Where  $S_k$  is the  $\delta^{15}\text{N}$  values of source and  $P_k$  is the proportion of the source. The  $\delta^{15}\text{N}_{\text{lim}}$  and  $k$  values of 21.93 and 0.14 respectively were derived from a meta-analysis of experimental isotope data (Hussey et al., 2014a). To analyze the differences of trophic level between studied groups (sharks, large pelagic teleosts, delphinids, turtles and seabirds), an Analysis of Variance (ANOVA) was performed on the trophic level values followed by Tukey's HSD (Honestly Significant Difference) paired comparisons.

2.5. Trophic level ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and habitat ( $\delta^{13}\text{C}$ ) ontogenetic profiles

Ontogenetic changes in relative trophic level ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and foraging habitat ( $\delta^{13}\text{C}$ ) were investigated for species where the size was available (Curved Carapace Length for turtles and Total Length for other species). Cook's test was used to identify outliers, each tissue comparison regression model slope was tested to determine if it deviated significantly from a slope of one, and paired difference models were tested as linear and polynomial models to identify the best fitting model.

3. Results

The Ward's method classified the studied species into three distinct clusters (Fig. 2) with significant differences in their overall stable isotopic ratios (MANOVA, Wilk's lambda  $F_{4, 2896} = 901.93, p < 0.0001$ ). Stable carbon isotope values of cluster 2 were significantly lower than those of both clusters 1 and 3 (post hoc Tukey honest significant difference multiple comparison tests, all  $p < 0.05$ , Appendix 1). There was no significant difference between cluster 1 and 3 for  $\delta^{13}\text{C}$  ( $p = 0.46$ ). Stable nitrogen isotope values of the three clusters were significantly different. Cluster 1 had the lowest values, followed by cluster 2 and cluster 3 (all  $p < 0.05$ , Appendix 1). Within each cluster, significant differences in isotopic values were observed (MANOVA, lambda de Wilk's,  $F_{2,143} = 3.41, F_{10,850} = 35.25, F_{22,1712} = 117.26$  for clusters 1, 2 and 3 respectively, all  $p < 0.005$ ). Cluster 1 ( $\delta^{13}\text{C} = -16.88 \pm 3.86\text{‰}$  and  $\delta^{15}\text{N} = +4.84 \pm 2.28\text{‰}$ ) included the Green turtle (*Chelonia mydas*)

and the Hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*), species with the lowest  $\delta^{15}\text{N}$  values of all species investigated and a wide range of  $\delta^{13}\text{C}$  values (Fig. 2). Tukey tests showed that the Hawksbill turtle had significantly higher  $\delta^{15}\text{N}$  values and significantly lower  $\delta^{13}\text{C}$  values than the Green turtle ( $p = 0.01$  and  $p = 0.01$ , respectively). Cluster 2 ( $\delta^{13}\text{C} = -19.05 \pm 1.04\text{‰}$  and  $\delta^{15}\text{N} = +10.28 \pm 1.21\text{‰}$ ) included 12 species, all large pelagic teleosts, the White-tailed tropicbird (*Phaeton lepturus*), the Tiger shark (*Galeocerdo cuvier*, samples of blood) and two species of delphinids, the Common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) and the Pantropical spotted dolphin (*Stenella attenuata*). This cluster was characterized by some of the highest  $\delta^{15}\text{N}$  and the lowest  $\delta^{13}\text{C}$  values of all species (Fig. 2). Overall there was no significant difference for  $\delta^{13}\text{C}$  values between the large pelagic teleosts (Appendix 1). Tukey tests showed that the Giant trevally had significantly higher  $\delta^{13}\text{C}$  values than the other species of cluster 2 (Appendix 1), with the exception of the Giant barracuda (*Sphyrna barracuda*,  $p = 0.07$ ). For  $\delta^{15}\text{N}$ , the Common bottlenose dolphin showed highest  $\delta^{15}\text{N}$  values than all other species of the cluster (Appendix 1). Cluster 3 ( $\delta^{13}\text{C} = -16.49 \pm 1.49\text{‰}$  and  $\delta^{15}\text{N} = +10.93 \pm 0.85\text{‰}$ ) included 7 species of sharks and two species of delphinids, the Indo-pacifique bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*) and the Spinner dolphin (*Stenella longirostris*). Tukey tests showed that the Shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and the Scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) had  $\delta^{13}\text{C}$  values significantly lower and  $\delta^{15}\text{N}$  values significantly higher than all others species of the cluster with the exception of blood samples of the Bull shark and the Sliteyes shark (*Loxodon macrorhinus*) for  $\delta^{13}\text{C}$  and the Sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) for  $\delta^{15}\text{N}$  (Appendix 1). Tukey tests showed also that skin samples of Bull and Tiger sharks had significantly higher  $\delta^{13}\text{C}$  values than all the other species (Appendix 1).

For species with  $\geq 5$  individuals, estimates of corrected standard  $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$  ellipses areas (SEAC) ranged from 0.14 for the Sandbar shark to 19.3 for the Green turtle (Fig. 3, Table 2). Overall, a high isotopic niche overlap occurred between species of the same taxonomic groups (sharks, delphinids, sea turtles, large pelagic teleosts; Fig. 3, Appendix 2). For example, the isotopic niche (SEAC) of the Indo-pacific bottlenose dolphin (fully overlapped that of the Spinner dolphin (Fig. 3, Appendix 2). Similarly, the isotopic niche (SEAC) of the Scalloped hammerhead shark fully overlapped that of the Shortfin mako (Fig. 3, Appendix 2). A significant overlap of the isotopic niche (SEAC) of the Green turtle with that of the Hawksbill turtle (Fig. 3, Appendix 2) occurred. In addition,

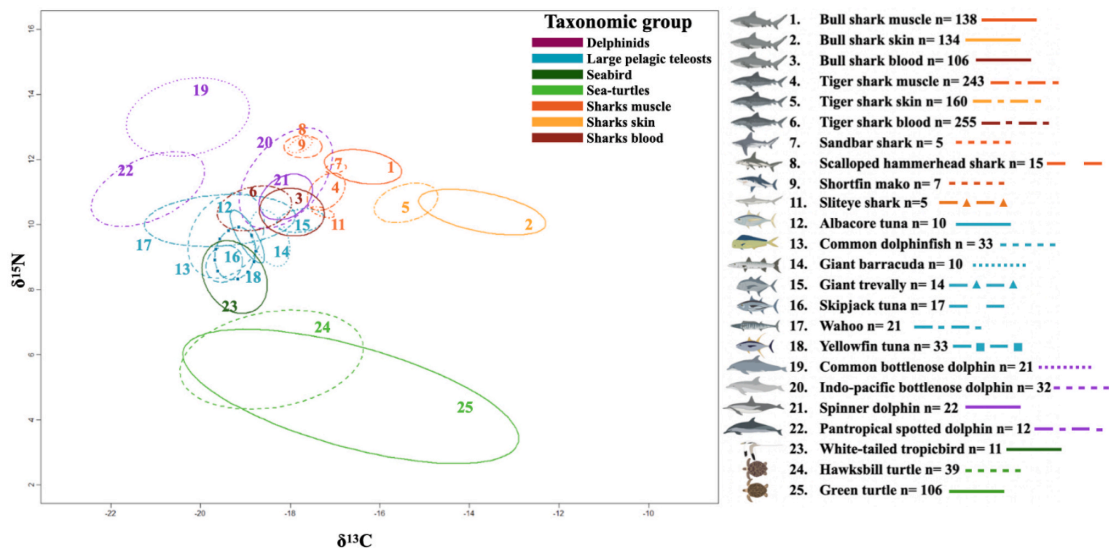


Fig. 3. Stand ellipse areas corrected for sample size (SEAC) of studied species. Illustrations: ©Guillaume CHANDELIER.

**Table 2**  
 Characteristics of the large marine vertebrates species sampled around La Reunion. Stable isotope values are displayed as mean ( $\pm$  standard deviation). n = number of samples, TL = trophic level, SEAc = corrected standard ellipses areas, CD = centroid distance.

Taxonomic group	Species	Common name	Sampling tissue	n	Mean size $\pm$ standard error (cm)	Range size (cm)	Cluster	n° Fig. 1	$\delta^{13}C$ (‰)	$\delta^{15}N$ (‰)	Mean trophic level $\pm$ standard error	SEAc (‰ <sup>2</sup> )	CD = distance to the centroid
Delphinids	<i>Stenella attenuata</i>	Pantropical spotted dolphin	Skin	12	NA	NA	2	22	-19.60 ( $\pm 0.74$ )	+12.10 ( $\pm 0.86$ )	3.48 ( $\pm 0.36$ )	4.48	1.32
	<i>Stenella longirostris</i>	Spinner dolphin	Skin	22	NA	NA	3	21	-16.59 ( $\pm 0.51$ )	+11.75 ( $\pm 0.65$ )	3.78 ( $\pm 0.25$ )	1.68	0.93
	<i>Tursiops aduncus</i>	Indo-pacific bottlenose dolphin	Skin	32	NA	NA	3	20	-16.50 ( $\pm 1.03$ )	+12.42 ( $\pm 1.51$ )	4.06 ( $\pm 0.28$ )	4.54	1.26
	<i>Tursiops truncatus</i>	Common bottlenose dolphin	Skin	21	NA	NA	2	19	-18.71 ( $\pm 1.37$ )	+14.30 ( $\pm 1.20$ )	4.23 ( $\pm 0.46$ )	5.36	1.48
	<i>Acanthocybium solandri</i>	Wahoo	Muscle	21	108 ( $\pm 9$ )	97-142	2	17	-17.77 ( $\pm 1.68$ )	+12.01 ( $\pm 0.80$ )	3.27 ( $\pm 0.21$ )	3.94	1.37
	<i>Caranx ignobilis</i>	Giant trevally	Muscle	14	102 ( $\pm 14$ )	83-135	2	15	-15.97 ( $\pm 0.52$ )	+12.01 ( $\pm 0.36$ )	3.26 ( $\pm 0.09$ )	0.73	0.52
	<i>Coryphaena hippurus</i>	Common dolphinfish	Muscle	33	96 ( $\pm 13$ )	69-114	2	13	-17.62 ( $\pm 0.85$ )	+11.56 ( $\pm 1.31$ )	3.16 ( $\pm 0.33$ )	3.61	1.41
	<i>Katsuwonus pelamis</i>	Skopjack tuna	Muscle	17	59 ( $\pm 13$ )	39-90	2	16	-17.66 ( $\pm 0.40$ )	+10.68 ( $\pm 0.56$ )	2.92 ( $\pm 0.13$ )	0.74	0.57
	<i>Sphyrna barracuda</i>	Giant barracuda	Muscle	10	110 ( $\pm 29$ )	64-138	2	14	-16.64 ( $\pm 0.44$ )	+11.48 ( $\pm 0.86$ )	3.12 ( $\pm 0.23$ )	1.25	0.80
	<i>Thunnus albacunga</i>	Albacore tuna	Muscle	10	99 ( $\pm 3$ )	95-104	2	12	-17.15 ( $\pm 0.38$ )	+11.52 ( $\pm 0.81$ )	3.13 ( $\pm 0.2$ )	0.68	0.70
Sea turtles	<i>Thunnus albacares</i>	Yellowfin tuna	Muscle	33	77 ( $\pm 23$ )	50-145	2	18	-17.42 ( $\pm 0.45$ )	+11.006 ( $\pm 0.80$ )	3.0 ( $\pm 0.20$ )	1.14	0.78
	<i>Chelonia mydas</i>	Green turtle	Skin	106	58 ( $\pm 18$ )	34-119	1	25	-14.53 ( $\pm 2.94$ )	+8.85 ( $\pm 1.59$ )	2.09 ( $\pm 0.38$ )	19.32	3.86
	<i>Eremochelys imbricata</i>	Hawksbill turtle	Skin	39	49 ( $\pm 12$ )	31.5-85.5	1	24	-16.19 ( $\pm 1.49$ )	+9.93 ( $\pm 1.17$ )	2.29 ( $\pm 0.30$ )	9.32	2.20
	<i>Phaethon lepturus</i>	White-tailed tropicbirds	Blood	11	NA	NA	2	23	-18.24 ( $\pm 0.72$ )	+11.39 ( $\pm 1.11$ )	2.76 ( $\pm 0.26$ )	2.76	1.11
	<i>Carcharhinus falciformis</i>	Silky shark	Muscle	4	138 ( $\pm 13$ )	120-149	3	10	-16.19 ( $\pm 0.058$ )	+12.86 ( $\pm 0.56$ )	3.43 ( $\pm 0.15$ )	0.11	0.47
	<i>Carcharhinus leucas</i>	Bull shark	Skin	106	252 ( $\pm 54$ )	95-327	3	2	-12.79 ( $\pm 1.41$ )	+12.66 ( $\pm 0.70$ )	3.35 ( $\pm 0.21$ )	2.75	1.26
	<i>Carcharhinus leucas</i>	Bull shark	Blood	134	257 ( $\pm 47$ )	104-327	3	3	-15.06 (0.72)	+12.98 ( $\pm 0.62$ )	3.16 ( $\pm 0.19$ )	1.71	0.86
	<i>Carcharhinus leucas</i>	Bull shark	Muscle	138	254 ( $\pm 49$ )	101-325	3	1	-15.47 ( $\pm 0.86$ )	+14.05 ( $\pm 0.53$ )	3.74 ( $\pm 0.17$ )	1.39	0.80
	<i>Carcharhinus plumbeus</i>	Sandbar shark	Muscle	5	174 ( $\pm 38$ )	176-203	3	7	-16.09 ( $\pm 0.23$ )	+14.01 ( $\pm 0.14$ )	3.75 ( $\pm 0.04$ )	0.14	0.24
	<i>Galeocerdo cuvier</i>	Tiger shark	Skin	160	301 ( $\pm 66$ )	130-415	3	5	-14.51 ( $\pm 0.71$ )	+12.96 ( $\pm 0.61$ )	3.44 ( $\pm 0.75$ )	1.32	0.80
Sharks	<i>Galeocerdo cuvier</i>	Tiger shark	Muscle	243	310 ( $\pm 60$ )	130-429	3	4	-16.30 ( $\pm 0.42$ )	+13.30 ( $\pm 0.57$ )	3.52 ( $\pm 0.16$ )	0.71	0.60
	<i>Galeocerdo cuvier</i>	Tiger shark	Blood	255	310 ( $\pm 60$ )	130-429	2	6	-15.90 ( $\pm 0.82$ )	+13.09 (0.68)	3.16 ( $\pm 0.19$ )	1.77	0.87
	<i>Isurus oxyrinchus</i>	Shorfin mako	Muscle	7	NA	NA	3	9	-16.87 ( $\pm 0.26$ )	+14.73 ( $\pm 0.24$ )	3.99 ( $\pm 0.08$ )	0.21	0.31
	<i>Loxodon macrorhinus</i>	Sliteye shark	Muscle	5	97 ( $\pm 3$ )	93-102	3	11	-16.38 ( $\pm 0.25$ )	+12.67 ( $\pm 0.17$ )	3.36 ( $\pm 0.04$ )	0.14	0.25
	<i>Sphyrna lewini</i>	Scalloped hammerhead	Muscle	15	270 ( $\pm 24$ )	64-315	3	8	-16.96 ( $\pm 0.2$ )	+14.65 ( $\pm 0.38$ )	3.96 ( $\pm 0.11$ )	0.49	0.42

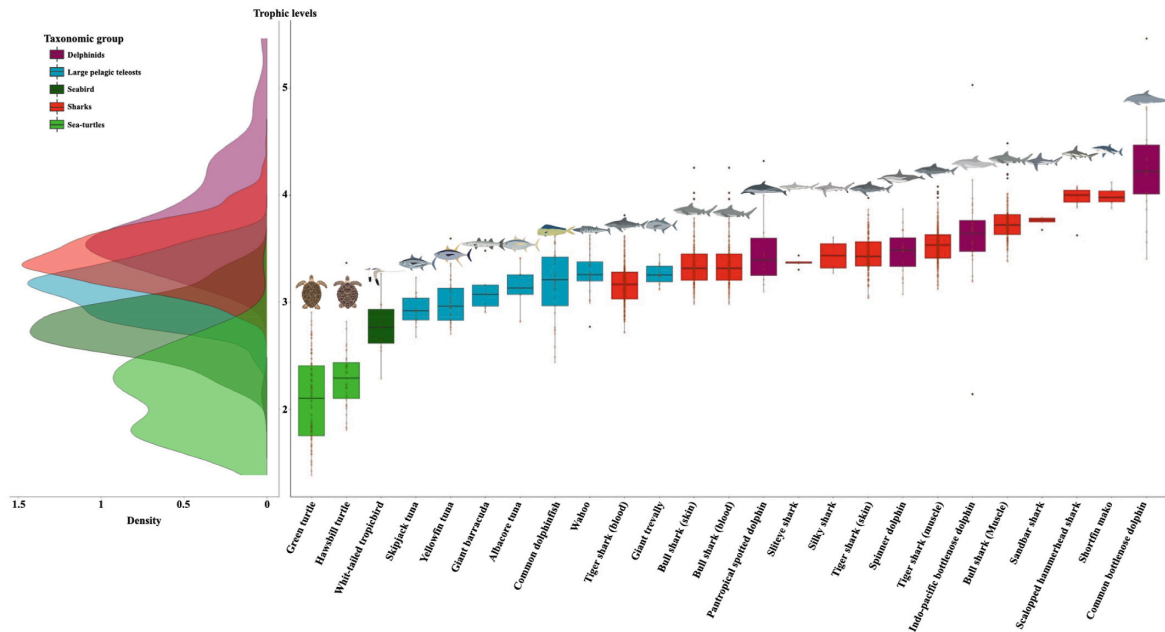


Fig. 4. Trophic level estimation of the species using  $\delta^{15}\text{N}$  values. Illustrations: ©Guillaume CHANDELIER.

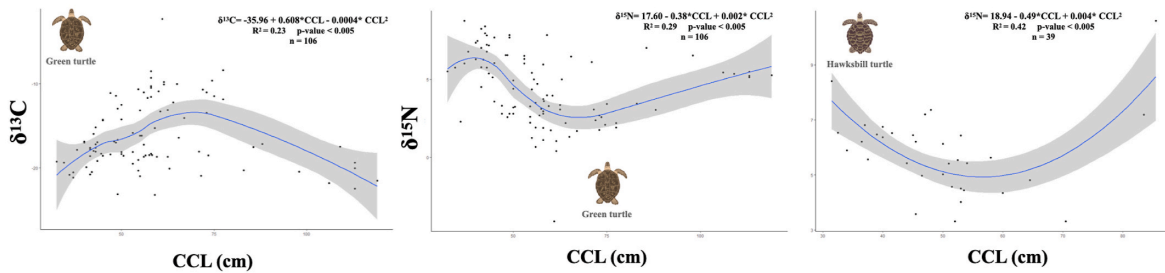


Fig. 5. Regression of the relationship between stable isotopes  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and size = CCL = curved carapace length (cm).

the isotopic niche (SEAc) of the Wahoo (*Acanthocybium solandri*) significantly overlapped with the niches of many large pelagic fish species such as the Albacore tuna (*Thunnus alalunga*), the Giant barracuda, the Giant trevally (*Caranx ignobilis*) and the Common dolphin (*Coryphaena hippurus*). Finally, the isotopic niche of the Common dolphin overlapped significantly with those of the Skipjack (*Katsuwonus pelamis*) and the Yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) (Fig. 3, Appendix 2). A high isotopic niche overlap occurred between species of different taxonomic groups (Fig. 3, Appendix 2). For example, the isotopic niche (SEAc) of the Indo-pacific bottlenose dolphin fully overlapped that of the Shortfin mako and the Scalloped hammerhead shark, and largely overlapped those of the Tiger and Bull shark blood samples (Fig. 3, Appendix 2). The isotopic niche of the Wahoo also overlapped significantly with those of the Tiger and Bull shark blood samples and the Giant trevally with the Bull shark blood. Finally, the isotopic niche (SEAc) of the White-tailed tropicbird showed a significant overlap with several large pelagic teleosts such as the Common dolphin, the Yellowfin tuna and the Skipjack tuna (Fig. 3, Appendix 2).

Trophic levels were significantly different (one-way ANOVA:  $F_{4, 1473} = 657.80$ ,  $p < 0.0001$ ), with dolphins and sharks species with the highest trophic levels, followed by large pelagic teleosts, the seabird

species and sea turtles. At the species level, trophic levels ranged between  $2.09 \pm 0.38$  for the Green turtle to  $4.06 \pm 0.28$  for the Common bottlenose dolphin (Fig. 4, Table 1). The Common bottlenose dolphin has significantly higher trophic level than all species with the exception of the Shortfin mako, the Scalloped hammerhead shark and the Bull shark (Blood and skin samples, Appendix 2). The Green and Hawksbill turtle have significantly lower trophic levels than all other species (Appendix 2). The lowest and highest mean distances to centroid were 0.2 and 3.9 for the Sandbar shark and the Green turtle respectively (Table 1).

Six species showed a significant relationship between size and  $\delta^{13}\text{C}$  though the coefficient of determination  $R^2$  is weak for most of them, indicating that the size of the individuals has a limited influence on the variability of  $\delta^{13}\text{C}$  values (Appendix 3). For the Bull shark, the relationship between the individual size and the  $\delta^{13}\text{C}$  values is significant and positive for the three tissues, while only the skin is significant for the tiger shark. The Albacore tuna and the Yellowfin tuna showed positive and significant relationships between the size and the  $\delta^{13}\text{C}$  values, while for the Wahoo no clear trend emerged. For the Green turtle,  $\delta^{13}\text{C}$  values increased until LCC = 75 cm then decreased. Four species showed a significant relationship between size and  $\delta^{15}\text{N}$ , and these relationships

were overall stronger than with  $\delta^{13}\text{C}$ . For the Albacore tuna and the two sea turtle species, the relationship showed similar patterns with smaller and larger individuals with higher  $\delta^{15}\text{N}$  values than intermediate size individuals (Fig. 5).

#### 4. Discussion

Stable isotope analyses of samples collected over a 9-years period provide a consistent picture of the structure of the community of large marine vertebrates species around La Reunion (Dulau-Drouot et al., 2008; Jaquemet et al., 2011; Le Manach et al., 2015; Trystram et al., 2017). The range of carbon and nitrogen isotopic values measured in the 21 studied species demonstrates that these species exploit different resources along a coastal-offshore gradient, thus limiting habitat and trophic redundancy between species. Differences in isotopic niche widths indicate that some species have either high inter-individual variability (Burkholder et al., 2011) and/or that some species rely on multiple carbon sources. Interestingly, species known to forage on oceanic resources such as large pelagic teleosts showed intermediate carbon values between oceanic and coastal carbon sources (Kolasinski et al., 2011; Cuvillier 2016). This supports the idea that some oceanic predators link spatially distinct habitats and use peri-insular waters where feeding opportunities could be higher than in the open ocean (Bakun et al. 2006). This is consistent with a higher exploitation of coastal resources for Yellowfin tuna and Skipjack tuna caught around La Reunion compared to individuals caught further offshore (Jaquemet et al., 2011).

##### 4.1. Foraging habitats

Carbon isotope values showed a coast-open ocean gradient of foraging habitats for the studied species. In addition, the wide range of intra and inter-specific  $\delta^{13}\text{C}$  values suggests that the studied species likely use several foraging habitats. The Green turtle and the Bull shark showed a strong preference for coastal foraging habitats as indicated by their higher  $\delta^{13}\text{C}$  values compared to other species. For the Bull shark, it seems to have an ontogenetic change in the habitat use, with juveniles more inshore than adults, as already shown (Trystram et al., 2017). The Shortfin mako, the Scalloped hammerhead shark, the White-tailed tropicbird, the Pantropical spotted dolphin, the Common bottlenose dolphin and the large pelagic teleosts had relatively lower  $\delta^{13}\text{C}$  values, indicating that they mostly rely on oceanic resources. Nevertheless, for most species,  $\delta^{13}\text{C}$  values were intermediate to those habitats, suggesting that they forage in both coastal and oceanic habitats (Hussey et al., 2011) or at least derive their carbon sources from both habitats. Export of coastal material offshore and enrichment of the oligotrophic oceanic ecosystems is typically associated to island mass effect (Bakun 2006). Such process could explain the fact that most species have intermediate  $\delta^{13}\text{C}$  values between coastal and oceanic sources (Kolasinski et al., 2011). Some species, particularly the two sea turtle species, all dolphins except the Spinner dolphin and 2 species of large pelagic teleosts, the Wahoo and the Common dolphin, showed a high intraspecific variability of  $\delta^{13}\text{C}$  values. This high variability can be explained by either a strong inter-individual difference of foraging habitat use and/or a dependency to multiple carbon sources, as documented in other ecosystems for the Green turtle (Burkholder et al., 2011). For the two latter species, the dependency to multiple carbon sources could be explained by different duration of residency in the vicinity of the island, as these species are known to exhibit seasonal patterns of abundance in relation with environmental conditions (Marinez-Enriquez et al. 2017).

##### 4.2. Trophic levels and trophic redundancy

Results from this study reveal considerable intraspecific variation in  $\delta^{15}\text{N}$ , suggesting some level of individual dietary-specialization in several of the studied species, consistent with the intraspecific

variability of foraging habitat use suggested by the  $\delta^{13}\text{C}$ . For the studied species, trophic levels were similar to studies using stable isotope method (Kiszka et al., 2015; Dicken et al., 2017), and were also comparable to studies that use stomach content analysis (Cortes 1999). Our results showed that, around La Reunion, large marine vertebrates have a wide range of trophic levels, from primary consumers to apex predators (Roger 1994; Ménard et al., 2006; Kojadinovic et al., 2008; Kiszka et al., 2014; Li et al., 2016a; Trystram et al., 2017; Figgenger et al., 2019). Overall, the two species of sea turtles have the lowest trophic levels, which is consistent with a diet composed mainly of organisms at the base of food webs (e.g. algae, sponges, zoantharia). (León and Bjorndal 2002; Burkholder et al., 2011; Di Benedetto et al., 2017).

Although there is no study on the trophic ecology of sea turtles using stable isotopes in La Reunion, their  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values fall within the range of known values for the two species at the global scale (Figgenger et al., 2019) but also at the Indian Ocean scale (Burkholder et al., 2011). Their isotopic niches were the largest of all studied species, showing extreme variations in isotopic values between individuals in the population. The green turtle is known to exhibit significant ontogenetic dietary changes (Reich et al., 2007; Cardona et al., 2009). Although the turtle population in Reunion Island is mainly composed of juveniles at the neritic stage, the results of our study show an important variation of isotopes according to the size (CCL). Indeed, small (CCL < 50 cm) and larger (CCL > 80 cm) individuals showed the highest  $\delta^{15}\text{N}$  and the lowest  $\delta^{13}\text{C}$  values compared to intermediate size (CCL = 50–80 cm). The  $\delta^{15}\text{N}$  values of small individuals could be explained by either the fact that they still rely on oceanic zooplankton and micro-nektonic prey despite being in the neritic zone or they recruit recently in their juvenile neritic habitat and still exhibit the signature of their carnivorous oceanic stage of development. These typical oceanic life-phase isotopic signatures related to sampling in the coastal environment could represent a key moment in the life cycle of juvenile green turtles (Hamabata et al., 2015). However, isotopic signatures would show that juvenile green turtles would not make a feeding change directly after settling in the neritic environment (Cardona et al., 2009) but would go through a transition period where they depend on both coastal and offshore resources. Another hypothesis would be that the change in diet of juvenile green turtles in the coastal environment of Reunion is rapid but that isotopic assimilation is asynchronous due to an enzymology not adapted to plant resources in the first months of ontogenetic change (Cardona et al., 2010). For adults (largest size), the similar isotopic signatures to juveniles could reveal that they feed on animal sources in addition to algae and sea grasses, leading to an increase in their  $\delta^{15}\text{N}$  value. This feeding behaviour could be implemented to counter the low availability of resources related to the small size of the neritic zone present in La Reunion. In a less marked way, our results showed the same trend for Hawksbill turtles. In addition to the isotopic differences between the different size classes, it is possible to observe a large variability of isotopic values for individuals of the same size class. This high variability in individual isotopic values can be driven by the exploitation of a wide range of feeding resources across multiple foraging habitats (Burkholder et al., 2011; Haywood et al., 2019; Figgenger et al., 2019), but also short-term differences in diet, or even a long-term specialization on a subset of resources in a population that vary in isotopic composition ('individual specialization') and finally by individual differences in physiology (Hobson and Clark 1992; Bearhop et al., 2004; Barnes et al., 2008). The extreme dispersion of isotopic values observed in the turtles in this study suggests that the narrow neritic habitat likely limit food availability for sea turtles, forcing individuals to forage more efficiently on a narrow set of resources to limit the competition with congeners (Bolnick et al., 2003). This hypothesis can be confirmed by the high variability of carbon sources (e.g. algae, sea grasses, sponges and zoantharia) found in the stomach contents of both species (C. Jean unpubl. data).

The White-tailed tropicbird and the large pelagic teleosts had similar trophic levels, higher than sea turtles but lower than sharks and



delphinids indicating that they are mesopredators. Dolphins and sharks have relatively similar trophic levels with the exception of the Shortfin mako, the Scalloped hammerhead shark, and the Common bottlenose dolphin that exhibited significantly higher positions in the food web (Cortes 1999; Maia et al., 2006, Hernandez-Milan et al. 2015). Variations in the use of the oceanic and coastal ecosystems could partially explain the difference of trophic positions, which limit the comparison between species that do not gather to the same clusters (Fig. 2) Some studies have suggested partial (Li et al., 2016a) or high (Kitchell et al., 2002) functional redundancies among oceanic sharks, tunas and billfish in the offshore Pacific. Other studies have suggested resource partitioning through dietary divergence in space and time to reduce interspecific competition, as is the case for cetaceans in coastal ecosystems (Pinela et al., 2010; Browning et al., 2014; Matich et al., 2017). Overall, our results confirm a high degree of isotopic niche overlap among large pelagic fishes around La Reunion, which is consistent with previous studies carried out in the region (Kojadinovic et al., 2008), but also for other oceanic predator guilds, such as tropical seabirds in the western Indian Ocean (Cherel et al., 2008). This high overlap between large pelagic teleost could be due to either a low variability of carbon sources in oligotrophic offshore ecosystems, characterised by low productivity and seasonality (Cherel et al., 2008), a strong trophic plasticity (Kiszka et al., 2015) or a high diversity of foraging locations for these highly mobile species. However, this overlap can also be explained by the fact that long-term tissues mask patterns of habitat and resource partitioning, especially by averaging intra-specific variability.

In contrast to what Kiszka et al. (2015) observed for pelagic sharks in the oceanic western tropical Indian Ocean, isotopic niche estimations did not show strong overlap among sharks, indicating low functional redundancy in accordance with what Li et al. (2016a) observed in the central Pacific Ocean. This can be explained by the discontinuity produced by the island in the homogeneous oceanic masses, leading to strong coastal-open ocean gradient of carbon and nitrogen in comparison to the open ocean. Among delphinids, only the Indo-pacific bottlenose dolphin and the Spinner dolphin exhibited significant isotopic overlap, whereas the Pantropical spotted dolphin and the Common bottlenose dolphin were both significantly different from one another and with the two other species. The lack of differences between the Indo-pacific bottlenose dolphin and the Spinner dolphin was unexpected since these two species are known to use different foraging habitats and feed on different prey in other locations, including in the western Indian Ocean (Kiszka et al., 2011, 2014). This might indicate that the foraging habitat of the Spinner dolphin around La Reunion is more coastal than expected, and closely related to their coastal resting habitat, which is consistent with recent information on their afternoon distribution and diel movements (Condet and Dulau-Drouot 2016; Globice, Unpub. data). Finally, it should also be considered that defining trophic redundancy using isotopes remains incomplete. Further investigations would help to better understand the foraging ecology of these species.

#### 4.3. Relationships within trophic guilds

The results showed an important overlap between the isotopic niches of the two marine turtles in Reunion Island. Indeed, the isotopic niche of hawksbill turtles is enclosed in that of green turtles. Hawksbill turtles seem to use the same resources consumed by green turtles. However, green turtles have a much broader isotopic niche and appear to rely primarily on resources not consumed by hawksbill turtles. Stable isotope values alone cannot explain whether this significant overlap is an indicator of competition between these species. However, it would appear that in Reunion Island these two species have a similar diet composed mostly of red algae (C. Jean, unpublished data). Indeed, unpublished data on stomach contents of the two species showed that the share of red algae in stomach contents is about 80% for the green turtle ( $n = 14$ ) and 50% for hawksbill turtles ( $n = 5$ ), which supports the hypothesis of a possible trophic competition between these two species for some

carbons sources. The narrow neritic habitat and the low abundance of the sea grass in the lagoon (Cuivillier, 2016), likely limit the availability of food resources and the opportunities of dietary differentiation for these two species, thus increasing their trophic competition.

Previous studies have shown that seabirds/delphinids and seabirds/large pelagic teleosts foraging associations occur off La Reunion (Jaquemet et al., 2004; Kojadinovic et al., 2008). These foraging associations suggest that both seabirds and surface predators feed on similar prey. The significant overlap of isotopic area between the White-tailed tropicbird and some species of large pelagic teleosts support this statement, in contrast to the lack of overlap between the White-tailed tropicbird and the delphinids. As these associations are mostly ephemeral and tropical seabirds have very limited diving abilities (Sommerfeld and Hennicke, 2009), the overlap of isotopic niches indicates that either the large teleosts derived a small part of their food only during these surface feeding events or that seabirds' access on a small portion of the prey only therefore acting as true commensals of their associated surface predators. Although the predation by the sharks on sea turtles, dolphins, pelagic fish and seabirds is documented (Dickens et al., 2017; Heithaus et al., 2017), including off Reunion Island (Trystram et al., 2017), the stable isotope values alone do not clearly depicted such relationships between species in our study. This highlights the limits of stable isotopes and the necessary use of complementary methods (e.g., fatty acids, compound-specific stable isotopes, stomach content analysis, Shipley & Matich, 2020) to evaluate more precisely isotopic niche partitioning and comparison of trophic levels between marine species in complex environments such as around oceanic islands.

#### 5. Conclusion

To conclude, the results of this study suggest that the close proximity of the inshore and offshore habitats around La Reunion promotes movements of marine predators among these habitats. Similar to Hawaii (Benoit-Bird and Au 2006), the topography of La Reunion could promote horizontal movements of micronektonic organisms during the diel migration, thus leading to an increase of the forage biomass near the coast, which would ultimately provide higher feeding opportunities in the vicinity of the island for both coastal and oceanic predators (Heywood et al., 1990; Signorini et al., 1999). The aggregation of forage organisms around La Reunion associated to export of organic matter and nutrients from the island could promote the co-existence of large marine vertebrates in the vicinity the island, by producing strong coastal-open ocean gradient of mater and energy. The large range of carbon and nitrogen isotopic values and trophic levels of the studied species confirm that they have different trophic positions in the ecosystem and limited functional redundancy.

#### Ethical statement

Delphinid samples were collected by GLOBICE and OFB/BNOI, under programs with research permits delivered by the French Ministry for Environment (2009-336 and 2016-04) and the Ministry for Research (#6197-2016071511066393). Turtles samples were collected under the Ethical approval code provided by La Réunion Environment, Planning and Housing Direction (DEAL/CNPN) from the Ecological and Solidarity Transition French Ministry (MTES): CHARC (n°19/12/2012) EGATOMER DA n° 2014-03 et 2014-06 and project authorization 03866.01 21/08/15 - MEN/ESR HATOCAM (n° 2017-01) and project authorization (09-14-05/SG/DRCTCV) (Turtle Care Centre of Kelonia). All sharks were caught as part of the local shark control program organized since 2012 by the French government around the island. This program aims at reducing the shark risk close to nautical activities and all catches are done by professional fishermen. Reunion Island University takes the opportunity of these catches to organize the dissection of the sharks captured to improve knowledge of the local biology and ecology of the species. As the death of the sharks is not primarily related to the

gathering of scientific knowledge and samples or data are only taken from already dead animals, no ethical agreement is needed to conduct this research.

**Author statement**

Guillaume CHANDELIER: Conceptualization, Methodology, Investigation, Writing - Original Draft, Writing - Review & Editing, Software, Formal analysis, Visualization.

Jeremy J. KISZKA: Conceptualization, Methodology, Investigation, Writing - Review & Editing.

Violaine DULAU DRUOT: Conceptualization, Methodology, Investigation, Writing - Review & Editing, Funding acquisition.

Claire JEAN: Conceptualization, Methodology, Investigation, Writing - Review & Editing, Funding acquisition.

Thomas POIROUT: Investigation, Writing - Review & Editing.

Vanessa ESTRADE: Investigation, Writing - Review & Editing.

Mathieu BARRET: Investigation, Writing - Review & Editing.

Jacques FAYAN: Investigation.

Sébastien JAQUEMET: Conceptualization, Methodology, Validation,

Investigation, Writing - Original Draft, Writing - Review & Editing, Supervision, Funding acquisition \*

**Declaration of competing interest**

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

**Data availability**

Data will be made available on request.

**Acknowledgement**

The authors thank Dr. Philip Matich for his advice for data analyses. The Centre Sécurité Requin, professional fishermen, the CEDTM, IFREMER, OFB/BNOI for support in providing samples. This study was financially supported by FEDER, DEAL La Réunion, CEDTM, Kelonia, OFB/BNOI, IFREMER, Fondation Crédit Agricole, IRD.

**Appendix 1. P-value from MANOVA showing differences in  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{15}N$  values between and among clusters. \*: p-value <0.05, \*\*: p-value <0.01, \*\*\*p-value <0.001, \*\*\*\* p-value <0.0001**

$\delta^{13}C$	Cluster 1										Cluster 2										
Cluster 1																					
Cluster 2	****																				
Cluster 3	0.46										****										
$\delta^{15}N$																					
Cluster 1																					
Cluster 2	****																				
Cluster 3	****																				
Cluster 1																					
$\delta^{13}C$											Hawksbill turtle										
Green turtle											*										
$\delta^{15}N$											Hawksbill turtle										
Green turtle											*										
Cluster 2																					
$\delta^{13}C$	Wahoo	Common dolphinfish	Giant trevally	Tiger shark blood	Skipjack tuna	White-tailed tropicbird	Pantropical spotted dolphin	Giant barracuda	Albacore tuna	Yellowfin tuna											
Common dolphinfish	1																				
Giant trevally	**	****																			
Tiger shark blood	0.59	**	***																		
Skipjack tuna	1	1	****	***																	
White-tailed tropicbird	0.99	1	***	0.67	0.99																
Pantropical spotted dolphin	0.12	*	****	***	*	**															
Giant barracuda	0.19	**	0.07	0.46	***	0.16	***														
Albacore tuna	0.87	0.34	****	0.97	0.09	0.98	**	0.25													
Yellowfin tuna	0.99	0.97	****	***	0.71	1	**	**	0.71												
Common bottlenose dolphin	0.91	0.31	****	***	0.31	0.2	0.72	***	*	0.07											
$\delta^{15}N$	Wahoo	Common dolphinfish	Giant trevally	Tiger shark blood	Skipjack tuna	White-tailed tropicbird	Pantropical spotted dolphin	Giant barracuda	Albacore tuna	Yellowfin tuna											
Common dolphinfish	0.88																				
Giant trevally	1	0.76																			
Tiger shark blood	0.61	*	0.06																		

(continued on next page)

(continued)

Cluster 2											
$\delta^{13}\text{C}$	Wahoo	Common dolphinfish	Giant trevally	Tiger shark blood	Skipjack tuna	White-tailed tropicbird	Pantropical spotted dolphin	Giant barracuda	Albacore tuna	Yellowfin tuna	
Skipjack tuna	****	0.06	****	****							
White-tailed tropicbird	0.01	0.12	0.01	**	0.98						
Pantropical spotted dolphin	0.32	0.05	0.25	0.76	***	***					
Giant barracuda	0.84	1	0.74	0.15	0.33	0.24	0.06				
Albacore tuna	0.86	1	0.76	0.14	0.22	0.19	0.06	1			
Yellowfin tuna	**	0.59	***	****	0.85	0.66	**	0.88	0.78		
Common bottlenose dolphin	****	****	****	****	****	****	***	****	****	****	
Cluster 3											
$\delta^{13}\text{C}$	Silky shark	Bull shark muscle	Bull Shark skin	Bull shark blood	Sandbar shark	Tiger shark muscle	Tiger shark skin	Shortfin mako	Sliteye shark	Scalloped hammerhead shark	Spinner dolphin
Bull shark muscle	****										
Bull Shark skin	****	****									
Bull shark blood	****	****	****	**							
Sandbar shark	0.99	*	****	**							
Tiger shark muscle	0.34	****	****	****	0.72						
Tiger shark skin	****	****	****	****	****	****					
Shortfin mako	**	****	****	0.98	**	**	****				
Sliteye shark	0.86	**	****	*	0.76	0.99	***	0.08			
Scalloped hammerhead shark	***	****	****	0.64	*	**	****	0.99	0.29		
Spinner dolphin	****	****	****	0.99	***	****	****	0.88	**	0.5	
Indo-pacifique bottlenose dolphin	***	****	****	1	***	**	****	0.98	*	0.81	1
$\delta^{15}\text{N}$	Silky shark	Bull shark muscle	Bull Shark skin	Bull shark blood	Sandbar shark	Tiger shark muscle	Tiger shark skin	Shortfin mako	Sliteye shark	Scalloped hammerhead shark	Spinner dolphin
Bull shark muscle	0.18										
Bull Shark skin	0.99	****									
Bull shark blood	0.99	****	1								
Sandbar shark	0.19	1	****	****							
Tiger shark muscle	0.87	****	****	****	***						
Tiger shark skin	1	****	*	*	****	****					
Shortfin mako	*	*	****	****	*	***	****				
Sliteye shark	0.99	****	1	1	****	**	0.2	****			
Scalloped hammerhead shark	0.05	****	****	****	***	****	****	1	****		
Spinner dolphin	0.99	***	0.23	0.23	***	0.99	0.99	****	0.27	****	
Indo-pacifique bottlenose dolphin	0.61	0.98	*	*	0.99	0.93	0.28	0.06	*	0.07	0.8

Appendix 2. Overlap of SEAc (available in excel file)

Overlap (SEAc)	Bull shark blood	Bull shark muscle	Bull shark skin	Sandbar shark	Scalloped hammerhead shark	Shortfin mako	Sliteye shark	Tiger shark blood	Tiger shark muscle	Tiger shark skin
Bull shark blood		0	0	0	0	0	57.8	33.1	16.7	0
Bull shark muscle	0		0	0	0	0	0	0	1.4	0
Bull shark skin	0	0		0	0	0	0	0	0	16.6
Sandbar shark	0	0	0		0	0	0	33.1	0.4	0
Scalloped hammerhead shark	0	0	0	0		100	0	0	0	0
Shortfin mako	0	0	0	0	43.7		0	0	0	0
Sliteye shark	5	0	0	0	0	0		0	4.2	0
Tiger shark blood	34.5	0	0	0	0	0	0		0	0
Tiger shark muscle	7.14	0.7	0	2.1	0	0	21.4	0		0
Tiger shark skin	0	0	7.2	0	0	0	0	0	0	
Albacore tuna	0	0	0	0	0	0	0	13.7	0	0
Common dolphinfish	1.7	0	0	0	0	0	0	56	0	0
Giant barracuda	16	0	0	0	0	0	0	18.8	0	0
Giant trevally	36.9	0	0	0	0	0	30.7	1.8	0	0
Skipjack tuna	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Wahoo	39.2	0	0	0	0	0	0	80.5	0	0
Yellowfin tuna	0	0	0	0	0	0	0	1.7	0	0
Common bottlenose dolphin	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Indo-Pacific bottlenose dolphin	61.3	5.3	0	21.4	100	100	0	70.2	26.7	0
Pantropical potted dolphin	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Spinner dolphin	50	0	0	0	0	0	0	33.7	5.6	0
Green turtle	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hawksbill turtle	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
White tailed tropicbird	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

## Chapitre 5

Albacore tuna	Common dophinfish	Giant barracuda	Giant trevally	Skipjack tuna	Wahoo	Yellowfin tuna	Common bottlenose dolphin	Indo-Pacific bottlenose dolphin	Pantropical potted dolphin	Spinner dolphin	Green turtle	Hawksbill turtle	White tailed tropicbird
0	1.03	21.6	98.4	0	15	0	0	22.3	0	64.1	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1.6	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0.8	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	4.5	0	0	0	0	0
0	0	0	6.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
35.2	28.8	26.4	5.2	0	32.7	1.7	0	26.6	0	45	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	4.1	0	3	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	16.1	13.6	0	0	10	23.9	0	0	0	0	0	0	4
82.3		26.4	0	88.15	50.7	88	0	9.9	0	1.3	0	0	39.2
25	9.5		7.9	0	13.6	1.7	0	7.5	0	6.8	0	0	0
0	0	4	0	0	4.5	0	0	3.4	0	6.8	0	0	0
0	19.3	0	0	0	0.2	46.1	0	0	0	0	0	0	27.6
63.2	64.2	48	31.7	1.18	0	0	0	22.3	6.7	33.5	0	0	4.7
41.1	29.6	1.6	0	71.05	0	0	0	0	0	0	0	0	32.3
0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.6	0	0	0	0
4.4	13.2	28	25.3	0	23.4	0	0		0	100	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	2.9	0		0	0	0	0
0	0.5	7.2	14.2	0	10	0	0	28.4	0		0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		75.1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38.4		0
16.1	31.1	0	0	100	2.9	76	0	0	0	0	0	0	

**Appendix 3. Regression equations displaying the relationship between stable isotopes and size. Shown in gray are equations that have significant p-values <0.05 and R<sup>2</sup> > 0.1**

Species	Isotopes	Tissue	Equation	P-value	Adjusted R-Squared
Tiger Shark	δ <sup>13</sup> C	Muscle	δ <sup>13</sup> C = -17 - 0.006*TL	0.1631	0.003939
		Blood	δ <sup>13</sup> C = -19.1 + 0.0008*TL	0.1887	0.003091
		Skin	δ <sup>13</sup> C = -16.17 + 0.002*TL	0.003165	0.04781
	δ <sup>15</sup> N	Muscle	δ <sup>15</sup> N = 11.17 - 0.0005 * TL	0.3778	-0.000907
		Blood	δ <sup>15</sup> N = 9.2 - 0.004 * TL	5.291e-08	0.1139
		Skin	δ <sup>15</sup> N = 10.33 - 0.001 * TL	0.1257	0.008542
Bull shark	δ <sup>13</sup> C	Muscle	δ <sup>13</sup> C = -17.49 + 0.012*TL - 0.00005*TL <sup>2</sup>	0.0004346	0.0965
		Blood	δ <sup>13</sup> C = -17.17 - 0.002*TL	0.0231	0.03168
		Skin	δ <sup>13</sup> C = -20.55 + 0.055*TL - 0.0001*TL <sup>2</sup>	0.0001495	0.1421
	δ <sup>15</sup> N	Muscle	δ <sup>15</sup> N = 11.82 - 0.0002 * TL	0.767	-0.006801
		Blood	δ <sup>15</sup> N = 10.03 - 0.001 * TL	0.3719	-0.001507
		Skin	δ <sup>15</sup> N = 10.27 + 0.0004 * TL	0.7111	-0.008358
Albacore tuna	δ <sup>13</sup> C	Muscle	δ <sup>13</sup> C = -24.40 + 0.05*TL	0.0008599	0.8395
	δ <sup>15</sup> N	Muscle	δ <sup>15</sup> N = 437.31 - 8.52 * TL + 0.04*TL <sup>2</sup>	0.00111	0.9079
Giant trevally	δ <sup>13</sup> C	Muscle	δ <sup>13</sup> C = -17.34 + 0.05*TL	0.7729	-0.09041
	δ <sup>15</sup> N	Muscle	δ <sup>15</sup> N = 9.62 + 0.005 * TL	0.06307	0.3386
Wahoo	δ <sup>13</sup> C	Muscle	δ <sup>13</sup> C = -101.4 + 1.324*TL - 0.005*TL <sup>2</sup>	0.001264	0.4707
	δ <sup>15</sup> N	Muscle	δ <sup>15</sup> N = 6.40 + 0.03 * TL	0.06933	0.1192
Common dolphinfish	δ <sup>13</sup> C	Muscle	δ <sup>13</sup> C = -18.53 - 0.009*TL	0.4166	-0.01017
	δ <sup>15</sup> N	Muscle	δ <sup>15</sup> N = 9.82 - 0.001 * TL	0.9241	-0.03195
Skipjack tuna	δ <sup>13</sup> C	Muscle	δ <sup>13</sup> C = -19.48 + 0.0002*TL	0.9734	-0.06658
	δ <sup>15</sup> N	Muscle	δ <sup>15</sup> N = 8.18 - 0.001 * TL	0.3449	-0.003063
Yellowfin tuna	δ <sup>13</sup> C	Muscle	δ <sup>13</sup> C = -19.83 + 0.007*TL	0.01709	0.1433
	δ <sup>15</sup> N	Muscle	δ <sup>15</sup> N = 9.03 + 0.0008 * TL	0.8845	-0.03154
Giant barracuda	δ <sup>13</sup> C	Muscle	δ <sup>13</sup> C = -17.96 - 0.003 *TL	0.6673	-0.1283
	δ <sup>15</sup> N	Muscle	δ <sup>15</sup> N = 9.03 + 0.0008 * TL	0.763	-0.1476
Hawksbill turtle	δ <sup>13</sup> C	Skin	δ <sup>13</sup> C = -17.36 - 0.02 *CCL	0.4182	-0.01002
	δ <sup>15</sup> N	Skin	δ <sup>15</sup> N = 18.94 - 0.49 * CCL + 0.004 * CCL <sup>2</sup>	0.00006	0.42
Green turtle	δ <sup>13</sup> C	Skin	δ <sup>13</sup> C = -35.969 + 0.608 * CCL - 0.0004 * CCL <sup>2</sup>	0.000001	0.23
	δ <sup>15</sup> N	Skin	δ <sup>15</sup> N = 17.60 - 0.38 * CCL + 0.002 * CCL <sup>2</sup>	0.00000002	0.29

**References**

Bakun, A., 2006. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Sci. Mar.* 70, 105–122. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70s2105>.

Barrow, L.M., Bjørndal, K.A., Reich, K.J., 2008. Effects of preservation method on stable carbon and nitrogen isotopes values. *Physiol. Biochem. Zool.* 81, 688–693. <https://doi.org/10.1086/588172>.

Barnes, C., Jennings, S., Polunin, N.V.C., Lancaster, J.E., 2008. The importance of quantifying inherent variability when interpreting stable isotope field data. *Popul. Ecol.* 155, 227–235. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0904-y>.

Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S.C., Furness, R.W., 2002. Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in Avian blood and feathers. *Physiol. Biochem. Zool.* 75, 451–458. <https://doi.org/10.1086/342800>.

Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A., Macleod, H., 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis: stable isotopes as measures of niche width. *J. Anim. Ecol.* 73, 1007–1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>.

Benoit-Bird, K., Au, W., 2006. Extreme diel horizontal migrations by a tropical nearshore resident micronekton community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 319, 1–14. <https://doi.org/10.3354/meps319001>.

Bolnick, D.I., Svanback, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Husley, C.D., Forister, M.L., 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.* 16, 1–28. <https://www.jstor.org/stable/10.1016/j.jembe.2014.03.016>.

Browning, N.E., Cockcroft, V.G., Worthy, G.A.J., 2014. Resource partitioning among South African delphinids. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 457, 15–21. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.03.016>.

Burkholder, D., Heithaus, M., Thomson, J., Fourqurean, J., 2011. Diversity in trophic interactions of green sea turtles *Chelonia mydas* on a relatively pristine coastal foraging ground. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 439, 277–293. <https://doi.org/10.3354/meps09313>.

Cardona, L., Aguilar, A., Pazos, L., 2009. Delayed ontogenic dietary shift and high levels of omnivory in green turtles (*Chelonia mydas*) from the NW coast of Africa. *Marine Biology* 156, 1487–1495. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1188-z>.

Cardona, L., Campos, P., Levy, Y., Demetropoulos, a., Margaritoulis, D., 2010. Asynchrony between dietary and nutritional shifts during the ontogeny of green

- turtles (*Chelonia mydas*) in the Mediterranean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 393, 83–89. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.07.004>.
- Chassagnaux, A., Jean, C., Bourjea, J., Ciccione, S., n.d. Unraveling behavioral patterns of foraging hawksbill and green turtles using photo-identification. *Mar. Turt. Newsl.* 137, 2–4.
- Cherel, Y., Corre, M., Jaquemet, S., Ménard, F., Richard, P., Weimerskirch, H., 2008. Resource partitioning within a tropical seabird community: new information from stable isotopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 366, 281–291. <https://doi.org/10.3354/meps07587>.
- Condet, M., Dulau-Drouot, V., 2016. Habitat selection of two island-associated dolphin species from the south-west Indian Ocean. *Contin. Shelf Res.* 125, 18–27. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2016.06.010>.
- Cortes, E., 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES (Int. Coun. Explor. Sea) J. Mar. Sci.* 56, 707–717. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0489>.
- Cuvillier, A., 2016. Dynamique et fonctionnement des herbiers marins dans un complexe récifal anthropisé (île de la Réunion, océan Indien) 243. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01485579>.
- Das, K., Lepoint, G., Leroy, Y., Bouquegneau, J., 2003. Marine mammals from the southern North Sea: feeding ecology data from  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  measurements. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 263, 287–298. <https://doi.org/10.3354/meps263287>.
- Di Benedetto, A.P.M., Siciliano, S., Monteiro, L.R., 2017. Herbivory level and niche breadth of juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) in a tropical coastal area: insights from stable isotopes. *Mar. Biol.* 164, 13. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-3044-2>.
- Dicken, M.L., Hussey, N.E., Christiansen, H.M., Smale, M.J., Nkabi, N., Cliff, G., Wintner, S.P., 2017. Diet and trophic ecology of the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) from South African waters. *PLoS One* 12, e0177897. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177897>.
- Doty, M.S., Oguri, M., 1956. The island mass effect. *ICES (Int. Coun. Explor. Sea) J. Mar. Sci.* 22, 33–37. <https://doi.org/10.1093/icesjms/22.1.33>.
- Dulau-Drouot, V., Boucaud, V., Rota, B., 2008. Cetacean diversity off La Réunion island (France). *J. Mar. Biol. Ass.* 88, 1263–1272. <https://doi.org/10.1017/S0025315408001069>.
- Estes, J.A., Heithaus, M., McCauley, D.J., Rasher, D.B., Worm, B., 2016. Megafaunal impacts on structure and function of ocean ecosystems. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 41, 83–116. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085622>.
- Figgenger, C., Bernardo, J., Plotkin, P.T., 2019. Beyond trophic morphology: stable isotopes reveal ubiquitous versatility in marine turtle trophic ecology. *Biol. Rev.* 94, 1947–1973. <https://doi.org/10.1111/brv.12543>.
- Gimenez, J., Ramirez, F., Almunia, J., Forero, M.G., de Stephanis, Renaud, 2016. From the pool to the sea: Applicable isotope turnover rates and diet to skin discrimination factors for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 475, 54–61. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.11.001>.
- Graham, B.S., Grubbs, D., Holland, K., Popp, B.N., 2007. A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Mar. Biol.* 150, 647–658. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0360-y>.
- Grinnell, J., 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34, 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>.
- Gross, A., Kiszka, J., Van Canneyt, O., Richard, P., Ridoux, V., 2009. A preliminary study of habitat and resource partitioning among co-occurring tropical dolphins around Mayotte, southwest Indian Ocean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84, 367–374. <https://doi.org/10.1016/j.eccs.2009.05.017>.
- Guyomard, D., Perry, C., Tournoux, P.U., Cliff, G., Peddemors, V., Jaquemet, S., 2019. An innovative fishing gear to enhance the release of non-target species in coastal shark-control programs: the SMART (shark management alert in real-time) drumline. *Fish. Res.* 216, 6–17. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.03.011>.
- Hamabata, T., Hikida, T., Okamoto, K., Watanabe, S., Kamezaki, N., 2015. Ontogenetic habitat shifts of green turtles (*Chelonia mydas*) suggested by the sizemodality in foraging aggregations along the coasts of the western Japanese main islands. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 463, 181–188. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.12.007>.
- Hasegawa, D., Yamazaki, H., Ishimaru, T., Nagashima, H., Koike, Y., 2008. Apparent phytoplankton bloom due to island mass effect. *J. Mar. Syst.* 69, 238–246. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2006.04.019>.
- Haywood, J.C., Fuller, W.J., Godley, B.J., Shuttler, J.D., Widdicombe, S., Broderick, A.C., 2019. Global review and inventory: how stable isotopes are helping us understand ecology and inform conservation of marine turtles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 613, 217–245. <https://doi.org/10.3354/meps12889>.
- Heithaus, M., Vaudo, J., Kreicker, S., Layman, C., Krützen, M., Burkholder, D., Gastrich, K., Bessey, C., Sarabia, R., Cameron, K., Wirsing, A., Thomson, J., Dunphy-Daly, M., 2013. Apparent resource partitioning and trophic structure of large-bodied marine predators in a relatively pristine seagrass ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 481, 225–237. <https://doi.org/10.3354/meps10235>.
- Heithaus, M.R., Frid, A., Wirsing, A.J., Worm, B., 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends Ecol. Evol.* 23, 202–210. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.01.003>.
- Heithaus, M.R., Kiszka, J.J., Cadinoche, A., Dulau-Drouot, V., Boucaud, V., Pérez-Jorge, S., Webster, I., 2017. Spatial variation in shark-inflicted injuries to Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) of the southwestern Indian Ocean. *Mar. Mamm. Sci.* 33, 335–341. <https://doi.org/10.1111/mms.12346>.
- Helfield, J.M., Naiman, R.J., 2006. Keystone interactions: salmon and bear in Riparian forests of Alaska. *Ecosystems* 9, 167–180. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0063-5>.
- Hernandez-Milian, G., Berrow, S., Santos, M.B., Reid, D., Rogan, E., 2015. Insights into the trophic ecology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Irish waters. *Aquat. Mamm.* 41, 226–239. <https://doi.org/10.1578/AM.41.2.2015.226>.
- Hernandez-Leon, S., 1991. Accumulation of mesozooplankton in a wake area as a causative mechanism of the island-mass effect. *Mar. Biol.* 109, 141–147. <https://doi.org/10.1007/BF01320241>.
- Heywood, K.J., Barton, E.D., Simpson, J.H., 1990. The effects of flow disturbance by an oceanic island. *J. Mar. Res.* 48, 55–73. <https://doi.org/10.1357/002224090784984623>.
- Hobson, K.A., Clark, R.G., 1992. Assessing Avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor* 94, 189–197. <https://doi.org/10.2307/1368808>.
- Hussey, N.E., Brush, J., McCarthy, I.D., Fisk, A.T., 2010.  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  diet-tissue discrimination factors for large sharks under semi-controlled conditions. *Comp. Biochem. Physiol. Mol. Integr. Physiol.* 155, 445–453. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.09.023>.
- Hussey, N.E., Sheridan, F.J.D.J., McCarthy, I.D., Cliff, G., Fisk, A.T., 2011. Stable isotope profiles of large marine predators: viable indicators of trophic position, diet, and movement in sharks? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 68, 2029–2045. <https://doi.org/10.1139/F2011-115>.
- Hussey, N.E., MacNeil, M.A., McMeans, B.C., Olin, J.A., Dudley, S.F.J., Cliff, G., Wintner, S.P., Fennessy, S.T., Fisk, A.T., 2014a. Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecol. Lett.* 17, 239–250. <https://doi.org/10.1111/ele.12226>.
- Hussey, N.E., MacNeil, M.A., McMeans, B.C., Olin, J.A., Dudley, S.F.J., Cliff, G., Wintner, S.P., Fennessy, S.T., Fisk, A.T., 2014b. Corrigendum to Hussey et al. *Ecol. Lett.* 17, 239–250. <https://doi.org/10.1111/ele.12270>.
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – stable isotope Bayesian Ellipses in R: Bayesian isotopic niche metrics. *J. Anim. Ecol.* 80, 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>.
- Jaquemet, S., Le Corre, M., Weimerskirch, H., 2004. Seabird community structure in a coastal tropical environment: importance of natural factors and fish aggregating devices (FADs). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 268, 281–292. <https://doi.org/10.3354/meps268281>.
- Jaquemet, S., Potier, M., Cherel, Y., Kojadinovic, J., Bustamante, P., Richard, P., Catry, T., Ramos, J.A., Le Corre, M., 2008. Comparative foraging ecology and ecological niche of a superabundant tropical seabird: the sooty tern *Sterna fuscata* in the southwest Indian Ocean. *Mar. Biol.* 155, 505–520. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-1049-1>.
- 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. *Fish. Res.* 107, 283–290. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.11.011>.
- Jean, C., Ciccione, S., Ballorain, K., Georges, J.-Y., Bourjea, J., 2010. Ultralight aircraft surveys reveal marine turtle population increases along the west coast of Reunion Island. *Oryx* 44, 223–229. <https://doi.org/10.1017/S003060530999072X>.
- Jena, B., Sahu, S., Avinash, K., Swain, D., 2013. Observation of oligotrophic gyre variability in the south Indian Ocean: environmental forcing and biological response. *Deep-Sea Res.* 180, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.06.002>.
- Kiszka, J., Simon-Bouhet, B., Martinez, L., Pusineri, C., Richard, P., Ridoux, V., 2011. Ecological niche segregation within a community of sympatric dolphins around a tropical island. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 433, 273–288. <https://doi.org/10.3354/meps09165>.
- Kiszka, J.J., Aubail, A., Hussey, N.E., Heithaus, M.R., Caurant, F., Bustamante, P., 2015. Plasticity of trophic interactions among sharks from the oceanic south-western Indian Ocean revealed by stable isotope and mercury analyses. *Deep Sea Res. Oceanogr. Res. Pap.* 96, 49–58. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.11.006>.
- Kiszka, J.J., Méndez-Fernandez, P., Heithaus, M.R., Ridoux, V., 2014. The foraging ecology of coastal bottlenose dolphins based on stable isotope mixing models and behavioural sampling. *Mar. Biol.* 161, 953–961. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2395-9>.
- Kitchell, J.F., Essington, T.E., Boggs, C.H., Schindler, D.E., Walters, C.J., 2002. The role of sharks and longline fisheries in a pelagic ecosystem of the central Pacific. *Ecosystems* 5, 202–216. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0065-5>.
- Kojadinovic, J., Ménard, F., Bustamante, P., Cosson, R., Le Corre, M., 2008. Trophic ecology of marine birds and pelagic fishes from Reunion Island as determined by stable isotope analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 361, 239–251. <https://doi.org/10.3354/meps07355>.
- Kolasinski, J., Rogers, K., Cuet, P., Barry, B., Frouin, P., 2011. Sources of particulate organic matter at the ecosystem scale: a stable isotope and trace element study in a tropical coral reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 443, 77–93. <https://doi.org/10.3354/meps09416>.
- León, Y.M., Bjørndal, K.A., 2002. Selective feeding in the hawksbill turtle, an important predator in coral reef ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 245, 249–258. <https://doi.org/10.3354/meps245249>.
- Le Manach, F., Bach, P., Barret, L., Guyomard, D., Fleury, P.G., Sabarros, P.S., Pauly, D., 2015. Reconstruction of the domestic and distant-water fisheries catch of La Réunion (France), 1950–2010. In: Le Manach, F., Pauly, D. (Eds.), 2010 Fisheries Catch Reconstructions in the Western Indian Ocean, 1950–2010. Fisheries Centre, University of British Columbia, pp. 83–98.
- Li, Y., Zhang, Y., Dai, X., 2016a. Trophic interactions among pelagic sharks and large predatory teleosts in the northeast central Pacific. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 483, 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.04.013>.
- Li, Y., Zhang, Y., Hussey, N.E., Dai, X., 2016b. Urea and lipid extraction treatment effects on  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values in pelagic sharks: urea and lipid extraction effects on isotopic values in sharks. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 30, 1–8. <https://doi.org/10.1002/rcm.7396>.
- Linchant, J., Lisein, J., Semeki, J., Lejeune, P., Vermeulen, C., 2015. Are unmanned aircraft systems (UAS) the future of wildlife monitoring? A review of

accomplishments and challenges: a review of UASs in wildlife monitoring. *Mamm Rev.* 45, 239–252. <https://doi.org/10.1111/mam.12046>.

Madigan, J.D., Litvin, S.Y., Popp, B.N., Carlisle, A.B., Farwell, C.J., Block, B.A., 2012. Tissue turnover rates and isotopic trophic discrimination factors in the endothermic teleost, pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*). *PLoS One* 7, 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049220>.

Maia, A., Queiroz, N., Correia, J.P., Cabral, H., 2006. Food habits of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, off the southwest coast of Portugal. *Environ. Biol. Fish.* 77, 157–167. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9067-72>.

Malpica-Cruz, L., Herzka, S.Z., Sosa-Nishizaki, O., Escobedo-Olvera, M.A., 2013. Tissue-specific stable isotope ratios of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and white (*Carcharodon carcharias*) sharks as indicators of size-based differences in foraging habitat and trophic level. *Fish. Oceanogr.* 22, 429–445. <https://doi.org/10.1111/fog.12034>.

Martín, U.M., Jaquemet, S., 2019. Effects of urea and lipid removal from *Carcharhinus leucas* and *Galeocerdo cuvier* white muscle on carbon and nitrogen stable isotope ratios. *West. Indian Ocean J. Mar. Sci.* 18, 47. <https://doi.org/10.4314/wiojms.v18i1.5>.

Martínez, E., Maamaatuaiahutapu, K., 2004. Island mass effect in the marquesas islands: time variation. *Geophys. Res. Lett.* 31, L18307 <https://doi.org/10.1029/2004GL020682>.

Martínez-Enríquez, E., Seoane, J., Muhlia-Melo, A., 2017. Environmental modeling of occurrence of dolphinfish (*Coryphaena spp.*) in the Pacific Ocean off Mexico reveals seasonality in abundance, hot spots and migration patterns. *Fish. Oceanogr.* 27, 28–40. <https://doi.org/10.1111/fog.12231>.

Matich, P., Ault, J.S., Boucek, R.E., Bryan, D.R., Gastrich, K.R., Harvey, C.L., Heithaus, M.R., Kiszka, J.J., Paz, V., Rehage, J.S., Rosenblatt, A.E., 2017. Ecological niche partitioning within a large predator guild in a nutrient-limited estuary: niche partitioning among estuarine predators. *Limnol. Oceanogr.* 62, 934–953. <https://doi.org/10.1002/lno.10477>.

Matich, P., Heithaus, M.R., Layman, C.A., 2010. Size-based variation in intertissue comparisons of stable carbon and nitrogen isotopic signatures of bull sharks (*Carcharhinus leucas*) and tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 67, 877–885. <https://doi.org/10.1139/F10-037>.

McCutchan, J.H., Lewis, W.M., Kendall, C., McGrath, C.C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *OIKOS* 102, 378–390. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>.

McDougall, I., 1970. The geochronology and evolution of the young volcanic island of Reunion. *Indian Ocean. Geochimics et Cosmochimics Acta* 35, 261–288. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(71\)90037-8](https://doi.org/10.1016/0016-7037(71)90037-8).

Ménard, F., Labrune, C., Shin, Y., Asine, A., Bard, F., 2006. Opportunistic predation in tuna: a size-based approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 323, 223–231. <https://doi.org/10.3354/meps323223>.

Meyer, L., Chambers, S., Gervais, C., Pethybridge, H., Beckmann, C., Bruce, B., Huveneers, C., 2021. The use of muscle lipids and fatty acids to assess shark diet and condition. *J. Fish. Biol.* 98, 566–571. <https://doi.org/10.1111/jfb.14602>.

Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>.

Navia, A.F., Mejía-Falla, P.A., López-García, J., Giraldo, A., Cruz-Escalona, V.H., 2017. How many trophic roles can elasmobranchs play in a marine tropical network? *Mar. Freshw. Res.* 68, 1342. <https://doi.org/10.1071/MF16161>.

Pajuelo, M., Bjørndal, K., Alfaro-Shigueto, J., Seminoff, J., Mangel, J., Bolten, A., 2010. Stable isotope variation in loggerhead turtles reveals Pacific–Atlantic oceanographic differences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 417, 277–285. <https://doi.org/10.3354/meps08804>.

Pajuelo, M., Bjørndal, K.A., Reich, K.J., Arendt, M.D., Bolten, A.B., 2012. Distribution of foraging habitats of male loggerhead turtles (*Caretta caretta*) as revealed by stable isotopes and satellite telemetry. *Mar. Biol.* 159, 1255–1267. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1906-9>.

Peterson, G., Allen, C.R., Holling, C.S., 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1, 6–18.

Pianka, E.R., 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 71, 2141–2145. <https://doi.org/10.1073/pnas.71.5.2141>.

Pinela, A.M., Borrell, A., Cardona, L., Aguilar, A., 2010. Stable isotope analysis reveals habitat partitioning among marine mammals off the NW African coast and unique trophic niches for two globally threatened species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 416, 295–306. <https://doi.org/10.3354/meps08790>.

Piontkovski, S., 1995. Multiscale variability of tropical ocean zooplankton biomass. *ICES (Int. Coun. Explor. Sea) J. Mar. Sci.* 52, 643–656. [https://doi.org/10.1016/1054-3139\(95\)80078-6](https://doi.org/10.1016/1054-3139(95)80078-6).

Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J., Montaña, C.G., 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152, 179–189. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0630-x>.

Pratte, I., Braune, B.M., Hobson, K.A., Mallory, M.L., 2019. Variable sea-ice conditions influence trophic dynamics in an Arctic community of marine top predators. *Ecol. Evol.* 9, 7639–7651. <https://doi.org/10.1002/ece3.5313>.

Reich, K.J., Bjørndal, K.A., Bolten, A.B., 2007. The 'lost years' of green turtles: using stable isotopes to study cryptic lifestyles. *Biol. Lett.* 3, 712–714. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0394>.

Roger, C., 1994. Relationships among yellowfin and skipjack tuna, their prey-fish and plankton in the tropical western Indian Ocean. *Fish. Oceanogr.* 3, 133–141. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.1994.tb00055.x>.

Roughgarden, J., 1976. Resource partitioning among competing species—a coevolutionary approach. *Theor. Popul. Biol.* 9, 388–424. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90054-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90054-X).

Schmitz, O.J., Hawlena, D., Trussell, G.C., 2010. Predator control of ecosystem nutrient dynamics: predator control of ecosystem nutrient dynamics. *Ecol. Lett.* 13, 1199–1209. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01511.x>.

Shipley, O.N., Matich, P., 2020. Studying animal niches using bulk stable isotope ratios: an updated synthesis. *Oecologia* 193, 27–51. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04654-4>.

Signorini, S.R., McClain, C.R., Dandonneau, Y., 1999. Mixing and phytoplankton bloom in the wake of the Marquesas Islands. *Geophys. Res. Lett.* 26, 3121–3124. <https://doi.org/10.1029/1999GL010470>.

Simpfendorfer, C.A., Goodreid, A.B., McAuley, R.B., 2001. Size, sex and geographic variation in the diet of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from western Australian waters. *Environ. Biol. Fish.* 61, 37–46. <https://doi.org/10.1023/A:1011021710183>.

Sommerfeld, J., Hennicke, J., 2009. Comparison of trip duration, activity pattern and diving behaviour by Red-tailed Tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) during incubation and chick-rearing. *EMU- Austral Ornithology* 110, 78–86. <https://doi.org/10.1071/MU09053>.

Stock, B.C., Jackson, A.L., Ward, E.J., Parnell, A.C., Phillips, D.L., Semmens, B.X., 2018. Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ* 6, e5096. <https://doi.org/10.7717/peerj.5096>.

Tessier, E., Bigot, L., Cadet, C., Cauvin, B., Chabanet, P., Conand, C., Nicet, J.-B., Quod, J.-P., n.d. LES RÉCIFS CORALLIENS DE LA RÉUNION EN 2007 : ÉTAT DES LIEUX ET RÉSEAU DE SUIVI 18.

Trystram, C., Rogers, K.M., Soria, M., Jaquemet, S., 2017. Feeding patterns of two sympatric shark predators in coastal ecosystems of an oceanic island. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 74, 216–227. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0105>.

Turner Tomaszewicz, C.N., Seminoff, J.A., Price, M., Kurle, C.M., 2017. Stable isotope discrimination factors and between-tissue isotope comparisons for bone and skin from captive and wild green sea turtles (*Chelonia mydas*). *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 31, 1903–1914. <https://doi.org/10.1002/rcm.7974>.

Vanderkluft, M.A., Ponsard, S., 2003. Sources of variation in consumer-diet  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136, 169–182. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1270-z>.

Vander Zanden, H.B., Tucker, A.D., Bolten, A.B., Reich, K.J., Bjørndal, K.A., 2014a. Stable isotopic comparison between loggerhead sea turtle tissues. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 28, 2059–2064. <https://doi.org/10.1002/rcm.6995>.

Vander Zanden, H., Arthur, K., Bolten, A., Popp, B., Laguex, C., Harrison, E., Campbell, C., Bjørndal, K., 2013. Trophic ecology of a green turtle breeding population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 476, 237–249. <https://doi.org/10.3354/meps10185>.

Vander Zanden, H.B., Pfäller, J.B., Reich, K.J., Pajuelo, M., Bolten, A.B., Williams, K.L., Frick, M.G., Shamblyn, B.M., Nairn, C.J., Bjørndal, K.A., 2014b. Foraging areas differentially affect reproductive output and interpretation of trends in abundance of loggerhead turtles. *Mar. Biol.* 161, 585–598. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2361-y>.

Ward, J.H., Hook, M.E., 1963. Application of an hierarchical grouping procedure to a problem of grouping profiles. *Educ. Psychol. Meas.* 23, 69–81. <https://doi.org/10.1177/001316446302300107>.

Whalen, M.A., Whippo, R.D.B., Stachowicz, J.J., York, P.H., Aiello, E., Alcoverro, T., Altieri, A.H., Benedetti-Cecchi, L., Bertolini, C., Bresch, M., Bulleri, F., Carnell, P.E., Cimon, S., Connolly, R.M., Cusson, M., Diskin, M.S., D'Souza, E., Flores, A.A.V., Fodrie, F.J., Galloway, A.W.E., Gaskins, L.C., Graham, O.J., Hanley, T.C., Henderson, C.J., Hereu, C.M., Hessing-Lewis, M., Hovel, K.A., Hughes, B.B., Hughes, A.R., Hultgren, K.M., Jänes, H., Janiak, D.S., Johnston, L.N., Jørgensen, P., Kelaher, B.P., Kruschel, C., Lanham, B.S., Lee, K.-S., Lefcheck, J.S., Lozano-Álvarez, E., Macreadie, P.I., Monteith, Z.L., O'Connor, N.E., Olds, A.D., O'Leary, J.K., Patrick, C.J., Pino, O., Poore, A.G.B., Rasheed, M.A., Raymond, W.W., Reiss, K., Rhoades, O.K., Robinson, M.T., Ross, P.G., Rossi, F., Schlacher, T.A., Seemann, J., Silliman, B.R., Smee, D.L., Thiel, M., Ungworth, R.K.F., van Tussenbroek, B.I., Vergés, A., Yeager, M.E., Yednock, B.K., Ziegler, S.L., Duffy, J.E., 2020. Climate drives the geography of marine consumption by changing predator communities. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 117, 28160–28166. <https://doi.org/10.1073/pnas.2005255117>.

Zubia, M., De Clerck, O., Leliaert, F., Payri, C., Mattio, L., Vieira, C., Cambert, H., Quod, J.P., Loiseau, N., Golubic, S., Lin, S.-M., Liu, S.-L., Pinault, M., 2018a. Diversity and assemblage structure of tropical marine flora on lava flows of different ages. *Aquat. Bot.* 144, 20–30. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.10.005>.

Zubia, M., Depetris, M., Flores, O., Turquet, J., Cuét, P., 2018b. Macroalgae as a tool for assessing the ecological status of coral reefs under the Water Framework Directive: a case study on the reef flats of La Réunion (Indian Ocean). *Mar. Pollut. Bull.* 137, 339–351. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.10.029>.



### 3. Annexe 1 : Dépendance aux sources de carbone

Dans le cadre de la publication visant à calculer le niveau trophique, un modèle de mélange (MixSiar ; Stock et al. 2018) a été construit en utilisant les valeurs isotopiques des sources côtières et offshore disponibles à La Réunion (SOM, POM et herbiers marins), ainsi que les valeurs isotopiques des organismes étudiés. Les données sur les valeurs isotopiques des sources ont été obtenues à partir d'études antérieures (Kolasinski et al. 2011 ; Cuvillier et al. 2016). Les résultats ont révélé que certaines espèces présentaient une forte dépendance à l'égard des sources de carbone côtières. L'ensemble des résultats de cette partie est disponible dans le **Tableau 4**. Globalement, nous constatons que toutes les espèces présentent une dépendance non négligeable aux sources de carbone côtières. Une tendance notable est que même les espèces habituellement considérées comme dépendantes majoritairement des ressources hauturières montrent ici une contribution significative des sources côtières aux valeurs isotopiques des prédateurs (voir **Tableau 4**). Ces résultats peuvent s'expliquer par les apports de matière organique dans cette zone de l'île, depuis le milieu côtier jusqu'au milieu hauturier (voir **Chapitre 3**). En effet, le faible plateau insulaire de l'île de La Réunion favorise ces échanges entre ces écosystèmes et permet également la présence d'espèces normalement océaniques à proximité des côtes de l'île

*Tableau 4. Pourcentage de contribution entre les sources récifals, côtières et hauturières pour les différentes espèces de grands vertébrés étudiés.*

Taxonomic group	Species	Tissue	Reef POM	Reef SOM	Oceanic SOM	Seagrass	Habitat used	
Elasmobranchs	Bull shark	Muscle	0.59	0.07	0.08	0.24	Marine neritic / coastal	
		Skin	0.48	0.07	0.07	0.36		
		Blood	0.56	0.07	0.13	0.21		
	Tiger shark	Muscle	0.33	0.04	0.40	0.21	Marine neritic / oceanic	
		Skin	0.56	0.06	0.11	0.25		
		Blood	0.80	0.07	0.13	0.21		
		Shortfin mako	Muscle	0.22	0.21	0.42	0.14	Marine oceanic
		Scalloped hammerhead shark	Muscle	0.25	0.22	0.389	0.13	Marine coastal / oceanic
		Sandbar shark	Muscle	0.24	0.23	0.33	0.17	Marine neritic
		Silky shark	Muscle	0.22	0.22	0.37	0.17	Marine neritic / oceanic
	Sliteye shark	Muscle	0.23	0.22	0.38	0.16	Marine neritic	
	Wahoo	Muscle	0.39	0.20	0.30	0.09	Marine neritic / oceanic	
	Giant trevally	Muscle	0.28	0.23	0.26	0.21	Marine neritic	
Large pelagic teleosts	Common dolphinfish	Muscle	0.49	0.17	0.24	0.09	Marine neritic / oceanic	
	Skipjack tuna	Muscle	0.26	0.20	0.39	0.21	Marine neritic / oceanic	
	Yellowfin tuna	Muscle	0.29	0.18	0.36	0.15	Marine neritic / oceanic	
	Giant barracuda	Muscle	0.26	0.23	0.31	0.18	Marine neritic / oceanic	
	Albacore tuna	Muscle	0.25	0.22	0.36	0.16	Marine neritic / oceanic	
Turtles	Green turtle	Skin	0.42	0.10	0.11	0.35	Marine neritic	
	Hawksbill turtle	Skin	0.38	0.19	0.24	0.2	Marine neritic	
Delphinids	Indo-pacific bottlenose dolphin	Skin	0.29	0.20	0.28	0.21	Marine neritic / oceanic	
	Common bottlenose dolphin	Skin	0.31	0.09	0.54	0.03	Marine neritic / oceanic	
	Pantropical spotted dolphin	Skin	0.19	0.07	0.69	0.03	Marine neritic / oceanic	
	Spinner dolphin	Skin	0.36	0.22	0.24	0.16	Marine neritic / oceanic	
Sea bird	White-tailed tropicbird	Blood	0.16	0.07	0.73	0.03	Marine coastal / oceanic	



---

## CHAPITRE 6. DISCUSSION GÉNÉRALE & PERSPECTIVES

---



# 1. Récapitulatif des résultats de la thèse

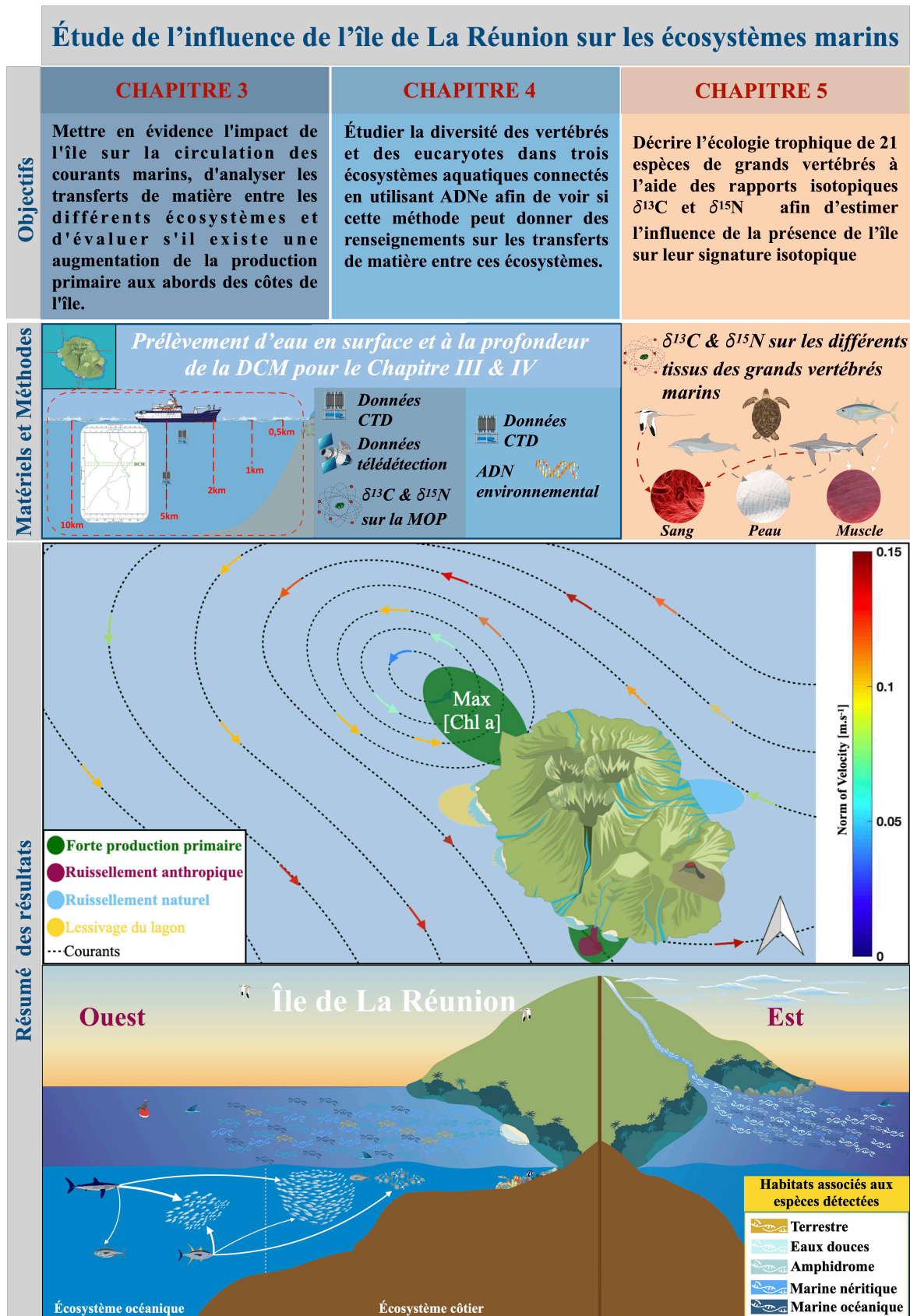


Figure 34. Schéma récapitulatif des objectifs, du matériels et méthodes et des résultats de la thèse. Illustration : © Guillaume CHANDELIER.

L'objectif général de cette thèse était de vérifier la présence d'un effet de masse insulaire associé à l'île de La Réunion et le caractériser en analysant en particulier le rôle de l'île dans les transferts de matière depuis les écosystèmes terrestres vers les milieux marins côtier et hauturier, ainsi que leurs conséquences sur la production primaire et sur la structuration des communautés écologiques. Pour répondre à cet objectif, nous avons utilisé conjointement plusieurs méthodes et outils : les isotopes stables ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ), l'ADN environnemental (ADNe), des données satellitaires de la production primaire de surface et de la circulation océanique de surface, et des données *in situ* (température, salinité, oxygène dissout et activité photosynthétique) mesurées à l'aide d'une bathysonde SBE25<sub>plus</sub>.

Dans le **chapitre 3**, nous avons étudié l'influence de l'île de La Réunion sur les courants, les transferts de matière organique et la production primaire afin d'identifier si un effet de masse insulaire était associé à l'île. Cette étude a permis de mettre en évidence que l'île agit comme une perturbation au flux dominant, provoquant le contournement de l'île par les courants et générant une circulation anticyclonique de méso-échelle dans le secteur Nord-Ouest de l'île (**Figure 34**). C'est également dans ce secteur que les valeurs de matière organique particulaire (MOP) étaient parmi les plus enrichies en  $\delta^{13}\text{C}$ , et la concentration de chlorophylle *a* (Chl *a*) était la plus élevée. Les données de  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$  associées aux paramètres mesurés à l'aide de la bathysonde SBE25<sub>plus</sub> ont permis de mettre en évidence différents transferts de matière d'origine naturelle et anthropique entre le milieu terrestre et les écosystèmes marins des pourtours de l'île, en fonction de la position autour de l'île.

Dans le **chapitre 4**, nous avons étudié la diversité des vertébrés et des eucaryotes dans trois écosystèmes connectés en utilisant l'ADN environnemental le long de gradients côte large depuis les embouchures des rivières jusqu'à la haute mer afin de comprendre l'impact de l'île sur la distribution des espèces dans les écosystèmes marins, mais également d'examiner le rôle des rivières dans l'exportation de matériel génétique d'espèces terrestres et d'eau douce vers la mer. Cette étude a permis de détecter 266 espèces de vertébrés, dont 222 espèces de poissons osseux, 19 espèces d'oiseaux, 16 espèces de mammifères, 4 espèces de poissons cartilagineux, 2 espèces de tortues marines, 2 espèces d'amphibiens et 1 espèce de lézard. Les résultats ont également indiqué la présence d'organismes d'eau douce et d'organismes néritiques jusqu'à 10 km au large, en dehors du plateau de l'île, mettant en évidence le niveau élevé de connectivité entre les écosystèmes d'eaux douces, côtiers et hauturiers à proximité de l'île.

Dans le **chapitre 5**, nous avons étudié l'écologie trophique de 21 espèces de grands vertébrés marins présents dans les eaux réunionnaises, à l'aide des rapports isotopiques du  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ . Cette étude a permis de fournir une première image de la structure de la communauté des grands vertébrés marins autour de l'île et mettre en évidence des mécanismes sous-jacents qui limitent la compétition entre les espèces. La large gamme de valeurs isotopiques confirme que les grands vertébrés marins jouent des rôles trophiques différents dans les réseaux trophiques marins côtiers autour de cette île océanique, ce qui limite le potentiel de compétition entre les espèces. Globalement, les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  sont très variables entre les taxons, ce qui indique que les espèces exploitent de multiples habitats de recherche de nourriture le long d'un gradient côte - large. Enfin, les modèles de mélange ont montré que les signatures isotopiques de certaines espèces de grands vertébrés océaniques dépendent en grande partie de sources côtières, laissant supposer que l'île attire des prédateurs océaniques proche des côtes, en offrant davantage d'opportunité alimentaire que les écosystèmes océaniques adjacents.

## **2. Caractéristique de l'effet de masse insulaire (EMI) et des processus physiques autour de l'île de La Réunion**

L'effet de masse insulaire est défini comme le phénomène qui se manifeste par une augmentation de la biomasse des producteurs primaires quand on se rapproche de l'île, principalement en raison de l'apport de nutriments résultant de la perturbation des courants générée par l'île (Gove et al. 2016 ; De Falco et al. 2022). À partir de mesures de terrain, cette thèse a permis de confirmer l'hypothèse de De Falco et al. (2022), soulignant la présence vraisemblable d'un effet de masse insulaire (EMI) autour de l'île de La Réunion, identifié à partir de données satellitaires et de modèles numériques. Nos résultats ont décrit ce phénomène comme faible, généralement en profondeur et localisé principalement dans le secteur Nord-Ouest de l'île, en lien avec les maximums locaux de vitesse de courant de surface ( $0,15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) et à un maximum de chlorophylle *a* ( $\text{Chl } a = 0,83 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ). Dans ce secteur, les valeurs maximales de *Chl a* sont jusqu'à 8 fois plus importantes que les valeurs moyennes retrouvées autour de l'île ( $0,13 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ). Toutefois, il est important de noter que cette augmentation de production primaire reste faible par rapport à celles qui ont pu être mesurées autour d'autres îles, y compris dans la région intertropicale (Gove et al. 2016 ; De Falco et al. 2022). Des études réalisées aux Marquises et Juan Fernandez dans le Pacifique tropical (Martinez & Maamaatuaiahutapu 2004 ; Andrade et al. 2014) ont montré des valeurs maximales proches de celles de La Réunion ( $0,7$  et  $1 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ , respectivement). Cependant la superficie des patches de

production primaire retrouvés en aval des îles était de très grande taille, allant jusqu'à couvrir une superficie de 40 000 km<sup>2</sup> pour l'archipel de Juan Fernandez (Andrade et al. 2014). D'autres études, comme par exemple, celle réalisée aux Galapagos a montré un effet de masse insulaire bien plus intense qu'autour de l'île de La Réunion, avec des valeurs moyennes de 0,5 mg.m<sup>-3</sup> et des valeurs maximales atteignant 6,2 mg.m<sup>-3</sup>, s'étendant sur une zone de 25 000 km<sup>2</sup> en aval de l'île (Palacios 2002). Nous pouvons émettre l'hypothèse selon laquelle certaines caractéristiques hydrodynamiques et morphologiques de l'île La Réunion pourraient expliquer la faible influence du phénomène de l'effet de masse insulaire (Barton 2000 ; Hasegawa et al. 2004 ; Li et al. 2014).

### 1.1. La courantologie de la zone et la taille de l'île

Le Sud-Ouest de l'océan Indien présente de fortes valeurs de vitesse allant jusqu'à 0,5 m.s<sup>-1</sup> au sein du courant sud équatorial (SEC ; Wyrki 1973 ; Schott & McCreary 2001 ; Jury 2018) ou encore allant à 0,35 m.s<sup>-1</sup> au sein du contre-courant sud équatorial de l'océan Indien (SECC ; Siedler et al. 2006 ; Schott et al. 2009). Notre site d'étude, situé entre ces deux grands courants, se trouve dans une zone de faible vitesse (Debayle & Lévêque 1997 ; Pous et al. 2014) avec un maximum local allant jusqu'à 0,15 m.s<sup>-1</sup> retrouvé dans les secteurs Nord-Ouest et Sud-Ouest de La Réunion. Or les îles associées à un effet d'île très marqué sont généralement caractérisées par des courants très forts. Par exemple, l'île de Kuroshio qui montrait des valeurs de Chl *a* comprise en 0,1 et 1 m.s<sup>-1</sup> sur une distance de plus de 100 km en aval de l'île, était caractérisée par des vitesses de courants atteignant 2.5 m.s<sup>-1</sup> (Hasegawa 2019). L'île de La Réunion avec sa superficie de 2 512 km<sup>2</sup> est considérée comme une île de grande taille. Les grandes îles comme La Réunion peuvent créer des zones d'ombre hydraulique en aval, qui vont atténuer les effets sur les courants et, donc, les remontées d'eaux chargées en nutriments, contrairement aux petites îles qui perturbent davantage les courants en raison de leur faible inertie hydraulique, provoquant des variations rapides de la vitesse du courant, ce qui favorise les remontées d'eau (De Falco et al. 2022). La grande superficie de La Réunion associée à un environnement à faible vitesse a pour conséquence que leurs interactions ne forment pas deux tourbillons stationnaires de signe opposé (un cyclonique et un anticyclonique) en aval de l'île comme attendu d'après le modèle d'effet de masse insulaire (Heywood et al. 1990 ; Coutis & Middleton 1999 ; Signorini et al. 1999 ; Hasegawa et al. 2004). Au lieu de cela, nos résultats ont mis en évidence la présence en aval de l'île d'un seul tourbillon anticyclonique. En général, les structures tourbillonnaires anticycloniques favorisent la convergence des eaux vers le centre des tourbillons, ce qui entraîne des mouvements des eaux verticaux descendants



au centre du tourbillon (downwelling), qui entraînent des anomalies positives de température et des eaux moins riches en nutriments en surface (voir **Figure 5** ; Chang et al. 2017). Bien que nos données ne nous permettent pas de confirmer la présence d'un downwelling, nous pouvons émettre l'hypothèse que la présence de cette structure pourrait limiter la remontée des eaux et expliquer en partie la faible superficie du patch de Chl *a* retrouvé dans le secteur Nord-Ouest de l'île.

## 1.2. La bathymétrie

L'île de La Réunion est caractérisée par une bathymétrie très abrupte dans la partie amont de l'île (secteur Est) dû à l'absence de plateau insulaire (Tessier et al. 2008). Contrairement à des pentes douces, les pentes abruptes ne favorisent pas le déplacement d'eaux froides et riches en nutriments vers la couche euphotique (Gove et al. 2016). La géomorphologie de l'île ne serait donc pas propice à la présence d'un upwelling en amont de l'île et donc à la remontée d'eau riche en nutriments. Bien qu'un échantillonnage plus important dans le secteur Est soit nécessaire pour confirmer cette hypothèse, l'absence d'observation de remontée d'eau froide dans nos valeurs de température mesurées à l'aide de la bathysonde dans ce secteur vont dans ce sens. Enfin, la forme et la topographie complexe et asymétrique de l'île de La Réunion vont entraîner des courants provenant de différentes directions, générant des interactions distinctes empêchant ainsi une accumulation au même endroit des nutriments transportés depuis les eaux riches jusqu'en zone euphotique (Barton 2000).

Bien que certaines limites subsistent et que les mécanismes physiques régissant l'effet de masse insulaire demeurent encore peu compris, cette thèse a établi les fondements de la recherche sur ce phénomène à La Réunion. Elle ouvre ainsi la porte à de nombreuses recherches qui permettront de définir avec plus de précision les mécanismes physiques qui régulent l'existence de ce phénomène et son extension.

## 2. Mécanismes de transferts de matière depuis l'île vers l'environnement marin

### 2.1. Ruissellement naturel sur la côte au vent

Les valeurs isotopiques ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) et les résultats de l'ADNe, couplés aux valeurs de salinité mesurées *in situ*, ont permis de mettre en évidence des transferts de matière importants depuis l'île vers l'environnement marin directement ou via les rivières,

principalement en amont où se situent les grandes rivières de l'île (Louvât et al. 2014). En effet, nos données de salinité ont montré des faibles valeurs de surface jusqu'à 10 km des côtes, indiquant la présence d'eau douce en surface. L'échantillonnage (janvier – mars) a eu lieu en été austral, durant la saison des pluies. Durant cette période, les précipitations très élevées génèrent des débits torrentiels dans les rivières de l'est ( $> 2\,500\text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ ; Louvat et al. 2014), qui ont pour conséquence de forts apports terrigènes en milieu côtier (Bret et al. 2003; Garcin et al. 2005), comme le montre l'enrichissement isotopique de la POM proche de la côte dans ce secteur. Le ruissellement de matière dans l'océan a été défini comme étant l'un des mécanismes majeurs expliquant l'apport de nutriments dans le mécanisme de l'effet de masse insulaire (Gove et al. 2016).

## 2.2. Transfert d'azote d'origine humaine vers le milieu marin

Au cours du siècle dernier, les activités humaines ont évolué rapidement. Elles ont notamment entraîné une augmentation de l'utilisation d'engrais, d'épandage de fumier/lisier et des flux d'eaux usées (Stumm 1973; Galloway et al. 1995). La déforestation et l'expansion de l'utilisation des terres agricoles ont entraîné une augmentation de l'érosion des sols et du transport des sédiments, du carbone et des nutriments dans les systèmes fluviaux (Seitzinger et al. 2010). L'augmentation de la charge en azote et en phosphore peut accroître les taux de productivité photosynthétique et entraîner des changements fondamentaux dans les réseaux trophiques aquatiques (Vollenweider et al. 1992; Cloern 1996; Dodds 2002). L'activité agricole sur l'île de La Réunion occupe environ 17 % de la surface de l'île, avec une prédominance de la culture de la canne à sucre, couvrant près de 55 % des terres cultivées. Elle est suivie par l'élevage, représentant 30 % des surfaces cultivées, et par les cultures maraîchères, fruitières et de diversification, occupant 15 % des terres cultivées. Les pressions agricoles se manifestent généralement à travers des excès en azote et en phosphore (Ngatia et al. 2019). Ces excès peuvent être attribués à une sur-fertilisation des sols et à une gestion imparfaite des effluents d'élevage (État des lieux 2019d). Les principales pressions sur les eaux littorales se concentrent principalement sur les façades Est et Sud-Ouest (**cf Tableau 1 – chapitre 2**). Bien que nous attendions des impacts marqués de l'activité anthropique dans le secteur Est, les résultats de la thèse n'ont pas mis en avant des signes marqués d'anthropisation. Pour expliquer ces résultats, nous pouvons émettre les hypothèses suivantes :

(i) les apports de nutriments via les intrants agricoles bien qu'élevés dans le secteur Est ( $16,1\text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ; État des lieux 2019 b) sont dilués par les masses d'eaux environnantes ultra-oligotrophes qui sont amenées par le courant dominant (Jena et al. 2013);

(ii) les apports de nutriments anthropiques sont directement utilisés par les producteurs primaires, empêchant ainsi leur détection. En effet, bien qu'un gros patch de production ne soit pas réellement visible dans l'Est, les données de Chl *a* dans ce secteur sont comprises entre 0,1 et 0,3 mg.m<sup>-3</sup>, ce qui est largement supérieur aux valeurs comprises entre 0,02 à 0,07 mg.m<sup>-3</sup> retrouvées dans les eaux environnantes (Jena et al. 2013) ;

(iii) les apports en nutriments sont importants mais les principaux courants transporteraient les nutriments ailleurs, potentiellement en aval de l'île, ce qui ne les rendrait pas directement détectables dans nos analyses effectuées en amont de l'île.

Le secteur Sud présente, quant à lui, des valeurs d'azote très faibles, ce qui est caractéristique d'un import lié aux activités agricoles. En effet, les engrais utilisés pour l'agriculture sont caractérisés par des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  comprises entre -4 et 4 ‰. La plupart des engrais sont produits par la fixation de l'azote atmosphérique, qui a un  $\delta^{15}\text{N}$  d'environ 0 ‰ (Kendall 1998). Un rapport d'activité de l'Office de l'eau à La Réunion a montré que le territoire de la ville de Saint-Pierre (secteur Sud) était la zone subissant le plus de pression en lien avec la sur-fertilisation des sols. En effet, les flux d'azote lixivié sont trois fois supérieurs à la moyenne retrouvée autour de l'île (32,4 kg.ha<sup>-1</sup> ; État des lieux 2019). La combinaison de ces différents apports terrigènes ont conduit à un enrichissement des eaux en nitrate  $\text{NO}_3^-$  et nitrite  $\text{NO}_2^-$  (Ngatia et al. 2019). Ces modifications des concentrations en nutriments dans les zones côtières ont eu pour conséquences de modifier la biomasse et les compositions phytoplanctoniques (Glibert et al. 2016 ; Olofsson et al. 2017) : cela pourrait expliquer les valeurs de Chl *a* du secteur Sud qui sont parmi les plus élevées autour de l'île (0,49 mg.m<sup>-3</sup>). Sur la côte Ouest de l'île, Tedetti et al. (2020) ont mis en évidence que l'impact des transferts de nitrate via les eaux souterraines profondes circulant dans les basaltes était maximal au niveau de la pente externe des récifs coralliens, mais peu détectable plus au large. Ainsi il est possible qu'une grande partie des nutriments transférés depuis la côte soient utilisés très près de la côte, ainsi que dans l'écosystème récifal à Saint-Pierre, limitant des transferts plus importants plus au large. Il serait intéressant de mesurer les valeurs isotopiques de la MOP de rivière. En effet, l'eutrophisation se manifeste généralement dans un premier temps dans les rivières avant de toucher la mer (Nazari-Sharabian et al. 2018). Ce phénomène conduit à des eaux troubles avec des niveaux d'oxygène réduits (hypoxie), conduisant ainsi à la production de toxines par les algues et les bactéries, et à la mort des poissons (Hilton et al. 2006 ; Nazari-Sharabian et al. 2018).

### **2.3. Exportation de nutriments aux abords des récifs coralliens du secteur Ouest**

Malgré le fait que la plupart des récifs coralliens se situent dans des eaux oligotrophes, ils demeurent parmi les écosystèmes les plus complexes et productifs de la planète (Crossland & Barnes 1983). La biomasse élevée et la productivité élevée des récifs coralliens s'expliquent notamment par le recyclage interne de la matière (Wiebe et al. 1975 ; Andrews & Müller 1983 ; Risk & Müller 1983). Les concentrations d'éléments nutritifs sont généralement deux fois plus élevées que celles des eaux environnantes (Rasheed et al. 2002). Les processus physiques et biologiques liés aux récifs favorisent un échange plus ou moins marqué de matières dissoutes et particulaires entre l'eau du récif corallien et l'eau environnante (Rasheed et al. 2002 ; Gove et al. 2016). Le transect d'échantillonnage dans le secteur Ouest a été effectué en face des principaux lagons de l'île. Nos résultats ont montré pour ce transect des valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  de la MOP les plus enrichies, mais également une diversité principalement composée d'espèces associée aux récifs coralliens dans les analyses ADNe. Une campagne d'échantillonnage réalisée dans le lagon de l'Hermitage proche de la passe a montré des valeurs en isotope du carbone enrichies avec des valeurs de matière organique particulaire comprises entre -16,1 et -19,6 ‰ et les données de matière organique sédimentaire comprises entre -15,2 et -16,1 ‰ (Kolasinski et al. 2011). De plus, des écoulements d'eaux souterraines basaltiques (d'origine volcanique) ont été observés dans la partie sud du lagon, tandis que dans la zone nord, des déversements plus limités d'eaux souterraines sableuses (d'origine sédimentaire) ainsi que des eaux provenant de la rivière Hermitage ont été mis en avant (Tedetti et al. 2020). Ainsi, nous pouvons avancer l'hypothèse que l'enrichissement en carbone de la MOP dans les eaux océaniques adjacentes aux lagons est partiellement attribuable au phénomène de lessivage des lagons, comme suggéré par Gove et al. (2016), ainsi qu'à l'apport de nutriments via les eaux souterraines. Ces mécanismes permettent l'exportation de matière et de nutriments depuis cet écosystème productif vers le milieu océanique environnant, qui est relativement moins riche en nutriments.

### **2.4. Connectivité et transferts de matière par les espèces amphidromes**

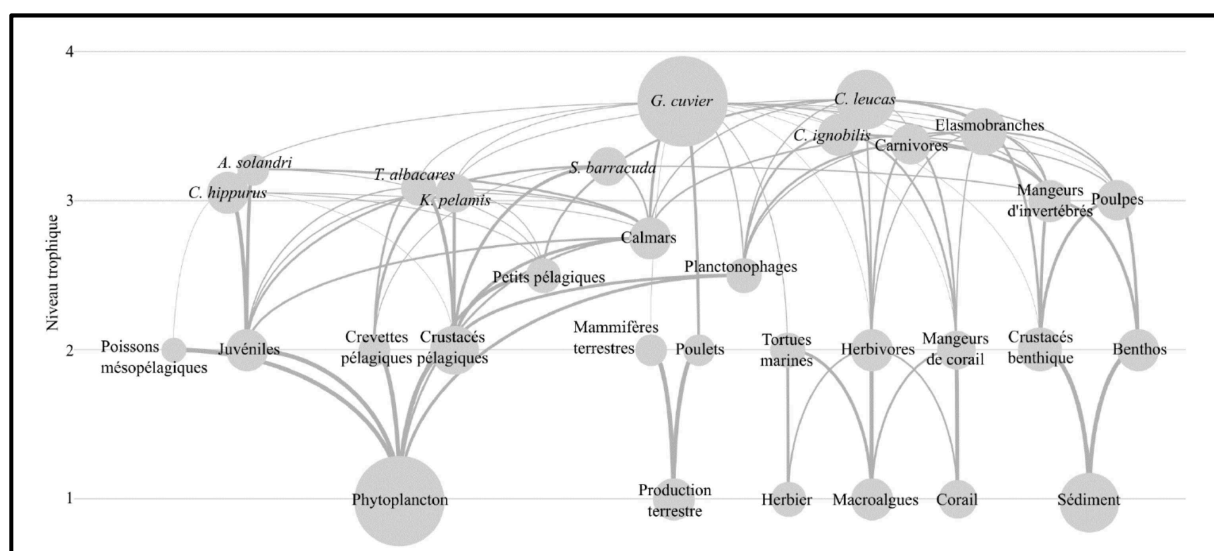
La migration de masse des poissons amphidromes peut avoir de profondes répercussions sur les écosystèmes lorsqu'ils se déplacent entre les différents écosystèmes aquatiques (eau douce et mer ; Helfield & Naiman 2001 ; Gende et al. 2002 ; Varpe et al. 2005 ; Childress & McIntyre 2015). Les organismes peuvent redistribuer largement et sélectivement les ressources en les déplaçant dans des directions et/ou à des distances impossibles à atteindre par la plupart des mécanismes physiques (par exemple, le transport à contre-gradient). La composition de la

diversité des vertébrés dans le secteur Est est dominée par des espèces amphidromes majoritairement associées à la famille des Gobiidae et particulièrement par l'espèce *Scyiopterus lagocephalus*, connu sous le nom local de bichique. Le mode de vie amphidrome de ces espèces est une stratégie de cycle de vie impliquant des migrations entre les écosystèmes d'eaux douces et marines (Myers 1949). La plus grande partie de la croissance des individus ainsi que leur reproduction se déroulent dans des habitats d'eaux douces. Les larves nouvellement écloses dérivent immédiatement vers la mer où elles grandissent pendant des mois (Radtke et al. 1988 ; Bell et al. 1995). Par le biais de ces migrations (Samways et al. 2018), les espèces diadromes transportent de l'énergie et des nutriments entre les environnements d'eaux douces et marines (Minakawa & Gara 1999 ; Helfield & Naiman 2001 ; Jonsson & Jonsson 200). En effet, les éléments comme le carbone, l'azote et le phosphore vont être assimilés dans le milieu marin puis apportés par les poissons reproducteurs dans les écosystèmes d'eau douce sous la forme de métabolites d'excrétion, de gamètes et de décomposition des carcasses (Bilby et al. 1996 ; Naiman et al. 2002 ; Samways et al. 2015). Les connectivités énergétiques entre les écosystèmes créés par ces organismes sont nécessaires pour maintenir la structure et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (Cloern 2007 ; Mattocks et al. 2017 ; Dias et al. 2019). En effet, ils ont des effets significatifs et durables sur la répartition des espèces (Dias et al. 2014), la dynamique des populations et des communautés (Perkin & Gido 2012) et la biodiversité (Jeltsch et al. 2013). Cependant, ces espèces sont généralement menacées ; par exemple, *S. lagocephalus* est classé comme quasi-menacé selon la classification de l'IUCN à La Réunion. Ces espèces amphidromes sont exploitées localement par les pêcheries traditionnelles pendant les stades larvaire et juvénile, lorsqu'elles pénètrent dans l'embouchure des rivières (Hoareau et al. 2007). Des études récentes effectuées dans le nord des États-Unis ont montré des baisses significatives de la productivité des espèces diadromes à partir de 1850. Ce déclin a eu des effets significatifs sur les ressources en proies d'eau douce, affectant directement de nombreux prédateurs qui dépendent du transfert de nutriments entre les écosystèmes d'eaux douces et marines (Mattocks et al. 2017). Il s'agit là d'un exemple de changements de connectivité liés à un changement d'habitat et à une exploitation anthropique qui limitent le flux de nutriments et le flux d'énergie entre les populations et les espèces, modifiant ainsi la fonction de l'écosystème à de multiples échelles (Mattocks et al. 2017). Compte tenu des menaces potentielles et de l'importance écologique de ces espèces dans la connectivité et le transfert de matière entre les environnements terrestres et aquatiques à La Réunion, il est important d'améliorer les connaissances sur ces espèces. En plus de son caractère non invasif, limitant ainsi l'impact de l'étude sur ces espèces, la très bonne détection

des familles de Gobiidae dans notre étude suggère que l'ADNe peut être une méthode utile pour mieux comprendre le déplacement de ces espèces.

### 3. Influence de l'île sur l'écologie des grands vertébrés marins

Cette partie de la thèse est issue d'un constat simple : l'île de La Réunion, pourtant située dans une des zones les moins productives du monde (Jena et al. 2013), possède une biodiversité de la mégafaune marine exceptionnelle dont une grande partie est résidente dans les eaux réunionnaises (Le Corre & Safford 2001 ; Dulau-Drouot et al. 2008 ; Jean et al. 2010 ; Jaquemet et al. 2023). De par leur besoin physiologique élevé, ces animaux vont consommer de grandes quantités de biomasse (Etes et al. 2016 ; Roff et al. 2016). La présence de ces espèces se limite donc uniquement aux écosystèmes où la production est suffisamment élevée pour soutenir des populations viables (Etes et al. 2016).



*Figure 35. Schéma d'un réseau trophique auquel appartiennent les espèces de surface (pélagique et côtière) de l'île de La Réunion. La position verticale de chaque nœud correspond à son niveau trophique et sa taille dépend de son importance topologique. L'épaisseur de chaque lien indique l'intensité relative des relations alimentaire. Source : Trystram 2016.*

Bien que l'on aurait pu croire qu'à La Réunion, la production primaire benthique (coraux, macroalgues, microphytobenthos, herbiers) soit prépondérante sur la production primaire océanique, une étude ayant modélisée un des réseaux trophiques autour de l'île de La Réunion a montré que les grands vertébrés, notamment les grands poissons pélagiques et les requins, dépendent majoritairement de la biomasse phytoplanctonique pour leur alimentation

(Figure 35 ; Trystram 2016). Malgré un effet d'île qui semble, à première vue, de faible ampleur et localisé, les ressources offertes par La Réunion seraient suffisamment importantes pour attirer une diversité et une forte abondance de grands vertébrés. Bien que la thèse n'ait pas permis de définir précisément les dépendances des grands vertébrés aux différents écosystèmes, la large gamme de valeurs isotopiques retrouvées chez ces espèces confirme que l'île offre une diversité de ressources permettant de limiter la compétition entre ces espèces (Chapitre 5 ; Chandelier et al. 2023).

Dans des milieux marins oligotrophes comme à La Réunion, des études ont observé une augmentation de biomasse du zooplancton en aval de l'île et près des côtes, alors qu'aucune augmentation n'avait été observée pour le phytoplancton (voir Le Borgne et al. 1985 à Mare (îles Loyauté) et Nouvelle-Calédonie). Hayward et Venrick (1982) ont mis en garde contre une utilisation excessive de la relation entre la chlorophylle de surface et la production primaire, en particulier dans les zones oligotrophes où les maximums de chlorophylle *a* et les eaux riches en nutriments sont retrouvés en profondeur et donc ne sont pas détectables par les imageries satellites. Dans ce cas, les communautés zooplanctoniques peuvent être un meilleur indicateur d'un effet de masse insulaire (Dandonneau & Charpy 1985 ; Hernández-Leon 1988). En effet, la plus grande longévité des organismes zooplanctoniques par rapport aux cellules phytoplanctoniques et la pression de filtration que les premiers exercent sur les secondes peuvent en faire dans certains cas de meilleurs indicateurs. Nous pouvons émettre l'hypothèse qu'à La Réunion, les eaux sont tellement oligotrophes que la production primaire nouvellement formée par les différents apports autour de l'île est directement consommée par le zooplancton, empêchant ainsi la formation d'un grand patch de production primaire en aval de l'île. Il est ainsi possible que la structure tourbillonnaire dans le secteur Nord-Ouest de l'île favorise la rétention d'organismes peu mobiles (Boehlert et al. 1992 ; Haimovici et al. 2002). L'effet d'île formerait ainsi une zone de rétention pour les stades de vie pélagiques des espèces côtières, facilitant l'autorecrutement. De cette manière, l'île pourrait servir de « garde-manger » créant ainsi un environnement attractif pour les prédateurs océaniques très mobiles (Charnov 1976 ; Bakun 2006). Cette hypothèse peut être appuyée par les résultats isotopiques de certaines espèces.

A l'échelle mondiale, le dauphin à long bec (*Stenella longirostris*) est généralement connu pour utiliser des zones de repos proches de la côte le matin et repartir au large l'après-midi pour se nourrir (Kiszka et al. 2011 ; 2014). À La Réunion, le dauphin à long bec présente

des valeurs isotopiques similaires à celles du grand dauphin de l'Indo-Pacifique (*Tursiops aduncus*), qui est connu pour se nourrir près des côtes (Globice, communication personnelle), suggérant que le dauphin à long bec pourrait se rapprocher des côtes à la recherche de conditions alimentaires plus favorables. Ce comportement semble être confirmé par les informations récentes recueillies en mer (Globice, communication personnelle). Nos résultats ont montré que, bien que les espèces du large (poissons pélagiques et requins) dépendent en grande partie de ressources océaniques, elles montrent une dépendance non négligeable aux ressources côtières. Les analyses des contenus stomacaux de grands poissons pélagiques et des requins pêchés dans les eaux réunionnaises ont montré que ces espèces se nourrissent de proies océaniques, côtières et de larves de poissons récifaux (Trystram et al. 2015 ; 2017 ; Jaquemet, données non publiées). Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que ces prédateurs océaniques font des incursions alimentaires à la côte. Il est aussi possible que les proies de ces prédateurs, par leurs mouvements dans la colonne d'eau, peuvent se retrouver à proximité des côtes. Comme à Hawaii (Benoit-Bird & Au 2006), la topographie de La Réunion pourrait favoriser les mouvements horizontaux des organismes micro-nectoniques pendant la migration nyctémérale, conduisant ainsi à une augmentation de la biomasse fourragère près de la côte, ce qui offrirait finalement des opportunités d'alimentation plus importantes à proximité de l'île pour les prédateurs côtiers et océaniques (Heywood et al. 1990 ; Signorini et al. 1999). Ces espèces étant considérées pour la plupart comme opportunistes, c'est-à-dire qu'elles se nourrissent de l'ensemble des proies qu'elles sont capables d'ingérer et qui sont disponibles dans leur environnement (Castriota et al. 2007 ; Franks et al. 2007 ; Ménard et al. 2007 ; Werry 2010 ; Varghese et al. 2014). Il est donc vraisemblable que ces espèces suivent le mouvement de leurs proies océaniques vers la côte, se nourrissant de façon opportuniste sur des proies côtières par la même occasion. Ainsi, bien que la biomasse en phytoplancton ne semble pas être significativement plus élevée à proximité de l'île, il est possible que la biomasse en zooplancton et micro-necton soit plus élevée du fait de l'exportation de matière et de nutriments le long du continuum terre-côte-large, de la circulation de surface qui favoriserait la rétention et la concentration des petits organismes en aval de l'île dans la partie Nord-Ouest et de la topographie sous-marine de l'île qui favoriserait l'agrégation à la côte des organismes du micro-necton à migration verticale, comme à Hawaii. La combinaison de ces différents processus procurerait des conditions favorables pour l'alimentation des prédateurs océaniques, par une disponibilité et une prédictibilité en proies plus élevées qu'en plein océan oligotrophe.



#### 4. Transfert de matière et connectivité par le biais des grands vertébrés marins

Les effets des grands prédateurs sur le cycle des nutriments (C : N : P) sont omniprésents (Schmitz et al. 2010). Ils résultent de l'excrétion, de l'éjection (Vanni 2002 ; Wardle & Bardgett 2004) ou de la translocation directe des nutriments à l'intérieur et au-delà des limites de l'écosystème après la consommation des proies (Schmitz et al. 2010 ; McCauley et al. 2012), ainsi que d'effets indirects dus aux interactions entre les prédateurs et leurs proies (Polis et al. 1997 ; Heithaus et al. 2008). Les îles tropicales sont généralement caractérisées par des concentrations faibles en nutriments phosphate et azote (Gove et al. 2016), les rendant dépendants des nutriments exogènes fournis par les différents animaux (Polis et al. 1997). En effet, la plupart de l'azote et du phosphore excrétés par la mégafaune marine sont sous une forme hautement biodisponible (par exemple, la guanotrophisation ; Otero et al. 2018). Le contrôle du cycle des nutriments est l'une des fonctions écologiques les plus importantes effectuées par la mégafaune marine dans les régions oligotrophes (Costanza et al. 1997), car elle peut stimuler la production primaire, et l'ensemble de la chaîne trophique par un effet de cascade (Green & Elmerg 2014 ; Turner & Schaafsma 2015). De plus, les grands vertébrés sont souvent très mobiles et peuvent traverser et utiliser plusieurs habitats (McCauley et al. 2012). Ces mouvements créent des connexions entre les écosystèmes qui vont avoir un rôle important dans le contrôle de la stabilité d'écosystèmes entiers (McCann et al. 2005 ; Rooney et al. 2006). Nous avons montré que les grands vertébrés océaniques viennent s'alimenter dans les eaux côtières de La Réunion (**Chapitre 5** ; Chandelier et al. 2023). Ils doivent ainsi jouer un rôle important dans la distribution des nutriments.

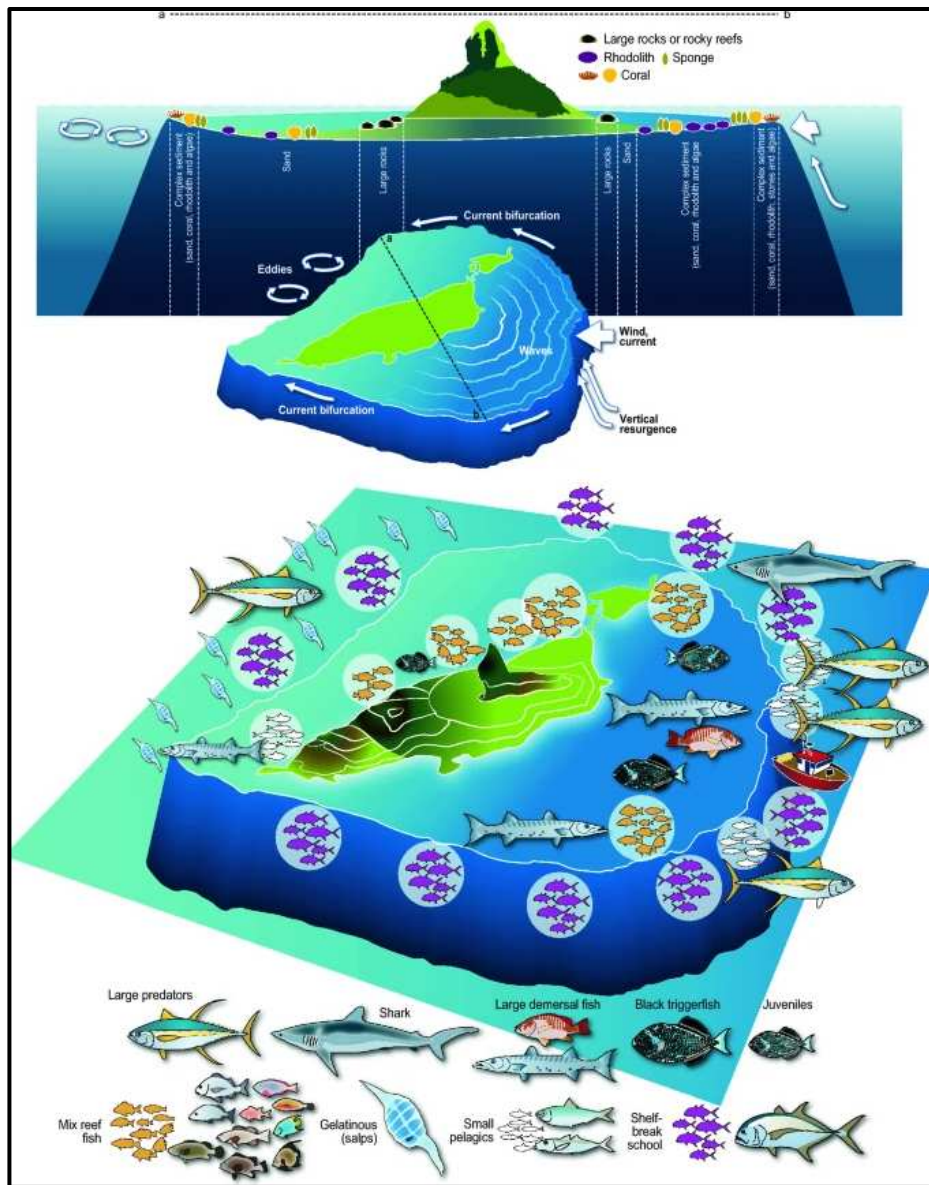
Le requin tigre (*Galeocerdo cuvier*) semble être le parfait exemple d'une espèce remplissant ce rôle. En effet, une étude sur les données de marquages acoustiques sur le requin tigre a montré que cette espèce se déplace entre tous les écosystèmes marins (Blaison et al. 2015). Les différences de valeurs isotopiques entre les différents tissus chez le requin tigre dans notre étude indiquent un régime alimentaire très diversifié, s'alimentant à la fois sur des proies côtières et océaniques ( $\delta^{13}\text{C}$  compris entre  $-14,51 \pm 0,71 \text{ ‰}$  et  $-16,30 \pm 0,42 \text{ ‰}$ ), ce qui est en accord avec le régime alimentaire qui a été défini pour cette espèce à l'aide des contenus stomacaux (Trystram et al. 2017). De plus, Le Croizier et al. (2021) ont montré que le requin tigre à La Réunion dépend aussi de proies profondes pour son énergie. Le fait qu'il est également fréquent de retrouver des vertébrés terrestres (par exemple, des poulets et des chiens)

dans les estomacs de cette espèce, suggère que les requins tigre effectuent des incursions relativement près de la côte. Du fait de son aspect opportuniste et effectuant de grands déplacements verticaux et à l'échelle des bassins océaniques (Papastamatiou et al. 2013 ; Le Croizier et al. 2021), le requin tigre semble être une espèce importante dans la connectivité des écosystèmes à La Réunion, pouvant jouer un rôle important dans l'amélioration de la production primaire océanique par le biais de la redistribution des nutriments terrestres et côtiers vers le large.

## **5. Influence de l'effet de masse insulaire sur la distribution des poissons à La Réunion**

Selon la définition de l'effet de masse insulaire, une augmentation globale de la production liée à l'île devrait être plus marquée en aval de l'île en raison des processus de rétention hydrodynamique (Heywood et al. 1990 ; Sampaio de Souza et al. 2013). Cette augmentation de production touche principalement les producteurs primaires, les communautés zooplanctoniques (y compris les gélatineux ; Salvetat et al. 2022), mais également les larves de poissons (Lessa et al. 1999), lorsque la côte aval remplit les conditions de la triade de Bakun (2006) : (i) enrichissement en nutriments, (ii) concentration des distributions de nourriture larvaire, et (iii) rétention locale d'œufs et de larves. Toutefois, l'influence de ce phénomène sur la productivité tertiaire reste très peu décrite ou est considérée comme isotrope autour de l'île (Gove et al. 2016). Cependant, d'autres études ont déjà proposé des schémas conceptuels de la structuration de la biodiversité des poissons en fonction de l'effet de masse insulaire avec une réponse asymétrique de leur distribution (Hamner et al. 1988 ; Bakun 2006 ; Salvetat et al. 2022). En effet, les schémas de distribution horizontale des poissons dans ces études sont très différents selon la position par rapport au courant principal (amont ou aval). Alors que l'on pourrait s'attendre à retrouver une biomasse de poissons plus importante en aval de l'île, ces études ont montré une concentration importante de poissons pélagiques en amont de l'île, expliquant cette distribution par le fait que le flux de courant atteignant la topographie de l'île concentre le flux de particules (**Figure 36** ; Travassos et al. 1999 ; Salvetat et al. 2022), y compris le zooplancton. La présence de zooplancton favorise alors le comportement alimentaire des poissons pélagiques planctoniques ou des prédateurs intermédiaires qui se nourrissent d'organismes du micro-necton et qui sont ciblés par les prédateurs supérieurs tels que les grands Scombridae, les Carangidae, les Istiophoridae et les **Chondrichthyens**. Ce type d'agrégation a

déjà été rapporté par Hamner et al. (1988) qui ont décrit un « mur de bouches » composé de poissons planctophages en amont des îles.



*Figure 36. Représentation synthétique de l'effet de masse insulaire illustré par le cas de Fernando de Noronha montrant la distribution asymétrique de la diversité et de la biomasse des poissons. Source : Salvetat et al. 2022.*

Bien que nos résultats sur l'étude de la composition de la diversité des vertébrés basée sur leur détection par ADNe ont montré une composition asymétrique de la diversité entre l'amont et l'aval de l'île, nous avons détecté des grands poissons pélagiques dans tous les secteurs de l'île. Bien qu'une étude plus approfondie sur la répartition de la biomasse de ces espèces serait nécessaire pour conclure, nous pouvons émettre l'hypothèse que le phénomène

d'agrégation de poissons planctophages en amont de La Réunion doit être cependant peu marqué au vu de la faible vitesse des courants entrants et de la supposée absence de remontée d'eau en amont de l'île. Cependant, une étude sur le régime alimentaire des grands poissons pélagiques a montré des différences significatives dans les contenus stomacaux pour les individus de la même espèce en fonction de leur lieu de capture (amont ou aval de l'île ; Trystram et al. 2015), suggérant que l'île influence la structuration des vertébrés autour de l'île en entraînant une différence de distribution des organismes entre l'amont et l'aval de l'île. L'impact de l'effet de masse insulaire ne serait donc pas seulement une amélioration de la productivité primaire par un processus physique en aval des îles, mais déterminerait également la distribution des poissons en façonnant les habitats (Salvetat et al. 2022).

## **6. Révision de la définition de l'effet de masse insulaire à La Réunion**

La concentration des nutriments à travers de multiples échelles spatio-temporelles établit le fondement de la productivité d'un écosystème et de la diversité subséquente au sein et dans les habitats. Les processus géologiques tels que les mouvements tectoniques et la sédimentation déterminent la distribution des ressources essentielles telles que l'azote, le phosphore et le carbone qui influencent la productivité primaire et la biomasse (Elser et al. 2007 ; LeBauer & Treseder 2008 ; Vitousek et al. 2013). Cette distribution initiale est modifiée par des facteurs environnementaux et physiques comme par exemple, le vent et les courants (Zhao & Running 2010 ; Cleveland et al. 2013 ; Houlton & Morford 2015 ; Morford et al. 2016). L'ensemble de ces mécanismes sont regroupés dans les subventions dites « passives » (Earl & Zollner 2014). En plus de ces processus abiotiques, les vecteurs biotiques redistribuent davantage les nutriments grâce à divers mécanismes en lien avec le mouvement des animaux (subventions « actives » ; McInturf et al. 2019).

Les études portant sur l'effet de masse insulaire prennent généralement en compte uniquement les mécanismes physiques associés à l'effet de masse insulaire (voir De Falco et al. 2022 pour une revue), alors que des travaux récents soutiennent que les apports en éléments nutritifs provenant des subventions actives peuvent être d'une ampleur similaire à ceux des subventions passives et qu'ils sont essentiels pour de nombreux systèmes écologiques (Earl & Zollner 2017 ; Subalusky & Post 2019). Les résultats présentés dans la thèse ont mis en évidence la présence de subventions passives et actives autour de l'île de La Réunion. Les subventions passives sont largement associées à la courantologie et au ruissellement alors que les subventions actives sont largement associées (1) aux espèces diadromes, (2) à l'auto-

recrutement des poissons côtiers et récifaux, (3) aux migrations nyctémérales verticales et horizontales des organismes du micro-necton et (4) aux organismes de la mégafaune marine qui effectuent des mouvements verticaux dans la colonne d'eau et horizontaux entre la côte et le large. Nous formulons l'hypothèse qu'au sein du contexte hydrodynamique faible de La Réunion, les apports de nutriments issus des déplacements des animaux pourraient avoir un impact sur la production primaire au moins aussi significatif que celui résultant des mécanismes physiques. Nous supposons également qu'il existe un lien fort entre les subventions passives et actives. En effet, la prévalence des subventions passives influe significativement sur l'intensité des subventions actives en nutriments. Nous recommandons donc que, pour les futures études portant sur l'effet de masse insulaire, les données sur les mouvements des animaux soient intégrées en plus des données physiques, afin de décrire au mieux cet effet. Pour ce faire, il est essentiel de promouvoir des collaborations pluridisciplinaires impliquant des spécialistes en chimie, en océanographie physique et en biologie.

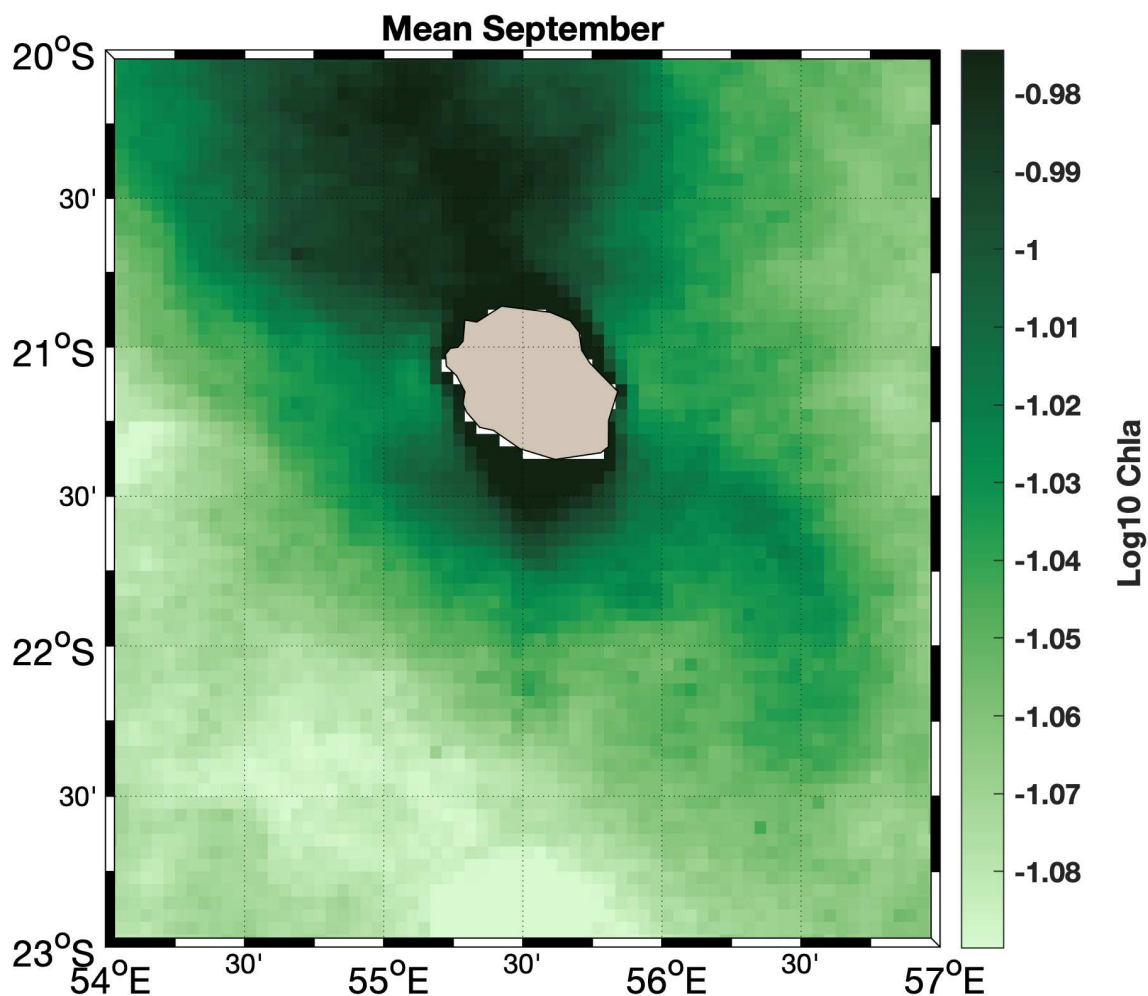
## 7. Perspectives

### 7.1. Variabilité temporelle de l'effet de masse insulaire

(1) Des résultats d'imagerie satellite non présentés dans la publication du **chapitre 3** ont montré que, de manière ponctuelle, l'effet de masse insulaire autour de La Réunion pourrait être bien plus important que ce que nos conclusions laissent entendre. En effet, les données prises pendant la période hivernale, au mois de septembre, ont révélé des patches de Chl *a* sur plusieurs dizaines de kilomètres (**Figure 37**). D'autres études ont montré que les pics de chlorophylle associés à l'effet de masse insulaire sont plus importants en hiver, en raison de la convection hivernale et de l'apport conséquent de nutriments dans la zone photique (par exemple, Kara et al. 2000 ; Neuer et al. 2007 ; Troupin et al. 2010). Durant la thèse, la majorité de l'échantillonnage a été effectuée pendant la saison estivale, pour des raisons logistiques. Ce biais d'échantillonnage nous a certainement fait passer à côté d'informations importantes qui auraient pu nous permettre de mieux comprendre le phénomène de l'effet de masse insulaire autour de La Réunion. Il serait donc intéressant de pouvoir effectuer des prélèvements en hiver.

L'effet de masse insulaire est un phénomène qui n'est pas forcément stable dans le temps : il est généralement considéré comme périodique. Il est donc possible que notre stratégie d'échantillonnage ne nous ait pas permis de détecter ce phénomène. Nonobstant le coût financier, il serait donc intéressant d'effectuer un suivi plus régulier : un transect dans chaque secteur tous les mois, a minima dans le secteur Nord-Ouest. En plus des méthodes utilisées dans

la thèse, il serait intéressant de réaliser des échantillonnages pour quantifier les nutriments mais également d'ajouter, pour chaque station, des échantillonnages de zooplancton afin de valider les hypothèses exposées dans la discussion.



*Figure 37. Représentation de la concentration de chlorophylle dérivée de la couleur globale de l'océan à partir d'observations par satellite autour de La Réunion pour le mois de septembre 2022.*

## 7.2. Comparaison de l'effet de masse insulaire selon la typologie de l'île

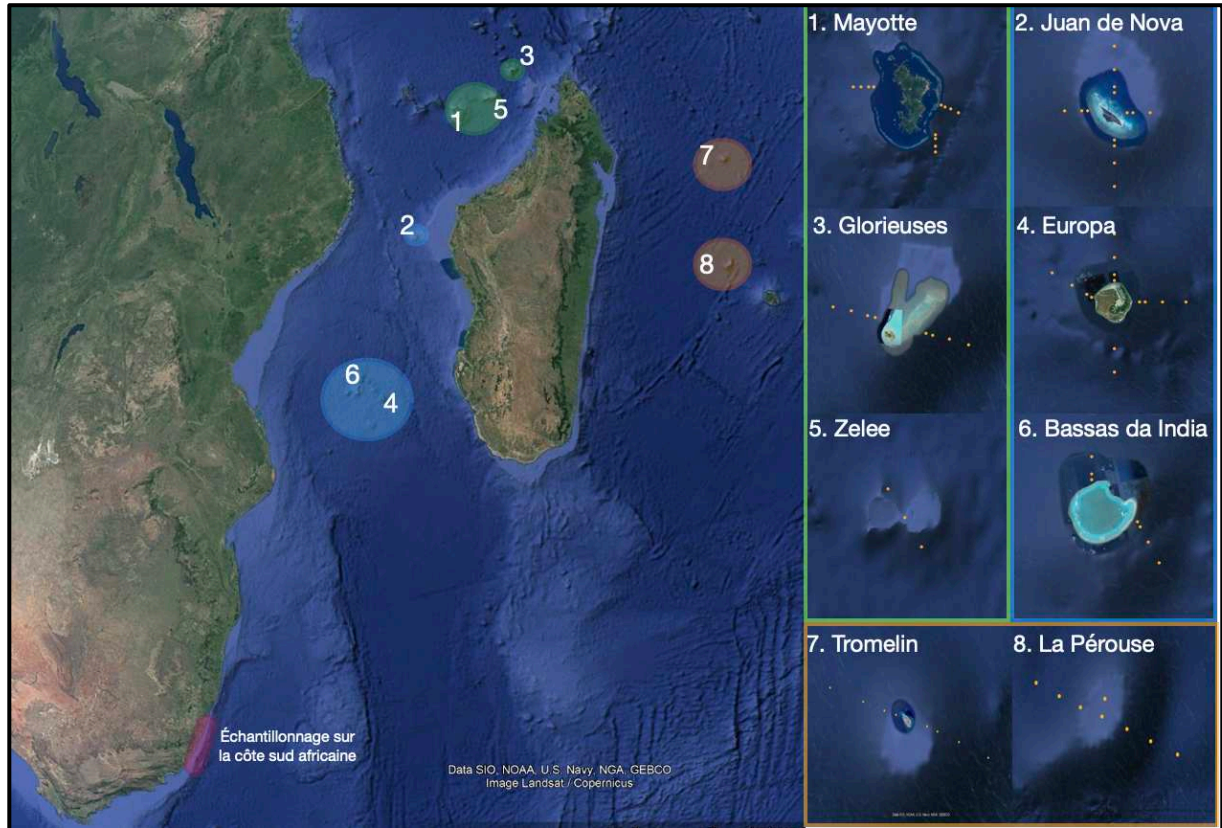
Durant la thèse, 197 profils hydrologiques à l'aide d'une CTD ont été effectuées dans la zone Sud-Ouest de l'océan Indien (**Figure 38**). Donc notre échantillonnage ne se limite pas aux seules 35 CTD effectuées à La Réunion, dont les résultats sont présentés dans ce manuscrit (**Chapitre 3 et 4**). En effet, à la suite de différents problèmes rencontrés durant la thèse (Covid 19 et problèmes techniques liés notamment aux machines d'analyses isotopiques), il n'a pas été possible d'intégrer toutes ces données au manuscrit de thèse. Ces données couvrent une

couverture spatiale très grande comprenant pas moins de sept îles (île de La Réunion, Mayotte, Europa, Bassas da India, Juan de Nova, l'archipel des Glorieuses et l'île de Tromelin), qui ont toutes des tailles, des morphologies, un contexte dynamique et un degré d'anthropisation différents. Par exemple, l'île de Tromelin (15°53'S, 54°31'E) est une petite île (1 km<sup>2</sup>), plate (6 m maximum de hauteur) et corallienne située au nord-est de Madagascar (**Figure 38**). L'île est classée Réserve Naturelle depuis 1975 par arrêté préfectoral (n°13/DG/IOI) et est gérée par les Terres australes et antarctiques françaises (TAAF) depuis 2007. La pêche est interdite à moins de 12 milles nautiques de la côte et l'île n'a aucun habitat modifié par l'Humain, à l'exception de la piste d'atterrissage et d'une petite base scientifique occupée par trois personnes, relevées tous les trois mois. Cette île serait un très bon point de comparaison avec La Réunion. En raison de sa proximité avec la trajectoire du courant sud-équatorial, l'île de Tromelin se situe dans une zone où la vitesse du courant est plus élevée. De plus, en raison de sa petite taille, nous pouvons émettre l'hypothèse que l'effet de masse insulaire y sera plus prononcé. Deux monts sous-marins ont également été échantillonnés (le mont Lapérouse et le mont Zélée). Les monts sous-marins représentent un cas particulier de l'effet de masse insulaire (Dower et al. 1992) : différents mécanismes comme la colonne de Taylor (Owens & Hogg 1980) permettent de créer des zones de rétention d'eau au sommet du mont sous-marin où les nutriments sont concentrés augmentant ainsi la production primaire. Le mont Lapérouse se trouvant à 180 km au nord-ouest de l'île de La Réunion, des études ont montré qu'il existe une potentielle connectivité entre ces deux structures géologiques, notamment en ce qui concerne les organismes de la mégafaune marine (programme CHARC). Enfin, dans le canal du Mozambique et le long de la côte sud-africaine, des structures hydrologiques telles que des fronts et des tourbillons méso-échelles ont également été échantillonnés. L'intégration de l'ensemble de ces données permettra une définition plus complète de l'effet d'île et de déterminer des caractéristiques particulières en fonction des paramètres de l'île.

### 7.3. Délimitation de l'étendue de l'effet de masse insulaire

Les résultats de cette thèse ont permis de montrer des transferts de matière à La Réunion depuis la côte jusqu'à 10 km au large (limite de notre échantillonnage). Il serait donc intéressant d'effectuer des transects sur des distances plus grandes, c'est-à-dire au-delà de 10 km de la côte, afin de déterminer jusqu'à quelle distance est visible l'impact de l'île sur les écosystèmes du large, notamment dans le secteur Nord-Ouest de l'île de La Réunion. En outre, pour les autres îles du Sud-Ouest de l'océan Indien pour lesquelles des CTD ont été réalisées (**Figure 38**), certains transects ont été réalisés jusqu'à 200 km des côtes : transect Sud de Mayotte, transect

Sud de Juan de Nova, transect Nord d'Europa, transect Nord et Sud de Tromelin. L'analyse de ces transects permettra d'obtenir une vision plus globale sur l'étendue de l'effet de masse insulaire sur ces îles aux caractéristiques contrastées.



*Figure 38. Les différentes zones échantillonnées durant la thèse en dehors de l'île de La Réunion représentant 152 CTD effectuées durant les campagnes océanographiques : SCRATCH, La Pérouse 2021, RESILIENCE, École bleue outre-mer, ÉPARSES.*



## CONCLUSION GÉNÉRALE

---

Cette thèse, novatrice et multidisciplinaire, a permis de mettre en évidence pour la première fois la présence d'un Effet de Masse Insulaire (EMI) autour de l'île de La Réunion. Cependant, il convient de souligner que l'augmentation de la production primaire qui en découle demeure faible par rapport à d'autres îles, même au sein de la région intertropicale. Certaines caractéristiques de l'île, comme sa grande taille, sa morphologie, sa bathymétrie complexe et la faible puissance des courants marins entrants, peuvent expliquer la faible ampleur de ce phénomène. Malgré ces observations, La Réunion semble influencer la structuration des communautés de vertébrés autour de l'île, en entraînant une différence de distribution des organismes entre l'amont et l'aval de l'île. L'impact de l'EMI ne serait donc pas seulement une amélioration de la productivité primaire par un processus physique en aval des îles, mais déterminerait également la distribution des prédateurs en façonnant les habitats. De plus, la dynamique d'exportation de matières et de nutriments le long du continuum terre-côte-large, associée à la circulation de surface qui facilite la rétention et la concentration des petits organismes en aval de l'île, ainsi que la topographie sous-marine favorisant l'agrégation des organismes du micro-necton à migration verticale près de la côte, créent des conditions propices à l'alimentation des prédateurs océaniques. Cette disponibilité accrue et cette prédictibilité des proies, comparées à celles présentes en plein océan oligotrophe, peuvent expliquer la forte présence de grands vertébrés marins océaniques près des côtes de La Réunion. À l'avenir, l'étude du phénomène de l'effet de masse insulaire doit s'orienter vers des collaborations pluridisciplinaires impliquant des spécialistes en chimie, en océanographie physique et en biologie afin de décrire de façon précise le phénomène de l'EMI et ses conséquences sur la production océanique.

## RÉFÉRENCES (HORS PUBLICATIONS)

---

- Ahuja, L.R., 1986. Characterization and modeling of chemical transfer to runoff. *Advances in soil science* 149–188. [https://doi.org/10.1007/978-1-4613-8612-4\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4613-8612-4_3)
- Alford, M.H., MacKinnon, J.A., Nash, J.D., Simmons, H., Pickering, A., Klymak, J.M., Pinkel, R., Sun, O., Rainville, L., Musgrave, R., Beitzel, T., Fu, K.-H., Lu, C.-W., 2011. Energy Flux and Dissipation in Luzon Strait: Two Tales of Two Ridges. *Journal of Physical Oceanography* 41, 2211–2222. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-11-073.1>
- Andrade, I., Sangrà, P., Hormazabal, S., Correa-Ramirez, M., 2014. Island mass effect in the Juan Fernández Archipelago (33°S), Southeastern Pacific. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 84, 86–99. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.10.009>
- Andrews, J.C., Müller, H., 1983. Space-time variability of nutrients in a lagoonal patch reef. *Limnology & Oceanography* 28, 215–227. <https://doi.org/10.4319/lo.1983.28.2.0215>
- Atkinson, M.J., 2011. Biogeochemistry of Nutrients, in: *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. pp. 199–206.
- Aucan, J., Hoeke, R., Merrifield, M.A., 2012. Wave-driven sea level anomalies at the Midway tide gauge as an index of North Pacific storminess over the past 60 years. *Geophysical Research Letters* 39, 2012GL052993. <https://doi.org/10.1029/2012GL052993>
- Bain, M.B., Finn, J.T., Booke, H.E., 1985. A Quantitative Method for Sampling Riverine Microhabitats by Electrofishing. *North American Journal of Fisheries Management* 5, 489–493. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1985\)5<489:AQMFSR>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1985)5<489:AQMFSR>2.0.CO;2)
- Bakker, D.C.E., Nielsdóttir, M.C., Morris, P.J., Venables, H.J., Watson, A.J., 2007. The island mass effect and biological carbon uptake for the subantarctic Crozet Archipelago. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54, 2174–2190. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.06.009>
- Bakker, J., Wangensteen, O.S., Chapman, D.D., Boussarie, G., Buddo, D., Guttridge, T.L., Hertler, H., Mouillot, D., Vigliola, L., Mariani, S., 2017. Environmental DNA reveals tropical shark diversity in contrasting levels of anthropogenic impact. *Scientific Reports* 7, 1–11. <https://doi.org/DOI:10.1038/s41598-017-17150-2>
- Bakun, A., 2006. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity, adaptive response and competitive advantage. *Sci. Mar.* 70, 105–122. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70s2105>
- Barlow, R., Stuart, V., Lutz, V., Sessions, H., Sathyendranath, S., Platt, T., Kyewalyanga, M., Clementson, L., Fukasawa, M., Watanabe, S., Devred, E., 2007. Seasonal pigment patterns of surface phytoplankton in the subtropical southern hemisphere. *Deep Sea*

- Research Part I: Oceanographic Research Papers 54, 1687–1703.  
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.06.010>
- Barnes, C., Jennings, Jon. T. Barry, S., 2009. Environmental correlates of large-scale spatial variation in the  $\delta^{13}\text{C}$  of marine animals. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81, 368–374. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.11.011>
- Barnes, M.A., Turner, C.R., 2016. The ecology of environmental DNA and implications for conservation genetics. *Conserv Genet* 17, 1–17. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0775-4>
- Barton, E.D., Arístegui, J., Tett, P., Navarro-Pérez, E., 2004. Variability in the Canary Islands area of filament-eddy exchanges. *Progress in Oceanography* 62, 71–94. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2004.07.003>
- Barton, E.D., Basterretxea, G., Flament, P., Mitchelson-Jacob, E.G., Jones, B., Arístegui, J., Herrera, F., 2000. Lee region of Gran Canaria. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 105, 17173–17193. <https://doi.org/10.1029/2000JC900010>
- Batchelor, G.K., 1967. *An Introduction to Fluid Dynamics*. Cambridge University Press.
- Bazelyan, V., Ayzatullin, T.A., 1979. Kinetics of enzymatic hydrolysis of DNA in sea water. *Oceanology* 19, 30–33.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A., Macleod, H., 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73, 1007–1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>
- Behrenfeld, M.J., Prasil, O., Babin, M., Bruyant, F., 2004. In search of physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis. *Journal of Phycology* 40, 4–25. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2004.03083.x>
- Bell, K.N.I., Brown, J.A., Pepin, P., 1995. Seasonal, inverse cycling of length- and age-at-recruitment in the diadromous gobies *Sicydium punctatum* and *Sicydium antillarum* in Dominica, West Indies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52, 1535–1545. <https://doi.org/10.1139/f95-147>
- Belle, C.C., Stoeckle, B.C., Geist, J., 2019. Taxonomic and geographical representation of freshwater environmental DNA research in aquatic conservation. *Aquatic Conservation* 29, 1996–2009. <https://doi.org/10.1002/aqc.3208>
- Bennouna, A., Assobhei, O., Berland, B., Attar, J.E., 2000. Étude des populations phytoplanctoniques de la lagune de Oualidia (Maroc); dinoflagellés potentiellement nuisibles. *Mar Life* 10, 3–18.
- Benoit-Bird, K., Au, W., 2006. Extreme diel horizontal migrations by a tropical nearshore resident micronekton community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 319, 1–14. <https://doi.org/10.3354/meps319001>
- Berger, C.S., Hernandez, C., Laporte, M., Côté, G., Paradis, Y., Kameni T., D.W., Normandeau,

- E., Bernatchez, L., 2020. Fine-scale environmental heterogeneity shapes fluvial fish communities as revealed by eDNA metabarcoding. *Environmental DNA* 2, 647–666. <https://doi.org/10.1002/edn3.129>
- Bienfang, P.K., Harrison, P.J., Quarmby, L.M., 1982. Sinking rate response to depletion of nitrate, phosphate and silicate in four marine diatoms. *Marine Biology* 67, 295–302. <https://doi.org/10.1007/BF00397670>
- Bilby, R.E., Fransen, B.R., Bisson, P.A., 1996. Incorporation of nitrogen and carbon from spawning coho salmon into the trophic system of small streams: evidence from stable isotopes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53, 164–173. <https://doi.org/10.1139/f95-159>
- Blackburn, M., 1965. Oceanography and the ecology of tunas. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review* 19, 299–322.
- Blaison, A., Jaquemet, S., Guyomard, D., Vangrevelinghe, G., Gazzo, T., Cliff, G., Cotel, P., Soria, M., 2015. Seasonal variability of bull and tiger shark presence on the west coast of Reunion Island, western Indian Ocean. *African Journal of Marine Science* 37, 199–208. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2015.1050453>
- Blanchard, J.L., Jennings, S., Holmes, R., Harle, J., Merino, G., Allen, J.I., Holt, J., Dulvy, N.K., Barange, M., 2012. Potential consequences of climate change for primary production and fish production in large marine ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367, 2979–2989. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0231>
- Boehlert, G.W., Watson, W., Sun, L.C., 1992. Horizontal and vertical distributions of larval fishes around an isolated oceanic island in the tropical Pacific. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 39, 439–466. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(92\)90082-5](https://doi.org/10.1016/0198-0149(92)90082-5)
- Boss, E., Zaneveld, J.R.V., 2003. The effect of bottom substrate on inherent optical properties: Evidence of biogeochemical processes. *Limnology & Oceanography* 48, 346–354. [https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.1\\_part\\_2.0346](https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.1_part_2.0346)
- Boussarie, G., Bakker, J., Wangensteen, O.S., Mariani, S., Bonnin, L., Juhel, J.-B., Kiszka, J.J., Kulbicki, M., Manel, S., Robbins, W.D., Vigliola, L., Mouillot, D., 2018. Environmental DNA illuminates the dark diversity of sharks. *Sci. Adv.* 4, eaap9661. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aap9661>
- Bret, L., Fevre, Y., Join, J.-L., Robineau, B., Bachelery, P., 2003. Deposits related to degradation processes on Piton des Neiges Volcano (Reunion Island): overview and geological hazard. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 123, 25–41. [https://doi.org/10.1016/S0377-0273\(03\)00026-X](https://doi.org/10.1016/S0377-0273(03)00026-X)
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Konstant, W.R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., Hilton-Taylor, C., 2002. Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity. *Conservation Biology* 16, 909–923. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>

- Brzezinski, M.A., 1985. The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *Journal of Phycology* 21, 347–357. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x>
- Cabana, G., Rasmussen, J.B., 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature* 372, 255–257. <https://doi.org/10.1038/372255a0>
- Caldeira, R.M.A., Groom, S., Miller, P., Pilgrim, D., Nezlin, N.P., 2002. Sea-surface signatures of the island mass effect phenomena around Madeira Island, Northeast Atlantic. *Remote Sensing of Environment* 80, 336–360. [https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(01\)00316-9](https://doi.org/10.1016/S0034-4257(01)00316-9)
- Callaghan, D.P., Nielsen, P., Cartwright, N., Gourlay, M.R., Baldock, T.E., 2006. Atoll lagoon flushing forced by waves. *Coastal Engineering* 53, 691–704. <https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2006.02.006>
- Callahan, B.J., McMurdie, P.J., Holmes, S.P., 2017. Exact sequence variants should replace operational taxonomic units in marker-gene data analysis. *The ISME Journal* 11, 2639–2643. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.119>
- Callahan, B.J., McMurdie, P.J., Rosen, M.J., Han, A.W., Johnson, A.J.A., Holmes, S.P., 2016. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nat Methods* 13, 581–583. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3869>
- Caraco, N.F., Cole, J.J., Strayer, D.L., 2006. Top down control from the bottom: Regulation of eutrophication in a large river by benthic grazing. *Limnology & Oceanography* 51, 664–670. [https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.1\\_part\\_2.0664](https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.1_part_2.0664)
- Castriota, L., Pipitone, C., Campagnuolo, S., Romanelli, M., Potoschi, A., Andaloro, F., 2007. Diet of *Coryphaena hippurus* (Coryphaenidae) associated with FADs in the Ionian and Southern Tyrrhenian Seas. *Cybium* 31, 435–441.
- Castro, J.J., Santiago, J.A., Santana-Ortega, A.T., 2002. A general theory on fish aggregation to floating objects: An alternative to the meeting point hypothesis. *Reviews in fish biology and fisheries* 255–277. <https://doi.org/10.1023/A:1020302414472>
- Caut, S., Angulo, E., Courchamp, F., 2009. Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* 46, 443–453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x>
- Chandelier, G., Kiszka, J.J., Dulau-Drouot, V., Jean, C., Poirout, T., Estrade, V., Barret, M., Fayon, J., Jaquemet, S., 2023. Isotopic niche partitioning of co-occurring large marine vertebrates around an Indian ocean tropical oceanic island. *Marine Environmental Research* 183, 105835. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105835>
- Chang, M.-H., Tang, T.Y., Ho, C.-R., Chao, S.-Y., 2013. Kuroshio-induced wake in the lee of Green Island off Taiwan. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 118, 1508–1519. <https://doi.org/10.1002/jgrc.20151>
- Chang, Y.-L., Miyazawa, Y., Oey, L.-Y., Kodaira, T., Huang, S., 2017. The formation

- processes of phytoplankton growth and decline in mesoscale eddies in the western North Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 122, 4444–4455. <https://doi.org/10.1002/2017JC012722>
- Charnov, E.L., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9, 129–136. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X)
- Childress, E.S., McIntyre, P.B., 2015. Multiple nutrient subsidy pathways from a spawning migration of iteroparous fish. *Freshwater Biology* 60, 490–499. <https://doi.org/10.1111/fwb.12494>
- Chisholm, S.W., 1995. The iron hypothesis: Basic research meets environmental policy. *Reviews of Geophysics* 33, 1277–1286. <https://doi.org/10.1029/95RG00743>
- Cilleros, K., Valentini, A., Allard, L., Dejean, T., Etienne, R., Grenouillet, G., Iribar, A., Taberlet, P., Vigouroux, R., Brosse, S., 2019. Unlocking biodiversity and conservation studies in high-diversity environments using environmental DNA (eDNA): A test with Guianese freshwater fishes. *Molecular Ecology Resources* 19, 27–46. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12900>
- Cinner, J., 2014. Coral reef livelihoods. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 7, 65–71. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.11.025>
- Civade, R., 2016. L'ADN environnemental, méthode moléculaire d'étude de la biodiversité aquatique. Une approche innovante. Aggro paris tech.
- Claquin, P., Probert, I., Lefebvre, S., Veron, B., 2008. Effects of temperature on photosynthetic parameters and TEP production in eight species of marine microalgae. *Aquat. Microb. Ecol.* 51, 1–11. <https://doi.org/10.3354/ame01187>
- Cleveland, C.C., Houlton, B.Z., Smith, W.K., Marklein, A.R., Reed, S.C., Parton, W., Del Grosso, S.J., Running, S.W., 2013. Patterns of new versus recycled primary production in the terrestrial biosphere. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 110, 12733–12737. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302768110>
- Cloern, J.E., 2007. Habitat Connectivity and Ecosystem Productivity: Implications from a Simple Model. *The American Naturalist* 169, E21–E33. <https://doi.org/10.1086/510258>
- Cloern, J.E., 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: A review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Reviews of Geophysics* 34, 127–168. <https://doi.org/10.1029/96RG00986>
- Conand, F., Marsac, F., Tessier, E., Conand, C., 2008. A Ten-year Period of Daily Sea Surface Temperature at a Coastal Station in Reunion Island, Indian Ocean (July 1993 – April 2004): Patterns of Variability and Biological Responses. *West Ind. Oc. J Mar. Sci.* 6. <https://doi.org/10.4314/wiojms.v6i1.48222>
- Consuegra, S., O'Rorke, R., Rodriguez-Barreto, D., Fernandez, S., Jones, J., Garcia De Leaniz, C., 2021. Impacts of large and small barriers on fish assemblage composition assessed using environmental DNA metabarcoding. *Science of The Total Environment* 790,

148054. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148054>
- Cordier, E., 2007. Dynamique hydrosédimentaire du récif frangeant de l'Hermitage / La Saline (La Réunion): processus physiques et flux sédimentaires. Université de La Réunion.
- Costanza, R., D'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neil, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., ven den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>
- Coutis, P.F., Middleton, J.H., 2002. The physical and biological impact of a small island wake in the deep ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 49, 1341–1361. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(02\)00029-8](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(02)00029-8)
- Coutis, P.F., Middleton, J.H., 1999. Flow-topography interaction in the vicinity of an isolated, deep ocean island. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 46, 1633–1652. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00007-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00007-2)
- Cresson, P., Ruitton, S., Fontaine, M.-F., Harmelin-Vivien, M., 2012. Spatio-temporal variation of suspended and sedimentary organic matter quality in the Bay of Marseilles (NW Mediterranean) assessed by biochemical and isotopic analyses. *Marine Pollution Bulletin* 64, 1112–1121. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.04.003>
- Cresson, P., Ruitton, S., Ourgaud, M., Harmelin-Vivien, M., 2014. Contrasting perception of fish trophic level from stomach content and stable isotope analyses: A Mediterranean artificial reef experience. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 452, 54–62. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.11.014>
- Crossland, C., Barnes, D., 1983. Dissolved nutrients and organic particulates in water flowing over coral reefs at Lizard Island. *Mar. Freshwater Res.* 34, 835. <https://doi.org/10.1071/MF9830835>
- Cury, P., 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57, 603–618. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0712>
- Dagorn, L., Josse, E., Bach, P., 2000. Individual differences in horizontal movements of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in nearshore areas in French Polynesia, determined using ultrasonic telemetry. *Aquat. Living Resour.* 13, 193–202. [https://doi.org/10.1016/S0990-7440\(00\)01063-9](https://doi.org/10.1016/S0990-7440(00)01063-9)
- Dandonneau, Y., Charpy, L., 1985. An empirical approach to the island mass effect in the south tropical Pacific based on sea surface chlorophyll concentrations. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 32, 707–721. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(85\)90074-3](https://doi.org/10.1016/0198-0149(85)90074-3)
- Darwin, C.R., 1842. *The structure and distribution of coral reefs*, Smith, Elder and Co., London, ed.
- Davy, C., Stutzmann, E., Barruol, G., Fontaine, F.R., Schimmel, M., 2015. Sources of

- secondary microseisms in the Indian Ocean. *Geophys. J. Int.* 202, 1180–1189. <https://doi.org/10.1093/gji/ggv221>
- De Carlo, E.H., Hoover, D.J., Young, C.W., Hoover, R.S., Mackenzie, F.T., 2007. Impact of storm runoff from tropical watersheds on coastal water quality and productivity. *Applied Geochemistry* 22, 1777–1797. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2007.03.034>
- De Falco, C., Desbiolles, F., Bracco, A., Pasquero, C., 2022. Island Mass Effect: A Review of Oceanic Physical Processes. *Front. Mar. Sci.* 9, 894860. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.894860>
- Debayle, E., Lévêque, J.J., 1997. Upper mantle heterogeneities in the Indian Ocean from waveform inversion. *Geophysical Research Letters* 24, 245–248. <https://doi.org/10.1029/96GL03954>
- Deiner, K., Altermatt, F., 2014. Transport Distance of Invertebrate Environmental DNA in a Natural River. *PLoS ONE* 9, e88786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088786>
- Dell’Anno, A., Danovaro, R., 2005. Extracellular DNA Plays a Key Role in Deep-Sea Ecosystem Functioning. *Science* 309, 2179–2179. <https://doi.org/10.1126/science.1117475>
- Deniel, C., Kieffer, G., Lecointre, J., 1992. New <sup>230</sup>Th-<sup>238</sup>U and <sup>14</sup>C age determinations from Piton des Neiges volcano, Reunion — A revised chronology for the Differentiated Series. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 51, 253–267. [https://doi.org/10.1016/0377-0273\(92\)90126-X](https://doi.org/10.1016/0377-0273(92)90126-X)
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42, 495–506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)
- Dias, B.S., Frisk, M.G., Jordaan, A., 2019. Opening the tap: Increased riverine connectivity strengthens marine food web pathways. *PLoS ONE* 14, e0217008. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217008>
- Dias, M.S., Oberdorff, T., Hugué, B., Leprieur, F., Jézéquel, C., Cornu, J.-F., Brosse, S., Grenouillet, G., Tedesco, P.A., 2014. Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters* 17, 1130–1140. <https://doi.org/10.1111/ele.12319>
- Dodds, W.K., 2002. *Freshwater ecology: concepts and environmental applications*, Elsevier. ed.
- Doney, S.C., 2010. The Growing Human Footprint on Coastal and Open-Ocean Biogeochemistry. *Science* 328, 1512–1516. <https://doi.org/10.1126/science.1185198>
- Dong, C., McWilliams, J.C., Shchepetkin, A.F., 2007. Island Wakes in Deep Water. *Journal of Physical Oceanography* 37, 962–981. <https://doi.org/10.1175/JPO3047.1>



- Doty, M.S., Oguri, M., 1956. The Island Mass Effect. *ICES Journal of Marine Science* 22, 33–37. <https://doi.org/10.1093/icesjms/22.1.33>
- Dower, J., Freeland, H., Juniper, K., 1992. A strong biological response to oceanic flow past Cobb Seamount. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 39, 1139–1145. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(92\)90061-W](https://doi.org/10.1016/0198-0149(92)90061-W)
- Dubois, S., Blanchet, H., Garcia, A., Massé, M., Galois, R., Grémare, A., Charlier, K., Guillou, G., Richard, P., Savoye, N., 2014. Trophic resource use by macrozoobenthic primary consumers within a semi-enclosed coastal ecosystem: Stable isotope and fatty acid assessment. *Journal of Sea Research* 88, 87–99. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.01.004>
- Dugal, L., Thomas, L., Meenakshisundaram, A., Simpson, T., Lines, R., Colquhoun, J., Jarman, S., Meekan, M., 2023. Distinct coral reef habitat communities characterized by environmental DNA metabarcoding. *Coral Reefs* 42, 17–30. <https://doi.org/10.1007/s00338-022-02301-3>
- Dulau-Drouot, V., Boucaud, V., Rota, B., 2008. Cetacean diversity off La Réunion Island (France). *J. Mar. Biol. Ass.* 88, 1263–1272. <https://doi.org/10.1017/S0025315408001069>
- Duncan, R.A., Backman, J., Peterson, L., 1989. Reunion hot spot activity through tertiary time: Initial results from the ocean drilling program. *J. Volcanol. Geotherm. Res* 36, 193–198. [https://doi.org/10.1016/0377-0273\(89\)90013-9](https://doi.org/10.1016/0377-0273(89)90013-9)
- Earl, J.E., Zollner, P.A., 2014. Effects of animal movement strategies and costs on the distribution of active subsidies across simple landscapes. *Ecological Modelling* 283, 45–52. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.03.020>
- Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Ngai, J.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., Smith, J.E., 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10, 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
- Eppley, R.W., Peterson, B.J., 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* 282, 677–680. <https://doi.org/10.1038/282677a0>
- Estes, J.A., Heithaus, M., McCauley, D.J., Rasher, D.B., Worm, B., 2016. Megafaunal Impacts on Structure and Function of Ocean Ecosystems. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 41, 83–116. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085622>
- Faganeli, J., Malej, A., Pezdic, J., Malacic, V., 1988. C:N:P ratios and stable C isotopic ratios as indicators of sources of organic matter in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic). *Oceanologica* 11, 377–382. <https://doi.org/0399-1784/88/0437706>
- Falkowski, P.G., Katz, M.E., Knoll, A.H., Quigg, A., Raven, J.A., Schofield, O., Taylor, F.J.R., 2004. The Evolution of Modern Eukaryotic Phytoplankton. *Science* 305, 354–360. <https://doi.org/10.1126/science.1095964>

- Falkowski, P.G., Ziemann, D., Kolber, Z., Bienfang, P.K., 1991. Role of eddy pumping in enhancing primary production in the ocean. *Nature* 352, 55–58. <https://doi.org/10.1038/352055a0>
- FAO, 2014a. FAO yearbook: Fishery and Aquaculture Statistics 2012. Food and Agriculture Organization, Rome, Italy.
- FAO, 2014b. The State of World Fisheries and Aquaculture. Fisheries and Aquaculture Department, Food and Agriculture Organization, Rome, Italy.
- Farrow, G.E., Brander, K.M., 1971. Tidal studies on Aldabra. The Royal Society Publishing 260, 93–121. <https://doi.org/10.1098/rstb.1971.0008>
- Ficetola, G.F., Miaud, C., Pompanon, F., Taberlet, P., 2008. Species detection using environmental DNA from water samples. *Biology Letters* 4, 423–425. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0118>
- Ficetola, G.F., Taberlet, P., 2023. Towards exhaustive community ecology via DNA metabarcoding. *Molecular Ecology* 32, 6320–6329. <https://doi.org/10.1111/mec.16881>
- Finlay, J.C., Kendall, C., 2007. Stable Isotope Tracing of Temporal and Spatial Variability in Organic Matter Sources to Freshwater Ecosystems, in: Michener, R., Lajtha, K. (Eds.), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Wiley, pp. 283–333. <https://doi.org/10.1002/9780470691854.ch10>
- Fischlin, A., Midgley, Guy F, Price, J., Leemans, Rik, Dube, P., Tarazona, Juan, Velichko, A., Atlhopheng, J., Beniston, M., Bond, W.J., Bugmann, H., Callaghan, T.V., de Chazal, J., Dikinya, O., Guisan, A., Gyalistras, D., Hughes, L., Kgope, B.S., Körner, C., Lucht, W., Lunn, N.J., Neilson, R.P., Pécheux, M., Thuiller, W., Warren, R., Cramer, W., Diaz, S.M., Midgley, G F, Price, J.T., Leemans, R, Gopal, B., Turley, C., Rounsevell, M.D.A., Dube, O.P., Tarazona, J, Velichko, A.A., 2007. Ecosystems, their properties, goods and services, in: *Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. pp. 211–272.
- Fisher, R., O’Leary, R.A., Low-Choy, S., Mengersen, K., Knowlton, N., Brainard, R.E., Caley, M.J., 2015. Species Richness on Coral Reefs and the Pursuit of Convergent Global Estimates. *Current Biology* 25, 500–505. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.12.022>
- Franks, J.S., Hoffmayer, E.R., Ballard, J.R., Garber, N.M., Garber, A.F., 2008. Diet of Wahoo, *Acanthocybium solandri*, from the Northcentral Gulf of Mexico. *Proceedings of the 60th Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 353–362.
- Fry, B., 2006. *Stable Isotope Ecology*, New York: Springer. ed. New York: Springer.
- Fry, B., Wainright, S., 1991. Diatom sources of <sup>13</sup>C-rich carbon in marine food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76, 149–157. <https://doi.org/10.3354/meps076149>
- Furuya, K., Takahashi, M., Nemoto, T., 1986. Summer phytoplankton community structure and growth in a regional upwelling area off hachijo Island, Japan. *Journal of Experimental*

- Marine Biology and Ecology 96, 43–55. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(86\)90012-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(86)90012-2)
- Galloway, J.N., Schlesinger, W.H., Levy, H., Michaels, A., Schnoor, J.L., 1995. Nitrogen fixation: Anthropogenic enhancement-environmental response. *Global Biogeochemical Cycles* 9, 235–252. <https://doi.org/10.1029/95GB00158>
- Garcin, M., Poisson, B., Pouget, R., 2005. High rates of geomorphological processes in a tropical area: the Remparts River case study (Réunion Island, Indian Ocean). *Geomorphology* 67, 335–350. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2004.11.002>
- Gende, S.M., Edwards, R.T., Willson, M.F., Wipfli, M.S., 2002. Pacific Salmon in Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *BioScience* 52, 917. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0917:PSIAAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0917:PSIAAT]2.0.CO;2)
- Geoffroy, L., Guan, H., Gernigon, L., Foulger, G.R., Werner, P., 2020. The extent of continental material in oceans: C-Blocks and the Laxmi Basin example. *Geophysical Journal International* 222, 1471–1479. <https://doi.org/10.1093/gji/ggaa215>
- Ghashghaie, J., Duranceau, M., Badeck, F.-W., Cornic, G., Adeline, M.-T., Deleens, E., 2001. delta13C of CO<sub>2</sub> respired in the dark in relation to delta13C of leaf metabolites: comparison between *Nicotiana glauca* and *Helianthus annuus* under drought. *Plant Cell Environ* 24, 505–515. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00699.x>
- Gilmartin, M., Revelante, N., 1974. The ‘island mass’ effect on the phytoplankton and primary production of the Hawaiian Islands. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 16, 181–204. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(74\)90019-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(74)90019-7)
- Glibert, P.M., Wilkerson, F.P., Dugdale, R.C., Raven, J.A., Dupont, C.L., Leavitt, P.R., Parker, A.E., Burkholder, J.M., Kana, T.M., 2016. Pluses and minuses of ammonium and nitrate uptake and assimilation by phytoplankton and implications for productivity and community composition, with emphasis on nitrogen-enriched conditions: Pluses and minuses of NH<sub>4</sub><sup>+</sup> and NO<sub>3</sub><sup>-</sup>. *Limnol. Oceanogr.* 61, 165–197. <https://doi.org/10.1002/lno.10203>
- Goffart, A., 2021. Indices phytoplanktoniques pour les eaux côtières de La Réunion.
- Goodwin, K.D., Thompson, L.R., Duarte, B., Kahlke, T., Thompson, A.R., Marques, J.C., Caçador, I., 2017. DNA Sequencing as a Tool to Monitor Marine Ecological Status. *Front. Mar. Sci.* 4, 107. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00107>
- Gove, J.M., McManus, M.A., Neuheimer, A.B., Polovina, J.J., Drazen, J.C., Smith, C.R., Merrifield, M.A., Friedlander, A.M., Ehses, J.S., Young, C.W., Dillon, A.K., Williams, G.J., 2016. Near-island biological hotspots in barren ocean basins. *Nat Commun* 7, 10581. <https://doi.org/10.1038/ncomms10581>
- Green, A.J., Elmberg, J., 2014. Ecosystem services provided by waterbirds. *Biological Reviews* 89, 105–122. <https://doi.org/10.1111/brv.12045>
- Hafner, J., Xie, S.-P., 2003. Far-Field Simulation of the Hawaiian Wake: Sea Surface

- Temperature and Orographic Effects. *Journal of the Atmospheric Sciences* 60, 3021–3032. [https://doi.org/10.1175/1520-0469\(2003\)060<3021:FSOTHW>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0469(2003)060<3021:FSOTHW>2.0.CO;2)
- Haimovici, M., Piatkowi, U., dos Santos, R.A., 2002. Cephalopod paralarvae around tropical seamounts and oceanic islands off the north-eastern coast of Brazil. *Bulletin of Marine Science* 71, 313–330.
- Halpern, B.S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K.S., Koenig, K., Longo, C., Lowndes, J.S., Rockwood, R.C., Selig, E.R., Selkoe, K.A., Walbridge, S., 2015. Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world’s ocean. *Nat Commun* 6, 7615. <https://doi.org/10.1038/ncomms8615>
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D’Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* 319, 948–952. <https://doi.org/10.1126/science.1149345>
- Hamner, W.M., Hauri, I.R., 1981. Effects of island mass: Water flow and plankton pattern around a reef in the Great Barrier Reef lagoon, Australia I. *Limnol. Oceanogr.* 26, 1084–1102. <https://doi.org/10.4319/lo.1981.26.6.1084>
- Hamner, W.M., Jones, M.S., Carleton, J.H., Hauri, I.R., Williams, D.M., 1988. Zooplankton, Planktivorous Fish, and Water Currents on a Windward Reef Face: Great Barrier Reef, Australia. *BULLETIN OF MARINE SCIENCE* 42.
- Hartvig, I., Kosawang, C., Kjær, E.D., Nielsen, L.R., 2021. Detecting rare terrestrial orchids and associated plant communities from soil samples with eDNA methods. *Biodivers Conserv* 30, 3879–3901. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02279-4>
- Hasegawa, D., 2019. Island Mass Effect, in: Nagai, T., Saito, H., Suzuki, K., Takahashi, M. (Eds.), *Geophysical Monograph Series*. Wiley, pp. 163–174. <https://doi.org/10.1002/9781119428428.ch10>
- Hasegawa, D., Lewis, M.R., Gangopadhyay, A., 2009. How islands cause phytoplankton to bloom in their wakes. *Geophys. Res. Lett.* 36, L20605. <https://doi.org/10.1029/2009GL039743>
- Hasegawa, D., Yamazaki, H., Lueck, R.G., Seuront, L., 2004. How islands stir and fertilize the upper ocean. *Geophysical Research Letters* 31, 2004GL020143. <https://doi.org/10.1029/2004GL020143>
- Hatzenbuehler, C., Kelly, J.R., Martinson, J., Okum, S., Pilgrim, E., 2017. Sensitivity and accuracy of high-throughput metabarcoding methods for early detection of invasive fish species. *Sci Rep* 7, 46393. <https://doi.org/10.1038/srep46393>
- Hayward, T.L., Venrick, E.L., 1982. Relation between surface chlorophyll, integrated chlorophyll and integrated primary production. *Mar. Biol.* 69, 247–252. <https://doi.org/10.1007/BF00397490>

- He, D., Mead, R.N., Belicka, L., Pisani, O., Jaffé, R., 2014. Assessing source contributions to particulate organic matter in a subtropical estuary: A biomarker approach. *Organic Geochemistry* 75, 129–139. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2014.06.012>
- He, Q., Silliman, B.R., 2019. Climate Change, Human Impacts, and Coastal Ecosystems in the Anthropocene. *Current Biology* 29, R1021–R1035. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.042>
- Hecky, R.E., Hesslein, R.H., 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. <https://doi.org/10.2307/1467546>
- Heithaus, M.R., Frid, A., Wirsing, A.J., Worm, B., 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 202–210. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.01.003>
- Helfield, J.M., Naiman, R.J., 2001. Effects of salmon derived nitrogen on riparian forest growth and implications for stream productivity. *Ecology* 82, 2403–2409. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2403:EOSDNO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2403:EOSDNO]2.0.CO;2)
- Hernández-León, S., 1988. Gradients of mesozooplankton biomass and ETS activity in the wind-shear area as evidence of an island mass effect in the Canary Island waters. *J Plankton Res* 10, 1141–1154. <https://doi.org/10.1093/plankt/10.6.1141>
- Heywood, K.J., Barton, E.D., Simpson, J.H., 1990. The effects of flow disturbance by an oceanic island. *J Mar Res* 48, 55–73. <https://doi.org/10.1357/002224090784984623>
- Heywood, K.J., Stevens, D.P., Bigg, G.R., 1996. Eddy formation behind the tropical island of Aldabra. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 43, 555–578. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(96\)00097-0](https://doi.org/10.1016/0967-0637(96)00097-0)
- Hilton, J., O’Hare, M., Bowes, M.J., Jones, J.I., 2006. How green is my river? A new paradigm of eutrophication in rivers. *Science of The Total Environment* 365, 66–83. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.02.055>
- Hoareau, T., Lecomte-Finiger, R., Grondin, H., Conand, C., Berrebi, P., 2007. Oceanic larval life of La Réunion bichiques, amphidromous gobiid post-larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 333, 303–308. <https://doi.org/10.3354/meps333303>
- Hobson, K.A., 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120, 314–326. <https://doi.org/10.1007/s004420050865>
- Hoover, D.J., 2002. Fluvial nitrogen and phosphorus in Hawaii: storm runoff, land use, and impacts on coastal waters.
- Hoover, D.J., Mackenzie, F.T., 2009. Fluvial Fluxes of Water, Suspended Particulate Matter, and Nutrients and Potential Impacts on Tropical Coastal Water Biogeochemistry: Oahu, Hawai‘i. *Aquat Geochem* 15, 547–570. <https://doi.org/10.1007/s10498-009-9067-2>
- Hopkinson, C.S., Vallino, J.J., 1995. The Relationships among Man’s Activities in Watersheds

- and Estuaries: A Model of Runoff Effects on Patterns of Estuarine Community Metabolism. *Estuaries* 18, 598. <https://doi.org/10.2307/1352380>
- Houlton, B.Z., Morford, S.L., 2015. A new synthesis for terrestrial nitrogen inputs. *SOIL* 1, 381–397. <https://doi.org/10.5194/soil-1-381-2015>
- Houze, R.A., 2012. Orographic effects on precipitating clouds. *Reviews of Geophysics* 50, 2011RG000365. <https://doi.org/10.1029/2011RG000365>
- Huggett, J., Serapio-Kyewalyanga, M., 2017. Ocean productivity, in: *The RV Dr Fridtjof Nansen in the Western Indian Ocean: Voyages of Marine Research and Capacity Development*. pp. 56–216.
- Hussey, N.E., MacNeil, M.A., Fisk, A.T., 2010. The requirement for accurate diet-tissue discrimination factors for interpreting stable isotopes in sharks: Comment on: stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia* 654, 1–5. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0361-1>
- Hutchings, L., pitcher, G.C., Probyn, T.A., Bailey, G.W., 1995. The chemical and biological consequences of coastal upwelling. *Environmental Sciences Research Report Es* 18, 65–82.
- Huysman, N., Voorhees, J.M., Meyer, H., Krebs, E., Barnes, M.E., 2018. Electrofishing of Landlocked Fall Chinook Salmon Broodstock Negatively Impacts Egg Survival. *N American J Aquac* 80, 411–417. <https://doi.org/10.1002/naaq.10058>
- Hwang, D.-W., Lee, Y.-W., Kim, G., 2005. Large submarine groundwater discharge and benthic eutrophication in Bangdu Bay on volcanic Jeju Island, Korea. *Limnol. Oceanogr.* 50, 1393–1403. <https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.5.1393>
- Irigoyen, A.J., Rojo, I., Calò, A., Trobbiani, G., Sánchez-Carnero, N., García-Charton, J.A., 2018. The “Tracked Roaming Transect” and distance sampling methods increase the efficiency of underwater visual censuses. *PLoS ONE* 13, e0190990. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190990>
- James, A.K., Washburn, L., Gotschalk, C., Maritorea, S., Alldredge, A., Nelson, C.E., Hench, J.L., Leichter, J.J., Wyatt, A.S.J., Carlson, C.A., 2020. An Island Mass Effect Resolved Near Mo’orea, French Polynesia. *Front. Mar. Sci.* 7, 16. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00016>
- Jaquemet, S., Oury, N., Poirout, T., Gadenne, J., Magalon, H., Gauthier, A., 2023. Elasmobranch Diversity at Reunion Island (Western Indian Ocean) and Catches by Recreational Fishers and a Shark Control Program. *Diversity* 15, 768. <https://doi.org/10.3390/d15060768>
- Jean, C., Ciccione, S., Ballorain, K., Georges, J.-Y., Bourjea, J., 2010. Ultralight aircraft surveys reveal marine turtle population increases along the west coast of Reunion Island. *Oryx* 44, 223–229. <https://doi.org/10.1017/S003060530999072X>
- Jeltsch, F., Bonte, D., Pe’er, G., Reineking, B., Leimgruber, P., Balkenhol, N., Schröder, B.,

- Buchmann, C.M., Mueller, T., Blaum, N., Zurell, D., Böhning-Gaese, K., Wiegand, T., Eccard, J.A., Hofer, H., Reeg, J., Eggers, U., Bauer, S., 2013. Integrating movement ecology with biodiversity research - exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. *Movement Ecology* 1, 6. <https://doi.org/10.1186/2051-3933-1-6>
- Jena, B., 2016. Satellite remote sensing of the island mass effect on the Sub-Antarctic Kerguelen Plateau, Southern Ocean. *Front. Earth Sci.* 10, 479–486. <https://doi.org/10.1007/s11707-016-0561-8>
- Jena, B., Sahu, S., Avinash, K., Swain, D., 2013. Observation of oligotrophic gyre variability in the south Indian Ocean: Environmental forcing and biological response. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 80, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.06.002>
- Jena, B., Swain, D., Avinash, K., 2012. Investigation of the biophysical processes over the oligotrophic waters of South Indian Ocean subtropical gyre, triggered by cyclone Edzani. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 18, 49–56. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2012.01.006>
- Jonsson, B., Jonsson, N., 2003. Migratory Atlantic salmon as vectors for the transfer of energy and nutrients between freshwater and marine environments. *Freshwater Biology* 48, 21–27. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.00964.x>
- Juhel, J., Marques, V., Utama, R.S., Vimono, I.B., Sugeha, H.Y., Kadarusman, K., Cochet, C., Dejean, T., Hoey, A., Mouillot, D., Hocdé, R., Pouyaud, L., 2022. Estimating the extended and hidden species diversity from environmental DNA in hyper-diverse regions. *Ecography* 2022, e06299. <https://doi.org/10.1111/ecog.06299>
- Jury, M.R., 2018. South Indian Ocean Rossby Waves. *Atmosphere-Ocean* 56, 322–331. <https://doi.org/10.1080/07055900.2018.1544882>
- Kang, C.K., Sauriau, P.-G., Richard, P., Blanchard, G.F., 1999. Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Olqon Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 187, 147–158. <https://doi.org/doi:10.3354/meps187147>
- Kara, A.B., Rochford, P.A., Hurlburt, H.E., 2000. An optimal definition for ocean mixed layer depth. *J. Geophys. Res.* 105, 16803–16821. <https://doi.org/10.1029/2000JC900072>
- Karl, D.M., Christian, J.R., Dore, J.E., Hebel, D.V., Letelier, R.M., Tupas, L.M., Winn, C.D., 1996. Seasonal and interannual variability in primary production and particle flux at Station ALOHA. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 43, 539–568. [https://doi.org/10.1016/0967-0645\(96\)00002-1](https://doi.org/10.1016/0967-0645(96)00002-1)
- Karnauskas, K.B., Cohen, A.L., 2012. Equatorial refuge amid tropical warming. *Nature Clim Change* 2, 530–534. <https://doi.org/10.1038/nclimate1499>
- Karstensen, J., Quadfasel, D., 2002. Water subducted into the Indian Ocean subtropical gyre. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49, 1441–1457.

- [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00160-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00160-6)
- Kelkar, N., Dey, S., 2020. Mesh mash: Legal fishing nets cause most bycatch mortality of endangered South Asian river dolphins. *Biological Conservation* 252, 108844. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108844>
- Kendall, C., 1998. Chapter 16 - Tracing Nitrogen Sources and Cycling in Catchments, in: KENDALL, C., McDONNELL, J.J. (Eds.), *Isotope Tracers in Catchment Hydrology*. Elsevier, Amsterdam, pp. 519–576. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-81546-0.50023-9>
- Kilham, P., 1980. The evolutionary ecology of phytoplankton, in: *Physiological Ecology of Phytoplankton*. pp. 571–597.
- Kiszka, J., Simon-Bouhet, B., Martinez, L., Pusineri, C., Richard, P., Ridoux, V., 2011. Ecological niche segregation within a community of sympatric dolphins around a tropical island. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 433, 273–288. <https://doi.org/10.3354/meps09165>
- Kiszka, J.J., Méndez-Fernandez, P., Heithaus, M.R., Ridoux, V., 2014. The foraging ecology of coastal bottlenose dolphins based on stable isotope mixing models and behavioural sampling. *Mar Biol* 161, 953–961. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2395-9>
- Klemas, V., 2012. Remote Sensing of Ocean Internal Waves: An Overview. *Journal of Coastal Research* 28, 540–546. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-11-00156.1>
- Ko, Y.H., Lee, K., Takahashi, T., Karl, D.M., Kang, S., Lee, E., 2018. Carbon-Based Estimate of Nitrogen Fixation-Derived Net Community Production in N-Depleted Ocean Gyres. *Global Biogeochemical Cycles* 32, 1241–1252. <https://doi.org/10.1029/2017GB005634>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.02.015>
- Kolasinski, J., Rogers, K., Cuet, P., Barry, B., Frouin, P., 2011. Sources of particulate organic matter at the ecosystem scale: a stable isotope and trace element study in a tropical coral reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 443, 77–93. <https://doi.org/10.3354/meps09416>
- Lafferty, K.D., Benesh, K.C., Mahon, A.R., Jerde, C.L., Lowe, C.G., 2018. Detecting Southern California’s White Sharks With Environmental DNA. *Front. Mar. Sci.* 5, 355. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00355>
- Langlois, T., Goetze, J., Bond, T., Monk, J., Abesamis, R.A., Asher, J., Barrett, N., Bernard, A.T.F., Bouchet, P.J., Birt, M.J., Cappo, M., Currey-Randall, L.M., Driessen, D., Fairclough, D.V., Fullwood, L.A.F., Gibbons, B.A., Harasti, D., Heupel, M.R., Hicks, J., Holmes, T.H., Huveneers, C., Ierodiaconou, D., Jordan, A., Knott, N.A., Lindfield, S., Malcolm, H.A., McLean, D., Meekan, M., Miller, D., Mitchell, P.J., Newman, S.J., Radford, B., Rolim, F.A., Saunders, B.J., Stowar, M., Smith, A.N.H., Travers, M.J., Wakefield, C.B., Whitmarsh, S.K., Williams, J., Harvey, E.S., 2020. A field and video annotation guide for baited remote underwater stereo-video surveys of demersal fish



- assemblages. *Methods Ecol Evol* 11, 1401–1409. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13470>
- Larson, E.R., Graham, B.M., Achury, R., Coon, J.J., Daniels, M.K., Gambrell, D.K., Jonassen, K.L., King, G.D., LaRacuente, N., Perrin-Stowe, T.I., Reed, E.M., Rice, C.J., Ruzi, S.A., Thairu, M.W., Wilson, J.C., Suarez, A.V., 2020. From eDNA to citizen science: emerging tools for the early detection of invasive species. *Frontiers in Ecol & Environ* 18, 194–202. <https://doi.org/10.1002/fee.2162>
- Le Berre, I.L., David, L., Louze, J., 2012. Atlas de sensibilité du littoral aux pollutions marines, dispositif opérationnel ORSEC départemental de La Réunion. Annexe technique du dispositif spécifique Polmar-Terre.
- Le Borgne, R.L., Dandonneau, Y., Lemasson, L., 1985. The problem of the island mass effect on chlorophyll and zooplankton standing crops around Mare (Loyalty Islands) and New Caledonia. *BULLETIN OF MARINE SCIENCE* 37, 450–459.
- Le Corre, M.L., Safford, R.J., 2001. La Réunion and Iles Eparses. Important Bird Areas in Africa and associated islands: priority sites for conservation. Pisces Publications, Newbury & BirdLife International, Cambridge, UK 693–702.
- Le Croizier, G., Lorrain, A., Sonke, J.E., Jaquemet, S., Schaal, G., Renedo, M., Besnard, L., Cherel, Y., Point, D., 2020. Mercury isotopes as tracers of ecology and metabolism in two sympatric shark species. *Environmental Pollution* 265, 114931. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114931>
- LeBauer, D.S., Treseder, K.K., 2008. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology* 89, 371–379. <https://doi.org/10.1890/06-2057.1>
- Leclerc, J., Riera, P., Leroux, C., Lévêque, L., Davoult, D., 2013. Temporal variation in organic matter supply in kelp forests: linking structure to trophic functioning. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 494, 87–105. <https://doi.org/10.3354/meps10564>
- Lessa, R.P., Mafalda, P.O.J.R., Advíncula, R., Lucchesi, R.B., Bezerra, J.L., Vaske, T., Hellebrandt, D., 1999. Distribution and abundance of ichthyoneuston at seamounts and islands off north-eastern Brazil. *Archive of Fishery and Marine Research* 47, 239–252.
- Lewis, M.R., Harrison, W.G., Oakey, N.S., Hebert, D., Platt, T., 1986. Vertical Nitrate Fluxes in the Oligotrophic Ocean. *Science, New Series* 234, 870–873. <https://doi.org/DOI:10.1126/science.234.4778.870>
- Lewis, P.N., Riddle, M.J., Smith, S.D.A., 2005. Assisted passage or passive drift: a comparison of alternative transport mechanisms for non-indigenous coastal species into the Southern Ocean. *Antarctic science* 17, 183–191. <https://doi.org/10.1017/S0954102005002580>
- Lewis, S.L., Maslin, M.A., 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519, 171–180. <https://doi.org/10.1038/nature14258>

- Li, J., Qi, Y., Jing, Z., Wang, J., 2014. Enhancement of eddy-Ekman pumping inside anticyclonic eddies with wind-parallel extension: Satellite observations and numerical studies in the South China Sea. *Journal of Marine Systems* 132, 150–161. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.02.002>
- Longhurst, A.R., 1998. The Indian Ocean, in: *In Ecological Geography of the Sea*. p. 398.
- Louvat, P., Gayer, E., Gaillardet, J., 2014. Boron Behavior in the Rivers of Réunion Island, Inferred from Boron Isotope Ratios and Concentrations of Major and Trace Elements. *Procedia Earth and Planetary Science* 10, 231–237. <https://doi.org/10.1016/j.proeps.2014.08.029>
- Lyons, W.B., Nezat, C.A., Carey, A.E., Hicks, D.M., 2002. Organic carbon fluxes to the ocean from high-standing islands. *Geol* 30, 443. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030<0443:OCFTTO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<0443:OCFTTO>2.0.CO;2)
- MacKinnon, J., 2013. Mountain waves in the deep ocean. *Nature* 501, 321–322. <https://doi.org/10.1038/501321a>
- Mahoney, J.J., Duncan, R.A., Khan, W., Gnos, E., McCormick, G.R., 2002. Cretaceous volcanic rocks of the South Tethyan suture zone, Pakistan: implications for the Réunion hotspot and Deccan Traps. *Earth and Planetary Science Letters* 203, 295–310. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(02\)00840-3](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(02)00840-3)
- Majdi, N., Hette-Tronquart, N., Auclair, E., Bec, A., Chouvelon, T., Cognie, B., Danger, M., Decottignies, P., Dessier, A., Desvillettes, C., Dubois, S., Dupuy, C., Fritsch, C., Gaucherel, C., Hedde, M., Jabot, F., Lefebvre, S., Marzloff, M.P., Pey, B., Peyrard, N., Powolny, T., Sabbadin, R., Thébault, E., Perga, M.-E., 2018. There’s no harm in having too much: A comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. *Food Webs* 17, e00100. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00100>
- Malet, N., Sauriau, P.-G., Ryckaert, M., Malestroit, P., Guillou, G., 2008. Dynamics and sources of suspended particulate organic matter in the Marennes-Oléron oyster farming bay: Insights from stable isotopes and microalgae ecology. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78, 576–586. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.11.001>
- Marques, V., Castagné, P., Polanco, A., Borrero-Pérez, G.H., Hocdé, R., Guérin, P., Juhel, J., Velez, L., Loiseau, N., Letessier, T.B., Bessudo, S., Valentini, A., Dejean, T., Mouillot, D., Pellissier, L., Villéger, S., 2021. Use of environmental DNA in assessment of fish functional and phylogenetic diversity. *Conservation Biology* 35, 1944–1956. <https://doi.org/10.1111/cobi.13802>
- Martin, A.P., Richards, K.J., Bracco, A., Provenzale, A., 2002. Patchy productivity in the open ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 16, 9-1-9-9. <https://doi.org/10.1029/2001GB001449>
- Martinez, E., Maamaatuaiahutapu, K., 2004. Island mass effect in the Marquesas Islands: Time variation. *Geophysical Research Letters* 31, 2004GL020682. <https://doi.org/10.1029/2004GL020682>

- Masse, W.B., Johannes, R.E., 1985. Words of the Lagoon: Fishing and Marine Lore in the Palau District of Micronesia. *Copeia* 1985, 797. <https://doi.org/10.2307/1444778>
- Mattocks, S., Hall, C.J., Jordaan, A., 2017. Damming, Lost Connectivity, and the Historical Role of Anadromous Fish in Freshwater Ecosystem Dynamics. *BioScience* 67, 713–728. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix069>
- McCann, K.S., Rasmussen, J.B., Umbanhowar, J., 2005. The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters* 8, 513–523. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00742.x>
- McCauley, D.J., Young, H.S., Dunbar, R.B., Estes, J.A., Semmens, B.X., Micheli, F., 2012. Assessing the effects of large mobile predators on ecosystem connectivity. *Ecological Applications* 22, 1711–1717. <https://doi.org/10.1890/11-1653.1>
- McCutchan, J.H., Lewis, W.M., Kendall, C., McGrath, C.C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102, 378–390. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>
- McDougall, I., 1971. The geochromology and evolution of the young volcanic island of Reunion, Indian Ocean. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 35, 261–288. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(71\)90037-8](https://doi.org/10.1016/0016-7037(71)90037-8)
- McInturf, A.G., Pollack, L., Yang, L.H., Spiegel, O., 2019. Vectors with autonomy: what distinguishes animal-mediated nutrient transport from abiotic vectors? *Biological Reviews* 94, 1761–1773. <https://doi.org/10.1111/brv.12525>
- McKinney, C.R., McCrea, J.M., Epstein, S., Allen, H.A., Urey, H.C., 1950. Improvements in Mass Spectrometers for the Measurement of Small Differences in Isotope Abundance Ratios. *Review of Scientific Instruments* 21, 724–730. <https://doi.org/10.1063/1.1745698>
- 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. *Mar Biol* 153, 141–152. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0789-7>
- Merrifield, M.A., Holloway, P.E., 2002. Model estimates of M2 internal tide energetics at the Hawaiian Ridge. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 107, 5-1-5–12. <https://doi.org/10.1029/2001JC000996>
- Mielke, H.W., 1989. *Patterns of life: biogeography of changing world*, Springer Science&Business Media. ed.
- Miller, S.L., Bada, J.L., 1988. Submarine hot springs and the origin of life 334, 609–611. <https://doi.org/10.1038/334609a0>
- Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: Further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48, 1135–1140. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90204-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90204-7)

- Minakawa, N., Gara, R.I., 1999. Ecological Effects of a Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*) Spawning Run in a Small Stream of the Pacific Northwest. *Journal of Freshwater Ecology* 14, 327–335. <https://doi.org/10.1080/02705060.1999.9663687>
- Mitra, A., Zaman, S., 2016. Threats to Marine and Estuarine Ecosystems, in: *Basics of Marine and Estuarine Ecology*. Springer India, New Delhi, pp. 365–417. [https://doi.org/10.1007/978-81-322-2707-6\\_10](https://doi.org/10.1007/978-81-322-2707-6_10)
- Montagnes, D.J.S., Berges, J.A., Harrison, P.J., Taylor, F.J.R., 1994. Estimating Carbon, Nitrogen, Protein, and Chlorophyll a from Volume in Marine Phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 39, 1044–1060. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.5.104>
- Montoya, J.P., 2007. Natural abundance of <sup>15</sup>N in marine planktonic ecosystems, in: *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. pp. 176–201.
- Mooney, H., Larigauderie, A., Cesario, M., Elmquist, T., Hoegh-Guldberg, O., Lavorel, S., Mace, G.M., Palmer, M., Scholes, R., Yahara, T., 2009. Biodiversity, climate change, and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 1, 46–54. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2009.07.006>
- Moore, J.W., Schindler, D.E., 2022. Getting ahead of climate change for ecological adaptation and resilience. *Science* 376, 1421–1426. <https://doi.org/10.1126/science.abo3608>
- Mora, C., Sale, P., 2011. Ongoing global biodiversity loss and the need to move beyond protected areas: a review of the technical and practical shortcomings of protected areas on land and sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 434, 251–266. <https://doi.org/10.3354/meps09214>
- Morais, R.A., Bellwood, D.R., 2020. Principles for estimating fish productivity on coral reefs. *Coral Reefs* 39, 1221–1231. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01969-9>
- Morford, S.L., Houlton, B.Z., Dahlgren, R.A., 2016. Geochemical and tectonic uplift controls on rock nitrogen inputs across terrestrial ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles* 30, 333–349. <https://doi.org/10.1002/2015GB005283>
- Morgan, W.J., 1984. Hotspot tracks and the opening of the Atlantic and Indian Oceans., *The oceanic lithosphere*.
- Moyer, C.L., Dobbs, F.C., Karl, D.M., 1994. Estimation of diversity and community structure through restriction fragment length polymorphism distribution analysis of bacterial 16S rRNA genes from a microbial mat at an active, hydrothermal vent system, Loihi Seamount, Hawaii. *Appl Environ Microbiol* 60, 871–879. <https://doi.org/10.1128/aem.60.3.871-879.1994>
- Murakami, H., Yoon, S., Kasai, A., Minamoto, T., Yamamoto, S., Sakata, M.K., Horiuchi, T., Sawada, H., Kondoh, M., Yamashita, Y., Masuda, R., 2019. Dispersion and degradation of environmental DNA from caged fish in a marine environment. *Fish Sci* 85, 327–337. <https://doi.org/10.1007/s12562-018-1282-6>

- Myers, G.S., 1949. Usage of Anadromous, Catadromous and Allied Terms for Migratory Fishes. *Copeia* 1949, 89. <https://doi.org/10.2307/1438482>
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naiman, R.J., Bilby, R.E., Schindler, D.E., Helfield, J.M., 2002. Pacific Salmon, Nutrients, and the Dynamics of Freshwater and Riparian Ecosystems. *Ecosystems* 5, 399–417. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0083-3>
- Napoléon, C., Raimbault, V., Claquin, P., 2013. Influence of Nutrient Stress on the Relationships between PAM Measurements and Carbon Incorporation in Four Phytoplankton Species. *PLoS ONE* 8, e66423. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066423>
- Nazari Sharabian, M., Ahmad, S., Karakouzian, M., 2018. Climate Change and Eutrophication: A Short Review. *Eng. Technol. Appl. Sci. Res.* 8, 3668–3672. <https://doi.org/10.48084/etasr.2392>
- Nelson, D.M., Smith, W., 1991. Sverdrup revisited: Critical depths, maximum chlorophyll levels, and the control of Southern Ocean productivity by the irradiance-mixing regime. *Limnol. Oceanogr.* 36, 1650–1661. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.8.1650>
- Nesterova, T.B., Barton, S.C., Surani, M.A., Brockdorff, N., 2001. Loss of Xist Imprinting in Diploid Parthenogenetic Preimplantation Embryos. *Developmental Biology* 235, 343–350. <https://doi.org/10.1006/dbio.2001.0295>
- Neuer, S., Cianca, A., Helmke, P., Freudenthal, T., Davenport, R., Meggers, H., Knoll, M., Santana-Casiano, J.M., González-Davila, M., Rueda, M.-J., Llinás, O., 2007. Biogeochemistry and hydrography in the eastern subtropical North Atlantic gyre. Results from the European time-series station ESTOC. *Progress in Oceanography* 72, 1–29. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.08.001>
- Ngatia, L., Grace, J.M., Moriasi, D., Taylor, R., 2019. Nitrogen and phosphorus eutrophication in marine ecosystems. *Monitoring of marine pollution*, in: *Monitoring of Marine Pollution*. pp. 1–17.
- Nielsen, K.M., Johnsen, P.J., Bensasson, D., Daffonchio, D., 2007. Release and persistence of extracellular DNA in the environment. *Environ. Biosafety Res.* 6, 37–53. <https://doi.org/10.1051/ebr:2007031>
- Nikurashin, M., Ferrari, R., 2013. Overturning circulation driven by breaking internal waves in the deep ocean. *Geophysical Research Letters* 40, 3133–3137. <https://doi.org/10.1002/grl.50542>
- Nunn, P.D., 1994. *Oceanic island*. Blackwell.
- Oehler, J.-F., Lénat, J.-F., Labazuy, P., 2008. Growth and collapse of the Reunion Island volcanoes. *Bulletin of Volcanology* 70, 712–742. <https://doi.org/10.1007/s00445-007->

0163-0

- O’Leary, H., 1981. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* 20, 553–567. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(81\)85134-5](https://doi.org/10.1016/0031-9422(81)85134-5)
- Olita, A., Capet, A., Claret, M., Mahadevan, A., Poulain, P.M., Ribotti, A., Ruiz, S., Tintoré, J., Tovar-Sánchez, A., Pascual, A., 2017. Frontal dynamics boost primary production in the summer stratified Mediterranean sea. *Ocean Dynamics* 67, 767–782. <https://doi.org/10.1007/s10236-017-1058-z>
- Olofsson, M., Karlberg, M., Lage, S., Ploug, H., 2017. Phytoplankton community composition and primary production in the tropical tidal ecosystem, Maputo Bay (the Indian Ocean). *Journal of Sea Research* 125, 18–25. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.05.007>
- Otero, X.L., De La Peña-Lastra, S., Pérez-Alberti, A., Ferreira, T.O., Huerta-Diaz, M.A., 2018. Seabird colonies as important global drivers in the nitrogen and phosphorus cycles. *Nat Commun* 9, 246. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02446-8>
- Owens, B.W., Hogg, N.G., 1980. Oceanic observations of stratified Taylor columns near a bump. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 27, 1029–1045. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(80\)90063-1](https://doi.org/10.1016/0198-0149(80)90063-1)
- Owens, N.J.P., 1988. Natural Variations in  $^{15}\text{N}$  in the Marine Environment, in: *Advances in Marine Biology*. Elsevier, pp. 389–451. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60077-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60077-2)
- Palacios, D.M., 2002. Factors influencing the island-mass effect of the Galápagos Archipelago. *Advancing Earth and Space Sciences* 29, 1–4. <https://doi.org/10.1029/2002GL016232>
- Papastamatiou, Y.P., Meyer, C.G., Carvalho, F., Dale, J.J., Hutchinson, M.R., Holland, K.N., 2013. Telemetry and random-walk models reveal complex patterns of partial migration in a large marine predator. *Ecology* 94, 2595–2606. <https://doi.org/10.1890/12-2014.1>
- Parekh, P., Follows, M.J., Dutkiewicz, S., Ito, T., 2006. Physical and biological regulation of the soft tissue carbon pump. *Paleoceanography* 21, 2005PA001258. <https://doi.org/10.1029/2005PA001258>
- Passerini, P., Marcucci, M., Sguazzoni, G., Pecchioni, E., 1997. Longitudinal strike-slip faults in oceanic rifting: a mesostructural study from western to southeastern Iceland. *Tectonophysics* 269, 65–89. [https://doi.org/10.1016/S0040-1951\(96\)00153-9](https://doi.org/10.1016/S0040-1951(96)00153-9)
- Paul, J.H., Jeffrey, W.H., DeFlaun, M.F., 1987. Dynamics of extracellular DNA in the marine environment. *Appl Environ Microbiol* 53, 170–179. <https://doi.org/10.1128/aem.53.1.170-179.1987>
- Paull, C.K., Jull, A.J.T., Toolin, L.J., Linick, T., 1985. Stable isotope evidence for chemosynthesis in an abyssal seep community. *Nature* 317, 709–711. <https://doi.org/10.1038/317709a0>
- Pereira, H.M., Navarro, L.M., Martins, I.S., 2012. *Global Biodiversity Change: The Bad, the*

- Good, and the Unknown. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 37, 25–50. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-042911-093511>
- Perga, M.-É., Danger, M., Dubois, S., Fritch, C., Gaucherel, C., Hubas, C., Jabot, F., Lacroix, G., Lefebvre, S., Marmonier, P., Bec, A., 2018. Forces, failles et opportunités de la recherche française en écologie trophique. *Comptes Rendus Biologies* 341, 301–314. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2018.05.001>
- Perkin, J.S., Gido, K.B., 2012. Fragmentation alters stream fish community structure in dendritic ecological networks. *Ecological Applications* 22, 2176–2187. <https://doi.org/10.1890/12-0318.1>
- Person, R., 2016. Étude par la modélisation de la production primaire planctonique, processus majeur de la variabilité saisonnière de la pression partielle de CO<sub>2</sub> dans l’océan Austral.
- Peterson, B.J., 1999. Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: A review. *Acta Oecologica* 20, 479–487. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(99\)00120-4](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(99)00120-4)
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 293–320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>
- Piton, B., Taquet, M., 1992. Océanographie physique des parages de l’île de la Réunion (Océan Indien). *Doc Sci ORSTOM* 1–40.
- Platt, T., Broomhead, D.S., Sathyendranath, S., Edwards, A.M., Murphy, E.J., 2003. Phytoplankton biomass and residual nitrate in the pelagic ecosystem. *Proc. R. Soc. Lond. A* 459, 1063–1073. <https://doi.org/10.1098/rspa.2002.1079>
- Polanco-Fernández, A., Marques, V., Fopp, F., Juhel, J., Borrero-Pérez, G.H., Cheutin, M., Dejean, T., González Corredor, J.D., Acosta-Chaparro, A., Hocdé, R., Eme, D., Maire, E., Spescha, M., Valentini, A., Manel, S., Mouillot, D., Albouy, C., Pellissier, L., 2021. Comparing environmental DNA metabarcoding and underwater visual census to monitor tropical reef fishes. *Environmental DNA* 3, 142–156. <https://doi.org/10.1002/edn3.140>
- Polis, G.A., Anderson, W.B., Holt, R.D., 1997. Toward an Integration of Landscape and Food Web Ecology: The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2, 289–316. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289>
- Pont, D., Rocle, M., Valentini, A., Civade, R., Jean, P., Maire, A., Roset, N., Schabuss, M., Zornig, H., Dejean, T., 2018. Environmental DNA reveals quantitative patterns of fish biodiversity in large rivers despite its downstream transportation. *Sci Rep* 8, 10361. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28424-8>
- Pous, S., Lazure, P., André, G., Dumas, F., Halo, I., Penven, P., 2014. Circulation around La Réunion and Mauritius islands in the south-western Indian Ocean: A modeling perspective. *J. Geophys. Res. Oceans* 119, 1957–1976. <https://doi.org/10.1002/2013JC009704>

- Radtke, R.L., Kinzie, R.A., Folsom, S.D., 1988. Age at recruitment of Hawaiian freshwater gobies. *Environ Biol Fish* 23, 205–213. <https://doi.org/10.1007/BF00004911>
- Ramírez, F., Afán, I., Davis, L.S., Chiaradia, A., 2017. Climate impacts on global hot spots of marine biodiversity. *Sci. Adv.* 3, e1601198. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1601198>
- Ramos, A., Martel, A., Codd, G., Soler, E., Coca, J., Redondo, A., Morrison, L., Metcalf, J., Ojeda, A., Suárez, S., Petit, M., 2005. Bloom of the marine diazotrophic cyanobacterium *Trichodesmium erythraeum* in the Northwest African Upwelling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 301, 303–305. <https://doi.org/10.3354/meps301303>
- Rasheed, M., Badran, M., Richter, C., Huettel, M., 2002. Effect of reef framework and bottom sediment on nutrient enrichment in a coral reef of the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 239, 277–285. <https://doi.org/10.3354/meps239277>
- Rau, G.H., Takahashi, T., Des Marais, D.J., 1989. Latitudinal variations in plankton  $\delta^{13}C$ : implications for  $CO_2$  and productivity in past oceans. *Nature* 341, 516–518. <https://doi.org/10.1038/341516a0>
- Réchou, A., Flores, O., Jumaux, G., Duflot, V., Bousquet, O., Pouppeville, C., Bonnardot, F., 2019. Spatio-temporal variability of rainfall in a high tropical island: Patterns and large-scale drivers in Réunion Island. *Quart J Royal Meteorol Soc* 145, 893–909. <https://doi.org/10.1002/qj.3485>
- Renouvel, Q., 2021. Impact de l'activité humaine sur les communautés phytoplanctoniques des eaux côtières de La Réunion.
- Riebesell, U., Wolf-Gladrow, D.A., Smetacek, V., 1993. Carbon dioxide limitation of marine phytoplankton growth rates. *Nature* 361, 249–251. <https://doi.org/10.1038/361249a0>
- Riegman, R., Kraay, G.W., 2001. Phytoplankton community structure derived from HPLC analysis of pigments in the Faroe-Shetland Channel during summer 1999: the distribution of taxonomic groups in relation to physical/chemical conditions in the photic zone. *Journal of Plankton Research* 23, 191–205. <https://doi.org/10.1093/plankt/23.2.191>
- 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. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0023>
- Rindraharisaona, E.J., Cordier, E., Barruol, G., Fontaine, F.R., Singh, M., 2020. Assessing swells in La Réunion Island from terrestrial seismic observations, oceanographic records and offshore wave models. *Geophysical Journal International* 221, 1883–1895. <https://doi.org/10.1093/gji/ggaa117>
- Ringuet, S., Mackenzie, F.T., 2005. Controls on nutrient and phytoplankton dynamics during normal flow and storm runoff conditions, southern Kaneohe Bay, Hawaii. *Estuaries* 28, 327–337. <https://doi.org/10.1007/BF02693916>
- Risk, M.J., Muller, H.R., 1983. Porewater in coral heads: Evidence for nutrient regeneration.



- Limnology & Oceanography 28, 1004–1008. <https://doi.org/10.4319/lo.1983.28.5.1004>
- Roberts, C.M., McClean, C.J., Veron, J.E.N., Hawkins, J.P., Allen, G.R., McAllister, D.E., Mittermeier, C.G., Schueler, F.W., Spalding, M., Wells, F., Vynne, C., Werner, T.B., 2002. Marine Biodiversity Hotspots and Conservation Priorities for Tropical Reefs. *Science* 295, 1280–1284. <https://doi.org/10.1126/science.1067728>
- Roff, G., Doropoulos, C., Rogers, A., Bozec, Y.-M., Krueck, N.C., Aurellado, E., Priest, M., Birrell, C., Mumby, P.J., 2016. The Ecological Role of Sharks on Coral Reefs. *Trends in Ecology & Evolution* 31, 395–407. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.014>
- Romankevich, E.A., 1984. Sources of Organic Matter in the Ocean, in: *Geochemistry of Organic Matter in the Ocean*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 4–26. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-49964-7\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-49964-7_3)
- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G., Moore, J.C., 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442, 265–269. <https://doi.org/10.1038/nature04887>
- Salvetat, J., Bez, N., Habasque, J., Lebourges-Dhaussy, A., Lopes, C., Roudaut, G., Simier, M., Travassos, P., Vargas, G., Bertrand, A., 2022. Comprehensive spatial distribution of tropical fish assemblages from multifrequency acoustics and video fulfils the island mass effect framework. *Sci Rep* 12, 8787. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-12409-9>
- Sampaio De Souza, C., Guimarães Da Luz, J.A., Macedo, S., Montes, M.D.J.F., Mafalda, P., 2013. Chlorophyll a and nutrient distribution around seamounts and islands of the tropical south-western Atlantic. *Mar. Freshwater Res.* 64, 168. <https://doi.org/10.1071/MF12075>
- Samways, K.M., Quiñones-Rivera, Z.J., Leavitt, P.R., Cunjak, R.A., 2015. Spatiotemporal responses of algal, fungal, and bacterial biofilm communities in Atlantic rivers receiving marine-derived nutrient inputs. *Freshwater Science* 34, 881–896. <https://doi.org/10.1086/681723>
- Samways, K.M., Soto, D.X., Cunjak, R.A., 2018. Aquatic food-web dynamics following incorporation of nutrients derived from Atlantic anadromous fishes. *Journal of Fish Biology* 92, 399–419. <https://doi.org/10.1111/jfb.13519>
- Sander, F., 1981. A preliminary assessment of the main causative mechanisms of the island mass effect of Barbados. *Mar. Biol.* 64, 199–205. <https://doi.org/10.1007/BF00397109>
- Sanders, R., Henson, S.A., Koski, M., De La Rocha, C.L., Painter, S.C., Poulton, A.J., Riley, J., Salihoglu, B., Visser, A., Yool, A., Bellerby, R., Martin, A.P., 2014. The Biological Carbon Pump in the North Atlantic. *Progress in Oceanography* 129, 200–218. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.05.005>
- Sangrà, P., 2015. Canary Islands eddies and coastal upwelling filaments off North-west Africa, Eddies and filaments off North-west Africa., *Oceanographic and biological features in the Canary Current Large Marine Ecosystem.*, Intergovernmental Oceanographic Commission, Technical Series: 115; IOC-UNESCO, Paris, France.

- Sasamal, S.K., 2006. Island mass effect around the Maldives during the winter months of 2003 and 2004. *International Journal of Remote Sensing* 27, 5087–5093. <https://doi.org/10.1080/01431160500177562>
- Sato, T., Miyajima, T., Ogawa, H., Umezawa, Y., Koike, I., 2006. Temporal variability of stable carbon and nitrogen isotopic composition of size-fractionated particulate organic matter in the hypertrophic Sumida River Estuary of Tokyo Bay, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68, 245–258. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.02.007>
- Savoie, N., Aminot, A., Tréguer, P., Fontugne, M., Naudet, 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. <https://doi.org/doi:10.3354/meps255027>
- Schmitz, O.J., Hawlena, D., Trussell, G.C., 2010. Predator control of ecosystem nutrient dynamics. *Ecology Letters* 13, 1199–1209. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01511.x>
- Schott, F.A., McCreary, J.P., 2001. The monsoon circulation of the Indian Ocean. *Progress in Oceanography* 51, 1–123. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(01\)00083-0](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(01)00083-0)
- Schott, F.A., Xie, S.-P., McCreary, J.P., 2009. Indian Ocean circulation and climate variability. *Rev. Geophys.* 47, RG1002. <https://doi.org/10.1029/2007RG000245>
- Seitzinger, S.P., Mayorga, E., Bouwman, A.F., Kroeze, C., Beusen, A.H.W., Billen, G., Van Drecht, G., Dumont, E., Fekete, B.M., Garnier, J., Harrison, J.A., 2010. Global river nutrient export: A scenario analysis of past and future trends. *Global Biogeochemical Cycles* 24, 2009GB003587. <https://doi.org/10.1029/2009GB003587>
- Seymour, M., Edwards, F.K., Cosby, B.J., Bista, I., Scarlett, P.M., Brailsford, F.L., Glanville, H.C., De Bruyn, M., Carvalho, G.R., Creer, S., 2021. Environmental DNA provides higher resolution assessment of riverine biodiversity and ecosystem function via spatio-temporal nestedness and turnover partitioning. *Commun Biol* 4, 512. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02031-2>
- Shaffer, G., Onuf, C., 1985. Reducing the error in estimating annual production of benthic microflora: hourly to monthly rates, patchiness in space and time. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 26, 221–231. <https://doi.org/10.3354/meps026221>
- Shiozaki, T., Kodama, T., Furuya, K., 2014. Large-scale impact of the island mass effect through nitrogen fixation in the western South Pacific Ocean. *Geophysical Research Letters* 41, 2907–2913. <https://doi.org/10.1002/2014GL059835>
- Siedler, G., Rouault, M., Lutjeharms, J.R.E., 2006. Structure and origin of the subtropical South Indian Ocean Countercurrent. *Geophysical Research Letters* 33, 2006GL027399. <https://doi.org/10.1029/2006GL027399>
- Siegenthaler, A., Wangensteen, O.S., Soto, A.Z., Benvenuto, C., Corrigan, L., Mariani, S., 2018. Metabarcoding of shrimp stomach content: Harnessing a natural sampler for fish biodiversity monitoring. *Molecular Ecology Resources* 19, 206–220.

- <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12956>
- Signorini, S.R., McClain, C.R., Dandonneau, Y., 1999. Mixing and phytoplankton bloom in the wake of the Marquesas Islands. *Geophys. Res. Lett.* 26, 3121–3124. <https://doi.org/10.1029/1999GL010470>
- Sisavath, E., 2011. Processus de transfert des éléments volcanodétritiques dans les plaines abyssales autour de l'Île de la Réunion (océan Indien): exemple du système turbiditique de Cilaos. La Réunion.
- Smolarkiewicz, P.K., Rotunno, R., 1989. Low Froude Number Flow Past Three-Dimensional Obstacles. Part I: Baroclinically Generated Lee Vortices. *Journal of the Atmospheric Sciences* 46, 1154–1164. [https://doi.org/10.1175/1520-0469\(1989\)046<1154:LFNFPT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0469(1989)046<1154:LFNFPT>2.0.CO;2)
- Soliveres, S., Van Der Plas, F., Manning, P., Prati, D., Gossner, M.M., Renner, S.C., Alt, F., Arndt, H., Baumgartner, V., Binkenstein, J., Birkhofer, K., Blaser, S., Blüthgen, N., Boch, S., Böhm, S., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T., Heinze, J., Hölzel, N., Jung, K., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Klemmer, S., Krauss, J., Lange, M., Morris, E.K., Müller, J., Oelmann, Y., Overmann, J., Pašalić, E., Rillig, M.C., Schaefer, H.M., Schloter, M., Schmitt, B., Schöning, I., Schrumpf, M., Sikorski, J., Socher, S.A., Solly, E.F., Sonnemann, I., Sorkau, E., Steckel, J., Steffan-Dewenter, I., Stempfhuber, B., Tschapka, M., Türke, M., Venter, P.C., Weiner, C.N., Weisser, W.W., Werner, M., Westphal, C., Wilcke, W., Wolters, V., Wubet, T., Wurst, S., Fischer, M., Allan, E., 2016. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature* 536, 456–459. <https://doi.org/10.1038/nature19092>
- Sponheimer, M., Robinson, T., Ayliffe, L., Passey, B., Roeder, B., Shipley, L., Lopez, E., Cerling, T., Dearing, D., Ehleringer, J., 2003. An experimental study of carbon-isotope fractionation between diet, hair, and feces of mammalian herbivores. *Can. J. Zool.* 81, 871–876. <https://doi.org/10.1139/z03-066>
- Stackebrandt, E., Goebel, B.M., 1994. Taxonomic Note: A Place for DNA-DNA Reassociation and 16S rRNA Sequence Analysis in the Present Species Definition in Bacteriology. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 44, 846–849. <https://doi.org/10.1099/00207713-44-4-846>
- Stegner, A., 2014. Oceanic Island Wake Flows in the Laboratory, in: Von Larcher, T., Williams, P.D. (Eds.), *Geophysical Monograph Series*. Wiley, pp. 265–276. <https://doi.org/10.1002/9781118856024.ch14>
- Stockham, A.J., Schultz, D.M., Fairman, J.G., Draude, A.P., 2018. Quantifying the Rain-Shadow Effect: Results from the Peak District, British Isles. *Bulletin of the American Meteorological Society* 99, 777–790. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-17-0256.1>
- Storch, D., Šimová, I., Smyčka, J., Bohdalková, E., Toszogyova, A., Okie, J.G., 2022. Biodiversity dynamics in the Anthropocene: how human activities change equilibria of species richness. *Ecography* 2022, ecog.05778. <https://doi.org/10.1111/ecog.05778>
- Storlazzi, C.D., Cheriton, O.M., Van Hooidek, R., Zhao, Z., Brainard, R., 2020. Internal tides

- can provide thermal refugia that will buffer some coral reefs from future global warming. *Sci Rep* 10, 13435. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-70372-9>
- Street, J.H., Knee, K.L., Grossman, E.E., Paytan, A., 2008. Submarine groundwater discharge and nutrient addition to the coastal zone and coral reefs of leeward Hawai'i. *Marine Chemistry* 109, 355–376. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2007.08.009>
- Stumm, W., 1973. The acceleration of the hydrogeochemical cycling of phosphorus. *Water Research* 7, 131–144.
- Subalusky, A.L., Post, D.M., 2019. Context dependency of animal resource subsidies. *Biological Reviews* 94, 517–538. <https://doi.org/10.1111/brv.12465>
- Sund, N., Blackburn, M., Williams, F., 1981. Tunas and their environment in the Pacific ocean: a review. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review* 443–512.
- Sundby, B., Gobeil, C., Silverberg, N., Alfonso, M., 1992. The phosphorus cycle in coastal marine sediments. *Limnol. Oceanogr.* 37, 1129–1145. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.6.1129>
- Syvitski, J.P.M., Vörösmarty, C.J., Kettner, A.J., Green, P., 2005. Impact of Humans on the Flux of Terrestrial Sediment to the Global Coastal Ocean. *Science* 308, 376–380. <https://doi.org/10.1126/science.1109454>
- Takahashi, M., Koike, I., Ishimaru, T., Saino, T., Furuya, K., Fujita, Y., Hattori, A., Ichimura, S., 1980. Upwelling plumes in sagami bay and adjacent water around the Izu Islands, Japan. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* 36, 209–216. <https://doi.org/10.1007/BF02070334>
- Takeda, S., Ramaiah, N., Miki, M., Kondo, Y., Yamaguchi, Y., Arii, Y., Gómez, F., Furuya, K., Takahashi, W., 2007. Biological and chemical characteristics of high-chlorophyll, low-temperature water observed near the Sulu Archipelago. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54, 81–102. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.08.020>
- Tarberlet, P., Bonin, A., Zinger, L., Coissac, E., 2018. *Environmental DNA: For biodiversity research and monitoring.*, Oxford University Press. ed.
- Tedetti, M., Bigot, L., Turquet, J., Guigue, C., Ferretto, N., Goutx, M., Cuet, P., 2020. Influence of Freshwater Discharges on Biogeochemistry and Benthic Communities of a Coral Reef Ecosystem (La Réunion Island, Indian Ocean). *Front. Mar. Sci.* 7, 596165. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.596165>
- Temple, A.J., Kiszka, J.J., Stead, S.M., Wambiji, N., Brito, A., Poonian, C.N.S., Amir, O.A., Jiddawi, N., Fennessy, S.T., Pérez-Jorge, S., Berggren, P., 2018. Marine megafauna interactions with small-scale fisheries in the southwestern Indian Ocean: a review of status and challenges for research and management. *Rev Fish Biol Fisheries* 28, 89–115. <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9494-x>
- Tessier, E., Bigot, L., Cadet, C., Cauvin, B., Chabanet, P., Conand, C., Nicet, J.-B., Quod, J.-

- P., 2008. Les récifs coralliens de la Réunion en 2007 : état des lieux et réseau de suivi. *revec* 63, 85–102. <https://doi.org/10.3406/revec.2008.1400>
- Tester, A.L., 1951. The Distribution of Eggs and Larvae of the Anchovy, *Stolephorus purpureus* Fowler, in Kaneohe Bay, Oahu, with a Consideration of the Sampling Problem! *Pacific Science* 5, 321–346.
- Thayer, G.W., Bjorndal, K.A., Ogden, J.C., Williams, S.L., Zieman, J.C., 1984. Role of Larger Herbivores in Seagrass Communities. *Estuaries and Coasts* 7, 351–376. <https://doi.org/10.2307/1351619>
- Thomsen, P.F., Kielgast, J., Iversen, L.L., Møller, P.R., Rasmussen, M., Willerslev, E., 2012. Detection of a Diverse Marine Fish Fauna Using Environmental DNA from Seawater Samples. *PLoS ONE* 7, e41732. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041732>
- Thornton, S.F., 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. <https://doi.org/10.1006/ecss.1994.1015>
- Tittensor, D.P., Mora, C., Jetz, W., Lotze, H.K., Ricard, D., Berghe, E.V., Worm, B., 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature* 466, 1098–1101. <https://doi.org/10.1038/nature09329>
- Travassos, P.E.P.F., Hazin, F.H., Zagaglia, F.H., Advincula, R., Schober, J., 1999. Thermohaline structure around seamounts and islands off North-Eastern Brazil. *Archive of Fishery and Marine Research* 47, 211–222.
- Troadeç, R., 1991. Courantologie et sédimentologie des baies de Saint-Paul et de la Possession à l'île de La Réunion. Université d'Aix-Marseille.
- Troupin, C., Sangrà, P., Aristegui, J., 2010. Seasonal variability of the oceanic upper layer and its modulation of biological cycles in the Canary Island region. *Journal of Marine Systems* 80, 172–183. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2009.10.007>
- Trystram, C., 2016. *Ecologie trophique de poissons prédateurs et contribution à l'étude des réseaux trophiques marins aux abords de La Réunion*. La Réunion.
- Trystram, C., Rogers, K.M., Soria, M., Jaquemet, S., 2017. Feeding patterns of two sympatric shark predators in coastal ecosystems of an oceanic island. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 74, 216–227. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0105>
- Trystram, C., Roos, D., Guyomard, D., Jaquemet, S., 2015. Mechanisms of trophic partitioning within two fish communities associated with a tropical oceanic island. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science* 14, 93–111.
- Turner, R.K., Schaafsma, M. (Eds.), 2015. *Coastal Zones Ecosystem Services: From Science to Values and Decision Making*, Studies in Ecological Economics. Springer International Publishing, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-17214-9>

- Turpin, D.H., Harrison, P.J., 1979. Limiting nutrient patchiness and its rôle in phytoplankton ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 39, 151–166. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(79\)90011-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(79)90011-X)
- Vanni, M.J., 2002. Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 341–370. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150519>
- Varghese, S.P., Somvanshi, V.S., Dalvi, R.S., 2014. Diet composition, feeding niche partitioning and trophic organisation of large pelagic predatory fishes in the eastern Arabian Sea. *Hydrobiologia* 736, 99–114. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1895-4>
- Varpe, Ø., Fiksen, Ø., Slotte, A., 2005. Meta-ecosystems and biological energy transport from ocean to coast: the ecological importance of herring migration. *Oecologia* 146, 443–451. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0219-9>
- Vitousek, P.M., Menge, D.N.L., Reed, S.C., Cleveland, C.C., 2013. Biological nitrogen fixation: rates, patterns and ecological controls in terrestrial ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. B* 368, 20130119. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0119>
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277, 494–499. <https://doi.org/DOI:10.1126/science.277.5325.494>
- Vollenweider, R.A., 1992. Coastal marine eutrophication: principles and control, in: *Marine Coastal Eutrophication*. Elsevier, pp. 1–20. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-89990-3.50011-0>
- Wagner, W.L., Funk, C.A., 1995. *Hawaii biogeography: evolution on a hot spot archipelago.*, Smithsonian Institution Press, Washington. ed.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., 2004. Human-induced changes in large herbivorous mammal density: the consequences for decomposers. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2, 145–153. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0145:HCILHM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0145:HCILHM]2.0.CO;2)
- Ware, D.M., Thomson, R.E., 2005. Bottom-Up Ecosystem Trophic Dynamics Determine Fish Production in the Northeast Pacific. *Science* 308, 1280–1284. <https://doi.org/10.1126/science.1109049>
- Watson, J.R., Stock, C.A., Sarmiento, J.L., 2015. Exploring the role of movement in determining the global distribution of marine biomass using a coupled hydrodynamic – Size-based ecosystem model. *Progress in Oceanography* 138, 521–532. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.09.001>
- Wells, R., Cowan, J., Fry, B., 2008. Feeding ecology of red snapper *Lutjanus campechanus* in the northern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 361, 213–225. <https://doi.org/10.3354/meps07425>
- Werner, E.E., Peacor, S.D., 2003. A Review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecological Society of America* 84, 1083–1100.

- [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1083:AROTII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1083:AROTII]2.0.CO;2)
- Werry, J.M., 2010. Habitat Ecology of the Bull Shark, *Carcharhinus leucas*, on Urban Coasts in Eastern Queensland, Australia. <https://doi.org/10.25904/1912/2913>
- West, K., Travers, M.J., Stat, M., Harvey, E.S., Richards, Z.T., DiBattista, J.D., Newman, S.J., Harry, A., Skepper, C.L., Heydenrych, M., Bunce, M., 2021. Large-scale eDNA metabarcoding survey reveals marine biogeographic break and transitions over tropical north-western Australia. *Diversity and Distributions* 27, 1942–1957. <https://doi.org/10.1111/ddi.13228>
- Wiebe, W.J., Johannes, R.E., Webb, K.L., 1975. Nitrogen Fixation in a Coral Reef Community. *Science, New Series* 188, 257–259.
- Wilson, J.Tuzo., 1963. A possible origine of Hawaii islands. *Canadian Journal of physics* 41, 863–870. <https://doi.org/10.1139/p63-094>
- Wyatt, A.S.J., Leichter, J.J., Toth, L.T., Miyajima, T., Aronson, R.B., Nagata, T., 2020. Heat accumulation on coral reefs mitigated by internal waves. *Nat. Geosci.* 13, 28–34. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0486-4>
- Wyrтки, K., 1973. Physical Oceanography of the Indian Ocean, in: Zeitzschel, B., Gerlach, S.A. (Eds.), *The Biology of the Indian Ocean, Ecological Studies*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 18–36. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-65468-8\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-65468-8_3)
- Yamaguchi, R., Suga, T., 2019. Trend and Variability in Global Upper-Ocean Stratification Since the 1960s. *JGR Oceans* 124, 8933–8948. <https://doi.org/10.1029/2019JC015439>
- Yang, Y., Chen, Y.-L., 2008. Effects of Terrain Heights and Sizes on Island-Scale Circulations and Rainfall for the Island of Hawaii during HaRP. *Monthly Weather Review* 136, 120–146. <https://doi.org/10.1175/2007MWR1984.1>
- Yao, M., Zhang, S., Lu, Q., Chen, X., Zhang, S.-Y., Kong, Y., Zhao, J., 2022. Fishing for fish environmental DNA: Ecological applications, methodological considerations, surveying designs, and ways forward. *Molecular Ecology* 31, 5132–5164. [https://doi.org/DOI: 10.1111/mec.16659](https://doi.org/DOI:10.1111/mec.16659)
- Zeiden, K.L., Rudnick, D.L., MacKinnon, J.A., 2019. Glider Observations of a Mesoscale Oceanic Island Wake. *Journal of Physical Oceanography* 49, 2217–2235. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-18-0233.1>
- Zhao, M., Running, S.W., 2010. Drought-Induced Reduction in Global Terrestrial Net Primary Production from 2000 Through 2009. *Science* 329, 940–943. <https://doi.org/10.1126/science.1192666>

**2024**

Looking for a post doctoral position, available from September 2024



Guillaume  
**CHANDELIER**  
PhD Student

**Research topics:** Marine  
Predators, Trophic Ecology,  
Biodiversity Structure &  
Oceanography

**eDNA & Stable Isotopes  
specialist :** Sampling,  
Laboratory work,  
Bioinformatics, Data  
analyses

Marine  
**Biologist**





## Contact

---

Phone: (+262) 693474041

eMail: [guillaume.chandelier@univ-reunion.fr](mailto:guillaume.chandelier@univ-reunion.fr)

LinkedIn: [www.linkedin.com/in/guillaume-chandelier-b78946192](http://www.linkedin.com/in/guillaume-chandelier-b78946192)

Photo © Valentin LAUFERON

# Work Experience



## PhD student – ENTROPIE lab – University of Reunion Island (France) – Indian Ocean (October 2020 – Present)

Role of tropical oceanic islands in the export of matter to the marine environment and impacts on the community structure and trophic ecology of vertebrates.

**Keywords:** Island Mass Effect, Oceanography, Trophic ecology, Bioinformatic

**Methods:** CTD rosette, eDNA & Stable Isotopes ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$  & C:N)

## MARINE ecology engineer– ENTROPIE lab – University of Reunion Island (France) – Indian Ocean - (July – October 2020)

Sampling marine megafauna in collaboration with local stakeholders and project partners.

Data analysis, project reporting and student supervision.

**Keywords:** Trophic ecology, Marine Megafauna

**Methods:** Stable Isotopes ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$  & C:N) on different tissues

## MSc thesis Year 2 – ENTROPIE lab – University of Reunion Island (France) – Indian Ocean (January – October 2020)

Trophic position and ecological role of *G. cuvier* and *C. leucas* in Reunion Island marine ecosystem using carbon and nitrogen stable isotopes

**Keywords:** Trophic ecology, Tiger shark, Bull shark

**Methods:** Stable Isotopes ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$  & C:N) on different tissues

## MSc thesis Year 1 – LOG lab – University of ULCO (France, April – June 2019)

Diversity of microbial communities at AHE atoll (French Polynesia) using high-throughput sequencing (eDNA)

**Keywords:** Pacific Ocean, Bioinformatic, microbial communities

**Methods:** eDNA

## Education

PhD Student – University of Reunion Island (France) – Indian ocean

MSc Tropical marine ecology – University of Reunion Island (France) – Indian ocean

BSc Life sciences and population biology – University of Lille (France)

## Teaching

Undergraduate and graduate courses in oceanography (fieldwork sampling), animal biology (labwork - dissections) and ecology.

## Student supervision

MSc Year 1 (Alexandre CHE) - Trophic ecology of sea turtles in Reunion Island using stable isotope analysis: identification of feeding areas, foraging redundancy, trophic position and competition

MSc Year 2 (Mathias HOARAU) - Dietary dependence on coastal resources of hawksbill turtles, Indo-Pacific bottlenose dolphins and spinner dolphins at Reunion Island

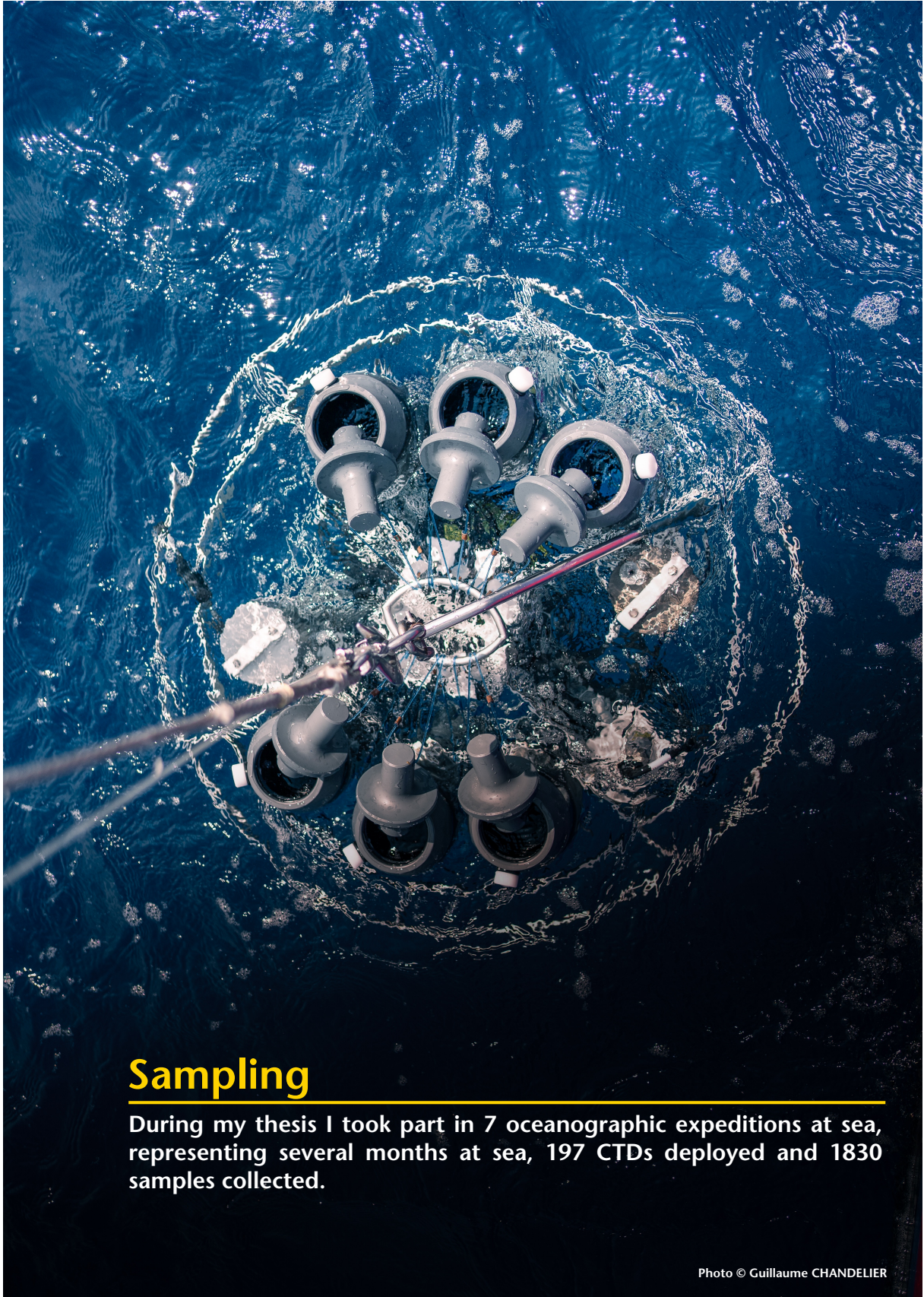
MSc year 2 (Sarah MARSAN) - Characterisation of particulate organic matter (POM) on the outskirts of Reunion Island using carbon and nitrogen isotope analyses: contribution to the study of the island effect

## Referees

Prof. Dr. Sebastien JAQUEMET has been supervising me since 2019 until today – [sebastien.jaquemet@univ-reunion.fr](mailto:sebastien.jaquemet@univ-reunion.fr)

Dr. H el ene MAGALON has been supervising me since 2020 until today – [helene.magalon@univ-reunion.fr](mailto:helene.magalon@univ-reunion.fr)

I collaborated with Dr. Cyril NOEL during my PhD studies (bioinformatic analyses) – [cyril.noel@ifremer.fr](mailto:cyril.noel@ifremer.fr)



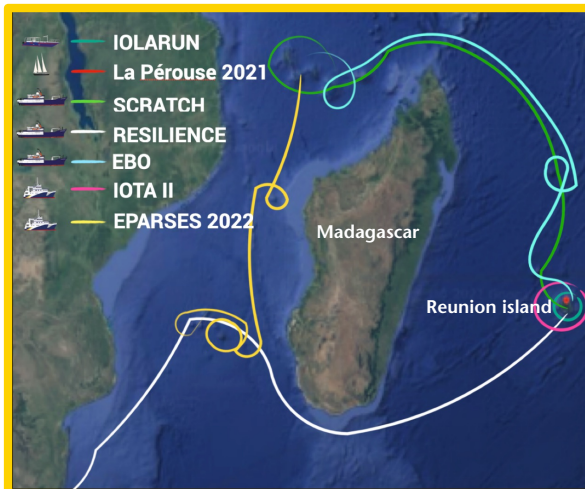
## Sampling

During my thesis I took part in 7 oceanographic expeditions at sea, representing several months at sea, 197 CTDs deployed and 1830 samples collected.

Photo © Guillaume CHANDELIER

# Sampling Methods

## Oceanographic expeditions



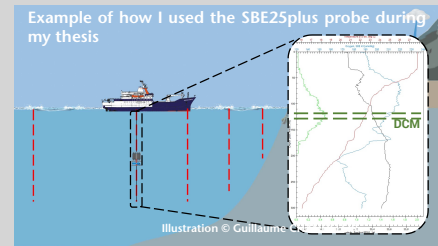
- **IOLARUN:** Co-project leader for oceanographic campaigns around Reunion Island.
- **LaPerouse 2021:** Responsible for environmental DNA (eDNA) sampling on the Lapérouse seamount.
- **SCRATCH:** Project leader for eDNA and particulate organic matter sampling around the Eparses Islands and Mayotte.
- **RESILIENCE:** Project leader for eDNA sampling in the Mozambique Channel and along the coast of South Africa.
- **EPARSEs 2022:** Project leader in charge of CTD deployments, eDNA and POM sampling around Eparses Islands

## Teaching oceanographic campaigns

- **Indian Ocean Blue floating school Expedition (EBO):** Project manager responsible for training international students in the use of oceanographic equipment, laboratory operations and data processing.
- **IOTA II:** Project manager in charge of training Master students in various operations carried out in an oceanographic campaign (trawls, CTD, manta nets & plankton etc...).

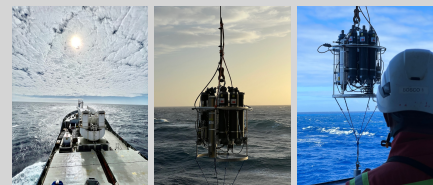
□ During my PhD thesis I was in charge of operating and setting up the SBE25<sub>plus</sub> bathysonde in the field. I also cleaned, analysed and banked data from hydrological profiles.

Example of how I used the SBE25<sub>plus</sub> probe during my thesis

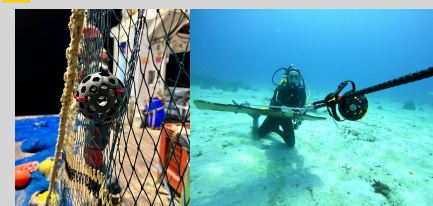


## Data processing set up for data

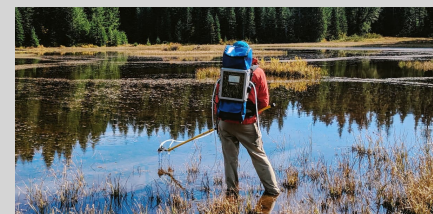
Seabird programmes	Function	Input file	Output file
SEASAVE	Data acquisition at 24Hz	Seasave.cfg	*.DAT; *.BL
DAT2CNV	Data conversion	*.DAT; *.BL; dat2cnv.cfg	*.CNV; *.ROS
ALIGNCTD	Oxygen values readjusted to pressure	*.CNV; aligned.cfg	*.CNV; *.ROS
WILDEDIT	Outlier test	*.CNV; wildedit.cfg	*.CNV
CELLTM	Correction of the effect of pressure on conductivity	*.CNV; celltm.cfg	*.CNV
FILTER	Low-pass filter	*.CNV; filter.cfg	*.CNV
LOOPEDIT	Check that the probe is lowered regularly	*.CNV; loopedit.cfg	*.CNV
ROSSUM	Creating the bottle file	*.CNV; *.ROS; rossum.cfg	*.BTL
OSERVE	Oxygen calculation	*.CNV; derive.cfg	*.CNV
BINAVG	Mean	*.CNV; binavg.cfg	*.CNV
DERIVE	Salinity calculation	*.CNV; derive.cfg	*.CNV
SPLIT	Separation of up and down profiles	*.CNV; split.cfg	*.CNV
ASC2BTL	Conversion des données binaires en ascii	*.CNV; asc2btl.cfg	*.CNV



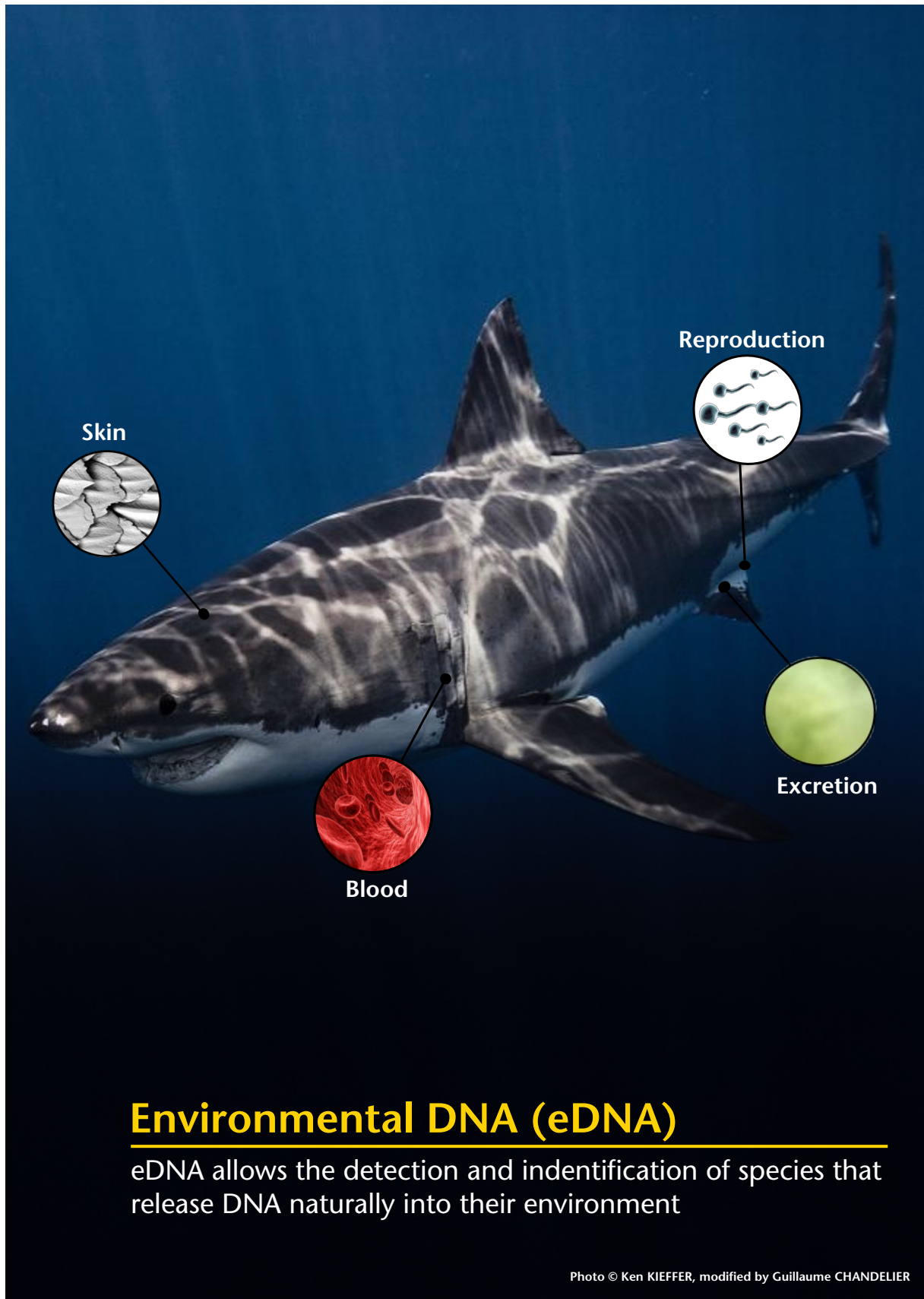
## Others sampling methods



Metaprobe: DNA collector



eDNA sampler



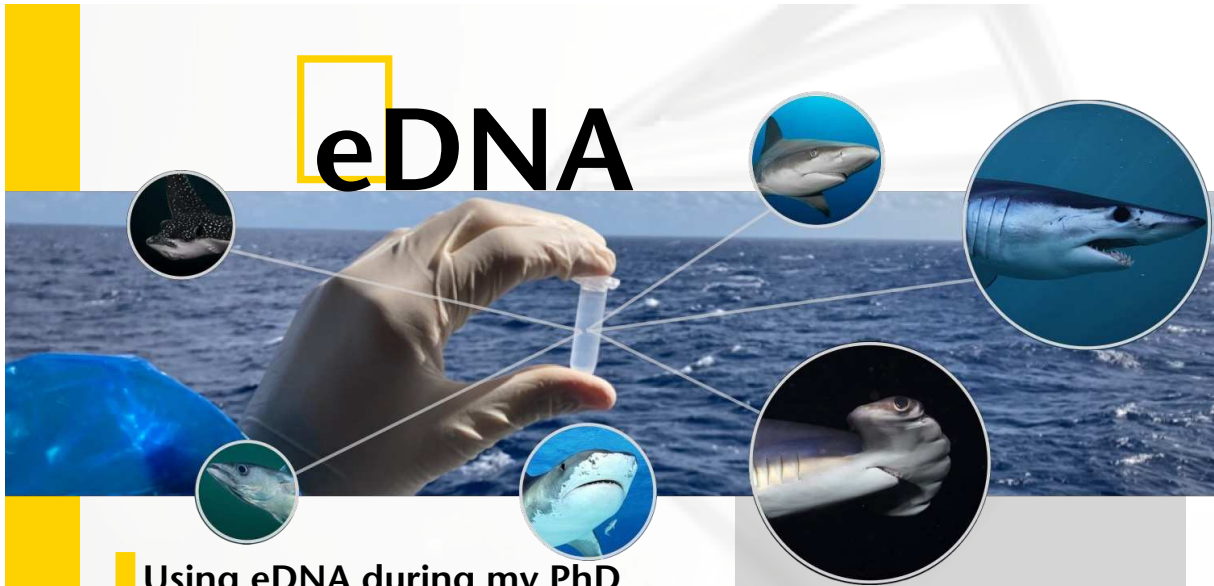
The image shows a large shark swimming in the ocean. Four circular callouts are overlaid on the image, each pointing to a specific part of the shark's body:

- Skin:** A circular callout pointing to the shark's skin, showing a close-up of the rough, scaly texture.
- Blood:** A circular callout pointing to the shark's blood, showing a close-up of red, fibrous tissue.
- Reproduction:** A circular callout pointing to the shark's reproductive system, showing a close-up of sperm cells.
- Excretion:** A circular callout pointing to the shark's excretory system, showing a close-up of a green, gelatinous substance.

**Environmental DNA (eDNA)**

eDNA allows the detection and identification of species that release DNA naturally into their environment

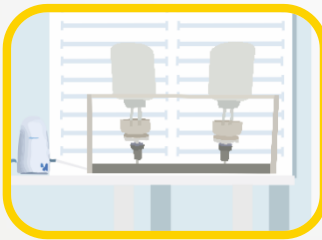
Photo © Ken KIEFFER, modified by Guillaume CHANDELIER



# eDNA

## Using eDNA during my PhD

One of the aims of my thesis was to evaluate the structure of vertebrate biodiversity around islands of the south-west Indian Ocean. To do this, I carried out eDNA analyses.



**Filtration**  
2880 liters filtered & 576 samples prepared

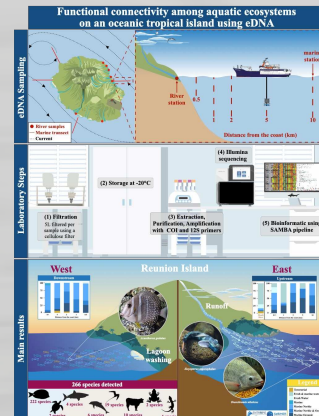
**DNA extraction, purification & amplification:** Using extraction kits (Qiagen) & primers for fish, sharks, vertebrates and eukaryotes



**Bioinformatics & data analyses**  
Using cluster computing (DATARMOR), SAMBA workflow, Phyloseq & MetabarR packages

## Publication

Functional connectivity among aquatic ecosystems on an oceanic tropical island using eDNA (in prep)



## Other eDNA project

**MicroNekton** diversity, distribution and abundance using **Environmental DNA**, **Acoustic** and **Trawls (NEAT)**

Name of projet leader:  
Angelee Pavanee Annasawmy

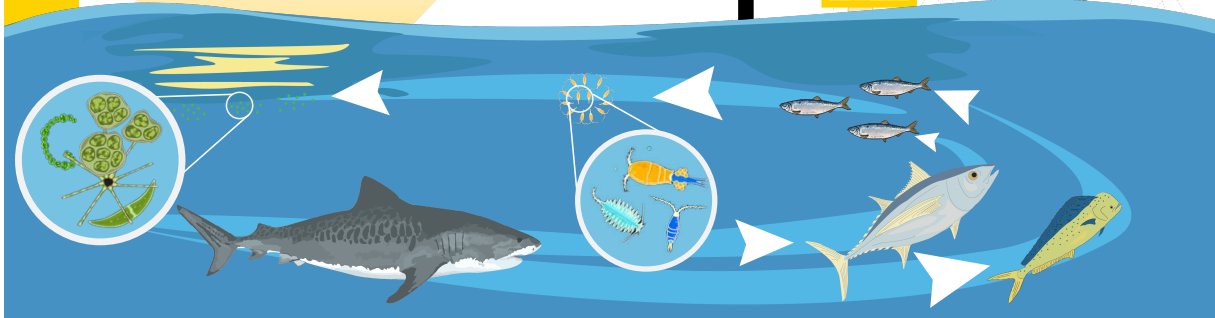
## Objectives

-Develop and test innovative eDNA sampling methods

-Enrich open access DNA reference databases through metabarcoding of micronekton specimens



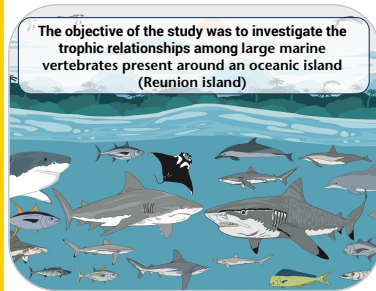
# Stable Isotopes



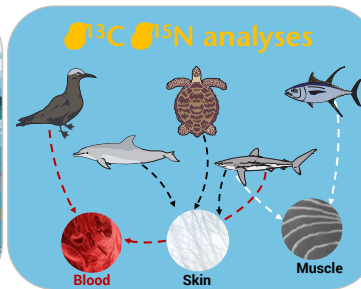
## Publication

Isotopic niche partitioning of co-occurring large marine vertebrates around an Indian ocean tropical oceanic island (Chandelier et al., 2023, <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105835>)

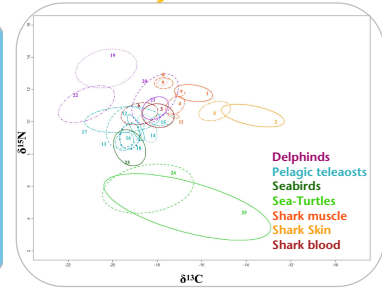
### Context



### Methods



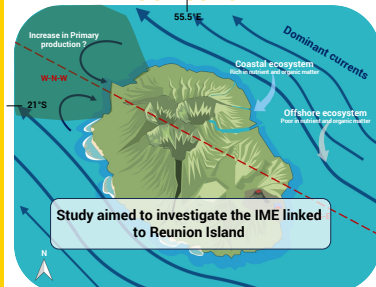
### Key Results



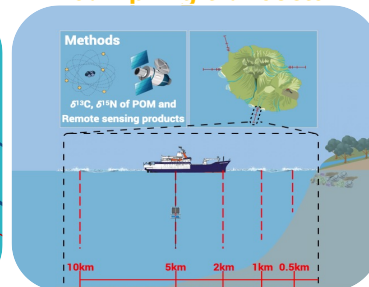
The large range of carbon and nitrogen isotopic values and trophic levels of the studied species confirm that they have different trophic positions in the ecosystem and limited functional redundancy.

Hydrologic characteristics and nearshore-offshore trends in stable isotope ratios of Particulate Organic Matter around an oceanic island of the subtropical gyre of the Indian Ocean: Contribution to the study of the Island Mass Effect (IME) (Chandelier et al., submitted in "Journal of Marine Systems")

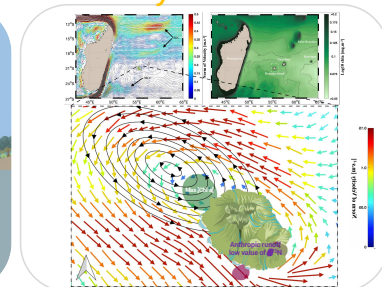
### Context



### Sampling transects



### Key Results



Satellite-derived surface Chlorophyll a concentration and fluorescence measured in-situ in the euphotic layer remains low, suggesting a localized island mass effect (IME) phenomena with limited impact on the overall production and export of biomass in the surrounding oceanic ecosystems.

Illustration © Guillaume CHANDELIER



# More about me



A sailor in spirit



Underwater photographer



Shark lover



## RÉSUMÉ

Les océans tropicaux sont considérés comme peu productifs en raison des faibles concentrations en nutriments, résultant de la forte stratification des eaux de surface, qui limitent la production primaire. Toutefois, les structures hydrologiques et géologiques telles que les tourbillons, les fronts, les monts sous-marins et les îles peuvent accroître les mouvements verticaux de l'eau, ce qui se traduit par une production biologique plus importante. Le phénomène décrivant l'augmentation de la biomasse de producteur primaire à proximité d'une île océanique a été appelé « **Effet de Masse Insulaire** ». Cette thèse vise à vérifier l'existence d'un effet de masse insulaire autour de l'île de La Réunion et à le caractériser en étudiant les flux de matière depuis la côte vers le large, ainsi que leurs conséquences sur l'écologie des vertébrés marins. Pour cela, nous avons utilisé les isotopes stables du carbone et de l'azote ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ), l'ADN environnemental (ADNe), des données satellitaires de la concentration en chlorophylle *a* de surface et de la circulation océanique de surface, ainsi que des données mesurées *in situ* le long de profils hydrologiques réalisés autour de l'île entre 0,5 et 10 km de la côte et entre la surface et 300 m de profondeur. Cette thèse a permis de confirmer l'hypothèse d'un probable effet de masse insulaire autour de l'île de La Réunion, précédemment identifié à partir de données satellitaires et de modèles numériques. Nos résultats ont caractérisé ce phénomène comme étant de faible intensité et se manifestant principalement dans le secteur Nord-Ouest de l'île par la formation d'une circulation anticyclonique méso-échelle, avec des vitesses de courant de surface de  $0,15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  et un maximum de chlorophylle *a* de  $0,83 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ . Les données isotopiques de la matière organique particulaire, d'ADNe et des profils hydrologiques ont révélé divers transferts de matière d'origine naturelle et anthropique depuis le milieu terrestre et les écosystèmes aquatiques de l'île, soulignant une connectivité fonctionnelle entre tous ces écosystèmes. Cette connectivité est renforcée par les mouvements entre les eaux douces et marines d'espèces diadromes, qui contribuent à ces flux de matière et de nutriments. L'étude sur la diversité des vertébrés a révélé une répartition asymétrique entre l'amont et l'aval de l'île, influencée par la circulation océanique locale, la distribution des rivières et la répartition des récifs coralliens autour de l'île. Ces résultats suggèrent que l'effet de masse insulaire ne se limite pas à augmenter la productivité primaire de la côte sous le vent des îles par des processus physiques comme défini dans la littérature, mais qu'il influe également la distribution des vertébrés, notamment celle des prédateurs océaniques. En effet, la proximité des habitats côtiers et hauturiers autour de l'île de La Réunion favoriserait les déplacements des prédateurs marins entre les différents écosystèmes. L'agrégation d'organismes de la faune fourrage autour de l'île, combinée à l'exportation de matière organique et de nutriments depuis celle-ci, pourrait favoriser la coexistence de grands vertébrés marins à proximité de l'île en créant un gradient significatif de matière et d'énergie entre la côte et le large. Bien que des recherches plus approfondies sont nécessaires pour caractériser de manière exhaustive les mécanismes physiques et biologiques à l'origine de ce phénomène. Cette étude pionnière dans la région a contribué à mettre en évidence l'effet de masse insulaire à proximité de l'île de La Réunion et à décrire certaines de ses conséquences fonctionnelles.

**Mots clés :** Effet de Masse Insulaire, Production primaire, Grands vertébrés, Isotopes stables, ADN environnemental, Connectivité fonctionnelle

## Abstract

Tropical oceans are few productive because of low nutrient concentrations in the euphotic zone resulting from strong surface water stratification, which limits primary production. However, hydrologic and geological structures such as eddies, fronts, seamounts, and islands can increase vertical water movements resulting in higher biological production. The phenomenon of increased primary producer biomass in the vicinity of an oceanic island is commonly referred to as the 'island mass effect'. This thesis aimed to investigate the existence of an island mass effect around Reunion Island by examining the flow of matter and nutrients from the coast to the open sea and their influence on the ecology of marine vertebrates. To achieve this, we used, remote-sensed data of surface chlorophyll *a* concentration and surface ocean circulation, coupled with *in situ* measurements of stable isotopes of carbon and nitrogen ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) and environmental DNA (eDNA) collected along hydrological profiles around the island between 0.5 and 10 km from the coast, and between the surface and 300 m depth. This thesis confirms the previously hypothesized island mass effect around Reunion Island. The phenomenon, characterized by its low intensity, was primarily observed in the north-western sector of the island. This was evident from satellite data revealing the formation of a mesoscale anticyclonic circulation, with surface current speeds reaching  $0.15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  and a peak of chlorophyll *a* of  $0.83 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ . Data obtained from hydrological profiles, comprising of particulate organic matter (POM) isotopes and eDNA, and seawater parameters, revealed the transfer of matter of both natural and anthropogenic origin from the island's terrestrial environment and aquatic ecosystems. The natural movements of diadromous species reinforce the connectivity between freshwater and marine environments, contributing to the flow of matter and nutrients between the island and the surrounding marine ecosystems. The analysis of aquatic vertebrate diversity revealed an uneven distribution between the upstream and downstream regions of the island, influenced by local ocean circulation, river distribution, and coral reef distribution around the island. These findings indicate that the island mass effect enhances primary productivity on the leeward coast through physical processes. Moreover, the distribution of marine vertebrates, particularly oceanic predators, is also impacted. The proximity of coastal and offshore habitats around Reunion Island likely facilitates the movement of marine predators across ecosystems. The coexistence of large marine vertebrates near the island may be promoted by the aggregation of prey organisms, as well as the export of organic matter and nutrients, creating a significant gradient of matter, nutrients and energy between the coast and the open sea. While further research is needed to fully characterize the physical and biological mechanisms underlying this phenomenon, this pioneering study in the region has provided valuable insights into the island mass effect near Reunion Island and its functional consequences.

**Keywords:** Island Mass Effect, Primary production, Large vertebrates, Stable isotopes, Environmental DNA, Functional connectivity